



Der Fluss des Lebens
150 Jahre Evolutionstheorie

Eine Sonderausstellung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart



Die Ausstellung wird unterstützt durch

Exklusivsponsor



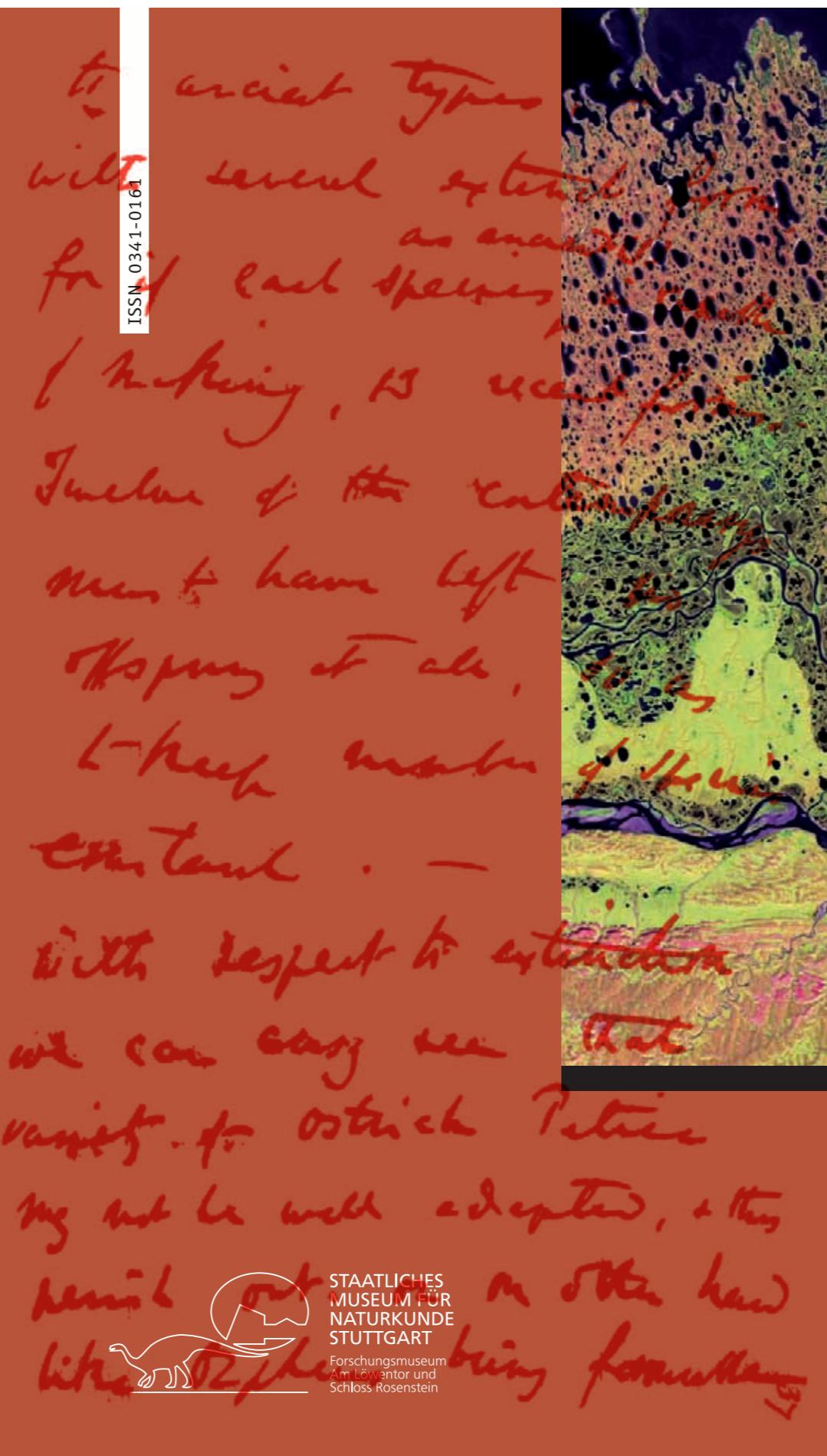
Mit freundlicher Förderung



Förderer

Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums in Stuttgart e.V.

In Kooperation mit



66 | 67 Evolution

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde_Serie C

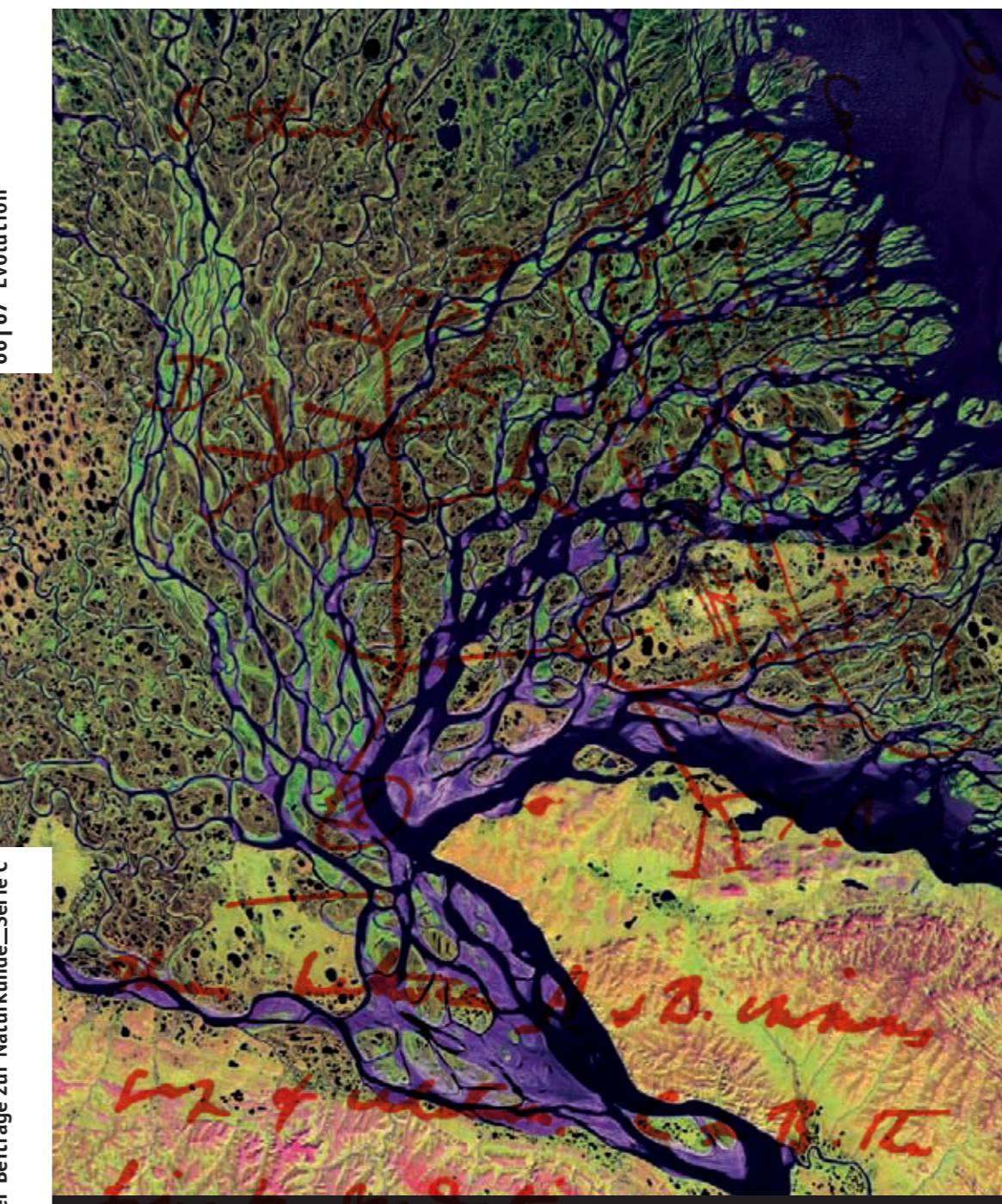
Stuttgarter Beiträge
zur Naturkunde_Serie C

Evolution

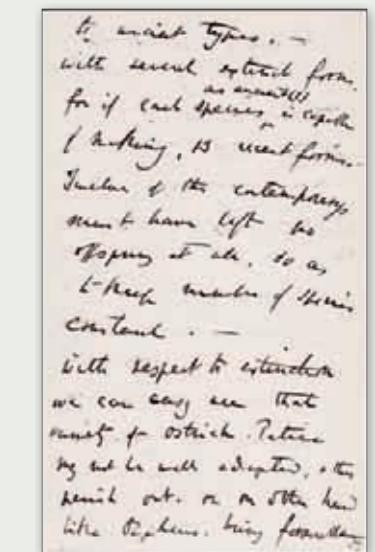
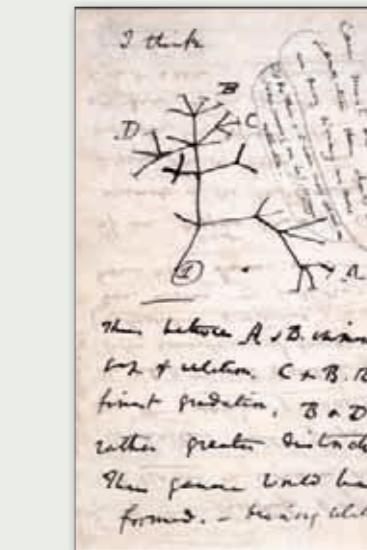
Der Fluss des Lebens

to ancient types —
with several extinct forms for if each species an ancient (1) is capable of
making 13 recent forms, twelve of the contemporaries must have left no off-
spring at all, so as to keep number of species constant. — bearing relation

With respect to extinction we can easily see that variety of ostrich Petise may
not be well adapted, and thus perish out, or on other hand like Orpheus
being favourable



Eine Ikone der Evolutionstheorie: Der erste Stammbaum, den Charles Darwin im Jahr 1837 in eines seiner Notizbücher kritzeltte, lange bevor er im Jahr 1859 mit „Origin of Species“ an die Öffentlichkeit ging und damit eine weit über die Wissenschaft hinaus wirkende wissenschaftliche Revolution auslöste.



Das Titelbild zeigt das Mündungsdelta des sibirischen Stroms Lena.

Eine unüberblickbare Fülle von Arten und Formen ist das offensichtliche Ergebnis der Geschichte des Lebens, die vor über 3,5 Milliarden Jahren begann. Nirgends lässt sich diese Vielfalt beeindruckender demonstrieren als an den Käfern. „An inordinate fondness for beetles“ – eine außergewöhnliche Vorliebe für Käfer – bescheinigte der britische Biologe und Evolutionstheoretiker John Haldane (1892–1964) in einem berühmten Bonmot mit einem ironischen Augenzwinkern dem Schöpfer. Immerhin stellen Käfer ein Viertel der heute bekannten Tierarten.

Eine Vielfalt, die auch Charles Darwin in den Bann schlug. Er begann seine wissenschaftliche Karriere während seines Theologiestudiums in Edinburgh als begeisterter Käfersammler. Ob Käfer, Rankenfüßer oder Regenwürmer: Auch als Theoretiker behielt Darwin die biologische Vielfalt stets im Blick. Als sein eigener Kritiker suchte und fand er dort Prüfsteine für seine Evolutionstheorie, die er über mehr als zwanzig Jahre laufend weiterentwickelte und mit zahllosen Beispielen untermauerte.



Namensverzeichnis



(Verzeichnis aller erwähnten Personen mit Ausnahme von Charles Darwin)

A

- Abzhanov, Arkhat 65
Ahlquist, Jon Edward 154
Aldrovandi, Ulisse 148
Friedrich II. 14
Aristoteles 14, 148

B

- Baer, Karl Ernst von 25
Barlow, Nora 35
Beach, Henry 173
Behe, Michael 178
Bonnet, Charles 15
Bronn, H.G. 22
Buffon, Georges de 15, 17

C

- Carroll, Lewis 87
Cavalier-Smith, Thomas 161
Cook, James 28
Correns, Carl Erich 26
Courtenay-Latimer, Marjorie 131
Covington, Syms 36
Crick, Francis 154
Cuvier, Georges 16, 17f

D

- Darwin, Erasmus 20
Dawkins, Richard 27
Diderot, Denis 14
Dobzhansky, Theodosius 26
Dubois, Eugene 25

E

- Eigen, Manfred 27
Eldredge, Niles 27

F

- Fisher, Ronald 26, 179
FitzRoy, Robert 28, 33
Frank, Albert Bernhard 89
Franklin, Rosalind 152

G

- Gamble, C. 143
Gesner, Conrad. 148
Gilbert, Walter 154
Gmelin, Johann Georg 15
Goethe, Johann Wolfgang von 15, 16
Goldschmidt, Richard 26
Gould, John 33f, 133
Gould, Steven Jay 27
Grant, Peter und Rosemary 53, 65, 69

H

- Haeckel, Ernst 24f, 134, 179
Hague, Dyson 173
Hamilton, William 105, 119, 121
Hardy, Godfrey 26
Hennig, Willi 26, 149
Henslow, John Stevens 20, 32
Hilgendorf, Franz 10, 24
Hooke, Robert 14
Hooker, Joseph 4, 20f
Huxley, Aldous 23
Huxley, Julian 23
Huxley, Thomas Henry 22f, 136, 179

J

- Jäger, Gustav 23f
Jones III, John 179

K

- Kant, Immanuel 16
Karl Eugen, Herzog von Württemberg 16
Kielmeyer, Carl Friedrich von 16, 17
Kimua, Motoo 27

L

- Lack, David 52
Lamarck, Jean-Baptiste 8, 17
Leibniz, Gottfried Wilhelm 14
Linné, Carl von 9, 15, 148
Lyell, Charles 19f, 32

M

- Magnus, Albertus 148
Malthus, T.R. 12, 19f
Margulis, Lynn 88
Martens, Conrad 29
Marx, Karl 177
Maupertius, Pierre L.M. de 14
Mayr, Ernst 6, 7, 26
Mendel, Gregor 20, 24
Mereschkowski, Konstantin 89
Meyer, Axel 48
Morgan, Thomas 26, 154
Morris, H.M. 174
Mullis, Kary 152

O

- Oken, Lorenz 15, 17
Oktar, Adnan 177

P

- Pääbo, Svante 146
Plinius der Ältere 148

R

- Rolle, Friedrich 23
Roux, Wilhelm 154

S

- Saint-Hilaire, Geoffroy 15, 17f
Sanger, Frederick 154
Schimper, Andreas 89

Kristensen, Reinhardt Møbjerg 155

Schindewolf, Otto Heinrich 26
Schleicher, August 24
Schmid, Karl Rudolph 25
Silbley, Charles 154
Smith, James L.B. 131
Smith, John Maynard 27
Stringer, Chris. 143
Swammerdam, Jan 119

T

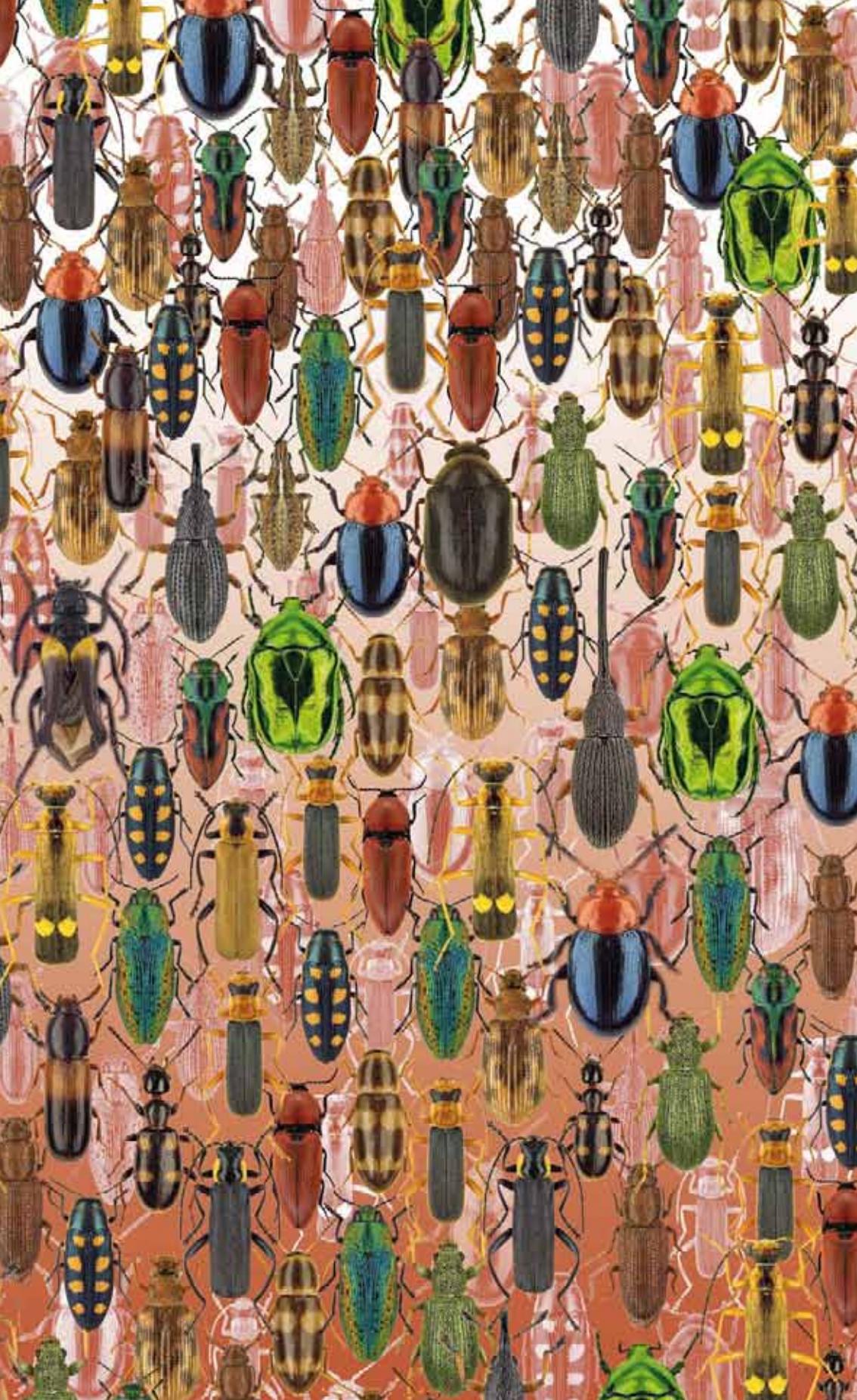
Tabin, Cliff 64, 66, 68
Theophrast 14
Thorne, Alan G. 141
Tschermark von Seysenegg, Erich 26

V

Vogt, Carl 23
Vries, Hugo de 26

W

Wallace, Alfred 9, 21f, 23
Watson, James 154
Wedgwood, Emma 20
Weinberg, Wilhelm 26
Weismann, August 154, 179
Whitcomb, C. 174
Wilberforce, Samuel 22, 179
Wilson, Allan 141
Wilson, Edward O. 27, 120
Wolpoff, Milford 141
Wright, Sewall 26



Herausgeber:
Ulrich Schmid
Günter Bechly

Evolution

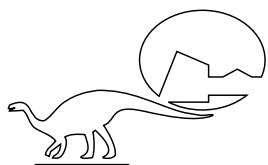
Der Fluss des Lebens

Stuttgarter Beiträge
zur Naturkunde

Serie C, Band 66 | 67, 2009

mit Beiträgen von:

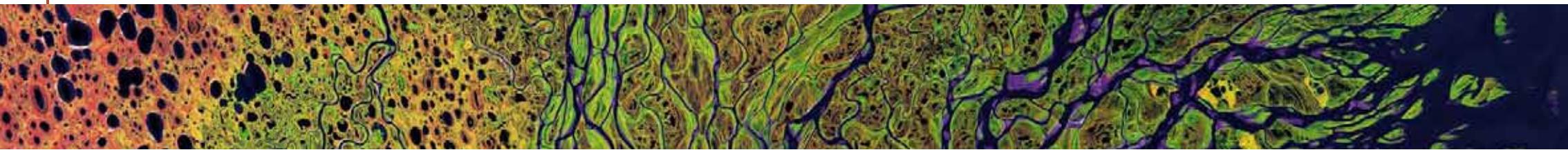
Günter Bechly, Martin Blum, Ronald Fricke,
Matthias Glaubrecht, Hans-Dieter Görtz,
Hansjörg Hemminger, Isabel Koch,
Lars Krogmann, Ulrich Kull, Martin Nebel,
Ulrich Schmid, Rainer Schoch,
Johannes Steidle, Philipp Vick,
Friederike Woog, Reinhard Ziegler



STAATLICHES
MUSEUM FÜR
NATURKUNDE
STUTTGART

Forschungsmuseum
Am Löwentor und
Schloss Rosenstein

- 4 Editorial
- 6 Darwin – die Evolutionstheorie(n)
- 14 Darwin – das historische Umfeld
- 28 Die andere Vermessung der Welt
– Darwins Reise mit der Beagle
- 38 Wie entstehen Arten?
- 52 Evolution jetzt und heute – natürliche
und sexuelle Selektion bei Vögeln
- 62 Genprogramme im Embryo kontrollieren
die Schnabelformen der Darwinfinken
- 70 Schritt für Schritt – wie aus Fischen
Landbewohner wurden
- 81 Coevolution
- 89 Symbiose
- 100 Eigennutz und Altruismus
- 115 Soziale Insekten: Darwins Dilemma
- 124 Lebende Fossilien
- 136 Von Darwin zur afrikanischen Eva
– Ursprung und Entwicklung des
Menschen
- 148 Der neue Baum des Lebens
- 173 Kreationismus und „Intelligentes
Design“
- 180 Literatur, Autoren, Impressum



Doppeljubiläum im Jahr 2009: Vor 200 Jahren, am 12.2.1809, wurde Charles Darwin geboren, fünfzig Jahre später, am 24.11.1859, erschien sein epochemachendes Werk, mit dem er die moderne Evolutionstheorie begründete: „On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life“ (Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampf ums Dasein).

Der trocken-sachliche Titel tarnte eine Revolution. Und zwar keine rein wissenschaftliche, obwohl auch hier mit einer heute kaum mehr vorstellbaren Leidenschaft und Schärfe gestritten wurde. Hinter der wissenschaftlichen Diskussion zur Evolutionstheorie stand aber immer auch eine brisante gesellschaftliche Frage. Wenn Arten nicht geschaffen wurden, sondern sich natürlich entwickelt haben, verliert der Mensch die Sonderstellung, die er für sich so lange und ganz selbstverständlich beansprucht hatte. Seine (Vor-)Geschichte wird Teil der Biologie, seine göttliche Legitimation zweifelhaft. Das stürzt nicht nur den Einzelnen in Orientierungs- und Gewissensnöte. Das untergräbt auch das Fundament einer Gesellschaft, die auf gottgegebenem und nicht zu hinterfragendem Oben und Unten basiert.

Darwin, als Sohn eines wohl situierten Arztes in Shrewsbury/England geboren, gehörte zu den Privilegierten. Finanziell abgesichert

und vom engen Netz der wissenschaftlichen und bis weit in die Kirche reichenden gesellschaftlichen Beziehungen profitierend, lebte er als Privatgelehrter auf einem Land- sitz in Downe südlich von London. Dass er seine Evolutionstheorie über mehr als zwei Jahrzehnte im Geheimen entwickelte und sich nur wenigen Vertrauten in vorsichtigen Gesprächen etwas öffnete, zeigt: Darwin wusste, dass mehr auf dem Spiel stand als seine persönliche (wissenschaftliche) Reputation: „It is like confessing a murder“ – es ist, als gestehe man einen Mord – schrieb er in einem seiner Briefe an den befreundeten Botaniker Joseph Hooker, den er von seinen Gedanken zu überzeugen suchte.

Darwins Evolutionstheorie hat im Kern Bestand – bis heute. Das biologische Wissen der Menschheit übersteigt das zu Darwins Zeiten um ein Vielfaches; in den letzten Jahrzehnten ist es mit neuen Zweigen wie Genetik und Molekularbiologie regelrecht explodiert. Dabei blieb es nicht aus, dass manche Beobachtungen Darwins heute als überholt, manche Deutungen sogar als falsch gelten. Das ändert jedoch nichts an seinen wesentlichen Erkenntnissen. Die in 150 Jahren auf dem von Darwin gelegten Fundament entwickelte Evolutionstheorie gilt heute als eine der am besten fundierten und wichtigsten Theorien aller Naturwissenschaften und ist die zentrale Grundlage für das moderne naturalistische Weltbild, das die Welt ohne übernatürliche Eingriffe zu erklären versucht.

In 15 Artikeln ziehen wir mit diesem Band eine Zwischenbilanz nach 150 Jahren Evolutionstheorie und verknüpfen damit Darwin und sein historisches Umfeld mit der aktuellen Evolutionsforschung.

Darwiniana

Die ersten drei Kapitel sind Charles Darwin selbst gewidmet. Sie geben einen knappen Überblick über die Kernpunkte seiner Evolutionstheorie, skizzieren das historische Umfeld von Idee und Person und nehmen Sie mit auf die berühmte fünfjährige Weltreise mit der „Beagle“, die prägende Erfahrung im Leben Darwins.

Artbegriff und Artentstehung

„On the Origin of Species“ – der Spezies- oder Artbegriff ist von entscheidender Bedeutung und wird ebenso intensiv diskutiert wie die Mechanismen der Artbildung. Die Theorie der Artbildung wird vor allem mit Beispielen aus der Evolution der Fische illustriert, die natürliche Selektion als treibende Kraft der Veränderung mit solchen aus der Vogelwelt. Dabei spielen die Darwinfinken eine besondere Rolle (obwohl Darwin selbst sie eher links liegen gelassen hat). Nahtlos schließt sich ein Einblick in „Evo-Devo“ an und zeigt die enorme Bedeutung der Embryonalentwicklung für das Verständnis von Evolutionsprozessen. Neue Erkenntnisse zur frühen Geschichte der Landwirbeltiere belegen, dass sich auch die „großen Schritte“ aus der Summe kleiner Veränderungen erklären lassen.

Coevolution und Symbiose, Eigennutz und Altruismus

„Struggle for life“, ein meist etwas unglücklich mit „Kampf ums Dasein“ übersetzter Begriff Darwins, hat für viele – gerade auch viele Nicht-Biologen – zu einem sehr einseitigen und letztlich falschen Verständnis von Evolution als Kampf aller gegen alle geführt. In biologischen Systemen spielen aber Kooperationen bis hin zur (teilweisen) Aufgabe der Selbstständigkeit in engen Symbiosen eine entscheidende Rolle.

Lebende Fossilien

Den „großen Konservativen“ der Evolutionsgeschichte ist ein eigenes Kapitel gewidmet.

Ursprung des Menschen und Der neue Baum des Lebens

Der Molekularbiologie verdanken Systematik und Evolutionsforschung entscheidende Impulse. Ob Detailfragen wie die Evolution des Menschen untersucht oder die Verwandtschaft und Abstammung der Großgruppen (Stämme) neu bewertet werden: Moderne Ansätze kombiniert mit traditionellen Untersuchungsmethoden lassen manche überkommene Lehrmeinung fragwürdig erscheinen und befähigen den wissenschaftlichen Fortschritt.

Kreationismus und Intelligent Design

Immer noch ist die Evolutionstheorie in Teilen der Gesellschaft umstritten – und wie vor 150 Jahren spielen auch weltanschauliche und religiöse Argumente eine Rolle.

Darwin – die Evolutionstheorie(n)

Ulrich Schmid

So sehr sich die Bilder und Metaphern der Schöpfungsgeschichte von der Gedankenwelt Charles Darwins unterscheiden: Die Bibel und „Die Entstehung der Arten“ haben eines gemeinsam. Beide Bücher haben die Welt – oder besser: unsere Sicht auf die Welt – völlig verändert. Gemeinsam, wenn auch in ganz unterschiedlicher Weise, prägen sie heute unsere Weltanschauung und unser Wertesystem.

Die nächsten Seiten geben eine kurze Einführung in die Evolutionstheorie Charles Darwins – kein Ersatz für die Lektüre des Originals. Auch 150 Jahre nach seiner Entstehung ist „On the Origin of Species“ ein faszinierendes Buch, das Werk eines ebenso vielseitig wie gründlich arbeitenden Naturforschers, der sich durchaus bewusst war, welche Wirkung seine Gedanken auch jenseits der Wissenschaft entfalten würden.

Evolution – Tatsache oder „nur“ Theorie?

Evolutionsbiologie hat zwei völlig unterschiedliche Gesichter. Einerseits ist sie eine historische Wissenschaft, die im Prinzip ähnliche Ansätze verfolgt wie die klassische Ge schichtsschreibung. Dabei sind nicht Ruinen, Pergamente und Schlachtfelder die Dokumente, die es aufzufinden und in einen Kontext zu stellen gilt, sondern Fossilien. Ihre Erhaltung, ihre Einbettung in das umgebende Sediment und dieses Sediment selbst geben zusätzliche Informationen, um die Geschichte des Lebens zu schreiben. Historische Abläufe – ob es sich nun um die Geschichte der französischen Revolution oder das Aussterben der Dinosaurier handelt – sind einmalig. Muster lassen sich nicht soweit erkennen, dass konkrete Aussagen über die Zukunft möglich werden.

Auf der anderen Seite ist Evolutionsbiologie eine typische Naturwissenschaft, die Gesetzmäßigkeiten und Muster erforscht, Hypothesen und Theorien bildet und diese durch ständige Überprüfung weiterentwickelt.

Seit dem Auftreten erster einzelliger Organismen vor Jahrtausenden haben die Komplexität und Diversität der Baupläne enorm zugenommen. Datierbare Fossilien – Stein gewordene Geschichte des Lebens – belegen zum Teil langfristige, durch Übergangsformen verbundene Entwicklungen im Kleinen S.10 wie im Großen S.70. Dass eine Entwicklung in Zeit und Raum stattgefunden hat, ist für viele so offensichtlich, dass ihnen Evolution schlicht als Tatsache gilt. Besondersprononciert formuliert das Ernst Mayr, einer der Altmeister der Evolutionsbiologie. Für ihn „stellt die Evolution als solche keine Theorie mehr dar. Sie ist ebenso Fakt wie die Tatsache, dass sich die Erde um die Sonne dreht und nicht umgekehrt. Veränderungen werden durch Fossilfunde in genau datierbaren geologischen Schichten dokumentiert – das sind die Fakten, die wir als Evolution bezeichnen.“ Wie Evolution funktioniert, welche Mechanismen bei der Entstehung, der Veränderung und der Aufspaltung von Arten

wirken, gehört dagegen in den Bereich der Evolutionstheorie.

Andere Evolutionsbiologen gehen weniger weit und sprechen auch für den erstgenannten Aspekt der Evolution „nur“ von Theorie. Das bedeutet nicht, dass sie heimliche Zweifel an der Evolution als solcher haben und sich ein Hintertürchen offen halten wollen, sondern dass es zum Wesen der Wissenschaft gehört, nicht Wahrheiten zu verkünden, sondern Theorien aufzustellen und diese permanent an der beobachteten Realität zu messen. Theorien müssen prinzipiell überprüfbar sein und

können keine Aussagen über Dinge machen, die sich dieser Überprüfbarkeit grundsätzlich entziehen, also durch Beobachtungen oder Experimente weder verifizierbar (zu bestätigen) noch falsifizierbar (zu widerlegen) sind. Klaffen Lücken zwischen Realität und Theorie, muss die Theorie erweitert oder auch ganz verworfen und durch eine andere ersetzt werden. Was die Evolutionstheorie angeht: Nach 150 Jahren gehört sie in all ihren Facetten zu den best überprüften und best fundierten wissenschaftlichen Theorien, die wir haben.

Die Evolutionstheorie(n) von Charles Darwin

Charles Darwin war nicht der erste, der über Evolution nachgedacht hat. Andere Naturwissenschaftler, Philosophen und Theologen haben das schon vor ihm getan S.14. Aber Darwin hat als erster mit einer unglaublichen Fülle von Beispielen – viele von ihnen auf eigene Beobachtungen und Experimente zurückgehend – eine klare, gut fundierte und überprüfbare Theorie aufgestellt, wie Evolution funktioniert. Damit hat er das bis heute

tragfähige Fundament für die Evolutionsbiologie als Wissenschaft gelegt. Ernst Mayr (1904–2005), der in Kempten geboren wurde und in Harvard zu einem der berühmtesten Evolutionsbiologen unserer Zeit wurde, hat sich wie kaum ein anderer mit Darwins Lebenswerk auseinandergesetzt. An seine griffige Gliederung des großen Darwinschen Gedankengebäudes in mehrere weitgehend unabhängige Theorien lehnen wir uns hier an.

1 Evolution ist Realität

Die Fossilien sprechen eine klare Sprache und lassen eine eindeutige Aussage zu: Evolution ist Realität. Sie belegen, dass die Welt weder immer gleich war noch sich in ewigen Kreisläufen bewegt. Sie zeigen (teils gerichtete) Veränderung, wobei sich einzelne Stammeslinien von Tieren und Pflanzen durch enge

Ketten von Fossilien über viele Jahrtausende verfolgen lassen.

Charles Darwin hat diese geschichtliche Dimension der Evolution zwar als erster mit einem reichen Material untermauert, aber nicht „erfunden“. Die „Fossilienfrage“ – wie kommen Muscheln und Haizähne in Stein und

ins Gebirge? – hat einige der klügsten Köpfe Europas beschäftigt, seit mit der Renaissance das naturwissenschaftliche Denken wiedergeboren wurde. Der Evolutionsgedanke war damit schon seit geraumer Zeit intensiv in der

Diskussion und prägte genau 50 Jahre vor der „Entstehung der Arten“ bereits die „Philosophie zoologique“, die der französische Naturforscher Jean-Baptiste Lamarck schon im Jahr 1809 veröffentlichte S.17.



Γ1 Fossilien sind Zeugnisse vergangenen Lebens. Die halb aus dem Gestein präparierte Garnele *Antrimpos undenarius* lebte vor 150 Millionen Jahren in einer tropischen Lagune der Jurazeit (Schwäbische Alb, Nusplinger Plattenkalk, Oberer Weißer Jura).

nahme. „Licht wird auch fallen auf den Menschen und seine Geschichte“, schrieb Darwin lapidar in seinem Hauptwerk. Und genau daran entzündete sich ein heftiger Streit, der nicht nur zwischen Wissenschaft und Kirche

ausgetragen wurde, sondern auch die Naturforscher spaltete. Selbst Alfred Wallace, Mitentdecker der Selektion als treibender Kraft der Evolution S.22, billigte dem Menschen eine Sonderstellung außerhalb der Naturgesetze zu.



Γ2 Keine Darwin-, sondern Buchfinken: Auf der Kanareninsel Teneriffa lebende Buchfinken unterscheiden sich deutlich von denen des Festlands. Die Inselform *Fringilla coelebs canariensis* hat sich aus früher eingewanderten Vorfahren der Festlandspopulation entwickelt.

2 Verwandte Arten haben gemeinsame Vorfahren

Lamarck hatte sich „nur“ mit der Veränderung der Arten im Lauf der Zeit beschäftigt und die Entstehung neuer Formen durch spontane Zeugung angenommen. Zwar hat er – vermutlich als erster – einen Stammbaum dargestellt, doch laufen die verschiedenen Abstammungslinien nach seiner Vorstellung weitgehend parallel. Dem setzte Darwin die Theorie der gemeinsamen Abstammung entgegen. Von einer Stammart ausgehend entwickeln sich verschiedene, zunächst noch nahe miteinander verwandte und sehr ähnliche Arten. Darwin dachte aber weit darüber hinaus, nämlich dass „alle Tiere und Pflanzen von einer einzigen Urform herrühren,

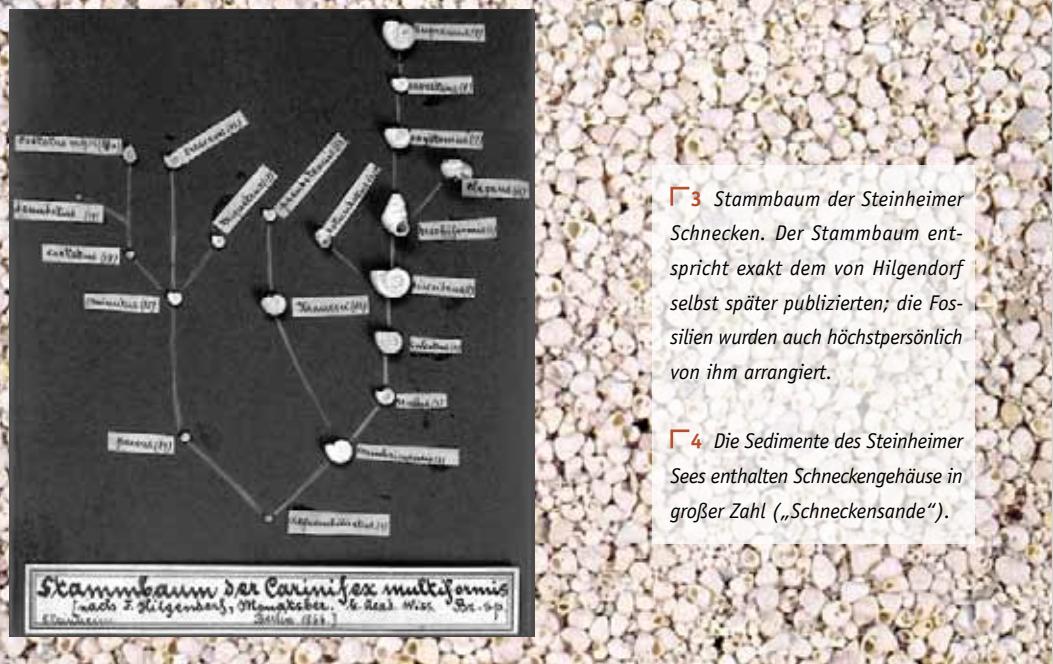
der erstmals Leben eingehaucht wurde“. Die einmalige Entstehung des Lebens auf der Erde und die Entstehung der gesamten Vielfalt durch evolutionäre Abläufe gilt heute als gesichert.

Es waren übrigens nicht die berühmten und später nach ihm benannten Finken von Galápagos, die für Darwin zum Schlüsselergebnis wurden, sondern drei Arten von Spottdrosseln, die auf verschiedenen Inseln des Archipels vorkamen und die offensichtlich von einem auf dem südamerikanischen Festland lebenden gemeinsamen Vorfahren abstammten. Die Theorie der gemeinsamen Abstammung setzte sich schnell durch – mit einer Aus-

3 Evolution findet in kleinen Schritten statt

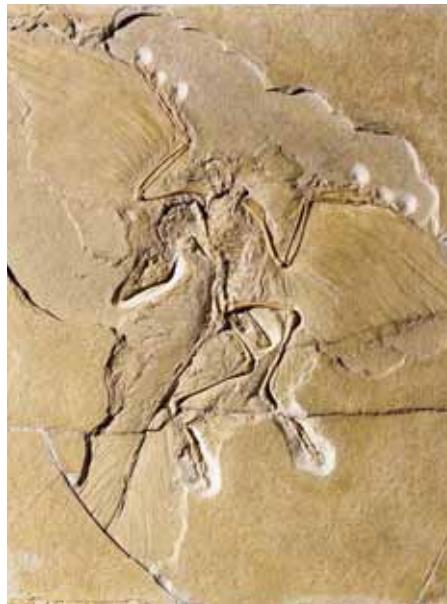
Natura non facit saltum – die Natur macht keine Sprünge: Sieben Mal erscheint diese von Carl von Linné über hundert Jahre zuvor geprägte Feststellung in der „Entstehung der Arten“. „Da natürliche Zuchtwahl nur durch Häufung kleiner aufeinander folgender günstiger Abänderungen wirkt, so kann sie keine großen und plötzlichen Umgestaltungen bewirken; sie kann nur mit sehr langsamem und kurzen Schritten vorgehen“, schreibt Darwin und knüpft mit der Vorstellung, dass sich Evolution in kleinen Schritten und ohne plötzliche große Änderungen vollzieht, an Lamarck an. Für viele Naturforscher dieser Zeit, vor allem solche, die sich intensiv mit

Paläontologie beschäftigten, war das eine absurde Vorstellung. Gleitende Übergänge lassen sich bei Fossilien kaum beobachten, im Gegensatz zum scheinbar plötzlichen Auftreten völlig neuer Baupläne. Allerdings ist Fossilisation an sich schon ein extrem unwahrscheinlicher Vorgang. Die Chance, dass sich häufige, weit verbreitete und lange Zeit kaum veränderte Arten fossil erhalten, ist zudem ungleich größer, als die, einen fossilen Beleg für schnelle evolutionäre Entwicklungen zu finden, wie sie in kleinen Populationen ablaufen. Unmöglich ist es aber nicht: Nur zwei Jahre nach der Veröffentlichung der „Entstehung der Arten“ wurde bei Solnhofen



■ 3 Stammbaum der Steinheimer Schnecken. Der Stammbaum entspricht exakt dem von Hilgendorf selbst später publizierten; die Fossilien wurden auch höchstpersönlich von ihm arrangiert.

■ 4 Die Sedimente des Steinheimer Sees enthalten Schneckengehäuse in großer Zahl („Schneckensande“).



■ 5 Der Urvogel Archaeopteryx ist das berühmteste Bindeglied zwischen zwei vorher als völlig getrennt angesehenen Gruppen, den Reptilien und den Vögeln.

Steinheimer Schnecken – Evolution im Kratersee

Das Fehlen von Zwischengliedern in Evolutionsreihen bereitete Darwin einiges Kopfzerbrechen und beflogelte seine Kritiker. Umso interessanter sind direkte Nachweise zeitlich aufeinander folgender Arten, die offensichtlich auseinander hervorgegangen sind. In diesem Zusammenhang ist ein unscheinbares Kärtchen aus den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart von großem wissenschaftshistorischen Interesse. Es zeigt den ersten Stammbaum, der je mit Hilfe von Fossilien erstellt wurde. Erarbeitet wurde er von Franz Hilgendorf, der sich in seiner Doktorarbeit von 1863 mit den Süßwasserschnecken aus dem Steinheimer Becken auseinandersetzte. Viele

Seen sind sehr kurzlebig. Der durch einen Meteoriteinschlag entstandene Steinheimer See existierte dagegen sehr lange – Zeit genug für die lokale Evolution einer sehr auffälligen Schneckenfauna. Die nur wenige Millimeter großen Gehäuse bilden an manchen Stellen regelrechte „Schneckensande“. Hilgendorf erkannte, dass sich die Schnecken in den Ablagerungen von unten nach oben (also im Lauf der Zeit) verändern und sich in verschiedene Arten aufspalten. Er interpretierte diese Veränderungen weitgehend im Sinn der brandneuen Evolutionstheorie Charles Darwins. Darwin selbst nimmt in der 5. Auflage seines Werks (1869) Bezug auf Hilgendorf, verlegt Steinheim

dabei allerdings von der Schwäbischen Alb in die Schweiz: „Hilgendorf has described a most curious case of ten graduated forms of *Planorbis multiformis* in the successive beds of a fresh-water formation in Switzerland“. Die falsche geografische Zuordnung fand sich zunächst auch in den deutschen Übersetzungen und wurde erst in späteren Auflagen korrigiert: „.... Hilgendorf hat einen äusserst merkwürdigen Fall von zehn ineinander übergehenden Formen von *Planorbis multiformis* in den aufeinanderfolgenden Schichten des Miocen von Steinheim in Württemberg beschrieben“.

<http://www.paleoweb.net/hilgendorf/index.htm>

in Bayern der Urvogel Archaeopteryx geboren und damit die scheinbare Lücke zwischen kleinen Dinosauriern und den von ihnen abstammenden Vögeln geschlossen. Auch eine andere entscheidende „Weichenstellung“ in der Geschichte der Wirbeltiere, der mit zahlreichen evolutionären Neuerungen verbundene Übergang von wasserlebenden Fischen zu landlebenden Vierfüßern, wird durch neue Funde zunehmend transparent S.70. Darwin wusste nicht, wie Vererbung „technisch“ funktioniert. Die moderne Genetik entwickelte sich erst ab 1900. Auch von dort kam anfänglich Widerstand gegen den Dualismus, wie man die Evolution in vielen

kleinen Schritten nennt. Schließlich seien Erbgutveränderungen (Mutationen) sprunghaft und das Auftreten von „hopeful monsters“ durchaus denkbar – genetisch stark veränderte Individuen, die wesentliche Evolutionsschritte einleiten sollen. Entscheidend für die Entwicklung sind aber weniger individuelle Schicksale als das, was auf der Ebene der Populationen läuft. Evolution findet statt, wenn sich die Zusammensetzung der Gene und ihrer Varianten (Allele) im Genpool (= Gesamtheit aller Gene einer Population) verändert. Diese Erkenntnis hat zur Versöhnung von klassischem Darwinismus und Genetik in der Synthetischen Theorie der Evolution (1937–1947) beigetragen.

4 Natürliche Selektion ist die treibende Kraft der Evolution

Die Theorie von der natürlichen Auslese (natural selection) ist das Kernstück der Gedankenwelt Darwins. Damit entwickelte er die Idee eines rein mechanisch ablaufenden Optimierungsprozesses, der auf kein übergeordnetes Ziel zusteuer. Ausgangspunkt sind Lebewesen, die alle viel mehr Nachkommen produzieren, als zum Er-

halt der Population nötig sind. Dafür, dass die Bestände nicht ewig wachsen, sorgen die beschränkten Ressourcen, insbesondere Lebensraum und Nahrung. Wird es eng, entsteht Konkurrenz, und zwar nicht nur zwischen Arten, sondern vor allem – weil Artgenossen prinzipiell die gleichen Ansprüche und Bedürfnisse haben – auch innerhalb ei-

„**6** Blaue Paradiesvögel (*Paradisea rudolphi*) aus den Regenwäldern Neuguineas. Die Partnerwahl durch die Weibchen (links) führt zu einem starken Selektionsdruck und einem „Wettrüsten“ der Männchen, die durch ein prächtiges Federkleid und auffälliges Balzverhalten überzeugen müssen.



„**7** Die Flora und Fauna isoliert liegender Archipele spielten eine Schlüsselrolle bei der Erforschung der Entstehung der biologischen Vielfalt. Die auf den Kanarischen Inseln endemische (nur dort vorkommende) Eidechsengattung *Gallotia* ist mit fünf Arten auf verschiedene Inseln verteilt. Hier die Kanareneidechse *Gallotia galloti*.



ner Art. Daraus zog Thomas Robert Malthus in seinem im Jahr 1798 publizierten Werk „An essay on the principle of population“ (politische) Schlüsse, die die öffentliche Diskussion in England in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts prägten und auch auf Darwin entscheidenden Einfluss hatten [S.19](#).

Wer setzt sich durch? Das ist bei Tieren, Pilzen und Pflanzen nicht zuletzt eine Frage der genetischen Ausstattung, die individuell verschieden ist. Mit „besseren Genen“ hat man mehr Chancen, als Sieger im Kampf ums Dasein („struggle for life“) hervorzugehen, sich fortzupflanzen und damit seine Gene in die nächste Generation einzuschleusen. Wobei man sich den „Kampf ums Dasein“ nicht zu martialisch vorstellen darf. Es geht in aller Regel nicht unmittelbar um Leben oder Tod, sondern um das Leben nach dem Tod – in Form der eigenen Gene, die überleben. Das ist das Maß aller Dinge, dieses Ziel gilt es zu erreichen. Banales Kräftemessen „Mann gegen Mann“ ist dabei eher die Ausnahme. Konkurrenz um Lebensraum, Nahrung und Partner äußert sich meist viel subtiler. „Survival of the fittest“ wird deshalb auch

mit „Überleben des best Angepassten“ und nicht mit „Überleben des Stärkeren“ übersetzt. Fitness im Sinne Darwins hat eben nur wenig mit dem zu tun, was im Fitness-Center trainiert wird [S.114](#).

Hinter der Theorie von der natürlichen Auslese stecken genau genommen zwei Prozesse. Im ersten wird durch die Kombination mütterlicher und väterlicher Gene bei der Fortpflanzung eine unglaubliche Menge neuer genetischer Varianten geschaffen; dazu kommen spontane Veränderungen des Erbguts (Mutationen) in großer Zahl. Beides ist zufällig und absolut ungerichtet. Im zweiten Prozess, der eigentlichen Selektion, erhält das Ganze eine Richtung: Die jeweils herrschenden konkreten Umweltbedingungen bestimmen, welche Varianten erfolgreicher sind und damit auch, welche Gene in der nächsten Generation verstärkt präsent sind. Bleiben Umweltbedingungen lange konstant, sorgt die natürliche Selektion eher für stabile Verhältnisse. Ändern sie sich dagegen langfristig, entsteht ein starker Selektionsdruck. Evolutionäre Veränderungen können dann schnell sichtbar werden.

5 Evolution und Biodiversität

Natürliche Selektion ist die Antwort auf die Frage, wie Arten sich verändern, aber nicht auf die, wie neue Arten entstehen. Wenn das Leben auf der Erde einen einzigen Ursprung hat, braucht man eine Erklärung für die ungeheure, mehrere Millionen Arten umfassende biologische Vielfalt. Die Spottdrosseln von Galapagos gaben darauf ebenso Hinweise wie zwei Beobachtungen vieler anderer Forschungsreisender des 19. Jahrhunderts: (1) Die meisten Arten haben eine beträchtliche geografische Variabilität. (2) Auf isoliert liegenden Inseln oder Archipelen leben viele eigene (endemische) Arten, denen ihre nahe Verwandtschaft mit Festlandsarten oft noch anzusehen ist [F2, 7](#). Das erwies sich als Schlüssel zum Verständnis der Artbildung: Werden Populationen über lange Zeit durch wirksame Hindernisse getrennt, sorgen unterschiedliche Mutationen und Selektionsfaktoren dafür, dass sie sich in verschiedene Richtungen entwickeln. Treffen sie nach langer Zeit wieder aufeinander, sind die genetischen Unterschiede so groß geworden, dass sie keine Fortpflanzungsgemeinschaft mehr bilden, also zwei getrennte Arten geworden sind. Meere können solche Barrieren

bilden, weshalb sich auf entlegenen Inseln wie Neuseeland völlig abweichende Fluren und Faunen entwickelt haben. Für Murmeltiere dagegen sind Gebirge „Inseln“, auf die sie sich nach dem Eiszeitalter zurückgezogen haben und nun isoliert sind. Artbildung ist hier vorprogrammiert.

Ist Artbildung ohne eine solche geografische Trennung möglich? Und wenn ja, kommt sie nur ausnahmsweise oder regelmäßig vor? Bei Pflanzen besteht die Möglichkeit, dass zwei getrennte Arten ihr Erbgut einfach „zusammenwerfen“ – in Wirklichkeit ein ziemlich komplizierter Vorgang – und so eine neue, dritte Art bilden. Auf diese Weise ist eine unserer wichtigsten Nahrungspflanzen, der Weizen, vor einigen tausend Jahren in Vorderasien entstanden. Sehr viele Pflanzen sind auch aus natürlichen Kreuzungen (Hybridisierung) hervorgegangen. Bei Tieren galt die Artbildung ohne strikte geografische Trennung lange Zeit als (fast) völlig ausgeschlossen. Inzwischen mehren sich die Beispiele, die zeigen, dass es auch hier andere Wege gibt [S.46](#).

Darwin – das historische Umfeld

Ulrich Kull

Voraussetzung für jede wissenschaftliche Beschäftigung mit Lebewesen ist deren eindeutige Beschreibung und Benennung, so dass sie auch von anderen Personen wiedererkannt und untersucht werden können. Aristoteles (384–322 v. Chr.) wird von manchen daher als Begründer der Biologie bezeichnet. Er und sein Schüler Theophrast (371–285 v. Chr.) waren die ersten, die eine systematische Gliederung der Lebewesen nach eindeutigen Merkmalen vornahmen und nicht den Nutzen oder das Vorkommen der Organismen als Grundlage der Klassifikation verwendeten. Die Merkmale stuften sie nach ihrer Bedeutung ab, so dass ein hierarchisches Gliederungssystem entstand. Dieses System blieb bis in die Neuzeit weitgehend unverändert. Aristoteles und Theophrast gingen entsprechend der damals allgemein vertretenen Ansicht, die auf der unmittelbaren Beobachtung der Haus- und Nutztiere beruhte, davon aus, dass die Arten sich im Laufe der Zeit nicht verändern. Diese Annahme entsprach dem biblischen Schöpfungsbericht und blieb daher bis in die beginnende Neuzeit hinein unangefochten.

Die Vorgeschichte: Sind Lebewesen unveränderlich?

Im 16./17. Jahrhundert kam durch die sich allmählich entwickelnden Naturwissenschaften der Verdacht auf, dass Fossilien nicht, wie zuvor angenommen, Naturspiele seien, sondern dass es sich um Überreste früherer Lebewesen handele. Gottfried Wilhelm Leibniz (1646–1716) beschrieb in seiner „Protogaea“ Fossilien als Reste von Organismen, die durch große „Umwälzungen“ zumindest in Teilen der Erde verschwunden seien oder verändert wurden. Er wies auch nach, dass es in Mitteleuropa früher Elefanten gegeben haben müsse. Ähnliche Überlegungen stellte auch Robert Hooke (1635–1703) an.

Im 18. Jahrhundert entstanden erste Spekulationen über mögliche Veränderungen von

Arten, so z.B. durch Pierre Louis Moreau de Maupertuis (1698–1758), der von Friedrich II. zum Präsidenten der preußischen Akademie der Wissenschaften berufen worden war. Als Herausgeber der großen französischen Encyclopédie erklärte Denis Diderot (1713–1784) in Artikeln dieses Werkes die Ähnlichkeiten des anatomischen Baus verschiedener Vierfüßer-Gruppen mit ihrer Herkunft von einer Ausgangsform.

Georges Louis Leclerc, Comte de Buffon (1707–1788) ist der Verfasser einer umfangreichen Naturgeschichte, in der er allerdings seine Ansicht über die Entstehung von Arten mehrfach modifizierte. Infolge Drucks von theologischer Seite vertrat er zeitweilig

auch strikte Artkonstanz. Aufgrund der großen Ähnlichkeit von Pferd und Esel schloss er auf eine gemeinsame Ausgangsform; Verallgemeinerung dieses Prinzips führte ihn zur Annahme von Grundbauplänen, die durch äußere Einwirkungen unterschiedlich abgewandelt wurden. Derartige Überlegungen wurden die Grundlage der idealistischen Morphologie; sie tritt uns bei Geoffroy Saint-Hilaire, Goethe und Oken wieder entgegen. Buffon wies ferner darauf hin, dass die Erde älter sein müsse als wenige tausend Jahre, wenn auch das tatsächliche Alter unklar bleibe. Diese Erkenntnis ist Voraussetzung für jede Evolutionslehre, denn aus den bekannten Quellen war leicht zu erschließen, dass eine erkennbare Veränderung von Arten seit dem Altertum, also seit über 2000 Jahren, nicht stattgefunden hatte. Das aus Daten der Bibel ermittelte Alter der Erde (Usher-Lightford-Kalender), das von einer Schöpfung im Jahr 4004 v.Chr. ausging, ließ also Evolution nicht zu.

Schöpfer der bis heute gültigen Benennung und Klassifikation der Lebewesen ist Carl von Linné (1707–1778; vor Erhebung in den Adelsstand Carl Nilsson Linnaeus). Ihm verdankt man die konsequente Anwendung der binären Nomenklatur (jeder Organismus erhält Gattungs- und Artnamen) und die Festlegung der Arten durch knappe Beschreibungen (Art-Diagnosen). Der Klassifikation diente ein hierarchisches System mit einer festgelegten Rangordnung: Art, Gattung, Familie, Ordnung, Klasse, Stamm und Reich. Insbesondere bei Pflanzen beruhte sein Klassifikationssystem aber auf willkürlich gewichteten Merkmalen; es war ein „künstliches“ System.

Bei den Tieren konnte er Bau- und Gestaltähnlichkeiten besser nutzen und stellte z.B. den Menschen und die Affen zusammen in die Ordnung der „Herrentiere“ (Primate). Er wagte es allerdings nicht, der großen Ähnlichkeit von Mensch und Menschenaffen noch weitergehend Rechnung zu tragen: „Ich frage Sie und die ganze Welt nach einem Gattungsunterschied zwischen dem Menschen und dem Affen, d.h. wie ihn die Grundsätze der Naturgeschichte fordern. Ich kenne wahrlich keinen und wünsche mir, dass jemand mir nur einen einzigen nennen möchte. Hätte ich den Menschen einen Affen genannt oder umgekehrt, so hätte ich sämtliche Theologen hinter mir her: nach kunstgerechter Methode hätte ich es wohl eigentlich gemusst“ – so Linné in einem Brief vom 14.2.1747 an Johann Georg Gmelin (zitiert nach Junker 2006).

Linné ging von der Unveränderlichkeit der Arten (Artkonstanz) aus, erkannte aber, dass Arten eine gewisse Variationsbreite haben (er erstellte z.B. eine Tafel der Hundertasen) und fand später bei seinen Arbeiten an Pflanzen auch Artbastarde. Dies führte ihn zu der Überlegung, dass Arten vielleicht das Ergebnis von Kreuzungen und nur Gattungen stabil und unveränderlich seien, so dass neue Arten aus früheren hervorgegangen sein könnten.

Der Genfer Zoologe Charles Bonnet (1720–1793) entwickelte die Vorstellung einer Stufenleiter der Organismen (1779) von ganz einfachen, unvollkommenen Lebewesen bis hin zu den vollkommensten. Da er aber die Konstanz der Arten vertrat, ist diese Stufenleiter nicht im Sinne von Evolution zu verstehen.

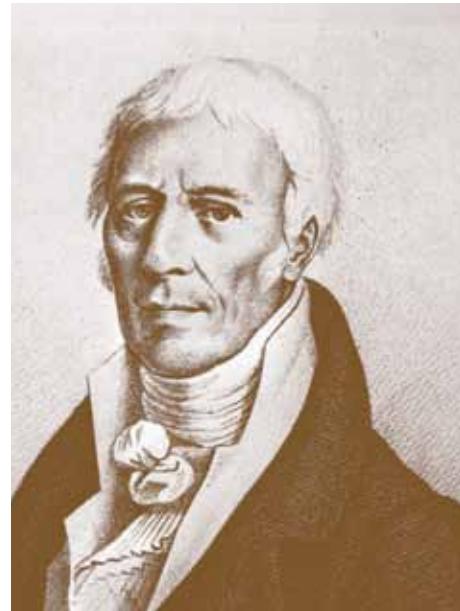
Frühe Vorstellungen zur Evolution

Der Philosoph Immanuel Kant (1724–1804), der die Naturwissenschaften seiner Zeit sehr gut kannte, wusste, dass die Erde ein Mindestalter von vielen Jahrhunderttausenden hat und bezeichnet in seiner „Kritik der Urteilskraft“ (1790) die Idee von der Evolution der Lebewesen als „gewagtes Abenteuer der Vernunft“, sprach aber von einer möglichen durchgängigen Verwandtschaft aller Lebewesen.

Schon früh äußerte auch Carl Friedrich (von) Kielmeyer (1765–1844) Gedanken zur Evolution. Er war Schüler der Hohen Karlsschule in Stuttgart gewesen und dort ab 1785, noch während der Promotion, als Lehrer (wir würden wohl sagen: Assistent) für Naturwissenschaften tätig geworden. In dieser Zeit schloss er Freundschaft mit dem vier Jahre jüngeren Georges Cuvier, der 1784–88 an der Karlsschule studierte. Im Jahr 1790 wurde Kielmeyer Professor für Chemie und Zoologie und gleichzeitig Vorsteher des Naturienkabinetts, aus dem später das Stuttgarter Naturkundemuseum hervorging. Großen Einfluss hatte die gedruckte Fassung seiner Rede zum Geburtstag des württembergischen Herzogs Karl Eugen 1793. Nach Schließung der Karlsschule wurde Kielmeyer 1796 nach Tübingen berufen, kehrte aber 1816 als Direktor der Sammlungen des Staates für Wissenschaft und Kunst nach Stuttgart zurück. Mit Cuvier stand er bis zu dessen Tod in Briefwechsel. Kielmeyer sprach die Hypothese der Evolution von Arten und der Entwicklung von niederen zu höheren Formen vor allem in seiner Vorlesung deutlich aus. Entsprechende Publikationen erfolgten durch ihn selbst nicht; jedoch zirkulierten in Fachkreisen Vorlesungsnachschriften, für die sich auch Goethe interessiert hat. Eine Drucklegung der Vorlesung über Allgemeine Zoologie kam erst 1840 zustande (herausgegeben



Γ8 Carl Friedrich von Kielmeyer
(1765–1844)



Γ9 Jean-Baptiste Lamarck
(1744–1829)

von G.W. Münter): „Es scheint daher, dass die Reihe der einzelnen organischen Arten auf unserer Erde auseinander hervorgegangen sei und dass die verschiedenen Arten von Organismen in einer wirklichen Form- und Compositionsbeziehung zueinander stehen, eben wegen ihrer Entwicklung aus einander. Die Ähnlichkeiten der Arten untereinander und ihre Verschiedenheit scheint in dem Ursprung, gleichsam von einem gemeinschaftlichen Vater, gegründet zu sein“. Auch die Bedeutung der Evolutionshypothese für die Systematik wird herausgestellt: „Während die systematische Einteilung der anorganischen Körper mehr künstlich ist, ist die der organischen natürlich, da sie auf Entwicklungsverwandtschaft sich gründet“. Gedanken ähnlich jenen Kielmeyers äußerte 1810 der Naturphi-

losoph und wirkmächtige Popularisator der damals neuen Erkenntnisse der Biologie (im Jahr 1822 gründete er die Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte) Lorenz Oken (eigentlich Okenfuß, 1779–1851), gab ihnen allerdings einen mehr philosophischen Charakter.
Es war Jean-Baptiste de Monet, Chevalier de Lamarck (1744–1829), der in seinem Hauptwerk „Philosophie zoologique“ (1809) den Evolutionsvorgang beschrieb und als erster einen Stammbaum aufstellte, insbesondere aber die Ursachen der Evolution diskutierte und so eine erste „Evolutionstheorie“ schuf. Lamarck stammte aus verarmtem französischem Landadel, war Schüler Buffons gewesen, wurde 1786 Kustos am Jardin des Plantes und 1793 Professor in Paris. Seine

Evolutionstheorie ging davon aus, dass den Lebewesen eine Kraft der Weiterentwicklung („Vervollkommenungstrieb“) innewohne. Dadurch verändern sie sich im Laufe der Zeit und unter dem Einfluss von Änderungen ihres Lebensraumes. Die Arten sterben nicht aus, sondern bei sich ändernder Lebensweise kommt es durch Gebrauch bzw. Nichtgebrauch von Organen zu Veränderungen im Bau. Nach heutiger Ausdrucksweise wäre dies eine Vererbung erworbener Eigenschaften. Diese erst im 20. Jahrhundert endgültig widerlegte Ansicht bezeichnet man daher als „Lamarckismus“, eine Namensgebung, die zu einem Negativimage des Autors geführt hat, das der bedeutenden Leistung Lamarcks für die Biologie (eine Bezeichnung, die Lamarck geschaffen hat!) nicht gerecht wird.

Den Auffassungen Lamarcks über das Zustandekommen der Evolution widersprach heftig und manchmal auch auf unfaire Weise sein Zeitgenosse und Kollege in Paris, Georges Cuvier. Georges Leopold Chrétien François Dagobert Cuvier (1769–1832) wurde im damals württembergischen Montbéliard (Mömpelgard) geboren. Von Herzog Karl Eugen erhielt er ein Stipendium für die Hohe Karlschule, an der er 1784–88 Philosophie, Naturwissenschaften und Kameralistik studierte und wo er Freundschaft mit C.F. Kielmeyer schloss. Veranlasst durch Geoffroy Saint-Hilaire kam er 1795 nach Paris. Beginnend mit einer Funktion als Professor für Vergleichende Anatomie begann eine steile Karriere als Wissenschaftler und Bildungspolitiker. Unter Napoleon war er zeitweilig Generalinspekteur des Unterrichtswesens (wir würden sagen: Kultusminister), 1814 wurde er Staatsrat, 1817 Ehrendoktor der Universität Tübingen, 1818 Mitglied der Académie Française, 1820 erhielt er den Titel eines Barons (de Montbéliard) und wurde 1831 schließ-

lich Pair von Frankreich. Untersuchungen an rezenten und fossilen Skeletten zeigten ihm, dass man die fossilen Säugetiere durch Vergleich mit heutigen Arten ins System der Lebewesen einordnen und Regeln für diese Einordnung angeben konnte. Die Fossilien erlauben es auch, auf die Lebensweise der Tiere zurückzuschließen. So wird Cuvier zum Begründer sowohl der vergleichenden Anatomie als auch der Paläontologie. Verschiedene Schichten einer Gesteinsabfolge enthalten unterschiedliche Fossilien, also muss es Aussterbe-Vorgänge gegeben haben – was Lamarck bestritten hatte. Mit Hilfe der Fossilien können Schichtfolgen an unterschiedlichen Orten parallelisiert werden; mit dieser Erkenntnis legte Cuvier die Basis für die Biostratigraphie. Seine hervorragende Kenntnis der Anatomie ermöglichte es ihm, das System Linnés zu verbessern. Er postulierte: Jede Tiergruppe hat einen typischen Bauplan, der innerhalb der Gruppe abgewandelt wird, aber Übergänge zwischen den Grundbauplänen gibt es nicht. Aus der vergleichenden Anatomie erkennt man, dass die Arten gut an ihre Umwelt angepasst sind. Diese harmonische Beziehung würde durch evolutive Veränderungen gestört; daher sind die Arten weitgehend als konstant anzusehen. Wenn nun in verschiedenen Schichtgliedern unterschiedliche (Wirbeltier-)Fossilien vorkommen, so bleibt zur Erklärung nur die Annahme von Katastrophen, durch die mehrmals viele der Arten ausgelöscht wurden, worauf neue von anderen Orten zugewandert seien („Katastrophentheorie“). Cuviers Denken auf der Basis der aus der Beobachtung abgeleiteten Baupläne der Tiergruppen führte zum berühmten Streit mit Geoffroy Saint-Hilaire in der Akademie der Wissenschaften („Akademiestreit“ von 1830).

Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772–1844) war seit 1793 Professor für Zoologie am Naturhistorischen Museum in Paris, das zum

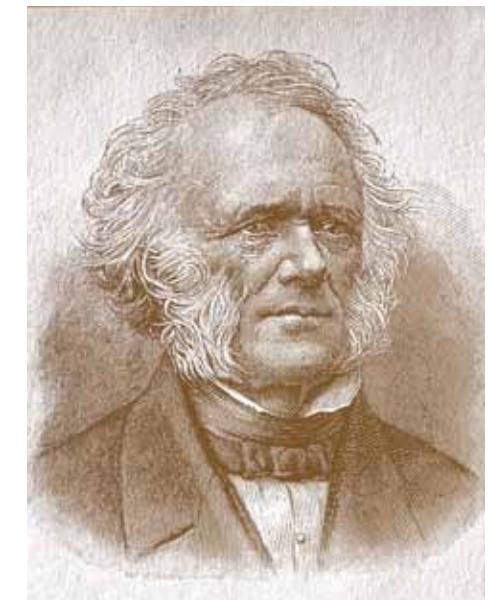
Jardin des Plantes gehörte, wo er 1794 einen Zoologischen Garten („Menagerie“) begründete. Er erkannte durch Vergleich die übereinstimmenden Grundbaupläne von Tiergruppen und verallgemeinerte diese immer weiter, so dass er schließlich einen einheitlichen Bauplan aller vielzelligen Tiere postulierte. Für Geoffroy St.-Hilaire ist der Typus die vorgegebene Grundstruktur, aus der einzelne Baupläne abzuleiten sind. Dies hatte Goethe, der anfänglich für Geoffroy Partei ergriffen hatte, in seiner Beschreibung des Akademiestreites sofort erkannt. Evolutive Änderungen kommen nach Geoffroy durch Umwelteinflüsse zustande; sie können – im Gegensatz zur Annahme Lamarcks – auch sprunghaft sein. Cuvier lehnte die Parallelisierung der Baupläne von Wirbeltieren und Wirbellosen radikal ab: „Die genaue Kenntnis würde solche Hirngespinste vermeiden“ und setzte sich damit im Akademiestreit gegenüber Geoffroy Saint-Hilaire letztlich durch. Die heutige molekularbiologische Evolutionsforschung hat weitgehende Homologien der für die Organbildung verantwortlichen Gene erkannt und so die Überlegungen von Geoffroy Saint-Hilaire teilweise gerechtfertigt.

Darwins Ideengeber

Dass die Erdgeschichte, die in den Abfolgen der Gesteinsschichten erkennbar wird, viel länger gedauert haben muss, als wenige tausend Jahre, war Lamarck, Cuvier und Geoffroy Saint-Hilaire klar. Aber wie lange sie gedauert haben könnte, blieb zunächst ungewiss. Die grundlegende Erkenntnis dazu stammt von (Sir) Charles Lyell (1797–1875). In seinem Hauptwerk „Principles of Geology“ (3 Bände, 1830–33; deutsch: Grundlagen der Geologie) erschloss er ein hohes Alter der Erde



Γ 10 Georges Cuvier
(1769–1832)



Γ 11 Charles Lyell
(1797–1875)

aufgrund der Überlegungen, dass die Kräfte, die heute die Erdoberfläche verändern, in früheren Epochen in gleicher Weise wirksam waren. Daher kann man aus Beobachtungen heutiger Vorgänge auf die Ereignisse der eingeschichtlichen Vergangenheit zurückschließen: Prinzip des Aktualismus. Ein Fluss gräbt sich im Laufe der Zeit immer weiter ein und verändert die Landschaft. Sammelt man Daten über den zeitlichen Ablauf solcher Vorgänge, so kann man die Zeiträume für Abtragungsprozesse ermitteln: Man findet Zeitspannen von Jahrhunderttausenden bis Jahrmillionen. Die Erkenntnis dieses sehr hohen Erdalters hatte großen Einfluss auf Charles Darwin, denn sie belegt, dass die für den Evolutionsvorgang erforderliche Zeit wirklich zur Verfügung stand. Weiterhin führte das Aktualismus-Prinzip Darwin zu der Annahme, dass im Verlauf der Geschichte der Lebewesen die Ursachen für

deren Veränderungen auch gleichartig geblieben sind. Als wichtiger Ideengeber für Darwin ist weiterhin Thomas Robert Malthus (1766–1834) zu nennen. Dieser britische Nationalökonom und Sozialphilosoph – zeitweilig auch anglikanischer Pfarrer – veröffentlichte 1798 sein Werk „An essay on the principle of population“ aufgrund von Beobachtungen an menschlichen Populationen. Diese würden eigentlich entsprechend der Fortpflanzungsrate mit „geometrischer Progression“ zunehmen (sich also mit jeder Generation verdoppeln), wenn sie nicht infolge der Begrenztheit der Nahrung und von Krankheiten daran „gehindert“ würden. Da die Ressourcen höchstens linear wachsen, kann die Populationsgröße allenfalls ganz allmählich ansteigen; häufiger bleibt sie näherungsweise konstant.

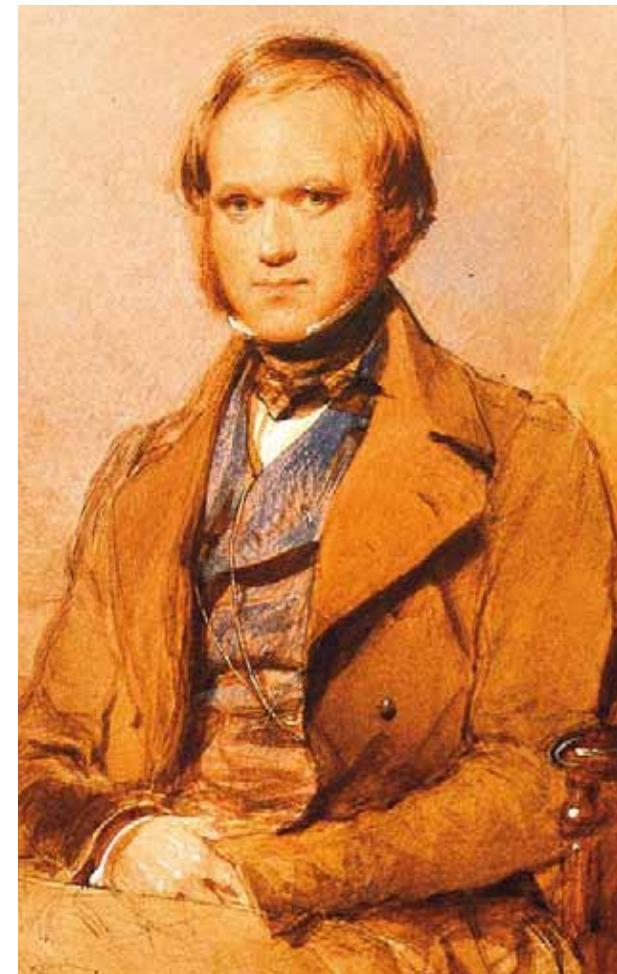
Charles Darwin

Charles Robert Darwin (1809–1882) fand die plausible Erklärung der Ursachen der Evolution, die dazuhin ohne umfangreiches Fachwissen verständlich ist und brachte die seinerzeit bekannten relevanten Fakten damit in Verbindung. So wurde er zum Begründer der Evolutionstheorie, die als umfassendste Theorie der wissenschaftlichen Biologie anzusehen ist.

Darwins Vater war Arzt; der Großvater Erasmus Darwin (1731–1802), ebenfalls Arzt, war im 18. Jahrhundert ein bekannter Naturforscher gewesen. Charles Darwin begann ebenfalls ein Medizinstudium, gab dieses aber auf, weil es ihn langweilte und er den Umgang mit Leichen als unangenehm empfand. Sein anschließendes Theologiestudium schloss er mit dem Bachelor ab und widmete sich, angeregt durch einen seiner theologischen Lehrer, John Stevens Henslow (1796–1861), der auch Botanik betrieb, dem Studium der Naturwissenschaften. Henslow vermittelte ihm nach dem Examen die Teilnahme als Naturforscher an der Vermessungsfahrt der „H.M.S. Beagle“ von 1831–1836, die ihm entscheidende Eindrücke für sein ganzes Forscherleben vermittelte S.28. Die Reisebeobachtungen veröffentlichte er als „Reise eines Naturforschers um die Erde“ im Jahr 1845. Auf der Reise wurde Darwin von der Veränderlichkeit der Arten überzeugt und erkannte, dass diese jeweils an ihren Lebensraum angepasst sind. 1839 heiratete er seine Cousine Emma Wedgwood und blieb ab 1842 in Downe (Kent) wohnhaft. Die wichtigsten Elemente seiner Theorie entstanden in dieser Zeit und wurden 1844 in einer nicht veröffentlichten Schrift niedergelegt, von der zur Absicherung – falls ihm etwas zustoßen sollte – seine Freunde, der Geologe Charles Lyell und der Botaniker Joseph D. Hooker, Abschriften erhielten.

Die Erkenntnis von Malthus, die Konstanz der Populationsgrößen betreffend, konnte Darwin bei Tierpopulationen absichern und führte ihn zur Annahme eines Wettbewerbs um die Ressourcen. Wie Züchter schon lange wussten, unterscheiden sich die Individuen einer Population. Ein erheblicher Teil dieser Variabilität ist erblich – auch wenn zur damaligen Zeit niemand wusste, wie diese Erblichkeit zustande kommt (dies wurde erst von Mendel ab 1865 erkannt – aber davon nahm damals kaum jemand Notiz). Darwin fragte bei Tierzüchtern und Gärtnern nach und erfuhr, dass Züchter die erwünschten Formen auslesen und mit diesen weiterzüchten, so dass ihre Zahl in der Population ansteigt. Er übertrug diese Verhältnisse auf die Natur; das unterschiedliche Überleben geht auf die Variabilität der Individuen zurück, zwischen denen Konkurrenz um Nahrung, Lebensraum, Geschlechtspartner u.a. entsteht. Diejenigen Varianten, die an ihre Umwelt am besten angepasst sind, haben im Mittel die meisten Nachkommen. Analog zur künstlichen Auslese des Züchters gibt es also eine natürliche Auslese oder Selektion (natural selection). Sie führt ganz allmählich zu neuen Arten. (Heute wissen wir, dass die Angepasstheit der Lebewesen immer nur relativ ist und dass Selektion auch Variabilität in Populationen aufrechterhalten kann.)

Im Juni 1858 erhielt Darwin einen Brief des Naturforschers Alfred Russel Wallace (1823–1913), in dem dieser über eine von ihm entwickelte Selektionstheorie berichtete. Sie glich völlig jener von Darwin. Wallace hatte schon 1855 eine erste Arbeit dazu publiziert, die aber kaum Echo gefunden hat. Nun aber erkannte Darwin, dass ihm möglicherweise die Priorität entginge, zumal Wallace ein Manuscript zur Publikation eingereicht

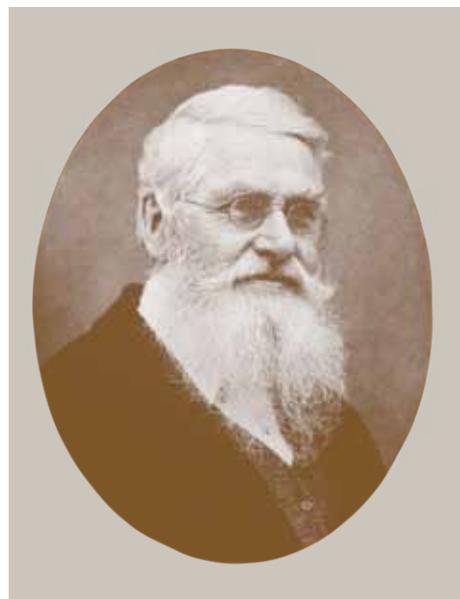


12 Charles Darwin
(1809–1882)

hatte. Darwin wandte sich an Lyell und dieser veranlasste zusammen mit Hooker, dass bei der Sitzung der Linnean Society of London am 1. Juli 1858, bei der weder Darwin noch Wallace anwesend waren, neben dem Aufsatz von Wallace auch ein Manuscript und ein Brief von Darwin verlesen wurde. Nennenswerte Reaktionen außerhalb der Fachkreise hatte dies aber nicht zur Folge. Darwin aber machte sich nun daran, seine Theorie zusammenfassend publikationsreif

darzustellen und am 24. November 1859 erschien das epochemachende Buch „The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life“. Die erste Auflage von 1250 Exemplaren war nach einem Tag vergriffen; bis zum Ende des ersten Jahres waren 3800 Exemplare verkauft. Eine Übersetzung ins Deutsche durch H.G. Bronn (1800–1862) wurde im Juni 1860 vom Schweizerbart-Verlag in Stuttgart herausgebracht. In dieser nun

vollständigen Darstellung der Theorie werden auch die Fossilien gewürdigt: Sie passen in das System der Organismen und ihre Abweichungen von heutigen Formen sind um so größer, je älter sie sind. Durch die Evolution kommt es fortlaufend zu Verzweigungen des Stammbaums. Evolution wird auch belegt durch die hierarchische Ordnung der Organismen. Je weiter man zeitlich zurückgeht, um so mehr Arten (und ebenso Gattungen, Familien, Ordnungen usw.) gehen auf einen gemeinsamen Vorfahren zurück. Die Veränderung geschieht so allmählich, dass man sie während eines Menschenlebens nicht erkennt. Sie erfolgt nie sprunghaft (wie das z.B. Lyell angenommen hatte). Wenn in der Fossilüberlieferung „Sprünge“ auftreten – und das ist häufig der Fall – so fehlen Bindeglieder, die nicht gefunden wurden: Sie sind „missing links“. Im Jahr 1861 wurde bei Solnhofen auf der Fränkischen Alb der erste Urvogel (*Archaeopteryx*) gefunden; er gelangte 1862 nach London. Da er Reptiliensemkeale aufweist, hat ihn Darwin in den späteren Auflagen seines Werkes als Bestätigung seiner Ansichten erwähnt. Zur Evolution des Menschen findet sich 1859 nur ein einziger Satz: „Licht wird fallen auf die Herkunft des Menschen und seine Geschichte“. Aber der Schluss auf die Evolution des Menschen lag in der Luft und bei der Tagung der Association for the Advancement of Science in Oxford kam es am 30. Juni 1860 zu einer Diskussion darüber. Der Bischof von Oxford, Samuel Wilberforce (wegen seiner aalglatten Rhetorik „Soapy Sam“ genannt) widersprach den Ausführungen von Thomas Henry Huxley, der die Theorie Darwins dargestellt hatte. Am Ende fragte er Huxley, ob er einen Affen als Großvater oder als Großmutter vorziehen würde. Der Wortlaut von Huxleys Antwort ist nicht genau überliefert; sinngemäß sagte er, dass er lieber einen Affen zum Großvater hätte als



13 Alfred Wallace
(1823–1913)

einen Mann, der sich über ein solches Thema in Witzen ergehe. Darwin selbst nahm erst 1871 dieses Thema auf mit dem Werk: „The descent of man, and selection in relation to sex“ (Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl) S.136. Zuvor hatte er mit einem Buch zum Blütenbau, vor allem von Orchideen, wichtige Grundlagen der Blütenökologie abgehandelt und 1868 Untersuchungen zur Variabilität („Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation“) publiziert. Mit seinem 1872 erschienenen Werk über den Ausdruck der Gemütsbewegungen bei Menschen und Tieren hat Darwin schließlich auch einen Baustein für die im 20. Jahrhundert entwickelte Tier- und Humanethologie geliefert. Mit der Bedeutung der Regenwürmer für die Bodenaufbereitung befasste sich Darwin noch in hohem Alter.
Am 19. April 1882 starb Darwin in Downe. Er wollte in der dortigen Familiengruft beige-

setzt werden. Einflussreiche Anhänger veranlassten dann aber ein Begräbnis in der Westminster Abbey in der Nähe der Gräber von Newton, Faraday und Lyell. Die „Times“ schrieb zu diesem Anlass: „Die Abbey braucht ihn mehr als er die Abbey“.

Die von Darwin begründete Theorie der Evolution wurde im Verlauf der Entwicklung der Biologie erweitert, erwies sich aber in allen

wesentlichen Aussagen als zutreffend. Sie ist, heute durch die Molekularbiologie untermauert, die einzige tragfähige Theorie für das Evolutionsgeschehen. Als Kuriosum sei erwähnt, dass die Bezeichnung „Evolution“ in Darwins Hauptwerk nicht vorkommt. Zum ersten Mal verwendet Darwin diesen Begriff offenbar in seinem Buch zur Variabilität und dann in seinem Werk über die Abstammung des Menschen.

Frühe Anhänger Darwins

Unter den frühen Anhängern Darwins ist als erster natürlich Alfred Russel Wallace (1823–1913) zu nennen, der unabhängig zur Selektionstheorie gelangt war, aber Darwins Priorität bezüglich der Evolutionstheorie stets neidlos anerkannte. Seine aufgrund seiner Forschungsreisen umfassende Kenntnis der Ökologie und Biogeografie ermöglichte es ihm, eine große Anzahl weiterer Belege für den Evolutionsvorgang beizubringen. Im Jahr 1889 veröffentlichte er ein zusammenfassendes Buch unter dem Titel „Darwinism“ und wurde dadurch zum Schöpfer des Begriffes „Darwinismus“. Dieser leistete durch die Endung „-ismus“ insbesondere im Deutschen der falschen Ansicht Vorschub, es handele sich um eine Ideologie – ein Missverständnis, das bis heute nicht ausgerottet ist! In höherem Alter trat Wallace, der sich übrigens auch mit okkulten Phänomenen befasste, unter anderem mit pazifistischen und sozialistischen Publikationen in Erscheinung.

Bereits erwähnt wurde Thomas Henry Huxley (1825–1895) – genannt „Darwin’s Bulldog“ – außerhalb von Fachkreisen durch die Verteidigung Darwins gegen die Anfeindungen des Bischofs Wilberforce bekannt geworden und eifriger Propagandist Darwins in Großbritan-

nien. Er gehörte 1869 zu den Mitbegründern der Zeitschrift „Nature“. Enkel von ihm waren der Schriftsteller Aldous Huxley („Schöne neue Welt“) und der Biologe Julian Huxley. Frühe Propagandisten der Theorie Darwins im deutschen Sprachraum waren vor allem jüngere Fachkollegen. Im Jahr 1863 publizierten der Geologe und Paläontologe Friedrich Rolle (1827–1887) und der Zoologe Carl Vogt (1817–1895) entsprechende Darstellungen. Schon 1860 hatte in Wien Gustav Jäger (1832–1917) in Vorträgen die Lehre vorgestellt. Er war ab 1867 Privatdozent am Polytechnikum in Stuttgart und 1870–84 Professor für Zoologie, zugleich auch an der Landwirtschaftlichen Akademie Hohenheim. Im Jahr 1869 publizierte er seine Vorträge, nachdem er sie in Stuttgart gehalten hatte. Darin unterscheidet er zwischen der Abstammungslehre (Prinzip der Evolution) und der kausalen Erklärung durch Darwin. Er stellte sich als „Darwinianer“ mit „Überzeugung auf den Boden des Christentums“ und schließt sein Buch mit der Aufforderung zur Diskussion: „daß ich ... jederzeit bereit bin, zu verteidigen die Abstammungslehre gegen die Anhänger der Urzeugungslehre und naturnoch fordere ich diejenigen auf, welche hier in Stuttgart gegen diese Lehre öffentlich

oder anonym aufgetreten sind“. Das erwähnte Buch Jägers war übrigens, ebenso wie die Werke Darwins, auch im Besitz von Gregor Mendel, der handschriftliche Anmerkungen in seinen Exemplaren anbrachte. Mendel ist der Begründer der modernen Genetik, publizierte seine Erkenntnisse aber so versteckt, dass sie erst Jahrzehnte später wiederentdeckt wurden.

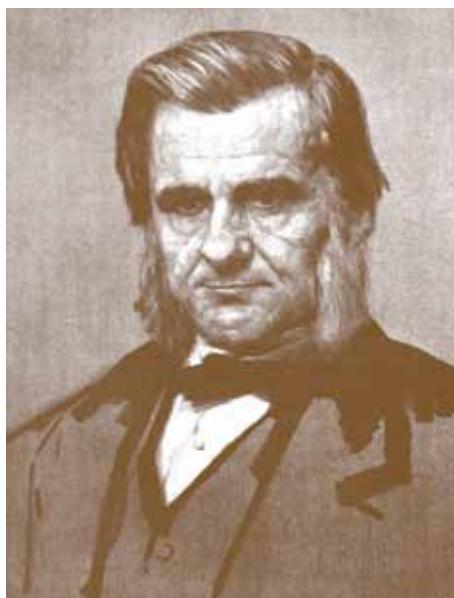
Bereits 1866 veröffentlichte der deutsche Zoologe und Paläontologe Franz Hilgendorf (1839–1904) einen Stammbaum mittelmiozäner Schnecken der Gattung *Planorbis* (*Gyraulus*) aus dem Steinheimer Becken. Dieser Stammbaum war der erste paläontologische Beleg für Darwins Evolutionstheorie. Der mit Originalfossilien bestückte und kürzlich wiederentdeckte Original-Stammbaum Hilgendorfs befindet sich als historische Preziose im Stuttgarter Naturkundemuseum S.10.

Der durchsetzungsfähigste Anhänger der Lehre Darwins in Deutschland war zweifellos Ernst Heinrich Philipp August Haeckel (1834–1919). Im Jahr 1863 hielt er bei der Versammlung der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte in Stettin einen offensiven Vortrag über Darwins Theorie, auf die er von dem Jenenser Kollegen August Schleicher (1821–1868) aufmerksam gemacht worden war. Heute ist Haeckel vor allem durch die biogenetische Regel (Rekapitulationsregel) bekannt, wonach die Ontogenese (die individuelle Entwicklung) eine kurze Wiederholung der Phylogenie (Stammesgeschichte) ist. Eine Ähnlichkeit der Embryonen der verschiedenen Wirbeltiergruppen war schon von Karl Ernst von Baer (1792–1876) erkannt worden, wurde von ihm aber nicht als Hinweis auf Evolution gedeutet. Die Feststellung, dass Embryonal- bzw. Jugendstadien Formen von Vorfahren „wiederholen“, hat sich

mit Einschränkungen als zutreffend erwiesen und findet heute durch Ergebnisse der molekularen Entwicklungsbiologie („Evo-Devo“) eine Erklärung. Haeckel vertrat die biogenetische Regel in seinem Werk „Generelle Morphologie der Organismen“ 1866 als ein striktes Gesetz. Er stellte auch Stammbäume für das Tierreich und die einzelnen Tiergruppen auf, in die er den Menschen einbezog („Natürliche Schöpfungsgeschichte“ 1868) ▶122; Darwin sah allerdings diese Stammbäume als zu spekulativ an. Als „missing link“ zwischen Affe und Mensch postulierte Haeckel den „Pithecanthropus“ (griech. *pithemos* = Affe, *anthropos* = Mensch). Im Jahr 1891 fand der holländische Militärarzt Eugène Dubois (1858–1940) auf Java Reste eines Frühmenschen, dem er deshalb den Namen *Pithecanthropus erectus* (heute: *Homo erectus*) gab. Haeckel war auch ein hervorragen-

der Künstler, der auf seinen Reisen zahlreiche Aquarelle anfertigte und seine Werke, vor allem jene über verschiedene Gruppen von Meerestieren, hervorragend bebilderte, wobei allerdings manchmal die biologische Genauigkeit der ästhetischen Wirkung unterlag. Haeckels propagandistische Feldzüge für die Evolutionstheorie fanden Niederschlag in allgemeinverständlichen Schriften, in denen seine naturphilosophischen Ansichten breiten Platz fanden, so z.B. in „Die Welträtsel“ (1899). Den Streit mit fundamentalistischen Anhängern des biblischen Schöpfungsberichtes führte er aggressiv und scheute sich vor ironischen Anwürfen nicht – wie z.B. dass sich diese Gott als „gasförmiges Wirbeltier“ vorstellten. Dies führte naturgemäß zu Gegeangriffen selbst gemäßigter Theologen und Nachwirkungen dieses Streits sind bis heute zu erkennen.

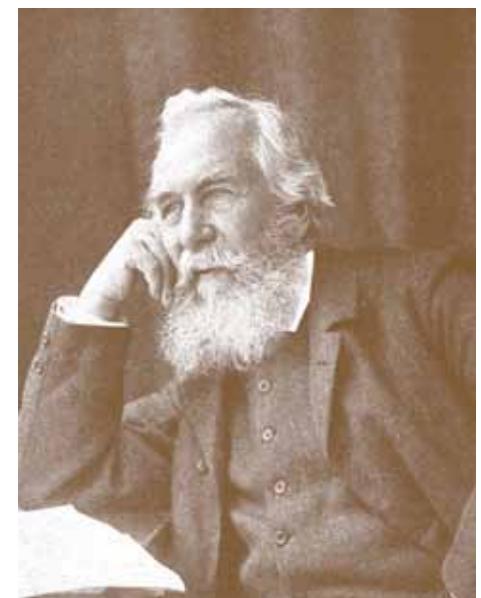
Schon im letzten Viertel des 19. Jahrhunderts gab es Theologen, die darlegten, dass sie die Theorie Darwins zum mindest weitgehend mit der christlichen Religion für vereinbar hielten. Erwähnt sei hier nur der Stuttgarter Prälat und Oberhofprediger Karl Rudolph (von) Schmid (1828–1907), der in mehreren Schriften Stellung bezog, wobei er auch Haeckels Kritik zurückwies. Er legte dar, dass das Abstammungsprinzip eine völlig überzeugende Hypothese sei, dass zwischen der – von Darwin vertretenen – allmählichen und einer eher „episodisch-stoßweisen“ Artbildung nicht sicher zu entscheiden sei und dass das Selektionsprinzip kaum die alleinige Ursachenbeschreibung des Evolutionsvorgangs sein könne. Nach heutigem Wissen hat er mit allen Punkten – wenn auch zum Teil in anderer Weise als von ihm gemeint – recht behalten!



▶14 Thomas Henry Huxley
(1825–1895)



▶15 Gustav Jäger
(1832–1917)



▶16 Ernst Haeckel
(1834–1919)

Fortschritte der Evolutionstheorie im 20. Jahrhundert

- | | |
|--|--|
| <p>1900 Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln durch Hugo de Vries (1848–1935), Carl Erich Correns (1864–1933) und Erich Tschermak von Seysenegg (1871–1962).
Die Arbeiten aller drei Autoren erscheinen im Jahr 1900 in den Beiträgen der Deutschen Botanischen Gesellschaft – H. de Vries vertritt die Ansicht, dass große Mutationsschritte, die zu plötzlichen Veränderungen der Organismen führen, entscheidend für die Evolution seien (1901, 1903): Hypothese der „Makroevolution“. Diese wurde auch vertreten von Richard Goldschmidt (1878–1958) und Otto Heinrich Schindewolf (1896–1971).</p> <p>1908 Hardy-Weinberg-Gesetz der Populationsgenetik, aufgestellt unabhängig voneinander von dem englischen Mathematiker G. Hardy (1877–1947) und dem Stuttgarter Arzt W. Weinberg (1862–1937).</p> <p>1915 Thomas H. Morgan (1866–1945) weist endgültig nach, dass Chromosomen die Träger der Erbmerkmale sind.
Ronald A. Fisher (1890–1962) und später Sewall Wright (1889–1988) stellen die populationsgenetischen Grundlagen des Evolutionsvorgangs heraus.</p> <p>1930 Theodosius Dobzhansky (1900–1975): Arten sind potenzielle Fortpflanzungsgemeinschaften. „Nothing in biology makes sense except in the light of evolution“ (Nichts in der Biologie ergibt einen Sinn außer unter dem Gesichtspunkt der Evolution).</p> <p>1937 Ernst Mayr (1904–2005) zeigt, dass Artbildung durch geografische Isolation zustande kommt. Er belegt und betont den populationsgenetisch definierten biologischen Artbegriff.</p> <p>1942 Willi Hennig (1913–1976) stellt das Prinzip der konsequent-phylogenetischen Systematik (Kladistik) auf.</p> <p>1950 Francis Crick (1916–2004) und James Watson (*1928) erkennen die Struktur der Desoxyribonucleinsäure (DNA; deutsch: DNS), des Trägers der Erbinformation: Beginn der Molekulargenetik.</p> <p>1962 Linus Pauling (1901–1994) und Emile Zuckerkandl (*1922), weiterhin Allan Wilson (1934–1991) und Francisco Ayala (*1934) erkennen, dass molekulare Daten der Struktur von Proteinen und von Nucleinsäuren für die Evolutionsforschung nutzbar sind.</p> | <p>1968 Motoo Kimura (1924–1994) stellt die „neutralistische“ Hypothese auf, wonach die meisten Mutationen selektiv neutral sind und sich zufallsgemäß durchsetzen.</p> <p>1971 Manfred Eigen postuliert den Hyperzyklus als möglichen Mechanismus bei der Entstehung des Lebens bzw. sich autonom vermehrender chemischer Systeme.</p> <p>1972 Niles Eldredge (*1943) und Stephen Jay Gould (1941–2002) stellen die Hypothese des „unterbrochenen Gleichgewichts“ auf. Danach erfolgen die Artbildungsvorgänge in geologischen Zeiträumen vergleichsweise sehr rasch durch Unterbrechung des genetischen Gleichgewichts im Genpool.</p> <p>1975 Edward O. Wilson (*1929) begründet die Soziobiologie, die das Sozialverhalten der Organismen evolutionsbiologisch untersucht.</p> <p>1989 Richard Dawkins (*1941) vertritt die Auffassung vom „egoistischen“ Gen, wonach die Einheit der Evolution die Gene sind, denen eine Vermehrung ihrer selbst einprogrammiert ist.</p> <p>1997 John Maynard Smith (1920–2004) stellt fest, dass der Evolutionsablauf nach den bekannten Prinzipien generell zu einer Komplexitäts-Zunahme führen muss. Durch Verknüpfung der Evolutionstheorie mit Systemtheorie und Spieltheorie kam er zuvor schon zum Modell der evolutionsstabilen Strategie.</p> <p>2000 Durch ein Sonderheft der „Proceedings of the National Academy of Science“ wird der Ausdruck „Evo-Devo“ für die seit Ende der achtziger Jahre entstandene Verknüpfung von Evolutionstheorie und Entwicklungsgenetik (Evolution der Genregulation als Grundlage der Evolution von Gestalt und Organen) gebräuchlich.</p> <p>2003 Humangenom aufgeklärt – Zeitalter der Genomik beginnt. Durch Vergleich individueller Humangenome wird 2007 deren erstaunliche Variabilität erkannt. Ein vollständiger Vergleich der Sequenzen kompletter Genome, die von immer mehr Arten verfügbar werden, ist aufgrund der Datenmengen derzeit auch mit größten Rechnern nicht in angemessener Zeit zu bewerkstelligen.</p> |
|--|--|

Die andere Vermessung der Welt – Darwins Reise mit der Beagle

Matthias Glaubrecht

„Ihrer Majestät Schiff Beagle, eine Brigg mit zehn Kanonen unter dem Kommando Kapitän FitzRoy, lief am 27. Dezember 1831 von Devonport aus, nachdem sie von schweren Südweststürmen zweimal zurückgeworfen worden war“. Mit diesen lapidaren Worten beginnt Charles Darwin 1839 den Bericht seiner „Reise eines Naturforschers um die Welt“. Bis heute immer wieder neu aufgelegt, wird die Chronik seiner Wanderjahre Darwins meistgelesenes Buch. Doch nicht dieser Umstand macht seine Weltumsegelung mit dem Vermessungsschiff „Beagle“ (benannt nach dem Spürhund) zu einer der wichtigsten Entdeckungsfahrten, sondern die Folgen dieser naturkundlichen Expedition.

Vier Jahre, neun Monate und fünf Tage dauerte die Reise der „Beagle“. Wann immer möglich, hat Darwin unterwegs die Gelegenheit zu ausgiebigen Exkursionen an Land genutzt; immerhin Dreifünftel seiner Zeit verbringt er so auf oft wochenlangen Landgängen. Doch dürften 533 Tage auf See immer noch mehr als genug sein für jemanden, der nicht von seiner Seekrankheit zu kurieren ist.

Darwins „Beagle“-Fahrt wurde zu einer Vermessung der Welt ganz anderer Art, weil sie Darwin mit Eindrücken und Beobachtungen zurückkehren ließ, die dank seiner Evolutionstheorie schließlich auch unser Weltbild verändern sollten. Die hydrografisch-kartografischen Daten, wegen der die „Beagle“ einst ursprünglich ausgesandt worden war, wurden dadurch zu den unbedeutendsten wissenschaftlichen Ergebnissen der Fahrt; ganz ähnlich wie die Beobachtung des Venus-Durchgangs auf Tahiti Anlass zur Fahrt James Cooks über den Pazifik war, die ihn Neuseeland und Australien entdecken ließ.

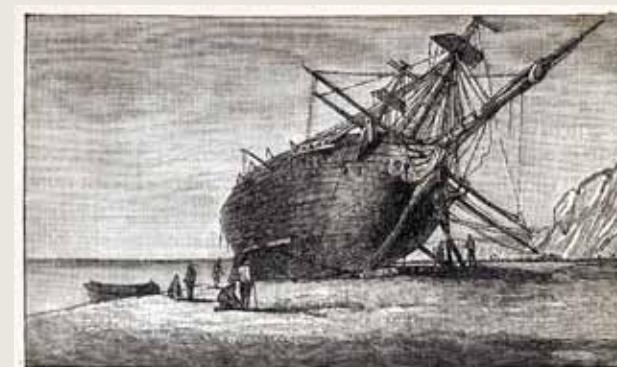
„Die Reise mit der Beagle ist bei weitem das wichtigste Ereignis in meinem Leben und hat

meinen ganzen weiteren Weg bestimmt“, schreibt Darwin später in seiner Autobiografie. Dabei war es, wie so häufig, eine Kette von mitunter geradezu verrückten Zufällen, die den damals 22-jährigen an Bord brachten. Einer dieser glücklichen Umstände war, dass Kapitän Robert FitzRoy ¹⁹ eine standesgemäße Begleitung suchte, die ihm während der Reise vor allem bei Tisch Gesellschaft leistete. Darwin ging mithin nicht, wie oft unterstellt, als offizieller Naturforscher an Bord, obwohl er dies dann im Verlauf der Reise wurde. Und so stimmt es nur fast, wenn er selbst sein Buch „Über die Entstehung der Arten“ später mit dem Satz beginnt: „Als ich mich als Naturforscher an Bord der Beagle befand ...“.

Darwin besaß eine – heute würden wir sagen – amateurhafte naturkundliche Vorbildung; doch wusste er, wie man Vogelälge und Reptilien präpariert und konserviert, wie man Meerestiere seziert und ein Mikroskop benutzt; vor allem aber konnte er schießen und jagen – und er war eben zum richtigen Zeitpunkt am richtigen Ort, als ihn sein



■ 17 Das Vermessungsschiff „Beagle“ im Murray Sound in Feuerland. Gemälde des Schiffszeichners Conrad Martens.



■ 18 Die „Beagle“ wurde in der Mündung des Rio Santa Cruz im April 1834 während einer Ebbe auf Schäden am Rumpf überprüft, nachdem sie bei Port Desire auf Grund gelaufen war. Zeichnung von Conrad Martens.



■ 19 Charles Darwin war auf Einladung und als „gentleman companion“ des Kapitäns Robert FitzRoy an Bord der „Beagle“.



Mentor, der Botanik-Professor John Stevens Henslow aus Cambridge, an Robert FitzRoy empfohl. Erst während der „Beagle“-Reise reifte dann Darwin zu einem methodischen Sammler von naturkundlichen Objekten und wissenschaftlichen Fakten.

So kurios uns dies heute vorkommen mag, da wir Darwin meist nur als Naturforscher wahrnehmen, der sich mit der Entstehung und Entwicklung von Tieren und Pflanzen beschäftigt: An der Reise auf der „Beagle“ nimmt Darwin in erster Linie als Geologe teil. Gerade noch rechtzeitig vor seiner Abreise hatte Darwin im Sommer 1831 – eher zufällig und wieder auf Empfehlung Henslows – während einer geologischen Exkursion in Nordwales praktische Erfahrung gesammelt. Vor allem aber die Lektüre eines bedeutenden Werkes über eine neue Betrachtungsweise der Geologie, Charles Lyells Werk „Principles of Geology“, beeindruckt Darwin tief, als er es während der „Beagle“-Expedition liest. Auf vielen Stationen seiner Weltreise – von den Kapverden, auf Feuerland und den Falkland-Inseln, in den Anden Chiles und Perus bis zu den Korallenriffen des Indopazifiks – erkennt Charles Darwin plötzlich mit eigenen Augen, mit welcher Dynamik sich die Erdoberfläche verändert.

Während der Reise beobachtet Darwin zudem wichtige Zeugnisse von der Veränderlichkeit der Arten, die ihn schließlich nach seiner Rückkehr die Transmutations-Theorie entwickeln lassen. Wichtig werden für ihn vor allem die Fossilien ausgestorbener Riesenlandsäuger in Patagonien **21** sowie seine Beobachtungen zur Verbreitung und Variation von Tieren, wie etwa den beiden Arten der Pampas-Nandus **22** in Südamerika, den Spottdrosseln der Galápagosinseln und den eigenartigen Schnabeltieren Australiens.

Vielfach werden Darwins Beobachtungen an den sperlingsgroßen Finken **23,24** auf Galápagos im September und Oktober 1835 für eine der entscheidenden Episoden seiner



21 In Südamerika entdeckt Darwin die Überreste von insgesamt neun verschiedenen prähistorischen Landsäugetieren, wie hier vom Riesenfaultier *Megatherium* (oben eine zeichnerische Rekonstruktion; unten die Bein-Knochen).

Entdeckungsreise gehalten; angeblich hätten sie ihn erstmals auf den Evolutionsgedanken gebracht. Doch Wissenschaftshistoriker konnten nachweisen, dass die nach ihm benannten Finken des Galápagosarchipels für Darwin kaum eine Rolle gespielt haben. In seinem wichtigsten Werk „Über den Ursprung der Arten“ 1859 erwähnt er jene Finken mit keinem Wort und Galápagos nur am Rande. Tatsächlich brachte Darwin die von ihm auf den einzelnen Inseln des Archipels gesammelten Finken anfangs achtlos durcheinander. Für ihre Untersuchung musste er sich nach seiner Rückkehr die von Kapitän Robert FitzRoy geschossenen und von diesem sorgfältig mit Fundortangaben versehenen Finken ausborgen, nachdem ihn der britische Ornithologe John Gould in London im März 1837 auf die Besonderheiten gerade dieser Vogelgruppe aufmerksam gemacht hat. Nichtsdestotrotz half Darwin das eigenhändig gesammelte Material einer anderen Vogelgruppe, der Spottdrosseln **23**, noch während der Rückreise der „Beagle“ dabei, den ersten Zweifel an



22 In Patagonien birgt Darwin Knochen und Federn des später nach ihm benannten Zwerp-Nandus *Rhea darwini*. Zeichnung von John Gould aus dem 3. Band von Darwins „Zoology of the Voyage of HMS Beagle“. Heute heißt diese Straußenvogel korrekt *Pterocnemia pennata*; hier ein präpariertes Tier im Museum für Naturkunde in Berlin.





■ 23 Nicht die erst später nach ihm benannten und berühmt gewordenen Darwinfinken – hier ein Pärchen von *Geospiza scandens* in einer Zeichnung von John Gould aus dem 3. Band der „Zoology of the Voyage of HMS Beagle“ – sondern die Spottdrosseln wie *Mimus parvulus* (ebenfalls von John Gould aus der „Zoology“) verhalfen Darwin zu ersten Einsichten in den Ablauf der Evolution.

der Schöpfungsgeschichte zur Erklärung der von ihm beobachteten Naturphänomene in Worte zu fassen. Ahnungsvoll notierte er in seinen Aufzeichnungen, dass die auf dem Archipel zu gewinnenden Erkenntnisse die Vorstellung von der Konstanz der Arten untergraben würden. Es waren also die Spottdrosseln, und nicht die Finken! Darwins erste Reise zur Erkenntnis gehört bis heute zu einer der faszinierendsten Episoden in der Wissenschaftsgeschichte. Während einige Historiker Darwin als bekehrten, wenngleich noch nicht bekennenden Evolutionisten nach England zurückkehren sehen, glauben andere, dass Darwin erst in



den Jahren 1837 und 1838 in London die Grundkonzepte seiner Idee entdeckte. Doch so, wie die oft kolportierte Geschichte von Darwins plötzlicher Erkenntnis angesichts der Finken auf Galápagos nur mehr Legende schlechter Lehrbücher ist, so irrig ist auch die neuerdings oft bevorzugte Darstellung, Darwins Expedition mit der „Beagle“ sei nun gar keine Reise der Erkenntnis gewesen. Je länger sich Wissenschaftshistoriker mit dieser Phase in Darwins Leben beschäftigen, desto klarer wird, dass Darwin die Idee einer Transmutation der Arten erst anderthalb Jahre nach seinem Besuch auf Galápagos – also erst im Frühjahr 1837 zurück in England – explizit zum Leitprinzip seines Denkens macht. Darwins Ideen einer Evolution haben also erst durch langes Nachsinnen über die Befunde der „Beagle“-Reise allmählich Gestalt angenommen. Während der eigentlichen Expedition hatte Darwin keineswegs bereits seine Evolutionstheorie ausformuliert. Verschiedene Notizen und Tagebucheinträge, die Darwin nachweislich bereits an Bord der „Beagle“ machte, lassen allerdings erkennen (oder wenigstens erahnen), dass er bereits damals erste Zweifel daran hegte, dass Arten von Gott geschaffen und mithin unver-

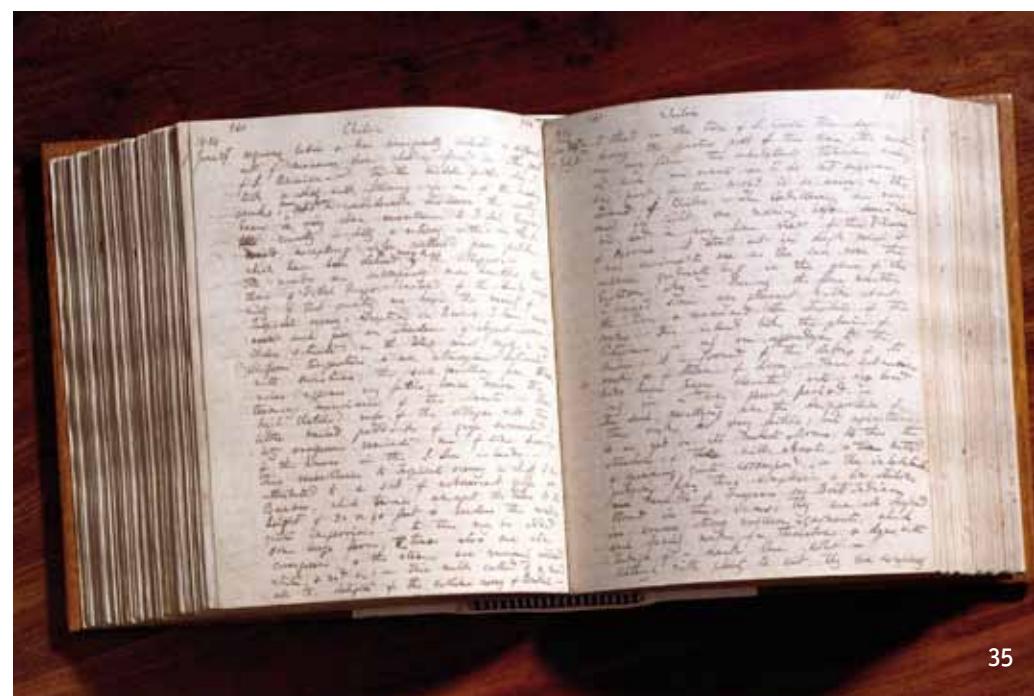


■ 24 Heute sind die Darwinfinken des Galápagos-Archipels, wie etwa die dickschnäbelige Art *Geospiza magnirostris*, Paradebeispiele für evolutive Vorgänge. Der Abbildung von Ren Hathway liegen die von Charles Darwin selbst auf Santa María (Charles) oder San Cristóbal (Chatham) gesammelten Exemplare der inzwischen ausgestorbenen Unterart *Geospiza magnirostris magnirostris* zugrunde.

■ 25 Charles Darwin führte sorgfältig Tagebuch, das er 1839 zu einem bis heute erfolgreichen Reisebericht von der Weltumsegelung auf der „Beagle“ verarbeitete.

änderlich sind. Lange waren diese Notizen unbekannt. Tatsächlich sind es fünf kritische Seiten über Darwins Besuch auf Galápagos, um die sich alles dreht. Nachdem Darwins Enkelin Nora Barlow dessen ornithologische Notizen der „Beagle“-Reise veröffentlichte und Historiker diese eingehend untersucht und verglichen haben, wissen wir heute mit Sicherheit, wann Darwin jene kritischen Pas-

sagen über Galápagos verfasste, die ihn erstmals auf den richtigen Gedanken brachten. Es ist die Zeit, nachdem die „Beagle“ Mitte April 1836 von den Keelinginseln nordwestlich von Australien aufbrach und bevor sie Mitte Juli des selben Jahres auf der Insel Ascension im Südatlantik für einen kurzen Zwischenstopp anlegte. Unterwegs vom Indischen in den Atlantischen Ozean sortierte



Charles Darwin seine Aufzeichnungen, ging die Notizen mit Beobachtungen und Beschreibungen durch und setzte – gemeinsam mit seinem Gehilfen Syms Covington – Sammlungslisten seines naturkundlichen Materials auf. Als er sich dabei auch seine ornithologischen Notizen über die Vogelwelt Galápagos nochmals vornahm, erkannte Darwin, was er vor Ort versäumt hatte. Aus einer Passage in seinen Aufzeichnungen wird deutlich, dass sich Darwin damals zwar nicht für die heute legendären Finken interessierte; weder erkannte er ihre nahe Verwandtschaft, noch verhalfen sie ihm gar zur evolutionären Einsicht. Stattdessen wird nun erstmals deutlich, wie wichtig gerade die Spottdrosseln für Darwins Denken waren. Denn als er – im Rückblick und mit einem Abstand – wieder über jene „Thenca“ schreibt (oder Mimus, wie diese Drosseln später bei ihm noch heißen; heute werden die Galápagos-Spottdrosseln als Nesomimus geführt), geriet sein Glauben an die Unveränderlichkeit der Arten ins Wanken. „Wenn ich mir die in Sichtweite voneinander entfernt liegenden Inseln mit ihrer nur spärlichen Fauna vorstelle, welche diese sich nur geringfügig unterscheidenden und sämtlich den gleichen Platz in der Natur einnehmenden Vögel bewohnen, muss ich vermuten, dass es sich lediglich um Varietäten handelt.“ Dann fiel ihm auch der Falkland-Fuchs zum Vergleich wieder ein, bei dem er ähnliche Varianten sah. Und so fügte Darwin jenen entscheidenden Schlüsselsatz an, in dem Historiker



den allerersten schriftlichen Beleg für seine Evolutionsidee zu erkennen glauben. „Wenn diese Bemerkungen auch nur im geringsten Grade begründet sind, dann ist die Zoologie von Archipelen es wohl wert, genauer untersucht zu werden; denn derartige Fakten würden die Auffassung von der Unveränderlichkeit der Arten untergraben“.

Hier nun ist er endlich, der entscheidende Gedanke. Wenngleich noch nicht für die Nachwelt gedacht, lassen seine Notizen durchblitzen, auf welchen Weg der Erkenntnis sich Darwin begeben

hat. Wenn die heute lebenden Arten nicht, wie bisher angenommen, unveränderlich sind, sondern vielmehr variabel, wie sind sie dann entstanden? Hat vielleicht gar nicht ein Schöpfer seine

Hand im Spiel? In einem in rotes Leder eingeschlagenen Notizbuch **26**, das Darwin während der Rückreise mit der „Beagle“ ebenfalls im Sommer 1836 begann und in dem er viele zoologische und geologische Beobachtungen sammelte, fragte er sich an einer Stelle selbst: „Wo auf dem Antlitz der Erde können wir einen Punkt finden, an dem eine genaue Untersuchung nicht den endlosen Kreislauf der Veränderung entdeckt, der die Erde unterworfen war, ist und sein wird?“

Schrittweise hat sich Darwin dieser Erkenntnis des Wandels unserer Welt genähert, während die „Beagle“ ihn von Etappe zu Etappe um den Globus trägt. Es waren weder die Fossilien von Riesenfaultieren, der Falkland-Fuchs, die Spottdrosseln auf Galápagos oder

die eigenartige Tierwelt Australiens allein, die ihm ein Heureka der Erkenntnis bescherten. Doch gemeinsam haben diese und viele andere Beobachtungen – für Darwin selbst anfangs unbewusst – den Grundstein zu jenem Gedankengebäude gelegt, das er dann zurück in England über zwei Jahrzehnte mit zahllosen Details zu seiner neuen Theorie von der Veränderlichkeit der Arten reifen lässt. Ein bekennender Evolutionist war der Darwin der „Beagle“ zwar noch nicht; doch brachte erst diese Fahrt ihn auf die richtige Fährte. Zugleich war die Weltreise der „Beagle“, die Darwins Gedanken für den Rest seines Lebens befeuerten, nur mehr das Vorspiel zu einer weiteren, mindestens ebenso abenteuerlichen Expedition – Darwins zweiter Reise zur Erkenntnis. „Ich bin sicher, dass es dieses

Training war, das mich befähigt hat, all das zu leisten, was ich in der Wissenschaft geleistet habe“, schrieb Darwin später in seiner Autobiografie. Als er an Bord der „Beagle“ ging, war Darwin ein vom christlichen Glauben überzeugter Anhänger der Naturtheologie, der nach dem Wunsch seines Vaters eigentlich Landpfarrer werden sollte. Als Darwin im Oktober 1836 nach England zurückkehrte, gärte in ihm die Idee von der Transmutation der Arten – ihrer Evolution, wie wir heute sagen. Tatsächlich hat die Weltreise mit der „Beagle“ nicht nur sein Leben entscheidend beeinflusst. Sie hat ursächlich auch das Verständnis des Menschen von den Vorgängen in der belebten Natur und überhaupt unsere Sicht auf die Welt neu bestimmt.



26 Darwins erstes aus einer Reihe von Notizbüchern, das sogenannte „Red Notebook“, in dem er bereits während der Fahrt mit der „Beagle“ geologische Beobachtungen notierte. Diese Notizbücher bilden die Grundlage seines epochalen Werkes über die „Entstehung der Arten“.

27 Charles Darwins Arbeitszimmer in seinem Landhaus in Downe, in der Grafschaft Kent südöstlich von London, wo er sich 1842 niederließ; hier schrieb er in einem Ledersessel die meisten seiner Werke und Briefe.

Wie entstehen Arten?

Ronald Fricke

Ein Kernthema der Evolutionstheorie ist die Artbildung (Speziation). Mit der Idee einer sich wandelnden, entwickelnden Art ist untrennbar die Entstehung neuer Arten verbunden. Die Frage, wie Arten entstehen, hat daher die Wissenschaft schon seit langer Zeit beschäftigt. Ein schwerwiegendes methodisches Problem besteht darin, dass wir Artbildung in der Regel nicht beobachten können, weil sie zu lange dauert und sich oft in großen geografischen Räumen abspielt.

In der Natur leben zahlreiche Arten **Γ28**, die irgendwann einmal entstanden sein müssen. Gelegentlich finden wir auch Zwischenstufen der Artbildung, also im Entstehen begriffene Arten. Aufschlüsse bietet auch die Populationsgenetik, da sich Artbildung immer auch auf dem molekularen Niveau abspielt. Mit verschiedenen Datierungsmethoden („molecular clock“ **S. 140**) lässt sich mittlerweile auch das ungefähre Alter der Arten ermitteln.

Γ28 Artenvielfalt im Korallenriff
(Marsa Alam, Rotes Meer, Ägypten).



Darwin und die Artbildung

Schon Darwin erkannte während seiner Reise die Veränderlichkeit der Erdoberfläche und des Klimas. Er erlebte Hebungen nach Erdbeben und beobachtete Absenkungen des Landes; Land verschwand also und entstand anderswo neu. Aus der Veränderlichkeit der Erde schloss er auf eine Veränderlichkeit der darauf lebenden Arten. Wenn sich Klima und Verbreitungsgebiet änderten, mussten sich dann nicht auch die Arten ändern, um sich daran anzupassen? Wenn neue Inseln entstanden, konnten dort nicht auch neue Arten entstehen? Dies war der Beginn der wissenschaftlichen Lehre der Artbildung **S.36**.

Während der Reise der „Beagle“ beobachtete Darwin in Südamerika zwei sehr ähnliche, nah verwandte Laufvogelarten (Nandu **Γ22**), von denen die eine im Norden und die andere im Süden Argentiniens vorkam, die aber nirgendwo gemeinsam gefunden wurden, obwohl in der Landschaft im Grenzgebiet zwischen den beiden Arten kein Unterschied zwischen dem nördlichen und dem südlichen Teil der Pampa zu erkennen war. Dadurch kam Darwin auf die Idee, dass es irgendeinen Mechanismus geben müsse, der nah verwandte Arten voneinander trennt und isoliert.

Als Darwin später mit der „Beagle“ zu den Galápagos-Inseln kam, fand er neu durch Vulkanismus entstandene Inseln **Γ29**. Wo zuvor unendlich scheinender Ozean war, traten plötzlich Vulkane mit Lavainseln ans Licht, die dann nach einer Weile durch die Erosion und Ansiedlung von Tieren und Pflanzen in eine belebte Landschaft verwandelt wurden. Auffällig war, dass auf den neuen Inseln auch neue Arten lebten, die es sonst nirgendwo gab; später wurde klar, dass sogar auf den verschiedenen Galápagosinseln unterschiedliche Arten lebten. Während vorher geglaubt wurde, dass Arten nur einmal geschaffen wurden und damit unveränderlich sein müssten, und allerhöchstens aussterben könnten (z.B. durch die „Sintflut“), wurde nun klar, dass eine sich verändernde Topografie auch zu verän-

Γ29 Isoliert liegende Archipele wie Galápagos zeichnen sich durch zahlreiche endemische (nur hier vorkommende) Arten aus.

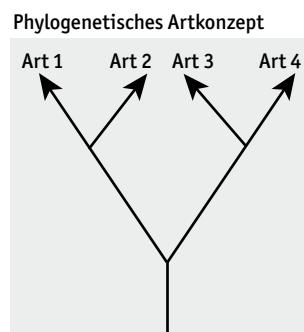
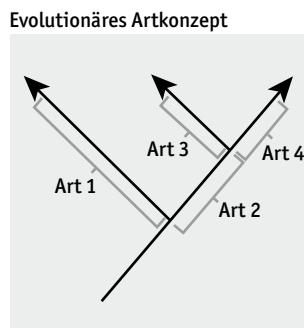
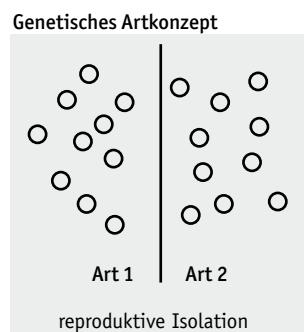
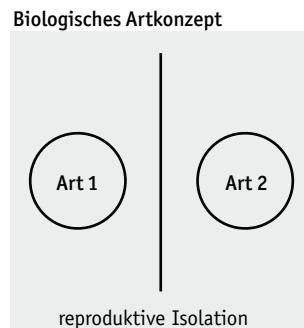


derten, neuen Arten führen könnte. Dies war der Auslöser für Darwins Werk über die Veränderlichkeit der Arten, und für die Frage, ob mit neuen Inseln auch neue Arten entstehen. Somit war Darwin auch der Begründer der Inselbiogeografie, der Lehre von der Besiedlung von Inseln und der dortigen Entstehung neuer Arten.

Artkonzepte – was ist eine Art?

Heute gibt es verschiedene Konzepte, eine Art zu definieren

Γ30. Biologen, die Verhalten und Populationen studieren können, haben oft andere Konzepte als Paläontologen, die „nur“ Abstammungslinien bei fossilem Material beobachten können. Das **biologische Artkonzept** betrachtet eine Art als Fortpflanzungsgemeinschaft, die von anderen Arten reproduktiv isoliert ist, also sich nicht mit ihnen kreuzt. Das **genetische Artkonzept** sieht die Art als eine Gruppe von Individuen, die bei Kontakt mit anderen, ähnlichen Gruppen keine oder wenige Übergangsformen ausbildet. Das **evolutionäre Artkonzept** betrachtet eine Art als Teil einer gemeinsamen Abstammungslinie, die ihre gemeinsame Identität im Vergleich zu anderen Abstammungslinien erhält. Im **phylogenetischen Artkonzept** wird die Art als kleinste Gruppe mit gemeinsamer Abstammung betrachtet, die durch charakteristische Merkmale eindeutig von anderen solchen Gruppen abgrenzbar ist. Obwohl diese Konzepte sich grundlegend zu unterscheiden scheinen, treffen sie alle vermutlich auf jede Art zu und sind nur unterschiedliche Betrachtungsweisen derselben Sache. Allerdings führt ihre Anwendung zu unterschiedlichen Auswirkungen. Beispielsweise kann sich die Artenzahl bei Anwendung des phylogenetischen Artkonzepts deutlich vergrößern, da alle bisherigen Unterarten nun als Arten behandelt werden. Auch unterscheidet sich der Anwendungsbereich zwischen den einzelnen Artkonzepten. Während sich das evolutionäre Artkonzept mit der Artabgrenzung in der Zeit beschäftigt (also die stammesgeschichtliche Entwicklung der Arten berücksichtigt und damit auch für die Einstufung von Fossilien geeignet ist), behandelt das biologische Artkonzept nur die aktuellen Arten ohne den Zeitfaktor (also beispielsweise nur die Abgrenzung zwischen den heute vorkommenden Vogelarten, ohne ihre Entwicklung in der Vergangenheit zu berücksichtigen).



Γ30 Artkonzepte. Der scheinbar so einfache Begriff der „Art“ wird in Biologie und Paläontologie heftig diskutiert S. 50.

Nach dem biologischen Artkonzept gibt es Arten im engeren Sinne nur bei Organismen mit zweigeschlechtlicher Fortpflanzung, da nur hier ein gemeinsamer Genpool besteht, in dem Genaustausch als verbindendes Element wirkt. Hier finden wir ein Netz von Verwandtschaftsbeziehungen. Unter Pflanzen, Pilzen und wirbellosen Tieren ist ungeschlechtliche Vermehrung allerdings nicht selten. Hier sind die Verwandtschaftsbeziehungen nicht netzartig, sondern hierarchisch. Abkömmlinge aus ungeschlechtlicher Fortpflanzung bilden Klone, die von Forschern nur aus Gründen der Praktikabilität auch wie Arten behandelt werden, wenn sie weitgehend einheitliche Eigenschaften besitzen.

Auf die Frage „Warum gibt es überhaupt Arten?“ wurden verschiedene Antworten gefunden. Eine wichtige Antwort ist, dass es viele sogenannte „ökologische Nischen“ gibt. Diese lassen sich nicht gut von einer einzigen Art ausnutzen, die alles nur leidlich beherrscht; mit verschiedenen spezialisierten Arten lassen sich diese Nischen viel besser ausnutzen. Eine andere, eher mechanistische Erklärung besteht darin, dass Arten durch Mutationen und Divergenz so unterschiedlich werden, dass sie sich wegen ihrer Unterschiedlichkeit nicht mehr miteinander reproduzieren können.

Entstehung von Arten

Der Ursprung der Arten hat spätestens seit Darwin die Wissenschaft intensiv beschäftigt. Evolution, also die Veränderlichkeit von Arten, beinhaltet nach Darwins Theorie die wichtigen Elemente Mutation (heute interpretiert als Veränderung des Erbmaterials) und Selektion (eine von der Umwelt gesteuerte Auswahl besonders nützlicher Gene). Durch diese Mechanismen und durch eine Vererbung der für die Population wichtigen Eigenschaften kann sich eine Art verändern und wird damit an veränderte Umweltbedingungen angepasst.

Eine reine Veränderung bedeutet aber noch keine Bildung neuer Arten. Zur Artbildung muss eine Aufspaltung der Abstammungslinie hinzukommen, also die Entstehung von zwei Arten aus einer Abstammungslinie **Γ31**. Hierzu bedarf es eines trennenden äußeren Elements, einer Barriere, die den Austausch der beiden neu entstandenen Arten ver-

hindert. Diese Barriere kann durch eine räumliche Trennung bewirkt werden, aber auch durch Verhaltensmuster und andere Faktoren.

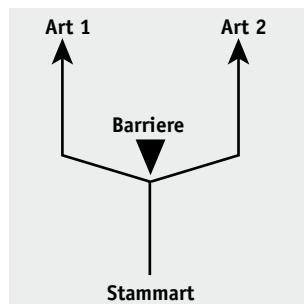
Aus einer größeren Zahl von sogenannten Aufspaltungsergebnissen kann ein Stammbaum abgeleitet werden **Γ32**. Mit Hilfe verschiedener Techniken können ursprüngliche und abgeleitete Arten und ihre Verwandtschaftsverhältnisse ermittelt werden. Wie im Kleinen bei menschlichen Familien, trägt auch im Großen die Verwandtschaft der Arten zur Bildung einer natürlichen Klassifizierung in Gattungen, Familien, Ordnungen usw. bei.

Geografische Artbildung, die häufigste Form

Geografische Barrieren wirken am nachhaltigsten. So kann beispielsweise eine Wüste als Barriere für feuchtigkeitsliebende Arten dienen, ein Gebirge für Flachlandarten, eine Flachlandzone für Gebirgsarten, ein Meeresgebiet für Landtierarten und eine Festlandsbrücke für Meeresarten.

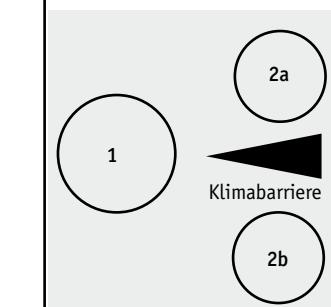
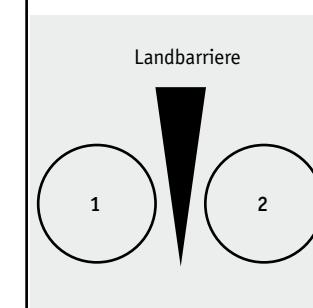
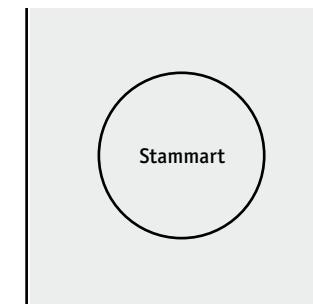
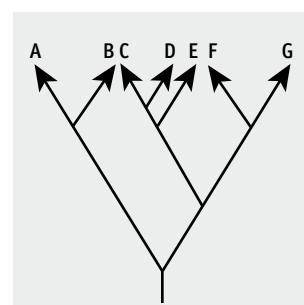
Es gibt zwei grundlegende Formen der geografischen Artbildung. Entweder eine Art hat ein großes Verbreitungsgebiet, das durch eine entstehende Barriere in zwei oder mehr Gebiete getrennt wird (Beispiel Segeldoktorfisch **Γ33**) oder sie breitet sich über eine solche aus (Beispiel Soldatenfisch **Γ35**). Auf den beiden Seiten der Barriere kann es durch unterschiedliche Umweltbedingungen zur Bildung verschiedener Arten kommen. Wenn die Barriere wieder verschwindet, kommen die beiden Arten wieder zusammen. Unterscheiden sie sich genetisch inzwischen soweit, dass keine Fortpflanzung mehr möglich ist und bestehen noch keine gravierenden Unterschiede im Körperbau und/oder den ökologischen Ansprüchen, erhöht sich der Selektionsdruck durch Konkurrenz, und sie entwickeln sich beschleunigt in verschiedene Richtungen.

Oft entstanden geografische Barrieren mit nachfolgender Artbildung während der Eiszeiten. Ein typisches Beispiel dieser Form der geografischen Artbildung sind indopazifische Segeldoktorfische, die eine weit verbreitete Stammmart hatten **Γ33,34**. Während der Eiszeit fiel der Meeresspiegel stark ab, und es entstand eine Land/Brackwasserbarriere in Indonesien/Neuguinea/Nordaustralien. Die Art passte sich teilwei-



Γ31 Artbildung: Eine (wie auch immer geartete) Barriere trennt die Ausgangspopulation in zwei Teilpopulationen, die sich unabhängig voneinander weiterentwickeln.

Γ32 Jede Gabel im Stammbaum entspricht der Aufspaltung einer Stammmart in zwei neu entstandene Tochterarten. Aus solchen Stammbäumen lässt sich der Verwandtschaftsgrad der dargestellten Arten direkt ablesen: A/B bilden ebenso wie C/D/E und F/G nah verwandte Abstammungsgemeinschaften.



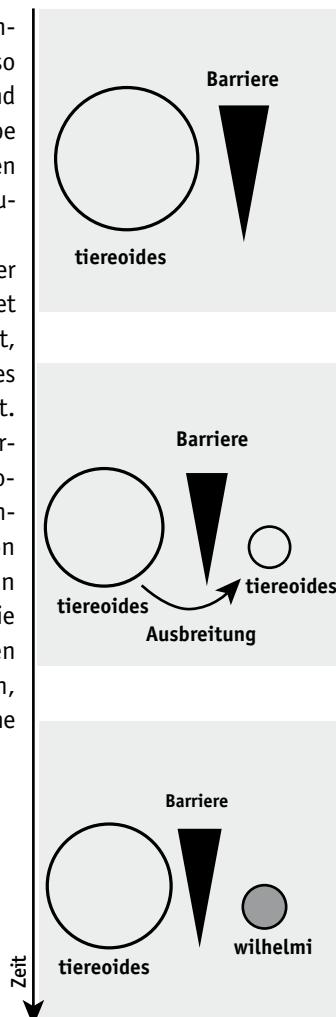
Γ33 Artbildung bei indopazifischen Segeldoktorfischen. Zwei zeitlich aufeinander folgende Barrierenbildungen ließen aus einer Stammmart drei Arten entstehen.

Γ34 Indischer Segeldoktorfisch (*Zebrasoma desjardinii*; oben), Nordpazifischer Segeldoktorfisch (*Zebrasoma flavescens*) und Südpazifischer Segeldoktorfisch (*Zebrasoma rostratum*).



se an relativ kühles Wasser an. In der nachfolgenden Warmzeit erwärme sich das Wasser im tropischen Westpazifik so stark, dass außerdem noch eine Klimabarriere entstand, und die westpazifische Form in eine Nord- und eine Südgruppe auseinandergerissen wurde. Jede dieser Populationsgruppen entwickelte sich später zu einer eigenen Art, so dass wir heute drei nah verwandte Arten finden.

Neue Arten können auch entstehen, wenn sich eine Art über eine bestehende Barriere hinweg ausbreitet, ein neues Gebiet kolonisiert und dort anderen Umweltbedingungen unterliegt, so dass sich, geografisch isoliert, eine neue Art bildet. Dies wird besonders bei der Besiedlung von Inseln beobachtet. Die Ursprungsart ändert sich durch diesen Artbildungsvorgang nicht. Der indopazifische Rosa Soldatenfisch (*Sargocentron tiereoides*) breitete sich auf die entlegene Osterinsel aus und bildete dort die rot gefärbte Art *Sargocentron wilhelmi* ▶35, 36. Die überbrückte Barriere war hier ein weites Meeresgebiet ohne dazwischen liegende Inseln. Die Ausbreitung erfolgte über die frei im Wasser schwimmenden Larven dieser Art. Dass die Larven die Osterinsel erreichten, ist ein so seltenes Ereignis, dass faktisch eine geografische Isolation vorliegt.



▶35 Artbildung bei Soldatenfischen.

▶36 Rosa Soldatenfisch (*Sargocentron tiereoides*; oben) und Osterinsel-Soldatenfisch (*Sargocentron wilhelmi*).

Artbildung mit Gradienten

Bei Arten mit einem weiten Verbreitungsgebiet kann es oft passieren, dass sich nur die unmittelbar benachbarten Populationen austauschen, aber nicht die weit voneinander entfernten. Dabei kann es zu Merkmalen kommen, die sich in kleinen Schritten verändern, und schließlich zu zwei Arten, die zwar über Zwischenstufen miteinander verbunden sind, deren geografisch entfernte „Enden“ aber genetisch so verschieden sind, dass sie sich nicht mehr kreuzen.

Ein Beispiel dafür ist der Dreistachlige Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) in Europa ▶37. In Westdeutschland finden wir eine Form mit großen Knochenplatten, im Osten mit kleineren, in Spanien und Frankreich mit einem unbeschuppten Schwanzstiel. Dazwischen gibt es Übergangsformen. Obwohl die äußeren Formen genetisch so weit voneinander getrennt sind, dass es gerechtfertigt wäre, verschiedene Arten zu unterscheiden, sind sie doch durch Zwischenformen miteinander verbunden.

Die verschiedenen Formen werden als Arten in der Entstehungsphase aufgefasst. Manche Wissenschaftler führen sie auch bereits als unterschiedliche Arten.

▶37 Dreistachiger Stichling (*Gasterosteus aculeatus*); Form mit großen seitlichen Knochenplatten.

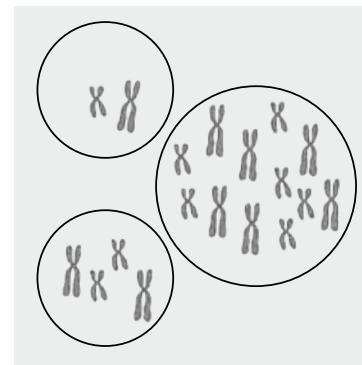


Artbildung ohne räumliche Trennung

Die Artbildung ohne räumliche Trennung, die sogenannte sympatrische Artbildung, wird besonders kontrovers diskutiert. Die Idee stammte (natürlich) von Darwin, der in seinem Buch „Ursprung der Arten“ die Divergenz durch Besiedlung neuer Nischen als ein wichtiges Element der Artbildung betrachtete.

Alle Modelle der Artbildung ohne räumliche Trennung haben zwei fundamentale Probleme, die bei geografisch getrennter Artbildung nicht auftreten. Das eine ist eine Wechselwirkung zwischen Selektion und Vermischung (Hybridisierung), wobei letztere die Artbildung wieder zunichte machen kann. Das zweite Problem liegt in der Koexistenz. Die sympatrische Artbildung fordert, dass zwei Populationen in ihren ökologischen Nischen so stark unterscheiden sind, dass sie nebeneinander koexistieren können, ohne sich zu vermischen.

Die umstrittenste Form der Artbildung ohne räumliche Trennung ist Artbildung durch sogenannte Polyploidie (Vervielfachung der Chromosomen). Bei der Kernteilung liegen in der Regel die Chromosomen paarweise vor; durch ihre Trennung werden die Erbinformationen gleichmäßig auf die Tochterzellen verteilt. Durch seltene Mutationen können die Chromosomen nun mehrfach vorliegen, zum Beispiel vierfach oder siebenfach **38**. Ein Organismus mit siebenfachem Chromosomensatz kann sich nur mit einem anderen Organismus mit ebenso vervielfältigtem Chromosomensatz fortpflanzen. Das bedeutet, wenn der siebenfache Chromosomensatz mehrmals in einer Population auftaucht, können sich nur noch solche Individuen miteinander fortpflanzen. Dadurch entsteht eine absolute Fortpflanzungsbarriere zu den



38 Normalerweise liegen bei Tieren alle Chromosomen in zweifacher Ausfertigung vor ($diploid = 2n$; links unten). Geschlechtszellen haben einen einfachen Chromosomensatz ($haploid = 1n$; links oben), sodass bei der Verschmelzung von Ei- und Samenzelle wieder der diploide Zustand hergestellt ist. Liegen mehr als zwei Chromosomensätze vor, spricht man von Polyploidie, im abgebildeten Fall mit sechs Sätzen ($6n$) von Hexaploidie.

„normalen“ Individuen mit doppeltem Chromosomensatz, so dass nun zwei Arten nebeneinander vorkommen. Artbildung durch Polyploidie ist von europäischen Steinbeißern (*Cobitis*) **39** bekannt. Bei Pflanzen ist Artbildung durch Polyploidisierung sehr viel häufiger; hier gibt es auch Gattungshybride (Kreuzungen zwischen verschiedenen Gattungen) mit vervielfachtem Chromosomensatz. So ist zum Beispiel eine unserer wichtigsten Kulturpflanzen, der Saatweizen, ein Gattungshybrid mit sechsfachem Chromosomensatz.

Artbildung bei Buntbarschen in ostafrikanischen Seen

Die eindrucksvollste Artbildung finden wir bei Buntbarschen in den großen ostafrikanischen Seen. Allein in den drei größten leben über 1500 Arten von Buntbarschen (Viktoriasee ca. 500 Arten, Malawisee 700–1000 Arten, Tanganjika-See 200–250 Arten). Der älteste dieser Seen ist 5–12 Millionen Jahre alt (Tanganjika), der jüngste 15 000–750 000 Jahre (Viktoria). Die Fische gliedern sich in nah verwandte Artengruppen auf, z.B. die Mbuna-Gruppe des Malawisees **40**, die aus teilweise sehr farbenprächtigen, felsbewohnenden, algenfressenden Buntbarschen besteht.

Ein wichtiges Selektionsmerkmal bei diesen Arten ist die Färbung. Nahezu alle Arten sind brüterpflegend und haben ein kompliziertes Paarungsverhalten, bei dem zum Beispiel die Afterflosse mit besonderen „Eiflecken“ geschwenkt wird. Die Anzahl dieser Eiflecken und der genaue Verhaltensablauf ist

40 Mbuna-Buntbarsche aus dem Malawi-See: Schmalbarsch (*Pseudotropheus elongatus*; links) und Schabemundbarsch (*Labeotropheus fuellerborni*).

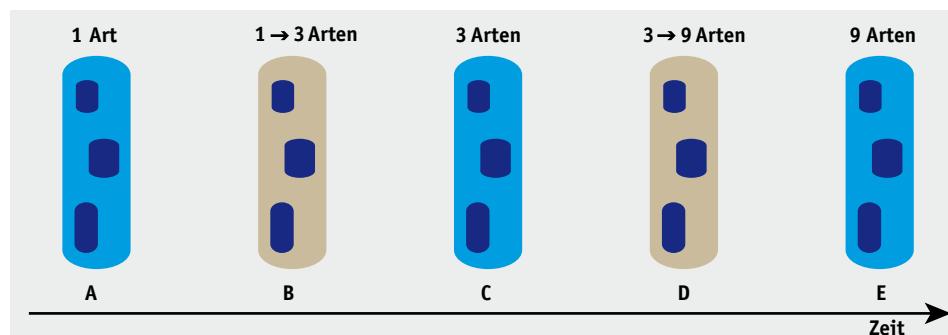
39 Beim europäischen Steinbeißer (*Cobitis*) kennt man inzwischen 22 Arten, die sich zum Teil äußerlich nicht unterscheiden lassen, aber durch eine unterschiedliche Zahl von Chromosomensätzen definiert sind.



wichtig für die Arterkennung bei der Paarung, und vermeidet Kreuzungen (Hybride).

Die schiere Anzahl der Arten schien für einige Wissenschaftler auf sympatrische Artbildung hinzudeuten. Allerdings ist auch hier eine Artbildung durch geografische Trennung möglich. Andere Forscher wiesen nämlich darauf hin, dass der Malawisee aus drei tiefen Becken besteht. Unter Zugrundelegung eines Modells, bei dem immer wieder Trockenzeiten auf wasserreiche Zeiten folgten, ist es möglich, die Artenvielfalt auch durch geografische Artbildung ▶41 zu erklären. Zu wasserreichen Zeiten bildet der See eine große Wasserfläche mit einer Art. In der ersten Trockenzeit fällt der Wasserspiegel, so dass drei kleine Seen entstehen. Aus der Ursprungsart entwickeln sich durch Mutation und Selektion drei neue Arten. Nun folgt wieder eine wasserreiche Zeit, die drei Arten kommen zusammen und leben gemeinsam im See. Wieder fällt der Seespiegel in einer Trockenzeit, und in jedem Becken entstehen drei neue Arten. In der nächsten wasserreichen Zeit leben damit schon neun Arten im See. Bereits nach der siebten Trockenzeit wären mehr als 1000 Arten erreicht.

◀41 Modell der geografischen Artbildung im Malawisee: (A) Der See wird von einer einzigen Buntbarschart besiedelt; (B) In einer Trockenperiode bleiben drei tiefe Becken, drei Arten entstehen; (C) Der Wasserspiegel steigt, die drei Arten breiten sich aus; (D) Drei Arten pro Becken werden zum Ausgangspunkt der Evolution in der nächsten Trockenperiode, daraus entstehen neun Arten usw.



Artbildung bei Buntbarschen in mittelamerikanischen Kraterseen

Der Konstanzer Biologe Axel Meyer fand in mittelamerikanischen Seen Buntbarscharten, die verschiedene Formen ausgeprägt haben (meist eine goldene, eine gestreifte bodenlebende, eine langgestreckte an der Wasseroberfläche lebende und eine dicklippige, Algen abweidende Form). Anscheinend haben sich diese Arten innerhalb eines Sees an

verschiedene Nahrungsquellen angepasst und sind daher in der Färbung und im Aussehen sehr unterschiedlich ▶42, 43. Meyer postulierte daher, dass auch hier, wie von manchen für die ostafrikanischen Seen angenommen, Arten entstanden sein können, ohne dass es geografische Barrieren gab, einfach nur durch die Anpassung verschiedener Formen einer Art an Lebensräume in verschiedenen Teilen des Sees (z.B. flaches Wasser, tiefes Wasser). Dies beinhaltet allerdings doch eine kleinräumige Trennung. Da einzelne Arten auch in verschiedenen Seen vorkommen, ist es nicht ausgeschlossen, dass auch bei den Midasbuntbarschen in der Vergangenheit eine geografische teilweise oder vollständige Artbildung stattgefunden hat, und dass diese Buntbarsche dann hinterher wieder zusammengekommen sind und sich ökologisch separiert haben.

Die Frage, ob Artbildung ohne geographische Barrieren gelegentlich vorkommt, ist weiterhin ungelöst. Damit besteht ein erheblicher Forschungsbedarf in diesem hoch interessanten, aber methodisch schwer zu bearbeitenden Fachgebiet.

◀42 Links: Midasbuntbarsche aus den mittelamerikanischen Kraterseen; Nicaragua-Buntbarsch (*Amphilophus citrinellus*), goldene Form und bodenlebende Form.

◀43 Rechts: Midasbuntbarsche aus den mittelamerikanischen Kraterseen: Lippen-Buntbarsch (*Amphilophus labiatus*), goldene Form und bodenlebende Form.



Artbegriff

„On the Origin of Species ...“ – bereits im Titel von Darwins Hauptwerk erscheint das Wort ‚species‘, was sowohl im Englischen als auch im Lateinischen „Art“ bedeutet. Die Art/Spezies ist ein Schlüsselbegriff der Evolutionsbiologie. Wer über Evolution redet, denkt über Arten und ihre Herkunft nach, und wer über Arten nachdenkt, muss wissen, was sich hinter diesem nur scheinbar einfachen Begriff verbirgt.

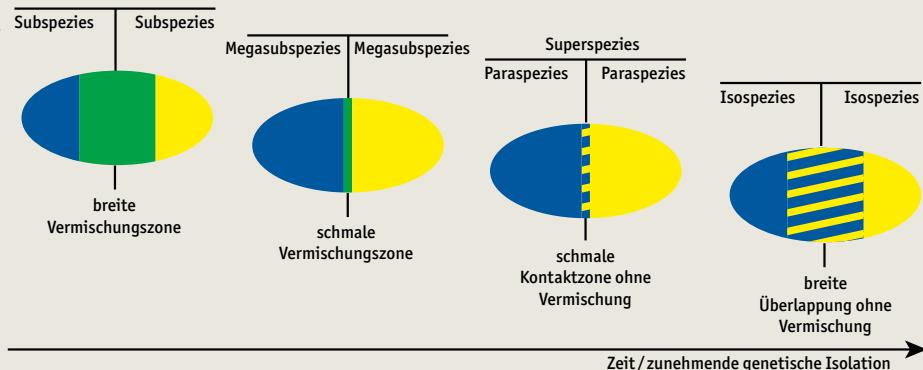
Der Biologische Artbegriff ist eigentlich eindeutig und einfach: Arten werden nicht primär durch ihre äußereren Merkmale definiert, sondern durch ihre Gene. Das entscheidende Kriterium heißt: Innerhalb einer Art kann jedes Weibchen mit jedem Männchen Nachkommen hervorbringen, die wiederum fruchtbar sind. Eine Art ist also eine Fortpflanzungsgemeinschaft, die gegenüber anderen Fortpflanzungsgemeinschaften (anderen Arten) genetisch isoliert ist. Bei sehr nahe verwandten Arten kann es zwar zur Paarung kommen und vielleicht stellt sich sogar Nachwuchs ein, dieser ist aber in aller Regel unfruchtbar – klassische Beispiele sind Maultier und Maulesel, sterile Nachkommen von Pferd und Esel.

Soweit die Definition. Die Realität ist komplizierter, und zwar vor allem deshalb, weil Evolution kein abgeschlossener Prozess ist. Artbildung findet permanent statt.

Eine Momentaufnahme der Evolution an einem beliebigen Ort zeigt alle Stadien der Artbildung vom ersten Entstehen noch leicht zu überbrückender genetischer Unterschiede bis hin zu fest etablierten, genetisch isolierten Arten. Und weil genetische Schranken nicht von heute auf morgen errichtet werden und sämtliche Übergänge nicht abrupt, sondern fließend sind, lassen sich scharfe Grenzen kaum ziehen; das erschwert natürlich auch präzise Benennungen.

Die Biologie trägt dem mit verschiedenen, in **Γ44** dargestellten Begriffen Rechnung. War der Genfluss innerhalb einer Population durch eine geografische Barriere eine zeitlang unterbrochen, entwickeln sich die Teilpopulationen beiderseits der Barriere unterschiedlich weiter **S.41**. Es entstehen Subspezies (Unterarten); die genetischen Unterschiede sind noch so gering, dass – vorausgesetzt, die trennende Barriere entfällt – eine breite Vermischungszone entsteht.

Sind die genetischen Unterschiede größer, ist eine Fortpflanzung zwischen den Populationen zwar nicht ausgeschlossen. Der Fortpflanzungserfolg und die Fitness der Nachkommen **S.114** sind bei Verpaarung mit einem Partner der fremden Population aber deutlich geringer. In diesen Fällen entsteht nur eine schmale Vermischungs-



„45 Zwischen den Arealen der überwiegend östlich verbreiteten Nebelkrähen (*Corvus [corone] cornix*) und der west- und mitteleuropäischen Rabenkrähen (*Corvus [corone] corone*) besteht eine schmale, aber deutliche Vermischungszone z.B. entlang der Elbe.“

zone wie bei Rabenkrähe und Nebelkrähe
45. Bei solchen Megasubspezies ist der Genfluss also bereits stark eingeschränkt. Kommt er (fast) gänzlich zum Erliegen und besteht keine Vermischungszone im Grenzgebiet mehr, sprechen wir nicht mehr von Subspezies (Unterarten), sondern von Arten. Wenn sich ihre Verbreitungsgebiete zwar berühren, aber nicht überlappen, liegt das meist daran, dass ihre ökologischen Ansprüche (noch) so ähnlich sind, dass das Vorkommen der einen Art das der anderen im selben Gebiet ausschließt. Ein solches Verbreitungsmuster wird parapatrisch genannt (para = neben; patria = Vaterland); davon leitet sich der Begriff Paraspezies für Arten gemeinsamer Abstammung mit direkt aneinander angrenzenden Verbreitungsgebieten ab. Sind aus einem Evolutionsprozess zwei oder mehrere Paraspezies hervorgegangen, lassen sich diese zu einer Superspezies zusammenfassen 46.

„Abgeschlossen“ ist die Artbildung erst, wenn sich Verbreitungsgebiete weit über-

lappen können, ohne dass die Arten sich gegenseitig weitergehend beeinflussen (Isospezies). Ein solches sympatrisches Vorkommen (sym = zusammen; patria = Vaterland) setzt neben genetischen Schranken auch eine klare ökologische Trennung voraus: Jede Art besetzt eine spezifische ökologische Nische.

Aber selbst dann sind noch gelegentliche „Grenzüberschreitungen“ zu beobachten. Leicht kenntliche und scheinbar eindeutige Arten wie viele Entenvögel, aber auch Singvögel wie Halsband- und Trauerschnäpper, Nachtigall und Sprosser oder Haus- und Gartenrotschwanz bringen gelegentlich miteinander fruchtbare Nachkommen hervor und zeigen damit, dass sich die Natur nicht so einfach in ein System pressen lässt. Es wundert daher vermutlich niemanden, dass die biologische Fachliteratur noch wesentlich mehr auf ...spezies endende Begriffe bereithält, als dieser kurze Überblick bietet.

U. Schmid

► 46 Die Grenze zwischen den Verbreitungsgebieten des südwest-europäischen Orpheusspötters (*Hippolais polyglotta*) und des hier abgebildeten mittel- und ost-europäischen Gelbspötters (*Hippo-lais icterina*) verläuft durch Süd-deutschland. Beide Arten sind Paraspezies, die zusammen eine Superspezies bilden.



Evolution jetzt und heute – natürliche und sexuelle Selektion bei Vögeln

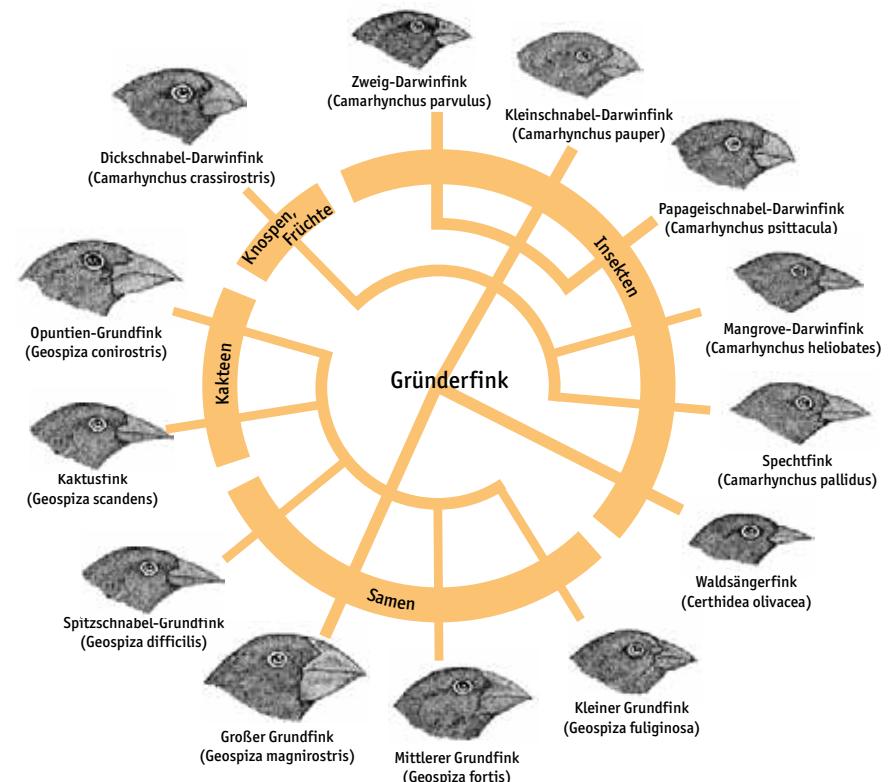
Friederike Woog

Langzeitstudien und neue Methoden geben zunehmend Einblicke in die tatsächlichen Mechanismen, die evolutiven Prozessen zugrunde liegen. Verblüffend dabei ist, dass sich Merkmale von Tieren nicht erst über Jahrtausende verändern, sondern sich diese Veränderungen bereits während eines einzigen Forscherlebens nachweisen lassen. Gene erweisen sich als schnell veränderlich: Je nach Umweltbedingungen (natürliche Selektion) und Partnerwahlverhalten (sexuelle Selektion) verändern sie das Erscheinungsbild, aber auch das Verhalten von Tieren. Messlatte für den Erfolg sind die Anzahl und Qualität der Nachkommen. Wie holen Vögel im Spannungsfeld zwischen natürlicher und sexueller Selektion „das Beste heraus“?

Darwinfinken auf raschem Evolutionskurs

Im Jahr 1835 verbrachte Darwin nur gut einen Monat auf den Galápagos-Inseln. Die nicht sehr ansehnlichen Vögel, die er dort sammelte, jede Art mit unterschiedlicher Schnabelform, sind seither im Volksmund als Darwinfinken bekannt. Diesen Namen haben die Finken, die systematisch zu den Ammern (Emberizidae) gehören, eigentlich gar nicht verdient. So erwähnte sie Darwin in seinem 1859 erschienenen Werk „Über die Entstehung der Arten...“ überhaupt nicht. Erst der britische Ornithologe David Lack beschrieb 1947 in seinem Buch über Darwinfinken ihre Entstehung durch adaptive Radiation und stellte somit ihre Bedeutung für die Evolutionstheorie dar: Eine wahrscheinlich Samen fressende, auf dem Boden lebende Gründerart wurde von Südamerika auf die noch von Landvögeln unbesiedelten Galápagos-Inseln verschlagen und fand hier eine Fülle unbesetzter ökolo-

gischer Nischen. Nach und nach kam es zur Einnischung in unterschiedliche Lebensräume. Dabei gehen Biologen heute davon aus, dass die Artbildung geografisch isoliert auf verschiedenen Inseln stattfand. Dass heute auf manchen Inseln mehrere Galápagosfinkenarten zu finden sind, ist wahrscheinlich auf eine spätere Einwanderung von Arten der benachbarten Inseln zurückzuführen. Heute werden 13 (-14) verschiedene Arten unterschieden **47**. Neben einer Spezialisierung auf Samen verschiedener Größe finden sich Früchtefresser, Insektenfresser, Arten die Kakteen ausbeuten (und zum Teil Kakteenstacheln als Werkzeuge benutzen **48**) und sogar eine Art, die unter anderem Blut und Eier frisst. Finken mit verschiedenen Schnabelformen unterscheiden sich nicht nur im Speiseplan, sondern auch im Gesang. Tiere mit starken Schnäbeln wiederholen ihren



47 Verwandtschaftsverhältnisse bei den auf den Galápagos-Inseln vorkommenden Darwinfinken und ihre Spezialisierung auf bestimmte Nahrung.

48 Kaktusfinken fressen gerne Früchte und Nektar von Opuntien. Hier stochert der Vogel im Kaktusgewebe nach Insekten.

Gesang weniger häufig als kleinschnäbelige Arten und nutzen einen kleineren Frequenzbereich. Die unterschiedlichen Gesänge dürften ganz wesentlich für die Artbildung bei Darwinfinken sein. Auf Darwins Spuren begann das Forscherhepaar Peter und Rosemary Grant 1973 die Evolution der Darwinfinken aus nächster Nähe zu beobachten. Auf der kleinen Galápagosinsel Daphne Major fingen, beringten und vermaßen sie jeden einzelnen Finken und dokumentierten das Leben der Tiere von ihrer Geburt bis zu ihrem Tod. Indem sie gleichzeitig das Wetter und die daraus resultierende Nahrungsverfügbarkeit registrierten, ge-





49 Links: Mittlerer Grundfink. Erst nach mehrmaliger Mauser werden Männchen tief schwarz. Jungvögel ähneln den Weibchen.

50 Rechts: Weiblicher Mittlerer Grundfink beim Knacken eines Samens von *Scutia spicata*.



lang es ihnen, die Wirkung der natürlichen Selektion auf das äußere Erscheinungsbild der Vögel nachzuweisen.

Die zwei häufigsten Finkenarten auf Daphne Major sind der Mittlere Grundfink (*Geospiza fortis*) und der Kaktusfink (*Geospiza scandens*). Grundfinken haben stumpfe Schnäbel, die sich gut zum Knacken von kleineren Samen eignen 49, 50. Größere Grundfinken können auch die harten Samen des Bocksdorns (*Tribulus*) aufbrechen. Kaktusfinken haben spitzere Schnäbel, sie fressen Kaktusfrüchte und -pollen 48. Beim Mittelgrundfink ist die Fortpflanzungs- und Überlebensrate eng mit der Schnabelgröße und der gerade verfügbaren Nahrung gekoppelt. Als 1977 eine Dürre alle Pflanzen mit kleinen Samen vertrocknen ließ, starben fast alle Grundfinken. Nur die Vögel mit den größten Schnäbeln überlebten, nur sie konnten die harten Samen des Bocksdorns noch knacken. Ein durchschnittlich um nur 0,4 mm längerer und 0,5 mm höherer Schnabel entschied über Leben und Tod. Nach mehreren Jahren Dürre wurden die Finkenschnäbel innerhalb weniger Generationen um 4% größer. 1983 jedoch suchte El Niño, eine

von einer veränderten Meereströmung im ozeanographisch-meteorologischen System des äquatorialen Pazifiks verursachte Klimaschwankung, die Inseln mit starken Regenfällen heim. Überall wucherten die schon tot geglaubten Futterpflanzen hervor, und es gab wieder kleine Samen in Hülle und Fülle. Nun wiederum waren die Grundfinken mit den kleineren Schnäbeln geschickter beim Fressen der kleinen Samen und hatten mehr Nachkommen. Innerhalb weniger Generationen schrumpfte die mittlere Schnabelgröße wieder um 2,5%.

Auch die Kaktusfinken veränderten sich während dieser Zeit. Als Folge der starken Regenfälle wurden die Kakteen überwuchert, kamen kaum zur Blüte und produzierten weniger Samen. Die Kaktusfinken mit den etwas stärkeren, stumpferen Schnäbeln waren nun fein raus, da sie sich auch an Samen, die sonst nur die Grundfinken fraßen, gütlich tun konnten. In den Folgejahren ergab sich jedoch ein Paradoxon: Obwohl Kakteenfrüchte wieder in ausreichender Anzahl zur Verfügung standen, wurden die Schnäbel der Kaktusfinken weiterhin stumpfer. Die Erklärung: Als nach dem El Niño von 1983 die Kaktusfrüchte rar

wurden, verdrängten die stärkeren Kaktusfinkenmännchen ihre Weibchen von den wenigen verbleibenden Kaktusfrüchten. Da immer mehr Weibchen verhungerten, kam bald auf fünf Männchen nur noch ein Weibchen. Weil die Kaktusfinkenmännchen keine Weibchen der eigenen Art mehr fanden, verpaarten sie sich mit Grundfinkenweibchen. Die Nachkommen waren gesunde und fortpflanzungsfähige Hybriden mit stumpfen Schnäbeln. Die Hybriden verpaarten sich allerdings nur mit Kaktusfinken, da die Nachkommen auf den Gesang ihres Vaters geprägt wurden. So flossen die Grundfinkengene langsam in den Genpool der Kaktusfinken. Diesen Vorgang nennt man Introgression. Sie scheint eine entscheidende Rolle bei der Evolution

von Arten zu spielen. Arten sind demnach je nach äußeren Bedingungen offene genetische Systeme und keineswegs immer streng voneinander isoliert.

Bei den Darwinfinken konnte bisher nur die Wirkung der Gene genau beschrieben werden, nicht jedoch, welche Gene genau für die beobachteten Unterschiede verantwortlich sind. Um die Evolution auch mechanistisch verstehen zu können, müsste die genetische „Architektur“ hinter diesen Prozessen sichtbar werden: die Eigenschaften individueller Gene, die unterschiedlicher Variation unterliegen. Auch dies ist mittlerweile gelungen: Bei Hühnern wurden mittlerweile Gene gefunden, die Schnabelhöhe und -breite steuern S. 62.

Nachbarn, aber doch verschieden – lokale genetische Differenzierung

Die schnelle Evolution der Schnäbel bei den Darwinfinken konnte vor allem wegen der schwankenden Klimabedingungen und der Isolation der Vögel auf weit vom Festland gelegenen Inseln beobachtet werden. Wie sieht es jedoch auf dem Festland aus? Vögel, von

denen viele mehr oder weniger weite Wanderbewegungen unternommen, sollten genetisch recht ähnlich sein, da die verschiedenen Populationen geografisch nicht voneinander isoliert sind. Entgegen jeder Erwartung ist dies jedoch nicht der Fall: Zum einen sind



viele Vögel nicht nur ihrem Brutort, sondern auch ihren Überwinterungsgebieten treu. Neue Langzeitstudien z.B. an Kohlmeisen (*Parus major*) belegen, dass sich auch nur wenige Kilometer voneinander entfernte Populationen genetisch unterscheiden, was sich z.B. in der Gelegegröße oder der Größe der Nachkommen niederschlagen kann. Auch Emigration und Immigration von Individuen in benachbarte Populationen erfolgt nicht nach dem Zufallsprinzip, sondern unterscheidet sich kleinerfügig je nach lokalen Umweltbedingungen. Junge Kohlmeisen beispielsweise wählen den Ort ihrer ersten Brut nach ihrer Größe – sind sie klein, emigrieren sie in Gebiete, in denen die Brutdichte hoch ist. Hier hätten größere Kohlmeisen schlechtere Chancen, da sie mehr Futter benötigen. Tatsächlich ziehen größere Tiere daher Gebiete mit geringeren Populationsdichten vor.

Wer ist der Schönste im ganzen Land?

Neben der natürlichen Selektion ist die sexuelle Selektion treibende Kraft der Evolution. Schon Darwin ging davon aus, dass weibliche Vögel, die selbst meist schlicht gefärbt sind, durch ihre Wahl eines Männchens die Evolution bestimmter Merkmale vorantreiben. Ins Auge stach ihm dabei der Pfau (*Pavo cristatus*): Nur wer das prächtigste Rad schlägt, wird als starker und gesunder Vater der Nachkommen gewählt. Die natürliche Selektion setzt der sexuellen Selektion jedoch ihre Grenzen – ab einer bestimmten Länge würde der Schwanz des Pfaus eher hinderlich werden und seine Überlebensfähigkeit einschränken.

Farbvarianten und Paarungsverhalten beim Kampfläufer

Anders als beim Pfau gibt es auch Arten, bei denen Männchen in mehreren Farbvarianten vorkommen, die genetisch fixiert und somit erblich sind. Beim Kampfläufer (*Philomachus pugnax*) verfolgen die Männchen je nach Färbung unterschiedliche Paarungsstrategien. Sowohl die Färbung als auch das daran gekoppelte Paarungsverhalten sind bereits beim Schlupf des Vogels festgelegt.

Die häufigste Strategie ist, eine Balzarena zu verteidigen (84 %). Männchen mit dieser Strategie haben im Brutkleid einen tief schwarzen oder kastanienbraunen bis orangefarbenen Kragen, den sie während der Balz eindrucksvoll aufstellen ▶ 51. So locken sie Weibchen an, die zur Paarungszeit zu den Arenen kommen, um sich einen Geschlechtspartner auszuwählen. Anders machen es die „Satellitenmännchen“ (16%): Sie sind kleiner und haben einen hellen bis ganz weißen Kragen. Sie verteidigen keine eigene Balzarena, sondern sind „Untermiet“ der territorialen Männchen: Diese dulden die Eindringlinge am Rande ihres Balzplatzes. Durch den verstärkten Betrieb am Platz scheinen die Weibchen eher angelockt zu werden, jedenfalls gelingt es den Balzplatzinhabern bei Anwesenheit von Satellitenmännchen häufiger, mit Weibchen zu kopulieren. Die Satellitenmännchen gehen jedoch nicht leer aus – ab und zu gelingt es auch ihnen, ein Weibchen zu „verführen“.

Dass sich beide Paarungsstrategien im Laufe der Evolution entwickelt und erhalten haben, deutet sowohl auf Vor- als auch auf Nachteile hin. Die Vorteile territorialer Männ-

▶ 51 Farbvarianten bei männlichen Kampfläufern.



chen sind offensichtlich: Da sie größer, dominant und stärker als die Satelliten sind, werden sie häufiger von den Weibchen als Geschlechtspartner gewählt. Jedoch kostet die Verteidigung einer Balzarena Energie, die das Männchen in kurzen Zeiten der Nahrungsaufnahme kompensieren muss. Die kleineren Satelliten haben zwar weniger Chancen bei den Weibchen, jedoch ist ihr energetischer Aufwand geringer, da sie keine Arenen zu verteidigen haben. Dadurch haben sie mehr Zeit zur Nahrungsaufnahme.

Eine dritte, jedoch sehr seltene (< 1 %) und noch wenig erforschte Paarungsstrategie ist die der sogenannten „Faeder“ (fries. „Urahn“). Diese Männchen sehen aus wie schlicht braun

gefärbte Weibchen und können nur anhand von Sektionen und DNA-Tests identifiziert werden. Ihre Hoden sind 2,5 mal so groß wie die normaler Männchen, sie sind also sexuell durchaus aktiv. Ihre Existenz könnte im Freiland beobachtete Kopulationen von Weibchen untereinander erklären. Faeder werden von anderen Männchen wahrscheinlich oft für Weibchen gehalten, was sie vor Angriffen schützt. So getarnt können sich Faeder von den Männchen unbemerkt unter die Weibchen mischen und gelegentlich Paarungen ergattern, energetisch gesehen die günstigste Variante! Ob diese dritte Paarungsstrategie bei den Kampfläufern genetisch festgelegt und somit erblich ist, ist noch ungeklärt.

Wankelmütige Weibchen erhalten die Vielfalt der Männchen

Männliche Prärieammern (*Calamospiza melanocorys*) zeigen ebenfalls eine erhebliche Färbungsvariabilität. Während die Weibchen braun gestreift sind ▶ 52, sind die Männchen schwarz mit weißem Flügelfeld ▶ 53. Die schwarzen Gefiederteile sind oft mit braunen Federn durchsetzt ▶ 54: Unabhängig vom Alter überwiegt mal die braune, mal die schwarze Farbe. Wie können sich so viele verschiedene Farbvarianten erhalten? Verblüffenderweise wechseln die Vorlieben der Weibchen: Ein Merkmal, das in einem Jahr wichtig ist, spielt im nächsten Jahr oft überhaupt keine Rolle. Manche Merkmale beeinflussen die Fitness (Anzahl der Nachkommen) der Männchen in manchen Jahren positiv, in anderen hingegen jedoch sogar negativ! Dies legt nahe, dass die Weibchen durch ihre schwankenden Vorlieben verschiedene Farbvarianten bei den Männchen erhalten. Ähnlich wie schwankende Um-

▶ 52 Weibliche Prärieammern beeinflussen die Variabilität bei den Männchen.



▶ 53 Ein Prärieammermännchen mit schwarzem Gefieder. Bei manchen Männchen sind die schwarzen Gefiederteile mit braunen durchsetzt.



ein Weibchen anspricht. Wäre dies der Fall, sollte die Entstehung neuer Merkmale bei den Männchen einer positiven Selektion unterliegen und auch der Erhalt mehrerer Merkmale mit Signalwirkung gewährleistet sein, trotz der damit verbundenen Kosten.

▶ 54 Flügel männlicher Prärieammern: Links überwiegend schwarzes Gefieder, rechts mit vielen braunen Federn.

Der Erhalt von Farbvarianten bei der Schleiereule

Bei Schleiereulen (*Tyto alba*) kommen nicht nur die Männchen, sondern auch die Weibchen in verschiedenen Farbvarianten vor, von heller bis dunkler Grundfärbung ist alles vertreten. Während diese Grundfärbung vor allem geografisch variiert (im Süden Europas sind die Tiere heller als im Norden), weisen die Eulen zusätzlich mehr oder weniger stark ausgeprägte dunkle Tupfen auf ▶ 55. Weibchen sind meist stärker getupft als Männchen. Das Ausmaß der Tupfung ist erblich und nicht durch die Umwelt oder die Körperkondition der Tiere beeinflusst. Je dunkler getupft ein Weibchen, desto weniger anfällig für Federparasiten ist es. Dies könnte mit dem erhöhten Melaningehalt dunkler Federn zusammen hängen: Melanin macht die Federn stabiler. Auch haben dunkel getupfte Weibchen mehr Calcium in den Knochen und eine kleinere Bursadrüse. Die Bursadrüse spielt eine Rolle in der Immunreaktion und schwollt bei Erkrankungen an. Getupfte Weibchen scheinen also gesünder zu sein. Der Grad der Tupfung beeinflusst auch die Partnerwahl: Stärker getupfte Weibchen erfreuen sich einer größeren Beliebtheit beim anderen Geschlecht, nicht nur die Weibchen sind wählerisch! Getupfte Tiere sind sexuell aktiver und

weniger stressanfällig. Getupftere Weibchen sind schwerer, pflanzen sich früher fort und leben länger. Ihre weiblichen Nachkommen haben ein beseres Immunsystem und sind weniger anfällig für Parasiten. Warum gibt es dann aber weiterhin Tiere mit wenigen Tupfen?

Der Reproduktionserfolg eines Paares hängt auch davon ab, wie stark getupft der Partner ist. Mütter mit vielen Tupfen sind zwar insgesamt „Superweibchen“, haben jedoch einen großen Nachteil: Ihre stark getupften Söhne überleben schlechter. Väter mit vielen Tupfen bringen Töchter mit hoher Überlebensrate hervor. Dies könnte erklären, warum sich auch weniger gefleckte Tiere in der Population erhalten: Schwächer getupfte Männchen haben höhere Überlebensraten.

Sind zwei wenig getupfte Tiere miteinander verpaart, bringen sie nur Söhne hervor und keine Töchter (die ja dann schwach getupft wären und schlecht im Kurs bei den Männchen stünden). Dass Vögel das Geschlecht ihrer Nachkommen steuern können, ist auch von anderen Vogelarten wie zum Beispiel dem neuseeländischen Eulenpapagei (*Strigops habroptilus*) bekannt. Wie das genau funktioniert, ist unbekannt.



▶ 55 Farbvariationen bei Schleiereulen-Weibchen aus Süddeutschland.

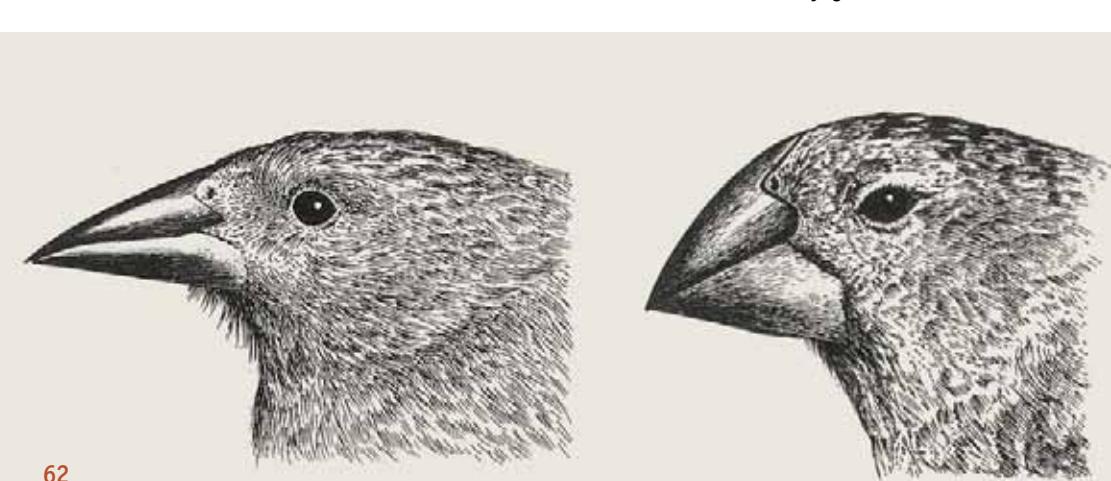
Genprogramme im Embryo kontrollieren die Schnabelform der Darwinfinken

Martin Blum und Philipp Vick

Die Darwinfinken der Galápagosinseln sind das wohl berühmteste Beispiel von evolutionären Anpassungen an sich verändernde Umweltbedingungen. Aus einer Gründerart, die den Weg vom ecuadorianischen Festland auf die ca. 1000 km entfernten Inseln gefunden hat, entstanden bis heute 13 verschiedene Arten. Die Inselgruppe ist geologisch jung (5–10 Millionen Jahre alt) und wie die Kanaren vulkanischen Ursprungs. Die erste Besiedlung erfolgte vermutlich durch eine Finkenart, die einen wenig spezialisierten symmetrischen Schnabel aufwies, ähnlich dem heutigen Spitzschnabel-Grundfink (*Geospiza difficilis*).

Die heutigen Darwinfinken-Arten unterscheiden sich vor allem durch ihre Schnabelformen, die unterschiedliche Ernährungsstrategien widerspiegeln **5.2**. Der Große Grundfink besitzt z. B. einen kräftigen und breiten Schnabel, mit dem er feste Samen aufknacken kann, wohingegen die Kaktusfinken mit ihren langen und schmaleren Schnäbeln auf Kaktusfrüchte und Pollen spezialisiert sind **5.6**. Diese Variabilität der Schnabelform war die Voraussetzung für die rasche Aufteilung in verschiedene Arten (adaptive Radiation). Was aber ermöglicht diese Vielfalt der Schnabelformen?

5.6 Der Kaktusfink (*Geospiza scandens*) hat einen langen und dünnen, der Große Grundfink (*Geospiza magnirostris*) einen kurzen und kräftigen Schnabel.



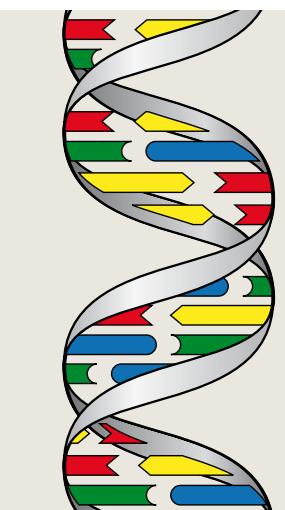
Variable Schnäbel brauchen variable Gene

Das Erscheinungsbild aller Lebewesen ist genetisch festgelegt. Im Kern jeder Zelle liegt die Information für Bau und Funktion eines jeden Organismus in Form der Gene vor. Alle Zellen eines Organismus haben die gleichen Gene, bei Wirbeltieren einige 10 000. In jeder Zelle ist aber immer nur ein Bruchteil davon aktiv. Diese legen fest, ob eine Zelle z.B. Herz-, Nerven- oder Haarzelle ist. Gene bestimmen die Zahl der Wirbel, ob ein Tier Flügel oder Arme besitzt, aber auch viele komplexe Verhaltensmuster wie Kampf oder Balz. Evolution funktioniert nur, weil Gene sich verändern können (Variation), in der Folge Abwandlungen im Körperbau auftreten und die jeweils am besten an die Umwelt angepassten Individuen sich besser fortpflanzen können (Selektion).

Gene sind recht einfach gebaut **5.7**: Sie bestehen aus einem fadenförmigen Molekül, der Desoxyribonucleinsäure (DNA). Tatsächlich sind es zwei Stränge, die umeinander gewunden sind (Doppelhelix). In jeder menschlichen Zelle sind etwa zwei Meter DNA vorhanden, die vielfältig verknäult und auf die 46 Chromosomen verteilt sind. Die Geninformation steckt in der Abfolge von Basen, von denen es nur vier verschiedene gibt. Das klingt wenig, ist aber ausreichend, da es sich wie beim Morsealphabet, das sogar mit nur zwei Zeichen auskommt, um einen Code handelt. Im Fall der DNA codieren immer drei Basen für eine Aminosäure, das sind die Bausteine der Eiweiße (Proteine). Proteine sind letztlich für alle Baumaterialien (wie Muskeln und Knochen) und Prozesse (wie Verdauung und Denken) eines Organismus verantwortlich. Die Basen ragen ins Innere der Doppelhelix hinein, wobei immer nur zwei Typen zueinander passen **5.7**.

Wenn sich eine Zelle teilt, spaltet sich die Doppelhelix in die Einzelstränge auf, der fehlende Strang wird entsprechend ergänzt und je ein vollständiger Chromosomensatz auf die Tochterzellen verteilt. Bei diesem Vorgang kommt es zu Fehlern (Mutationen), die zwar selten sind, aber angesichts der riesigen Zahl von Basen (beim Menschen sind das etwa sechs Milliarden pro Zelle) bei jeder Zellteilung mehr als einmal auftreten. Es kommt zu ver-

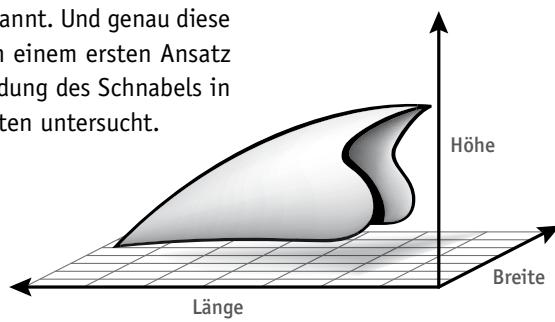
5.7 Die DNA-Doppelhelix. Die vier Basen sind farblich markiert. Immer zwei Basen passen zueinander. Die Abfolge der Basen kodiert die Geninformation.



änderten Basenabfolgen und dadurch zu einer veränderten Codierung von Proteinen. Mutationen entstehen auch durch Gifte, die die DNA beschädigen, und durch den UV-Anteil des Sonnenlichts oder radioaktive Strahlung. Mutationen sind zufällig und ziellos, aber die unabdingbare Voraussetzung für Variation und damit den Evolutionsprozess. Sie sind auch für alle Erbkrankheiten und die meisten Krebserkrankungen verantwortlich, wenn Gene z.B. ganz ausfallen oder fehlgesteuert werden, weshalb man Evolution und Krankheit auch als zwei Seiten derselben Medaille betrachten kann. Hier interessiert uns aber nur der Evolutionsaspekt, konkret die Frage, welche Gene bzw. welche Genvarianten für die Schnabelformen der heute lebenden Darwinfinkenarten verantwortlich sind.

Das Schnabelproblem

Der Vogelschnabel ist ein dreidimensionales knöchernes Ge- bilde. Die verschiedenen Schnabelformen entstehen durch Variation von Länge, Breite und Höhe **58**. Daher kann man annehmen, dass an dem Prozess „Schnabelbildung“ mehr als ein Gen beteiligt ist. Schnabelbildung muss man, wie alle Prozesse, die den Körperbauplan bestimmen, während der Embryonalentwicklung untersuchen, da das Küken beim Schlupf bereits die gleiche Schnabelform wie der Altvogel aufweist. Wie aber kommt man angesichts von auch bei Vögeln mehreren 10 000 Genen an diejenigen für die Schnabelform der Darwinfinken? Hier kam Cliff Tabin und seinen Kollegen von der Harvard Universität in Boston, die sich diese Frage stellten, das Hühnchen zu Hilfe. Seit den 1990er Jahren wurde die Schnabelbildung im Hühnchenembryo untersucht. Dadurch waren bereits etliche Gene als potenzielle Kandidaten für die Schnabelvarianz der Darwinfinken bekannt. Und genau diese Gene haben die Forscher um Tabin in einem ersten Ansatz auf ihre Aktivität während der Ausbildung des Schnabels in Embryonen von sechs Darwinfinkenarten untersucht.



58 Die drei Dimensionen des Vogelschnabels: Länge, Breite, Höhe.

Der Knochenwachstumsfaktor 4, ein erstes Schnabelgen

Allerdings ist es weitaus schwieriger, an Eier von Darwinfinken zu kommen, als mit Hühnereiern zu arbeiten, die man für wenig Geld kaufen kann. Die Galápagosinseln sind Nationalpark und Unesco-Weltkulturerbe, die Entnahme von Eiern ist strikt verboten. Tabin und Abzhanov taten sich daher mit dem Ehepaar Grant zusammen, die seit mehreren Jahrzehnten die Darwinfinken auf Galápagos untersuchen, und mit drei ecuadorianischen Forschungsanstalten, der Charles Darwin Forschungsstation, dem Galápagos Nationalpark und der bischöflichen katholischen Universität von Quito, der Hauptstadt Ecuadors. Schließlich wurde den Forschern erlaubt, das jeweils dritte Ei aus Nestern zu entnehmen

59. Darwinfinken legen drei bis fünf Eier, ziehen aber nicht mehr als zwei Nestlinge auf. Die entnommenen Eier wurden für fünf Tage bei 37°C in Brutapparaten bis zum Er-

reichen der interessanten Embryonalstadien gehalten, danach die Embryonen präpariert **60** und auf Genaktivität untersucht. Unter den untersuchten Genen fand sich eines, dessen Aktivität mit der Schnabelgröße und -form korrelierte. Dabei handelt es sich um einen sog. Knochenwachstumsfaktor (Bone Morphogenetic Protein, BMP4). Zwar haben alle Finken dieses Gen und bei allen ist es während der Schnabelbildung im Embryo aktiv. Aber bei den Finken mit großen und kräftigen Schnäbeln wie dem Großen Gründfinken (*Geospiza magnirostris*) ist das BMP4-Gen früher und stärker aktiviert als bei Finken mit dünnen Schnäbeln wie z. B. dem Kaktusfink (*Geospiza scandens*).

Dieser Befund einer Korrelation zwischen BMP4-Aktivität und Schnabelform war natürlich hochspannend, wenn auch genau genommen noch kein Beweis für eine tatsächliche

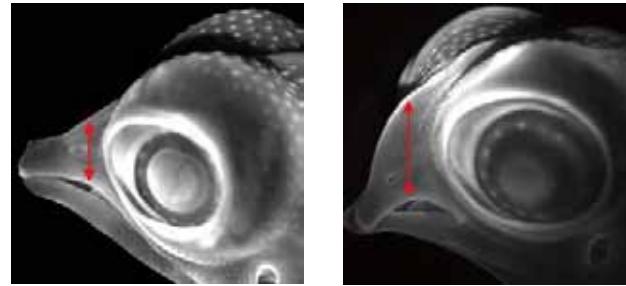
59 Arkhat Abzhanov vor einem Finkennest im Kaktus.

60 Nach der Entnahme und Bebrütung der Eier werden die Embryonen im Feld präpariert.



Funktion von BMP4 bei der Schnabelbildung. Deshalb haben Tabin und Kollegen ein genetisches Experiment im Hühnchen durchgeführt, bei dem sie das BMP4-Gen in der Schnabelanlage des Embryos fehlsteuerten, so dass mehr BMP4-Eiweiß erzeugt wurde, und das auch schon zu einem früheren Zeitpunkt. In Hühnerembryonen kann man das mit gentechnisch veränderten Viren erreichen.

chen. Und tatsächlich waren die Schnäbel der genmanipulierten Hühnchenembryonen größer und kräftiger als normale Hühnchenschnäbel, und ähnelten damit dem Schnabel der Großen Grundfinken ▶ 61. Unverändert blieb allerdings die Schnabellänge, d.h. es gab noch mindestens ein weiteres Gen im Schnabelbildungsprozess zu entdecken.



▶ 61 Links: normaler Schnabel eines Hühnchenembryos. Rechts: Schnabel eines Hühnchenembryos, der durch BMP4-Behandlung mächtig geworden ist.

Evo-Devo

Hinter dem Begriff „Evo-Devo“ verbirgt sich „Evolution of Development“, also die Evolution von Entwicklungsprozessen, wobei hier die Embryonalentwicklung gemeint ist. Auf den ersten Blick erschließt sich kein Zusammenhang zwischen diesen beiden Disziplinen der Biologie. Evolutionsbiologie bedeutet seit Darwin, (1) dass die heute lebenden Arten als Endprodukt eines historischen Prozesses zu begreifen sind, (2) dass Merkmale sich verändern (Variation) und (3) dass sich im natürlichen Ausleseprozess die Individuen, die im jeweiligen Ökosystem am besten angepasst sind, durchsetzen (Selektion). Die Embryologie, auf der anderen Seite, beschreibt die individuelle Entwicklung eines Organis-

mus von der befruchteten Eizelle, teilweise über Larvenstadien, bis zum fertigen Tier.

Der Zusammenhang zwischen Evolutionsbiologie und Embryologie besteht nun darin, dass Merkmale, die sich verändern, sich in aller Regel bereits während der Embryonalentwicklung ausbilden. Ein Entenküken schlüpft bereits mit Schwimmhäuten zwischen den Zehen aus dem Ei, und auch die Giraffe kommt bereits mit einem langen Hals auf die Welt. Wenn man verstehen möchte, wie die Schwimmhäute der Entenvögel im Verlauf der Evolution entstanden sind, muss man herausfinden, welche Programme im Embryo dafür sorgen, dass die Zehen durch eine dünne

Haut verbunden bleiben. Die Programme, die die Gestaltung im Embryo steuern, sind nichts anderes als komplexe Gennetzwerke, die zu unterschiedlichen Zeitpunkten an unterschiedlichen Orten aktiviert werden. Die Evolutionsbiologen seit Darwin waren sich dieser Zusammenhänge bewusst. Allerdings war es bis vor etwa 25 Jahren nicht möglich, Entwicklungsgene zu identifizieren und zu untersuchen.

Seither sind die Gene von vielen Arten vollständig aufgeklärt worden, und auch die für die Embryonalentwicklung wichtigen Gene wurden für einige Modellorganismen wie Maus, Fruchtkäfer und Zebrafisch vollständig identifiziert.

Dabei traten einige Überraschungen zutage: (1) nur ein relativ kleiner Teil aller Gene eines Organismus ist spezifisch für die Embryonalentwicklung zuständig; (2) wichtige Entwicklungsgene sind häufig selbst in verwandtschaftlich sehr weit entfernten Spezies wie Fliege und Maus zu finden, weshalb man auch von homologen Genen spricht; (3) homologe Gene spielen in diesen weit entfernten Arten auch eine entsprechende Rolle während der Embryogenese, z.B. für die Entstehung von Augen. So ist das Gen Pax6 sowohl dort aktiv, wo im Embryo die Facettenaugen der Insekten entstehen, als auch dort, wo sich die Linsenaugen der Wirbeltiere entwickeln. Fällt das Gen durch Mutation aus,

entstehen in beiden Fällen keine Augen. Das führte in den letzten Jahren dazu, dass zunehmend auch Gene für das Aufstellen von Stammbäumen verwendet werden. Während der Evolution sind natürlich immer wieder neue Gene entstanden, und zwar dann, wenn ganz neue Strukturen aufgetaucht sind. Diese Prozesse sind wichtig für die Entstehung von neuen Bauplänen (etwa Insekt – Wirbeltier). Neue Arten entstehen aber meist durch Variation von bestehenden Merkmalen, wie in unserem Beispiel der Ausbildung des Schnabels der Darwinfinken. Hier sind immer die beiden Gene BMP4 und Calmodulin beteiligt. Die Unterschiede liegen in der zeitlichen und

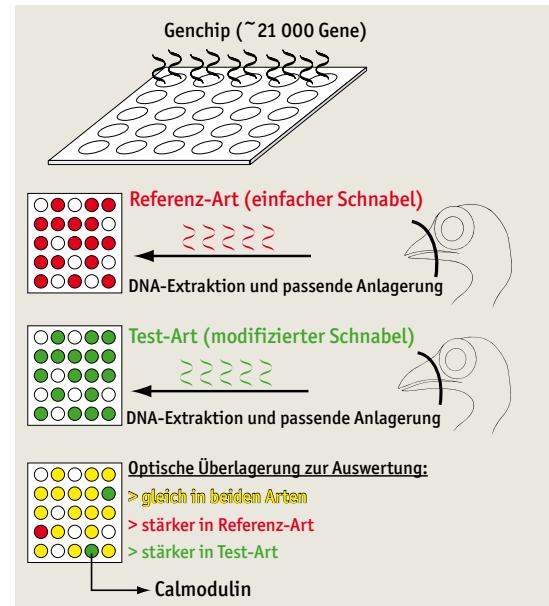
räumlichen Aktivität im Embryo. Wie diese Unterschiede genetisch gesteuert werden, verstehen wir in den meisten Fällen noch nicht. Das ist sicherlich eines der spannendsten Gebiete der Evo-Devo-Forschung.

Ein detailliertes Verständnis der Genprogramme im Embryo erlaubt es uns heute, Rückschlüsse zu ziehen auf Selektionsprozesse, die bereits vor vielen Millionen Jahren abgelaufen sind, und das ganz ohne Fossilien. Die Verwandtschaftsverhältnisse heute lebender Arten lassen sich somit außer mit den klassischen Analysen homologer morphologischer und anatomischer Merkmale zusätzlich molekulargenetisch beschreiben.

Calmodulin, ein Regulator der Schnabellänge

In einem zweiten Forschungsansatz wurde daher darauf verzichtet, gezielt nur Kandidatengene zu untersuchen. Mit modernen gentechnischen Methoden kann man heute Kopien aller aktiven Schnabelgene einer Art auf ein kleines Glasplättchen aufbringen (auch Micro-Array oder Chip genannt), d.h. für tausende verschiedener Gene **62**. Dabei werden die Gene nicht als DNA-Doppelhelix, sondern als Einzelstränge aufgebracht. Einen solchen Chip mit mehr als 20 000 Genen haben die Forscher aus Harvard vom Mittleren Grundfink (Geospiza fortis) hergestellt. Diese Art wurde gewählt, weil sie auf den Galapagosinseln relativ häufig ist. Der Chip wurde nacheinander mit aktiven Schnabelgenen von fünf Finkenarten behandelt, die ebenfalls als Einzelstränge vorlagen. Als Bezugspunkt für die vergleichende Untersuchung diente der Spitzschnabel-Grundfink, dessen Gene rot markiert wurden. Diese Finkenart hat einen kleinen und wenig spezialisierten Schnabel. Die Gene der anderen Finkenarten, die alle größere Schnäbel aufweisen, wurden grün markiert. Im Lauf des Experiments lagen sich die passenden Stränge der Gene aneinander. Bei der optischen Analyse der vielen tausend Genflecken konnte man dann leicht zwischen Genen unterscheiden, die in zwei Arten gleich aktiv waren: Diese Flecken leuchteten (durch die Überlagerung von grün und rot) gelb. Rote Flecken markierten Gene, die im Spitzschnabel-Grundfink aktiv waren, im Vergleichsfink aber nicht, grüne Flecken fanden sich umgekehrt immer dann, wenn Gene im Vergleichsfink aktiver waren als im Spitzschnabel-Grundfink **62**. Und diese Gene waren es, die die Gruppe um Tabin interessierte.

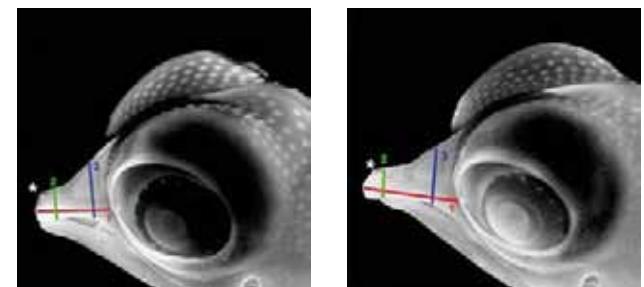
Von den ursprünglich um die 100 solcher Gene blieb schließlich ein interessanter Kandidat übrig, das Calmodulinen, das im Schnabel



des Großen Kaktusfinken (*Geospiza conirostris*) fünfmal stärker aktiv war als beim Spitzschnabel-Grundfink (*Geospiza difficilis*). Das Calmodulinen codiert für ein Protein, das Calcium binden kann, und abhängig vom gebundenen Calcium wie ein Schalter wirkt, d.h. Prozesse (wie Wachstum) im Embryo an oder abschalten kann. Auch diese Ergebnisse waren noch keine Beweise für eine Rolle von Calmodulin bei der Schnabelbildung im Embryo. Die Forscher haben daher, wie schon für BMP4, gentechnische Experimente mit Hühnerembryonen durchgeführt. Allerdings wurde hier nicht Calmodulin selbst getestet, sondern der nachgeschaltete calmodulinabhängige Zielprozess. Und wie für BMP4 waren auch in diesen Hühnerembryonen die Schnäbel deutlich verändert, und zwar länger als normal **63**, d.h. sie waren dem des Kaktusfinken ähnlich geworden.

Damit sind heute zwei Gene bekannt, deren unterschiedliche Aktivität ausreicht, alle drei

62 Seite 68: Oben: schematische Darstellung eines Genchips, der Schnabelgene als DNA-Einzelstränge enthält. Mitte: Anlagerung von Genen eines Finken mit einfaches Schnabel (rot) und von Genen von Finken mit abgewandelten Schnäbeln (grün) zeigen verschiedene Färbemuster auf dem Genchip. Unten: Ein Vergleich der Muster zeigt neben Genen, die gleich sind (gelb) solche die in der Testart schwächer (rot) oder stärker (grün) aktiv sind.

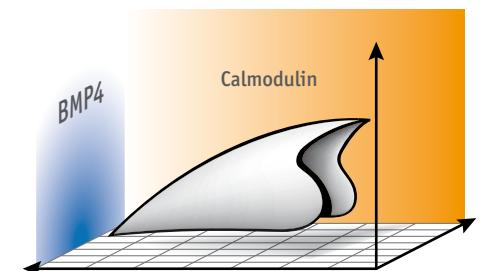


63 Links: normaler Schnabel eines Hühnchenembryos. Rechts: Schnabel eines Hühnchenembryos, der durch Calmodulin-Behandlung länger geworden ist.

Dimensionen des Schnabelwachstums während der Embryogenese der Darwinfinken (und wohl aller anderen Vögel auch) artspezifisch zu steuern **64**. Interessant wäre es sicherlich, sich Schnäbel von Storch-, Tukan- oder Kolibriembryonen anzuschauen. Für die ursprüngliche Artbildung der Darwinfinken aus einer Gründerart (adaptive Radiation) bedeuten diese Befunde, dass in diesem Prozess keine neuen Gene „erfunden“ werden mussten, sondern dass sich lediglich die zeitliche Steuerung und Stärke der Genaktivität veränderte. Die Information hierfür befindet sich ebenfalls auf der DNA im Zellkern. Von den sechs Milliarden Basen in der menschlichen DNA codieren weniger als fünf Prozent für Proteine. Die restlichen 95 % sind unter anderem für die Steuerung der Genaktivität verantwortlich. Für die beiden Schnabelgene der Darwinfinken sind solche Steuerregionen in der DNA noch nicht erforscht. Ein faszinierendes Ergebnis der Arbeiten der Grants ist auch, dass sich die Populationen der Darwinfinken sehr rasch auf sich verändernde Umweltbedingungen einstellen können **S. 52**. So führten Trocken- oder Feuchzyklen, die eine Veränderung im Nahrungsangebot bewirken, im Lauf weniger Jahre zu einer moderaten Variation der Schnabelform inner-

halb einer Art, so dass z.B. bei Trockenheit hartschaligere Samen mit etwas größeren und kräftigeren Schnäbeln geknackt werden konnten. Die Fähigkeit zur Ausbildung unterschiedlicher Schnabelformen sollte daher in einer gegebenen Finkenpopulation (z.B. der Kaktusfinken) stets latent vorhanden sein, d.h. es sollten gleichzeitig Genvarianten existieren, die mehr oder weniger BMP4 und Calmodulin im embryonalen Schnabel entstehen lassen. Die Auswahl, welche Anlage sich jeweils in einer Population durchsetzt, bestimmen dann die jeweiligen Umweltbedingungen.

64 Die Mengen an BMP4 und Calmodulin in der Schnabelanlage des Vogelembryos bestimmen die Dimensionen der drei Achsen des Schnabels.



Schritt für Schritt – wie aus Fischen Landbewohner wurden

Rainer Schoch

Evolution erfolgt in kleinen Schritten, von denen jeder unspektakulär ist. Dies lässt sich an heutigen Lebewesen nachvollziehen und wird mit gutem Grund auch für frühere Organismen angenommen. Ein Problem ist natürlich der sehr lückenhafte Fossilbericht, der es kaum zulässt, kleinste evolutionäre Veränderungen zu belegen. Sehr oft klaffen zwischen den wenigen, fossil erhaltenen Arten einer Gruppe größere Lücken. Viele, sehr interessante Funde bleiben unvollständige Bruchstücke, die der Rekonstruktion viel Raum lassen. Umso spannender ist es, wenn gerade ein so wichtiger evolutionsgeschichtlicher Übergang wie der zwischen Fisch und Landwirbeltier immer besser nachvollzogen werden kann. Zahlreiche neue Funde liefern inzwischen Belege für die entscheidenden Schritte beim Gang aufs Land.

Leben an Land – attraktiv und gefährlich

Alles Leben auf der Erde benötigt Wasser, und das Leben selbst stammt ganz unbestritten aus dem Meer. So waren auch die Wirbeltiere ursprünglich Meeresbewohner und brachten erst etwa einhundert Millionen Jahre nach ihrer Entstehung landlebende Formen hervor. Kaum ein anderer Übergang in der Evolution scheint so großartig wie der vom Wasser aufs Land. Man bedenke nur die riesigen Kontinentflächen, die sich die ersten Pioniere erschlossen haben!

Wären in der späten Devon-Zeit (vor etwa 370 Millionen Jahren) manche Knochenfische nicht zum Landleben übergegangen, gäbe es heute weder den Grasfrosch noch die Zauneidechse, die Nachtigall oder den Elefanten – vom Menschen ganz zu schweigen.

Die Gesamtheit der Landwirbeltiere bezeichnet man nach einer ihrer wichtigsten Eigenschaften als Tetrapoden oder Vierfußler. Der Besitz von Händen und Füßen allein bedeu-

tet allerdings nicht, dass die ältesten Tetrapoden bereits landlebend gewesen sein müssen; tatsächlich häufen sich heute die Hinweise darauf, dass sie noch überwiegend Wasserbewohner waren. Es ist hier also von dem Besitz eines bestimmten Merkmals (z.B. dem Fuß) und seiner Verwendung (z.B. zum Schwimmen oder zum Kriechen) klar zu trennen. Der Fossilbericht erlaubt häufig, aber nicht immer, eine funktionelle Deutung anatomischer Eigenschaften: Ein Vogelflügel oder eine Fischflosse sind deutliche Hinweise auf Flugvermögen oder Schwimmmanpassungen. Doch wie deutet man eine Extremität, die weder Flosse noch Arm ist, sondern irgendetwas dazwischen? Hier ist die sorgfältige Analyse aller verfügbaren Indizien gefragt.

Doch zunächst zu einer noch grundsätzlicheren Frage: Wie kam es überhaupt zum Landgang der Wirbeltiere? Es ist zunächst schwer ein-

sehbar, warum ein Fisch das Wasser überhaupt verlassen sollte. Das trockene Land wartet schließlich mit einer ganzen Reihe von Problemen und Risiken auf. Die meisten heutigen Fische überleben nicht lange, wenn sie an Land gespült werden: Die Kiemen verkleben, die Haut vertrocknet, die Flossen sind zu schwach und das Skelett zu gering verknöchert, um den Körper tragen oder gar fortbewegen zu können. Hinzu kommt, dass viele Organe an der Luft gar nicht funktionieren oder aber einer anderen Konstruktion bedürfen, um arbeiten zu können. Die Hürde ist also hoch gelegt für einen Fisch, der sich

anschickt, das Wasser zu verlassen. Trotzdem zeigen manche Gezeitenbewohner noch heute, dass es Vorteile haben kann, möglichst lange außerhalb des Wassers zu verbringen – z.B. die Schlammspringer in den Mangroven Südostasiens ▶ 65.

Sicher gab es viele Ansätze, das Wasser zu verlassen, von denen die meisten wohl gar nicht fossil erhalten sind. Schließlich ist der Fossilbericht extrem lückenhaft und kaum repräsentativ. Man sollte sich immer vor Augen halten, dass unser Bild der Evolution durch die Überlieferungslücken der Erdgeschichte verzerrt ist.



▶ 65 Die heutigen Schlammspringer (*Periophthalmus*) sind Knochenfische, die im Gezeitenbereich leben. Sie zeigen, dass es wahrscheinlich viele Versuche gab, das Wasser zu verlassen.

Die einzige nachhaltige Erfolgsgeschichte des Landgangs, die wir kennen, führt zu uns selbst: Eine kleine Gruppe von Knochenfischen, die vor etwa 370 Millionen Jahren den Schritt aufs Land endgültig vollzog, waren die mit kräftigen Flossen bewehrten Sarcopterygier oder Fleischflosser ▶ 66. Diese

Tiere lebten wahrscheinlich in flachem Wasser und entwickelten allmählich ein kräftiges Extremitätskelett, das zunächst noch der Fortbewegung unter Wasser gedient haben mag. Meilensteine dieser Evolutionsgeschichte bilden (1) die zunehmende Abflachung von Rumpf und Schädel und das Herausheben der

Augen, (2) der Verlust der Rückenflosse, (3) die Rückbildung des Kiemendeckels und (4) die Entstehung der Hand- und Fußskelette, durch welche erst eine Fortbewegung an Land möglich wurde. Zwar waren die paddelartigen Ur-Hände und Ur-Füße dieser Tiere kaum geeignet, um effektiv an Land zu kriechen, doch fanden sich bereits deutliche Fährten solcher Ur-Tetrapoden. Diese bezeugen nicht nur, dass solche Tiere manche Strecke an Land zurückgelegt haben, sondern zeigen zugleich, wie mühsam dieser Kriechgang gewesen sein muss ▶ 67.



Vom Fisch zum Tetrapoden

Der „Landgang“ oder wissenschaftlich genauer: Fisch-Tetrapoden-Übergang erfolgte in vielen kleinen Schritten und muss sich über mehrere Zehnermillionen Jahre erstreckt haben. Die Fossilfunde lassen einen Zeitraum zwischen der mittleren und oberen Devon-Zeit eingrenzen (vor etwa 390–360 Millionen Jahren). Anstatt einer einfachen evolutionären Ahnenreihe vom Fisch zum Landbewohner muss man sich einen fein verästelten Stammbaum mit vielen abgestorbenen Zweigen vorstellen. Jede dieser Arten lebte in einem spezifischen Lebensraum, und die wenigen fossil erhaltenen Vertreter sind Zufallsfunde. Zwar kennt man heute viel mehr fossile Arten als noch vor wenigen Jahrzehnten, doch bilden

diese wohl nur einen Bruchteil des tatsächlichen Artenspektrums. Trotzdem haben die letzten Jahre viele neue Funde geliefert, die mitunter sehr überraschende Erkenntnisse erbracht haben.

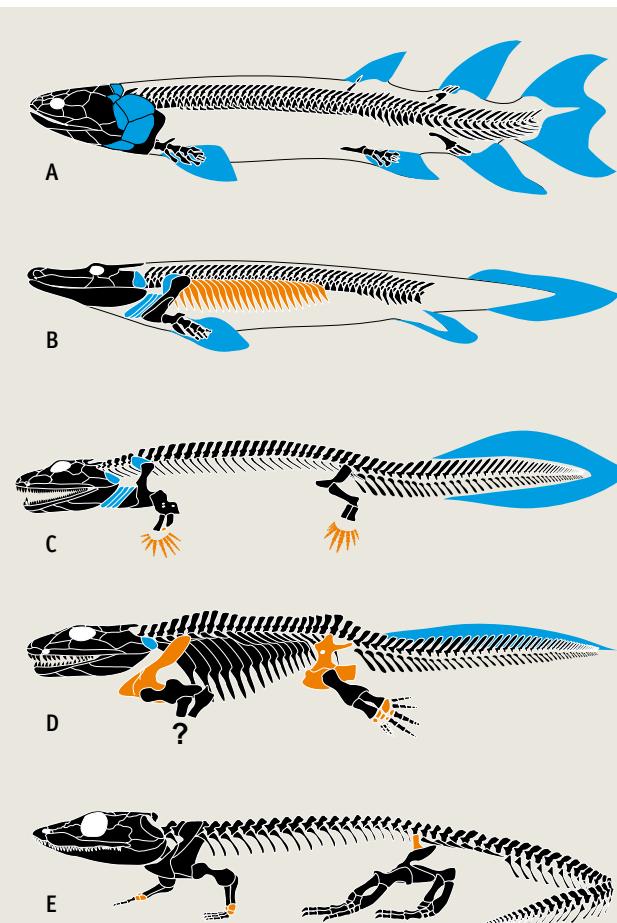
Als die Tetrapoden entstanden, war das Festland bereits geprägt von zahlreichen anderen Organismen. Die ersten Landpflanzen waren schon während der Zeit des Ordoviziums (vor 488–443 Millionen Jahren) entstanden. Im Verlauf der späteren Silur-Zeit (vor etwa 430–416 Millionen Jahren) hatten dann verschiedene Gliedertiere (Arthropoden) mit der Besiedlung des Festlandes begonnen – Tausendfüßer, Spinnentiere und flügellose

▶ 66 Die Vorfahren der Landwirbeltiere waren hochrückige Fische mit kräftigen Schuppen, zwei Rückenflossen und einer dreilappigen Schwanzflosse. Aus diesen Rhipidistieren (hier *Eusthenopteron* aus dem Devon Kanadas) entstanden durch Abflachung des Körpers und Verlust der Rückenflossen schrittweise Bewohner des Flachwassers.

Insekten. Erste Böden bildeten sich durch die Tätigkeit dieser Organismen. Damit waren nicht nur festländische Ökosysteme entstanden, sondern es stand auch Nahrung für größere, räuberische Tiere bereit. Dies war die Nische der Wirbeltiere, die dank ihres Skelettes befähigt waren, viel größer zu werden als die meisten Gliedertiere und Weichtiere. Bereits die Panzerfische der Devon-Zeit hatten mit zehn Metern Körperlänge Größen erreicht, die keine andere Tiergruppe hervorbrachte. Nun galt es, auf dem Festland zu bestehen. Und das bedeutet vor allem: über den Boden zu kriechen, ohne sich zu verletzen und zu vermeiden, dass die Schwerkraft die inneren Organe zerdrückt, in der Luft zu

atmen anstatt im Wasser, die Sinnesorgane so umzugestalten, dass sie an Land funktionierten, und schließlich auch die Fähigkeit, Nahrung an Land aufzunehmen. All dies erfolgte in zahlreichen, heute wegen der spärlichen Fossilfunde im einzelnen kaum noch nachvollziehbaren Schritten.

Wer waren die Wirbeltiere, die den Wechsel schließlich schafften, und was unterschied sie von den herkömmlichen Fischen? Was man gemeinhin als Fische bezeichnet, ist tatsächlich eine sehr vielgestaltige Gruppe von Wirbeltieren. Neben den heute sehr artenreichen Knochenfischen (über 24 000 Arten) sind das die Haie und Rochen (840



▶ 67 Wichtige Etappen auf dem Weg zum Landwirbeltier, dargestellt anhand der bedeutendsten fossilen Vertreter. Fischmerkmale in blau, Tetrapodenmerkmale in orange.
A: *Eusthenopteron*; B: *Tiktaalik*; C: *Acanthostega*; D: *Ichthyostega*; E: *Ur-Amphib Dendrerpeton*.

Arten) und die sehr ursprünglich erscheinenden Kieferlosen Fische, die nur noch mit wenigen Formen vertreten sind (Neunaugen und Schleimaale). Zahlreiche andere Gruppen verschwanden nachkommenlos, wie z.B. die Panzerfische.

Alle heutigen Landwirbeltiere stammen nun von einer einzigen, sehr eigenartigen Gruppe höherer Knochenfische ab. Sie gehören dem bereits erwähnten Zweig der Fleischflosser an, was ihre kräftigeren, muskulösen Brust- und Beckenflossen bezeichnet. Zu ihnen zählen die bis heute in der Tiefsee überlebenden Quastenflosser (*Latimeria*) ▶ 114 und die an Trockenzeiten angepassten Lungenfische. Die Ahnen der Tetrapoden leiten sich allerdings von einer dritten Gruppe her, den **Osteolepiformen**.

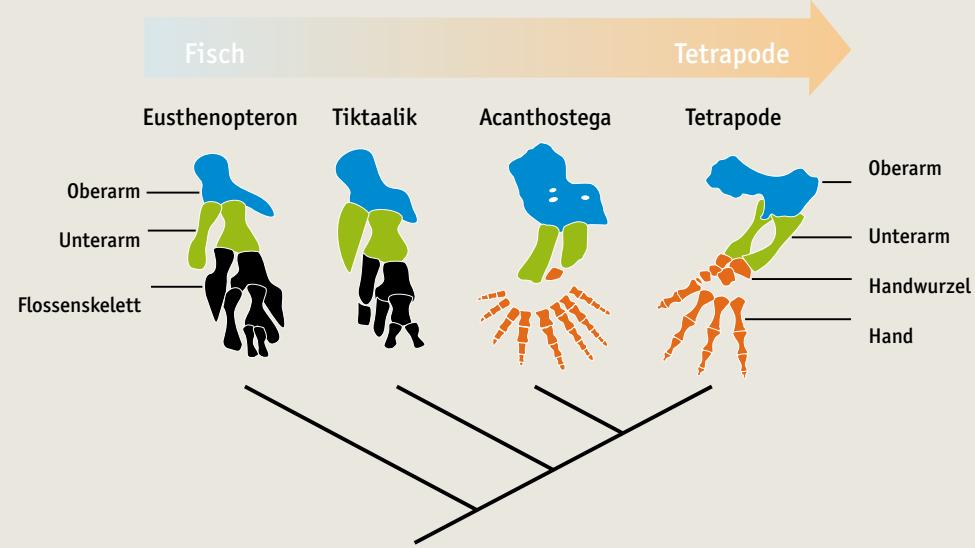
Ein genauerer Vergleich mit anderen Knochenfischen zeigt weitere Besonderheiten der Tetrapoden-Ahnen: Manche Osteolepiforme

reduzierten ihre After- und Rückenflossen so weit, dass nur noch zwei Flossenpaare übrig blieben – die Vorläufer der Arme und Beine. Somit war bereits bei den rein wasserlebenden Fleischflossern der Grundstein gelegt für die vierbeinige Struktur des Landwirbeltieres. Auch die Art der Fortbewegung, in der die Brust und Beckenflossen alternierend gegeneinander bewegt werden, ist ein altes Erbe. Arme und Beine sind gute Hilfsmittel, um sich an Land fortzubewegen, aber es geht auch ohne sie. Schlangen und andere beinlose Wirbeltiere haben sich als sehr erfolgreich erwiesen. Trotzdem ist es recht sicher, dass der erste Landgang ein Kriechen war und kein Schlangeln. Die muskulösen Flossen der Sarcopterygier wurden durch zusätzliche Skelettstäbe verstärkt, durch kräftigere Muskeln bewegt und durch entsprechend modifizierte Gelenke so angebracht, dass sie den Körper vom Boden so weit abstützen konnten, dass ein Vortrieb an Land möglich war.

Hand und Fuß

Lange Zeit blieb unklar, auf welche Weise aus Flossen letztlich Hände und Füße wurden. Zwei Befunde aus verschiedenen Fachgebieten haben im letzten Jahrzehnt überraschende Antworten dazu geliefert. Die Paläontologie konnte zunächst zeigen, dass die ältesten Tetrapoden *Acanthostega*, *Ichthyostega* und *Tulerpeton* noch sehr fremdartig gebaute Hand- und Fußskelette hatten ▶ 68. Ihre sechs-, sieben oder sogar achtfingrigen Extremitäten gleichen eher noch Flossen, und auch die Gelenke zwischen den Armskelettelementen scheinen nicht auf die Fortbewegung an Land ausgerichtet. Deshalb wurde vorgeschlagen, dass diese ansonsten sehr an frühe Lurche erinnernden Tetrapoden Bewohner flacher Gewässer waren. Möglicher-

weise waren die vielfingrigen Paddeln geeignet, in schwierigen Gewässerbereichen zu manövrieren, wie z.B. im Uferdickicht eines tropischen Ästuars. Damit wurde eine ältere Vorstellung bestätigt, dass die Tetrapoden-Extremitäten bereits im Wasser entstanden sein könnten, also keine für den Landgang entwickelte Strukturen wären. Aus der Entwicklungsbiologie wurde dann die Entdeckung gemeldet, dass die Hände und Füße heutiger Tetrapoden evolutionäre Neubildungen sein müssen, da sich bei den Knochenfischen keine homologen Skelettelemente finden. Ausschlaggebend für diese Bewertung ist die embryonale Entstehung der Hand aus kleinen „Populationen“ von Stammzellen, die zunächst die knorpeligen Vorläufer der



Skelettstrukturen bilden. Demnach sind z.B. der Ober- und Unterarm der Knochenfische und Landwirbeltiere übereinstimmend, nicht aber die weiter außen folgenden Elemente: Die eigentliche Flosse der Fische entspricht somit nicht der Hand der Tetrapoden, weil sie völlig anders gebildet wird. Das bedeutet, dass die Handwurzel und die Hand aus neuen Strukturen hervorgingen, die irgendwann im Fisch-Tetrapoden-Übergang entstanden sein müssen. Dieser Befund ist deshalb so wichtig, weil er zeigt, dass in der Evolution des Wirbeltierskeletts auch völlig neue Bauteile entstehen konnten und mitunter entscheidende Rollen übernehmen sollten.

Atmung

Ebenso wichtig wie eine effektive Fortbewegung an Land ist die Fähigkeit, Luft zu atmen. Nicht wegzudenken aus dem Bauplan der Tetrapoden ist deshalb die Lunge. Und ihre Vorgeschichte ist mindestens so erstaunlich wie die der Beine! Dort, wo bei den Landwirbeltieren der Hals ist, befindet sich bei Fischen der Kiemenkorb. Eine Reihe nachgeschalteter Skelettstäbe bildet dort einen Raum zwischen Rachen und Magen, durch

den das mit dem Mund aufgenommene Wasser gepresst wird und den Körper schließlich wieder verlässt. Das geschieht durch Kiemenöffnungen, muskulär verschließbaren Schlitzten. Bei den heutigen Knochenfischen wird der Kiemenraum durch einen knöchernen Kiemendeckel geschützt, der nur eine Öffnung nach hinten freigibt. Die Kiemen selbst bilden eine Reihe nachgeschalteter Weichteilblätter, deren Oberfläche durch Zer-

schlitzung extrem vergößert ist. Wasser kann daher über eine riesige Oberfläche strömen und den Sauerstoff an die feinen Kapillaren in den Kiemen abgeben. Was unter Wasser so hervorragend funktioniert, wird an Land zum Problem: Kiemen fallen an Land trocken und verkleben. Ihr Vorhandensein scheint eine unüberwindliche Barriere für den Wechsel aufs Land. Es nimmt sich daher wie ein Wunder, dass beim Landgang der Fische bereits ein zweites Atemorgan bereit stand, das auch an Land funktionieren kann: die Lunge. Die Vorgeschichte dieses Organs reicht wahrscheinlich zu den frühesten Knochenfischen in der beginnenden Silur-Zeit zurück, mindestens 80–100 Millionen Jahre vor die Entstehung der Tetrapoden. Viele heutige Knochenfische haben eine Schwimmblase, die für Auftrieb im Wasser sorgt; bei den Teleostieren, welche den größten Teil der heutigen Knochenfische stellen, wurde die Schwimmblase zu einem hoch entwickelten hydrostatischen Organ. Dieses entstand aus einem Vorläufer der Lunge, einem zur Atmung von Luft geeigneten Sack, über den bereits die ältesten Knochenfische verfügt haben müssen. Embryonal gebildet aus einer Ausstülpung des Vorderdarms half diese Ur-Lunge vermutlich dabei, periodische Sauerstoffknappheit zu überstehen. Zusätzlich zur Kiemenatmung tauchten diese Fische auf und schluckten Luft, so wie dies bei Sauerstoffknappheit auch heute noch viele Fische tun.

Erstaunlich ist, wie lange diese Ur-Lunge erhalten blieb, bis sie schließlich beim Landgang bereit stand, die Atmung außerhalb des Wassers zu übernehmen. Es sei aber hinzugefügt, dass auch die Haut bei der Atmung eine Rolle spielt, und bei heutigen Salamandern kann sie mitunter den entscheidenden

Anteil übernehmen; ja, es gibt sogar zahlreiche Schwanzlurche, die auf eine Lunge völlig verzichten. Über die Bedeutung der Hautatmung bei den frühen Landwirbeltieren weiß man aber leider nichts. Die inneren Kiemen und der Kiemenkorb wurden durch den Übergang zum Landleben jedenfalls überflüssig, sodass auch der knöcherne Kiemendeckel wegfiel. Zwischen Schulterblatt und Schädel entstand somit eine freie Zone, der Hals. Jedoch wurde diese Region erst bei den höheren Landwirbeltieren zu einem beweglichen Bereich, bei den frühen Lurchen blieb sie weitgehend starr.

Die Entstehung der Tetrapoden hat allerdings noch eine weitere Komponente, die bisher nicht beachtet wurde: die Larven. Die frühen Tetrapoden laichten sehr wahrscheinlich nach Fischart noch in Gewässern ab, und die Jungtiere wuchsen nach wie vor im Wasser auf. Es trifft also nur auf die erwachsenen Tetrapoden zu, dass sie keine Kiemenatmung mehr betrieben, und so waren es auch nur die inneren Kiemen der Erwachsenen, auf die verzichtet werden konnte. Nach Manier heutiger Molchlarven atmeten die Jungtiere oder Larven mithilfe äußerer Kiemen, die am Rande jeder Kiemenöffnung aus dem Halsbereich herauswuchsen. Äußere und innere Kiemen sind in Bau und Lage derart verschieden, dass sie nicht als homolog gelten können, also voneinander unabhängige (konvergente) Bildungen darstellen. Die Larven karbonischer und permischer Lurche hatten auf jeder Seite drei äußere Kiemen, wie man dank hervorragend erhaltener Fossilfunde aus Südwestdeutschland weiß. Ähnliche Larvenkiemen werden für die ursprünglichen Landwirbeltiere angenommen, doch sind bisher keine Fossilien gefunden worden, die das belegen.

Neue Funde

Die letzten Jahrzehnte haben aufregende Neufunde erbracht, die es erlauben, eine Reihe entscheidender Ereignisse im Fisch-Tetrapoden-Übergang zu skizzieren. Ausgangspunkt dieser Geschichte dürften Fleischflosser wie *Osteolepis* oder *Eusthenopteron* ▶ 66 gewesen sein, die in Flüssen Schottlands lebten. Diese langgestreckten Fische hatten noch kräftige Unpaarflossen (zwei Rücken- und eine Afterflosse) und einen vollständig mit dem Schädel verbundenen Kiemendeckelapparat. Ohne Zweifel waren sie reine Wasserbewohner. Ebenfalls aus Flussablagerungen stammen *Elpistostege* und *Panderichthys*, die in Kanada und im Baltikum gefunden wurden. Bei diesen waren der Schädel und Rumpf abgeflacht, die Rückenflossen und Afterflosse

fehlten bereits vollständig. Das Spritzloch war vergrößert und der Steigbügel, das einzige Gehörknöchelchen der ursprünglichen Tetrapoden, hatte seine Form verändert. Einen weiteren Schritt Richtung Tetrapoden hatte *Tiktaalik* genommen, der erst im Jahr 2005 in Nordkanada entdeckt wurde. Äußerlich *Panderichthys* sehr ähnlich, hatte dieser „Fisch“ einen krokodilartigen Schädel und einen deutlich reduzierten Kiemendeckel. Die sicher noch vorhandene Kiemenöffnung lag nun frei im neu entstandenen Halsbereich. Die Brustflossen waren kräftiger geworden, ihr Skelett zum Abstützen des Körpers vom Gewässergrund besser geeignet. Die Rippen waren merklich verlängert, was dem Rumpf bei möglichen Landaufenthalten Form ge-

▶ 69 Einer der bestbekannten frühen Tetrapoden ist *Sclerocephalus* aus dem Perm (295 Mio. Jahre) von Rheinland-Pfalz. Mit seinem langen Ruderschwanz, den schwach verknöcherten Extremitäten und dem mit knöchernen Schuppen bedeckten Körper war er den frühesten Landwirbeltieren noch sehr ähnlich, auch wenn er bereits zu den Vorfahren der heutigen Amphibien gerechnet wird.



geben haben könnte. Die nächste Etappe ist durch *Acanthostega* ▶70 belegt, der oberdevonischen Ablagerungen Grönlands entstammt. Bei diesem Tier war der Rumpf verkürzt, die Wirbelsäule verstärkt, und am Ende der Flossen entsprangen kurze, sehr plumpe Finger bzw. Zehen. Diese Ur-Hände und Ur-Füße waren sehr verschieden von den Extremitäten späterer Tetrapoden – sie waren ungewöhnlich breit und hatten acht Fingerstrahlen! *Acanthostega* wird allgemein bereits als „Tetrapode“ bezeichnet, obwohl das gut verknöcherte innere Kiemenskelett noch ein ausgesprochenes „Fischmerkmal“ ist. Der Schädelhinterrand hatte weitere Knochen verloren, sodass diese Gattung bereits weitgehend den Bauplan der Landwirbeltiere darstellt.

Der ebenfalls aus Grönland stammende Ur-Tetrapode *Ichthyostega* ▶70 war kräftiger gebaut als *Acanthostega* und hatte nur noch sieben Zehen im Fußskelett; die Hand ist leider noch unbekannt. *Ichthyostega* hatte lange Rippen mit kräftigen Fortsätzen, die eine voluminöse Rumpfmuskulatur gestützt haben müssen, und auch die Beine waren robust ge-

baut. Das Schulterblatt und das Becken waren gegenüber primitiveren Arten vergrößert, was auf kräftige Muskeln hindeutet, die bei der Fortbewegung an Land benötigt wurden. Der lange Ruderschwanz war allerdings noch ein ausgesprochenes „Fischmerkmal“, er trug eine hohe Schwanzflosse, in der sogar noch die für Fische typischen knöchernen Flossenstrahlen erhalten blieben. Obwohl auch *Ichthyostega* noch ein Kiemenskelett hatte, muss diese Gattung doch zu gelegentlichen Landexkursionen fähig gewesen sein. Damit war der Grundstein für die Erfolgsgeschichte der Tetrapoden gelegt.

▶70 Die Ur-Tetrapoden *Acanthostega* (links) und *Ichthyostega* (rechts) besiedelten die Flachwasserzonen von Flussdeltas. Es waren zweifellos Wassertiere, doch könnten ihre vielfingrigen Ur-Extremitäten auch beim Überqueren von Landzungen hilfreich gewesen sein.



Szenario aus der Karbonzeit

Wie lassen sich nun die verschiedenen Befunde zum Fisch-Tetrapoden-Übergang zusammenbringen? Die Tetrapoden entstanden möglicherweise im Gezeitenbereich oder in ausgedehnten Flussdeltas. So zumindest kann man die Gesteine in Grönland interpretieren, welche die Ur-Tetrapoden geliefert haben. Wahrscheinlich vertrugen die Tiere schwankende Salzgehalte, doch gibt es dafür keine eindeutigen Hinweise. Denkbar sind Habitate wie in den heutigen tropischen Ästuaren, die durch reiches Nahrungsangebot, ständigen Wechsel zwischen Wasser und Land und differenzierte, unübersichtliche Lebensräume gekennzeichnet sind. Dies wird aus den Sedimenten und anderen geologischen Befunden der Fossilagerstätten geschlossen, in denen die ältesten Tetrapoden gefunden wurden. Erst später scheint sich zumindest die Mehrzahl der fossil bekannten Arten auf Süßwasser beschränkt zu haben, also Tümpel, Seen oder fließende Gewässer. Es ist wahrscheinlich, dass die frühen Tetrapoden Fische erbeuteten, wie aus Gebissanatomie und Mageninhalt geschlossen wird. Die Nahrung wurde also nach wie vor im Wasser gesucht. Die Abflachung von Körper und Kopf, das Heraustreten der Augen und der Verlust der Rückenflosse waren erste Schritte, die mit dem Leben im flachen Wasser einhergingen. Der Schädel verlor eine Reihe von Knochen, die den Schultergürtel mit der Wange verbunden hatten; dies stand einerseits im Zusammenhang mit dem Verlust der inneren Kiemen, andererseits mit dem Umbau des Schultergürtels, in dem das Armgelenk und Ansatzflächen für kräftigere Armmuskeln zunehmende Bedeutung erfuhr.

Wichtige Abwandlungen erfuhren auch die Sinnesorgane. Die Augen wurden relativ größer, leistungsfähiger und durch verhornte

Hautfalten (Lider) vor Austrocknen und Abrieb geschützt. Die Nase, bei Fischen ein reines Riechorgan mit separater Ein- und Ausströmöffnung, wurde bei Tetrapoden zusätzlich zur Eintrittsstelle der Atemluft. Dazu entstanden große innere Nasenöffnungen (die Choanen) zur Weiterleitung der Luft in den Rachen. Überflüssige Tränenflüssigkeit wird durch einen neu entstandenen Verbindungsgang zwischen Auge und Nasensack abgeführt, den Nasolacrimalkanal. Aus dem Spritzloch – einer Verbindung des Rachens mit der Luft mit Ausgang auf der Schädeloberseite – entstand das Mittelohr. Im Zuge dieses Wandels wurde aus einer wassergefüllten Kiemenspalte ein luftgefüllter Raum, in dem ein früheres Kiemelement (der Stapes oder Steigbügel) nun Schall leitende Funktion übernommen hatte. Für die letztendliche Wahrnehmung der durch den Steigbügel verstärkten und übertragenen Schwingungen sorgt eine neu entstandene Sinnespapille im Innenohr. Durch diesen Umbau eines Teils des Kiemenapparats war das Wahrnehmen von Luftschall möglich geworden. Gleichzeitig wurde das herkömmliche, nur unter Wasser funktionierende Organ zur Wahrnehmung von Schwingungen (die Seitenlinie) noch über lange Zeit beibehalten. Das ist ein wichtiges Argument dafür, dass viele Tetrapoden der Karbon- und Perm-Zeit noch Wasserbewohner waren, auch wenn ihre Extremitäten bereits einen Landgang ermöglichten. Zwar waren die meisten frühen Tetrapoden Fischfresser, doch bezeugen fossile Fährtenfolgen ihre Präsenz auch im Uferbereich. An einigen Orten fanden sich Skelette in Tierfallen, wie z.B. ausgehöhlten Baumstümpfen tropischer Regenwälder des damaligen Nordamerika. Was die Tiere zu immer längeren Landausflügen bewogen haben mag, bleibt indessen noch immer rätselhaft. Sicher ist nur, dass die reich vorhandenen

Coevolution

Johannes Steidle

Nahrungsquellen an Land (Wirbellose und Pflanzen) noch längere Zeit ungenutzt bleiben sollten. Erst in der späten Karbon-Zeit (vor 330–300 Millionen Jahren) entstanden landlebende Insekten- und Weichtierfresser, darunter die mutmaßlichen Vorfahren der modernen Amphibien.

Am meisten spricht noch immer für das folgende Szenario: Viele Seen der Karbon- und Perm-Zeit waren von Austrocknung oder saisonaler Vergiftung durch Algenblüten gekennzeichnet. Das lässt sich durch geologische Analysen der Fossillagerstätten recht gut belegen. Solche Gewässer waren oft arm an Fischen, wurden dagegen häufig von frühen Tetrapoden besiedelt, von denen die kleinsten Arten Plankton und wasserlebende Krebse erbeuteten, die größeren Arten wiederum von den kleineren Tetrapoden lebten, wie über Mageninhalte nachgewiesen wurde. Angesichts der Gefahren wie Austrocknung und Vergiftung waren viele dieser Tetrapoden imstande, das Wasser zeitweise zu verlassen. Die devonischen Ur-Tetrapoden hatten, vermutlich als Anpassung an die Fortbewegung in flachen Gewässern, den Weg bereitet. Manche von ihnen wie etwa Ichthyostega mögen durchaus fähig gewesen sein, kurze Strecken über trockenes Land zu kriechen; die unbeholfen wirkenden Fährten, die man bereits aus der späten Devon-Zeit kennt, bezeugen dies. Ihre Extremitäten wurden offenbar auf zunehmend längere Landaufenthalte hin optimiert. Dabei wurden aus den vielfältigen Paddeln der Ur-Tetrapoden letztlich

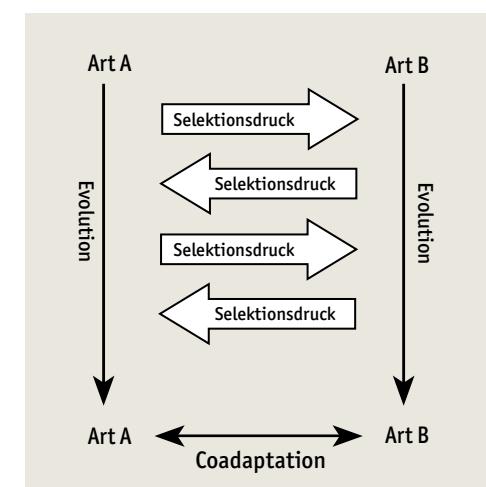
die vier- bis fünfstrahligen Hände und Füße der Amphibien und Amnioten. Schließlich entstanden auf diese Weise auch Arten, die als Erwachsene an Land verblieben und dort auch ihre Nahrung suchten. Dieser logische nächste Schritt ist nach heutiger Kenntnis mindestens zweimal unabhängig gegangen worden: einmal in der Stammlinie der Amphibien, ein anderes Mal bei den Vorfahren der Amnioten, der Gruppe, welche die heutigen Reptilien und Säugetiere umfasst. Während die Extremitäten dieser beiden Landgänger viele Ähnlichkeiten aufweisen, sind die Techniken, mit denen die Beute an Land gefangen wird, sehr unterschiedlich.

Die Eroberung des Landes ist demnach ein Prozess, der sich über viele Millionen Jahre erstreckt haben muss und nicht geradlinig verlaufen ist. Manche Phasen dieses Prozesses verliefen mehrfach parallel, wenn auch die ersten Schritte von einem gemeinsamen Vorfahren genommen wurden. Das reiche Nahrungsangebot an Land war natürlich entscheidend, um den Tetrapoden den dauerhaften Verbleib auf dem Festland zu sichern. Die Ursache für den Landgang ist aber nicht in dem Nahrungsangebot selbst zu suchen (es wurde ja lange gar nicht genutzt!), sondern wahrscheinlich in den Zwängen, welche die aquatischen Lebensräume den ursprünglich noch wasserlebenden Tetrapoden auferlegten. Der Selektionsdruck „zum Land hin“ entstand vermutlich aus der Not, unwirtlich gewordene Gewässer zeitweise zu verlassen. Dass es sich an Land gut leben lässt, entdeckten die aus der Not geborenen Landgänger erst später.

Coevolution liegt dann vor, wenn zwei oder mehr Arten gegenseitig ihre Evolution beeinflussen. Dies geschieht, indem jede Art einen Selektionsdruck auf die andere Art ausübt und sich selbst als Reaktion auf den Selektionsdruck der anderen Art verändert. Die Folge von Coevolution ist die Coadaptation der beteiligten Arten, d.h. die Arten sind aneinander angepasst. Wie viele andere evolutionäre Prozesse wurde Coevolution bereits von Darwin beschrieben. In „The Origin of Species“ verwendet er die Coevolution zwischen Blüten und den sie bestäubenden Insekten, um die Wirkung der natürlichen Selektion darzustellen.

Darwins Text ist so klar und aktuell, dass er auch heute noch als Erklärung der Coevolution herangezogen werden kann: „*Lass uns nun annehmen, dass an der inneren Basis der Kronenblätter einer Blüte ein bisschen süßer Saft oder Nektar abgeschieden wird. In diesem Fall werden Insekten, welche den Nektar suchen, mit Pollen eingestäubt werden und werden diesen Pollen sicherlich oft von einer Blüte zur Narbe einer anderen Blüte transportieren. Die Blüten von zwei verschiedenen Individuen derselben Pflanzenart werden auf diese Weise miteinander gekreuzt; und wir haben gute Gründe anzunehmen, dass dieser Vorgang des Kreuzens besonders kräftige Setzlinge hervorbringen wird, die daher die besten Chancen haben, zu blühen und zu überleben. Einige dieser Setzlinge werden wahrscheinlich die Eigenschaft erben, ebenfalls Nektar zu produzieren. Die Blumenindividuen, welche die größten Drüsen oder Nektarien haben und die den meisten Nektar abgeben, werden am häufigsten von Insekten besucht und am häufigsten miteinander gekreuzt und daher längerfristig die Oberhand gewinnen ... Kehren wir nun zu den Nektar fressenden Insekten unseres imaginären Falles zurück ...*

71 Schematische Darstellung der Coevolution zweier Arten. Beide Arten üben aufeinander einen Selektionsdruck aus und evolvieren als Folge dieses Selektionsdruckes.



Ich sehe keinen Grund, daran zu zweifeln, dass eine zufällige Abweichung in der Größe und Form des Körpers oder in der Biegung und Länge des Rüssels etc., viel zu klein um von uns wahrgenommen zu werden, einer Biene oder einem anderen Insekt so nützen, dass sie dadurch ihre Nahrung schneller aufnehmen können und dadurch eine bessere Chance haben, zu überleben und Nachkommen zu hinterlassen... Ihre Nachkommen werden

wahrscheinlich eine Neigung zu einer ähnlichen Abweichung des Organes erben. Auf diese Weise werden Blüte und Biene, entweder gleichzeitig oder einer nach dem anderen, verändert und auf die vollkommenste Weise aneinander angepasst, durch die ständige Bewahrung von solchen Individuen, die geringe Veränderungen von gegenseitigem Nutzen besitzen.“ (Darwin 1859, Die Entstehung der Arten, Kapitel 4).

Coevolution bei Pflanzen und ihren Leibwächtern

Wie in dem von Darwin skizzierten Fall von blühenden Pflanzen und ihren Bestäubern kommt Coevolution häufig in Beziehungen vor, in denen die beteiligten Arten voneinander profitieren. Solche Beziehungen sind entweder locker (Mutualismus) oder so eng, dass beide Partner aufeinander angewiesen sind (Symbiose). Während die Rolle von Insekten als Bestäubern von Pflanzen zum Allgemeinwissen gehört, ist weniger bekannt, dass Insekten bei vielen Pflanzen auch als „Leibwächter“ fungieren. Viele Pflanzen bilden Strukturen, mit denen sie Insekten eine Behausung (Domatien, z. B. in Akazienstacheln) oder Nektar außerhalb der Blüten (extraflorale Nektarien) anbieten. Bei den durch die

Γ72 Links: Nektarium einer Baumwollpflanze, an dem eine räuberische Florfliegenlarve (*Chrysopa*) frisst.

Γ73 Rechts: Eine Raubmilbe der Art *Phytoseiulus persimilis*. Diese Art frisst Spinnmilben, die sie über Duftstoffe von befallenen Pflanzen (Tomaten, Bohnen etc.) findet.

Domatien oder Nektarien angelockten Insekten handelt es sich meist um räuberische Arten wie Ameisen oder Florfliegen, welche die Pflanzen als Gegenleistung von anderen Insekten frei halten, die sie fressen könnten. Γ72. Eine besonders faszinierende Facette dieser coevolutionären Beziehung haben Forschungsarbeiten der letzten zwanzig Jahre gezeigt. Die „Leibwächter“ der Pflanzen sind dabei entweder räuberische Gliederfüßer wie Raubmilben Γ73 und Raubwanzen oder parasitische Wespen Γ74, die ihre Eier in oder an andere, pflanzenfressende Insekten legen. Die Nachkommen der Wespen schlüpfen aus den Eiern und nutzen die Pflanzenfresser als Wirt. Sie ernähren sich von ihnen und töten sie letztendlich ab. Das Hauptproblem sowohl der Räuber als auch der Wespenweibchen besteht nun darin, die meist recht kleinen Beutetiere oder Wirte in ihren Lebensräumen zu finden. Dabei kommen ihnen die Pflanzen zu Hilfe. Wenn Insekten wie Schmetterlingsraupen, Blattkäferlarven oder Blattläuse an den Pflanzen fressen, produzieren diese bestimmte Geruchsstoffe, die man als eine Art „Hilferuf“ interpretieren kann. Diese Geruchsstoffe werden von den Räubern oder den parasitischen Wespen wahrgenommen und verraten den Aufenthaltsort der Pflanzenfresser. Räuber und Wespen sind auf diese Weise in der Lage, ihre Beute / Wirte

zu orten, und die Pflanzen damit von ihren Fraßfeinden zu befreien.

Als diese Kooperation zwischen Pflanze und Tier das erste Mal vor etwa 20 Jahren entdeckt wurde, stieß das zunächst auf Unglauben. Inzwischen ist aber für viele Pflanzenarten nachgewiesen worden, dass sie chemische Hilferufe abgeben, und für viele räuberische Gliederfüßer und parasitische Wespenarten wurde gezeigt, dass sie sich davon zu ihren Opfern leiten lassen. Die Verteidigung über einen Hilferuf an Insekten-Leibwächter stellt offenbar eine sehr häufige Form der indirekten Verteidigung von Pflanzen gegen Fraßfeinde dar. Die Anpassungen der Pflanzen an diese Beziehung besteht in der Produktion der spezifischen Geruchsstoffe über bestimmte Biosynthesewege. Auf der anderen Seite müssen die „Leibwächter“ Rezeptoren auf den Antennen besitzen, mit denen sie die Gerüche wahrnehmen können, und sie benötigen Verhaltensanpassungen, um auf die Gerüche reagieren zu können.

Γ74 Eine parasitische Wespe der Art *Cotesia glomerata* bei der Eiablage in die jungen Raupen des Großen Kohlweißlings *Pieris brassicae*. Die Wespen werden von Duftstoffen angelockt, die von mit Raupe befallenen Kohlpflanzen abgegeben werden.



Biochemische Coevolution

Eine wichtige Bedeutung hat Coevolution nicht nur bei der Kooperation von Arten, sondern auch in feindlichen Beziehungen zwischen Fraßfeinden und ihren Opfern. Auch dieser Aspekt lässt sich besonders gut bei der Beobachtung von Pflanzen und Insekten zeigen. Allgemein bekannt ist, dass viele Pflanzen giftige Substanzen, sogenannte sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe, beinhalten. Diese Substanzen sind im Unterschied zu primären Pflanzeninhaltsstoffen (z.B. Zucker) nicht für das unbedingte Überleben erforderlich. Unter den sekundären Pflanzenstoffen finden sich viele Gifte, die gegen Fraßfeinde wie Insekten, aber auch gegen Pilze und Wirbeltiere schützen. Viele dieser Substanzen sind pharmakologisch aktiv, weswegen die betreffenden Pflanzen als Heilpflanzen genutzt werden oder die Inhaltsstoffe als Grundlage für Medikamente Verwendung finden. Trotz dieser sekundären Pflanzeninhaltsstoffe kann man aber beobachten, dass die meisten Pflanzen von bestimmten Insekten gefressen werden. Diese Insekten unterlaufen die schützende Wirkung der sekundären Pflanzenstoffe durch Resistenzen gegen die Gifte: Sie sind in der Lage, die Toxine zu entgiften oder einzutragen.

In manchen Fällen sind sie so gut angepasst, dass sie die Gifte sogar zur eigenen Abwehr einsetzen. Meist sind diese Insekten auf wenige Pflanzenarten oder gar eine einzige spezialisiert, d.h. sie fressen ausschließlich an diesen Pflanzen und würden eher verhungern, als sich von anderen Pflanzenarten zu ernähren. Dies liegt daran, dass sie ihre Fraßpflanzen an den spezifischen Pflanzeninhaltstoffen erkennen. Fehlen diese, so wird eine Pflanze nicht als Nahrung wahrgenommen. Interessanterweise leben eng verwandte Insektenarten häufig an Pflanzenarten, welche die gleichen spezifischen Pflanzeninhaltstoffe besitzen. Die Blattkäferarten der Gattung *Chrysomela* beispielsweise kommen überwiegend auf Weiden und Pappeln vor [75], welche das Gift Salicin beinhalten, eine Substanz, die den Vorläufer des viel verwendeten Schmerzmittels Acetylsalicylsäure darstellt. Die Larven dieser Blattkäfer verwenden das Salicin aus den Weiden oder Pappeln und produzieren damit Salicylaldehyd, welches sie anschließend selbst zur Abwehr von Feinden wie Ameisen einsetzen. Ein weiteres Beispiel sind die Larven der Kohlweißlingsarten. Die

weiblichen Falter legen ihre Eier meist nur an Kohlarten (*Brassica*), die alle Glucosinolate als Gift enthalten, und die Raupen fressen an diesen Pflanzen [76]. Bei den Weibchen stimuliert ein bestimmtes Glucosinolat die Eiablage, während die Schmetterlingsraupen durch ein anderes Glucosinolat zum Fressen an der Pflanze angeregt werden.

Die weite Verbreitung sekundärer Inhaltstoffe bei Pflanzen und die Spezialisierung der Insekten bilden die Grundlagen zur Hypothese der biochemischen Coevolution [77]. Den Ausgangspunkt dieser Hypothese bilden Pflanzen, die keine solchen Inhaltsstoffe besitzen und daher von vielen Insektenarten gefressen werden. Die Insekten üben dadurch einen Selektionsdruck auf diese Pflanzen aus, sich zu schützen. Als Antwort bilden sich neue Genotypen dieser Pflanze, welche abschreckende Gifte produzieren und daher nicht mehr gefressen werden. Aufgrund dieses Selektionsdrucks bilden sich nun wiederum innerhalb einer Insektenart bestimmte Genotypen, welche gegen das Gift resistent sind und dadurch auch an der giftigen Pflanze fressen können. Diese Resistenzbildung ist

vergleichbar mit der häufig zu beobachtenden Bildung von Resistenzen gegen Insektenschutzmittel. Der Fraß der resistenten Insekten führt zu einem erneuten Selektionsdruck auf die Pflanzen und zur Evolution neuer Genotypen mit weiteren Toxinen, was die Bildung weiterer resisterenter Genotypen bei den Insekten zur Folge hat. Pflanzen und Insekten befinden sich also in einem coevolutiven Wettrüsten, bei dem ständig neue Pflanzen-Genotypen mit neuen sekundären Pflanzeninhaltsstoffen und neue Insekten-Genotypen mit entsprechenden Resistenzen entstehen. Da neue Genotypen durch weitere Artbildungsprozesse letztendlich zu eigenen Arten führen, entstehen dadurch immer neue Pflanzen und neue Insektenarten. Dies erklärt

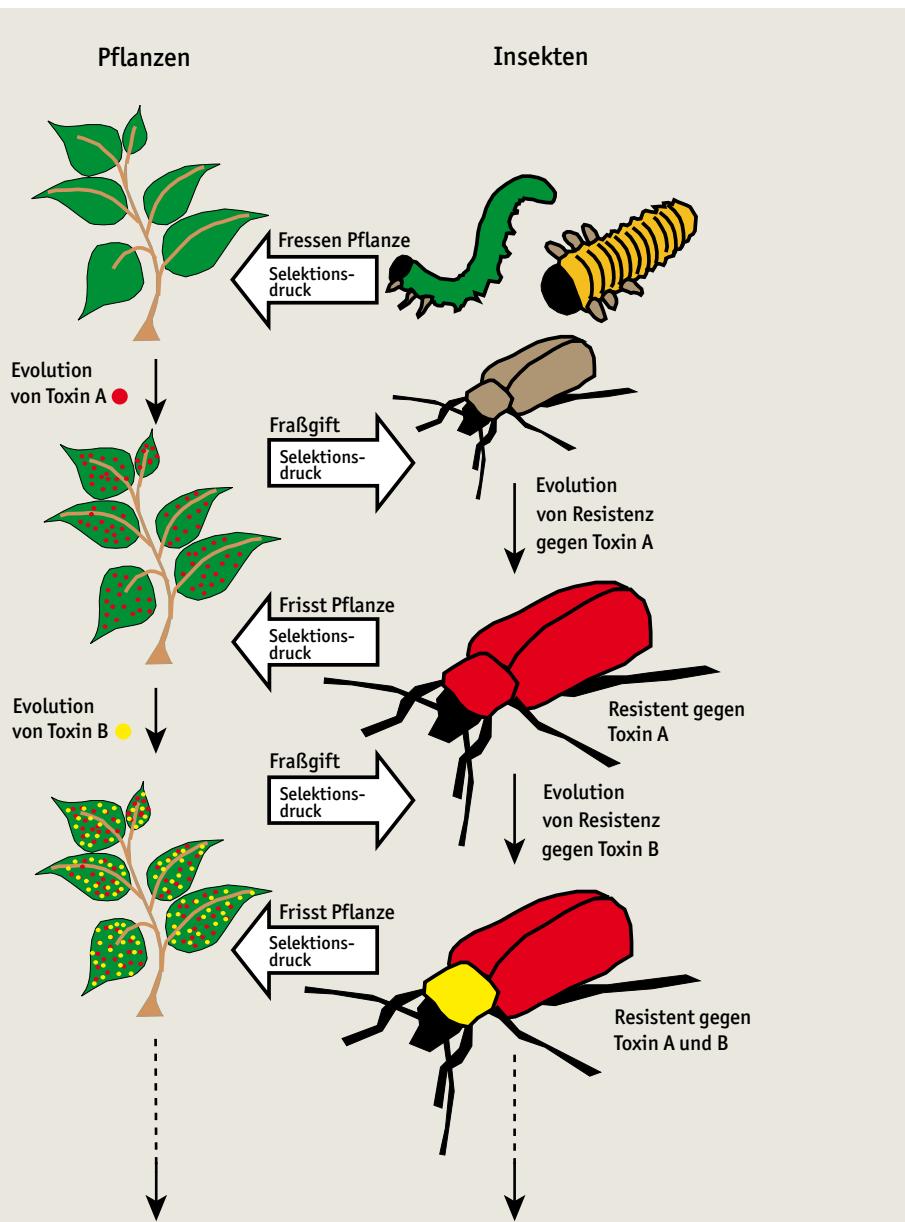
[75] Links: Ein Pärchen des Blattkäfers *Chrysomela lapponica* bei der Eiablage auf einem Weidenblatt.

[76] Rechts: Eine Raupe des Kleinen Kohlweißlings (*Pieris rapae*) beim Fraß auf einem Kohlblatt.



einerseits die extrem hohe Artenzahl bei Angiospermen (bedecktsamigen Pflanzen) und bei herbivoren Insekten im Vergleich zu anderen Gruppen von Organismen, andererseits auch die Vielfalt an verschiedenen sekundären Inhaltsstoffen bei Pflanzen.

77 Ablauf der Coevolution zwischen einer fiktiven Pflanzenart und einer auf ihr fressenden Käferart nach der Hypothese der biochemischen Coevolution.



Evolutionäres Wettrüsten und die Rote Königin

Nicht nur Pflanzen und pflanzenfressende Insekten befinden sich in einem evolutionären Wettkampf, sondern alle Arten, die in Beziehungen leben, bei denen eine Art die andere frisst oder als Parasit oder Parasitoid in oder an ihr lebt. Stets üben die Angreifer einen Selektionsdruck auf ihre Opfer aus, dem Angriff zu entgehen oder sich zu verteidigen. Die Opfer üben dagegen einen Selektionsdruck auf den Angreifer aus, seine Beute zu finden und zu überwältigen. Jede neue Maßnahme des einen wird mit der Evolution einer Gegenmaßnahme durch den anderen beantwortet. Bei Säugetieren soll die Coevolution zwischen Räubern und ihren Beutetieren dazu geführt haben, dass die relativen Gehirngrößen bei Raubtieren und Huftieren im Verlauf der Erdneuzeit kontinuierlich zugenommen haben. Vergrößerte Gehirnkapazität bei der einen Gruppe wurde offenbar stets mit einer entsprechenden Zunahme bei der anderen Gruppe beantwortet. In der Beziehung zwischen Pflanzen und den sie schädigenden parasitischen Pilzen wie Mehltau oder Rost wurde für jedes Gen, welches die Pathogenität der Pilze kodiert, ein entsprechendes Gen bei den Pflanzen gefunden, welches für die Resistenz gegen die Pilze verantwortlich ist.

Dieser permanente evolutionäre Wettkampf zwischen Angreifer und Opfer wird auch als „Red Queen“-Prozess bezeichnet. Dieser Name bezieht sich auf eine Märchenfigur, die Rote Schachkönigin aus „Alice hinter den Spiegeln“ (einer Fortsetzung von „Alice im Wunderland“ von Lewis Carroll). Diese Königin muss ständig rennen, nur um auf der gleichen Stelle zu bleiben 78. Auch in der Coevolution bedeutet Stillstand Rückschritt. Vermutlich ist dieser Wettkampf auch der Grund dafür, dass sich viele Arten sexuell und nicht ohne Partner durch „Jungfernzeugung“ (Parthenogenese) fortpflanzen. Während bei der parthenogenetischen Fortpflanzung das gesamte Genom eines Individuums in die nächste Generation weitergegeben wird, ist es bei der sexuellen Fortpflanzung nur die Hälfte. Die andere Hälfte des Genoms der entstehenden Nachkommen stammt vom Paarungspartner. Da die Evolution stets die Individuen begünstigt und selektiert, denen es gelingt, möglichst viele eigene Gene in die nächste Generation zu bringen, sollte die parthenogenetische Fortpflanzung der sexuellen Fortpflanzung überlegen sein. Die Tatsache, dass sich trotzdem die meisten Arten sexuell fort-

Symbiose

pflanzen, wird mit dem coevolutionären Wettlauf mit Parasiten und Pathogenen begründet. Insbesondere Pathogene wie Viren und Bakterien verändern sich permanent, um der Immunabwehr ihrer Wirte zu entgehen. Beispielsweise entstehen jedes Jahr neue Grippeviren, gegen die ein eigener Impfstoff entwickelt werden muss. Umgekehrt müssen auch die Wirte ihre Immunabwehr den ständig neuen Genotypen der Pathogene anpassen. Der Vorteil der sexuellen Vermehrung gegenüber der parthenogenetischen Fortpflanzung in diesem Wettlauf besteht darin, dass durch die Rekombination weiblicher und männlicher Gene eine schnellere evolutive Antwort auf Pathogene und Parasiten möglich ist, als es bei einer rein parthenogenetischen Fortpflanzung der Fall wäre. Die sexuelle Fortpflanzung ermöglicht es daher den Wirten, „schneller zu rennen“, wodurch sie mit ihren Angreifern mithalten können. Die Coevolution ist also auch für eine der bemerkenswertesten Eigenschaften in der Biologie vieler Arten verantwortlich, die sexuelle Fortpflanzung.



78 Die Rote Königin aus „Alice hinter den Spiegeln“ von Lewis Carroll. Illustration von John Tenniel.
„... sie rannten Hand in Hand, und die Königin rannte so schnell, dass Alice nichts tun konnte als zu versuchen, mit ihr Schritt zu halten. Und trotzdem schrie die Königin ständig ‚Schneller! Schneller!‘... Das Seltsamste an der Sache war, dass die Bäume und anderen Dinge um sie herum ihren Standort nicht änderten. Egal wie schnell sie rannen, sie schienen niemals etwas hinter sich zu lassen. ‚Ob sich wohl die anderen Dinge alle mit uns bewegen?‘ dachte die arme, verwirrte Alice ... ‚Nun‘, sagte die Königin, ‚hier in diesem Land muss man so schnell rennen wie man kann, nur um an derselben Stelle zu bleiben. Wenn Du irgendwo anders hin kommen willst, musst Du mindestens doppelt so schnell sein!‘“

Martin Nebel

Symbiose heißt wörtlich übersetzt Zusammenleben (griech. *sym/syn*: mit, zusammen; *bios*: Leben). Wenn wir heute von Symbiose sprechen, meinen wir ein Zusammenleben von mindestens zwei unterschiedlichen Organismen, bei dem beide Seiten profitieren. Die exakte Bezeichnung für diese Form der Symbiose wäre Mutualismus. Im Deutschen wird der Begriff Symbiose meist in diesem Sinn verwendet.

Als Darwin seine Gedanken zur Evolution entwickelte, steckte die Symbiose-Forschung noch in den Kinderschuhen. Das Auftreten von Pilzen an und in Pflanzen, das keinerlei Anzeichen von Parasitismus aufweist, war bei Erscheinen von „Origin of Species“ eben erst entdeckt worden. Darwin kannte aber die Bedeutung der wechselseitigen Beziehungen zwischen Blütenpflanzen 5.81 und Insekten und hat sie auch in seinem Werk ausführlich beschrieben und gewürdigt. Die meisten Symbiosen, insbesondere solche auf zellulärer Ebene und bei Pflanzen, wurden aber erst viel später entdeckt oder in ihrer Tragweite wahrgenommen. Erst im Jahr 1885 erkannte der Botaniker Albert Bernhard Frank die Funktion der bereits Jahrzehnte vorher entdeckten Verbindung von Pilz und Wurzel und nannte diese Symbiose Mykorrhiza. Die Endosymbiontentheorie 5.90 über die Entstehung der Zellen mit Kern wurde zum ersten Mal von dem Botaniker Andreas Franz Wilhelm Schimper im Jahr 1883 veröffentlicht und dann von dem Evolutionsbiologen Konstantin Sergejewitsch Mereschkowski im Jahr 1905 aufgegriffen. Einem breiten Publikum wurde die Theorie erst viel später durch die Veröffentlichung von Lynn Margulis im Jahr 1967 bekannt.

Darwin war in erster Linie Geologe und Zoologe, deshalb hatte er auch vor allem Beispiele aus diesen Bereichen vor Augen, als seine Theorie entstand. Im Laufe der Zeit

ist die Evolutionstheorie immer wieder überprüft und weiter entwickelt worden. Dabei ist auffallend, dass es meist Zoologen waren, die diesen Prozess vorangetrieben haben. Der Beitrag der Botanik war vergleichsweise gering.

Ohne Symbiosen gäbe es keine Lebewesen mit einer komplexeren Organisation als Bakterien. Symbiosen haben aber auch wesentlich zur Entstehung und Entwicklung von Ökosystemen beigetragen. So ist die Evolution der modernen Landökosysteme seit der Kreidezeit vor allem auf die Symbiose zwischen Blütenpflanzen und Insekten zurückzuführen. Die Bestäubung der Blüten durch Insekten hat auf beiden Seiten zur Entwicklung der mit Abstand artenreichsten Organismengruppen bei Pflanzen und Tieren geführt. Die Symbiose zwischen Pilzen und Wurzeln von Pflanzen, die Mykorrhiza, ist ein Schlüsselereignis für die Erhaltung der Landökosysteme: Das Zusammenleben mit Pilzen hat mit hoher Wahrscheinlichkeit die Landnahme der Pflanzen überhaupt erst ermöglicht. Rund 82% aller untersuchten Landpflanzenarten sind mykorrhiziert!

Korallenriffe, die artenreichsten und produktivsten Lebensräume der Meere beziehen aus der Symbiose zwischen Grünalgen und Korallen den größten Teil der Energieversorgung. Darmbakterien bei Säugetieren leisten nicht nur wichtige Dienste bei der

Verdauung und ermöglichen den Aufschluss sonst unverdaulicher Substanzen, sie wirken gleichzeitig als Antagonisten zu pathogenen Keimen und sind damit ein wesentlicher Bestandteil der Abwehr von Krankheiten – auch beim Menschen.

Symbiosen in der Natur sind also sehr vielfältig. Ihnen allen gemein ist, dass sich die Partner immer in wesentlichen Punkten un-

terscheiden (und damit optimal ergänzen können): Insekt und Blüte, Pilz und Baum, Alge und Koralle, Bakterium und Säugetier – die Unterschiede zwischen den beiden Partnern könnten kaum größer sein.

Im Folgenden möchte ich einige der wichtigsten Symbiosen eingehender vorstellen, um daran ihre Wirkungsweise aufzuzeigen.

Pflanzenzelle

Der wichtigste Schritt bei der Entstehung höher organisierten Lebens auf der Erde war die Bildung von Zellen mit echtem Zellkern. Ein solcher fehlt der vielfältigen Verwandtschaft der Archaeabakterien und Bakterien (Prokaryota), ist aber in den Zellen aller Pflanzen, Pilze und Tiere vorhanden (Eukaryota). Erst mit dem Elektronenmikroskop, also lange nach Darwins Tod, war es möglich, Zellen in sehr hoher Vergrößerung zu betrachten. Dabei stellte sich heraus, dass der im Lichtmikroskop relativ einheitliche Zellinhalt aus einer Vielzahl von Strukturen besteht, denen jeweils sehr unterschiedliche Funktionen zufallen. Weil diese sehr klein sind und an die Organe in einem Körper erinnern, werden sie Zellorganellen genannt ▶79. Im Laufe der Zeit fiel den Forschern auf, dass einzelne Organellen in ihrem Bau Bakterien ähnlich sehen. Bei genauerer Untersuchung stellte sich heraus, dass nicht nur die äußere Gestalt, sondern auch der innere Bau diesen Organismen entspricht. So konnte man in Mitochondrien (das sind die Kraftwerke der Zelle) und in Chloroplasten (Organellen, die das Blattgrün enthalten) eigenes Erbgut (Desoxyribonucleinsäure; abgekürzt DNS oder englisch DNA) nachweisen. Aus diesen Beobachtungen ist dann die Endosymbiontentheorie entwickelt worden, nach der die Eukaryonten-Zelle, aus denen

sich alle Tiere, Pflanzen und Pilze aufbauen, durch eine schrittweise Aufnahme von unterschiedlichen Bakterien entstanden ist. In der Zelle haben sich diese Endosymbionten unterschiedlich weiterentwickelt. Manche sind stark reduziert, andere haben ihre Form über zwei Milliarden Jahre hin weitgehend unverändert erhalten.

Am deutlichsten wird die enorme Bedeutung dieser Übernahmen bei den Chloroplasten. Diese Organellen wandeln das Sonnenlicht in chemische Energie um (Fotosynthese), die dann als Zucker für den Aufbau des Zellkörpers und zur Energiegewinnung zur Verfügung steht. Auf der Fotosynthese baut das gesamte Wachstum der Pflanzen auf. Sie bildet damit auch die Lebensgrundlage für fast alle Tiere, Pilze und die meisten Bakterien. Die Fotosynthese ist der wichtigste Prozess für das komplexe Leben auf der Erde.

Bakterien, also Lebewesen ohne echten Zellkern (Prokaryota), sind wahrscheinlich mindestens 3,5 Milliarden Jahre alt. Schon damals hatten Cyanobakterien (früher „Blaulalgen“ genannt) die Fotosynthese entwickelt. Parallel dazu sind im Laufe der Evolution vor rund 2,1 Milliarden Jahren einzellige Lebewesen mit einem echten Zellkern (Eukaryota) entstanden. Diese konnten sich nicht wie

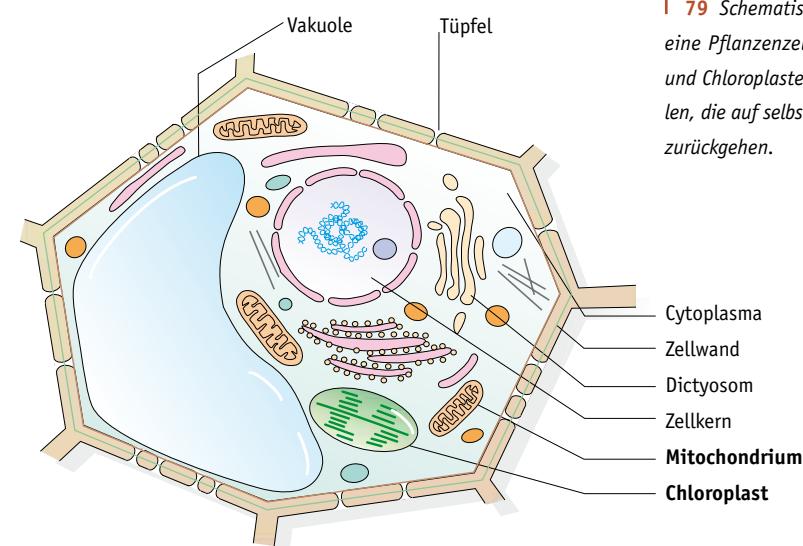
die Cyanobakterien über Fotosynthese selbst ernähren, sondern waren auf Fremdnahrung angewiesen. Sicher haben Cyanobakterien zur bevorzugten Nahrung gehört. Nehmen wir an, dass diese Eukaryonten am Anfang ähnlich wie Amöben aussahen, die ihre Gestalt beliebig verändern können. Amöben nehmen ihre Nahrung auf, indem sie Nahrungspartikel umfließen und anschließend in der Zelle verdauen. Dieser Vorgang findet noch heute unzählige Male am Tag nicht nur in freier Wildbahn, sondern auch in unserem Körper statt. Weiße Blutkörperchen machen mit in den Körper eingedrungenen Krankheitserregern nämlich nichts anderes.

Irgendwann jedoch hat eine Amöbe ein Cyanobakterium zwar umflossen, aber nicht verdaut. Das Bakterium hat sich fortan in der Zelle wohlgeföhlt; es war dort ja vor Feinden sicher und vor der Außenwelt weitgehend geschützt. Es bekam von der Kernzelle Wasser und Mineralstoffe und hat sich dafür mit Zuckergeschenken bedankt: Die erste Pflanzenzelle war geboren.

Warum hat diese Amöbe, wie alle vor ihr, das Cyanobakterium nicht einfach gefressen? Die

Nährstoffausbeute wäre kurzfristig sehr viel besser gewesen. Außerdem beraubt sie sich damit der Möglichkeit, weitere zu fressen. Denn man kann wohl kaum die eine pflegen und die andere gleichzeitig verdauen. An dieser Stelle ist also etwas völlig neues entstanden. Ein Paradigmenwechsel hat stattgefunden: Zwei Wesen, die ursprünglich in einer Räuber-Beute-Beziehung standen, sind ein Verhältnis enger gegenseitiger Abhängigkeit eingegangen. Gegenseitige Rücksichtnahme kennzeichnet die neue Qualität der Beziehungen und macht eine langfristige Zusammenarbeit möglich, die nur funktioniert, wenn man sich auf den Partner verlassen kann. Das heißt, je größer das Vertrauen ist, desto besser funktioniert diese Zusammenarbeit.

Dies ist eine bildhafte Schilderung früher Evolutionsvorgänge. Was in Wirklichkeit abgelaufen ist, wissen wir nicht. Was wir aber wissen ist, dass aus der Verbindung von Kernzellen und Cyanobakterien die ganze Vielfalt der Pflanzenwelt auf unserem Planeten hervorgegangen ist, einer der wichtigsten Vorgänge überhaupt in der Entwicklung des Lebens.



▶79 Schematischer Schnitt durch eine Pflanzenzelle: Mitochondrien und Chloroplasten sind Zellorganelle, die auf selbstständige Vorläufer zurückgehen.

Mykorrhiza

Stellen Sie sich vor, in einem großen Wirtschaftsbetrieb gibt es eine Institution, die an fast allen Abläufen entscheidend mitwirkt, einen Großteil der benötigten Rohstoffe zur Verfügung stellt, wesentliche Teile der Logistik bestreitet, und niemand kennt sie. Unvorstellbar, sagen Sie? Aber genau das ist bei den Knäuelpilzen (*Glomeromycota*) im Großunternehmen Natur der Fall.

Knäuelpilze sind sehr ursprüngliche Landpilze, die heute ausschließlich als obligate Symbiosepilze bekannt sind, das heißt, diese Pilze können nur in Verbindung mit Pflanzen existieren. Hier besiedeln sie das Innere der Wurzeln. Sie bestehen aus Pilzfäden (Hyphen) ohne Zwischenwände, die eine große Zahl von Kernen haben. Wenn wir uns diese Symbiose im Mikroskop genauer ansehen, stellen wir fest, dass der Pilzfaden beim Eindringen in die lebende Pflanzenzelle keine Schäden hervorruft. Ebenso zeigt die Zelle keinerlei Abwehrreaktion – obwohl sonst jeder Eindringling heftig abgewehrt wird. In den Zellen verzweigen sich die Pilzfäden sehr

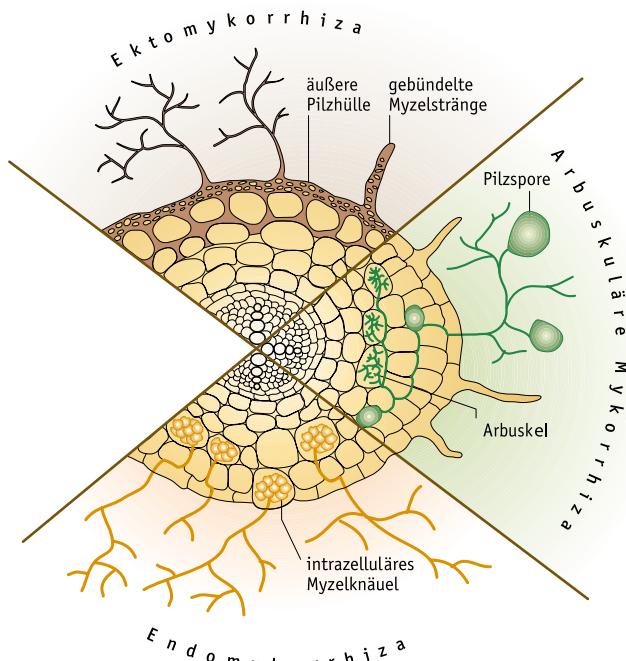
stark und sehen dann wie kleine Bäumchen (=Arbuskel) aus. An diesen feinen Verzweigungen findet der Stoffaustausch statt. In einem späteren Stadium entstehen in den Zellen große runde Organe (Vesikel), die der Stoffspeicherung dienen. Nach den Vesikeln und Arbuskeln wird diese Form der Symbiose VA-Mykorrhiza genannt. 67% aller untersuchten Landpflanzen leben in einer solchen Lebensgemeinschaft **Γ 80**.

Was führt diese sehr unterschiedlichen Organismen nun zusammen? Pflanzen verwandeln CO_2 und Wasser mit Hilfe von Sonnenlicht bei der Fotosynthese in Traubenzucker und Sauerstoff. Letztendlich lassen sich alle organischen Bestandteile der Pflanzen auf den Traubenzucker zurückführen. Pilze sind Meister im Entdecken und Aufnehmen von Mineralstoffen und Wasser, brauchen aber Zucker als Nährstoff zum Überleben. Pilzfäden sind rund zehnmal dünner und haben eine hundertfach größere Oberfläche als die Wurzelhaare. Sie durchdringen also den Boden sehr viel intensiver und können

Wasser und Mineralstoffe selbst dann noch aufnehmen, wenn es für die Pflanzenwurzel schon zu trocken ist. Außerdem machen sie mit speziellen Enzymen Stoffe verfügbar, die Pflanzen sonst nicht aufnehmen können. In den Pilzfäden werden diese Stoffe gelagert, transportiert und vor Ort der Pflanze angeboten. Die Pflanze bekommt Mineralstoffe und Wasser, der Pilz Zucker. Jeder Partner hat also genau das, was dem anderen fehlt. Sie ergänzen sich vollkommen. Über den reinen Stoffaustausch hat diese Symbiose aber noch weitere Vorteile. Unter gleichen Bedingungen wachsen Pflanzen mit Wurzelpilzen besser. Experimente haben gezeigt, dass viele Kulturpflanzen (Mais, Weizen) mit einer Mykorrhiza noch in Böden wachsen, die für Pflanzen ohne Pilze zu trocken sind. Außerdem werden mykorrhisierte Pflanzen auffallend weniger von Krankheitserregern befallen. Knäuelpilze dringen in die Zellen ein, deshalb heißt die Form der Verbindung auch Endomykorrhiza (=Innenpilzwurzel) **Γ 81**. Bei etwa 10 % aller Pflanzen bilden die Pilze einen

dichten Mantel um die Wurzelspitzen, ohne in die Zellen einzudringen. Diese Ektomykorrhiza (=Außenpilzwurzel) ist vor allem bei vielen unserer Waldbäume verbreitet. Dazu gehören Rotbuche, Hainbuche, alle Eichen und Birken sowie alle Kieferngewächse (Fichte, Tanne, Kiefer, Lärche). Die hier beteiligten Pilze haben Hyphen mit Zwischenwänden und bilden meist Fruchtkörper aus. Zu den bekanntesten gehören der Steinpilz (und alle übrigen Röhrlinge), der Fliegenpilz, der Pfifferling sowie alle Reizker und Täublinge. Insgesamt handelt es sich allein in Mitteleuropa um mehr als tausend Arten.

Die Leistungen sind weitgehend dieselben wie bei der Endomykorrhiza. Nur liegt der Schwerpunkt ihrer Verbreitung mehr in den gemäßigten Klimabereichen mit starken jahreszeitlichen Schwankungen. Ektomykorrhizapilze versorgen die Wirtspflanzen auch mehr mit Stickstoffverbindungen, während bei der Endomykorrhiza Phosphat der wichtigste Mineralstoff ist.



Γ 80 Die verschiedenen Typen der Mykorrhizabilddung: Arbuskuläre Mykorrhiza (Bäumchen-Pilzwurzel), Endomykorrhiza (Innenpilzwurzel), Ektomykorrhiza (Außenpilzwurzel).

Γ 81 A Männliche und weibliche Pflanzen vom Ohnnervmoos (*Aneura pinguis*) auf morschem Holz im ecuadorianischen Bergregenwald.

B Querschnitt durch das Lebermoos *Sympygyna brasiliensis*. Vesikel am Ende einer wandlosen Hyphe in einer Mooszelle (Färbung: Anilin).

C Querschnitt durch das Ohnnervmoos. Zellen der Außenhaut (oberste und unterste Schicht) grün und ohne Pilzfäden. Mit Anilin blau gefärbte Pilzfäden nur in den unteren Schichten des Grundgewebes.



Blüte und Insekt

Wenn ein Insekt mit langem Rüssel im Schwebflug vor einer Blüte mit ebenso langer Kronblattröhre steht, wird die gegenseitige Abhängigkeit und Anpassung dieser sehr unterschiedlichen Organismen augenscheinlich. Die wohl auffälligste und bekannteste Symbiose ist die zwischen Blütenpflanzen und Insekten. Die Tiere finden hier ihre Nahrung (Nektar und Blütenstaub), die Blüten werden bestäubt. Die Pflanzen sind wieder Lieferant von Nahrung (Zucker und daraus abgeleitete Produkte), die Insekten verrichten eine Dienstleistung, sie transportieren den Pollen sehr effektiv von einer Blüte zur anderen. Die Kooperation zwischen diesen beiden höchst unterschiedlichen Organismen hat eine lange und sehr einschneidende Entwicklung in Gang gesetzt. Bei den Insekten sind im Laufe des Anpassungsprozesses die ursprünglich für das Beißen gemachten Mundwerkzeuge in Saugrüssel, „Leckzungen“ oder Tupfer umgewandelt worden (Schmetterlinge, Bienen, Fliegen). Es ist eine Körperbehaarung entstanden, die an die Belange von Aufnahme, Transport und Übertragung des Pollens angepasst ist. Der Schwebflug, wie ihn bestimmte Fliegen und Schmetterlinge entwickelt haben, dient dem schnelleren Besuch der Blüten. Durch den Wegfall von Landung, Hinein- und Herauskri-

chen sowie Abflug können viel mehr Blüten in derselben Zeit besucht werden. Außerdem reduziert es die Gefahr, die durch an oder in der Blüte lauernde Räuber entsteht. Allerdings stellt diese Entwicklung auch hohe Ansprüche an den Bau der jeweiligen Insekten und der Blüten (hohe Frequenz des Flügelschlags, Blüten mit schmalen Röhren). Die ersten Blüten, so wird heute angenommen, wurden eher zufällig von Insekten (wohl Käfern) bestäubt. Diese besuchten die Blüten, um Pollen zu fressen, und haben sie dabei sicher zunächst wenig pfleglich behandelt. Im Laufe der Zeit haben die Beschädigungen abgenommen, die Pflanzen haben ihrerseits die Produktion von aufwendig herzustel-

lendem Pollen (enthält viel Eiweiß) reduziert. Die Umstellung von Pollenblumen auf Nektarblumen war ein sehr wichtiger Schritt in der Evolution dieser Symbiose. Nektar enthält fast nur Zucker, der aus der Eigenproduktion stammt, und Wasser. Der Ersatz von Pollen durch Zucker reduziert den Verbrauch von Mineralstoffen, die „importiert“ werden müssen. Besonders Stickstoffverbindungen sind oft Mangelware. Die Pflanzen sparen also wertvolle Ressourcen und machen sich unabhängiger vom Mineralstoffangebot. Die Insekten werden dadurch mit einer energiereichen Nahrung versorgt, die aber nicht lange vorhält. Das heißt, sie müssen mehr

Blüten besuchen, was wiederum den Blüten zugute kommt. Das Eiweiß müssen sich die Tiere auf anderem Wege besorgen. Deshalb fressen die Larven (zum Beispiel Schmetterlingsraupen) an Blättern und anderen Pflanzenteilen, während die erwachsenen Tiere in vielen Fällen nahezu ausschließlich von Nektar leben und nur zur Bildung von Eiern Pollen aufnehmen müssen.

Durch Konkurrenz und Selektion ist es zu einer stetigen Optimierung des Systems gekommen. Dabei stehen jeweils nur Pflanzen mit Pflanzen und Insekten mit Insekten in Konkurrenz. Die Partnerschaft selbst ist völlig frei davon.

Γ82 Mit seinem langen dünnen Rüssel saugt ein Zitronenfalter (*Gonepteryx rhamni*) Nektar aus einer Distelblüte.

Γ83 Die Schwebfliege *Sphaerophoria scripta* ernährt sich mithilfe ihres kurzen Tupfers von offen angebotenem Pollen und Nektar.

Darmbakterien der Säugetiere

Der Mensch profitiert mehr oder weniger direkt von allen hier vorgestellten Symbiosen. Dieser Fall betrifft aber ganz besonders uns selbst, genauer gesagt unseren Bauch. Nahrungsaufnahme und Verdauung sind die Grundlage für tierisches und menschliches Leben. Beute (tierischer oder pflanzlicher Herkunft) schnappen und verschlingen ist eine ebenso einfache wie effektive Methode. Alles, was nicht verdaut werden kann, wird ausgeschieden. Dieser einfache Prozess wurde im Laufe der Evolution immer wieder abgewandelt und verbessert. Die Optimierung der Nahrungsaufnahme wurde durch den Aufbau entsprechender Werkzeuge (Zähne) und die Gestaltung des Mundraumes gewährleistet, die Verdauung durch Anpassungen des Magen- und Darmtraktes.

In der belebten Natur entwickelt sich Neues immer nur aus Bestehendem. Bakterien wa-

ren es seit Urzeiten gewohnt, alle nur denkbaren Nahrungsquellen zu erschließen. Daher sind sie vorzüglich für Verdauungsprozesse geeignet. Viele Organismen, beginnend bei den Einzellern, haben diese Fähigkeit genutzt, indem sie ganz einfach die Bakterien gefressen haben. Aber erst die Insekten und die Säugetiere haben es dann geschafft, sich bakterielle Helfer auf Dauer ins Haus, sprich: in den Darm, zu holen und für sich arbeiten zu lassen. Wie folgenreich dieser Schritt war, ließ sich dabei allerdings nicht absehen. Aber wie das bei Kooperationen oft der Fall ist: Wenn es funktioniert, kommt mehr dabei heraus, als man vorher annehmen konnte.

Inwieweit profitieren die Partner nun von dieser Symbiose? Die Bakterien haben es im Körper immer schön warm und feucht. Außerdem werden sie regelmäßig mit Nährstoffen



versorgt. Dadurch haben sie immer optimale Lebensbedingungen. Für die Säugetiere erhöht sich die Futterausbeute durch die Zersetzung sonst unverdaulicher Nahrungsbestandteile, wie zum Beispiel Zellulose. Weiter sorgen die „guten“ Bakterien dafür, dass mögliche Krankheitserreger sich nicht ungehemmt vermehren können. Unser Immunsystem wäre ohne diese kleinen Helfer kaum funktionsfähig. Zu guter Letzt kommt noch hinzu, dass Bakterien Teile ihrer Erbsubstanz

an den Wirt (das Säugetier) weitergegeben und damit einen direkten Beitrag auch zum Aufbau des Säuger-Erbgutes geleistet haben. Inzwischen gibt es ernstzunehmende Genetiker, die vermuten, dass sogar mehr als die Hälfte des menschlichen Erbgutes von Bakterien stammt und im Laufe der Evolution beim Menschen eingeschleust wurde. Das geht weit über die klassischen Vorstellungen von der langsamen Veränderung des Erbgutes über Mutationen und Selektion hinaus.

len mit ihren giftigen Tentakeln. Eigentlich sind die tropischen Meere, in denen Korallenriffe gedeihen, nährstoff- und sauerstoffarm. Durch die Symbiose haben sie sich aber zum mit Abstand produktivsten und artenreichsten Lebensraum im Meer entwickelt.

Flechten sind eine Lebensgemeinschaft aus Pilzen und Algen. In der Regel gibt der Pilz mit seinen Hyphen dem Körper (Lager) seine Form und die Algen liegen dazwischen. Wie-

derum sorgen die Algen für Zucker, die Pilze für Mineralstoffe und Wasser. Ursprünglich sind beide Organismen stark von regelmäßiger Wasserzufuhr abhängig oder kommen überhaupt nur im Wasser vor. Als Symbiose sind sie aber in der Lage, selbst die trockensten und wärmsten Standorte zu besiedeln. So findet man sie an südexponierten senkrechten Felswänden oder sogar in Wüsten. Mit der Symbiose entstehen also auch hier wieder völlig neue Eigenschaften.

Korallen und Flechten

Zwei wichtige Lebensgemeinschaften seien hier wenigstens kurz erwähnt:

Korallen haben einzellige Grünalgen in ihren Körper aufgenommen. Die Algen produzieren Zuckerverbindungen und Sauerstoff und verbrauchen dabei CO_2 . Sie sorgen damit nicht nur für die Nahrungsgrundlage des Korallenriffs, sondern erneuern auch die so wichtigen Sauerstoffvorräte und entsorgen das in höherer Konzentration giftige CO_2 . Die Algen selbst leben gut im Inneren der wehrhaften Koral-

Fig. 84 Ausschnitt aus einem Korallenriff im Roten Meer.

Fig. 85 Gelbflechte (*Xanthoria calcicola*) auf vulkanischem Gestein der Insel Teneriffa.



Grundregeln der Symbiose

Unsere Kenntnisse von der Symbiose sind leider noch sehr unvollständig. Bei vielen Fragen befinden wir uns erst im Stadium der Hypothesen-Bildung. Das heißt, auf Grund von Beobachtungen werden Annahmen formuliert, die dann an möglichst vielen Beispielen getestet werden. Genau diese Vorgehensweise hat Darwin bei seinen Arbeiten so beispielhaft aufgezeigt.

Viele Vorgänge zum Beispiel bei der Entstehung der Eukaryontenzelle liegen sehr weit zurück. Eine gesicherte Rekonstruktion ist deshalb nicht möglich. Gerade deshalb brauchen wir die hier dargestellten Denkmodelle, an denen Annahmen getestet werden können. Die hier gewählten Beispiele sind Gegenstand aktueller Forschungsprojekte.

Symbiosen sind das Produkt sehr vieler kleiner Schritte. Für das Verständnis der äußerst komplexen Vorgänge bei Symbiosen müssen diese in viele Einzelschritte zerlegt werden. Wie bei allen komplexen Verhaltensweisen besteht das Problem, den Mehrwert einer

Symbiose nicht nur im Endprodukt, sondern auch auf dem Weg dorthin zu belegen. Auch hier benutzen wir wieder ein Darwinsches Prinzip: Die Evolution ist das Ergebnis vieler Einzelereignisse.

Was haben die vorgestellten Symbiosen gemeinsam?

Gegensätze: Die Partner einer Symbiose haben immer sehr unterschiedliche Fähigkeiten. Der eine kann etwas, was der andere nicht oder nur sehr schlecht kann. Sie ergänzen sich in einem für beide überlebenswichtigen Bereich. Hierin liegt auch eine der großen Besonderheiten dieser Verbindung. In vielen Fällen stammen die beteiligten Organismen sogar aus unterschiedlichen Reichen (Pflanzen-Pilze, Pflanzen-Tiere, Tiere-Bakterien).

Die dabei ausgetauschten Leistungen lassen sich wie folgt gliedern:

- Austausch von Stoffen (Zucker gegen Mineralstoffe und Wasser)

- Tausch Stoff gegen Dienstleistung (Nektar gegen Pollentransport, Zucker gegen Schutz)
- Austausch von Dienstleistungen (Schutz vor Parasiten, Konkurrenten und Austrocknung).

Oft gehen diese drei Bereiche auch ineinander über. Das Verhältnis der Partner muss sich dabei in einem Gleichgewicht befinden. Kein Partner darf den anderen dominieren. Eine Symbiose ist immer mehr als nur die Addition der Fähigkeiten der einzelnen Partner. Am Beginn vieler Partnerschaften stand sicherlich der Stoffaustausch im Vordergrund. Dabei werden Nährstoffe besser genutzt und Kreisläufe beschleunigt. Aber immer waren Dienstleistungen ein wesentliches Element. Der Stoffaustausch ist in der Regel mit erheblichen Einschränkungen verbunden. So gibt eine Pflanze bis zu 20% ihrer Zuckerproduktion an den Pilz weiter. Dienstleistungen, wie Schutz, sind oft ein Nebenprodukt und kosten den Partner kaum etwas. Sie sind meist der Mehrwert einer Symbiose, der sich unter Umständen sogar zur Hauptsache entwickeln kann. Im System ist die Abwehr von Parasiten und Krankheitserregern effizienter. Bei intakter Mykorrhiza können Wurzelparasiten nicht angreifen. Die Systemstabilität von Symbiosen beruht oft auf solchen Antagonismen.

Konkurrenz: Durch den großen Unterschied fehlt auch die Konkurrenz innerhalb der Symbiose. Allerdings stehen die Partner mit den übrigen gleichgearteten Organismen in Konkurrenz. So konkurrieren die mykorrhizierten Baumarten in unseren Wäldern mit anderen Bäumen und die Pilze an den Wurzeln mit anderen Pilzen. Allein von der Buche kennt man rund 120 verschiedene Pilzarten, die mit ihr eine Wurzelsymbiose eingehen. Diese Konkurrenz stellt einen wichtigen Auslese-

vorgang für die Optimierung der Leistungsfähigkeit des Gesamtsystems dar.

Aber es gibt auch Effizienzkontrolle durch den Partner. Je mehr Zucker zum Beispiel die Pflanze liefert, umso mehr Eiweiß liefert der Pilz. Bei geringer werdender Leistung wendet sich der Partner ab und sucht sich einen anderen. Das Gleiche ist bei der Bestäubung der Fall. Je höher die Bestäubungsrate ist, desto mehr Samen entstehen. Die Pflanze kann sich besser ausbreiten. Deshalb wird ein guter Bestäuber bevorzugt. Beim Bau der Blüten und bei der Gestalt der Insekten ist die gemeinsame Entwicklung sehr gut zu beobachten. In einem wechselseitigen Prozess passen sich beide Partner immer feiner der Form des Gegenübers an. Dadurch entsteht durch zahlreiche kleine Veränderungen mit der Zeit ein hoch komplexes, fein aufeinander abgestimmtes Zusammenspiel. Ähnliche Vorgänge haben sich auch bei den übrigen Symbiosen abgespielt.

Unabhängigkeit: Die Anlage, eine Symbiose eingehen zu können, wird vererbt. Die jeweilige Partnerschaft muss aber immer wieder von jedem Individuum neu begründet werden. Dazu braucht der einzelne Organismus für eine gewisse Zeit die Fähigkeit, selbstständig lebensfähig zu sein. Dies kann er zum Beispiel durch die Ausbildung von Nahrungsrücklagen und Ausdauerstadien. Beispielhaft ist die Vorratshaltung bei den Bienen, die mit dem bei der Bestäubung gesammelten und zu Honig verarbeiteten Nektar den Winter überstehen. Viele Pflanzen überdauern als Samen oder legen Vorräte in unterirdischen Wurzeln oder Sprossen an. Die sehr vorratreichen Sporen eines VA-Mykorrhizapilzes kommen erst, wenn sich die geeignete Wurzel in der Nähe befindet. Die Information darüber erhält er durch einen von der Pflanzenwurzel

abgegebenen Botenstoff, der schon in sehr geringen Mengen wirksam wird. Der Pilz kann dann aus eigener Kraft solange wachsen, bis er die Wurzel erreicht hat.

Wichtig ist, dass die Partner nicht zu einer festen Einheit verschmelzen, sondern weitgehend unabhängig bleiben. Dies fördert die Flexibilität und Eigenständigkeit. Selbst innerhalb der Zellen sind die Zellorganellen nach so langer Zeit noch ein Stück weit unabhängig. Einige verfügen sogar über eigene Erbsubstanz (Chloroplasten, Mitochondrien), die allerdings nicht mehr das ganze Programm zur Reproduktion und Stoffwechselsteuerung enthält.

Vernetzung: Aus dem tropischen Bergregenwald Südecuadors war bekannt, dass bestimmte Blüten nur von Fledermäusen, andere nur von Kolibris und wieder andere nur von Insekten bestäubt werden. Die Blüten waren den Bestäubern entsprechend angepasst. Bei genauerer Untersuchung stellte sich dann heraus, dass es sich keineswegs um eine so strenge Abhängigkeit handelt. Zwar werden immer noch 80–90% der Blüten einer bestimmten Baumart von Fledermäusen bestäubt, den Rest übernehmen aber Kolibris oder Insekten. Ein ganz ähnliches Bild finden wir bei der Mykorrhiza. Ein bestimmter Baum hat seine Symbiosepilze. Es gibt aber immer einige Pilzarten, die auch an anderen Bäumen gefunden werden.

Das kann für die Zukunft entscheidend sein: Besteht nämlich eine 1:1-Beziehung – also eine absolute gegenseitige Abhängigkeit – zieht das Aussterben eines Partners das des anderen zwangsläufig nach sich. Wenn aber ein „Hintertürchen“ offen bleibt, kann wenigstens ein Partner überleben. Wenn jeder Partner mehrere Kooperationspartner hat, sinkt die Wahrscheinlichkeit, dass das

Versorgungsnetz reißt. Im Gegenteil: Durch die Mehrfachbesetzung wird eine langfristige Stabilisierung des Systems erreicht. Es entstehen eine Vielzahl von Kombinationsmöglichkeiten, die bei Katastrophen als Alternativen zur Verfügung stehen und so das System stabilisieren.

Im Bereich der Blüten entstehen Netze zwischen Bestäuber und Blüte, bei der Verbreitung der Früchte und bei der Mykorrhiza ebenfalls. Da sich die Netze jedoch nicht genau decken, sondern überlappen, ergibt sich daraus ein Netzwerk, in das letzten Endes das gesamte Ökosystem eingebunden ist. Daraus erklärt sich dann auch die Stabilität hoch komplexer Systeme.

Eine Symbiose führt zu einer qualitativen Veränderung des Systems. Dabei steht Stabilität im Vordergrund und nicht individuelles Wachstum. Bei gut funktionierenden Systemen kommt es zum Beispiel durch Ressourcenschonung und intensive Zusammenarbeit zu besseren Produkten (mehr und vitalere Samen/Fruchtkörper) und damit letztendlich auch zu quantitativem Wachstum. Qualitatives Wachstum heißt in der Biologie meist nicht größere Arten oder mehr Individuen mit erhöhtem Energiebedarf, sondern besser angepasste und leistungsfähigere Arten bei gleichbleibendem oder gesenktem Energiebedarf (zum Beispiel durch bessere Ausnutzung des Nahrungsangebotes). Konkurrenz finden wir bei der Symbiose in nennenswertem Ausmaß erst auf der Ebene der Systeme, wobei in erster Linie die Zusammenarbeit (Stoffaustausch und Kommunikation) auf dem Prüfstand steht. Konkurrenz ist das Werkzeug für die Fein-Einnischung bzw. -Abstimmung (Taktik), Symbiose lenkt die großen Schritte (Strategie). Es gelten also auch bei Symbiosen die Grundprinzipien der Darwinschen Theorie.

Eigennutz und Altruismus

Hans-Dieter Götz

Wurden Sie auch schon einmal von Spatzen geweckt, die in einem ganzen Schwarm laut zeternd vor dem Schlafzimmerfenster über irgendein Thema palavern? Was immer wird da verhandelt? Vielleicht haben Sie auch beobachtet, wie ein Spatzenweibchen leise fiepend ein Männchen anlockt. Ein andermal streiten zwei Spatzen um ein Stückchen Brot, als ein Weibchen dazu fliegt, die beiden anherrscht und das Stück Brot einfach mitnimmt. Das Sozialverhalten von Tieren erscheint uns manchmal sehr menschlich. Wir sind dann versucht zu unterstellen, dass diese Verhaltensweisen auf Beweggründen beruht, wie wir sie für unser eigenes Verhalten annehmen. Offensichtlich ist komplexes Sozialverhalten älter als die Menschheit. Intelligenz und Bewusstsein sind nicht notwendig. Wie ist aber die Entstehung von Sozialverhalten zu erklären und wieso wird es beibehalten?

Eine Hand wäscht die andere

Kooperation ist ein gutes Beispiel für eigenständiges Verhalten. Beide profitieren wechselseitig davon. Dafür gibt es viele Beispiele. Tiere tun sich zu Herden oder Schwärmen zusammen wie die Drückerfische am Malediven-Riff ▶86, die so größeren Schutz vor Räubern genießen. Kooperatives Verhalten findet man bei Tieren wie bei Pflanzen, ja schon bei Bakterien. In allen diesen Fäl-

▶86 Ein Schwarm von Drückerfischen am Riff vor den Malediven. Für Raubfische sind Einzelindividuen schwer zu fixieren. Fast auf Körperkontakt bewegen sich die Tiere wohl koordiniert, ohne dass ein Individuum Leitfunktion hat.



len zahlt sich die Kooperation direkt aus. Das Verhalten ist ohne Zweifel eigennützig. Gene, die solche Verhaltensweisen begründen, werden beibehalten, ja breiten sich in der Population aus; alternative Gene (präziser gesagt Allele) setzen sich nicht durch. Dennoch kann es sein, dass einzelne Individuen, die sich nicht kooperativ verhalten, auch ihre Nische finden und sich eventuell in kleinerem Rahmen vermehren können. Bei den meisten Arten tritt ein ganzes Spektrum an Verhaltensweisen bzw. zugrunde liegender Gene auf und wird beibehalten, meist mit geringen Häufigkeiten. Sollten sich die Bedingungen im Lebensraum ändern, werden aber einzelne Individuen aufgrund alternativer Anpassungen darauf „vorbereitet“ sein.

Kooperatives Verhalten ist für die Beteiligten unmittelbar von Nutzen. Zeitlich versetzte Kooperation, als reziproker Altruismus bezeichnet, birgt aber Risiken. Schnorrer oder Betrüger könnten die Hilfe anderer nutzen, ohne etwas zurückzuzahlen. Altruisten würden verlieren. Ein schönes Beispiel sind Kaiserpinguine, deren Jungtiere in der Polar- nacht erfrieren müssten, würden sie nicht eng zusammen stehen ▶87. Innen stehen-

de Tiere einer Pinguin-Gruppe geben gelegentlich ihren guten Platz auf, gehen nach außen und lassen andere in die Wärme, um sich nach einiger Zeit wieder im Innern der Gruppe aufzuwärmen.

Jede Verhaltensweise, Aggression ebenso wie selbstloses Handeln, kann sich aber nur behaupten, wenn sie den Individuen im Vergleich zu alternativen Verhaltensweisen Vorteile bringt, ihre Fitness S. 114 steigt. Im Folgenden sollen Beispiele aufgezeigt werden, die diese Behauptung stützen. Tatsächlich gibt es zahlreiche schlüssige Hinweise dafür, dass das Prinzip Eigennutz auch der Evolution des Altruismus zugrunde liegt. Ergänzend gibt es weitere Evolutionsmechanismen, Randbedingungen, Einschränkungen und neutrale Entwicklungen, jedoch wird das Prinzip Eigennutz dadurch nicht in Frage gestellt.

▶87 Kaiserpinguine (*Aptenodytes forsteri*) – sie brauchen einander. Nur in der Kolonie sind die Jungtiere dieser majestätischen Vögel vor Raubmöwen und rauem Wetter geschützt.

Beweggründe und Ursachen von Sozialverhalten

Sie werden vielleicht einwenden: „Keineswegs ist primäres Ziel meines Handelns meine Fitness, mein Fortpflanzungserfolg. Mein Handeln folgt meiner Grundhaltung, eventuell persönlichen Zuneigungen, verschiedensten Überlegungen, ich gebe zu, auch meinen Bedürfnissen.“ Menschliches Verhalten hat zweifellos komplexe Ursachen und selbst das Verhalten von Tieren wird von vielen Faktoren beeinflusst. Was ist also dran an der Behauptung, Ursache eines bestimmten Verhaltens sei der Eigennutz oder gar die Fitness-Maximierung?

Der Mann, der einer Frau hilft, ihren Koffer aufs Gepäckboard zu heben, wird vielleicht sagen: „Das hätte ich auch für eine alte Frau, sogar für einen alten Mann getan. Ich helfe gerne. Das macht mir just in dem Augenblick ein kleines Glücksgefühl, mehr aber auch nicht.“ Die Frau, die sich vor dem Theaterbesuch eine neue Frisur machen lässt, wird vielleicht sagen: „Damit fühl ich mich wohl, das mach ich nur für mich, für mein Selbstbewusstsein.“ Beides ist nicht zu bezweifeln. Die Motive unseres Handelns, die Auslöser – innere und äußere – zielen vielfach nicht oder nicht direkt darauf, dem anderen Geschlecht zu imponieren, Konkurrenten zu übertreffen, die Überlebenschancen von Nachkommen zu vergrößern. Mancher wird sogar geltend machen: „Ich will keine Nachkommen, werde alles tun, das zu verhindern.“ Vielmehr können wir oft eine unmittelbare Erklärung unseres Handelns aus unserem Befinden und/oder äußeren Auslösefaktoren für ein Verhalten geben. Wir bezeichnen diese Erklärungen als proximat.

Wie kommt es aber, dass verschiedene Tierarten unterschiedliche Lebensstrategien zeigen? Wie konnten sich Verhaltensweisen

entwickeln, wo Spatzenmännchen Spatzenküken töten, wo Jungfische selbstlos mithelfen, die Brut ihrer Mutter zu bewachen? Evolutionsbiologen möchten verstehen, wie ein Verhalten in der Stammesgeschichte entstanden ist. Ein Beispiel kann die Frage verdeutlichen: Wir betrachten zwei Zaunkönigmännchen ▶88. Das eine baut mehrere hervorragende Nester und schmettert kräftig seinen Gesang. Dieses Männchen ist begehrt bei den Zaunkönigweibchen. Schnell kann es ein Weibchen gewinnen, sich erfolgreich mit ihm paaren und gewinnt bald noch ein weiteres Weibchen. Das andere Männchen baut nur zwei Nester, die zudem den Anforderungen der Weibchen allenfalls mäßig entsprechen. Es singt auch weniger kräftig und ist damit wenig attraktiv. Nehmen wir an, dieses Männchen findet schließlich ein übrig gebliebenes Weibchen. Im einfachsten Fall würden dann alle drei Weibchen dieselbe Gelegegröße haben und dieselbe Zahl an Jungen groß ziehen können. Das attraktive Männchen hätte damit doppelt so viele Nachkommen wie sein Konkurrent. Es würde seine Eigenschaften, soweit sie genetisch begründet sind, an seine vielen Nachkommen vererben. Der kräftige Gesang und die großen, erfolgreichen Anstrengungen beim Nestbau hätten sich dann bezahlt gemacht: Die Währung dieser Bezahlung ist die Zahl der Nachkommen, der Fortpflanzungserfolg. Die Söhne dieses Männchens werden mindestens zum Teil die Attraktivitätsmerkmale ihrer Väter geerbt haben. Sie haben eine Tendenz zur Polygamie, sind selbst attraktiv und werden vermutlich selbst relativ viele Nachkommen zeugen. Damit hat es sich auch für ihre Mütter „gelohnt“, sich mit dem attraktiven Männchen zu verpaaren, obwohl dieses Männchen ja noch ein zweites Weibchen hatte. Der „Lohn“, den die Mütter bekommen, ist eben auch Fort-

pflanzungserfolg: Ihre Söhne werden relativ viele Nachkommen haben. Diese Nachkommen haben nicht nur Gene ihrer Großväter, sondern ebenso viele großmütterliche Gene. Man erkennt an diesem Beispiel, dass Gene, die Attraktivitätsmerkmale begründen, den Fortpflanzungserfolg der attraktiven Individuen steigern. Die Häufigkeit von Individuen mit diesen Genen nimmt dadurch in der Population zu, und damit nimmt auch die Häufigkeit dieser Gene zu. Diese Erklärung, wie also ein entsprechendes Verhalten sich bei den Zaunkönigen durchsetzen konnte, wird als ultimativ bezeichnet. Proximate Erklärung für das Verhalten der Weibchen des starken Männchens wäre also, dass sie Männchen mit kräftigem Gesang und guten Nestern attraktiv finden. Ultimate Erklärung ihres Verhaltens wäre, dass sich ihr Verhalten (durch die Fitness-Steigerung) lohnt.

Zaunkönige werden sich keine Gedanken über ihr Verhalten machen, auch nicht über ihre

Familienplanung. Sie fragen sicher nicht, aus welchem Verhalten sie den größten Nutzen ziehen. Ihr Verhalten ist nach allem, was wir wissen, unbewusst, ist in erster Linie durch die Erbanlagen begründet, durch die (großteils daraus resultierende) Konstitution der Tiere und wird beeinflusst durch äußere Reize. Als Nutzen ihres Verhaltens erkennen wir den Fortpflanzungserfolg und der ist ja messbar. Die Nachkommen, Kinder und Enkel, kann man zählen. Wir können das noch präzisieren: Die Gene „erfolgreicher“ Individuen werden sich in der Population relativ vermehren.

▶88 Der Zaunkönig (*Troglodytes troglodytes*) – wer imponiert, hat Erfolg. Weibchen, die sich mit starken Männchen paaren, profitieren von der weitervererbten Attraktivität der Männchen durch eine große Zahl Nachkommen.



Vergnügen oder Hausarbeit

Betrachten wir ein zweites Beispiel. Von zwei Zaunkönigmännchen würde eines das Verhalten zeigen, die Brut seines Weibchens mit zu versorgen, dafür aber die Möglichkeit einer zweiten Verpaarung aufzugeben. Ein anderes Männchen wäre nicht so fürsorglich, sondern würde sich nach der ersten Verpaarung ein zweites Weibchen, vielleicht sogar noch ein drittes suchen. Ein ausreichendes Nahrungsangebot vorausgesetzt, könnte ein Weibchen seine Jungen alleine groß ziehen. Damit hätte das fürsorgliche Männchen nur halb so viele Nachkommen zu erwarten wie sein Konkurrent. Fürsorglichkeit ist also unter diesen Bedingungen nicht von Nutzen. Das Verhalten des polygamen Männchens würde sich in der Population ausbreiten. Man kann sich aber leicht Bedingungen vorstellen, wo sich Fürsorglichkeit im Fortpflanzungserfolg auszahlt. Bei geringem Nahrungsangebot könnte ein Weibchen allein seine Jungen nicht großziehen. Die Jungen würden verhungern, mindestens kümmern. Ein polygames

bzw. nicht fürsorgliches Männchen hätte keine Nachkommen, wohl aber ein fürsorgliches Männchen. Sein Verhalten würde auf seine Söhne vererbt und sich in der Population ausbreiten.

Bei manchen Vögeln konnte beobachtet werden, dass sich unter sehr ungünstigen Bedingungen für Weibchen, aber auch für Männchen, Polyandrie (Vielmännerei) lohnen kann. Zu dritt kann die Brut besser versorgt werden als zu zweit. Die Nachkommen können erfolgreich groß gezogen werden.

Polyandrisches Verhalten kann aus Sicht der beteiligten Männchen sinnvoll sein, wenn sich alle auch mit dem Weibchen paaren können. Wie ist aber die Situation in Rudeln zu sehen, z.B. beim Wolf [Γ 89](#), wo

[Γ 89](#) Nur im Rudel haben Wölfe (*Canis lupus*) Überlebens- und vor allem Fortpflanzungschancen.



sich meist nur Alphamännchen und Alpha-weibchen fortpflanzen? Warum sollten die Tiere ihren Konkurrenten, den Alphatieren, helfen, wenn sie doch keine eigenen Nachkommen bekommen können? Der Verzicht auf Fortpflanzungserfolg würde ja dazu führen, dass die „Helfergene“, die diesem Verhalten zugrunde liegen, nicht an Nachkommen weitergegeben werden. Die Helfergene würden mit dem Tod der Helfer verloren gehen. Selbstlosigkeit würde sich nicht auszahlen. Das eigennützige Verhalten der Alphatiere dagegen würde sich lohnen. Ihre „Eigennutzgene“ würden an Nachkommen weitergegeben. Wieso kommt es trotzdem in der Natur zu Helferverhalten, wie können sich „Helfergene“ halten, ja vermehren?

Die Wölfe eines Rudels sind in aller Regel nahe verwandt, die meisten sind Nachkommen des Alphapaars. Nahe Verwandte haben einen großen Teil abstammungsgemäß identischer Gene. In Situationen knapper Ressourcen, wo

monogame Paare alleine keine Nachkommen aufziehen können, „rechnet“ es sich, Helfer zu sein, wenn man schon nicht Alphatier werden kann. Es rechnet sich dann, wenn die eigenen Gene mit großer Wahrscheinlichkeit auch von den Alphatieren vererbt werden. Diese Zusammenhänge wurden mathematisch zuerst von dem englischen Mathematiker Hamilton formuliert. Er konnte damit auch eine Erklärung vorschlagen, weshalb es sich für die Arbeiterinnen von Ameisen und Bienen „lohnt“, auf eigene Nachkommen zu verzichten und stattdessen in Schwestern (neue Arbeiterinnen und Königinnen) zu investieren. Aufgrund der besonderen Geschlechtsbestimmungsmechanismen von Ameisen und Bienen haben nämlich Arbeiterinnen untereinander einen größeren Anteil abstammungsbedingt identischer Gene als Königinnen mit ihren Töchtern [S.123](#). Wir erkennen, dass der Begriff Altruismus [S.114](#) in der Biologie anders gebraucht wird, als wir ihn gewöhnlich verwenden.

Versklavte Königinnen und Kinderarbeiter

Die Königin muss eine glückliche Regentin sein, könnte man bei Betrachtung eines Bienenvolkes denken. Manchmal sind aber die wirklichen Zusammenhänge nicht leicht zu erkennen. Wenn es bei den Bienen für Weibchen lohnender ist, in Schwestern zu investieren, also Arbeiterin zu sein, warum gibt es dann überhaupt Königinnen? Warum übernimmt ein Weibchen den „Königinnen-Job“? Gerade bei Bienen wissen wir, dass Königinnen nicht geboren werden, sie werden von den Arbeiterinnen „gemacht“. Einzelne Individuen werden quasi gezwungen,

Königin zu werden. Junge Larven bekommen dazu ganz spezielles Futter aus Kopfdrüsensekreten junger Arbeiterinnen. Sie entwickeln sich zwangsläufig zu Königinnen. So gesehen verhalten sich Arbeiterinnen altruistisch im biologischen Sinne, aber nicht im menschlichen Sinne selbstlos. Die jungen Larven werden gar nicht vor die Wahl gestellt, was sie werden möchten.

Übrigens ist die Situation bei den Termiten ganz anders [Γ 90, 91](#). Dort reguliert die Königin die Entwicklung des Staates. Sie gibt



Γ90 Königin mit dem gewissen Etwas: Bei Termiten pflanzen sich nur die relativ wenigen Königinnen und ihre Männchen fort, denen eine Nestgründung gelingt.

Γ91 Termitenarbeiter sind „biotechnisch“ manipulierte Sklaven. Bei den meisten Nachkommen im Termitenvolk wird die Entwicklung durch Pheromone „abgestoppt“. Dadurch entsteht die geschlechtslose Arbeiterkaste (Individuen ursprünglich weiblichen wie männlichen Geschlechts), die sich nicht fortpflanzt.

Pheromone ab, Stoffe, die hormonartig die Entwicklung ihrer vielen Nachkommen steuert. Insbesondere wird die Larvenentwicklung beeinflusst. Larven entwickeln sich nicht zu Geschlechtstieren (Königinnen und Könige). Ihre Entwicklung wird in einem speziellen

Larvenstadium angehalten, die Individuen werden zu Arbeitern oder Arbeiterinnen, man könnte sagen zu Kinderarbeitern. Nur die Geschlechtstiere haben Nachkommen und können durch ihr Verhalten ihre Fitness beeinflussen.

Kämpfen oder bluffen

Kommen wir zurück zum Menschen. „Liebe deinen Nächsten wie Dich selbst!“ ist eines der Zehn Gebote, die Moses aufgeschrieben hat. Es ist nicht nur ein Gebot, es kennzeichnet eine, vielleicht die entscheidende Wesensart des Menschen: Der Mensch ist ein soziales Wesen und diese Eigenschaft hat entscheidend zu seinem Erfolg beigetragen, die ganze Erde zu besiedeln und zu beherrschen.

Unser soziales Empfinden ist ein Grund dafür, dass wir selbstloses Handeln in unserer Gesellschaft, ja sogar Fürsorge für andere Lebewesen als gut, als naturgegeben ansehen. Wir vermuten auch in der Natur gerne das „Gute“ als grundlegendes Prinzip. Ein anderes Gebot enthält ein Verbot „Du sollst nicht töten“. Menschen zeigen eben auch aggressives Verhalten.

Anstatt in die Anfänge der Menschheit zurückzublicken, wollen wir bei Tieren untersuchen, wie sich Aggressionsverhalten mit Altruismus, mit der sozialen Lebensweise verträgt. Noch vor wenigen Jahrzehnten haben Biologen angenommen, dass es einen Arterhaltungstrieb gibt, dass Individuen einer Art sich nicht töten, sondern aufgrund dieses Triebes verschonen. Ist Aggressivität schlicht Fehlverhalten? Ist es unnatürlich, dass kämpfende Löwenmännchen sich tödlich verletzen können? Wie kann man den regelmäßigen Infantizid (Kindstötung) bei Tieren erklären. Wie kann es zwischen sozialen Wesen zu Kriegen kommen? Zunächst erscheint es einleuchtend, dass Männchen z.B. bei Löwen aggressiv um Weibchen, ja um einen Harem kämpfen. Durch einen Sieg würden sie ihre Fortpflanzungschancen verbessern können. Es ist aber auffällig, dass tödliche Kämpfe im Tierreich nicht sehr häufig sind. Lange wurde von Verhaltensfor-

schern und Evolutionsbiologen postuliert, dass Individuen einer Art einander gegenüber eine Tötungshemmung haben, um den Erhalt der Art nicht zu gefährden. Das wurde als Grund für die vielfach beobachteten Kommentkämpfe rivalisierender Männchen angesehen. Männchen drohen einander, kämpfen sogar, ohne sich dabei aber ernsthaft zu verletzen. Mögliche tödliche Verletzungen machen einen echten Kampf zum großen Risiko. Kommentkämpfer vermeiden einen echten Kampf, würden gegen einen echten Kämpfer die Flucht ergreifen. Sie bleiben unversehrt und erhalten sich damit die Chance, doch noch Weibchen für die Paarung zu finden. Risiken und Gewinnmöglichkeiten lassen sich gegeneinander aufrechnen. Echte Kämpfe sind dann bei solchen Tieren zu finden, bei denen der Gewinn im Falle eines Sieges relativ sehr groß ist. Anschauliche Rechenbeispiele werden in Lehrbüchern vorgestellt, von denen einige im Literaturverzeichnis S.180 aufgeführt sind.

Deine Küken – meine Küken

Weniger leicht als Aggressivität in Rivalenkämpfen verstehen wir den Infantizid, das Töten von Jungtieren. Wie kann ein Tier nur wehrlose Junge seiner eigenen Art töten, ja in manchen Fällen fressen? Beispiele dafür gibt es bei vielen Tierarten. Beim Storch, aber auch bei anderen Vögeln und Säugetieren, wurde beobachtet, dass zurückgebliebene Junge von den Eltern gefressen oder aus dem Nest geworfen werden. Ein solches Verhalten erscheint biologisch durchaus sinnvoll. Das kümmernde Junge verbraucht viel Kraft der Eltern, verhindert vielleicht eine zweite Brut und würde vermutlich selbst bei intensiver Pflege nie stark und fortpflanzungsfähig wer-

den. Je konsequenter das Fortpflanzungsverhalten der Eltern insgesamt ist, desto mehr Nachkommen sollten daraus resultieren, desto eher werden sich entsprechende Verhaltensweisen auch in den nächsten Generationen durchsetzen. Der Erfolg lässt sich an der Zahl der Nachkommen messen, ja einfach auszählen. Fürsorgliches Verhalten, das sich negativ auf den Fortpflanzungserfolg auswirkt und im Extremfall sogar dazu führt, dass es zu keinen fortpflanzungsfähigen Nachkommen kommt, geht verloren.

Infantizid ist aber in anderen Situationen häufiger. Will sich ein neues Männchen mit

Γ92 Ein Spatzenweibchen (*Passer domesticus*) stopft ein hungriges Schnäbelchen. Dabei sind die Mütter oft auf die Mithilfe der Väter angewiesen. Der Tod des Männchens kann den Erfolg des Brutgeschäfts in Frage stellen.



ihren Müttern verpaaren, droht den Kleinen Gefahr. Verliert ein Spatzenweibchen Γ92 sein Männchen, verpaart es sich oft mit einem neuen Männchen. Sind noch junge Küken im Nest, werden die meist von dem neuen Männchen umgebracht. Dadurch kann es schon nach sieben Tagen ein neues Gelege geben, während sonst erst die Jungtiere hätten flügge werden müssen. Viel Zeit wäre vergangen und Kraft hätte es auch gekostet. Das Männchen hätte viel später eigene Nachkommen haben können. Vermutlich ist das Töten der Spatzenküken auch für das Weibchen von gewissem Vorteil. Es hätte diese Küken überwiegend allein füttern müssen. Das wäre nicht nur anstrengend geworden, die Jungen wären wohl nicht immer ausreichend satt geworden. Manche hätten vielleicht

gekümmert. Bei der nächsten, gemeinsamen Brut wird sich das neue Männchen aktiv an der Aufzucht beteiligen.

Dennoch, bei den meisten Tieren wehren sich die Weibchen gegen infantizide Männchen. Das leuchtet ein, werden die Weibchen doch um ihren Fortpflanzungserfolg gebracht. Weibchen mit Jungtieren koalieren deshalb oft, um sich so besser gegen Männchen wehren zu können. Ein Löwe beispielsweise würde den Kampf mit einer einzelnen Löwin viel eher riskieren, als es mit zwei Löwinnen aufzunehmen, die beide Junge führen. Wie das Spatzenmännchen würde auch der Löwe versuchen, Jungtiere, die noch gestillt werden, zu töten, um möglichst bald mit der Löwin eigene Nachkommen zeugen zu können.

Weibchen und Männchen sind verschieden

In guten Beziehungen sind Männer und Frauen einander zugetan. Wo das anders ist, wo sich Mann und Frau streiten, suchen wir äußere Umstände oder Fehlverhalten als Gründe. Irgend etwas scheint schief zu laufen. Schauen wir uns aber im Tierreich um, erkennen wir, dass die Geschlechter neben gemeinsamen a priori auch entgegengesetzte Interessen haben und konträre Strategien verfolgen sollten.

Schon die Eier sind aufwendiger herzustellen als Spermien. Weibchen können deshalb nur eine begrenzte Zahl von Nachkommen haben. Für optimalen Fortpflanzungserfolg sollten sie die Aufzucht dieser Nachkommen sichern und sich bemühen, die Männchen in die Brutpflege einzubinden. Ein Zaunkönig-weibchen legt bis zu acht Eier pro Gelege, und mehr als zwei Gelege im Sommer sind



Γ93 Wespenspinnen (*Argiope bruennichi*): Das große Weibchen ist für das kleine Männchen attraktiv, aber nicht ungefährlich.

kaum möglich. Selbst wenn es sich mit vielen Männchen paaren würde, könnte es die Zahl seiner Jungen nicht erhöhen. Anders die Männchen. Sie können über Begattung weiterer Weibchen ihren Fortpflanzungserfolg durchaus steigern. Männchen, die das tun, werden mehr Nachkommen haben als streng monogame Männchen. Die Söhne polygamer Männchen werden vielfach das Verhalten ihrer Väter ererbt haben. Dieses Verhalten sollte sich deshalb in der Population ausbreiten.

Was aber, wenn sich die Ressourcenlage verschlechtert, die Weibchen alleine ihre Jungen nicht mehr großziehen können? Dann haben monogame Männchen, die sich mit um die Jungen kümmern, einen Vorteil S.104. Aber selbst bei guter Ressourcenlage kann Polygamie nicht für alle Männchen die beste Strategie sein. Balzen mehrere Männchen um ein Weibchen, wird das Weibchen umso wählerischer werden. Vogelweibchen werten z.B. die Gesangsqualität, Gefiederpracht oder Körpergröße als Attraktivitätsmerkmale Γ6. Wenig attraktive Männchen werden kaum Möglichkeiten zu Begattungen finden. Für sie könnte monogames Verhalten erfolgversprechender sein. Im Vergleich der

Γ94 Weibchen der Skorpionsfliege (*Panorpa communis*): Die Dauer der Paarung hängt von der Größe der mitgebrachten Fliege ab.

Verhaltensweisen erkennt man, dass beide Geschlechter sich eigennützig verhalten. Nutzen ist stets der Fortpflanzungserfolg bzw. die Vermehrung der eigenen Gene.

Skorpionsfliegenweibchen Γ94 verlangen vom Männchen ein Hochzeitsgeschenk. Nur bis die Weibchen das Geschenk, z.B. eine kleine Fliege, verzehrt haben, lassen sie die Begattung zu. Extremer noch verhalten sich die Weibchen von manchen Spinnenarten. Männchen laufen dort Gefahr, nach der Paarung gefressen zu werden. Solche Spinnenarten zeigen oft einen erheblichen Geschlechtsdimorphismus: Weibchen sind wesentlich größer als Männchen Γ93. Um sich paaren zu können, müssen die Männchen das Risiko eingehen, gefressen zu werden. Die Weibchen nehmen den zusätzlichen Happen nur zu gerne. Produktion und Verpackung vieler Eier in Kokons braucht viel Energie. Ob es sich für die Männchen lohnt, gefressen zu werden, damit die Weibchen noch stärker und fruchtbarer zu machen, kommt darauf an, ob sie sonst noch Chancen hätten, weitere Weibchen zu begatten. Wenn die Chancen dafür sehr gering sind, sollten sich die Männchen fressen lassen.

Mütter opfern sich für ihre Kinder

Manche Spinnen bewachen und pflegen ihre Brut. Die Schwarze Finsterspinne behütet ihre Jungen nicht lange, lässt sich aber von ihnen schlicht verzehren. 100 und mehr Jungspinnen haben so einen Schnellstart ins Leben. Das Finsterspinnenweibchen kann dadurch möglicherweise seinen Fortpflanzungserfolg besser sichern als mit einer weiteren Brut. Besonders die kleinen Spinnenkinder sind ja sehr gefährdet, von Spinnen, Insekten und anderen kleinen Räubern erbeutet zu werden.

Meist beobachtet man einen Kompromiss zwischen den Interessen von Mutter und Kind. Ein Kind sollte versuchen, möglichst lange und intensiv von der Mutter zu profitieren. Zwar hat es mit seiner Mutter die Hälfte der Gene abstammungsgemäß gemeinsam, aber eben nur die Hälfte. Es sollte also mehr an sich selbst – und eigenen Nachkommen – interessiert sein als an seiner Mutter oder weiteren Geschwistern, zumal diese möglicherweise andere Väter haben. Nicht nur Primatenkinder versuchen, möglichst lange gestillt zu werden. Bei vielen Tieren, z.B. bei den Wildkaninchen, werden die Jungen aber mit einem neuen Wurf der Mutter entwöhnt.

Es ist leicht zu erkennen, dass Geschwister auch Konkurrenten sind. Während sie aber einerseits konkurrieren um die Milch, den Schutz und die Zuwendung der Eltern, halten sie gegenüber äußeren Bedrohungen und in Mangelsituationen zusammen. Wir erinnern uns hier aber an das Rudelverhalten der Wölfe. Im Rudel sind es überwiegend ja Geschwister, die ihre Eltern, das Alphapaar S.105, beim Fortpflanzungsgeschäft unterstützen. Ähnlich verhalten sich auch die Jungtiere der Prinzessin von Burundi ▶95. Das sind kleine Buntbarsche aus dem Tanganjika-See, auch Feenbarsch genannt. Die Jungtiere bewachen gemeinsam mit ihren Eltern die jüngste Brut, ja „stehen“ weit gestaffelt um das Gelege und die frisch geschlüpften Fischbabys, was auch im Aquarium gut zu beobachten ist. Ohne diesen Schutz der vielen wären die kleinen Babys sehr gefährdet, gefressen zu

▶95 Eine Familie des Kleinen Feenbarsches (Prinzessin von Burundi, *Neolamprologus brichardi*). Im Kreis der Familie sind die Kleinsten besonders geborgen. Sie werden von Eltern und Geschwistern bewacht.



werden. Die schützenden Jungtiere sind in diesem Stadium noch nicht geschlechtsreif. Ihr Verhalten lohnt sich sicherlich insofern, als ja die kleinen Geschwister einen Großteil gemeinsamer Gene mit ihnen haben. Die

schützenden Jungfische können mit ihrem Verhalten ihre indirekte Fitness S.114 erheblich erhöhen. Entsprechend ist das Helferverhalten älterer Jungtiere bei anderen Tieren zu erklären.

Unfreiwillige Babysitter

Wer lässt sich nicht gerne helfen? Kuckuckweibchen lassen das Brutgeschäft sogar ganz von anderen Vögeln erledigen. Das ist Brutparasitismus. Der Vorteil für das Kuckuckweibchen liegt auf der Hand. Deshalb wundert es nicht, dass manche Vogelweibchen ihre Eier sogar eigenen Artgenossinnen ins Nest legen. Bei der Schellente ▶96 zeigen die Weibchen unterschiedliche Verhaltensweisen. Manche brüten ihre Eier stets selbst aus. Andere legen ihre Eier stets in fremde Nester. Sie legen sich auf die Lauer, warten darauf, dass ein

Gelege kurz verlassen wird, um schnell ein Ei dazuzulegen. Neben diesen beiden Typen gibt es auch Weibchen, die zwar ein eigenes Nest betreiben, daneben aber auch Eier in fremde Nester legen. Sie können damit ihre Fitness deutlich steigern.

Natürlich ist ausgeschlossen, dass sich alle Weibchen einer Population parasitisch verhalten. Dann würde ja niemand mehr brüten. Je mehr Weibchen sich parasitisch verhalten, umso eher wird es sich lohnen, selbst zu

▶96 Während des Brutgeschäfts verteidigen die Schellentenmännchen (*Bucephala clangula*) (links) aggressiv ihre Reviere. Ob sie immer wissen, was ihre Weibchen (rechts) treiben?



brüten. In Populationen, wo alle Weibchen ausschließlich selbst brüten, ist dagegen parasitisches Verhalten einfach und lohnend. Es wird sich schnell einfinden. Man darf er-

warten, dass sich zwischen den drei Verhaltensweisen ein Gleichgewicht eingependelt und das findet sich in den Wildpopulationen der Schellente auch tatsächlich.

Symbiosen

Oft wird behauptet, Symbiosen (im Sinne von Mutualismus) seien ein Sonderweg der Evolution: „Während überall der ‚Kampf ums Dasein tobts‘, helfen sich Symbiosepartner gegenseitig.“ Diese Formulierungen erkennen die Evolutionsmechanismen. Symbiose ist ein Weg, wie Vielfalt entsteht. Bei ganz engen Symbiosen arbeiten zwei ganze Genome sehr direkt zusammen, manchmal in einer Zelle. Je mehr die Partner sich gegenseitig unterstützen, ja voneinander abhängen, umso mehr unterliegt die von den Partnern gebildete neue Einheit auch als Ganzes der Selektion. Die Frage nach den Vorteilen für den einen oder anderen Partner ist dann falsch gestellt. Die beiden bilden eben eine neue Einheit, die sich behaupten muss.

So ist das Grüne Paramecium, ein süßwasserbewohnender Einzeller, in der Natur, wie der Name sagt, nur grün anzutreffen. Es beherbergt etwa 300 kleine Algenzellen, die Fotosynthese betreiben und Zucker an das Wirtsparamecium abliefern. Wenn die Algen erst in ein Paramecium gelangt sind (sie werden gefressen, aber aus noch nicht verstandenen Gründen nicht verdaut), können sie das Paramecium nicht mehr verlassen. Sie sind gefangen. Auch das Paramecium kann die Symbionten nicht loswerden, selbst unter Hungerbedingungen auch nicht verdauen. Die beiden stellen eine Einheit dar, die eine eigene Nische besetzt und dort erfolgreich ist.



■ 97 Trophobiose – süßer Honigtau für wirksame Verteidigung.
Arbeiterinnen der Schwarzen Wegameise (*Lasius niger*) bewachen eine kleine Herde von Rindenläusen auf einem Kastanienzweig. Eine Laus bietet zwei Ameisen gerade einen Tropfen Honigtau an. Ohne die Ameisen wären die wehrlosen, in den Sommergenerationen auch noch flügellosen Aphiden, willkommene Beute für Marienkäfer und andere Räuber.

Bei vielen Beispielen von Symbiose könnten die Partner auch völlig unabhängig voneinander leben. Dann können wir mit Blick auf die Partner, Symbiont und Wirt, fragen: Wo bleibt der Eigennutz? Im einfachsten Falle profitieren beide Partner. Sie können das an den vielen Beispielen im Kapitel Symbiose nachvollziehen S.89. Stellvertretend soll hier nur ein Beispiel kurz behandelt werden, die Trophobiose zwischen Ameisen und Blattläusen □ 97. Die süßen Exkremeante der Blattläuse, der Honigtau, sind für Ameisen eine wertvolle Nahrungsquelle. Sie bewachen die

Blattläuse und greifen Räuber wie Marienkäfer oder deren Larven aggressiv an. Blattläuse sind nicht wehrhaft. Allein sind sie den Räubern völlig ausgeliefert. Bewachte Blattlausherden können sich dagegen fast ungestört und sehr schnell vermehren. Durch die gezielte Honigtau-Abgabe an die Ameisen kommen sie in den Genuss der Bewachung und steigern ihre Fitness erheblich. Ohne die Vorteile für die Ameisen weiter auszuführen, ist leicht einzusehen, dass solche Symbiosen sich über Coevolution S.81 schnell optimiert haben.

Und wir Menschen?

Wie steht es bei uns Menschen um Altruismus und Eigennutz? Verhalten wir uns eigennützig oder erhalten wir für Altruismus, für selbstloses Verhalten, stets eine Gegenleistung? Für die Gegenwart sind solche Fragen schwer zu beantworten. Wir können aber sicher sein, dass sich unsere Verhaltensweisen nach den hier beschriebenen Regeln entwickelt haben. Verhaltensweisen, die auch schon bei unseren Vorfahren den Fortpflanzungserfolg gesteigert haben, haben sich durchgesetzt. Dazu gehören altruistisches Verhalten in der Familie, in der Sippe. Auch kooperatives Verhalten hat sich „ausgezahlt“, verbunden damit war aber sicher die Entwicklung eines feinen Gespürs für Betrüger, die Sozialsysteme missbrauchen.

Das Sozialgefüge menschlicher Gesellschaften ist nicht erst heute komplex und netzartig. Im Gegenteil, unsere heutige Gesellschaft ist vielfach unpersönlicher als frühere Gesellschaften das waren. Altruistisches Sozial-

verhalten führte früher stärker zu einer Bindung in eine Gemeinschaft. Altruistisches Verhalten, schließlich auch gegenüber nicht verwandten Individuen, führte zu Unterstützung auch der eigenen Kinder durch andere. Solche Verhaltensweisen wurden weitervererbt und sicherten Fortpflanzungserfolg, wurden insofern belohnt, sind im evolutionsbiologischen Sinne eigennützig. Die proximativen Erklärungen unseres Verhaltens werden von diesen Vorstellungen nicht berührt.

In unserer heutigen Gesellschaft ist kaum vorherzusagen, welche Verhaltensweisen im evolutionsbiologischen Sinne letztlich erfolgreich sein werden. Es reicht nicht, einfach die Kinder der ersten Nachkommengeneration zu zählen. Die künftigen Generationen müssten einbezogen werden. Ein Rückgang der Kinderzahl ist allerdings vermutlich keine gute Voraussetzung für die Weitergabe von Verhaltensweisen.

Soziale Insekten: Darwins Dilemma

Was ist Fitness?

Es ist notwendig, die Begriffe Fortpflanzungserfolg, Fitness und Altruismus noch einmal zu präzisieren, weil der wissenschaftliche Sprachgebrauch nicht unbedingt dem im Alltag entspricht.

Fortpflanzungserfolg: Gemeint ist der relative Fortpflanzungserfolg eines Individuums in der Population. Man kann ihn messen, kann man doch die Nachkommen auch noch über Enkel- und Urenkel-Generationen hinweg auszählen.

Fitness: Fitness wird grob mit dem (Lebens-)Fortpflanzungserfolg gleichgesetzt. Hat ein Individuum genetisch bedingt eine relativ große Nachkommenzahl, werden die Gene (präziser gesagt die Allele) für das Verhalten, das den Fortpflanzungserfolg bedingt, im Genpool der Population einen entsprechend großen Anteil erreichen. Diese Definition der Fitness schließt also die Ebene der Gene ein. Fitness-Maximierung bedeutet eine Ausbreitung eigner Gene im Genpool der Population. Das Individuum und sein unmittelbares

Wohlergehen treten in den Hintergrund.

Altruismus: Altruistisches Verhalten zur Unterstützung naher Verwandter bei der Fortpflanzung kann die Zunahme der Gene, die dieses Verhalten bedingen, selbst dann fördern, wenn die altruistischen Individuen selbst keine Nachkommen haben. Nahe Verwandte haben ja die entsprechenden Gene mit hoher Wahrscheinlichkeit ebenfalls. Altruistische Individuen haben zwar u.U. durch ihr Verhalten keinen oder einen verminderten eigenen Fortpflanzungserfolg, also keinen Zuwachs ihrer direkten Fitness, sorgen aber dennoch durch ihr Verhalten für eine Weitergabe der entsprechenden Gene in die nächste Generation. In diesem Sinne beinhaltet Altruismus (nepotistischer Altruismus, man kann ihn auch Verwandtschafts-Altruismus nennen) durchaus den Eigennutz, nämlich den Gewinn an indirekter Fitness. Altruismus ist damit kein eigentlich selbstloses Verhalten. In der Natur wird Altruismus durch den Gewinn an indirekter Fitness erst möglich. Dafür ist eine enge Verwandtschaft der

betroffenen Individuen Voraussetzung, die Verwandtschaft von Nutznießer und Altruist. Unterschieden vom nepotistischen Altruismus wird der reziproke Altruismus S.101, der auf Gegenseitigkeit beruht. Dabei wird also (ggf. zeitlich versetzt) eine Gegenleistung erwartet. All diesen Formen von Altruismus ist zunächst gemeinsam, dass die Verhaltensweisen gruppendiffent sind und durchaus die Gesamtfitness der Gruppe fördern. Halten wir aber fest, dass es auch beim Sozialverhalten immer die Individuen sind, die der Selektion unterliegen. Noch etwas ergibt sich zwangsläufig: Wirklich selbstloses Verhalten, Altruismus im menschlichen Sinne, also ohne jeden Eigennutz, kann sich in der Natur nicht einstellen.

Indirekte Fitness: Mit dem Fortpflanzungserfolg naher Verwandter werden mit einiger Wahrscheinlichkeit eigene Gene weitergegeben. Man spricht hier von indirekter Fitness.

Gesamtfitness: Unter Gesamtfitness (inclusive fitness) wird die Summe aus direkter und indirekter Fitness verstanden.

Lars Krogmann

Während Charles Darwin seine revolutionäre Evolutionstheorie verfasste, stieß er auf ein Phänomen im Tierreich, das seiner Theorie zu widersprechen schien. Die Evolution sozialer Insekten war für Darwin zunächst unerklärbar, ja er fürchtete sogar, sie könnte seine gesamte Theorie in Frage stellen. Wenn durch natürliche Selektion nur Individuen mit möglichst vielen eigenen Nachkommen bevorzugt werden, wie könnten dann Insektenstaaten entstehen, in denen die Mehrheit der Mitglieder steril ist und gar keine eigenen Nachkommen produziert?

Bis heute streiten führende Biologen über die Selektionsvorteile und die genauen Umstände, die zur Evolution sozialer Insekten geführt haben. Was ist dran an diesem Thema, das 150 Jahre nach dem Erscheinen von Darwins Evolutionstheorie aktueller denn je ist und Wissenschaftler in Lager aus Darwinisten und Soziobiologen spaltet?

Bevor wir dieser Frage genauer nachgehen, wollen wir uns zunächst anschauen, wo soziale Lebensformen im Tierreich vorkommen. Die Definitionen des Begriffes „sozial“ unterscheiden sich hier deutlich von denen, die im Leben des Homo sapiens Anwendung gefunden haben. Bis zu sechs verschiedene Sozialstufen werden unterschieden, wobei nur die letzte Stufe als „eusozial“ (eu = echt) bezeichnet wird. Diese Stufe ist als höchste Stufe in der Evolution sozialer Tiere anzusehen und durch alle der folgenden drei Merkmale charakterisiert:

1. Kooperative Brutfürsorge: Mehrere Individuen versorgen gemeinsam den Nachwuchs.
2. Reproduktive Arbeitsteilung: Die Koloniemitglieder sind in eine fertile, reproduktive Kaste (Königin und gegebenenfalls König) und in eine sterile, nicht reproduktive Kaste (Arbeiterinnen und gegebenenfalls Arbeiter) aufgeteilt.
3. Überlappung der Generationen: Verschiedene Generationen leben zusammen, der Nachwuchs hilft bei der Brutpflege und bei der Aufrechterhaltung der Kolonie.

Außerhalb des Insektenreiches gibt es nur wenige Beispiele eusozialer Lebensweise. Dazu zählen einige Arten von Krebstieren und Webspinnen, sowie der Nacktmull als einzige Wirbeltierart. Innerhalb der Insekten kommt die soziale Lebensweise in fünf Insektenordnungen vor, doch nur in zwei Ordnungen war diese Entwicklung ein evolutionäres Erfolgsmodell, das zu einer enormen Artenvielfalt geführt und zur Ausbildung riesiger Völker (Staaten), die in fast allen Landlebensräumen vorkommen und die Biomasse zahlreicher Ökosysteme, vor allem tropischer Regenwälder (Ameisen) und Trockengebiete (Termiten) dominieren. Die größte Blüte und komplexeste Ausprägung eusozialer Lebensformen findet sich nur innerhalb der Termiten (Ordnung Blattodea) und der Hautflügler (Ordnung Hymenoptera).

Termiten werden erst seit kurzem nicht mehr als eigene Insektenordnung betrachtet, sondern, den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik S.149 folgend, mit den Schaben zur Ordnung Blattodea zusammengefasst. Daher könnte man Termiten als staatenbildende Schaben bezeichnen. Alle knapp 3000 bekannten Termitenarten leben eusozial. Ein Termitenstaat kann Millionen von Individuen umfassen und besteht aus zahlreichen spezialisierten Gruppen, den Kästen.

Γ98 Termiten leben ausnahmslos eusozial und existieren schon seit der Kreidezeit auf unserem Planeten. Dieses frühe Fossil eines geflügelten Geschlechtstieres von *Cratokalotermes santanensis* stammt aus der brasilianischen Crato-Formation und ist circa 115 Millionen Jahre alt.



Neben einem oder mehreren Fortpflanzungspaaren (bestehend aus König und Königin) gibt es sterile männliche und weibliche Tiere, die als Brutpfleger, Nestbauer, Nahrungsbeschaffer oder Nestwächter (Soldaten) dienen. Je nach Art können die Termitennester in eindrucksvollen, zum Teil meterhohen Bauten angelegt werden Γ98–100.

Innerhalb der **Hautflügler** ist die Eusozialität mehrfach entstanden und zwar bei Ameisen Γ101–103 und bei verschiedenen Gruppen der Bienen Γ104, 105 und Wespen Γ106. Im Unterschied zu den Termitenstaaten werden Hautflüglerstaaten nur von weiblichen Tieren aufrechterhalten, die als Geschlechtstiere (Königinnen) Nachkommen erzeugen oder als sterile Arbeiterinnen die verschiedensten Funktionen ausüben können. Männliche Tiere werden nur zur Fortpflanzungszeit hervorgebracht und sterben in der Regel kurz nach der Paarung mit den zukünftigen Königinnen ab. Besonders komplexe Völker mit vielfältigen Verhaltens- und Lebensweisen gibt es unter den Ameisen. Ameisenvölker haben Staatsformen entwickelt, deren Prinzipien denen in menschlichen Staaten verblüffend ähneln können. Millionen Jahre bevor der Mensch sich allmählich aus affenähnlichen Vorfahren entwickelt hat, haben Ameisenvölker bereits Ackerbau und

Γ99 Charakteristisch für Termitenstaaten ist ein kompliziertes Kastensystem, deren Mitglieder unterschiedliche Aufgaben übernehmen und morphologisch stark differieren. Die hier abgebildeten Arbeiter sind deutlich kleiner als der sie bewachende Soldat, dessen große Mandibeln wirksame Waffen gegen eventuelle Angreifer darstellen.

Γ100 Termitenhügel können Millionenvölker beherbergen und ganze Landstriche prägen, wie hier im westlichen Afrika.



Viehzucht betrieben, Kriege geführt und andere Völker zu Sklaven gemacht. Von den verschiedenen eusozialen Bienen- und Wespengruppen hat die Staatenbildung der Honigbiene die höchste Organisationsstufe erreicht, in der Arbeiterinnen während ihres Lebens ihre Berufe wechseln und miteinander über eine komplexe Tanzsprache kommunizieren können. Bei Hautflüglern kommen auch noch zahlreiche andere Sozialstufen vor; in Einzelfällen wurde die Eusozialität aber auch wieder zurückgebildet. Im Gegensatz zu allen anderen Insektenordnungen ist es bei den Hymenopteren deshalb möglich, verschiedene Evolutionsstufen der sozialen Lebensweise miteinander zu vergleichen. Dies bietet Biologen die einmalige Chance, Theorien zur Entstehung der Eusozialität direkt an rezenten (heutigen) Insektenstaaten zu überprüfen. Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass die meisten Untersuchungen zur Evolution sozialer Insekten an Hautflüglergruppen gemacht wurden.

Die Tatsache, dass es Insektenvölker gibt, in denen der größte Teil des Volkes steril ist und seine Gene nicht an die kommende Generation vererbt, scheint die Darwinsche Evolutionstheorie zu widerlegen. Dieses Dilemma beschrieb Darwin selbst am Beispiel der Ameisenvölker und erklärte das Phänomen

█ 101 Ameisen stellen die artenreichste Gruppe eusozialer Insekten und haben eine Fülle unterschiedlicher Lebensweisen entwickelt. Hier sammeln die ungeflügelten Arbeiterinnen einer einheimischen Leptothorax-Art Honigtau, der von winzigen Blattläusen produziert wird.



schließlich damit, dass die Selektionstheorie nicht nur am Individuum anwendbar sei, sondern sich auch auf das ganze Volk beziehen könne, das durch die sterilen Arbeiter einen Selektionsvorteil erlangt. Mathematische Unterstützung erhielt Darwin für diese Begründung mehr als einhundert Jahre später durch William Hamilton, dessen berühmte Theorie zur Verwandtenselektion (kin selection) eine genetische Lösung zu Darwins Dilemma bot. Individuen können danach ihre genetische Fitness (gemessen an dem Anteil ihrer an die nächste Generation weitergegebenen Gene) nicht nur dadurch erhöhen, dass sie sich selbst fortpflanzen, sondern auch dadurch, dass sie anderen, nahe verwandten Individuen, die die gleichen Gene tragen, helfen sich fortzupflanzen. Damit lässt sich evolutionärer Erfolg nicht nur durch individuelle Fitness, sondern auch durch die sogenannte inklusive Fitness S.114 messen. Dies erschien besonders einleuchtend für die eusozialen Hautflüglergruppen. Da männliche Hautflügler nur einen einfachen Chromosomensatz, weibliche hingegen einen doppelten besitzen, können Männchen nur genetisch identische Spermien erzeugen. Dies führt dazu, dass weibliche Hautflügler mit ihren Schwestern näher verwandt als mit ihren eigenen Nachkommen sind S.123. Folglich erhöhen weibliche Arbeiterinnen, die in einem eusozialen Volk

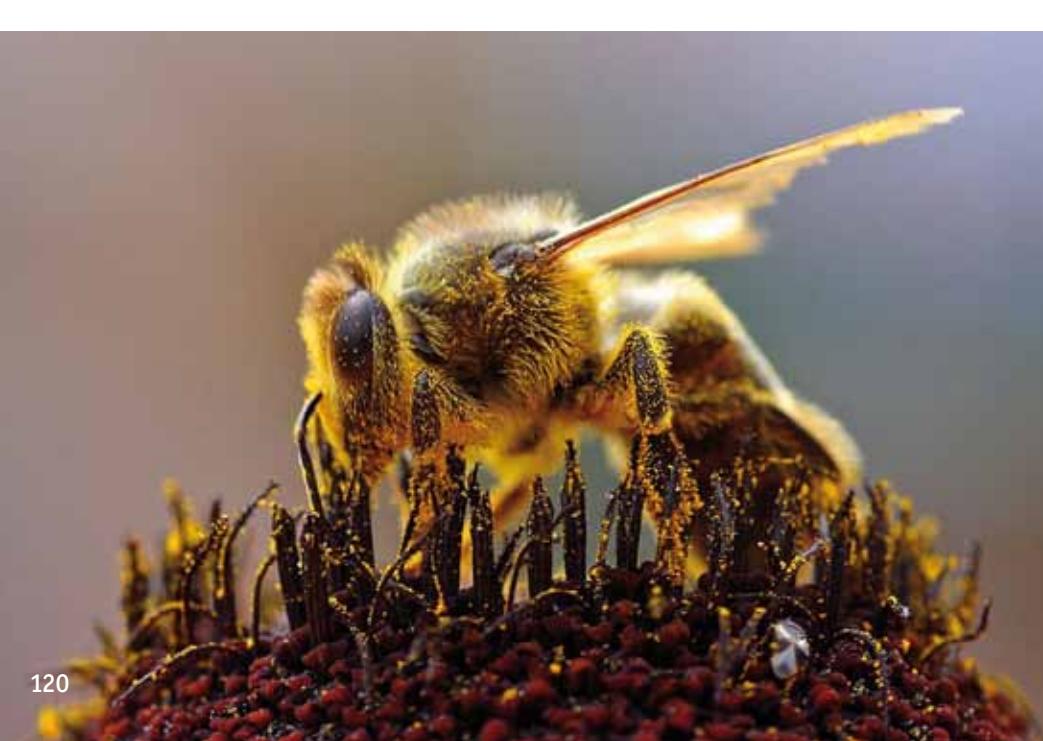
█ 102 Brutfürsorge bis in den Tod. Die Ameisenarbeiterin oben im Bild trägt, wie ihre Nachfahren auch heute noch, eine Larve zwischen ihren Mandibelzähnen. Sie wurde vor etwa 50 Millionen Jahren im flüssigen Harz eines Nadelbaumes gefangen, als sie gerade die Brut ihres Staates in Sicherheit bringen wollte. Im baltischen Bernstein blieb sie perfekt konserviert.

█ 103 Das komplexe Verhalten von Ameisen sowie die unterschiedliche Morphologie von geflügelten Geschlechtstieren und ungeflügelten Arbeiterinnen haben bereits frühe Wissenschaftler fasziniert, wie diese Abbildungen aus Jan Swammerdams Historia Insectorum Generalis aus dem Jahre 1685 belegen.

leben, ihre Fitness stärker, wenn sie ihre fortpflanzungsfähigen Schwestern (die Nachkommen der Königin) aufziehen, anstatt selbst Nachkommen zu produzieren. Dies wurde auch als Erklärung dafür angesehen, dass es während der Evolution der Hautflügler mindestens neun Mal unabhängig voneinander zur Entstehung eusozialer Lebensformen gekommen ist, während dies innerhalb der Termiten, bei denen Männchen und Weibchen jeweils zwei Chromosomensätze besitzen, nur ein einziges Mal passiert ist.

Dieser darwinistischen Erklärung für die Evolution eusozialer Insekten widersprach der renommierte amerikanische Wissenschaftler Edward Wilson, Ameisenforscher und Begründer der Soziobiologie, der die Meinung vertrat, dass eine enge Verwandtschaft zwischen sterilen Arbeitern und fertilen Geschlechtstieren nicht die Ursache für die Entstehung eusozialer Lebensweise, sondern lediglich deren Folge sei. Jüngere genetische Untersuchungen zeigten dann sogar, dass in den meisten eusozialen Insektenstaaten der Grad der Verwandtschaft zwischen Arbeiterinnen und den von ihnen aufgezogenen Nachkommen viel geringer ist als ursprünglich angenommen. Der Grund dafür ist, dass es in

104 *Workaholic mit mehreren Berufen. Eine Arbeiterin im Honigbienenstaat lebt nur etwa einen Monat. In dieser Zeit durchläuft sie fünf verschiedene Funktionen. Erst im letzten Lebensabschnitt sammelt sie als Arbeitsbiene Nektar und Pollen, davor hat sie ihrem Staat schon unermüdlich als Putzbiene, Ammenbiene, Baubiene und Wächterin gedient.*



vielen Insektenstaaten mehrere Königinen gibt, und dass diese sich häufig mit verschiedenen Männchen paaren, also polygam leben. Den Anhängern Darwins schien die Argumente auszugehen, bis dann 2008 eine britisch-australische Forschergruppe ihre wissenschaftlichen Ergebnisse aus genetischen Untersuchungen an mehr als 260 eusozialen Bienen-, Wespen-, und Ameisenarten präsentierte. Diese Arten beinhalteten acht der neun Linien, in denen sich eusoziale Lebensformen unabhängig voneinander entwickeln konnten. Auch wenn vieler dieser Gruppen heute polygam leben, konnten die Forscher nachweisen, dass die Vorfahren aller acht Entwicklungslinien ursprünglich monogam gewesen sein müssen. Für die Entstehung der Eusozialität innerhalb der Hautflügler scheint also die monogame Lebensweise eine entscheidende Rolle gespielt zu haben. Damit konnten Hamiltons Argumente gestützt und letztlich auch ein erster handfester Beweis zur Auflösung von Darwins Dilemma gefunden werden. Dennoch bleiben viele Fragen zur Evolution der eusozialen Lebensweise, vor allem innerhalb der Termiten und der anderen Arthropodengruppen weiterhin offen, so dass dieses Thema auch in den kommenden Jahrzehnten die wissenschaftliche Diskussion beleben wird.

105 *Dank ihrer perfekten Organisationsstruktur ließ sich die eusozial lebende Honigbiene (*Apis mellifera*) leicht domestizieren und wurde so schon vor Jahrtausenden zum Haustier und Honiglieferanten des Menschen (aus einer mittelalterlichen Handschrift des 14. Jahrhunderts).*

106 *Blick in das Nest einer Hornisse (*Vespa crabro*). In den kunstvoll errichteten Waben sind die kleinen weißen Eier und (am oberen Bildrand) bereits die größeren Larven zu erkennen, die von den sterilen Arbeiterinnen gefüttert werden.*



Erbgänge und Verwandtschaftsgrade

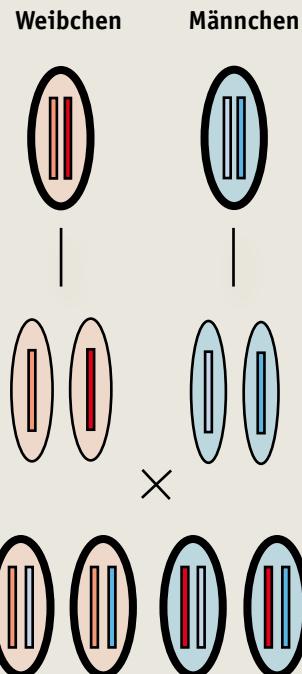
Die speziellen genetischen Verhältnisse (Haplodiploidie) haben Hautflügler zur Eusozialität und der Bildung steriler Kästen prädestiniert S.115. Allerdings besteht kein absolut zwingender Zusammenhang. Schließlich gibt es einerseits auch haplodiploide Insekten ohne sterile Kästen (z.B. Fransenflügler), andererseits mit den Termiten S.116 auch kastenbildende Formen mit „normalem“ diploidem Erbgang.

Das in der Grafik durchgespielte und in der Tabelle berechnete Beispiel geht davon aus,

dass eine Kolonie von nur einer einzigen Königin gegründet wird und dass sich diese Königin nur ein einziges Mal gepaart hat. Weit komplizierter wird es, wenn Staaten von mehreren Königinnen „regiert“ werden (die ihrerseits aber Schwestern sein können) und/oder sich die Königin mit mehr als einem Männchen paart. In beiden Fällen sinkt der Verwandtschaftsgrad der Mitglieder des Insektenstaates.

U. Schmid

Normaler Erbgang bei Tieren (diploider Erbgang)



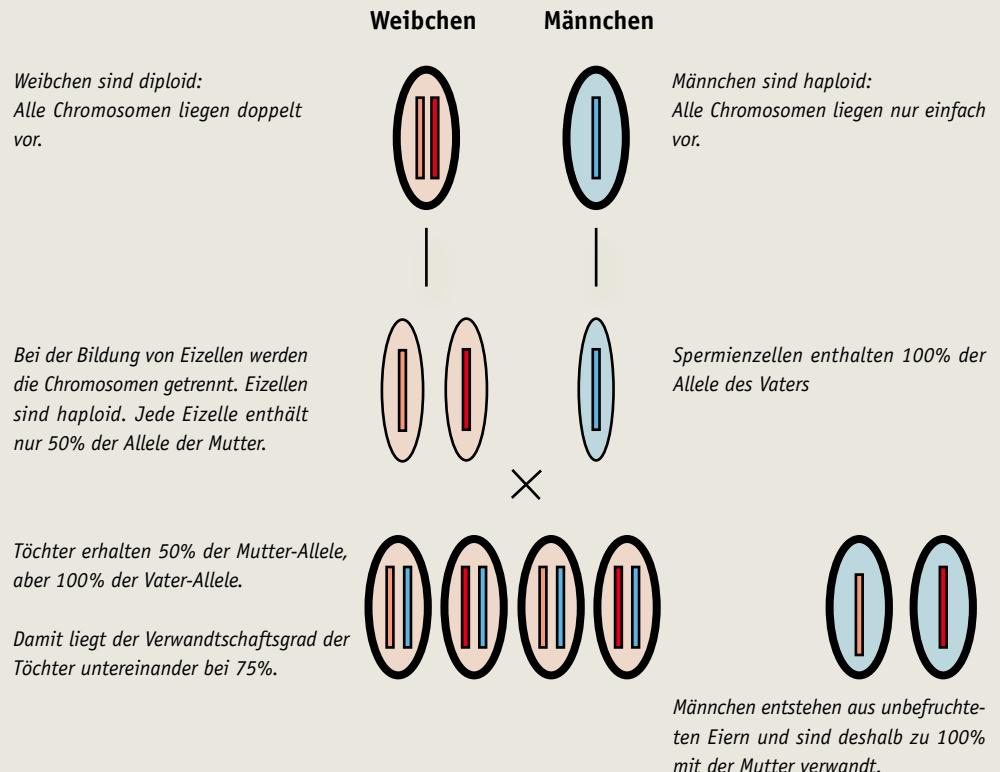
Verwandtschaftsgrade beim diploiden Erbgang und beim haplodiploiden Erbgang der Hautflügler

Der Grad der Verwandtschaft errechnet sich aus der Wahrscheinlichkeit des Besitzes gemeinsamer Allele.

Die Arbeiterin eines Insektenstaates ist mit ihren Schwestern enger verwandt (75%), als sie es mit ihren eigenen Töchtern (50%) wäre. Deshalb erscheint es für eine Arbeiterin genetisch vorteilhafter, fortpflanzungsfähige Schwestern aufzuziehen, als sich selbst fortzupflanzen.

	diploider Erbgang		haplodiploider Erbgang	
Verwandtschaft von	Weibchen	Männchen	Weibchen	Männchen
zur Mutter	50 %	50 %	50 %	100 %
Vater	50 %	50 %	50 %	0 %
Schwester	50 %	50 %	75 %	50 %
Bruder	50 %	50 %	25 %	50 %
Sohn	50 %	50 %	50 %	0 %
Tochter	50 %	50 %	50 %	100 %
Nichte/Neffe	25 %	25 %	37,5 %	25 %

Erbgang bei Hautflüglern (haplodiploider Erbgang)



Lebende Fossilien

Isabel Koch

Als „Lebende Fossilien“ bezeichnet man Tier- und Pflanzenarten, die in gleicher oder ähnlicher Form schon in weit zurückliegenden Erdzeitaltern existierten. Die Bezeichnung „Lebendes Fossil“ birgt allerdings einen Widerspruch in sich, eine einheitliche Definition existiert nicht. Der Begriff wurde von Charles Darwin geprägt. In seinem Werk über die Entstehung der Arten schreibt er: „... and in fresh water we find some of the most anomalous forms now known in the world, as the Ornithorhynchus and Lepidosiren, which, like fossils, connect to a certain extent orders now widely separated in the natural scale. These anomalous forms may almost be called living fossils ...“

Lebende Fossilien – wer gehört dazu?

Darwin verstand unter dem Begriff „Lebendes Fossil“ Organismen, die als Bindeglieder zwischen heute völlig getrennten systematischen Gruppen vermitteln (wie etwa das australische Schnabeltier *Ornithorhynchus* zwischen Reptilien und Säugern und der südamerikanische Lungenfisch *Lepidosiren* zwischen Fischen und Lurchen); solche Arten werden heute gewöhnlich als „Mosaikformen“ oder „Brückentiere“ bezeichnet. Der Begriff des Lebenden Fossils wird heute meist weiter gefasst und schließt altärmliche Formen ohne diesen „Brückenzcharakter“ wie zum Beispiel Perlboot und Pfeilschwanzkrebs ausdrücklich ein. Da es jedoch weder Lebewesen mit ausschließlich ursprünglichen Merkmalen noch solche mit ausschließlich abgeleiteten Merkmalen S.149 gibt, ist das Zuordnen mancher Arten zu den Lebenden Fossilien gelegentlich problematisch und nicht immer unumstritten.

Darwins Kritiker wiesen stets darauf hin, dass nach den Prinzipien der Evolution solch altärmliche Lebensformen ja überhaupt nicht vorkommen dürften. Darwin hatte aber sehr wohl erkannt, dass die Geschwindigkeit der Veränderung nicht für alle Organismen und Merkmale gleich schnell, sondern in manchen Fällen offenbar sehr niedrig ist. Manche Lebende Fossilien sind widerstandsfähige ökologische Generalisten, die ein breites Spektrum an Umweltbedingungen ertragen. Die Mehrzahl ist in ihren Ansprüchen aber eher

konservativ, so dass heutige Verbreitungsgebiete meist typische Reliktareale sind, in denen häufig noch ähnlich konstante Umweltbedingungen herrschen wie zur Blütezeit der entsprechenden Gruppen. Der folgende kleine Streifzug durch die Welt der Lebenden Fossilien stellt einige der bekanntesten Arten vor.

Pflanzen

Schachtelhalme (*Equisetopsida*) gehören mit zu den ältesten Landpflanzen, die es heute noch auf der Erde gibt. Schachtelhalme sind fossil seit dem Oberdevon bekannt, die Familie *Equisetaceae* seit dem Perm. Die den heutigen Schachtelhalmen nahe stehende Gattung *Equisetites* existierte in der Triaszeit vor 230 Millionen Jahren. Die einzige heute noch vorhandene Gattung *Equisetum* □ 107 erscheint „erst“ im Känozoikum (Erdneuzeit) vor etwa 50 Millionen Jahren. In ihrer Blütezeit gehörten Schachtelhalme zu den dominierenden Elementen der Flora und brachten auch baumförmige Vertreter hervor. Heute existieren nur noch 15 Arten in einer einzigen Gattung. Ähnlich erging es den Bärlappgewächsen. Zahlreicher vertreten bis in die heutige Zeit sind die Farne – mit unseren heutigen „modernen“ Farnen vergleichbare Formen gibt es seit der Obertrias.

Die bekanntesten Lebenden Fossilien unter den Pflanzen finden sich bei den Bäumen: Der Ursprung des **Ginkgos** □ 108

□ 107 Viel ist von der einstigen Vielfalt der Schachtelhalme nicht geblieben. Zu den wenigen überlebenden Arten gehört der heimische Wald-Schachtelhalm (*Equisetum sylvaticum*).

□ 108 Unverkennbar ist die Blattform des Ginkgos (*Ginkgo biloba*), hier in leuchtend gelber Herbstfärbung.



(Gattung Ginkgo) reicht bis ins Mesozoikum (Erdmittelalter) zurück. Der einzige noch lebende Vertreter seiner Familie wird seit dem Altertum als heiliger Baum in den Tempelgärten Chinas gepflegt und verehrt. Der zu den Gymnospermen (Nacktsamern) gehörende Ginkgo ist zweihäusig: Männliche und weibliche Blüten entwickeln sich auf verschiedenen Bäumen. Nach Europa kam der Ginkgo Mitte des 18. Jahrhunderts. Er wurde gerne in Parkanlagen gepflanzt und erweist sich in heutiger Zeit als geeigneter Großstadtbaum, da er recht unempfindlich gegen Luftverschmutzung ist. Ginkgos überlebten selbst den Atombombenabwurf in Hiroshima: Bäume, die nur zwei bis drei Kilometer vom Zentrum der Explosion standen, trieben inmitten der völlig zerstörten Vegetation darauf folgenden Frühjahr wieder aus.

China ist auch die Heimat eines zweiten Baumes, der in dem Zusammenhang eine Rolle spielt. Die Entdeckung des **Urwelt-Mammutbaums** (*Metasequoia glyptostroboides*) im Jahr 1941 fügte der kleinen Gemeinschaft der lebenden Fossilien ein weiteres Mitglied hinzu. Dieser sommergrüne Nadelbaum war zuvor nur fossil aus tertiärzeitlichen Ablagerungen Japans und Alaskas bekannt.

Eine ähnlich spektakuläre Entdeckung gelang erst im Jahr 1994 im unwegsamen Gelände des Wollemi Nationalparks in den Greater Blue Mountains in Australien: Die **Wollemi-Kiefer** (*Wollemia nobilis*) ▶109, ein Nadelbaum, den man bis dahin nur von 90 Millionen Jahre alten Fossilien kannte. Der deutsche Name ist irreführend, denn es handelt sich nicht um eine Kiefer, sondern eine Art aus der Familie der Araukariengewächse (Araucariaceae). Erste Zapfen wurden per

▶109 Zweig eines jungen *Wollemia*-Bäumchens (*Wollemia nobilis*).

▶110 Baumfarne im Unterwuchs eines Regenwalds in Madagaskar.



Helikopter geerntet. Die Vermehrung des seltenen Baumes ist bis zum Jahr 2013 nur in Australien erlaubt. 2005 wurde die erste Generation nachgezogener Wollemias bei Sotheby's versteigert. Der Erlös für die 292 Bäumchen betrug 1,5 Millionen australische Dollar und kommt teilweise dem Schutz der Exemplare im Nationalpark zugute.

Ebenso zu den lebenden Fossilien rechnet man die Baumfarne ▶110 und Welwitschia ▶146.

Tiere

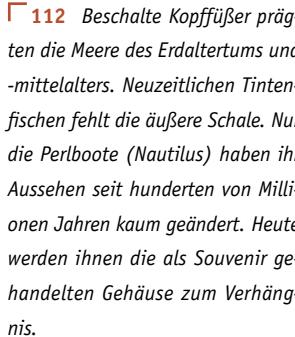
Die **Priapswürmer** (Priapulida) stellen bei den Tieren die ältesten lebenden Fossilien: Ottoia aus dem Burgess-Shale (Kambrium) ähnelt verblüffend der heute lebenden *Halicryptus*.

Armfüßler (Brachiopoda) waren einst mit über 3000 Gattungen und Zehntausenden von Arten weltweit in den Meeren verbreitet. Die Tiere erinnern mit ihren zweiklappigen Gehäusen an Muscheln, sind aber anatomisch völlig anders gebaut. Die Gruppe der Linguliden („Zungenmuschel“) hat ihre äußere Form seit 600 Millionen Jahren kaum verändert. Linguliden ▶111 konnten vermutlich die Verdrängung der Brachiopoden unter anderem durch die Muscheln überleben, weil sie sich eingraben können und als einer der ersten Organismen ins Brackwasser vorgedrungen sind. Die heutige Lingula ist im Gegensatz zu vielen anderen lebenden Fos-

▶111 Die Brachiopoden-Gattung *Lingula* – hier fossile Schalenklappen aus der Trias – gehört zu den ältesten Lebenden Fossilien.



slien nicht selten, sondern in den Gezeitzonen des Indo-pazifiks weit verbreitet.

Die **Mollusken** oder Weichtiere sind der Tierstamm mit der zweitgrößten Artenvielfalt (nach den Arthropoden, zu denen u.a. die Spinnentiere, die Krebse und die Insekten gehören). Die meisten Mollusken haben wie Muscheln (Bivalvia), Kahnfüßer (Scaphopoda), Käferschnecken (Monoplacophora und Polyplacophora) und Schnecken (Gastropoda) äußere Schalen und Gehäuse. Wurm-Mollusken (Aplacophora) fehlen diese und auch die heutigen Kopffüßer (Cephalopoda) sind unbeschallt. Mit einer Ausnahme: Nautiloideen, zwei Gattungen mit sechs Arten, sind die einzigen bis heute überlebenden Cephalopoden mit gekammerter äußerer Schale. In ihrer Hauptblütezeit im Paläozoikum waren die Nautiloideen ebenso wie die ähnlich gebauten, am Ende der Kreidezeit vollständig ausgestorbenen Ammoniten mit hunderten von Gattungen in den Weltmeeren vertreten. Die ältesten Formen besaßen vorwiegend langgestreckte Gehäuse, seit dem Mitteljura findet man nur noch spiraling eingerollte Formen. Die rezenten Perlboote (Nautilus pompilius)  112 leben im Indischen und Pazifischen Ozean in Tiefen zwischen 50 und 500 m. Ihr Gehäuse zählt zu den stärksten, die Cephalopoden je hervorgebracht haben. Die maximale Tauchtiefe für den rezenten Nautilus beträgt dennoch „nur“ 900 m – da das Gas in ihren Kammern unter niedrigem Druck steht, implodiert das Gehäuse in größeren Tiefen. Nautilus wächst sehr langsam – er braucht etwa 20 Jahre, bis er seine 30 bis 35 Kammern erreicht hat. Die Weibchen bilden pro Jahr zwölf ungefähr 2,5 cm große Eier. Die nach einem Jahr daraus schlüpfenden Jungen sehen aus wie Miniversionen eines erwachsenen Perlboots und haben

bereits sieben Kämmerchen. Aussterben wird Nautilus wohl nicht wegen mangelnder Anpassungsfähigkeit an veränderte Umweltbedingungen, sondern wegen ungehemmter Plünderei der Bestände für den Souvenirhandel.

Unter den lebenden Fossilien findet man noch einen weiteren Vertreter der Weichtiere, nämlich das „Urmollusk“ *Neopilina*, das seinen Namen nach der im Kambrium vor 540 Millionen Jahren sehr häufigen Gattung *Pilina* erhielt. *Neopilina galathea* wurde erst im Jahr 1952 bei einer Expedition zur Erforschung der Tiefsee entdeckt. Inzwischen sind zwei weitere Arten aus diesem für Forscher extrem schwer zugänglichen Lebensraum bekannt. Das auf den ersten Blick einer Napfschnecke ähnelnde Tier ist durch einen Mix sehr ursprünglicher Mollusken-Merkmale mit abgeleiteten Merkmalen gekennzeichnet.

Schwertschwänze (Xiphosura)  113 sind seit dem Paläozoikum aus marinen Lebensräumen bekannt – ihre Blütezeit hatten sie im Karbon vor 360 bis 285 Millionen Jahren. Ihr Ursprung ist noch nicht endgültig geklärt; frühe Vertreter ähnelten den Trilobiten. Artenreich waren die Schwertschwänze zu keiner Zeit, und so haben auch nur vier rezenten Arten den langen Marsch in die heutige Zeit geschafft. Sie sehen fast gleich aus wie ihre vor 300 Millionen Jahren lebenden Vorfahren. Der deutsche Name „Pfeilschwanzkrebs“ ist irreführend – die Schwertschwänze gehören nicht zu den Krebstieren, sondern in den Stamm der Spinnentierverwandten (Chelicerata). Schwertschwänze waren damals wie heute Bewohner der Flachwasserzonen, wo sie meist eingegraben im Sand zu finden sind – *Limulus* an der nordamerikanischen Atlantikkü-

 113 Pfeilschwanzkrebs oder Horseshoe crab: Der deutsche Name spielt auf den Schwanzstachel, der englische auf die Form des vorderen Körperteils an. Falsch ist in jedem Fall der „Krebs/crab“: Schwertschwänze gehören zu den Spinnentieren.



ste und Carcinoscorpius und Tachypleus in Südostasien. Die Tiere zeichnen sich durch große Anpassungsfähigkeit aus. Sie können tagelang der Austrocknung widerstehen und große Temperaturschwankungen ertragen, der Salzgehalt des Wassers spielt keine große Rolle und jegliche Beute wird akzeptiert. Schwertschwänze ernähren sich von Algen, Würmern, Weichtieren und kleinen Fischen. Ihre Entwicklung dauert lange: Aus den am Strand abgelegten Eiern schlüpfen ein Zentimeter lange Larven, die noch keinen Schwanzstachel und erst zwei der später fünf Kiemenpaare haben. Im Laufe der Häutungen vervollständigen sich die Tiere und sind mit zwölf Jahren endlich geschlechtsreif.

Das spektakulärste unter den Lebenden Fossilien ist ohne Zweifel ein Fisch, der im Jahr 1938 an der Küste Südafrikas gefangen wurde und den die Wissenschaft seit vielen Millionen Jahren ausgestorben wähnte: ein **Quastenflosser**. Fossil waren diese Fische mit den gestielten Flossen seit dem Devon vor 380 Millionen Jahren bekannt. Ihre Blütezeit hatten sie in der Trias-Zeit vor über 200 Millionen Jahren. Später verlor sich ihre Spur – die letzten fossilen Belege finden sich in 90 Millionen Jahre alten kreidezeitlichen Schichten. Dass der Fang des Fischers nicht in irgendwelchen Mägen verschwand, verdankt die Wissenschaft Marjorie Courtenay-Latimer, der damaligen Kuratorin des Museums in East London, Südafri-

█ 114 Der Quastenflosser *Latimeria chalumnae* – hier ein Abguss aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart – gehört zu einer stammesgeschichtlich sehr alten und im Hinblick auf die Evolution der Landwirbeltiere besonders interessanten Fischgruppe.



ka. Die wissenschaftliche Beschreibung erfolgte durch den Fischkundler J.L.B. Smith am 18. März 1939 in der angesehenen Zeitschrift „Nature“: „A Living Fish of Mesozoic Type (*Latimeria chalumnae*)“. Nach langer Suche wurde im Jahr 1952 ein zweites Exemplar bei den Komoren gefangen – damit war gleichzeitig das Rätsel der natürlichen Lebensräume des geheimnisvollen Fisches gelöst, der in großer Tiefe an den steilen Unterwasserhängen der vulkanischen Inseln vorkommt █ 114.

Die Entdeckung sorgte für helle Begeisterung in der Wissenschaft, gehören die Quastenflosser doch in die Verwandtschaft der Fische, aus denen sich die Lurche und damit die Eroberer des Landes entwickelten S.70. Es setzte ein Run auf die beeindruckenden, knapp zwei Meter langen lebenden Fossilien ein: Zwischen 1952 und 1985 wurden 203 Exemplare gefangen, deren Untersuchung Stück für Stück die Biologie der altärmlichen Fische enthüllte. Erst 1987 jedoch konnte Hans Fricke mit seinem Unterseeboot in den Lebensraum der nachtaktiven Quastenflosser eindringen (Steilhänge und Höhlen in Tiefen von 200 bis 700 m) und die Tiere beobachten. Da die Populationsgröße bis heute unbekannt und die Reproduktionsrate der lebendgebärenden Quastenflosser sehr gering ist, ist die Art heute streng geschützt: Sie steht auf Anhang I des Washingtoner Artenschutzabkommens.

Im Jahr 1997 die nächste Sensation: Vor Sulawesi, 10 000 km von den Komoren entfernt auf der anderen Seite des Indischen Ozeans, wurden Quastenflosser gefangen. Morphologisch sind diese Tiere von den Komoren-Quastenflossern kaum zu unterscheiden, DNA-Analysen bestätigten jedoch: Bei dem Manado-Quastenflosser (*Latimeria menadoensis*) handelt es sich um eine eigene Art. Die Populationen sind seit etwa zehn Millionen Jahren voneinander getrennt – da diese Tiere nicht gerade ausdauernde Langstreckenschwimmer sind, muss es in den unermesslichen Weiten und Tiefen des Ozeans zwischen Sulawesi und den Komoren weitere Populationen gegeben haben oder vielleicht auch heute noch geben ... Man darf gespannt sein, welche Überraschungen die Natur für wagemutige Entdecker noch bereit hält!

Lungenfische (Dipnoi) sind seit dem Devon vor 380 Millionen Jahren bekannt. Die Gattung *Ceratodus* hat sich in leicht abgewandelter Form bis heute in Australien erhalten. Der mit großflächigen Schuppen bedeckte urtümliche australische Lungenfisch (*Neoceratodus forsteri*) ▶115 kommt nur im südöstlichen Queensland vor und ist im Gegensatz zu den afrikanischen und südamerikanischen Lungenfischen nicht auf die atmosphärische Atmung angewiesen, er kann seinen Sauerstoffbedarf auch vollständig über die Kiemen decken. Dafür kann er im vollständig ausgetrockneten Lebensraum nicht überleben. Lungenfische gehören ebenso wie die Quastenflosser und die vierfüßigen Landwirbeltiere zu den Fleischflossern (Sarcopterygii), die durch zwei Paar gestielte, fleischige Flossen (Brust- und Bauchflossen) bzw. Beine charakterisiert sind.

Ebenso zu den lebenden Fossilien rechnet man die Knochenhechte (Lepisosteiformes), Flösselhechte (Polypteriformes), Störe und Löffelstöre (Acipenseriformes) sowie den Kahl-

▶115 Australischer Lungenfisch (*Neoceratodus forsteri*), Schmuckflösselhecht (*Polypterus ornatus*) und Knochenhechte (*Lepisosteus oculatus* und *L. spatula*) zählen zu den Lebenden Fossilien unter den Fischen.

hecht (Amia), die alle sehr ursprüngliche Strahlenflosser und somit Verwandte der echten Knochenfische (Teleostei) sind ▶115.

Brückenechsen sind keine Eidechsen, sondern die einzigen überlebenden Vertreter der schon vor 60 Millionen Jahren weitgehend ausgestorbenen Schnabelköpfe (Rhynchocephalia). Die beiden früher über ganz Neuseeland verbreiteten Arten (*Sphenodon punctatus* ▶116 und *S. guntheri*) wurden durch Lebensraumvernichtung, Bejagung und Einschleppung von Ratten auf den Hauptinseln ausgerottet und sind nur noch auf kleinen Inseln vor der neuseeländischen Küste zu finden. Auch in ihren letzten Rückzugsgebieten sind Ratten nach wie vor die größte Bedrohung.

Zu den **Eierlegenden Säugetieren** oder Kloakentieren (Monotremata) gehören das amphibisch lebende Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*) ▶117 aus dem östlichen Australien, der Langschnabeligel (*Zaglossus bruijnii*) aus Neuguinea

▶116 Der Berliner Zoo zeigt als einziger in Deutschland Brückenechsen (*Sphenodon punctatus*). Die Tiere sind Teil eines neuseeländischen Zuchuprojekts.



und der dort und in Australien vorkommende Kurzschnabeligel (*Tachyglossus aculeatus*) ▶ 118. Die Tiere vereinen Merkmale von Reptilien und Säugetieren in sich – unter anderem besitzen sie nur eine Körperöffnung für Ausscheidung und Fortpflanzung (Kloake) und legen Eier, haben aber ein Fell und säugen ihre Jungen. Auch die äußere Gestalt gab Anlass zu Spekulationen: Als im Jahr 1798 das erste präparierte Exemplar eines Schnabeltieres nach England kam, wurde es für eine Fälschung gehalten. Die Monotremata leben vermutlich seit der Kreide vor 100 Millionen Jahren in Australien. Das Schnabeltier ist sicher der seltsamste der heutigen Vertreter und zudem eines der wenigen giftigen Säugetiere: Die Männchen haben einen mit einer Giftdrüse verbundenen Sporn am hinteren Knöchel, mit dem sie schmerzhafte Wunden schlagen können.



▶ 117 John Gould, der Darwins vogelkundliche Ausbeute ausgewertet (und die Darwinfinken als solche erkannt) hatte, bereiste in den Jahren 1838–1840 Australien. Aus seinem Werk „The mammals of Australia“ (1845–1863) stammt diese Illustration eines Schnabeltieres (*Ornithorhynchus anatinus*).



▶ 118 Auf der Suche nach Termiten und Ameisen, die er mit seiner wurmförmigen, klebrigen Zunge erbeutet: der australische Kurzschnabeligel (*Tachyglossus aculeatus*).

Stromatolithe

Lebende Fossilien finden sich auch unter den ursprünglichsten Lebensformen, den Bakterien und Cyanobakterien („Blaualgen“). Bekanntestes Beispiel sind die Stromatolithe ▶ 119, hockerartige Bauwerke aus wechselnden Schichten von Matten aus Cyanobakterien und den von ihnen festgehaltenen Sedimentablagerungen. Die ältesten fossilen Belege sind sagenhafte drei Milliarden Jahre alt! Vor 440 Millionen Jahren verschwanden diese Gebilde weitgehend, aber nicht vollständig aus den Weltmeeren. Noch heute existieren Stromatolithe, und zwar in der Shark Bay an der Westküste Australiens. In dieser flachen Bucht herrscht wegen der eingeschränkten Wasserzirkulation und der hohen Verdunstung eine recht hohe Salzkonzentration des Meerwassers. Daher sind die stromatolithenbauenden Cyanobakterien dort die einzigen Lebewesen. Sie konnten an diesem Reliktstandort überdauern, weil Fressfeinde weitgehend fehlen. An anderen Stellen im Meer wären sie wegen der allgegenwärtigen Algenfresser kaum überlebensfähig.

▶ 119 Stromatolithe bilden eine seltsam bizarre Landschaft im flachen Küstenwasser des Hamelin Pool Marine Nature Reserve, Shark Bay, an der australischen Westküste.



Von Darwin zur afrikanischen Eva – Ursprung und Entwicklung des Menschen

Reinhard Ziegler und Günter Bechly

Seine Notizbücher belegen es eindeutig: Darwin war sich bereits lange vor dem Erscheinen seines bahnbrechenden Werks „Über den Ursprung der Arten durch natürliche Zuchtwahl“ im Jahr 1859 darüber im Klaren, dass Menschen und Affen nahe verwandt sind und Menschen, wie alle anderen Organismen auch, einen evolutionären Hintergrund haben. Dass er sich in seinem Hauptwerk nur sehr kurz und vage zum Ursprung des Menschen äußerte – „Licht wird fallen auf den Ursprung des Menschen und seine Geschichte“ – hatte sicher wenigstens zwei Gründe. Der eine dürfte in der damals noch äußerst dünnen Beweislage zu suchen sein, der andere in der enormen politischen Tragweite jeder Äußerung, die den Menschen in die Evolutionstheorie einbezog.



120 Darwins „The Descent of Man“ – Die Abstammung des Menschen – erschien im Jahr 1871.

121 Bereits vor Darwin nahm Thomas Henry Huxley, einer der vehementesten Vertreter der Evolutionstheorie, Stellung: „Evidence as to Man's Place in Nature“, erschienen im Jahr 1863.

122 „Stammbaum der Säugetiere mit Inbegriff des Menschen“, im Jahr 1866 publiziert von Ernst Haeckel, einem der frühesten und öffentlichkeitswirksamsten Anhänger Darwins in Deutschland, in seinem Werk „Generelle Morphologie der Organismen“.

Darwin und der Ursprung des Menschen

Erst im Jahr 1871 legt sich Darwin in seinem Buch „Die Abstammung des Menschen“ auf Afrika als Ursprung des Menschen fest 120. Er hielt es für sehr wahrscheinlich, dass Afrika früher von jetzt ausgestorbenen Affen bewohnt war, die dem Gorilla und dem Schimpanse nahe verwandt waren. Da diese beiden Menschenaffen die nächsten Verwandten des Menschen sind, hielt Darwin es ebenfalls für wahrscheinlich, dass auch unsere Vorfahren in Afrika beheimatet waren. Thomas Henry Huxley in England und Ernst

Haeckel in Deutschland trugen früh zur Akzeptanz und Verbreitung der Lehre Darwins bei. Huxley umriss in seiner Abhandlung von 1863 „Evidence as to Man's Place in Nature“ 121 die Stellung des Menschen in der Natur. Haeckel sah den Menschen in seiner 1866 erschienenen „Generellen Morphologie der Organismen“ als Produkt der Abstammung von unter ihm stehenden Säugetieren und plazierte ihn in seinem weitverzweigten Stammbaum 122.

Die ersten Fossilbelege zur Abstammung des Menschen

Den beiden Abhandlungen lagen allerdings noch keine Fossilbelege des Menschen zu Grunde. Zwar fand man bereits 1830 in Engis in Belgien einen Schädel eines Neandertalerkindes und 1848 einen Schädel eines erwachsenen Neandertalers, aber diese Funde wurden damals noch nicht als Menschenfossilien anerkannt. Selbst als der Neandertaler im Jahr 1856 bei Düsseldorf „offiziell“ entdeckt und 1864 als eigenständige Menschenart beschrieben wurde 123, dauerte es bis zur

Jahrhundertwende, bis er als ausgestorbene Menschenart allgemein akzeptiert war. Im Jahr 1891 fand der Militärarzt Eugène Dubois bei Trinil auf Java bei systematischen Grabungen eine Schädelkalotte und einen Oberschenkelknochen einer Menschenform, die er 1894 Pithecanthropus erectus – aufrecht gehender Affenmensch – nannte. Dies war der erste Fossilfund eines Urmenschen außerhalb Europas.



123 Schädeldach des Homo neanderthalensis aus dem Neandertal von der linken Seite. Rheinisches Landesmuseum Bonn.

Neue Funde in Afrika

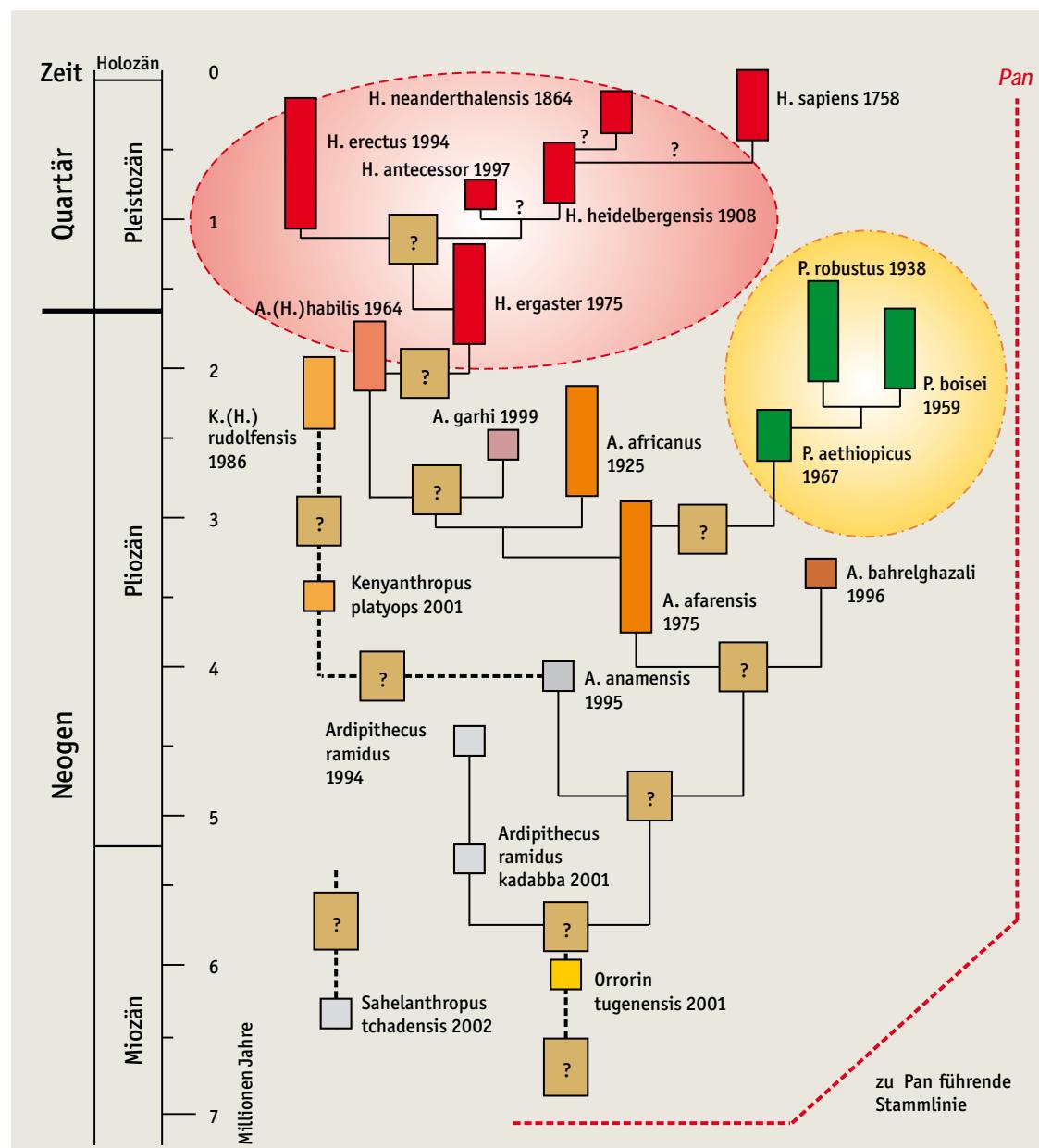
Nach dem römischen Gelehrten Plinius kommt aus Afrika immer etwas Neues („Ex Africa semper aliquid novi“). Dies gilt im besonderen Maße für die Paläoanthropologie, die Urmenschenforschung. Im 20. Jahrhundert rückte Afrika immer mehr in den Blickpunkt. 1924 fand man in Taung in Südafrika einen Schädel des Vormenschen *Australopithecus africanus* („Kind von Taung“), den bis dato ältesten Hominidenrest. Es dauerte allerdings wiederum Jahre, bis dieser Fund als Rest eines Hominiden allgemein anerkannt wurde. Dem Fund von Taung folgten weitere Funde im Süden und Osten Afrikas, und Afrika wurde als Zentrum der Hominidenevolution erkannt. Darwins früh geäußerte Vermutung, dass der Ursprung des Menschen in Afrika liege, stellte sich als richtig heraus und gilt heute als eine der zentralen Erkenntnisse der Paläoanthropologie. Afrika ist nicht nur die Wiege der Menschheit. Alle entscheidenden Impulse der Hominidenevolution und alle wesentlichen Neuerungen ereigneten sich in Afrika südlich der Sahara.

Nach molekularbiologischen Befunden und vergleichenden Analysen der Erbsubstanz (DNA) sind Bonobo und Schimpanse gemeinsam die nächsten Verwandten des Menschen, sukzessive gefolgt von Gorilla, Orang-Utan und Gibbon. Mithilfe der „molekularen Uhr“ S.140 fand man heraus, dass der letzte gemeinsame Vorfahre von Mensch und Schimpanse vor 5–7 Millionen Jahren lebte. In diese Zeitspanne fallen auch die ältesten Hominidenfunde. Im Jahr 2001 wurden der etwa 5,5 Millionen Jahre alte *Ardipithecus kadabba* aus Äthiopien und der etwa 6 Millionen Jahre alte *Orrorin tugenensis* aus Kenia beschrieben, ein Jahr später der 6–7 Millionen Jahre alte *Sahelanthropus tchadensis* aus dem Tschad. Die Zugehörigkeit der beiden ältesten Formen zu den Hominiden wird

allerdings nicht von allen Forschern akzeptiert. Manche halten sie stattdessen „nur“ für fossile Menschenaffen. Die ältesten Steinartefakte, 2,5 Millionen Jahre alte Funde aus Gona in Äthiopien, stammen ebenfalls aus Afrika. Bisher galt *Homo habilis* als der erste Werkzeugmacher. Als Hersteller der erwähnten ältesten Steingeräte kommt jedoch eher *Australopithecus garhi* in Frage, da dieser zur fraglichen Zeit in Äthiopien gelebt hat.

Die menschliche Gattung *Homo*, zu der auch der heutige Mensch *Homo sapiens* gehört, ist ebenfalls afrikanischen Ursprungs. Von welchem Australopithecinen *Homo* abzuleiten ist, ist noch umstritten, aber *A. africanus* und *A. garhi* gelten als plausibelste Kandidaten. Die bislang älteste beschriebene Homo-Art ist mit 2,4 Millionen Jahren *Homo rudolfensis*, der aber in neuerer Zeit von manchen Autoren eher der Gattung *Kenyanthropus* zugeordnet wird, die einen frühen Seitenzweig der Menschenevolution darstellt □ 124. *Homo habilis*, den man lange für den ersten Werkzeughersteller hielt, lebte vor 1,9 bis 1,6 Millionen Jahren in Ostafrika. Um diese Zeit erscheint auch *Homo erectus*, dessen afrikanische Frühform auch *Homo ergaster* genannt wird.

In diese Zeitspanne fällt auch „Out of Africa I“, die erste Expansion des Menschen außerhalb Afrikas. Die rund 1,75 Millionen Jahre alten Schädel und Gliedmaßenknochen von Dmanisi in Georgien sind die ältesten außerafrikanischen Menschenfunde. Sie werden meist *Homo ergaster*, einem afrikanischen frühen Verwandten des *Homo erectus*, zugeordnet, manchmal aber auch als eigene Art *Homo georgicus* geführt, da sie noch ursprünglicher sind. Möglicherweise ist der merkwürdige, zwerghafte „Hobbit-Mensch“ *Homo floresiensis*, dessen



□ 124 Stammbaum des Menschen
(die Jahreszahlen geben das Jahr der wissenschaftlichen Beschreibung und der damit verbundenen Namensgebung an).

A: *Australopithecus*
H: *Homo*
P: *Paranthropus*
Die Monophylie von *Paranthropus* ist umstritten

etwa 18 000 Jahre alte Überreste erst 2003 auf der indonesischen Insel Flores entdeckt wurden, ein später Nachfahre dieser ersten Auswanderungswelle aus Afrika, denn bestimmte Merkmale im Bau seiner Arme und Handgelenke sowie sein Gehirnvolumen sind im Vergleich zum echten asiatischen *Homo erectus* sehr ursprünglich und ähneln sogar eher dem *Homo habilis*.

Auch der anatomisch moderne Mensch ist afrikanischen Ursprungs: 160 000 Jahre alte Schädelfunde von Herto in Äthiopien repräsentieren die ältesten Vertreter des modernen Menschen und wurden als eigene Unterart *Homo sapiens idaltu* beschrieben.

Frühe Funde von *Homo sapiens* gibt es aus der Zeit vor 260 000 bis 130 000 Jahren von weiten Teilen Afrikas: von Florisbad (Südafrika), Ngaloba (Tansania), Omo Kibish (Äthiopien), Singa (Sudan) und aus Jebel Irhoud (Marokko). Sie haben sich offenbar aus dem *Homo rhodesiensis* entwickelt, einem afrikanischen Verwandten des Heidelberg-Menschen (*Homo heidelbergensis*), der wiederum ein Abkömmling des späten *Homo ergaster* ist. Aus *Homo rhodesiensis/heidelbergensis* ging in Afrika sukzessive der anatomisch moderne Mensch hervor, während in Europa in einer unabhängigen Evolutionslinie der Neandertaler entstand.

Molekulare Uhr

Die Basen-(„Buchstaben“)-Folge der DNA ändert sich im Lauf der Zeit. Das ist die Basis jeder Evolution. Beim Kopieren des Erbguts – und das findet bei jeder Zellteilung statt – kommt es immer wieder zu „Kopierfehlern“. Darüber hinaus gibt es zahlreiche weitere Faktoren, wie z.B. radioaktive und UV-Strahlung, die zu Veränderungen (Mutationen) der Buchstabenfolge führen. Statistisch und über längere Zeiträume betrachtet treten solche Veränderungen nicht völlig regellos auf. Es gibt einen Zusam-

menhang zwischen der Zeit und der Veränderungsrate. Das ist einerseits eine banale Erkenntnis: Je mehr Zeit verstreicht, desto mehr Veränderungen finden statt. Andererseits gibt es aber auch zahlreiche Fälle, bei denen der Grad der Veränderung und die verstrichene Zeit klar korreliert sind: Hier tickt eine Molekulare Uhr. In diesen Fällen kann man aus dem genetischen Unterschied zwischen zwei Arten darauf schließen, wann der letzte gemeinsame Vorfahr gelebt hat. So lässt sich zum Beispiel errechnen, dass

sich die Stammeslinie zum Menschen einerseits und zum Schimpanse/Bonobo andererseits vor fünf bis sieben Millionen Jahren gegabelt hat – was auch sehr gut mit den fossilen Funden zusammenpasst. Die Molekulare Uhr läuft natürlich nicht mit der Präzision einer Atomuhr und auch nicht für alle Organismen gleich schnell. Sie liefert also keine absoluten Werte, aber wichtige, nach ihrer Eichung für die jeweilige Organismengruppe wertvolle Anhaltspunkte für den zeitlichen Ablauf von Evolutionsprozessen.

U. Schmid

Multiregionaler Ursprung kontra „Out of Africa II“

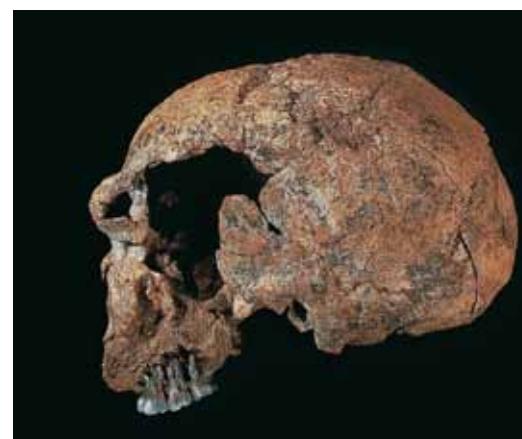
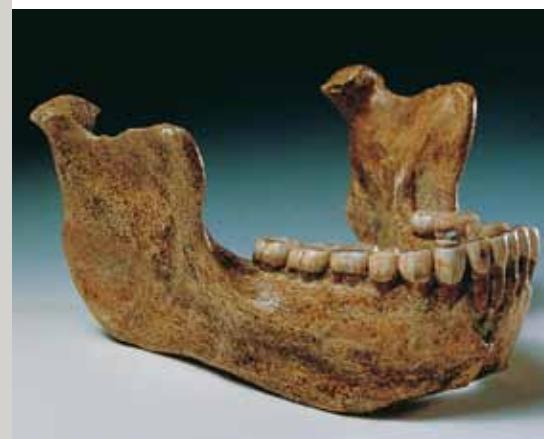
Am afrikanischen Ursprung des anatomisch modernen Menschen besteht kein Zweifel. Seine ausschließlich afrikanische Entstehung, also die Abstammung aller heutigen Menschen von Afrikanern, wird aber nach wie vor kontrovers diskutiert. Es stehen sich zwei Forscherlager unversöhnlich gegenüber [127](#).

Die Multiregionalisten sehen auf mehreren Kontinenten eine kontinuierliche Entwicklung von modernen Menschen aus vielen lokalen Urmenschenpopulationen. Nach Alan G. Thorne und Milford H. Wolpoff, den Vätern des multiregionalen Modells, hat *Homo sapiens* mehrere Wurzeln. So soll er nicht nur in Afrika, sondern auch in Asien aus *Homo erectus* entstanden sein. In Europa sehen sie eine kontinuierliche Entwicklung von den mittelpleistozänen Menschen von Mauer (Heidelberger Mensch; 500 000 Jahre über Steinheim (300 000 Jahre) [125, 126](#), die jungpleistozänen Neandertaler zu den anatomisch modernen Menschen von Mladec Predmosti und Cro-Magnon (ca. 35 000 Jahre). Die verschiedenen ethnischen Gruppen auf der Erde wären nach dem Modell der Multiregionalisten also sehr alt.

Die überwältigende Mehrzahl von Forschern favorisiert hingegen das „Out of Africa“-Modell, demzufolge der anatomisch moderne Mensch ausschließlich in Afrika entstanden ist und in der Folgezeit rasch selbst die entlegensten Winkel der Erde besiedelte. Dieses Modell wird von Wissenschaftlern aus verschiedenen Disziplinen propagiert und gestützt, so z.B. von Paläoanthropologen, Archäologen, Genetikern und selbst von Linguisten. Molekulargenetiker um Allan C. Wilson untersuchten die mitochondriale DNA heutiger Menschen. Sie kamen durch ihre genetischen Vergleiche zu dem Schluss, dass alle heutigen Menschen, folgt man ausschließlich der mütterlichen Linie, von einer Frau ab-

[125](#) Unterkiefer von *Homo heidelbergensis* aus Mauer an der Elsenz. Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Heidelberg.

[126](#) Schädel des *Homo steinensis* von Steinheim an der Murr. Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.



stammen, die vor etwa 175 000 Jahren in Afrika lebte. Diese Urmutter, plakativ „mitochondriale Eva“ genannt, lebte natürlich neben einer Vielzahl anderer Frauen S.144. Die Linie „Evas“ ist nur rein zufällig übriggeblieben, während die mitochondrialen Linien der anderen Urmütter irgendwann endeten, entweder durch kinderlose Generationen oder durch Generationen mit ausschließlich männlicher Nachkommenschaft. Die Untersuchung

der Y-Chromosomen bestätigte die afrikanische Herkunft der modernen Menschheit und führte zur Entdeckung eines Stammvaters aller heutigen Männer, der „Adam des Y-Chromosoms“ genannt wurde und vor etwa 75 000 Jahren in Afrika gelebt hat. Auch im genetisch begründeten Stammbaum ▶ 128 des Populationsgenetikers Luigi L. Cavalli-Sforza bilden die afrikanischen Völker eine sehr alte, von allen anderen Bevölkerungs-

gruppen der Welt getrennte Einheit. Nach molekulargenetischen Befunden haben sich archaische Menschenformen wie der europäische Neandertaler und der ostasiatische Solo-Mensch, ein etwa 100 000 Jahre alter Abkömmling des Homo erectus von Java, nur wenig oder gar nicht mit den frühen modernen Menschen vermischt.

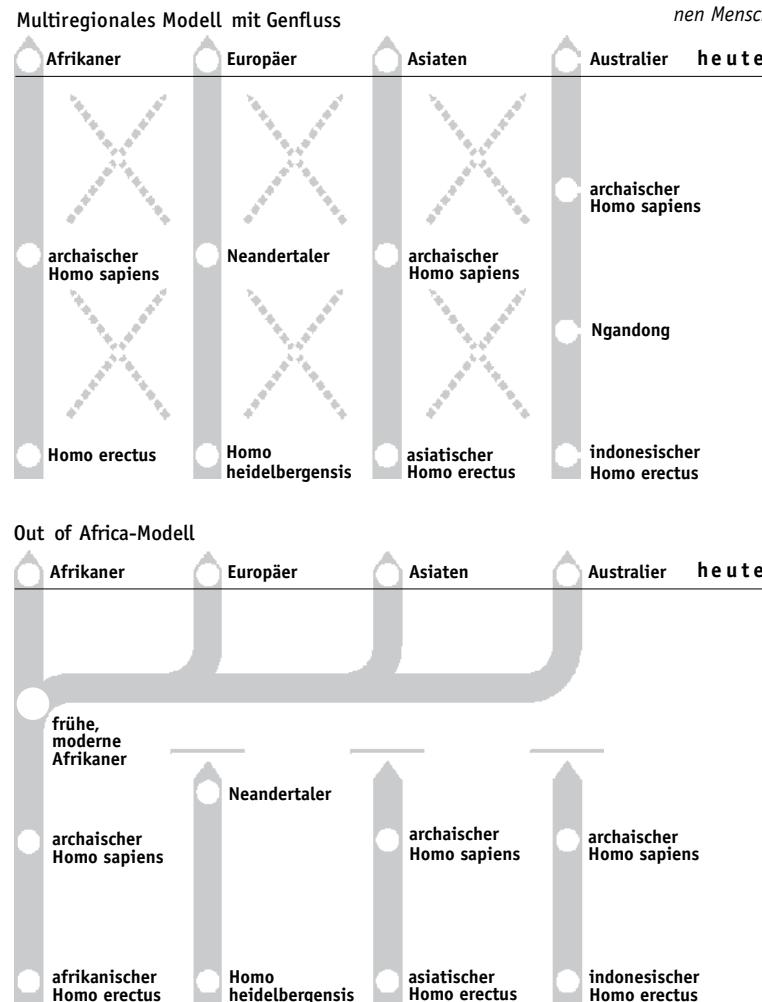
Die verfeinerten absoluten Datierungen und die morphologischen Unterschiede zwischen

Fossilien vor und nach Erscheinen des anatomisch modernen Menschen außerhalb Afrikas begünstigen ebenfalls das „Out of Africa“-Modell, so dass es auch von den Paläoanthropologen mehrheitlich unterstützt wird.

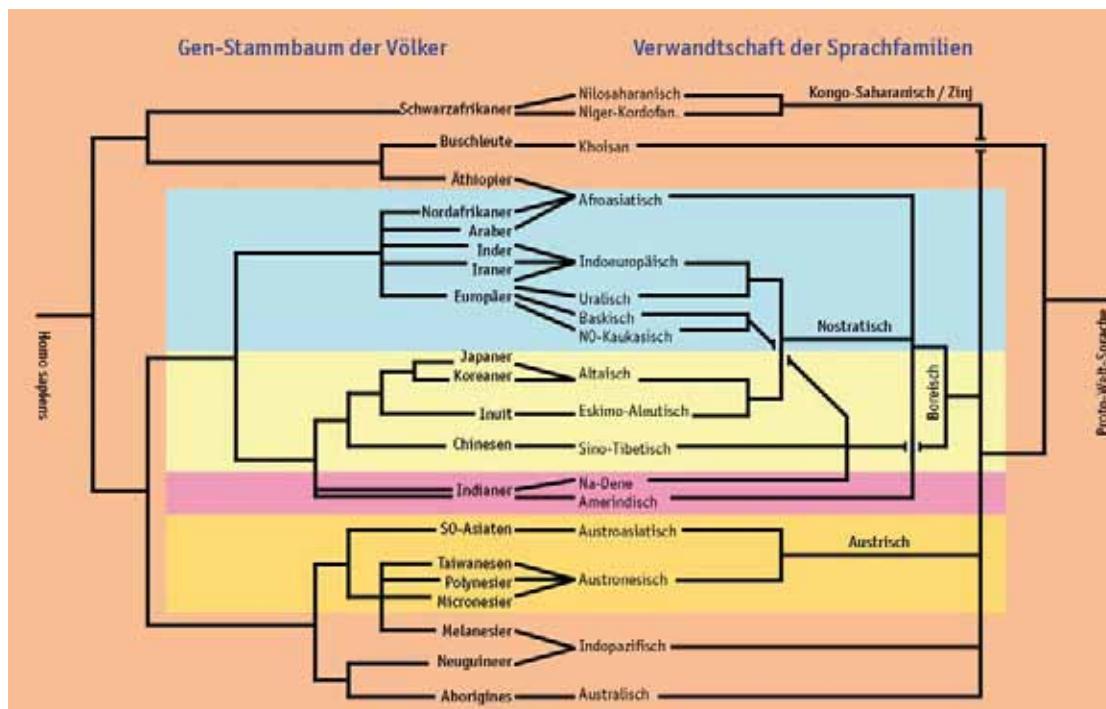
Der Prähistoriker Clive Gamble und der Paläoanthropologe Chris Stringer versuchen die „Out of Africa II“-Hypothese für Vorderasien und Europa auch archäologisch zu belegen. Das früheste Auftreten des modernen Menschen ist in Europa mit der jungpaläolithischen Kultur des Aurignacien (vor ca. 40 000–25 000 Jahren) verknüpft. Dieses Aurignacien ist eine relativ einheitliche, großräumige, durch ganz Europa zu verfolgende Werkzeugkultur, die mehrere kleinräumige Werkzeugkulturen der mittleren Altsteinzeit ablöst. Als Schöpfer der Kulturgegenstände des Aurignaciens gilt allgemein der anatomisch moderne Mensch.

Hinsichtlich der Ausbreitungsroute des modernen Menschen gibt es ebenfalls unter-

▶ 127 Das multiregionale Modell und das Out of Africa-Modell zur Entstehung des anatomisch modernen Menschen.



▶ 128 Der auf modernen genetischen Untersuchungen beruhende Stammbaum des Menschen zeigt, dass der anatomisch moderne Mensch aus Afrika kommt. Er lässt sich eng mit dem „Stammbaum“ der Sprachen korrelieren. Die Farbfelder umschließen geografisch und ethnisch nahestehende Gruppen.



schiedliche Ansichten. Entgegen früherer Vorstellungen soll er erst vor 50 000 bis 60 000 Jahren von Afrika nach Eurasien ausgewandert sein. Zuerst expandierte er in Westasien und vor 45 000 bis 50 000 Jahren in Richtung Südostasien und nach Norden. Aus der östlichen Mittelmeerregion hat er sich vor 35 000 bis 45 000 Jahren Richtung Nordafrika, Europa und Ostasien ausgebreitet. Australien erreichte der moderne Mensch vor spätestens 40 000 Jahren. Zuletzt wurde der amerikanische Kontinent vor spätestens 11 000 Jahren von den über die Beringstra-

ße eindringenden Jägern der Clovis-Kultur besiedelt. Dass es auch schon vor den Clovis-Jägern, die lange Zeit als älteste „Amerikaner“ galten, Menschen in Amerika gab, zeigen Funde in Nord- und Südamerika, die deutlich älter als 11 000 Jahre sind. Außer der Route über die Beringstraße und durch einen eisfreien Korridor in Alaska werden auch eine Route entlang der pazifischen Westküste und eine transatlantische Route als mögliche Ausbreitungswege diskutiert. Die molekulargenetisch, insbesondere durch sogenannte Haplotypen (Varianten) der mi-

tochondrialen Erbsubstanz, nachweisbaren Wanderungsbewegungen der Menschheit stimmen in auffälliger Weise mit den Stammbäumen der Sprachverwandtschaften überein, die mit den Methoden der modernen Linguistik rekonstruiert werden konnten [F 128](#). Ein Beispiel ist die Aufklärung der Herkunft der Polynesier und ihrer Sprachfamilie, basierend auf einer von Taiwan ausgehenden rasanten Auswanderungswelle vor weniger als 5000 Jahren.

Die moderne Genetik zeigte im übrigen auch, wie verfehlt jegliche rassistische Vorurteile

sind, da sie zeigen konnte, dass der größte Teil der genetischen Vielfalt des Menschen innerhalb jeder lokalen Bevölkerungsgruppe zu finden ist und somit nicht in regionalen Unterschieden liegt. Letztere beruhen zwar auf augenfälligen, aber nur wenigen und oberflächlichen Unterschieden wie der Färbung von Haut, Haaren und Augen. Zwei blonde und blauäugige Ostfriesen können sich daher genetisch stärker voneinander unterscheiden als jeder von ihnen von einem beliebigen Schwarzafrikaner.

Eva der Mitochondrien

Erbgut liegt nicht nur im Zellkern vor, sondern auch in den Mitochondrien, den Kraftwerken der Zellen. Mit eigenem Erbgut sind sie deshalb ausgestattet, weil sie Abkömmlinge einstmals freilebender bakterienähnlicher Einzeller sind, die ihre Selbstständigkeit im Lauf der Evolution zugunsten einer symbiotischen Lebensweise als Teile höherer Zellen aufgegeben haben (Endosymbiontentheorie [S.90](#)).

Die Mitochondrien-DNA (mtDNA) macht zwar nur 1% der Gesamt-DNA-Menge der Zelle aus, liegt aber in vieltausendfacher Kopie vor und ist weit weniger komplex organisiert und damit auch stabiler als die Kern-DNA. Das macht sie zum idealen Untersuchungsobjekt, speziell auch für paläogenetische Fragestellungen. mtDNA lässt sich wesentlich einfacher aus fossilen Knochen gewinnen als Kern-DNA. Zudem weist die mtDNA eine höhere Mutationsrate auf; das führt zu einer feineren zeitlichen und geografischen Auflösung, wenn die Entwicklung einer Population in Zeit und Raum untersucht werden soll.

Über die mtDNA lassen sich allerdings nur mütterliche Vererbungslinien erforschen. Der Grund: Bei der Befruchtung von Eizelle und Spermium bleiben die väterlichen Mitochondrien (weitgehend) außen vor. Lediglich der Zellkern des Spermiums dringt in die Eizelle und verschmilzt dort mit dem mütterlichen Kern. In den meisten Fällen entsprechen

aber die mit Hilfe von mtDNA erstellten Stammbäume den mit Kern-DNA rekonstruierten.

Die Untersuchung der mtDNA von Menschen aus allen möglichen Erdteilen und verschiedenster Abstammung hat einige interessante Ergebnisse gebracht. Sie beweist die Entstehung des modernen Menschen (*Homo sapiens*) in Afrika südlich der Sahara. Und sie macht wahrscheinlich, dass das mitochondriale Erbgut der Menschheit (nicht das des Zellkerns!) auf eine Frau zurückzuführen ist, die vor 175 000 ± 50 000 Jahren in Afrika gelebt hat – datiert mithilfe einer Molekularen Uhr [S.140](#).

Medienwirksam als „Eva“ präsentiert, quasi als biblische Stammfrau des ganzen Menschengeschlechts, ergibt sich in der öffentlichen Diskussion meist das Bild einer einzigen Frau, von der die gesamte heutige Menschheit abstamme. Das ist falsch. Richtig ist, dass die mitochondriale DNA anderer Frauen aus den Erblinien verschwunden ist. Das passiert schon, wenn eine Frau nur Söhne und keine Töchter hat. Aber der ausschlaggebende Teil für die genetische Vielfalt des Menschen, die Kern-DNA der betreffenden Frau, macht natürlich 50% des Erbguts auch der Söhne aus und ist weiterhin in der Population präsent.

U. Schmid

Neandertaler – ein europäisches Erfolgsmodell

Der Neandertaler war die zuerst erkannte Urmenschenform und ist der einzige „echte Europäer“ in der Menschenevolution. Durch die wiederholten geografischen Isolierungen kleiner Populationen während der Eiszeiten entstand der Neandertaler in einer mehrere hunderttausend Jahre währenden Evolution. Die Neandertalergestalt ist nach und nach entstanden und hat sich in den klassischen Neandertalern (ca. 100 000 bis 30 000 Jahre) der letzten Eiszeit voll entfaltet. Die Neandertaler waren eine überaus erfolgreiche Menschenart. Mit den Frühformen überdauerten sie in Europa rund 200 000 Jahre. Den modernen Menschen gibt es in Europa hingegen erst seit etwa 40 000 Jahren. Vor etwa

28 000 Jahren sind in Südspanien die letzten Neandertaler nach einiger Zeit der Koexistenz mit dem neu angekommenen Homo sapiens ausgestorben. Das Verbreitungsgebiet der Neandertaler reichte weit über ihr Kerngebiet im Südwesten Europas hinaus. Es erstreckte sich von Spanien im Südwesten zum Nahen Osten und bis weit nach Sibirien und Zentralasien.

Das verwandschaftliche Verhältnis des Neandertalers zu Homo sapiens war seit Beginn der Neandertalerforschung Gegenstand kontroverser Debatten. Ist der Neandertaler unser unmittelbarer Vorfahre, oder gehört er zu einem Seitenzweig der Menschenevolution?

Alte Gene erhellen die Verwandtschaft

Fortschritte in der Molekulargenetik ermöglichten 1997 erstmals den Nachweis fossiler menschlicher Erbsubstanz, sogenannter alter DNA. Sie wurde aus einem Stück vom Oberarmknochen des Original-Neandertalers aus dem Neandertal gewonnen und vervielfältigt □ 129. Die mitochondriale DNA unterscheidet sich deutlich von der heutiger Menschen. Die Forscher um den Paläogenetiker Svante Pääbo errechneten, dass der letzte gemeinsame Vorfahre von Neandertaler und modernem Mensch vor 550 000 – 690 000 Jahren lebte und dass der genetische Beitrag des Neandertalers zum Erbgut des modernen Menschen bestenfalls nur sehr gering sein kann. Inzwischen wurde von vielen Neandertalern aus verschiedenen Regionen sowie von jungpaläolithischen modernen Menschen mitochondriale DNA gewonnen, und es wur-

den wesentlich längere DNA-Abschnitte analysiert, zuletzt über eine Million Basenpaare. Mit einer neuen Methode konnte auch die wesentlich seltener DNA aus dem Zellkern analysiert werden. In einem Oberschenkelknochenfragment des 38 000 Jahre alten Neandertalers aus der Vindija-Höhle in Kroatien wiesen die Forscher X- und Y-Chromosomen nach. Der Knochen stammte also von einem Mann. Alle neuen Analysen bestätigten die bisherigen Ergebnisse. Im Sommer 2006 begann die Gruppe von Svante Pääbo mit der Mammutaufgabe, eine Rohfassung des gesamten Neandertalererbguts zu rekonstruieren. Eines der Ziele ist, die genetischen Unterschiede zwischen heutigem Mensch und Neandertaler klar herauszuarbeiten. Im Sommer 2007 berichteten sie über die Entdeckung einer modernen Variante des FOXP2-Sprachgens



□ 129 Aus diesem Stück des Oberarmknochens des „Original-Neandertalers“ aus dem Neandertal wurde im Jahr 1997 erstmals fossile menschliche Erbsubstanz gewonnen.

im Neandertalergenom. Neben der modernen Anatomie des Kehlkopfes gilt dies als weiterer Hinweis dafür, dass Neandertaler sprechen konnten. Außerdem wurden genetische Hinweise dafür gefunden, dass Neandertaler teilweise rothaarig und vielleicht auch hellhäutig waren. Im Jahr 2008 wurden im Braunkohletagebau von Braunsbedra sogar Überreste runder Behausungen entdeckt, die der Neandertaler errichtet hat. Möglicherweise konnte der Neandertaler auch Schmuck herstellen. Elfenbeinringe und durchbohrte Tierzähne – Reste eines Halsbandes? – fand man in Arcy-sur-Cure in Burgund zusammen mit 34 000 Jahre alten Knochen von Neandertalern. Diese lebten zur Zeit des Übergangs von der mittleren zur jüngeren Altsteinzeit und waren Träger der Kultur des Châtelperronien. Die Neandertaler haben vielleicht die

Fertigkeit, Schmuck herzustellen, vom gleichzeitig lebenden Cro-Magnon-Menschen übernommen. Möglicherweise haben sie die Gegenstände aber auch nur eingetauscht. Angeblich sollen Neandertaler auch schon Birkenpech als Klebstoff hergestellt haben. Der Neandertaler ist also in den 150 Jahren Neandertaler-Forschung immer menschlicher geworden. Wurde er zu Zeiten Darwins allenfalls als verkrüppelter und schwachsinniger heutiger Mensch angesehen, so sind heute seine Fähigkeiten und seine artliche Eigenständigkeit als *Homo neanderthalensis* unbestritten.

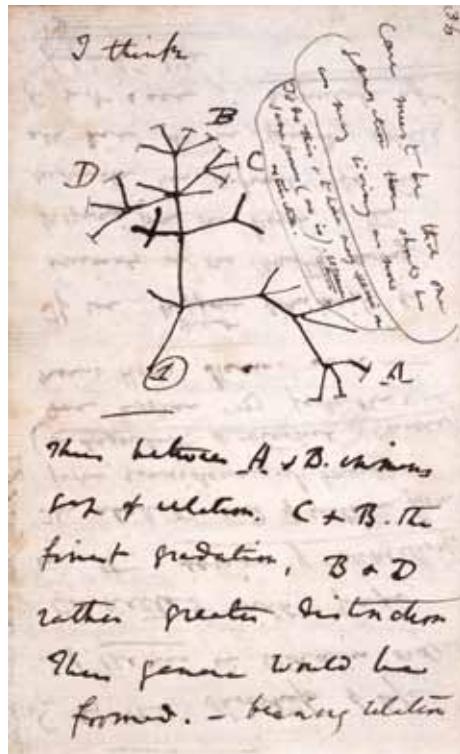
Der neue Baum des Lebens

Günter Bechly

Die Geschichte der biologischen Systematik – der Wissenschaft von der Ordnung des Lebendigen – begann schon in der Antike (ca. 300 v. Chr.) mit dem griechischen Philosophen Aristoteles, der die Lebewesen nach charakteristischen Merkmalen in einem verschachtelten System ordnete, zu dem unter anderem auch die Gruppen der Bluttiere (= Wirbeltiere) und der Blutlosen (= Wirbellose Tiere) gehörten. Um 79 v. Chr. verfasste der römische Gelehrte Plinius der Ältere mit seiner 37-bändigen Naturgeschichte die erste systematische Enzyklopädie. Danach folgten über 1000 Jahre ohne irgendwelche nennenswerte Fortschritte in der Kenntnis der Lebewesen.

Erst im Jahre 1256 knüpfte der Theologe und Wissenschaftler Albertus Magnus an das Werk von Aristoteles an und lieferte die erste ausführliche Darstellung der mitteleuropäischen Fauna. In der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts waren es der Zürcher Universalgelehrte Conrad Gesner und der italienische Arzt und Naturforscher Ulisse Aldrovandi, die in vielbändigen Werken alle damals bekannten Tier- und Pflanzenarten erfassten und somit zu den Mitbegründern der modernen Botanik und Zoologie wurden. Das heutige System der wissenschaftlichen Benennung und Klassifikation der Lebewesen mit lateinischen oder griechischen Namen für Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen und Stämme wurde aber erst 1735 von dem schwedischen Biologen Carl von Linné eingeführt.

Durch die Evolutionstheorie Charles Darwins kam es ab 1859 zu einer ersten Revolutionierung der biologischen Systematik, einer Abkehr von Klassifikationen, die nach oberflächlichen Ähnlichkeiten willkürlich gruppierten und einer Hinwendung zu solchen, die stammesgeschichtliche Verwandtschaft zur naturwissenschaftlich fundierten Grundlage



Γ 130 Erste Skizze eines Stammbaums in Charles Darwins Notizbuch von 1837.

für das hierarchische System machten. Höhere Kategorien (Familien, Ordnungen etc.) wurden nicht länger „erfunden“, sondern sie wurden als natürliche Verwandtschaftsgruppen entdeckt. Dadurch wurden die systematischen Gruppen zum entscheidenden Hilfsmittel für alle Bereiche der Biowissenschaften, denn nur durch verwandtschaftsbasierte Gruppenbildungen konnten Forschungsergebnisse, die an ausgewählten Arten gewonnen wurden, mit

gewissem Recht auch für größere Gruppen verallgemeinert werden. Das Problem war nur: Mit welcher Methodik und mit welchen Merkmalen lassen sich evolutionäre Verwandtschaften überhaupt entdecken und somit die Stammbäume rekonstruieren? Eine wirklich befriedigende Lösung wurde erst relativ spät gefunden und zwar von einem Wissenschaftler des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart.

Eine wissenschaftliche Revolution

Mitte des 20. Jahrhunderts legte der Insektenkundler Prof. Willi Hennig Γ 131 durch seine Theorie und Methode der Phylogenetischen Systematik, oft auch Kladistik genannt, die Grundlagen für die moderne Stammesgeschichtsforschung und wurde damit zu einem der einflussreichsten deutschen Biologen



Γ 131 Willi Hennig (August 1976), der Begründer der modernen Phylogenetischen Systematik.

der Neuzeit. Er löste nach Darwin die zweite große Revolution der biologischen Systematik aus und machte selbige überhaupt erst zu einer ernst zu nehmenden Naturwissenschaft. Hennigs wesentliche Erkenntnis war, dass nur Übereinstimmungen in abgeleiteten homologen Merkmalen (Synapomorphien), also in einmaligen evolutiven Veränderungen eines Ursprungszustandes, eine nähere Verwandtschaft begründen können. Nächstverwandte Gruppen von Organismen, die alle Nachfahren einer nur ihnen gemeinsamen Stammart umfassen, werden als monophyletische Gruppen (Monophyla) bezeichnet. In der Phylogenetischen Systematik wird angestrebt, eine Klassifikation aller Lebewesen zu erstellen, die sich ausschließlich auf stammesgeschichtliche Verwandtschaft gründet und folglich nur Arten (also geschlossene Fortpflanzungsgemeinschaften) und monophyletische Gruppen von Arten (also geschlossene Abstammungsgemeinschaften) beinhaltet Γ 132.

Nach anfänglichen Diskussionen setzte sich Hennigs Methode weltweit durch und führte zur baldigen Entlarvung zahlreicher liebgewonnener systematischer Einheiten als un-

natürliche Gruppen, sogenannte paraphyletische und polyphyletische Gruppen. Polyphyletische Gruppen sind künstliche Einheiten von nicht verwandten Organismen, die nur auf Grund von unabhängig entstandenen, zufälligen Übereinstimmungen (Konvergenzen) zusammengefasst wurden, aber keine gemeinsame Stammart einschließen. Zwei bekanntere Beispiele sind die Warmblütter (Vögel und Säugetiere) und die Dickhäuter (Elefanten, Nashörner und Flusspferde). Paraphyletische Gruppen sind systematische Einheiten, die zwar nur Nachfahren einer Stammart enthalten, aber nicht alle Nachfahren dieser Stammart umfassen. Solche Gruppen wurden oft auf Grund von Übereinstimmungen in ursprünglichen Merkmalszuständen (Symplesiomorphien) errichtet, die zwar von einem gemeinsamen Ahnen ererbt wurden, aber in abgewandelter oder redu-

zierter Ausprägung auch zur Grundausstattung von Gruppen gehören, die nicht in diese Einheit einbezogen wurden. Ein Beispiel ist die paraphyletische Gruppe der Fische, die alle niederen Wirbeltiere umfasst, die eine ursprüngliche Wasserlebensweise und somit auch Flossen und Kiemen beibehalten haben. Zu dieser Gruppe müssten aber eigentlich auch die Landwirbeltiere hinzugerechnet werden, da diese mit den Quastenflossern und Lungenfischen nächstverwandt sind und deren wassergebundene Lebensweise ursprünglich auch noch besaßen. Später haben sie diese zu Gunsten einer Landlebensweise aufgegeben, so dass Kiemen reduziert wurden und die Flossen die Gestalt von Beinen annahmen [Γ 67](#).

Andere bekannte paraphyletische Gruppen sind beispielsweise die Einzeller, die Wirbellosen, die flügellosen Insekten und die Reptilien. Diese Gruppen werden in der modernen Biosystematik daher nicht mehr verwendet, auch wenn sie umgangssprachlich natürlich weiterhin gebräuchlich sind. Gruppen wie die Tiere oder die Primaten sind nur dann natürliche Einheiten, wenn sie den Menschen mit einschließen. Die anfängliche Zweiteilung des Organismenreichs in Pflanzen und Tiere erwies sich als genauso ungeeignet wie die spätere Unterteilung in die fünf „Königreiche“ Bak-

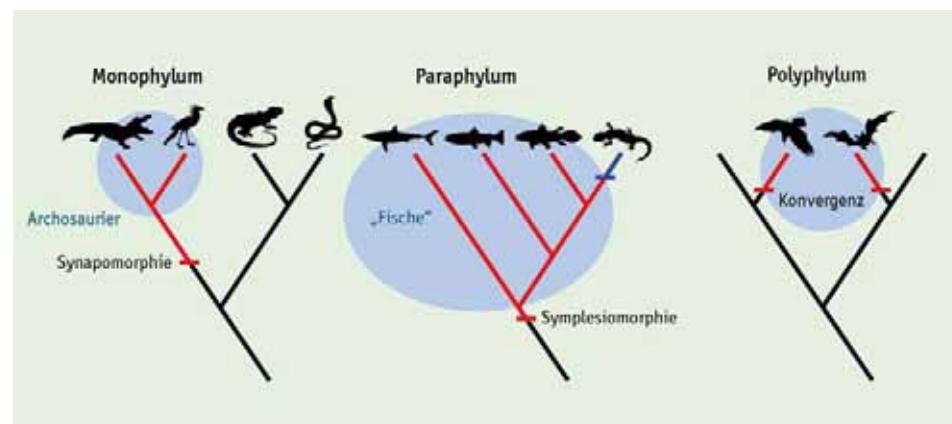
terien, Einzeller, Pflanzen, Pilze und Tiere. Einzeller und Pilze erwiesen sich als künstliche (polyphyletische) Zusammenfassungen zahlreicher nicht verwandter Gruppen. Zudem mussten die in heißen Quellen [Γ 133](#) und

ähnlich lebensfeindlichen Umwelten lebenden Archaeabakterien aus dem Bakterienreich ausgegliedert werden, da sie nähere Beziehungen zu den zellkernbesitzenden Lebewesen (Eukaryota) aufweisen.

Γ 133 Lebensraum thermophiler Archaeabakterien in einer heißen Quelle im amerikanischen Yellowstone Nationalpark.



Γ 132 Zentrale Elemente in Willi Hennigs „Phylogenetischer Systematik“ sind die Begriffe Monophylie, Paraphylie und Polyphylie für die Gültigkeit systematischer Gruppen sowie Synapomorphie, Symplesiomorphie und Konvergenz zur Bewertung von Merkmalsübereinstimmungen.



Moleküle gegen Knochen

Bis vor wenigen Jahrzehnten waren Biologen für ihre systematischen Untersuchungen ausschließlich auf Merkmale angewiesen, die sie mit bloßen Augen oder mit Hilfe von Mikroskopen untersuchen konnten, also z.B. Skelettmerkmale bei Wirbeltieren oder Borsenmuster bei Insekten. Heute steht durch vergleichende Erbgutuntersuchungen eine völlig neue Quelle von Merkmalen zur Verfü-

gung, die ganz entscheidend zur Klärung der stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsbeziehungen beigetragen hat. Aber bis dahin war es ein weiter Weg. Charles Darwin war zwar ein sehr weitsichtiger Naturforscher, aber er hatte keine Ahnung davon, wie die Variationen, die Grundlage seiner Evolutionstheorie sind, bei den Organismen entstehen und wie sie an die

Molekulare Systematik

Um Arten abzugrenzen und Verwandtschaften, die auf gemeinsamer Abstammung beruhen, zu erkennen, wurden über Jahrhunderte Merkmale der äußereren Form (Morphologie) und des inneren Baus (Anatomie) analysiert. Auch die embryonale und larvale Entwicklung (Ontogenie) gab wertvolle Hinweise. Immer ausgereiftere Untersuchungsmethoden und -techniken, sei es in der Präparation, sei es in der Mikroskopie, erschlossen immer neue Merkmale. Damit entstand eine immer breitere Datenbasis.

Trotzdem stieß man an Grenzen. Vor allem im Bereich der Großgruppen-Systematik ließen sich zahlreiche Fragen nicht befriedigend lösen. Das gilt zum Beispiel für die Beurteilung der Verwandtschaft der Stämme des Tierreiches. Sie unterscheiden sich in vielen Merkmalen so grundsätzlich voneinander, dass ihre untereinander bestehenden verwandtschaftlichen Beziehungen schwierig zu enträtseln sind. Fossilien helfen in diesem Fall ebenfalls kaum weiter, denn die meisten Stämme dürften schon lange vor dem Einsetzen einer verlässlichen fossilen Überlieferung entstanden sein. Fossilien werden erst mit der „Erfindung“ von Hartteilen wie Panzern, Schalen oder Knochen hinreichend häufig. Aber selbst aus „jüngerer“ Zeit sind die Dokumente aus der Vergangenheit so lückenhaft, dass es oft nur gelingt, die groben Linien zu skizzieren. Seltener lässt sich die dahinter stehende Geschichte detailliert genug erzählen. So fällt die in der Jurazeit beginnende Evolution der Vögel eigentlich in einen verhältnismäßig gut dokumentierten Zeitraum; trotzdem genügen die Funde bei weitem nicht, um klare Vorstellungen von der Evolution und Verwandtschaft der heute scheinbar so klar definierten Vogelordnungen zu erhalten.

In diesem Dilemma gab die Molekularbiologie wesentliche neue Impulse. Der Bauplan der Lebewesen steckt in ihren Genen. Wer die Erbsubstanz Desoxyribonucleinsäure (DNA/DNS) analysiert, gewinnt über die Morphologie, Anatomie und Ontogenie hinaus ein riesiges Feld neuer Merkmale, die in die wissenschaftliche Diskussion einfließen. Zudem lassen sich mit entsprechenden Maschinen im Labor und am Computer eine ungeheure Menge von Daten gewinnen und verarbeiten. Biologie und Technik treffen sich im quasi-digitalen Aufbau der DNA, eines Riesenmoleküls, dessen (Doppel-)Strang aus einer Folge

von nur vier verschiedenen „Buchstaben“ (Basen) besteht [F57](#), die das gesamte Programm des Organismus codieren. Die im Vergleich zu anderen Lebewesen nicht einmal besonders lange DNA des Menschen besteht aus 3,2 Milliarden solcher Buchstaben!

Vereinfacht gesagt, kennzeichnet jede Art eine bestimmte Buchstabenfolge. Nahe verwandte Arten haben ähnliche Folgen. Beim Schimpanse und Menschen geht man von einem Unterschied von nur 1,3 Prozent aus; ihre gemeinsame Stammmutter hat vor wenigen Millionen Jahren gelebt. Je länger die Trennung der Arten/Gruppen her ist, desto weniger Gemeinsamkeiten liegen vor. So können genetische Distanzen sowohl den Grad der Verwandtschaft als auch zeitliche Abläufe widerspiegeln [S.140](#).

Sehr genaue Ergebnisse liefert die heute eingesetzte Methode der „buchstabengenauen“ Sequenzierung genau definierter DNA-Teilstücke. Diese werden vorher mithilfe spezieller Enzyme (Restriktionsendonukleaseen) aus dem DNA-Molekül ausgeschnitten und millionenfach kopiert (PCR = Polymerase-Kettenreaktion), bis genügend Substanz zur Analyse vorliegt. Zum Teil wird sogar die Basenabfolge eines gesamten Organismus bestimmt, eine Technik, die zunehmend preiswerter wird und eine enorme Datenfülle erzeugt.

Die analysierten Proben sollten nicht komplett verbraucht werden, damit sie auch der zukünftigen Forschung zur Verfügung stehen. Naturkundliche Sammlungen wie das Staatliche Museum für Naturkunde Stuttgart bauen deshalb Archive auf, in denen DNA-Proben tiefgekühlt langfristig aufbewahrt werden.

Der Einsatz molekularer Techniken hat eine enorme Dynamik in die Erforschung der biologischen Vielfalt gebracht und sorgt fast täglich für neue Ergebnisse und lebhafte Diskussionen. Wichtige Informationsquellen für neue Entwicklungen bieten das Tree of Life Web Project (<http://tolweb.org/tree>) und der „Phylogenetic Tree of Fossil and Recent Organisms“ (<http://www.evolution2009.de>).

U. Schmid

nächste Generation vererbt werden. Erst wenige Jahre nach Darwins Tod entdeckten der deutsche Anatom Wilhelm Roux (1883) und der Freiburger Zoologe August Weismann (1885), dass die Chromosomen im Zellkern der Keimzellen das Medium der Vererbung sind. Im Jahre 1915 erkannte der amerikanische Genetiker Thomas Morgan, dass die Erbmerkmale oder Gene nacheinander auf den Chromosomen angeordnet sind. Erst knapp fünfzig Jahre später beschrieben James Watson und Francis Crick die Doppelhelix-Struktur des Erbgutmoleküls DNS (engl. DNA), nachdem sie, ohne deren Zustimmung, Einsicht in Daten ihrer Kollegin und „Konkurrentin“ Rosalind Franklin bekommen hatten. 1980 erhielten Walter Gilbert und Frederick Sanger den Nobelpreis für die Bestimmung der Basenpaar-Sequenzen des genetischen Codes. Nur drei Jahre später erfand der Biochemiker Kary Mullis das Verfahren der Polymerase-Kettenreaktion (PCR), das durch die Vervielfältigung von Erbgutproben überhaupt erst eine systematische Untersuchung der Gene möglich machte. In kurzer Zeit können seitdem enorm viele Kopien der Originalprobe hergestellt werden, sodass genügend Untersuchungsmaterial zur Verfügung steht. Eine weitere Voraussetzung für die Auswertung der nun erschlossenen molekularen Merkmale war wegen der Menge der Daten und deren unanschaulicher Struktur auch die Verfügbarkeit leistungsfähiger Computersysteme und die Entwicklung geeigneter Programme.

Erste molekulare Daten waren zwar schon lange vor den ersten Erbgutanalysen durch den Vergleich bestimmter Eiweißmoleküle bei verschiedenen Tiergruppen gewonnen worden, aber die Resultate blieben eher bescheiden und konnten die Leistungsfähigkeit vergleichender anatomischer Untersuchungen nicht erreichen. Eine Wende zeichnete sich erst Anfang der 1990er Jahre ab, als die amerikanischen Vogelkundler Sibley und Ahlquist mit-

tels sogenannter DNS-DNS-Hybridisierungen die Verwandtschaftsbeziehungen zahlreicher Vogelgruppen untersuchten. Diese erste molekulargenetische Methode in der Biosystematik hatte jedoch neben einigen anderen Schwächen den großen Nachteil, dass sie sich prinzipiell nicht für eine moderne stammesgeschichtliche Untersuchung mit der Hennigschen Methode eignete. Dies änderte sich, als es gelang, die Abfolge des genetischen Codes zu entschlüsseln und dabei auch längere Erbgutabschnitte zu sequenzieren, das heißt, ihre exakte Basenfolge zu erfassen. Diese neue Quelle systematischer Merkmale war ungeheuer vielversprechend. Die genetischen Merkmale standen in enormer Anzahl zur Verfügung, selbst bei Organismen die bisher kaum verwertbare Unterschiede aufwiesen, wie z.B. Fadenwürmer und Einzeller. Die Merkmale bestehen nur aus der Abfolge von vier verschiedenen Basenpaaren im Doppelstrang des Erbgutes ▶ 57 und sind daher leichter zu interpretieren als komplexe anatomische Unterschiede, die oft durch oberflächliche Ähnlichkeiten in die Irre führen. Durch diesen einfachen und quasi digitalen Aufbau sind die sehr zahlreichen genetischen Merkmale zudem leicht mit Hilfe von Computerprogrammen auszuwerten. Dennoch lieferte die neue Molekularsystematik, trotz anfänglicher Euphorie, zunächst eher verwirrende und unzuverlässige Resultate, die viele traditionelle Biologen an dieser Methode zweifeln ließen. So wurde beispielsweise auf Grund solcher molekulärer Untersuchungen postuliert, dass gut begründete Tiergruppen wie die Fledermäuse, die Wale oder die Robben in Wahrheit jeweils aus zwei nicht verwandten Teilgruppen beständen, die nur zufällig (konvergent) eine ähnliche Gestalt entwickelt hätten. Die unterschiedlichen Fehlerquellen, die zu derart absurdem Ergebnissen führten, wurden jedoch nach und nach erkannt und ausfeilte Methoden entwickelt, wie die

Ergebnisse der Erbgutuntersuchungen für zuverlässige Rekonstruktionen stammesgeschichtlicher Verwandtschaft genutzt werden können. Insbesondere die Verwendung von Wahrscheinlichkeitsabschätzungen („Maximum Likelihood“ und Bayes'sche Verfahren) sowie

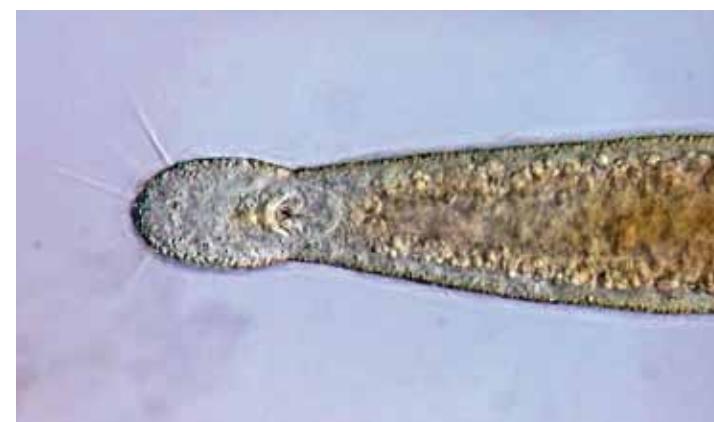
die Verwendung extrem seltener Erbgutänderungen (z.B. „springende Gene“) führten in den letzten Jahren zu einer grundlegenden Revolutionierung unserer Kenntnis des Stammbaumes der Lebewesen.

Neue Stämme braucht das Land

Das Tierreich wird in der biologischen Systematik in 20–30 verschiedene Stämme unterteilt, die jeweils Großgruppen mit ähnlichem Grundbauplan umfassen. Solche Tierstämme sind beispielsweise die Weichtiere oder Mollusken (Schnecken, Muscheln, Tintenfische), die Gliederfüßer (Spinnentiere, Tausendfüßer, Krebse und Insekten) und die Wirbeltiere, zu denen auch wir Menschen zählen. Die meisten Tierstämme sind seit langem bekannt. Andererseits gab es selbst bei diesen Großgruppen in den letzten Jahrzehnten noch grundlegende Neuentdeckungen – ein deutliches Zeichen dafür, dass die biologische Vielfalt der Erde noch viele Geheimnisse birgt und noch lange nicht hinreichend erforscht ist.

Einer der jüngst entdeckten Tierstämme sind die wurmähnlichen Kiefermündchen (*Gnathostomulida*) ▶ 134, die 1972 als eigener

Stamm beschrieben wurden, wenngleich die ersten Exemplare schon 1928 gefunden worden waren. Es war daher eine große Überraschung, als im letzten Viertel des 20. Jahrhunderts gleich drei neue Tierstämme meereslebender Wirbelloser von dem dänischen Zoologen Reinhardt Møbjerg Kristensen entdeckt und beschrieben werden konnten. Als erstes beschrieb er 1983 die Korsettierchen (*Loricifera*) ▶ 135, die allerdings schon seit den 1970er Jahren bekannt waren. Diese winzigen Meereslebewesen aus dem Sandlückensystem gehören zur näheren Verwandtschaft der Priapswürmer (*Priapula*) innerhalb der Gruppe der Häutungstiere (*Ecdysozoa*), zu denen auch noch die Fadenwürmer und Gliederfüßer zählen. Im Jahre 1995 entdeckte Kristensen die merkwürdigen Cyclophora ▶ 136, die noch immer keinen deutschen Namen besitzen.



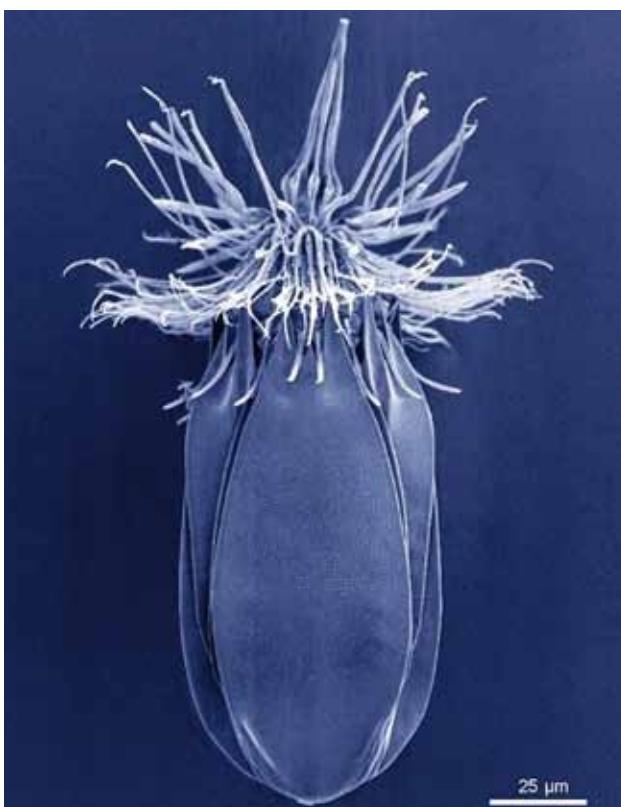
▶ 134 Die Kiefermündchen oder *Gnathostomulida* (*Onychognathia rhombocephala*) galten früher als enge Verwandte der Plattwürmer, stehen aber den Räder Tierchen sehr viel näher.

Sie leben festgewachsen und symbiotisch auf den Mundwerkzeugen von Hummern im Atlantischen Ozean. Die Verwandtschaftsbeziehungen dieser neuen Tiergruppe waren zunächst sehr umstritten und sie wurden mit den Plattwürmern oder den Moostierchen (Bryozoa) sowie den Kelchwürmern (Kamptozoa) in Verbindung gebracht. Als jüngster neuer Tierstamm wurden die Micrognathozoa **137**, gleichfalls noch ohne deutschen Namen, erst zur Jahrtausendwende beschrieben. Es handelt sich um winzige, wurmähnliche Bewohner warmer Süßwasserquellen in der grönlandischen Arktis und der Subantarktis, die schon 1994 entdeckt worden waren. Neuere molekulargenetische Untersuchungen deuten an, dass sowohl die Cyclophora als auch die Micrognathozoa zur näheren Verwandtschaft

der Kiefermündchen, Rädertierchen und Kratzwürmer gehören und mit diesen gemeinsam eine monophyletische Gruppe bilden, die durch den Besitz eines auffälligen Kieferapparates gekennzeichnet ist. Aber nicht nur unter den Tieren gab es bedeutende neue Entdeckungen: Bei den zellkernlosen Einzellern wurden 1996 und 2002 zwei neue Großgruppen der Archaeabakterien beschrieben, und unter den einzelligen Algen sind die erst 2007 entdeckten Picobiliphyta eine wichtige neue Gruppe fotosynthetischen Kleinplanktons. Selbst bei den Viren, deren Status als Lebewesen durchaus fraglich ist, gab es eine Sensation, als sich ein Wesen, das 1992 als vermeintliches Bakterium aus einer Amöbe beschrieben worden war, im Jahr 2003 als bislang größtes bekanntes

Virus entpuppte und Mimivirus getauft wurde. Man vermutet, dass Mimivirus zu einer Gruppe von Protolebewesen gehört, die noch vor den zellulären Lebensformen entstanden sind. Außerdem wird wegen verschiedener Ähnlichkeiten zwischen Mimivirus und dem Zellkern der höheren Zellen spekuliert, dass der Zellkern ursprünglich vielleicht ein Mimivirus-ähnlicher Eindringling in frühen Ur-Zellen war, der vom Parasiten zum Symbionten und schließlich zum integralen Zellbestandteil wurde. Durch neue Forschungsergebnisse wurden jedoch nicht nur neue Stämme von Lebewesen entdeckt, sondern auch ein paar bekannte Stämme wieder „abgeschafft“. Beispielsweise wurden die beiden früheren Tierstämme der 1914 entdeckten Bartwürmer (*Pogonopho-*

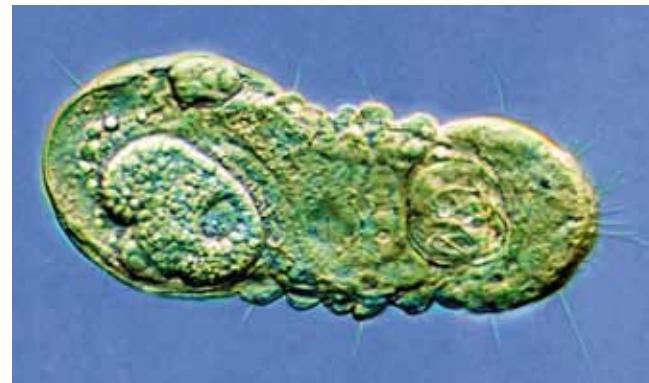
ra) und der Riesenröhrenwürmer (*Vestimentifera*), die 1977 an heißen Tiefseequellen („Schwarze Raucher“) gefunden wurden, zu einer simplen Familie der Meeresringelwürmer herabgestuft. Zuvor hatte man irrtümlich vermutet, dass sie als gesonderte Tiergruppe zu den Neumundtieren gehören, also zur weiteren Verwandtschaft der Wirbeltiere. Auch die ehemaligen Tierstämme der Igelwürmer (*Echiura*) und der Spritzwürmer (*Sipuncula*) **142**, beides meereslebende Tiergruppen, wurden in jüngster Zeit durch molekulargenetische Untersuchungen als abgewandelte Ringelwürmer erkannt. Hinsichtlich der Igelwürmer hatte man dies schon länger vermutet, während für die Spritzwürmer öfters eine Verwandtschaft mit den Weichtieren diskutiert worden war.



135 Die Korsettlerchen oder Loricifera (*Nanaloricus* unter dem Rasterelektronenmikroskop) wurden erst 1983 wissenschaftlich beschrieben.



136 Eine Kolonie der rädertierähnlichen Cyclophora (*Symbion pandora*) auf den Mundwerkzeugen eines Hummers (Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme).



137 Die Micrognathozoa (*Limno-gnathia maerski*) sind ein neuentdeckter Tierstamm aus der weiteren Verwandtschaft der Kiefermündchen und Rädertierchen.

Problemtiere finden ein Zuhause

Eine ganze Reihe von Lebewesen konnte von Biologen trotz intensiver Bemühungen lange Zeit mit keiner der bekannten Großgruppen in Verbindung gebracht werden. Sie mussten daher als isolierte Organismen von problematischer Stellung angesehen werden. Durch das Auffinden vormals unbekannter anatomischer und molekulargenetischer Übereinstimmungen konnten inzwischen jedoch in vielen Fällen die tatsächlichen Verwandtschaftsbeziehungen aufgeklärt werden. Vier Paradebeispiele seien hierfür kurz erwähnt:

Die Myxozoa ▶138 sind einzellige Parasiten bei verschiedenen Süß- und Meerwassertieren. Zur Weiterverbreitung bilden sie zwei- bis vierzellige Sporenkapseln. Aus diesem Grunde wurden sie früher mit den einzelligen Sporentierchen (Sporozoa oder Apicomplexa) zusammengefasst. Neuere Untersuchungen haben jedoch ergeben, dass es sich bei den Myxozoa um vereinfachte Nesseltiere (Cnidaria) aus der Verwandtschaft der Quallen handelt und ihre Sporeenkapseln wohl umgebildete Nesselorgane sind. Mit den einzelligen Sporentierchen sind sie zweifellos nicht verwandt.

Ein weiteres Problem tier hat den kuriosen Gattungsnamen Buddenbrockia ▶139, 140 und wurde schon 1910 beschrieben. Es handelt sich um einen wurmförmigen vielzelligen Organismus, der in Moostierchen, Amphibien und Reptilien parasitiert. Er besitzt weder einen Verdauungstrakt noch ein zentrales Nervensystem und galt lange Zeit als eines der rätselhaftesten Tiere überhaupt. Buddenbrockia besitzt einen Hautmuskelschlauch, der eigentlich ein typisches Kennzeichen der bilateral-symmetrischen höheren Tiere ist. Die Analyse des Erbgutes hat jedoch gezeigt, dass Buddenbrockia zu den zuvor besprochenen Myxozoa zu zählen ist und somit, wie diese, zu den radiär-symmetrischen

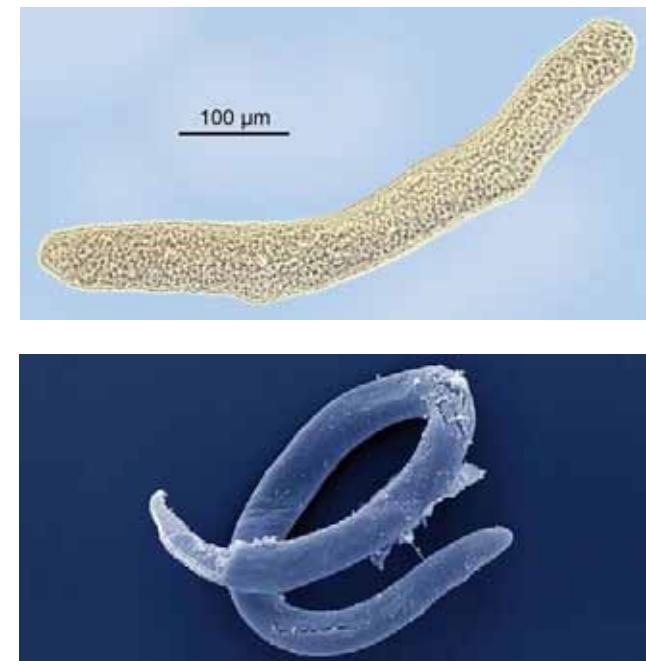
Nesseltieren (Nesselquallen und Seeanemonen) gehört.

Xenoturbella ist eine Gattung meereslebender Plattwürmer, die lediglich zwei Arten umfasst. Der Körperbau ist extrem einfach und es fehlen sowohl Gehirn als auch Nieren, After und Geschlechtsorgane. Seit seiner Entdeckung im Jahre 1949 war Xenoturbella ein großes Rätsel für die Systematiker, die diesen Organismus meist entweder zu den Plattwürmern im engeren Sinne, oder zu den plattwurmartigen Acoelomorpha stellten, die heute als die primitivsten bilateral-symmetrischen Vielzeller gelten. Kurzzeitig glaubte man, Xenoturbella als ein vereinfachtes Weichtier, also als einen Verwandten der Schnecken und Muscheln, identifiziert zu haben, aber dann stellte sich heraus, dass die untersuchte Erbsubstanz nicht von dem Problemtier selbst, sondern nur von seiner Nahrung stammte. Neueste Erbgutanalysen deuten übereinstimmend darauf hin, dass Xenoturbella ein primitiver Verwandter der Neumundtiere (Deuterostomia) ist, also jener Tiergruppe, zu der neben Stachelhäutern und Seescheiden auch die Wirbeltiere zählen. Offenbar ist dieser rätselhafte Wurm also näher mit uns Menschen verwandt als mit den ihm oberflächlich doch so ähnlich sehenden Plattwürmern.

Die Microsporidia sind einzellige Parasiten in verschiedensten Tiergruppen. Sie gehören zu den kleinsten bekannten Einzellern mit Zellkern und zu denjenigen mit dem kürzesten Erbgut. Da ihnen zudem die Mitochondrien, also die „Energiekraftwerke“ unter den Zellbestandteilen, fehlen, wurde lange Zeit vermutet, dass es sich bei ihnen um besonders ursprüngliche und altärmliche Lebewesen handeln könnte. Die moderne Forschung hat jedoch gezeigt, dass diese Wesen lediglich extrem reduzierte Verwandte der Pilze sind,



▶138 Die Myxozoa (*Myxospore* von *Henneguya salminicola*) sind sekundär einzellige oder wenigzellige Verwandte der Quallen.



▶139 *Buddenbrockia plumatellae* ist ein wurmförmiges Nesseltier, das als Parasit in Moostierchen lebt.

deren sekundär vereinfachter Körperbau mit ihrer parasitischen Lebensweise zusammenhängt.

Trotz der erwähnten Fortschritte gibt es aber immer noch sogenannte „Problematica“ unter den Stämmen der vielzelligen Tiere, und der Stammbaum der Lebewesen kann wohl noch einige Zeit nicht als vollständig aufgeklärt

gelten. Eines der größten verbliebenen Rätsel stellen die Vertreter zweier Tierstämme dar, die früher unter dem Namen Mesozoa zusammengefasst wurden, wohl aber nicht näher miteinander verwandt sind. Sie sind durchweg winzige, sehr einfach gebaute, wurmförmige Parasiten von meereslebenden Wirbellosen und bestehen nur aus 20–30 Zellen. Vermutlich handelt es sich um sekundär

vereinfachte Formen, die von komplizierter gebauten Vorfahren (z.B. Plattwürmern) abstammen könnten. Eine eindeutige Zuordnung in die weitere Verwandtschaft anderer Tierstämme ist aber bislang selbst mit molekularbiologischen Methoden noch nicht gelungen. Ähnliches gilt für den Tierstamm der Bauchhärlinge (Gastrotricha) ▶ 141, winzige Wasserbewohner, die vielleicht mit den Häutungstieren (Fadenwurmartige und Gliedertiere) oder den Plattwurmartigen näher verwandt sind. Eine weitere Problemgruppe sind die im Plankton warmer Meere verbreiteten Pfeilwürmer (Chaetognatha). Auf Grund ihrer Embryonalentwicklung wurden sie oft zu den Neumundtieren gezählt, aber Erbgutuntersuchungen sprechen eher dafür, dass sie mit den Fadenwürmern innerhalb der Urmundtiere näher verwandt sind.

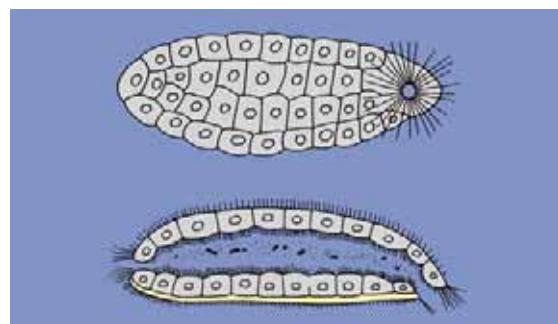
Abschließend noch ein Kuriosum: Das angeblich primitivste vielzellige Tier namens *Salinella salve* ▶ 143 wurde 1892 von Johannes Heinrich Frenzel aus dem Schlamm argentinischer Salzpflannen detailliert mit vollständigem Entwicklungszyklus beschrieben. Später wurde sogar ein eigener Tierstamm für diesen Organismus errichtet. Leider konnte an einer Aufklärung der stammesgeschichtlichen Einordnung gar nicht mehr weiter geforscht werden, da dieses winzige Wesen nach seiner Erstbeschreibung niemals wieder gefunden wurde. Es wird daher vermutet, dass es vielleicht nur in der Fantasie des Entdeckers und niemals in freier Natur existiert hat.

▶ 143 Der mysteriöse Organismus *Salinella salve* existierte vielleicht nur in der Fantasie seines Erstbeschreibers.



▶ 141 Die systematische Einordnung der Bauchhärlinge oder Gastrotricha (*Dactylopodola*) ist noch immer nicht sicher geklärt.

▶ 142 Die Spritzwürmer (hier *Sipunculus* aus Banyuls) sind kein eigener Tierstamm, sondern nur umgebildete Meeresringelwürmer.



Einzellig, aber nicht einförmig

Ein besonders wichtiges Problem in der modernen Stammesgeschichtsforschung war die Frage, welches die frühesten Aufspaltungsergebnisse in der Evolution der zellkernhaltigen Lebewesen (Eukaryota) waren, also aller Lebewesen mit Ausnahme der Bakterien und Archaeabakterien. Hierfür gab es im Wesentlichen zwei Alternativen: Entweder sie gliedern sich in eine Gruppe, die die Zellkraftwerke (Mitochondrien) noch fehlen (nur wenige Einzeller wie die Metamonaden) und eine große Gruppe, die diese besitzen, oder sie gliedern sich in eine Gruppe von Organismen, die von Einzellern mit einer einzigen Schwimmgeißel abstammen (Amöben, Pilze und Tiere)

und eine Gruppe, die von Einzellern mit zwei Schwimmgeißeln abstammen (übrige Einzeller, Braunalgen, Rotalgen und grüne Pflanzen). Die molekularen Untersuchungen, insbesondere durch den Protozoologen Thomas Cavalier-Smith, deuten alle darauf hin, dass die zweite Alternative zutrifft. Auch die übrigen Verwandtschaftsverhältnisse unter den Einzellern konnten großenteils geklärt werden, und es bestätigte sich, dass diese sogenannten Protozoen entgegen landläufiger Auffassung keine einheitliche Gruppe bilden, sondern sehr verschiedenartig sind und untereinander oftmals viel weniger verwandt sind als beispielsweise Pflanzen und Tiere.

Die Pilze laufen den Pflanzen davon

Auch im Pflanzenreich konnten viele offene Fragen durch molekulargenetische Untersuchungen geklärt werden. Zum Beispiel erwies sich die tropische Pflanzengattung *Amborella* ▶ 144 aus Neukaledonien als die uralteste aller Blütenpflanzen. Sie ist in der Evolution also als erste ganz an der Basis des Stammbaumes der Blütenpflanzen abgezweigt, noch bevor alle anderen Gruppen der so vielgestaltigen Blütenpflanzen entstanden waren.

Es gab aber auch überraschende Widerlegungen bisheriger Auffassungen. So glaubte man lange Zeit, die Gnetum-Gewächse, zu denen das Meerträubel ▶ 145 und die südwestafrikanische Reliktpflanze *Welwitschia mirabilis* ▶ 146 gehören, seien die nächsten Verwandten der Blütenpflanzen unter den Nacktsamern. Die molekularen Daten zeigten



▶ 144 *Amborella trichopoda*, eine urtümliche Blütenpflanze aus Neukaledonien.

jedoch, dass die Nacktsamer entgegen den Erwartungen der Wissenschaftler doch eine monophyletische Gruppe sind und die Gnetum-Gewächse die nächsten Verwandten der Nadelgehölze darstellen.

Während die meisten Menschen sicher noch der Auffassung sind, dass es sich bei den Pilzen **147** lediglich um eine merkwürdige Teilgruppe des Pflanzenreiches handele, haben moderne Untersuchungen der Zellatomie und auch molekulargenetische Daten enthüllt, dass die Pilze in Wahrheit näher mit den Tieren verwandt sind und mit diesen eine Verwandtschaftsgruppe bilden, die Opisthokonta genannt wird.

Die Flechten tauchen im modernen System der Lebewesen übrigens gar nicht mehr auf, da sie Mischwesen aus einem Pilzpartner und einem oder zwei symbiotischen Algenpartnern sind. Da diese Partner bei verschiedenen Flechtenarten zu unterschiedlichen Pilz- und Algengruppen gehören, werden sie heute bei ihren jeweiligen nächstverwandten Pilz- und Algengruppen eingeordnet.

146 Die Wüstenpflanze Welwitschia mirabilis aus Namibia kann ein Alter von mehr als 2000 Jahren erreichen. Ihr unterirdischer Stamm reicht metertief in den Sand.



145 Gnetum-Gewächse wie das Meerträubel (*Ephedra trifurca*) hielt man fälschlich für die nächsten Verwandten der Blütenpflanzen.

147 Der Sparrige Schüppling (*Pholiota squarrosa*) ist wie alle Pilze keine Pflanze, sondern näher mit den Tieren verwandt.



Wirbellose Tiere – immer gut für Überraschungen

Am meisten Überraschungen gab es aber im System der vielzelligen Tiere. Man weiß zwar schon lange, dass die wasserlebenden Schwämme **148** urtümliche Tiere sind, hielt aber deren fest sitzende und filtrierende Lebensweise für eine Sonderbildung der Schwämme, die ihre nähere Verwandtschaft begründet. Die Moleküle belehrten die Wissenschaftler eines Besseren: Die Schwämme sind keine monophyletische Einheit, sondern die Kalkschwämmen sind mit den übrigen Tieren näher verwandt als die Kieselschwämme. Dies bedeutet aber auch, dass die Schwammgestalt zum Grundplan der Tiere gehört und alle Tiere, einschließlich des Menschen, von schwammartigen Vorfahren abstammen. Die nächste größere Überraschung betraf die Quallen. Wegen einiger auffälliger Übereinstimmungen im Zellbau galt inzwischen als Lehrbuchwissen, dass die Rippenquallen (Ctenophora) näher mit den höheren Tieren verwandt seien als die Nesseltiere (Cnidaria). Die Molekulargenetik zeigte zur Verwunderung aller Fachleute, dass es wohl eher genau umgekehrt ist.

Die übrigen Tiere – also alle mit Ausnahme der Schwammartigen und Quallenartigen –

bilden eine gut begründete Verwandtschaftsgruppe, die wegen ihrer ausgeprägten Rechts-Links-Symmetrie Bilateria benannt wurde. Eine der wichtigsten Fragen war natürlich, wie der Stammvater aller Bilateria und damit auch unser eigener Stammvater aussehen haben könnte, denn er hatte sicherlich wie die Quallen bereits die festgewachsene Schwamm-Lebensweise aufgegeben. Die Molekulargenetik zeigte, dass an der Basis des Bilateria-Stammbaumes die beiden primitiven Wurmfamilien Acoela und Nemertodermatida stehen, die früher zu den Plattwürmern gerechnet worden waren. Da auch an der Basis der beiden Untergruppen (Urmund- und Neumundtiere) der Bilateria jeweils noch plattwurmartige Formen stehen, muss man wohl davon ausgehen, dass der Urahm der Bilateria auch einem Plattwurm geähnelt haben dürfte. Auch der Mensch gehört zu den Bilateria und hat also nach einem Schwamm auch noch einen Plattwurm in seiner Ahngalerie. Die Tatsache, dass wir gemeinsame Vorfahren mit den Menschenaffen haben, erscheint unter diesen Umständen als derartige Kleinigkeit, dass frühere Aufgeregttheiten darüber kaum noch nachvollziehbar sind.



148 Die Kieselschwämme (*Demospongiae*, hier *Halichondria* aus Papua-Neuguinea) sind sehr basale Vertreter der vielzelligen Tiere. Die Kalkschwämmen sind nicht ihre nächsten Verwandten, sondern stehen den übrigen Tieren näher.

Ähnliche Aufgeregtheiten gibt es aber durchaus auch heute noch, und zwar unter Wissenschaftlern, wenn altehrwürdige Thesen plötzlich ins Wanken geraten. Zwei große ungelöste Rätsel unter den Wirbellosen führten im vergangenen Jahrzehnt daher zu sehr lebhaften Diskussionen unter den Spezialisten: Zum einen die Stellung der Gliederfüßer (Arthropoda), zum anderen die Stellung der Insekten innerhalb der Gliederfüßer.

Hinsichtlich der Gliederfüßer hatte vor Anbruch der genetischen Untersuchungen kaum ein Zoologe Zweifel daran, dass diese mit den Ringelwürmern (Annelida) am nächsten verwandt sind. Man fasste sie als Gliedertiere zusammen, denn beide Gruppen besitzen einen in Segmente gegliederten Körper, der jeweils paarige innere Organe und oft auch paarige äußere Anhänge trägt. Stellt man beispielsweise einen Meeresringelwurm ▶ 149 einem Stummelfüßer oder Hundertfüßer gegenüber, sind die auffälligen Ähnlichkeiten offensichtlich. Es war durchaus bekannt, dass die Fadenwurmartigen (Nemathelminthen), genau wie die Gliederfüßer und im Gegensatz zu den Ringelwürmern, auch ein Wachstum mit

Häutungen aufweisen, das sogar durch sehr ähnliche Hormone gesteuert wird. Dies wurde aber als unabhängige Entwicklung gedeutet, da es sonst kaum Übereinstimmungen gab. Lediglich die winzigen Bärtierchen (Tardigrada) stellten ein gewisses Problem dar und wurden von manchen Systematikern eher den Fadenwurmverwandten zugerechnet, während die Mehrzahl ihrer Kollegen sie als primitive Gliederfüßer einstuft. Die molekulargenetischen Untersuchungen führten jedoch zu einer grundsätzlichen Revolution in der Klassifikation der wirbellosen Tiere. Es stellte sich nämlich heraus, dass von den zwei bekannten Untergruppen, den Neumundtieren und den Urmundtieren, letztere wohl doch monophyletisch sind und wiederum in zwei Hauptgruppen unterteilt werden müssen: Zum einen die Lophotrochozoa, deren Frühentwicklung durch embryonale Spiralfurchung und eine planktonische Primärlarve gekennzeichnet ist. Zu ihnen gehören beispielsweise die Weichtiere, die Ringelwürmer und die Plattwürmer, aber auch die Hufeisenwürmer (Phoronida) und Armfüßer (Brachiopoda), die man früher eher den Neumundtieren zugeordnet hatte. Zum

anderen die Häutungstiere oder Ecdysozoa, welche die Fadenwurmartigen und die Gliederfüßer umfassen.

Innerhalb der Gliederfüßer war ebenfalls Schulbuchwissen, dass die Insekten mit den Tausendfüßern ▶ 150 am nächsten verwandt seien, mit denen sie das Vorhandensein nur eines Antennenpaares und die Atmung über Hautröhrensysteme (Tracheen) teilen. Auch die artenreichste Tiergruppe erhielt jedoch durch die moderne Systematik einen neuen und unerwarteten Platz im Stammbaum: Die Insekten stammen nämlich nicht von landlebenden, tausendfüßerartigen Vorfahren ab, sondern sind abgewandelte Krebstiere. Dies belegen nicht nur ihre Gene, sondern auch moderne Untersuchungen zur Entwicklung des Nervensystems. Noch immer umstritten ist allerdings die Frage, ob die Tausendfüßer näher mit den Krebstieren (einschließlich Insekten) oder näher mit den Spinnentieren verwandt sind.

Wie bereits mehrfach erwähnt wurde, sind die wirbellosen Tiere keine natürliche Verwandtschaftsgruppe, da der Wurm Xenotur-

bella und die wirbellosen Vertreter der Neumundtiere, wie z.B. Kiemenlochtiere und Stachelhäuter sowie die Manteltiere und die schädellosen Lanzettfischchen, näher mit den Wirbeltieren als mit den übrigen Wirbellosen verwandt sind. Da innerhalb der Wirbeltierverwandtschaft die Manteltiere am Meeresboden festgewachsene Filtrierer sind und die Lanzettfischchen, wie der Name schon andeutet, fischähnliche, freischwimmende Lebewesen sind, galt als gesichert, dass letztere die nächsten Verwandten der Wirbeltiere seien. Aber aufs Neue hat die Molekularsystematik dazu geführt, dass sich die Biologen von einer liebgewonnenen Hypothese verabschieden mussten. Es zeigte sich nämlich, dass die Manteltiere ▶ 151, die immerhin über ein freischwimmendes Larvenstadium verfügen, näher mit uns verwandt sind als die Lanzettfischchen. In manchen Fällen können Tiere schon im Larvenstadium geschlechtsreif werden, wie z.B. der zu den Schwanzlurchen zählende Axolotl, und vielleicht stammen wir und alle anderen Wirbeltiere von einer geschlechtsreifen Manteltierlarve ab.

▶ 149 Der Meeresringelwurm *Nereis succinea* sieht zwar aus wie ein Tausendfüßer, ist aber näher mit den Weichtieren verwandt.



▶ 150 Der Skolopender ist ein giftiger Riesen Hundertfüßer. Entgegen früherer Ansichten sind die Tausend- und Hundertfüßer nicht die nächsten Verwandten der Insekten.



▶ 151 Seescheiden wie diese *Ciona intestinalis* aus dem Mittelmeer gehören zu den Manteltieren und damit zu den nächsten Verwandten der Wirbeltiere.



Wirbeltiere – der Nebel lichtet sich

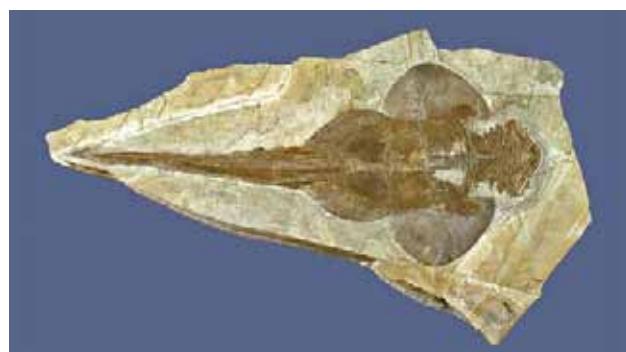
In jüngster Vergangenheit hat die moderne Stammbaumforschung durch Erbgutvergleiche auch innerhalb der Wirbeltiere zu beachtlichen Erfolgen geführt. Zahlreiche Rätsel konnten entschlüsselt und viele fehlerhafte Hypothesen der Vergangenheit entlarvt und korrigiert werden. Hier einige der wichtigsten Ergebnisse:

Bei den „**Fischen**“, die keine natürliche Verwandtschaftsgruppe bilden, hat sich gezeigt, dass die ursprünglichsten Formen, die kieferlosen Schleimfische und Neunaugen, wohl doch eine monophyletische Gruppe bilden (Rundmäuler) **152**. Lange Zeit hatte man wegen einiger anatomischer Übereinstimmungen geglaubt, dass die Neunaugen näher mit den kiefertragenden Wirbeltieren als mit den Schleimfischen verwandt seien.

152 Das Flussneunauge (*Lamprima fluvialis*) ist kein Fisch im engeren Sinne, sondern zählt zu den Rundmäulern. Diese sind die ursprünglichsten Vertreter der Wirbeltiere.



153 Der fossile Meerengel *Pseudorhina acanthoderma* aus dem Oberen Jura von Nusplingen ist ein rochenähnlicher Hai.



Ebenso überraschend war die molekulare „Rehabilitierung“ der Haie als monophyletische Gruppe, denn kaum ein Spezialist hatte zuvor noch daran gezweifelt, dass einige Haigruppen, wie z.B. die Meerengel **153**, innerhalb der Knorpelfische näher mit den Rochen verwandt sind. Entsprechende rochenartige Übereinstimmungen müssen folglich unabhängig (konvergent) in der Evolution entstanden sein.

Innerhalb der **Amphibien** ist immer noch nicht endgültig geklärt, wie die drei Hauptgruppen (Froschlurche, Schwanzlurche und Schleichenlurche oder Blindwühlen **154**) untereinander verwandt sind. Der Stammbaum der sehr formenreichen Froschlurche kann hingegen als weitgehend aufgeklärt gelten.

Innerhalb der Verwandtschaft der **Echsen** nahm man seit langem an, dass die Warane und die Schlangen sehr nahe Verwandte seien, da beide eine tief gespaltene Zunge besitzen. Molekulare Untersuchungen zeigten hingegen, dass die Waranartigen (Warane **156**, Taubwarane und Krustenechsen) näher mit den Leguanartigen (Leguane, Agamen und Chamaeleons **155**) verwandt sind und diese erst gemeinsam die Schwesterngruppe zu den Schlangen **157** bilden. Alle diese Reptilien wurden unter dem Namen Toxicofera – also Giftträger – zusammengefasst, da sich herausstellte, dass nicht nur Giftschlangen und Krustenechsen in der Mundhöhle Gifte produzieren, sondern diese Fähigkeit in mehr oder minder starker Ausprägung bei allen erwähnten Echsen zu finden ist. Geklärt ist endlich auch die Stellung der bein-

losen Doppelschleichen **158**, die früher als mögliche Verwandte der Schlangen diskutiert wurden. Sie sind jedoch die nächsten Verwandten der echten Eidechsen. Die Stellung der Schildkröten galt eigentlich schon als geklärt. Schildkröten besitzen nämlich keine Schädelfenster, im Gegensatz zu allen heutigen Echsen, Schlangen, Krokodilen, Vögeln und Säugetieren, aber auch im Gegensatz zu zahlreichen ausgestorbenen Wirbeltiergruppen wie Flugsauriern und Dinosauriern. Dies schien ein sehr ursprünglicher Merkmalszustand zu sein, den man sonst nur von den frühesten ausgestorbenen Landwirbeltieren kennt. Aus diesem Grunde betrachtete man die Schildkröten als letzte Überlebende dieser frühen schädelfensterlosen Landwirbeltiere. Erste Zweifel keimten bereits durch genauere anatomische Untersuchungen der Augenmus-



154 Die Ringelwühle *Anopis kingii* aus Südamerika gehört zu den Schleichenlurchen (*Gymnophiona*).



155 Das Wüstenchamaeleon *Chamaeleo namaquensis* aus der Namib-Wüste.



Γ 156 Warane, wie der Bindenwaran (*Varanus salvator*) aus Borneo, haben einen schwach giftigen Biss, sind aber weniger nahe mit den Schlangen verwandt als bislang vermutet wurde.



Γ 157 Eine Gehörnte Puffotter (*Bitis caudalis*) aus der Namib-Wüste ist eine gefürchtete Giftschlange.



Γ 158 Eine Doppelschleiche *Blanus strauchi* aus Izmir in der Türkei. Sie ist entgegen früherer Vermutungen nicht mit den Schlangen verwandt, sondern mit den Eidechsen.



Γ 159 Krokodile (hier der südamerikanische Kaiman *Caiman crocodilus*) sind die nächsten lebenden Verwandten der Vögel.

kulatur auf, die auffallende Übereinstimmungen zu Krokodilen und Vögeln zeigte, die gemeinsam mit den Dinosauriern eine monophyletische Gruppe bilden. Molekulargenetische Hinweise bestätigten inzwischen die nähere Verwandtschaft der Schildkröten mit den Krokodilen und Vögeln.

Hinsichtlich der Klassifikation der Großgruppen waren die **Vögel** lange Zeit diejenige Wirbeltierklasse, deren interne Verwandtschaftsbeziehungen am schlechtesten bekannt waren. Zudem deutete sich immer mehr an, dass selbst viele der traditionellen Vogelordnungen keine natürlichen Verwandtschaftsgruppen darstellten. Molekulare Ergebnisse bestätigten zumindest die Aufteilung der

Vögel in Urkiefervögel (Straußenvögel, Kiwis und Steißhühner) und Neukiefervögel (alle übrigen Vögel) sowie die Aufteilung der Neukiefervögel in Hühner- und Entenvögel zum einen und Neoaves (alle übrigen Neukiefervögel) zum anderen. Mittels molekulärer Untersuchungen hat sich in jüngster Zeit auch der Stammbaum der modernen Vögel noch weiter aufzulären lassen. Beispielsweise erwiesen sich die Flamingos nicht als Verwandte der Entenvögel, sondern der Haubentaucher. Der afrikanische Schuhschnabel Γ 163 entpuppte sich als nächster Verwandter des Pelikans Γ 161, und die Neuweltgeier sind wohl doch mit den Taggreifvögeln näher verwandt als mit den Störchen. Frühere Ergebnisse auf der



Γ 160 Das Helmpfahlhuhn (*Numida meleagris*) aus Namibia gehört zu den Hühnervögeln.

Grundlage von DNS-Hybridisation hatten Ge- genteiliges vermuten lassen. Es verbleiben daher nur mehr wenige größere Problemfälle, wie z.B. die Stellung des südamerikanischen Schopfhuhnes oder Hoatzins **Γ 162**, das we- gen der Flügelkrallen bei den Jungvögeln entfernt an den ausgestorbenen Urvogel Archaeopteryx erinnert.

Ein wichtiger Fortschritt für die systematische Stellung der Vögel insgesamt kam freilich nicht aus der Molekularbiologie, sondern aus der Paläontologie. Moderne kladistische Untersuchungsmethoden und neue Fossilfunde befiederter Dinosaurier aus der Kreidezeit Chinas bestätigten nämlich, dass die Vögel nichts anderes sind als eine abgewandelte Teilgruppe der zweibeinigen Raubdinosaure- r. Dies bedeutet: Die Dinosaurier sind gar nicht ausgestorben, sondern sie sind noch immer eine der erfolgreichsten Wirbeltier- gruppen!

Auch bei den **Säugetieren** gab es Revolu- tionen. So hatte man bislang angenommen, die Huftiere seien vielleicht eine Verwandtschaftsgruppe und die Unpaarhufer gemein- sam mit den Klippschliefern die nächsten Verwandten der Seekühe und Elefanten. Die molekulargenetischen Ergebnisse zeigten, dass dies sicher unzutreffend ist. Die verschiedenen

Γ 161 Rosapelikane (*Pelecanus onocrotalus*), Walvis-Bay, Nami- bia.

Γ 162 Die stammesgeschichtliche Einordnung des südamerikanischen Hoatzins (*Opisthocomus hoazin*) ist noch völlig ungeklärt.

Γ 163 Der afrikanische Schuh- schnabel (*Balaeniceps rex*) ist sehr nahe mit den Pelikanen verwandt.



Huftierordnungen (Paarhufer, Unpaarhufer, Elefanten etc.) sind nicht näher miteinander verwandt. Stattdessen fand man eine monophyletische Gruppe vorwiegend afrikanischer Herkunft, die Afrotheria genannt wurde und die so verschiedenartige Tiere wie Rüssel- springer **Γ 164**, Erdferkel **Γ 168**, Goldmulle **Γ 167**, Tenreks **Γ 165, 166**, Klippschliefer, Seekühe und Elefanten umfasst. Diese Ver- wandtschaftsgruppe weist kaum spezifische anatomische Übereinstimmungen auf und wäre daher ohne die moderne Molekularsy- stematik niemals entdeckt worden.

Die neuweltlichen Nebengelenktiere (Gürtel- tiere, Ameisenbären und Faultiere) sind ver- mutlich die nächsten Verwandten der Afrothe- ria. Das steht früheren Annahmen gegenüber, sie seien näher mit den altweltlichen Schup- pentieren verwandt, mit denen sie als „Zahn- arme“ an der Basis der modernen Säugetiere zusammengefasst worden waren. Alle übrigen Säugetiere bilden ebenfalls eine natürliche Einheit. Innerhalb dieser Einheit zählen wir selbst zur einer artenreichen Teilgruppe, die Hasenartige, Nagetiere, Spitzhörnchen, Riesengleiter **Γ 169** und Primaten umfasst, entgegen früheren Auffassungen aber nicht



Γ 164 Der Kurzohr-Rüsselspringer (*Macroscelides proboscideus*) ist ein Mitglied der Afrotheria, zu denen auch Schliefer, Seekühe und Ele- fanten gehören.

Γ 165 Verschiedene Arten von Tenreks, hier ein Kurzschwanz- Spitzmaustenrek (*Microgale taiva*) repräsentieren die Afrotheria auf Madagaskar.

Γ 166 Der Igeltenrek (*Setifer seto- sus*) gleicht unserem Igel, ohne mit diesem verwandt zu sein.

Kreationismus und „Intelligentes Design“

die Fledermäuse. Apropos Fledermäuse: Auf Grund ihrer Genmerkmale gehören diese zu einer weiteren überraschenden Neuentdeckung, nämlich einer monophyletischen Einheit, die den fantasievollen Namen Pegasoferae erhielt und auch die Unpaarhufer, Schuppentiere und Raubtiere einschließt. Als letzte Überraschung durch die Molekularsystematik sei erwähnt, dass sich die Wale als nächste Verwandte der Flusspferde innerhalb der Paarhufer erwiesen, wofür der kuriose gemeinsame Name Whippomorpha vorgeschlagen wurde. Dass Wale von Paarhufern abstammen, war

zuvor bereits durch Funde fossiler Wal-Ahnen (z.B. Pakicetus) aus dem Eozän von Pakistan und Indien erkannt worden, die ein paarhuferartiges Beinskelett besaßen. Hinsichtlich unserer eigenen Verwandtschaft hat sich die viel diskutierte Frage ob wir mit Schimpanse und Gorilla gemeinsam, oder doch nur mit dem Schimpansen am nächsten verwandt sind, zu Gunsten der zweiten Alternative entschieden. Weitere neue Erkenntnisse zur Abstammung des Menschen werden in einem gesonderten Kapitel ausführlicher dargestellt [S.136](#).



■ 167 Die Goldmulle, hier der Kap-goldmull (*Chrysochloris asiatica*) aus dem südlichen Afrika, sind innerhalb der Afrotheria am nächsten mit den madagassischen Tenreks verwandt.



■ 168 Gemeinsam mit den zuvor abgebildeten Rüsselspringern, Goldmullen und Tenreks zählt das merkwürdige afrikanische Erdferkel (*Orycteropus afer*) zur Gruppe der Afroinsectiphilia.



■ 169 Der Riesengleiter oder Colugo (*Cynocephalus variegatus*) aus Südostasien ist ein Verwandter der Primaten.

Hansjörg Hemminger

Die Geschichte des neuzeitlichen Kreationismus beginnt in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts in den USA. Konservative protestantische Kreise reagierten damals auf den Wissenschafts- und Fortschrittglauben der Zeit mit einer Gegenbewegung. Ihr Ausdruck wurde die zwischen 1910 und 1915 in zwölf Heften erschienene und in Millionenauflage verbreitete Schriftenreihe: „The Fundamentals – a Testimony to the Truth“. Durch diese Reihe wurde der Begriff „Fundamentalismus“ geprägt.

Evolutionstheorie contra Schöpfungsglaube

Die vom Bible Institute of Los Angeles herausgegebenen „Fundamentals“ umfassen insgesamt 90 Essays, darunter in Band I, Kapitel 14 eine Abhandlung des kanadischen Autors Dyson Hague über die biblischen Schöpfungserzählungen: „Das Buch Genesis hat keine Bedeutung für die christliche Lehre, wenn es keine Autorität hat. Das Buch Genesis hat keine Autorität, wenn es nicht wahr ist. Wenn es nicht historisch ist, ist es nicht zuverlässig; und wenn es nicht offenbart ist, hat es keine Autorität.“ Dazu Henry H. Beach in Band IV, Kapitel 5: „Durch natürliche Selektion überleben die Leidenschaftlichen und die Gewalttätigen, die Schwachen und Schutzlosen werden vernichtet ... Es ist falsch, dass der Mensch von einem Tier abstammt, und das Tier von einem Gemüse ... Natürliche Selektion ist in sich widersprüchlich und unmöglich ...“

Die Idee von der Unfehlbarkeit und Irrtumslosigkeit der Heiligen Schrift spielte für diese Autoren eine Schlüsselrolle. Sie sicherte – wie man meinte – nicht nur den christlichen Glauben, sondern die „Old-Time Religion“, also die geordnete, angeblich gottgefällige Lebensweise des weißen Kleinbürgertums. Das Bekenntnis zur Bibel wurde deshalb in den USA zu einem politischen Programm. Absolut richtige Antworten auf Fragen politischer, moralischer, rechtlicher oder wissenschaftlicher Art wurden der Heiligen Schrift entnommen. Der Kreationismus entwickelte sich aus dieser Frontstellung heraus. Heute dominiert eine bestimmte Form, nämlich der Kurzzeit-Kreationismus (young earth creationism). Er beruht

auf dem Buch von J.C. Whitcomb und H.M. Morris „The Genesis Flood“, das 1961 erschien. Nach ihm wurden die geologischen Schichten und die Fossilien fast alle von einer weltweiten Flut vor rund 6000 Jahren abgelagert Γ 170.

Das Institute for Creation Research (ICR) in Santee bei San Diego, mit dem am 25. Februar 2006 verstorbenen Präsidenten und späteren Alterspräsidenten Morris, wurde zum Zentrum des Kreationismus. Es hat heute in den USA einen aus europäischer Sicht erstaunlichen Einfluss. Umfrageergebnisse zeigen, dass die Ablehnung der Evolutionstheorie in den USA weit über der in jedem anderen Land mit christlicher Tradition liegt.

Man kann den Kreationismus wie folgt zusammenfassen:

- Die Erde ist weniger als 10 000 Jahre alt. Sie wurde einschließlich aller Lebewesen und des Menschen in sechs Tagen erschaffen, wie die Bibel es sagt.
- Die Lebewesen wurden von Gott so geschaffen, wie sie heute sind, oder als Grundtypen, aus denen die heutigen Arten in wenigen tausend Jahren hervorgingen.
- Die Sintflut fand so statt, wie in der Sintfluterzählung beschrieben. Nach Ansicht vieler (nicht aller) Kreationisten entstanden die geologischen Ablagerungen einschließlich der Fossilien durch die Sintflut oder kurz danach.

Γ 170 Nach Ansicht der Kreationisten wurden die Schichten des Colorado-Plateaus vor 6000 Jahren von der Sintflut abgelagert, und die ablaufende Flut grub den Grand Canyon hinein.



- In der ursprünglichen Schöpfung gab es keine Sünde und keinen Tod. Der Tod kam erst durch den Fall des Menschen in die Welt.

Die Kritik an der Evolutionstheorie richtet sich nicht nur gegen den sogenannten Darwinismus. Große Teile der Naturwissenschaft werden abgelehnt, wie die Altersbestimmungen von Geologie und Kosmologie, ihre Theorien über die Entwicklung des Weltalls und der Erde und so fort. Die Argumente dafür sind oft sehr grob, manchmal aber auch wissenschaftlich nicht einfach zu durchschauen.

Zum Beispiel äußert sich die deutsche Studiengemeinschaft „Wort und Wissen“ im Internet zur Entstehung des Schildkrötenpanzers. „*Es wird diskutiert, ob die Evolution des Schildkrötenbauplans als makroevolutiver Schritt durch Veränderungen in der frühen Embryonalentwicklung ausgelöst wurde. Eine schrittweise Entstehung wird von vielen Biologen in diesem Fall ausgeschlossen.*“ Das Zitat bezieht sich vermutlich darauf, dass im Schildkröten-Embryo der Schultergürtel nicht wie üblich außerhalb des Rippenkorbs, sondern innerhalb angelegt wird. Dadurch kann aus dem oberen Rippenbereich der Rückenpanzer (Carapax) der Schildkröte werden. Warum es sich dabei um einen „makroevolutiven Schritt“ handeln soll, der in Gegensatz zur schrittweisen Entstehung des Panzers steht, ist unerfindlich.

Zum Zeitpunkt der Publikation von „Wort und Wissen“ war die älteste bekannte Schildkröte aus der späten Trias die Art Proganochelys quenstedti Γ 171, die bereits einen voll entwickelten Panzer aus Carapax und Plastron (Bauchpanzer) aufweist. Die auf ein Alter von 204 bis 206 Millionen Jahre datierte Schildkröte konnte Kopf und Hals nicht unter den Panzer zurückziehen. Sie war auch noch mit einer „Schwanzkeule“ bewaffnet. Das heißt, es handelte sich um eine Zwischenform, wenn dies auch nicht an der Anatomie des Panzers ablesbar ist.

Erst jüngst wurde in China eine rund 220 Millionen Jahre alte Zwischenform entdeckt. Im Jahr 2008 wurde Odontochelys semitestaceae wissenschaftlich beschrieben, eine wasserlebende „Halbschildkröte“ mit bezahntem Kiefer. Dieses Fossil weist ein voll entwickeltes Plastron auf, aber noch keinen Carapax. Die oberen Rippenbögen sind stark verbreitert und insofern auf dem Weg zum Panzer, bilden aber noch keinen vollständigen Schutz. Es sieht also im Moment so aus, als habe sich in der Evolution erst der Bauchpanzer gebildet,

und in einem späteren Schritt durch eine relativ einfache Umsteuerung der Entwicklung (Lage von Schultergürtel und Rippen, Verbreiterung und Verschmelzung der Rippen) der Rückenpanzer.

Solche Prozesse werden von einer derzeit sehr dynamischen Richtung der Biologie untersucht, der evolutionären Entwicklungsbiologie S.66. Sie lieferte bereits zahlreiche Belege dafür, dass große Veränderungen des fertigen Organismus (des Phänotyps) durch relative kleine Veränderungen in der Entwicklung möglich sind. Der Schildkrötenpanzer ist ein Beispiel dafür und auch dafür, dass die strikte Unterscheidung zwischen Mikro- und Makroevolution im Licht dieser neueren Erkenntnisse künstlich und irreführend ist. Der Fall ist bezeichnend für die Art, wie der Kreationismus argumentiert. Lücken im Fossilbericht werden dazu genutzt, riesige und durch die Evolutionstheorie scheinbar nicht erklärbare Entwicklungssprünge festzustellen. Immer wieder aber gelingen neue Funde – ob Urwale, Archaeopteryx ▶5 oder wie in diesem Fall die Schildkröte *Odontochelys* – schließen die Lücken und bestätigen die Evolutionstheorie.

▶171 *Proganochelys*, eine der ältesten Schildkröten der Welt, aus der Oberen Trias (Knollenmergel) von Trossingen.



Warum glauben immer mehr Menschen auch in Deutschland dieser Art Propaganda gegen die Naturwissenschaft? Dabei spielt die Veränderung der Kirchenlandschaft eine wichtige Rolle: Seit etwa 30 Jahren breiten sich unabhängige Gemeinden, Aussiedler-Gemeinden und Immigranten-Gemeinden, die nahezu alle kreationistisch denken, auf Kosten der älteren Freikirchen und der großen Kirchen aus. Der Rat der Evangelischen Kirche in Deutschland (EKD) sah sich deshalb veranlasst, in seinem Bericht für die Synode 2007 zum Kreationismus Stellung zu nehmen: „Der Glaube an den Schöpfer wird zu einer pseudowissenschaftlichen Weltanschauung: dieser Glaube selbst soll nämlich das zutreffende Wissen über die Entstehung und Entwicklung der Welt vermitteln. Mit dieser Verkehrung des Glaubens an den Schöpfer in eine Form der Welterklärung hat die Christenheit immer wieder Schiffbruch erlitten ... Deshalb ist aus Gründen des Glaubens ein klarer Widerspruch notwendig ...“.

Eine Umfrage unter Studienanfängern der Universität Dortmund 2006 ergab, dass 12,5% Zweifel an der Evolutionstheorie hatten. Selbst unter künftigen Biologielehrern fanden sich 5,5% Zweifler. Der Aussage, dass ein höheres Wesen den Menschen im Wesentlichen in seinem jetzigen Aussehen geschaffen habe, stimmten 18% bzw. 10% zu. Auch unter Muslimen findet Evolutionskritik immer mehr Anklang. Bekanntester Autor ist Adnan Oktar (literarisches Pseudonym Harun Yahya) mit seinem 800 Seiten starken, aufwendig gemachten „Atlas der Schöpfung“, in dem es heißt: „Die Fossilien offenbaren, dass die Lebensformen der Erde sich niemals auch nur im Geringsten verändert haben ... Es gibt keine Evolution.“

Diese Entwicklung bewirkte eine Reihe von Gegenreaktionen: Am 4. Oktober 2007 verabschiedete die Parlamentarische Versammlung des Europarats in Straßburg eine Resolution (Nr. 1580): Die Gefahren des Kreationismus im Erziehungswesen. In 20 Paragraphen wird vor dem Einfluss des Kreationismus gewarnt, und die Mitgliedsstaaten werden aufgefordert, die Naturwissenschaft zu verteidigen und zu fördern, dem Kreationismus im Unterricht energisch entgegenzutreten, wenn er als wissenschaftliche Richtung auf der gleichen Ebene wie die Evolutionstheorie auftritt, und grundsätzlich allen kreationistischen Ideen in jedem Fach eine Absage zu erteilen, außer in der Religion (aus § 19).

Intelligent Design

Nach 1980 tauchte ein neues Schlagwort in der amerikanischen Debatte auf: „Intelligent Design“. Die Merkmale der Lebewesen seien nur durch eine intelligente Planung oder eine steuernde Vernunft erklärbar. Die Argumente dafür seien wissenschaftlicher Art, der Rückgriff auf religiöse Ideen sei nicht erforderlich. Am bekanntesten wurde Michael Behe mit dem Buch „Darwin's Black Box“ (1996), das auch ins Deutsche übersetzt wurde. Behe behauptet, dass die Wahrscheinlichkeit für die Entstehung der sinnvoll konstruierten Organe und Verhaltensweisen der Lebewesen durch Mutations- und Selektionsvorgänge so gering sei, dass sie als unmöglich gelten müsse. Die Evolution sei deshalb nicht „designfähig“. Sein anschauliches Beispiel dafür ist die Mausefalle. Sie sei trotz ihrer einfachen Konstruktion unreduzierbar komplex, weil sie nur funktionieren könne, wenn alle Teile eingebaut seien. Und da die Selektion nur Strukturen fördert, die funktionieren, könnte es Unfertiges in der Evolution nicht geben. Behe verschweigt allerdings, dass es für dieses „Synorganisationsproblem“ längst theoretische Lösungen und konkrete Modelle gibt. Jede Zwischenstufe zum heutigen Merkmal funktioniert und bildet die Basis für den nächsten Schritt ▶ 172. In einem solchen Fall gilt Behes Rechnung nicht.

Heute spielt das 1990 gegründete Discovery Institute in Seattle, das mit der Republikanischen Partei eng verbunden ist, die Hauptrolle in der Bewegung für ein „intelligentes Design“. Sein wichtigster Zweig, das „Center for Science and

▶ 172 Springfallen gibt es auch in der Natur, hier das Fangblatt einer Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*). Wie bei der Mausefalle wird eine elastische Spannung des Blatts plötzlich gelöst und es schnappt zu. Bei der Evolution dieser Falle waren alle Zwischenstufen ebenfalls funktionierende Fallen, Modelle dafür bieten andere Arten der Familie Sonnentaugewächse (*Droseraceae*).



Culture“, betont die zerstörerische Wirkung der Evolutionstheorie auf die Werte der Familie, der Moral und so weiter. Damit nimmt es die Debatte um das Menschenbild wieder auf, die bereits Bischof Samuel Wilberforce und Thomas Huxley bei ihrer berühmten Diskussion S.23 1860 in Oxford beschäftigte. In der Tat belegt die Ideologiegeschichte, dass Darwins Theorie immer wieder zur Entmenschlichung des Menschen missbraucht wurde. Erinnert sei an die deutsche Gesellschaft für Rassenhygiene, für deren menschenverachtende Ziele sich nach dem ersten Weltkrieg sowohl Ernst Haeckel als auch der bedeutende Zoologe August Weismann als Ehrenmitglieder einspannen ließen. Einen rassistischen Missbrauch des Darwinismus gab es auch anderswo, zum Beispiel durch den berühmten englischen Populationsgenetiker Ronald Fisher. Allerdings kommt der ideologische Darwinismus in der Geschichte der Neuzeit spät, nach den mechanistischen Menschenbildern der Aufklärungszeit, nach der französischen Revolution und sogar nach der Geschichtsideologie von Karl Marx. Man kann ihn also nicht für die unheilvolle Ideogeschichte insgesamt verantwortlich machen.

Die gerichtlichen Auseinandersetzungen um „Intelligent Design“ sind in den USA noch nicht ausgestanden. In Dover, Pennsylvania, fand der bisher wichtigste Prozess statt. Dort verlangte die ehrenamtliche Schulleitung von den Lehrkräften der High School, ein Papier vorzulesen, das die Evolutionstheorie angriff: „Die Theorie ist keine Tatsache. Es gibt Lücken in ihr, für die es keine Erklärung gibt.“ Die Schülerschaft wurde ermutigt, „Intelligent Design“ zu studieren. Das kreationistische Lehrbuch „Of Pandas and People“ wurde gleich mit 60 Exemplaren angeschafft. Die naturwissenschaftlichen Lehrer der Schule lehnte diese Anweisung mit Unterstützung vieler Eltern ab. In dem folgenden Verfahren wurde das anti-evolutionistische Papier von Richter John E. Jones III als unvereinbar mit der Verfassung der Vereinigten Staaten verworfen (Kitzmiller vs Dover 2005). Weder „Intelligent Design“ noch andere religiöse Alternativen zur Naturwissenschaft könnten an öffentlichen Schulen gelehrt werden. Da das US-Recht auf Präzedenzfällen beruht, gilt diese Entscheidung, bis sich ein höheres Gericht mit ihr befasst. Wie der politische Machtkampf in den USA ausgehen wird, ist also noch offen. Nichts spricht jedoch dafür, diese ebenso unsägliche wie unsinnige Debatte weiterhin nach Europa und nach Deutschland zu importieren.

Literatur

Die Werke Charles Darwins sind über <http://darwin-online.org.uk/> hervorragend erschlossen und recherchierbar. Neben den Originalausgaben sind in vielen Fällen auch deutsche Ausgaben aufgenommen.

- Ayala, F. (2007): Darwin's gift to science and religion. 256 S. Washington D.C. (National Academic Press).
- Baumunk, B.-M.; Rieß, J. (1994): Darwin und Darwinismus. Eine Ausstellung zur Kultur- und Naturgeschichte. Eine Publikation des Deutschen Hygiene-Museums. Akademie-Verlag (Berlin).
- Carroll, S.B. (2005): Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom. 350 S. New York (W.W. Norton & Co). – Deutsche Ausgabe: Carroll, S.B. (2008) Evo Devo – Das neue Bild der Evolution. 318 S. Berlin (Berlin University Press).
- Carroll, S.B. (2006): The making of the first. 301 S. New York (W.W. Norton & Co). – Deutsche Ausgabe: Carroll, S. B. (2008): Die Darwin-DNA: Wie die neueste Forschung die Evolutionstheorie bestätigt. 336 S. Berlin (S. Fischer).
- Cavalli-Sforza, L. L. (2003): Gene, Völker, Sprachen. Die biologischen Grundlagen unserer Zivilisation. 251 S. München (Deutscher Taschenbuch Verlag).
- Darwin, C. (1859): On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. 502 S. London (John Murray). – Deutsche Ausgaben: Darwin C. (1860) über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzenreich durch natürliche Züchtung, Erhaltung der vervollkommenen Rassen im Kampfe um's Daseyn. Stuttgart (Schweizerbart). [<http://darwin-online.org.uk/contents.html#books>]
- Darwin, C. (2008): Darwin für Kinder und Erwachsene – Die ungeheure Verschiedenartigkeit der Pflanzen und Tiere. Ausgewählt von Volker Mosbrugger. Illustriert von Hans Traxler. 115 S. Frankfurt a.M. (Suhrkamp)
- Darwin, C. (2008): Mein Leben. Vollständige Ausgabe der »Autobiographie« 279 S. Frankfurt a.M. (Insel-Verlag).
- Dawkins, R. (2000): Und es entsprang ein Fluß in Eden. Das Uhrwerk der Evolution. 189 S. München (Goldmann).
- Dawkins, R. (2008): Der blinde Uhrmacher: Warum die Erkenntnisse der Evolutionstheorie beweisen, dass das Universum nicht durch Design entstanden ist. 384 S. München (dtv).
- Dawkins, R. (2008): Geschichten vom Ursprung des Lebens: Eine Zeitreise auf Darwins Spuren. 928 S. Berlin (Ullstein).
- Dawkins, R. (2008): Gipfel des Unwahrscheinlichen: Wunder der Evolution. 366 S. Berlin (Rowohlt).
- Desmond, A.; Moore, J. (1995): Darwin. 864 Seiten. München (List).
- Fricke, H. (2007): Die Jagd nach dem Quastenflosser. 302 S. München (C.H.Beck).
- Glaubrecht, M. (2009): Es ist, als ob man einen Mord gesteht. 272 S. Freiburg i.B. (Herder).
- Grant, P. R. (1986): Ecology and Evolution of Darwin's Finches. Princeton, New York (Princeton University Press).
- Haffer, J. (1997): Species concepts and species limits in ornithology. In: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J. (eds): Handbook of the Birds of the World 4, 11-24. Barcelona • Mickoleit, G. (2004): Phylogenetische Systematik der Wirbeltiere. 675 S. München (Pfeil).
- Henrich, D.(ed.) (1982): Evolutionstheorie und ihre Evolution (Schriftenreihe der Universität Regensburg Bd.7). 204 S. Regensburg (Mittelbayerische Druckerei- u. Verl.-Ges.).
- Husemann, D. (2005): Die Neandertaler. Genies der Eiszeit. 263 S. Frankfurt a.M. (Campus Verlag).
- Jäger, G. (1869): Die Darwin'sche Theorie und ihre Stellung zu Moral und Religion. Stuttgart.
- Junker, T. (2006): Die Evolution des Menschen. – 127 S. München (Beck Verlag)
- Junker, T.; Hoßfeld, U. (2001): Die Entdeckung der Evolution. 264 S. Darmstadt (Wissenschaftliche Buchgesellschaft).
- Krebs, J.R.; Davies, N.B. (1984): Einführung in die Verhaltensökologie. 356 S. Stuttgart, New York (Thieme).
- Kull, U. (2007): Evolution in Stichworten. 402 S. Berlin, Stuttgart (Borntraeger).
- Kutschera, U. (2008): Evolutionsbiologie. 312 S. Stuttgart (Ulmer).
- Lack, D. (1947): Darwin's Finches. Cambridge (Cambridge University Press).
- Lewin, R. (1995): Die Herkunft des Menschen. Heidelberg (Spektrum Akademischer Verlag).
- Ligon, J.D. (1999): The Evolution of Avian Breeding Systems. S. Oxford (Oxford University Press).
- Mayr, E. (2005): Konzepte der Biologie. 247 Seiten. Stuttgart (Hirzel).
- Mayr, E. (2006): Das ist Evolution. 377 Seiten. München (Goldmann).
- Riedl,R. (2002): Riedls Kulturgeschichte der Evolutionstheorie. 200 S. Berlin etc. (Springer).
- Rieppel,O. (1992): Unterwegs zum Anfang.– Geschichte und Konsequenzen der Evolutionstheorie. 268 S. München (dtv).
- Schmid, R. (1906): Das naturwissenschaftliche Glaubensbekenntnis eines Theologen. 2. Aufl. Stuttgart 1906.
- Schneider, R.A. (2007): How to tweak a beak: molecular techniques for studying the evolution of size and shape in Darwin's finches and other birds. – Bioessays 29 (1):1-6.
- Schrenk, F. (2006): Die Frühzeit des Menschen. 128 S. München (Beck Verlag).
- Schrenk, F.; Müller, S. (2005): Die Neandertaler. 127 S. München (Beck Verlag)
- Spektrum der Wissenschaft (2000): Die Evolution des Menschen. – Spektrum der Wissenschaft Dossier 3/2000.
- Spektrum der Wissenschaft (2004): Die Evolution des Menschen II. – Spektrum der Wissenschaft Dossier 1/2004.
- Spektrum der Wissenschaften (2001–2002): Vom Affen zum Menschen. Spektrum Compact 1 / 2001 und 1/2002.
- Storch, V.; Welsch, U.; Wink, M. (2007): Evolutionsbiologie. 518 S. Berlin etc. (Springer).



- ## Dank

Die Herausgeber bedanken sich bei allen Autoren für die hervorragende Zusammenarbeit.

Julia Gritzka, Grafikerin am Museum für Naturkunde Stuttgart, hat den Band gestaltet. Ihr gilt unser spezieller Dank für ihr großes Engagement.

Dr. Jutta Eymann hat die Bildrecherche übernommen und wurde dabei von zahlreichen Kolleg/inn/en des Museums unterstützt, insbesondere Dr. Karin Wolf-Schwenninger. Hilfe bei der Bildbeschaffung erhielten wir auch von Franz Xaver Schmidt (SMNS), Dr. Friederike Woog (SMNS), Martina Rißberger (Museum für Naturkunde Berlin) und Prof. Dr. Norbert Lenz (Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe), Dr. Zwink (Württembergische Landesbibliothek).

Die Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums in Stuttgart, Mitherausgeber der Zeitschrift, hat den Etat zur Bildbeschaffung aufgestockt.

Darüber hinaus haben uns zahlreiche Fotografen Bilder unentgeltlich überlassen. Für diese Großzügigkeit danken wir insbesondere vom Naturkundemuseum Berlin: Nils Hoff, Hwa Ja Götz, C. Hellhake, Carola Radke, sowie: Archiv Bellinghausen, Dr. Arkhat Abzhanov (Harvard), P.H. Arnaud jr., Reimund Baumann (SMNS), Dr. Günter Bechly (SMNS), R. Bednarczuk (Zory), Jürgen Bednarzik, Dr. Rainer Berg (Langenargen), Prof. Dr. Martin Blum (Universität Hohenheim), Prof. Dr. Thomas Borsch (Berlin), Prof. Dr. Franz Brümmer (Universität Stuttgart), Dr. Federico Brown (MPI Tübingen), A. Chaine, Romeo Cotrus (Hemmingen), Nicolas Cottrell (WWF), J. Dalton, Dr. Dieter Fiege (Frankfurt a.M.), Sebastian

Autoren

Funke (Universität Bonn), Prof. Dr. Hans-Dieter Görtz (Universität Stuttgart), M. Grabert (SMNS), Alexander Gruhl (Berlin), Julia Gritzka (SMNS), C. Grünhagen, Andreas Hafen (Konstanz), Mathias Hahn (Stuttgart), Rotraud Harling (SMNS), Dr. Elmar Heizmann (SMNS), W. Henke, Prof. Dr. Peter Holland (Oxford), Dr. Joachim Holstein (SMNS), Klett-Verlag (Stuttgart), O. Leillinger, Prof. Dr. Reinhardt Møbjerg Kristensen (Kopenhagen), Dr. Lars Krogmann (SMNS), Dr. Axel Kwet (SMNS), Hans Lumpe (SMNS), B. Lyon, Kathrin Marquart (Stuttgart), Dr. Martin Nebel (SMNS), Georg Oleschinski (Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn), J. Regos, J. Rhode, K. Schacherl (Universität Heidelberg), Dr. Dieter Schlee (SMNS), Dr. Rainer Schoch (SMNS), H.W. Schafstall, Dr. Günter Schweigert (SMNS), Katharina Schmid (Nürtingen), Ulrich Schmid (SMNS), R.W. Schmitz, Dr. Martin Vinther Sørensen (Kopenhagen), Dr. Arnold Staniczek (SMNS), Prof. Dr. Johannes Steidle (Universität Hohenheim), Dr. Wolf Steiger (Stuttgart), Roland Steiner (Sindelfingen), Dr. Frank Steinheimer (Berlin), Günter Stephan (SMNS), Mikko Stenberg, Jon Sullivan, Dr. Cliff Tabin (Harvard), Beng Yong Tang (Bracknell), P. Tung, Philipp Vick (Universität Hohenheim), F.X. Wäckers, Thomas Weber (Universität Hohenheim), W. Wrede, Dr. Lip Kee Yap (Singapur), Zoo Berlin.

Dr. Ronald Fricke hat uns bei der Korrespondenz unterstützt. Zahlreiche Kolleginnen und Kollegen aus dem Museum und von den Universitäten Hohenheim und Stuttgart haben Manuskripte begutachtet und wertvolle Verbesserungsvorschläge gemacht.

(SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart)

Autoren

Dr. Günter Bechly ist Paläontologe und Biologe. Am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart ist er als Kurator für Bernstein und fossile Insekten tätig. Er ist Projektleiter der großen Sonderausstellung zum Darwinjahr 2009: „Der Fluss des Lebens – 150 Jahre Evolutionstheorie“.

Prof. Dr. Martin Blum ist Entwicklungsbiologe und Leiter des Instituts für Zoologie an der Universität Hohenheim in Stuttgart.

Dr. Ronald Fricke ist Ichthyologe (Fischkundler) am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart; er arbeitet an der Systematik, Zootaxonomie und Evolution von Fischen und ist im europäischen Naturschutz aktiv.

Dr. Matthias Glaubrecht ist Evolutionsbiologe und Leiter der Abteilung Forschung am Museum für Naturkunde Berlin. Er ist Autor zahlreicher populärwissenschaftlicher Fachbücher, zuletzt der Darwin-Biografie: „Es ist, als ob man einen Mord gesteht“ (Verlag Herder, Freiburg i.B. 2009).

Prof. Dr. Hans-Dieter Görtz ist Zoologe und Evolutionsbiologe und leitet am Biologischen Institut der Universität Stuttgart den Lehrstuhl für Zoologie. Seine Forschungsschwerpunkte sind die Symbiose und intrazelluläre Infektionen in Protisten.

Dr. Hansjörg Hemminger ist an der Universität Freiburg/Breisgau für das Fach „Verhaltensbiologie des Menschen“ habilitiert

und beschäftigt sich als Beauftragter für Weltanschauungsfragen der Evangelischen Landeskirche in Württemberg mit dem Kreationismus.

Isabel Koch ist Biologin und verantwortlich für die Bereiche Aquarium, Terrarium und Insektarium im Zoologisch-Botanischen Garten Wilhelma in Stuttgart.

Dr. Lars Krogmann ist Biologe und Kurator für Hautflügler (Wespen, Bienen, Ameisen) am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart. Seine Forschungsprojekte beschäftigen sich mit der Evolution und Systematik parasitärer Wespen.

Prof. Dr. Ulrich Kull lehrte als Professor der Universität Stuttgart Botanik und Allgemeine Biologie. Er ist Autor mehrerer Bücher und Mitherausgeber des Schulbuches „Linder, Biologie“.

Dr. Martin Nebel ist Botaniker am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. Schwerpunkte seiner Arbeit ist die Evolution der Moose und ihrer Pilzsymbiosen. Ulrich Schmid ist Biologe und Wissenschaftsautor. Er leitet die Abteilung Bildung und Öffentlichkeitsarbeit am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart.

Dr. Rainer Schoch ist Kurator für fossile Amphibien und Reptilien am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart.

Prof. Dr. Johannes Steidle ist Tierökologe an der Universität Hohenheim. Seine Schwerpunkte in der Forschung liegen im Bereich der Chemischen Ökologie, der Verhaltensökologie und der Biologischen Schädlingsbekämpfung.

Dipl. Biol. Philipp Vick ist Entwicklungsbio- loge und arbeitet als Doktorand am Institut für Zoologie an der Universität Hohenheim in Stuttgart.

Dr. Friederike Woog ist Ornithologin (Vogelkundlerin) am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart. Schwerpunkte ihrer Arbeit sind die Erforschung von Ökologie, Verhalten und Systematik von Vögeln.

Dr. Reinhard Ziegler ist Säugetierpaläontolo- ge am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart.

Bildnachweis

Abb. Nr. Bildautor

- | | | | |
|-----|---|-----|--------------------------------|
| 1 | G. Schweigert | 24 | F. Steinheimer |
| 2 | U. Schmid | 25 | English Heritage Photo Library |
| 3 | M. Rasser | 26 | English Heritage Photo Library |
| 4 | E. Heizmann | 27 | English Heritage Photo Library |
| 5 | C. Hellhake, Museum für Naturkunde Berlin | 28 | C. Grünhagen |
| 6 | R. Harling | 29 | J. Steidle |
| 7 | K. Schmid | 30 | J. Gritzka |
| 8 | Archiv SMNS (Reproduktion) | 31 | J. Gritzka |
| 9 | Archiv SMNS (Reproduktion) | 32 | J. Gritzka |
| 10 | Archiv SMNS (Reproduktion) | 33 | J. Gritzka |
| 11 | Archiv SMNS (Reproduktion) | 34 | J.E. Randall |
| 12 | Archiv SMNS (Reproduktion) | 35 | J. Gritzka |
| 13 | Archiv SMNS (Reproduktion) | 36 | J.E. Randall |
| 14 | Archiv SMNS (Reproduktion) | 37 | J. Jensen |
| 15 | Archiv SMNS (Reproduktion) | 38 | J. Gritzka |
| 16 | Archiv SMNS (Reproduktion) | 39 | J. Bednarzik |
| 17 | English Heritage Photo Library
By kind permission of the Darwin Heirlooms Trust | 40 | M. Stenberg |
| 18 | C. Radke, Museum für Naturkunde Berlin (Reproduktion) | 41 | J. Gritzka |
| 19 | N. Hoff, Museum für Naturkunde Berlin | 42o | J. Jensen |
| 20 | K. Kühner | 42u | R. Bednarczuk |
| 21o | P. Major; O. Fejfar | 43o | B.Y. Tang |
| 21u | G. Oleschinski, Steinmann-Institut der Universität Bonn | 43u | F. Teigler |
| 22o | Reproduced with permission from John van Wyhe (ed.):
The Complete Work of Charles Darwin Online
http://darwin-online.org.uk | 44 | J. Gritzka |
| 22u | C. Radke, Museum für Naturkunde Berlin | 45 | J. Gritzka |
| 23 | Reproduced with permission from John van Wyhe (ed.):
The Complete Work of Charles Darwin Online | 46 | U. Schmid |
| | | 47 | I. Koch, J. Gritzka |
| | | 48 | M. Dvorak |
| | | 49 | M. Dvorak |
| | | 50 | M. Dvorak |
| | | 51 | H.W. Schafstall, J. Rhode |
| | | 52 | A. Chaine |
| | | 53 | B. Lyon |
| | | 54 | B. Lyon |
| | | 55 | R. Baumann |
| | | 56 | M. Blum, P. Vick |
| | | 57 | M. Blum, P. Vick, T. Weber |
| | | 58 | M. Blum, P. Vick, T. Weber |
| | | 59 | A. Abzhanov |
| | | 60 | F. Brown |

Abb. Nr.

Bildautor			
61 A. Abzhanov, C. Tabin	96re N. Cottrell	131 P.H. Arnaud Jr.	169 Y. Lip Kee
62 M. Blum, P. Vick	97 H.D. Görtz	132 G. Bechly	170 M. Hahn
63 A. Abzhanov, C. Tabin	98 G. Bechly	133 A. Staniczek	171 R. Harling
64 M. Blum, P. Vick, T. Weber	99 J. Holstein	134 M.V. Sørensen & R.M. Kristensen	172 M. Grabert
65 G. Stephan	100 J. Holstein	135 M.V. Sørensen & R.M. Kristensen	
66 J. Gritzka	101 J. Holstein	136 M.V. Sørensen & R.M. Kristensen	
67 R. Schoch	102 D. Schlee	137 M.V. Sørensen & R.M. Kristensen	
68 R. Schoch	103 J. Swammerdam / L. Krogmann	138 S. Atkinson	
69 R. Baumann	104 Wikipedia	139 A. Gruhl	
70 R. Baumann	105 J. Sullivan, PDPhoto.org	140 E. Jimenez-Guri (mit freundlicher Genehmigung von Science)	
71 J. Steidle	106 J. Holstein	141 M.V. Sørensen & R.M. Kristensen	
72 F.X. Wäckers	107 W. Wrede	142 D. Fiege	
73 H. Smid	108 G. Stephan	143 G. Bechly nach Frenzel	
74 J. Steidle	109 G. Stephan	144 T. Borsch	
75 N. Fatouros	110 K. Marquart	145 Archiv SMNS	
76 R. Steiner	111 H. Lumpe	146 G. Bechly	
77 J. Steidle	112 G. Stephan	147 H. Haas	
78 Württembergische Landes- bibliothek Stuttgart (Reproduktion)	113 G. Stephan	148 F. Brümmer	
79 aus NATURA (Ernst Klett Verlag)	114 R. Harling	149 H. Hillewaert	
80 aus NATURA (Ernst Klett Verlag)	115 G. Stephan	150 A. Kwt	
81 M. Nebel, M. Preußing	116 Zoo Berlin	151 D. Fiege	
82 U. Schmid	117 J. Götz, Museum für Natur- kunde Berlin	152 R. Berg	
83 U. Schmid	118 P. Tung	153 G. Schweigert	
84 C. Leidenroth	119 A. Hafen	154 A. Kwt	
85 K. Schmid	120 Archiv SMNS (Reproduktion)	155 G. Bechly	
86 F. Brümmer	121 Archiv SMNS (Reproduktion)	156 G. Bechly	
87 Archiv Bellinghausen	122 Archiv SMNS (Reproduktion)	157 G. Bechly	
88 T. Wischuf	123 G. Oleschinski, Institut für Paläontologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität	158 B. Göçmen	
89 G. Stephan	124 W. Henke	159 G. Bechly	
90 J. Holstein	125 K. Schacherl, Institut für Geo- logie und Paläontologie der Universität Heidelberg	160 W. Steiger	
91 J. Holstein	126 H. Lumpe	161 G. Bechly	
92 H. Schmalfuss	127 R. Baumann	162 J. Regös	
93 S. Funke	128 G. Bechly	163 R. Cotrus	
94 U. Schmid	129 R.W. Schmitz	164 O. Leillinger	
95 R. Stawikowski	130 Cambridge University Library	165 K. Marquart	
96li K. Schmid		166 K. Marquart	
		167 J. Gritzka	
		168 J. Gritzka	

- 169 Y. Lip Kee
170 M. Hahn
171 R. Harling
172 M. Grabert

Umschlag

- Titelbild:
Lena Delta, Satellitenaufnahme
Department of the Interior / USGS
- Darwin Notebook B Page 36 / 37
Cambridge, University Library, Dar. Ms. 121

Käfer
J. Reibnitz, J. Gritzka

Impressum

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie C – Wissen für alle, Band 66|67, 2009

Herausgeber: Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart und
Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums in Stuttgart e.V.
© 2009, alle Rechte vorbehalten

Redaktion: Ulrich Schmid

Gestaltung: Julia Gritzka

Druck: Ungeheuer und Ulmer, Ludwigsburg

Lieferbar nur vom Herausgeber.

Herausgeber, Redaktion und Autoren sind zu erreichen unter:

Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Tel 0711/89 36-0, Fax 0711/89 36-100

www.naturkundemuseum-bw.de

Lieferbare Hefte

- 4** Ammoniten, 3.- **5** Pflanzenwelt im Wandel, 3.- **6** Meteorite und Meteorkrater, 3.-
9 Beuteltiere, 3.- **10** Vogelnester und Gelege, 4.- **12** Flechten, 4.- **13** Höhlen, 3.-
14 Winterschlaf, 3.- **15** Der Mensch im Eiszeitalter, 3.- **16** Staatenbildende Insekten und ihre
Bauten, 4.- **17** Asseln, 3.- **20** Vulkanismus, 4.- **21** Das Museum am Löwentor, 3.- **22** Umwelt
in Gefahr, 3.- **23** Der Weiße Jura der Schwäbischen Alb, 4.- **25** Das Stuttgarter Quartär, 4.-
26 Spinnentiere, 4.- **27** Führer durch das Museum am Löwentor, 4.- **28** Das Bernstein-Kabinett,
5.- **29** Heilpflanzen, 4.- **30** Aus der Geschichte des Stuttgarter Naturkundemuseums, 4.-
31 Bilder aus der Geschichte des Stuttgarter Naturkundemuseums, 3.- **32** Mineralien in der
Technik, 4.- **33** Das Tertiär in Südwestdeutschland, 4.- **34** Schloß und Park Rosenstein, 4.-
36 Der Posidonien-Schiefer und seine Fossilien, 4.- **37** Wirbellose Meeresbewohner, 6.- **38** Die
Pflanzenwelt Australiens, 4.- **39** Miozäne Großsäugetiere, 4.- **40** Auf gläsernen Schwingen:
Schwebfliegen, 5.- **41** Mythos Schlange, 5.- **42** Parasiten, 5.- **43** Das Randecker Maar, 6.-
44 Urmenschen, 5.- **45** Nusplinger Plattenkalk, 6.- **46** Tiere im Stadtpark, 7.- **47** Natur in der
Stadt, 7.- **48** Regenwald, 7.- **49** Ur-Geziefer, 7.- **50** Indikator Flechte, 7.- **51** Frösche und Co.,
7.- **52** Mammut & Höhlenbär, 7.- **53** Eintagsfliegen, 7.- **54** Jahresbericht 2002, 1.-
55 Jahresbericht 2003, 1.- **56** Farben der Natur, 7.- **57** Jahresbericht 2004, 1.- **58** Käfer in
Holz, 7.- **59** Mineralien, 7.- **60** Jahresbericht 2005, 1.- **61** Kupferzell, 7.- **62** Jahresbericht
2006, 1.- **63** Schloss Rosenstein, 7.- **64** Jahresbericht 2007/2008, 1.- **65** Gehölze 7.-

Heft Nr. Titel, Preis

Bestellung

per Mail, Fax, Brief oder telefonisch an:

Gesellschaft zur Förderung des
Naturkundemuseums Stuttgart
Rosenstein 1
70191 Stuttgart

Mail: museum.smns@naturkundemuseum-bw.de

Telefon: 0711/89 36-115

Fax: 0711/89 36-100

Lieferung erfolgt gegen Rechnung

20% Rabatt ab 10 Exemplaren
einer Nummer

INDEX

Stichwortverzeichnis

A

Adaptive Radiation 52, 69

Aggression 107

Aktualismus 19

Algen 80, 89, 96f, 112

Allel 11, 101, 114, 122f

Alphatier 104f

Altruismus 5, 100f, 105f, 113, 114

Ameisen 83, 105, 113, 117f

Amphibien (systematischer Überblick) 166

Archaeabakterien 90, 151, 156

Archaeopteryx 11, 22

Archipel 13

Artbegriff 5, 50f

Artbildung (Speziation) 5, 13, 38ff, 49

- geografische 42, 48

- mit Gradienten 45

- sympatrische 46, 48

Arthropoda (Gliederfüßer) 72, 73, 164, 165

Artkonstanz 15

Artkonzept 40

- biologisches 40, 50

- evolutionäres 40

- genetisches 40

- phylogenetisches 40

Atmung 75f, 79

Aurignacien 143

Australopithecus 136

B

Bakterien 89f, 96, 135

Bienen 105, 117f

Biodiversität 13

Biogenetische Regel 24f

Biogeografie 23

Blütenpflanzen 89f, 94f

BMP4 66f

Brückenechsen 131

Buntbarsche 47f

Bursadrüse 60

C

Calmodulin 67, 68f

Châtelperronien 147

Chloroplasten 90, 99

Choanen 79

Chromosomen 26, 46, 63, 119, 122f, 142,

146, 154

Coevolution 5, 81f, 113

- biochemische 85f

Cro-Magnon 141, 147

Cyanobakterien (Blaualgen) 90, 135

D

Darmbakterien 89, 95f

Darwinfinken 8, 32f, 52f, 62f, 68f

Desoxyribonucleinsäure (DNA, DNS) 26,

63f, 68f, 90, 131, 140, 141, 146, 152f,

154f

Domatien 82

E

Echsen (systematischer Überblick) 167

Ectomykorrhiza 92f3

Eiszeit 42

El Nino 54

Embryo, Embryonalentwicklung 24f, 62f,

66f, 74

Endemismus 13

Endomykorrhiza 92f3

Endosymbiontentheorie 88f, 90f, 144

Eukaryota 90, 97, 151, 161

Eusozialität 115f, 122f

Eva 139f, 141f

Evo-Devo 5, 25, 27, 66

F

Fische (systematischer Überblick) 166

Fitness 12, 50, 58, 101f, 106, 111, 113,

114, 119f

Flechten 96f, 162

Fleischflosser (Sarcopterygier) 71f, 74, 77,

132

Fossilien 7f, 9, 14, 18, 22, 40, 67, 70f,

144

Fotosynthese 90, 112

G

Galápagos 32f, 39, 52f, 62f

Gattungshybrid 47

Genfluss 51

Genpool 11, 41, 55

Gesamtfitness 116

Geschlechtsbestimmung 105

Gliederfüßer 72, 73, 162, 155, 165

Gradualismus 11

H

Haplodiploidie, haplodiploider Erbgang

122f

Hardy-Weinberg-Gesetz 26

Hautflügler (Hymenoptera) 116f, 122f

Homo 138f

Homo neanderthalensis 136f 140f, 146f

Homo steinheimensis 141

homolog, Homologie 19, 67, 74

Hybride, Hybridisierung 13, 46, 48, 55

Hymenoptera 116f, 122f

I

Infantizid 107f

Insekten 73, 81f, 89, 94f, 165

Insektenstaaten 115f, 122

Inselbiogeografie 40

Intelligent Design 5, 173f, 178f

Introgression 55

Isolation 26, 44, 55

Isospezies 51

J

Jungfernzeugung (Parthenogenese) 87

K

Kanarische Inseln 9, 13, 62

Katastrophentheorie 18

Kiemen, Kiemenatmung 75f

kin selection 119

Kladistik 26, 149

Klassifikation 15

Kommentkampf 107

Konvergenz, konvergent 148, 152, 166

Kreationismus 5, 173f

L

Lamarckismus 17

Lebende Fossilien 5, 124f

Lunge 75f

Lungenfische (Dipnoi) 74, 124, 132, 150

M

Makroevolution 26, 176

Maximum Likelihood 155

Megasubspezies 51

Melanin 60

Missing Link 22, 25

Mitochondrien 90, 99, 144f, 158, 161

Mitochondrien-DNA (mt-DNA) 144

Molekulare Systematik 152f

Molekulare Uhr (molecular clock) 38, 138, 140

Monogamie 109

monophyletisch, Monophylum 149, 166, 169

Multiregionales Modell 141

Mutation 11f, 26, 41, 48, 63f, 67, 140, 144, 178

Mutualismus 82, 89, 111

Mykorrhiza 89f, 93, 98f

- arbuskuläre 92f

- Ectomykorrhiza 92f

- Endomykorrhiza 92f

N

Neandertaler (Homo neanderthalensis) 136f, 140f, 146f

Nektarien 82

Neumundtiere (Deuterostomia) 157, 158, 164, 165

O

Ökologische Nische 41, 46, 51, 112
Ontogenese 24, 152
Out of Africa 141

P

parapatrisch 51
paraphyletisch, Paraphylum 150f
Parasit 87f, 111, 157, 158
Parasitoid 87
Paraspezies 51
Parthenogenese 87
Pathogen 88, 90
Pax6 67
PCR (Polymerase-Kettenreaktion) 152, 153
Phylogene 24
Phylogenetische Systematik 116, 148
Phytoseiulus persimilis 82
Pilze 84, 87, 89f, 92f, 151, 159, 161f
Polyandrie 104
Polygamie 109
polyphyletisch, Polyphylum 150f
Polyploidie 46f
Prokaryota 90f
proximat 103, 113

Q

Quastenflosser 74, 130f, 148

R

Resistenz 85
Rote Königin (Red Queen) 87f
Rundmäuler 166

S

Säugetiere (systematischer Überblick) 170
Schwimmblase 75
Seitenlinienorgan 79
Sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe 84
Selektion (natural selection) 5, 9, 11f, 13, 20f, 23, 41, 46, 48, 52, 56, 59, 63, 66f, 81f, 87, 95, 115f, 178
Selektion, sexuelle 52, 56, 59
Sintflut 39, 174

Soziale Insekten 115ff

Soziobiologie 27, 120
Spermium 108, 118, 122f, 144
Spritzloch 79

Stammbaum 8, 17, 25, 67, 72, 136, 144, 149, 155
Steigbügel (Stapes) 79
Stromatolith 135
Subspezies 50f
Superspezies 51
Symbiose, Symbiont 5, 82, 89f, 97f, 112f, 144, 157
sympatrisch 51
Symplesiomorphie 150f
Synapomorphie, synapomorph 149f
Synthetische Theorie 11
Systematik 5, 16, 26, 148, 155

T

Termiten 105, 116f, 122
Tetrapoda (Vierfüßer, Landwirbeltiere) 14, 70f, 75f, 79f, 132
Transmutation, Transmutations-Theorie 32, 34, 37
Trophobiose 111f

U

ultimat 103
Urmundtiere 164

V

VA-Mykorrhiza 98
Variation 15, 32, 63f, 66, 151
Vögel (systematischer Überblick) 169

W

Weichtiere, Mollusken 73, 128, 155, 157, 158, 164
Wirbeltiere 73f, 155

Z

Zellorganellen 90, 99