

Herausgeber:

Studiengemeinschaft Wort und Wissen e.V.,
Rosenbergweg 29, D-72270 Baiersbronn,
Tel. (0 74 42) 8 10 06, Fax (0 74 42) 8 10 08
email: sg@wort-und-wissen.de

Redaktion:

Dr. Harald Binder, Konstanz
Dr. Martin Ernst, Kirchzarten
Dr. Reinhard Junker, Baiersbronn

Korrespondenzadresse:

Dr. Reinhard Junker, Rosenbergweg 29,
D-72270 Baiersbronn

Graphik/Design:

Regine Tholen AGD, Langgöns

Druck und Bindung:

Dönges Druck und Medien, Dillenburg

Erscheinungsweise und Bezugsbedingungen:

Die Zeitschrift erscheint zweimal jährlich.
Jahresbezugspreis € 15,00; für Studenten
€ 10,00; Preise **inkl.** Versandkosten und
MwSt. Auslandspreise auf Anfrage.
Einzelhefte: € 8,50 (inkl. Versandkosten).

Bestellungen richten Sie an den Herausgeber.
Das Abonnement kann zum Jahresende gekündigt werden. Die Kündigung muß schriftlich erfolgen.

Alle Rechte vorbehalten.

Die Verantwortung für den Inhalt tragen die jeweiligen Autoren. Der Herausgeber und die Redaktion identifizieren sich nicht zwangsläufig mit allen Details der Darlegungen.

Titelbild: „Rote Perlen“ auf kargem Untergrund: Die Berg-Hauswurz (*Sempervivum montanum*). Sie gehört zu den sogenannten CAM-Pflanzen (s. S. 4). Die CAM-Photosynthese ist einer der Photosynthesemechanismen, deren Entstehung im ersten Beitrag dieser Ausgabe beleuchtet werden. (Foto: Richard WISKIN)

STUDIUM INTEGRALE

journal

15. Jahrgang/Heft 1 – April 2008

I N H A L T

| | | |
|----------------------|--|----|
| <i>H. Kutzelnigg</i> | Zur Evolution der C ₄ -Pflanzen. Ist C ₄ -Photosynthese 45-mal unabhängig voneinander entstanden? _____ | 3 |
| <i>H. Ullrich</i> | Sind Vogelflügel umgestaltete Dinosaurierhände? Zum Konflikt zwischen fossilen und entwicklungsbiologischen Daten bei der phylogenetischen Herleitung des Vogelflügels _____ | 18 |

Kurzbeiträge

| | | |
|----------------------------------|---|----|
| <i>R. Junker</i> | Der Wurmfortsatz als Rettungsstation _____ | 31 |
| <i>H. Ullrich</i> | Augenblicke – raffiniertes Design der Linsenaugen _____ | 32 |
| <i>W. Lindemann</i> | Trilobiten: Radiation von Grundtypen? _____ | 35 |
| <i>T. Waldminghaus</i> | Molekulare Uhren: Die Zeiten ändern sich _____ | 37 |
| <i>H. Binder</i> | Parasitoide Schlupfwespen und ihre Wirte – eine komplexe Manipulation _____ | 39 |
| <i>N. Winkler</i> | Ameisen: Neue Überraschungen, Teil IV _____ | 41 |
| <i>T. Haller & C. Heilig</i> | Spinnen-Design oder Spinnen-„Design“? Essay zu einem vieldiskutierten Begriff _____ | 43 |

Streiflichter

| | |
|---|----|
| Bernstein – Einblicke in vergangene Ökologie I: Ältester fossiler Hinweis auf Orchideen und deren Bestäuberin _____ | 46 |
| Bernstein – Einblicke in vergangene Ökologie II: Käfer beim Einsatz chemischer Waffen ertappt | 47 |
| Neues zur explosiven Artbildung | |
| Menschliche Augen sind einzigartig _____ | 49 |
| Gleiche Konstruktion – gleiches Design oder gleiche Umweltbedingungen? | |
| Kraftwerke zu Linsen | |
| Mensch und Schimpanse noch weiter auseinander _____ | 50 |
| Beutenkäfer bestiehlt Bienen | |
| Fliegen fliegen nicht zufällig _____ | 51 |
| Räuberischer Pilz in fossilem Harz aus der Kreide | |
| Genomforschung – Wieviel „Schrott“ bleibt übrig? oder: Wie findet man bisher übersehene bedeutsame DNA-Sequenzen? _____ | 52 |
| Pflanzliche Wiederbesiedlung in der Polarregion | |

Rezensionen

| | | |
|------------------|---|----|
| <i>S. Namsor</i> | The superordinate Pterosaur. Evolution as deduced from the Evolution of their wings (D. Schaller) _____ | 55 |
| <i>R. Junker</i> | The Design Matrix (M. Gene) _____ | 56 |

EDITORIAL

Die Photosynthese der grünen Pflanzen ist der bedeutendste und produktivste biochemische Prozess der Erde. Die meisten Lebewesen sind von ihm direkt oder indirekt abhängig. Durch die Photosynthese wird die von der Sonne kommende Lichtenergie in chemische Energie umgewandelt und auf diese Weise für die Biosphäre zugänglich gemacht.

Dieser grundlegende Prozess läuft nach verschiedenen Mechanismen ab, für deren Entstehung unterschiedliche Hypothesen diskutiert werden. So wird eine besondere Form, die sogenannte C_4 -Photosynthese, als Beleg für Makroevolution diskutiert. Denn der C_4 -Weg der Photosynthese unterscheidet sich deutlich von der C_3 -Photosynthese der meisten Pflanzen. Er ist in mancher Hinsicht effektiver als die C_3 -Form und es gibt C_3 - C_4 -Mischtypen, die sowohl C_3 - als auch C_4 -typische Elemente vereinigen. Handelt es sich dabei um Makroevolution *in statu nascendi*? Herfried KUTZELNIGG widmet sich in seinem Beitrag besonders dieser Frage und kommt zum Schluss, dass die vorliegenden Daten mindestens ebenso gut zum Konzept polyvalenter Grundtypen passen. Demnach ist der C_4 -Komplex zum Erbgut der Vorfahren bereits latent vorhanden und kann im Bedarfsfall aktiviert werden. Dieses Konzept passt neben anderem auch zum Befund der unsystematischen Verteilung der C_4 -Photosynthese im System der Pflanzen. Evolutionstheoretisch müsste nämlich eine 45-malige unabhängige Entstehung des C_4 -Komplexes angenommen werden.

Diese rekordverdächtig hohe Anzahl von Konvergenzen verlangt nach Erklärungen. So wurde angenommen, der Selektionsdruck von der C_3 -Photosynthese in Richtung C_4 -Photosynthese sei extrem hoch, weil das Schlüsselenzym der C_3 -Photosynthese, die Rubisco, eine Fehlkonstruktion darstelle, während das C_4 -typische Enzym PEP-Carboxylase wesentlich besser arbeite. Dies überrascht allein schon deshalb, weil die Rubisco das häufigste Enzym auf unserem Planeten ist, und KUTZELNIGG stellt denn auch Argumente zusammen, die zeigen, dass die Annahme einer Fehlkonstruktion unberechtigt ist.

Das gilt auch für das wohl berühmteste Beispiel einer vermeintlichen „Fehlkonstruktion“, den Wurmfortsatz des menschlichen Blinddarms. Zweifel an dessen Mängel waren schon länger angebracht, nun aber dürften neue Erkenntnisse end-

gültig gezeigt haben, dass der Wurmfortsatz in Wirklichkeit ein nützliches Organ ist. Reinhard JUNKER berichtet darüber im Beitrag über den Wurmfortsatz als „Rettungsstation“.

Ebenfalls ein häufig zitiertes Beispiel eines evolutionär bedingten Mangels, der einem Schöpfer nicht unterlaufen wäre, ist die inverse („verkehrte“) Lage der Netzhaut des Linsen Auges der Wirbeltiere. Auch dazu wurden schon viele Gegenargumente angeführt, und auch hier liegen neue Studien vor, die im Gegenteil ein „geistreiches Design“ aufdecken, wie Henrik ULLRICH berichtet.

„Design“ ist überhaupt immer wieder ein Thema in der heutigen Biologie – mehr denn je, und zwar nicht wegen der „Intelligent Design“-Bewegung, sondern weil die Strukturen und Abläufe, die Biologen entdecken, den Forschern ein entsprechendes „Design“-Vokabular abnötigen. In mehreren Beiträgen dieser Ausgabe geht es um dieses „reizende“ Thema. Theresa HALLER und Christoph HEILIG widmen sich dem sich wandelnden Bedeutungsgehalt dieses Begriffs in einem Essay und machen darauf aufmerksam, dass der „Design“-Begriff zunehmend seiner ursprünglichen Bedeutung entfremdet und evolutionstheoretisch gefüllt wird. Diese Entwicklung ist problematisch, weil es schwierig wird, sich zu verständigen, wenn eingeführte Begriffe mit ganz neuem Inhalt gefüllt werden.

Ein kontroverses Thema der Evolutionsforschung ist die hypothetische stammesgeschichtliche Verbindung zwischen Theropoden-Dinosauriern und Vögeln. Dass die heutigen Vögel der letzte übriggebliebene Ast des Dinosaurier-Stammbaums sind, gilt für viele als nahezu bewiesen. Doch manche Merkmale sperren sich gegen diese Deutung. Dazu gehört der Bau der Dinohand, aus der der Vogelflügel evolutionstheoretisch abgeleitet wird. Henrik ULLRICH hat die einschlägigen Arbeiten zu diesem Thema gesichtet und kommt zum interessanten Ergebnis, dass die Befunde eine vielfältige und sehr kontroverse Deutung erlauben und kein klares Bild ergeben. Einmal mehr zeigt sich, dass je nach Perspektive verschiedene, sich widersprechende Homologiezuweisungen resultieren. Ein Schlüssel zur Bestimmung der „korrekten“ (stammesgeschichtlich relevanten) Homologie liegt aber nicht vor. Damit liefert der Vergleich von Dinohand und Vogelflügel keinen unabhängigen Beleg für eine gemeinsame Abstammung.

Zur Evolution der C₄-Pflanzen

Ist C₄-Photosynthese 45-mal unabhängig voneinander entstanden?

Herfried Kutzelnigg, Agnes-Miegel-Str. 26, 40882 Ratingen

Zusammenfassung: Neben der gewöhnlichen Photosynthese (C₃-Photosynthese) gibt es als weiteren Typ noch die so genannte C₄-Photosynthese, die sich biochemisch und anatomisch deutlich unterscheidet. Diesem zweiten Weg folgen etwa 2-3% aller Blütenpflanzen. Sie sind breit über das System verteilt, so dass heute eine mindestens 45-malige Neuentstehung angenommen wird.

C₄-Photosynthese ist bei hohen Temperaturen und hoher Lichtintensität der C₃-Photosynthese deutlich überlegen. Es ist aber nicht so, wie verschiedentlich behauptet wird, dass C₄-Photosynthese der evolutiv fortgeschrittene Weg ist, während C₃-Photosynthese und das mit ihr assoziierte Enzym Rubisco eine Fehlkonstruktion darstellen. Die gängige Vorstellung über die Entstehung der C₄-Photosynthese ist die, dass die zahlreichen dafür notwendigen genetischen Voraussetzungen immer wieder konvergent neu entstanden sind. Dies ist aber in hohem Maße unwahrscheinlich.

Der vorliegende Artikel bespricht die zum Verständnis der Herkunft des C₄-Weges nötigen Grundlagen der Anatomie, Biochemie, Ökophysiologie und Entwicklungsbiologie und schlägt als alternatives Erklärungsmodell für die Entstehung der C₄-Photosynthese vor, dass der C₄-Komplex jeweils im Erbgut der Vorfahren bereits latent vorhanden war, um im Bedarfsfall aktiviert zu werden.

Einleitung

Bei der Photosynthese der grünen Pflanzen wird die von der Sonne kommende Lichtenergie in chemische Energie umgewandelt, die für den Aufbau organischer Verbindungen gebraucht wird. Man unterscheidet zwei nacheinander ablaufende Reaktionen: Bei der so genannten **Lichtreaktion** wird das Sonnenlicht zur Spaltung von Wasser verwendet. Dabei entsteht die in Form von ATP gespeicherte chemische Energie sowie der für den Stoffaufbau so wichtige reaktionsfähige Wasserstoff (gebunden an NADP). Der frei werdende Sauerstoff wird an die Atmosphäre abgegeben. Die nachfolgende chemische Reaktion ist nicht direkt lichtabhängig und wird daher als **Dunkelreaktion** bezeichnet. Hierbei wird Kohlendioxid im Standardfall von einem Molekül mit fünf Kohlenstoff-Atomen (Ribulose) gebunden, und es entstehen zwei Moleküle mit drei C-Atomen (sog. C₃-Körper).

Dieser weltweit einmalige Prozess wird durch das Enzym **Rubisco** (= Ribulose-1.5.bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase) katalysiert. Die so entstandenen C₃-Verbindungen sind Ausgangsbasis für den Aufbau von Kohlenhydraten und anderen organischen Verbindungen. Der bei der Reaktion zunächst verbrauchte C₅-Körper wird schließlich durch einen als **Calvin-Zyklus** bezeichneten Stoffwechselweg regeneriert.

Den hier beschriebenen Standardfall nennt man **C₃-Photosynthese**, weil das erste fassbare Photosyntheseprodukt ein Molekül mit 3 C-Atomen ist.

Neben dieser C₃-Photosynthese gibt es noch eine weitere Möglichkeit, die so genannte **C₄-Photosynthese**, bei der ein Molekül mit 4 C-Atomen das erste Photosyntheseprodukt darstellt. Diesem zweiten Weg folgen etwa 2-3% der Blütenpflanzen. Im Wesentlichen handelt es sich dabei um einen Prozess, der Kohlendioxid anreichert, welches dann nach dem oben beschriebenen Muster der Dunkelreaktion der eigentlichen Photosynthese zur Verfügung gestellt wird. Diese Dunkelreaktion findet typischerweise in den auffällig vergrößerten Zellen der Leitbündelscheide im Blattinneren statt, die wegen ihrer kranzförmigen Anordnung allgemein als **Kranzzellen** bezeichnet werden. Die Vorfixierung des CO₂ erfolgt durch das Enzym **PEP-Carboxylase** (= Phosphoenolpyruvat-Carboxylase). Kennzeichnend für C₄-Pflanzen ist also eine der Dunkelreaktion vorgeschaltete CO₂-Fixierung.

Ihren vollen Nutzen entfaltet die C₄-Photosynthese bei hohen Beleuchtungsstärken, wie wir sie etwa in den Tropen vorfinden, oder auch unter bestimmten anderen Randbedingungen (vgl. Abschnitt „Ökophysiologie“).

Bekannte Nutzpflanzen mit C₄-Photosynthese sind Mais und Zuckerrohr sowie Mohren- und Rispenhirse.

Zur Unterscheidung von anderen Mechanismen der CO₂-Anreicherung sind nach SAGE (2004) C₄-Pflanzen so definiert, dass das gesamte in der Dunkelreaktion der Photosynthese durch das Enzym Rubisco verarbeitete Kohlendioxid auf die Tätigkeit der PEP-Carboxylase zurückgeht.

Unsere Kenntnis über C₄-Pflanzen ist noch nicht sehr alt. Ein erster Übersichtsartikel wurde von DOWNTON (1975) vorgelegt. Zahlreiche einschlägige Artikel wurden 1999 von SAGE & MONSON in Buch-



Abb. 1: Die Grüne Borstenhirse (*Setaria viridis*) ist eines der wenigen Beispiele der heimischen wild vorkommenden C_4 -Pflanzen. Man findet das Gras vor allem auf sandigen Äckern.
Foto: Hiroshi MORIYAMA, mit freundlicher Genehmigung.

form herausgegeben. Der jüngste Überblicksartikel stammt von SAGE (2004). Ein großer Teil der im Folgenden wiedergegebenen Daten entstammt den beiden letzteren Arbeiten.

C_4 -Photosynthese soll im Laufe der Evolution mehrfach unabhängig voneinander entstanden sein und das in völlig verschiedenen systematischen Einheiten des Pflanzenreichs. Nach neuesten Daten vermutet man eine mindestens 45-malige

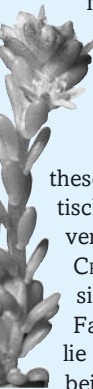
CAM-Photosynthese

Außer dem C_3 -Weg und dem C_4 -Weg gibt es noch einen dritten Weg der Photosynthese, nämlich die CAM-Photosynthese. Diesem Weg folgen etwa 16.000 bis 20.000 Arten, das sind bezogen auf Blütenpflanzen etwa 5-7%. CAM-Photosynthese ist benannt nach der Familie der Dickblattgewächse (Crassulaceae), bei der dieser Weg zuerst nachgewiesen wurde (Crassulacean Acid

Metabolism = Crassulaceen-Säurestoffwechsel; die Abb. zeigt das Fettkraut als einen Vertreter). Er hat mit der C_4 -Photosynthese sehr viel gemeinsam (vgl. Abb. 3) und kann auch als deren Variante aufgefasst werden. Bei der CAM-Photosynthese sind die beiden Teilprozesse der Photosynthese (Licht- und Dunkelreaktion) nicht räumlich, sondern zeitlich getrennt, indem das Kohlendioxid nachts in Form von organischen Säuren (Äpfelsäure) gespeichert wird, um tagsüber bei geschlossenen Spaltöffnungen wieder freigesetzt zu werden und damit der Photosynthese zur Verfügung zu stehen.

Der Vorteil ergibt sich vorwiegend auf trockeneren Standorten. In

der Hitze des Tages können die Spaltöffnungen des Blattes geschlossen sein, um Wasserverluste niedrig zu halten; trotzdem steht genügend gespeichertes CO_2 zur Verfügung. Nachts, wenn die Luft abkühlt und feuchter wird, können die Spaltöffnungen geöffnet und erneut CO_2 für den nächsten Tag aufgenommen und gespeichert werden.



Auch die CAM-Photosynthese ist breit und unsystematisch über das Pflanzensystem verteilt (WINTER & SMITH 1996, CRAYN et al. 2004). Man findet sie sogar bei drei Familien der Farnpflanzen und einer Familie der Nacktsamer, insgesamt bei der beachtlichen Zahl von 33 Pflanzenfamilien. Schwerpunkte liegen bei Arten extrem trockener Standorte, namentlich bei wasserspeichernden Pflanzen (Sukkulenten) und bei Epiphyten tropischer Wälder.

Die Diskussion über die Evolution der CAM-Pflanzen bringt viele Parallelen zur C_4 -Photosynthese. Wir wollen uns aber hier auf letztere konzentrieren.

Neuentstehung der C_4 -Photosynthese (SAGE 2004). Diese bemerkenswerte Hypothese hat Biologen immer wieder in Erstaunen versetzt. Es ist nur schwer erklärbar, wie ein so komplexer alternativer Stoffwechselweg gleich in so vielen Fällen parallel entstehen konnte.

Das Erstaunen ist bis zum heutigen Tag geblieben, und so scheint es lohnend, einmal näher zu betrachten, was derzeit über C_4 -Photosynthese sowie ihre Verbreitung und Entstehung bekannt ist.

Verbreitung der C_4 -Photosynthese

Verbreitung im Pflanzensystem. Man nahm lange Zeit an, C_4 -Photosynthese wäre auf die Angiospermen (= Bedecktsamige Blütenpflanzen) begrenzt. Allerdings wusste man schon lange, dass alle Cyanobakterien und viele Algen ebenfalls Mechanismen zur vorgeschalteten CO_2 -Konzentrierung besitzen. Vor kurzem wurde dann auch bei einem einzelligen Organismus, der Kieselalge (Diatomee) *Thalassiosira weissflogii*, eine typische C_4 -Photosynthese festgestellt (REINFELDER et al. 2000; 2004). Dies ist der bisher erste Fall einer C_4 -Pflanze außerhalb der Angiospermen. Da man aber inzwischen auch Angiospermen kennt, bei denen alle Prozesse der C_4 -Photosynthese in ein- und derselben Zelle ablaufen, ist an dieser Stelle die Grenze zwischen Angiospermen und anderen grünen Pflanzen aufgeweicht worden.

Von den etwa 300.000 Arten der Angiospermen sind knapp 8.000 C_4 -Pflanzen, also rund 2-3%. Diese nehmen allerdings aufgrund ihrer hohen Individuenzahlen etwa 17% der Landoberfläche ein und bestreiten Hochrechnungen zufolge bis zu 30% der globalen Photosynthese.

Wegen der weltweiten Klimaerwärmung ist schon in naher Zukunft mit einem Anstieg der C_4 -Photosynthese zu rechnen, dem allerdings die ebenfalls ansteigende Kohlendioxid-Konzentration der Atmosphäre entgegenwirken wird.

Der C_4 -Merkmalskomplex kommt an den verschiedensten Stellen des Systems der Angiospermen vor (Tab. 1). Es sind 3 Familien der Einkeimblättrigen (Monokotyledonen) und 16 Familien der Zweikeimblättrigen (Dikotyledonen) betroffen. Insgesamt gibt es C_4 -Photosynthese bei 19 Familien, 490 Gattungen und 7.600 Arten.

Die meisten C_4 -Pflanzen findet man bei den Einkeimblättrigen. Spitzenreiter ist die Familie der Süßgräser (Poaceae) mit 4.500 Arten. Hier haben 372 Gattungen C_4 -Arten und 428 Gattungen C_3 -Arten. Es folgen die Cyperaceae (Sauergräser) mit 1.500 Arten. Demgegenüber treten die Zweikeimblättrigen mit insgesamt nur etwa 1.200 Arten deutlich zurück. Hier stehen an erster Stelle die Gänsefußgewächse (Chenopodiaceae) mit etwa 550 Arten.

Geographische Verbreitung der C₄-Pflanzen.

Der Verbreitungsschwerpunkt der C₄-Pflanzen liegt im tropischen/subtropischen Bereich, namentlich in offenen, heißen Graslandschaften mit zeitweilig reichen Niederschlägen. Darüber hinaus stellen sie aber auch typische Elemente von Salzstandorten unterschiedlicher Klimazonen dar.

In Mitteleuropa spielen C₄-Pflanzen eine absolut untergeordnete Rolle, wenn man einmal von der zunehmenden Maiskultur absieht. Als heimische Wildpflanzen gibt es einige wenige Arten der Meeresküste, z.B. das Kali-Salzkraut. Im Binnenland findet man C₄-Arten an Salzstandorten, auf sandigen Äckern, Industriebrachen, Bahngelände usw. Hierher gehören vor allem *Amaranthus*-Arten (Fuchsschwanz), und verschiedene Fingergräser wie *Setaria* (Borstenhirse, Abb. 1), *Digitaria*-Arten (Fingerhirse) und *Echinochloa* (Hühnerhirse). Diese Arten sind ganz überwiegend erst in jüngerer Zeit bei uns eingeschleppt worden und zeigen im Rahmen der globalen Erwärmung Ausbreitungstendenzen.

Das Nebeneinander von C₃- und C₄-Photosynthese im Pflanzensystem

Ebene der Familien: Es gibt (fast) keine reinen C₄-Familien. Interessanterweise ist die C₄-Photosynthese ein Phänomen, das so gut wie nie als durchgängiges Charakteristikum einer Pflanzenfamilie in Erscheinung tritt. Wie aus Tab. 1 hervorgeht, ist der Anteil der C₄-Pflanzen an den Familien sehr unterschiedlich. Er liegt oft nur um 1% und erreicht bei den Gräsern mit 46% der Arten seinen Höchstwert. Einzige Ausnahme ist die mit nur 5 Arten sehr kleine Familie der Gisekiaceae, die alle dem C₄-Weg folgen.

Ebene der Gattungen: Mischgattungen mit C₃- und C₄-Arten. Gattungen sind in der Mehrzahl der Fälle bezüglich des Photosynthese-Typs einheitlich, d.h. sie verfügen entweder nur über C₄-Arten (490 Gattungen) oder nur über C₃-Arten. Aber es gibt bemerkenswerte Ausnahmen, insgesamt 26 Gattungen, verteilt auf 7 Familien, die sowohl über C₄- als auch C₃-Arten verfügen. Sie sind in der in Tab. 1 getroffenen Auswahl von Gattungen durch p.p. gekennzeichnet. Zu diesen Mischgattungen gehören z.B. *Flaveria* (eine amerikanische Gattung der Korbblütler; engl. yellow top), *Chenopodium* (Gänsefuß) und die Riesengattung *Euphorbia* (Wolfsmilch), bei der 500 von insgesamt 2.000 Arten dem C₄-Weg folgen.

Ebene der Arten: C₃-/C₄-Intermediäre. Es gibt etwa 30 Arten (verteilt auf 11 Gattungen bzw. 7 Familien), die sowohl C₃- als auch C₄-typische Elemente vereinigen. Sie sind bei den Gattungsbei-

| Familie | Artenzahl C ₄ -Pflanzen | Artenzahl gesamt | Beispiele |
|--------------------------|------------------------------------|------------------|---|
| Monokotyledonen | | | |
| Poaceae (Süßgräser) | 4600 | 10000 | <i>Abildgaardia</i> p.p., <i>Digitaria</i> , <i>Eragrostis</i> p.p., <i>Panicum</i> p.p., <i>Sorghum</i> , <i>Zea</i> * |
| Cyperaceae (Sauergräser) | 1330 | 5000 | <i>Cyperus</i> p.p., <i>Eleocharis</i> p.p., <i>Rhynchospora</i> p.p. |
| Hydrocharitaceae | >3 | 100 | <i>Egeria</i> *, <i>Elodea</i> *, <i>Hydrilla</i> * |
| Dikotyledonen | | | |
| Acanthaceae | 80 | 2400 | <i>Blepharis</i> p.p. |
| Aizoaceae (Caryo.) | 30 | 2500 | <i>Sesuvium</i> p.p. |
| Amaranthaceae (Caryo.) | 250 | 1000 | <i>Aerva</i> p.p., <i>Alternanthera</i> p.p., <i>Amaranthus</i> , <i>Celosia</i> p.p. |
| Asteraceae | 150 | 13000 | <i>Flaveria</i> p.p., <i>Pectis</i> |
| Boraginaceae | 6 | 2000 | <i>Heliotropium</i> p.p. |
| Brassicaceae | >3 | 3200 | <i>Cleome</i> p.p., <i>Diplotaxis</i> p.p., <i>Moricandia</i> * |
| Caryophyllaceae (Caryo.) | 50 | 2200 | <i>Polycarpaea</i> |
| Chenopodiaceae (Caryo.) | 550 | 1400 | <i>Atriplex</i> p.p., <i>Bienertia</i> , <i>Salsola</i> p.p., <i>Suaeda</i> p.p. |
| Euphorbiaceae | 250 | 5000 | <i>Euphorbia</i> p.p. |
| Gisekiaceae (Caryo.) | 4 | 5 | <i>Gisekia</i> |
| Molluginaceae (Caryo.) | 5 | 20 | <i>Glinus</i> p.p., <i>Mollugo</i> p.p.* |
| Nyctaginaceae (Caryo.) | 5 | 400 | <i>Boerhavia</i> p.p. |
| Polygonaceae (Caryo.) | 80 | 1100 | <i>Calligonum</i> |
| Portulacaceae (Caryo.) | 70 | 450 | <i>Portulaca</i> |
| Scrophulariaceae | 14 | 3000 | <i>Anticharis</i> |
| Zygophyllaceae | 50 | 240 | <i>Tribulus</i> , <i>Zygophyllum</i> p.p. |

Tab. 1: Vorkommen von C₄-Photosynthese bei Familien der Bedecktsamer (Angiospermen). Gattungen, die außer C₄-Arten auch C₃-Arten besitzen, sind durch p.p. gekennzeichnet. Gattungen, in denen C₃-C₄-Intermediäre vorkommen, sind durch * gekennzeichnet. Bei den Brassicaceae ist nur *Cleome* eine C₄-Art, *Diplotaxis* und *Moricandia* sind mit aufgeführt, da es dort C₃-C₄-intermediäre Arten gibt. Eine gewisse Häufung des Vorkommens von C₄-Pflanzen findet man bei einigen Familien der Ordnung Caryophyllales (Nelkenartige); sie sind durch den Zusatz „Caryo“ kenntlich gemacht. (Nach Daten aus SAGE & MONSON (1999) und SAGE (2004), ergänzt).

spielen in Tab. 1 durch ein * hervorgehoben. Man nennt sie C₃-C₄-Mischtypen oder C₃-C₄-Intermediäre. Sie sollen hier etwas näher betrachtet werden, da sie für die Frage nach der Evolution der C₄-Photosynthese von besonderem Interesse sind. Die Art und Weise, wie die Mischtypen sowohl C₃- als auch C₄-Aspekte aufweisen, ist von Fall zu Fall sehr verschieden. Bezüglich der Verteilung der C₃- und C₄-Aspekte kann man folgende Möglichkeiten unterscheiden (SAGE & MONSON 1999):

1. Die Pflanzen sind im eigentlichen Sinne intermediär und zeigen gleichzeitig sowohl Aspekte der C₄- als auch der C₃-Photosynthese: Entsprechend ist auch die Photosynthesebilanz intermediär, wobei mal der eine, mal der andere Aspekt überwiegen kann. Hierhin gehören die meisten Fälle, so etwa die bereits genannte Gattung *Flaveria* (Abb. 8), die neben typischen C₄-Arten und typischen C₃-Arten auch intermediäre Arten ausbildet. Man beachte, dass diese nicht zu den C₄-Pflanzen gezählt werden, da sie nicht der eingangs genannten Definition entsprechen, wonach alles in der Dunkelreaktion verarbeitete Kohlendioxid auf die PEP-Carboxylase zurückgehen muss.

2. Die Pflanzen sind je nach Entwicklungsstadium entweder C₃- oder C₄-Pflanzen: Sie folgen anfänglich dem C₃-Weg und später dem C₄-Weg. So ist z.B. der Mais (*Zea mays*) als Keimpflanze eine C₃-Pflanze und erst später eine C₄-Pflanze.

Abb. 2: Die auch als Aquarienpflanze bekannte Lebendgebärende Sumpfsimse (*Eleocharis vivipara*), hier in der Landform mit C_4 -Photosynthese.

Die unter Wasser lebende Modifikation betreibt C_3 -Photosynthese. Foto: A. MURRAY, University of Florida/IFAS Center for Aquatic and Invasive Plants. Abdruck mit freundlicher Genehmigung



3. Die Pflanzen sind je nach Umweltbedingungen entweder C_3 - oder C_4 -Pflanzen: Die als untergetaucht lebende (submerse) Aquarienpflanze bekannte Sumpfsimsen-Art *Eleocharis vivipara* (Cyperaceae; Abb. 2) folgt im Wasser dem C_3 -Weg, als Landpflanze dem C_4 -Weg (UENO 2001). Die ebenfalls submerse Wasserpflanze *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae; Quirlblättrige Grundnessel) schaltet vom C_3 -Weg auf den C_4 -Weg um, sobald im umgebenden Wasser die CO_2 -Konzentration einen kritischen Wert unterschreitet (REISKIND et al. 1997). Ähnlich ist die Situation bei den verwandten Wasserpest-Arten (CASATI et al. 2000; Abb. 7). Man nennt diese Gruppe intermediärer Arten auch Pflanzen mit induzierbarem C_4 -Syndrom.

4. Unterschiedliche Ausprägung bei Unterarten: Dieser Fall liegt in der Grasgattung *Alloteropsis* vor. Die Unterarten unterscheiden sich hinsichtlich des Photosynthese-Typs. Sie sind in der Lage, lebensfähige Hybriden zu erzeugen, die sich intermediär verhalten.

5. Zellen mit C_4 -Photosynthese innerhalb von C_3 -Pflanzen: Hier handelt es sich um ein erst 2002 entdecktes, noch sehr wenig bekanntes Phänomen: *Nicotiana* (Tabak) ist ganz überwiegend C_3 -Pflanze, aber in den Leitbündelscheiden der Stängel und Blattstiele findet Photosynthese nach dem Muster der C_4 -Pflanzen statt (HIBBERD & QUICK 2002). Das nötige Kohlendioxid wird in der für C_4 -Pflanzen typischen Weise durch die enzymatische Abspaltung von einem C_4 -Körper zur Verfügung gestellt, der auf dem Wege über das Leitgewebe zu seinem Einsatzort gelangt.

Biochemie der C_4 -Photosynthese

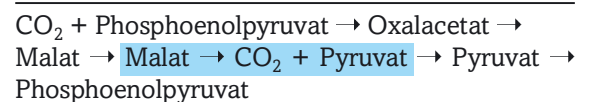
C_4 -Pflanzen verarbeiten das aufgenommene CO_2 nicht wie C_3 -Pflanzen direkt im Calvin-Zyklus, sondern reichern es in der Regel in speziellen Zellen an (siehe Abschnitt „Anatomie der C_4 -Pflanzen“), um es dann in den Calvin-Zyklus einzuspeisen.

Der typische Verlauf der C_4 -Photosynthese stellt sich wie folgt dar (vgl. Abb. 3): In den nor-

malen grünen Blattzellen, dem Mesophyll, nimmt Phosphoenolpyruvat (= PEP) Kohlendioxid auf und wird dabei durch Vermittlung des Enzyms PEP-Carboxylase zu Oxalacetat, also jener Verbindung, die wegen ihrer vier C-Atome namensgebend für die C_4 -Photosynthese ist. Das Oxalacetat wird (beim Standardtyp) anschließend unter Aufnahme von reaktionsfähigem Wasserstoff (aus $NADPH_2$) zu Malat reduziert.

Dieses Malat als Speicherform des Kohlendioxids kann nun von der Pflanze transportiert werden. Es gelangt in die Zellen der Leitbündelscheide, die so genannten Kranzzellen. Dort werden das aufgenommene CO_2 und der reaktionsfähige Wasserstoff wieder abgespalten, und es bleibt Pyruvat zurück. Das CO_2 wird dann in der von der C_3 -Photosynthese bekannten Weise in den Calvin-Zyklus eingeschleust. Schlüsselenzym hierfür ist, wie oben erwähnt, die Rubisco. Das Pyruvat wird, damit sich der Kreislauf schließen kann, wieder zurück in die Blattzellen transportiert, wo es unter ATP-Verbrauch zu Phosphoenolpyruvat (PEP) umgebaut wird. Das zugehörige Enzym ist die PPDK = Pyruvat-Phosphat-Dikinase. Damit ist der Kreislauf geschlossen. Nach seinen Entdeckern spricht man auch vom HATCH-SLACK-Zyklus.

In der folgenden vereinfachten Kurzdarstellung sind die in den Zellen der Leitbündelscheide stattfindenden Teilprozesse blau unterlegt:



Im Wesentlichen handelt es sich um eine der eigentlichen Photosynthese vorgeschaltete CO_2 -Fixierung, also eine Art CO_2 -Pumpe. Sie stellt der mit dem Enzym Rubisco beginnenden Dunkelreaktion weit mehr CO_2 zur Verfügung, als dies bei der normalen C_3 -Photosynthese der Fall ist.

In einigen Fällen kann anstelle von Malat auch Aspartat als CO_2 -Speicher dienen. Darauf wird weiter unten noch einzugehen sein.

Der Prozess (namentlich der Rücktransport des Pyruvats in die Mesophyllzellen) verbraucht Energie, und zwar werden pro fixiertem Kohlendioxid-Molekül zwei Moleküle ATP zusätzlich verbraucht.

Auf der anderen Seite hat die Vorfixierung durch die PEP-Carboxylase Vorteile, die unter bestimmten Randbedingungen den erhöhten Energieverbrauch mehr als wett machen:

1. Die PEP-Carboxylase besitzt eine deutlich höhere Umsatzgeschwindigkeit von CO_2 als die Rubisco. Deswegen ermöglicht die C_4 -Photosynthese auch bei relativ geringen Mengen von verfügbarem CO_2 im Blatt noch eine positive Photosynthesebilanz.

2. Durch die Tätigkeit der PEP-Carboxylase entfallen die durch die so genannte Lichtatmung oder Photorespiration (siehe folgenden Abschnitt)

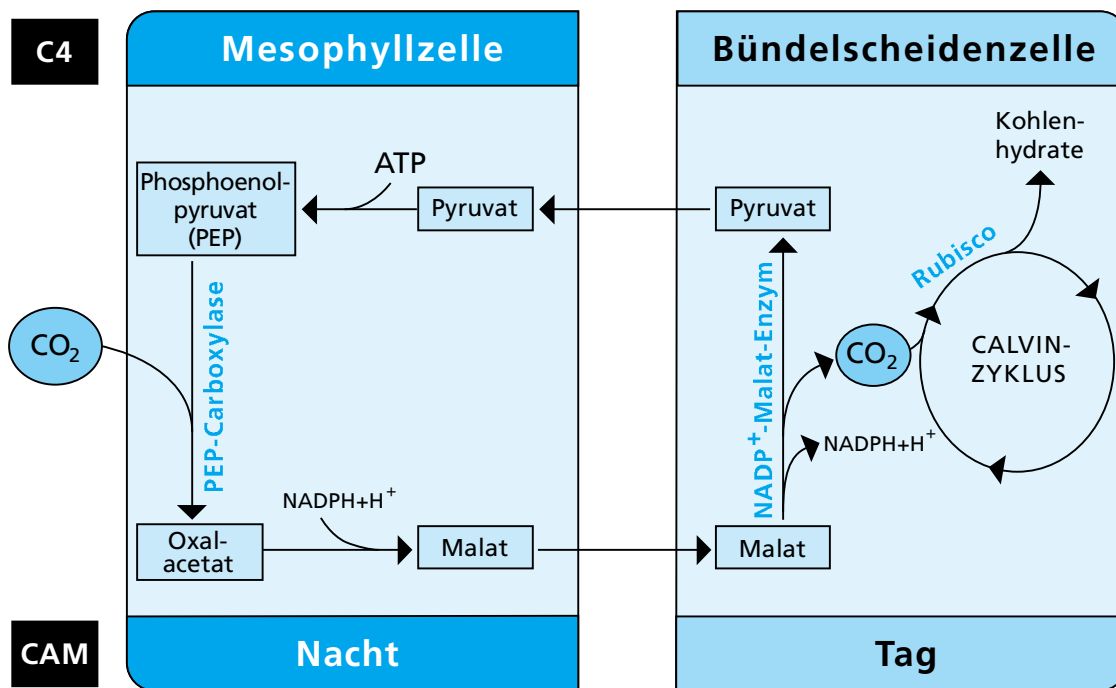


Abb. 3: Die wichtigsten Reaktionsschritte der C_4 -Photosynthese (Standardfall): Wie die Kopfzeile zeigt, findet der erste Teilschritt in den normalen Blattzellen (Mesophyllzellen) statt. Er besteht im Wesentlichen darin, dass Kohlendioxid aufgenommen und gespeichert wird. Der zweite Teilschritt findet in den Zellen der Leitbündelscheide, den Kranzzellen, statt. Dort wird das vorfixierte CO_2 wieder freigesetzt und der Dunkelreaktion der Photosynthese zugeführt. C_4 -Photosynthese ist danach benannt, dass durch die Reaktion von Phosphoenolpyruvat (= PEP) mit CO_2 ein Molekül mit 4 C-Atomen entsteht, das Oxalacetat. Zu Details siehe den Abschnitt „Biochemie der C_4 -Photosynthese“. – Die Fußzeile macht deutlich, dass bei der CAM-Photosynthese vergleichbare Prozesse ablaufen wie bei der C_4 -Photosynthese, nur dass diese hier nicht räumlich, sondern zeitlich getrennt sind.

bedingten Bilanzverluste, allerdings gewöhnlich erst ab einer Temperatur von etwa 28 °C.

Photorespiration (= Lichtatmung) In Diskussionen über die Evolution der C_4 -Photosynthese taucht immer wieder das Stichwort „Lichtatmung“ auf. Daher soll hier etwas ausführlicher auf dieses Thema eingegangen werden.

Lichtatmung kommt dadurch zustande, dass die Rubisco nicht nur mit CO_2 , sondern auch mit O_2 reagieren kann (doppelte Affinität). Bei C_4 -Pflanzen entfällt das Problem praktisch, da die hier tätige PEP-Carboxylase CO_2 -spezifisch ist und am Einsatzort der Rubisco im Inneren des Blattes der Sauerstoff vergleichsweise gering konzentriert ist.

Falls die Rubisco mit Sauerstoff anstelle von CO_2 reagiert, entstehen durch die Oxygenierung von Ribulosebisdiphosphat Abbauprodukte, die zur Folge haben, dass die benötigten Ausgangsstoffe in einem aufwändigen und Energie verbrauchenden Prozess wieder aufgebaut werden müssen (Glykolatweg). Bei dem Prozess sind neben den Chloroplasten auch Peroxisomen und Mitochondrien beteiligt. Photorespiration hängt naturgemäß vom Verhältnis von O_2 zu CO_2 der Umgebung ab. Je weniger CO_2 vorhanden ist, desto häufiger kommt es zur Abbaureaktion. Die Photorespiration steigt außerdem mit zunehmender Temperatur und zunehmender Lichtintensität an (solange Photosynthese überhaupt noch möglich ist). Unter den zur Zeit herrschenden Bedingungen unserer Erdatmosphäre wird bei einer Temperatur von 25 °C die Stoffbilanz aufgrund der Photorespiration um etwa 20-30% verringert. Entsprechend kann man eine Nettophotosynthese, bei der die Verluste durch Lichtatmung bereits abgezogen sind, von einer Bruttophotosynthese unterscheiden.

Wegen dieses Stoff- und Energieverlustes der Photorespiration bezeichnen einige die Rubisco als Fehlkonstruktion und die Photorespiration als Energieverschwendung.

Dem ist entgegen zu halten, dass mindestens im gemäßigten Klima der Lichtatmung verschiedene bedeutende Aufgaben zufallen:

- So weiß man schon seit einiger Zeit, dass die Lichtatmung für die Biosynthese der Aminosäuren Glycin und Serin von zentraler Bedeutung ist, wenn auch nicht zwingend erforderlich (vgl. HESS 1999, KUTSCHERA 2002).

- Auch hat man schon seit längerem Anhaltspunkte dafür, dass „die Photorespiration den photosynthetischen Apparat vor Schaden durch Photooxidation bewahrt, wenn zu wenig CO_2 vorhanden ist, und die absorbierte Lichtenergie anderweitig verbraucht werden muß“ (VOET et al. 2002). Dies muss in einem geordneten Prozess geschehen, denn die vom Chlorophyll bereitgestellte Energie kann, wenn sie nicht verbraucht wird, beträchtlichen Schaden anrichten. KINDL (1994) schreibt dazu: „... Ein Befund, der vielleicht den Schlüssel zum Verständnis der Notwendigkeit der Photorespiration gibt: Mutanten, die keine Photorespiration durchführen können, sind nicht überlebensfähig.“ Das hängt damit zusammen, dass sich die Pflanzen infolge der ungeordneten Energieübertragung selbst zerstören.

- Eine weitere wichtige Funktion der Lichtatmung haben kürzlich RACHMILEVITCH et al. (2004) zeigen können: Sie ist maßgeblich an der Nitrat-Assimilation beteiligt, also daran, dass in dem aus dem Boden aufgenommenen Nitrat der dort gebundene Stickstoff freigesetzt und für den Aufbau von Aminosäuren zur Verfügung gestellt wird.

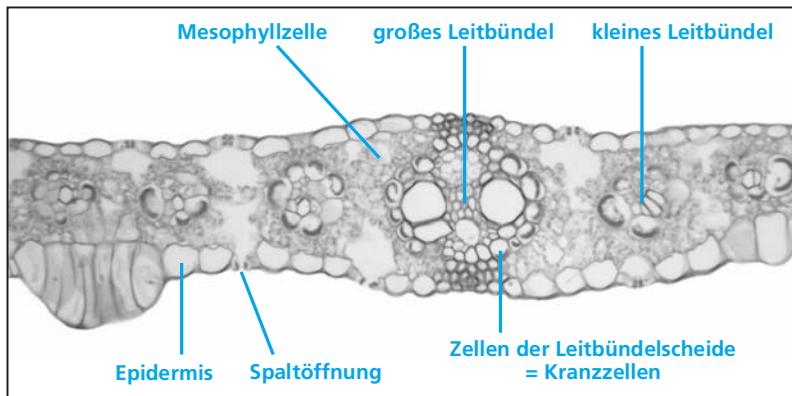


Abb. 4: Blattquerschnitt vom Mais (*Zea mays*), einer typischen C_4 -Pflanze. Im Blattinneren erkennt man neben den normalen Blattzellen (Mesophyllzellen) auffällige Zellen, die die Leitbündel kranzförmig umgeben und daher auch Kranzzellen genannt werden. In ihnen findet die Dunkelreaktion der Photosynthese statt. Nach David WEBB, mit freundlicher Genehmigung.

Anatomie der C_4 -Pflanzen

Typische C_4 -Pflanzen besitzen einen sehr charakteristischen Bau ihrer Leitbündelscheiden in den Blättern (Abb. 4). Da die Bündelscheidenzellen wie ein Kranz die Leitbündel umgeben, spricht man auch von Kranzanatomie – ein Begriff, der sich übrigens auch im englischsprachigen Schrifttum als „Kranz anatomy“ wiederfindet. Unsere Kenntnis über die Blattanatomie der C_4 -Pflanzen, wie man sie etwa vom Blattquerschnitt vom Mais kennt, ist dabei übrigens wesentlich älter als die ihrer Funktion.

Die Kranzzellen (Abb. 5) sind größer als die Nachbarzellen. Sie haben eine große Vakuole und auffällig große Chloroplasten. Letztere besitzen, da hier gewöhnlich nur die Dunkelreaktion der Photosynthese erfolgt, meist keine oder nur schwach entwickelte Grana, führen aber reichlich Stärke. In ihnen wird das in Form von Malat gespeicherte CO_2 wieder freigesetzt und im Calvinzyklus weiter verarbeitet.

Über Abweichungen vom geschilderten Grundbau vergleiche man den Abschnitt „Diversität der C_4 -Pflanzen“.

Ökophysiologie der C_4 - und der C_3 -Photosynthese

Wie schon deutlich wurde, ist es eine Frage der Außenbedingungen, welcher der beiden Photosynthesewege jeweils der günstigere ist.

Vereinfacht kann man sagen, dass C_4 -Pflanzen gehäuft an heißen, trockenen Standorten sowie an Salzstandorten zu finden sind, während C_3 -Pflanzen im gemäßigten Klima den größten Anteil der Vegetation darstellen. Bei allem Respekt vor den zum Teil erstaunlichen Photosyntheseleistungen einiger C_4 -Pflanzen darf man nicht vergessen, dass C_3 -Pflanzen immerhin etwa 83% der gesamten Landvegetation der Erde ausmachen.

C_4 -Photosynthese:

Bei folgenden Faktoren bzw. Kombinationen davon weisen C_4 -Pflanzen eine im Vergleich zu C_3 -

Pflanzen günstigere Stoffbilanz auf:

1. Niedriger CO_2 -Partialdruck,
2. hohe Lichtintensität,
3. hohe Temperaturen (tagsüber),
4. Trockenheit (begrenzt),
5. Salzbelastung des Standorts,
6. geringes Mineralsalzangebot (vor allem Nitrat).

Zu 1: Das CO_2 -Angebot ist oft der begrenzende Faktor der Photosynthese. C_4 -Pflanzen reichern in den Kranzzellen die CO_2 -Konzentration auf etwa das Zehnfache an. Unter solchen Bedingungen gibt es praktisch keine Verluste durch Photorespiration (siehe oben). Das ist ein ganz wesentlicher Punkt.

Niedriger CO_2 -Partialdruck kann auch für Wasserpflanzen zum begrenzenden Faktor werden, was zunächst vielleicht überraschen mag. Jedoch kann die Verfügbarkeit von CO_2 im Wasser unter Umständen so niedrig sein, dass beim C_3 -Weg keine positive Nettophotosynthese stattfindet.

Zu 2: Die Erhöhung der Lichtintensität fördert die Photosyntheserate. Ab einer bestimmten Lichtintensität stellt CO_2 bei der C_3 -Photosynthese, nicht aber bei der C_4 -Photosynthese den begrenzenden Faktor dar. Einer noch weiteren Erhöhung der Lichtintensität sind allerdings Grenzen gesetzt, da es zu Schäden durch Photooxidation kommen kann.

Zu 3: Hohe Temperaturen fördern die Reaktion der Rubisco mit O_2 und damit die Photorespiration, wie oben ausführlich dargelegt wurde. Hohe Temperaturen sind daher für C_3 -Pflanzen ungünstig. Ab einer Temperatur von etwa $28^\circ C$ ist C_4 -Photosynthese der C_3 -Photosynthese überlegen. Das Optimum liegt bei C_4 zwischen $30^\circ C$ und $40^\circ C$. In Zonen mit niedrigen Temperaturen werden dagegen die Vorteile der C_4 -Photosynthese aufgehoben, es sei denn, es handelt sich um Salzpflanzen oder andere Pflanzen von Sonderstandorten.

Zu 4: Trockenheit: Da C_4 -Pflanzen wegen der besseren Ausnutzung von CO_2 die Spaltöffnungen, durch die das CO_2 in die Blätter gelangt, stärker geschlossen halten können als C_3 -Pflanzen, entweicht bei ihnen vergleichsweise weniger Wasserdampf. Deshalb benötigen C_4 -Pflanzen bei gleicher Nettophotosynthese nur etwa $1/3$ bis $1/2$ der von C_3 -Pflanzen verbrauchten Wassermenge.

Allerdings sind C_4 -Pflanzen darüber hinaus nicht besser an Trockenheit angepasst als C_3 -Pflanzen. Außerdem darf nicht übersehen werden, dass es an sehr trockenen Standorten auch viele C_3 -Pflanzen gibt, die offensichtlich bestens an ihre Umwelt angepasst sind.

Das durch pflanzengeographische Untersuchungen bekannte scheinbare Paradox, wonach bei geringeren Niederschlägen der Anteil an C_3 -Pflanzen auf Kosten der C_4 -Pflanzen zunimmt, konnte kürzlich auch experimentell bestätigt wer-

den (RIPLEY et al. 2007). Der Hauptgrund liegt offensichtlich darin, dass C_3 -Pflanzen in ihrem Stoffwechsel vielseitiger sind.

Zu 5: Salzpflanzen (= Halophyten) leiden indirekt unter Trockenstress, da es bei einer hohen Kochsalz-Konzentration des Bodens bzw. des umgebenden Salzwassers schwierig ist, an das benötigte Wasser zu kommen. Insofern ist hier die bessere Wassernutzungseffizienz der C_4 -Photosynthese von großem Vorteil. Entsprechend sind sehr viele Halophyten ausgesprochene C_4 -Pflanzen.

Zu 6: Der geringere Bedarf an Stickstoffverbindungen ergibt sich daraus, dass C_4 -Pflanzen nur etwa 1/3 bis 1/6 der bei C_3 -Pflanzen üblichen Menge des Enzyms Rubisco enthalten, da es weitgehend auf die Zellen der Leitbündelscheiden begrenzt ist. Dadurch ersparen sie sich erhebliche Mengen an Stickstoff, der sonst zum Aufbau dieser Eiweißkörper benötigt worden wäre.

C_3 -Photosynthese: Bei folgenden Faktoren bzw. ihren Kombinationen davon weisen C_3 -Pflanzen eine im Vergleich zu C_4 -Pflanzen günstigere Stoffbilanz auf:

1. Ausreichender CO_2 -Partialdruck,
2. geringe Lichtintensität,
3. niedrige Temperaturen,
4. hohe Luftfeuchtigkeit.

Zu 1: Unter den durchschnittlichen Randbedingungen des gemäßigten Klimas reicht die Verfügbarkeit von CO_2 im Allgemeinen für eine ausreichende Photosynthesebilanz aus.

Zu 2: Auch die vergleichsweise geringe Lichtintensität unserer Breiten reicht im Allgemeinen aus. Sie hat dazu den Vorteil, dass sich Schäden durch Photooxidation in Grenzen halten bzw. durch Photorespiration kompensiert werden können.

Zu 3: Die optimale Wachstumstemperatur für C_3 -Pflanzen liegt zwischen 15 und 20 °C. In diesem Bereich sind sie den C_4 -Pflanzen deutlich überlegen, da der durch Photorespiration bedingte Energieverlust geringer ausfällt als der für die CO_2 -Konzentrierung erforderliche Energieaufwand.

C_3 -Pflanzen sind im Übrigen durch verschiedene Strategien an zeitweilig auftretenden Kältestress angepasst. Die meisten C_4 -Pflanzen sind hingegen kälteempfindlich. Das hat zur Folge, dass viele C_4 -Agrarpflanzen – darunter Mais, Hirse und Zuckerrohr – in weiten Teilen der Erde nicht angebaut werden können (HELDT 2003).

Zu 4: Bei ausreichender Luftfeuchtigkeit und unter Schattenbedingungen entfallen die Vorteile der C_4 -Photosynthese, so dass der Aufwand für eine Pumpe zur Kohlendioxid-Konzentration sich nicht lohnt.

Konkurrenzversuche zur Photosynthese – das Killermais-Experiment. Ein von KUTSCHERA eingeführter Praktikumsversuch (Abb. 6) zeigt

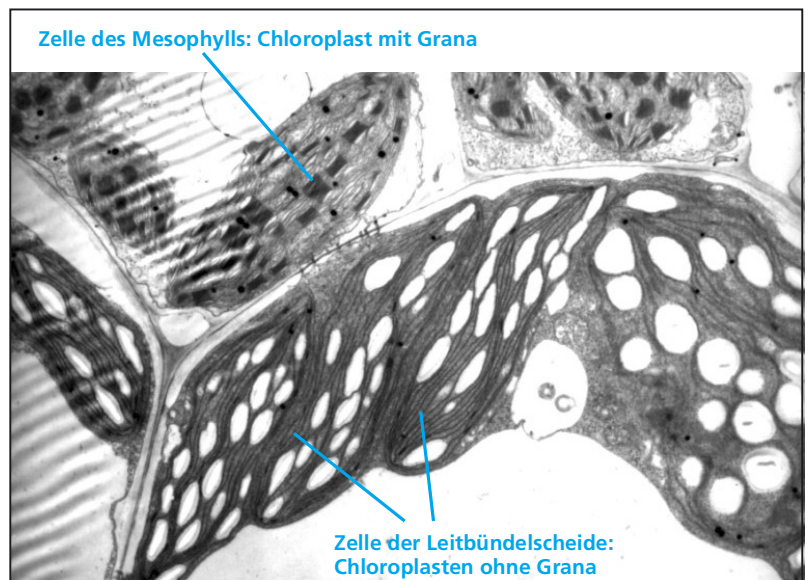


Abb. 5: Ausschnitt aus dem Blattquerschnitt vom Mais (elektronenmikroskopische Aufnahme). Im oberen Teil findet man in normalen Blattzellen (Mesophyllzellen) normale Chloroplasten mit Grana (als kleine, dunkle Rechtecke erkennbar). Im unteren Teil ist eine Zelle der Leitbündelscheide angeschnitten, deren Chloroplasten keine (oder nur schwach entwickelte) Grana besitzen, aber zahlreiche kleine Stärkekörner (im Bild als helle, ovale Flächen erscheinend) enthalten. Ganz unten erkennt man in der angeschnittenen Zelle der Leitbündelscheide einen Teil der großen Zellsaftvakuole.

anschaulich, dass bei bestimmten Randbedingungen der Mais als Beispiel für eine C_4 -Pflanze deutlich dem Weizen als C_3 -Pflanze überlegen ist (vgl. KUTSCHERA 2002; 2006). Die Randbedingungen sind neben der optimalen Versorgung mit Wasser und Nährsalzen folgende: Dauerlicht, Zimmertemperatur und ein stark begrenzter CO_2 -Vorrat aufgrund eines für beide Pflanzen gemeinsamen, luftdicht abgeschlossenen Glasgefäßes. Nach 1-2 Wochen ist der Weizen abgestorben, während der Mais noch überlebt, zuletzt auf Kosten des Weizens, weshalb man auch vom „Killermais-Experiment“ spricht.

Was ist geschehen? Die C_4 -Pflanze hat bei der gegebenen Temperatur und unter der Bedingung

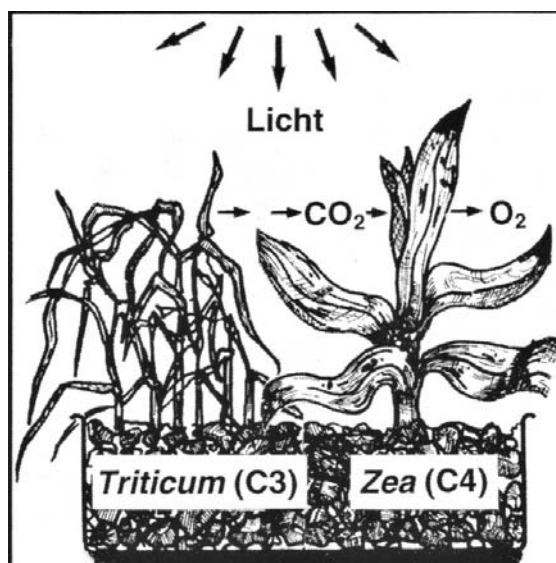


Abb. 6: Experiment zur CO_2 -Konkurrenz zwischen der C_3 -Pflanze Weizen (*Triticum aestivum*) und der C_4 -Pflanze Mais (*Zea mays*), auch „Killermais-Experiment“ genannt. Die Keimpflanzen wurden bei weißem Dauerlicht und Zimmertemperatur in einem luftdicht verschlossenen Gefäß kultiviert. Nach 2 Wochen ist die Weizenpflanze abgestorben, während der Mais durch effektivere Ausnutzung von CO_2 noch Photosynthese betreibt und daher (noch) überlebt. Nach KUTSCHERA (2006), Abdruck mit freundlicher Genehmigung. Das Experiment soll die allgemeine Überlegenheit von C_4 -Pflanzen gegenüber C_3 -Pflanzen demonstrieren. Streng genommen zeigt es aber nur, dass unter speziellen Bedingungen, die für das Wachstum von C_4 -Pflanzen günstig sind, diese das verfügbare CO_2 effektiver nutzen können als C_3 -Pflanzen.

von Dauerlicht eine günstigere Stoffbilanz und wächst besser. Mit der Zeit wird wegen des luftdicht verschlossenen Gefäßes der CO_2 -Vorrat immer kleiner. Jetzt kann die C_4 -Pflanze noch eine Weile überleben, weil die C_4 -typische PEP-Carboxylase bei einem relativ niedrigen CO_2 -Partialdruck noch zu arbeiten vermag und sogar noch von der absterbenden Weizenpflanze im Rahmen von Abbauprozessen CO_2 bezieht.

Der Versuch soll die Überlegenheit der C_4 -Pflanzen demonstrieren, vor allem auch zur Untermauerung der hypothetischen Annahme, die Rubisco wäre eine Fehlkonstruktion (vgl. unten). Tatsächlich zeigt der Versuch aber nur, dass C_4 -Photosynthese unter bestimmten Randbedingungen günstiger ist (RAMMERSTORFER 2006).

Rubisco – eine Fehlkonstruktion?

Bei Überlegungen über die Vor- und Nachteile der beiden Photosynthesewege hört man immer wieder das Argument, das für C_3 -Photosynthese stehende Enzym Rubisco sei eine Fehlkonstruktion, wodurch sich ein starker Selektionsdruck in Richtung der für C_4 -Photosynthese typischen, viel effektiveren PEP-Carboxylase ergebe (z.B. SAGE & MONSON 1999, SAGE 2004, KUTSCHERA 2006). Dieser

sehr starke Selektionsdruck wiederum wird als hauptverantwortlich für die auffällig häufige konvergente Entstehung der C_4 -Photosynthese gesehen.

Diese Meinung wird allerdings von vielen Biologen nicht geteilt. So überschreiben z.B. RAVEN et al. (2000) einen Abschnitt in ihrem Lehrbuch mit den Worten: „Jeder Kohlenstoff-Fixierungsmechanismus hat seine Vorteile und Nachteile in der Natur.“ Da die Behauptung der Fehlkonstruktion jedoch in der öffentlichen Diskussion stark thematisiert wird, teilweise ganz offensichtlich auch als Argument gegen die „Intelligent Design-Idee“, soll an dieser Stelle darauf eingegangen werden.

Hintergrund der Argumentation sind die angeblichen, bereits genannten „Schwachstellen“ der Rubisco: 1. Sie setzt CO_2 deutlich langsamer um als die PEP-Carboxylase und ist dadurch bei niedrigem CO_2 -Angebot deutlich unterlegen. 2. Sie bedingt wegen ihrer Doppelaffinität zu CO_2 und O_2 die Energie verbrauchende Photorespiration.

Die vielseitigen und komplexen Aufgaben des Enzyms Rubisco mit ihren verschiedenen Varianten (Isoformen) und genauen Angaben zu ihrer Kinetik können im Detail bei TCHERKEZ et al. (2006) nachgelesen werden. Übrigens ist Rubisco das häufigste Enzym auf unserem Planeten. Es macht 40% aller löslichen Blattproteine aus.

Diversität der C_4 -Pflanzen

Die für die C_4 -Photosynthese notwendigen biochemischen und anatomischen Gegebenheiten sind uneinheitlich, zum Teil auch innerhalb von Familien.

So unterscheidet man z.B. allein drei biochemische Untertypen (Tab. 2), die jeweils nach den in den Kranzzellen tätigen Enzymen benannt sind, die dort für die Decarboxylierung, d.h. die Freisetzung des vorher fixierten Kohlendioxids zuständig sind.

1. **NADP-ME**-Typ = NADP^+ -Malat-Enzym-Typ. Dies ist der Standardtyp mit Malat als Transportsubstanz von CO_2 (siehe Abb. 1). Bei diesem Typ findet die Decarboxylierungs-Reaktion (= Freisetzung von CO_2) – wie geschildert – in den Chloroplasten statt. Der zuvor bei der Überführung von Oxalacetat in Malat aufgenommene Wasserstoff wird in Form von NADPH_2 für weitere Reaktionen zur Verfügung gestellt. Das zurückbleibende Pyruvat gelangt zurück in die Mesophyllzellen, wo es wieder zu PEP regeneriert wird. Dieser Typ findet sich bei vielen Ein- und Zweikeimblättrigen.

2. Beim **NAD-ME**-Typ = NAD^+ -Malat-Enzym-Typ ist Aspartat die Ausgangssubstanz. Es entsteht im Mesophyll durch Transaminierung von Oxalacetat. Die Decarboxylierung findet in den Mitochondrien

statt, und es wird NADH abgegeben. Durch gleichzeitige Abspaltung von Alanin entsteht Pyruvat, das dann ebenso wie Alanin wieder zurück ins Mesophyll transportiert wird. Dieser Typ wurde ebenfalls sowohl bei Einkeimblättrigen als auch bei Zweikeimblättrigen gefunden.

3. Der **PCK**-Untertyp ist nach dem Enzym PEP-Carboxy-Kinase benannt. Er ist relativ selten und kommt nur bei einigen Gräsern vor. Wie beim vorigen Typ ist Aspartat das Ausgangsprodukt. Die Reaktion findet aber im Zytoplasma statt. Die PEP-Carboxykinase baut Aspartat unter ATP-Verbrauch und Abspaltung von CO_2 und Alanin zu Phosphoenolpyruvat um, so dass im Mesophyll wieder ein reaktionsfähiger CO_2 -Akzeptor vorliegt.

Oft sind es größere systematische Einheiten, die durch einen der drei Typen charakterisiert sind. Es kommt aber auch nicht selten vor, dass sich verwandte Gattungen oder sogar Arten derselben Gattung in diesem Punkt unterscheiden.

Außer diesen drei sogenannten biochemischen Untertypen kennt man noch weitere Varianten der C_4 -Photosynthese:

- Verschiedene Arten der Chenopodiaceae betreiben C_4 -Photosynthese, ohne

anatomisch differenzierte Kranzzellen zu besitzen (VOZNESENSKAYA et al. 2001).

- Bei einigen Gräsern wird die Funktion der Kranzzellen von den äußeren Zellen des Leitbündels übernommen, den so genannten Mestomzellen.

- Bei einigen Wasserpflanzen der Familie Hydrocharitaceae, z.B. der Wasserpest (*Elo-dea*; Abb. 7), finden die beiden Teilschritte der Photosynthese nicht in unterschiedlichen Zellen, sondern in unterschiedlichen Kompartimenten derselben Zelle statt (PEP-Carboxylase im Zytoplasma, Rubisco im Chloroplasten) (REISKIND et al. 1997, CASATI et al. 2000). Man spricht hier von „Einzelzell- C_4 -Photosynthese“. Ähnliches wurde bei zwei an Land lebenden Gattungen der Chenopodiaceae gefunden (KADEREIT et al. 2003).

- Unterschiede gibt es auch innerhalb der Anatomie der Kranzzellen. Hier werden 15 (!) verschiedene Typen unterschieden. So sind z.B. die Chloroplasten meist frei von Grana (Abb. 5), können aber selten auch Grana ausbilden. Bei einigen Arten sind die Wände der Kranzzellen zur Verminderung der Rückdiffusion von CO_2 suberinisiert (= mit Korkstoff imprägniert), bei anderen nicht.

Gegenargumente: Rubisco ist keine Fehlkonstruktion. Es gibt eine ganze Reihe von Argumenten gegen die Behauptung, die Rubisco und damit die C_3 -Photosynthese seien eine Fehlkonstruktion:

1. Allgemein sollte man bei der Annahme von Fehlkonstruktionen in der Natur zurückhaltend sein. Denn biologische Systeme sind ebenso wie technische naturgemäß Kompromisslösungen, da sie mit sehr unterschiedlichen Außenbedingungen bzw. Nutzungsansprüchen zurecht kommen müssen. Wie ökonomisch ein System ist, hängt wesentlich davon ab, welche Anforderungen daran gestellt werden. Bezüglich der Rubisco schreiben GUTTERIDGE & PIERCE (2006): „Man mag sich über die Definition von Perfektion streiten, aber aus biologischer Sicht gesehen findet die Natur wahrscheinlich meist die „beste“ Lösung für eine bestimmte katalytische Notwendigkeit. Manchmal fällt einem die Perfektion darin nicht sofort auf.“

2. Rubisco ist von allen Enzymen das einzige, das in der Lage ist, Kohlendioxid für den Aufbau von Kohlenhydraten zu nutzen. Auch die angeblich höher entwickelte PEP-Carboxylase bewältigt diese Aufgabe nicht und überlässt sie der geschmähten Rubisco. Entsprechend führen auch alle C_4 -Pflanzen Photosynthese mit der Rubisco durch.

3. Wie oben ausführlich dargelegt, weisen C_3 -Pflanzen im gemäßigten Klima und auch unter bestimmten anderen Randbedingungen eine bessere Stoffbilanz auf als C_4 -Pflanzen.

4. Weltweit nutzen etwa 90% aller Pflanzenarten C_3 -Photosynthese.

5. Alle Bäume und Sträucher sind C_3 -Pflanzen.

6. Die mit der Tätigkeit der Rubisco verbundene Photorespiration erfüllt – wie geschildert – mehrere wichtige Aufgaben.

7. Wichtige C_4 -Nutzpflanzen wie Mais und Zuckerrohr sind – wie beschrieben – kalteempfindlich, so dass sie in weiten Teilen der Erde nicht angebaut werden können. Hier könnte man mit gleichem Recht davon sprechen, dass nicht bei der C_3 -, sondern bei der C_4 -Photosynthese eine Fehlkonstruktion vorliegt.

8. Nach enzymkinetischen Untersuchungen kommen TCHERKEZ et al. (2006) zu der Schlussfolgerung, dass die Rubisco optimal gebaut ist und dass Änderungen, z.B. durch gentechnische Eingriffe keine nennenswerten Verbesserungen mit sich bringen würden. Dies ist zweifellos ein starkes Argument. Besagt es doch zugleich ausdrücklich, dass die intensiven Anstrengungen des Menschen, die Rubisco züchterisch zu verbessern, um höhere Ernteerträge zu erzielen, kaum Aussicht auf Erfolg haben werden.

| Decarboxylase | CO ₂ -Speicher | Ort der Reaktion | Art der Reaktion | Rücktransport |
|---|---------------------------|------------------|------------------|------------------|
| NADP-ME = NADP ⁺ -Malat-Enzym | Malat | Chloroplasten | NADPH-Produktion | Pyruvat |
| NAD-ME = NAD ⁺ -Malat-Enzym | Aspartat | Mitochondrien | NADH-Produktion | Pyruvat + Alanin |
| PCK = PEP-Carboxy-Kinase | Aspartat | Zytoplasma | ATP-Verbrauch | Alanin + PEP |

Genetische und entwicklungsbiologische Aspekte der C_3 - und der C_4 -Photosynthese

Die naheliegende Annahme, dass die C_4 -Photosynthese genetisch programmiert ist, konnte u.a. durch Kreuzungsexperimente zwischen C_3 - und C_4 -Arten innerhalb der Gattung *Atriplex* bestätigt werden. Hier ist die erste Tochtergeneration (F1) intermediär, stellt also einen Mischtyp zwischen C_3 - und C_4 -Photosynthese dar, während die nächste Generation (F2) sich wieder aufspaltet, wobei die einzelnen Merkmale des C_4 -Syndroms unabhängig vererbt werden. Beim Mais konnte gezeigt werden, dass durch unterschiedliche Mutationen auch unterschiedliche Teilschritte der C_4 -Photosynthese ausfallen (CAVALAR 2005).

Um zu verstehen, welche Evolutionsschritte nötig sind, um von der C_3 -Photosynthese zur C_4 -Photosynthese zu gelangen, müssen wir uns mit den genetischen und entwicklungsbiologischen Aspekten dieser unterschiedlichen Wege beschäftigen. Dazu sollen zunächst die beteiligten Enzyme und danach die beteiligten Strukturen betrachtet werden.

Unterschiedliche Enzymaktivitäten. Es war in der Geschichte der Erforschung der C_4 -Photosynthese eine große Überraschung, als sich nach und nach herausstellte, dass letztlich sämtliche C_4 -typischen Enzyme auch bei C_3 -Pflanzen vorkommen, wenn auch teilweise in anderen Funktionszusammenhängen. Hierzu zählt z.B. auch das Schlüsselenzym der C_4 -Photosynthese, die Phosphoenolpyruvat-Carboxylase (PEP-Carboxylase). Sie kommt in geringer Menge (ca. 2-3%) auch in C_3 -Pflanzen vor, wo ihr verschiedene Aufgaben bei der Regulation des Stoffwechsels zukommen.

Tab. 2: Die drei biochemischen Untertypen der C_4 -Photosynthese gemäß den in den Kranzellen tätigen Decarboxylierungs-Enzymen.

Abb. 7: Die Dichte Wasserpest (*Egeria densa* = *Elodea densa*), ist eine untergetauchte Wasserpflanze wärmerer Gewässer. Sie ist selten auch in Deutschland eingebürgert. Anders als bei den meisten anderen C_4 -Pflanzen erfolgen bei den Wasserpest-Arten die beiden Teilschritte der C_4 -Photosynthese innerhalb derselben Zelle, aber in unterschiedlichen Teilen (Kompartimenten) der Zelle. Die Pflanze schaltet je nach Umweltbedingungen zwischen C_3 - und C_4 -Photosynthese um. Foto: VT Weed Identification Guide (www.ppws.vt.edu/scott/weed_id/eldde.htm), mit freundlicher Genehmigung.





Abb. 8: Die Gattung *Flaveria* umfasst sowohl C_3 - als auch C_4 - und C_3 - C_4 -intermediäre Arten und ist eines der Standardobjekte für die vergleichende Analyse der entwicklungsbiologischen Grundlagen der C_3 - und C_4 -Photosynthese. Die abgebildete nordamerikanische Art *Flaveria trinervia* ist eine C_4 -Art. (Quelle: www.botany.cs.tamu.edu)

In der Regel liegen Enzyme, die in zwei oder mehr Organen bzw. Zellen oder Zellkompartimenten aktiv sind, in unterschiedlichen Isoformen vor. Diese unterscheiden sich in Struktur sowie – je nach Situation – in Menge, Substratspezifität, Umsatzgeschwindigkeit, Einsatzort, Einsatzzeitpunkt (Entwicklungsphase) und Regulierbarkeit. Daher war es naheliegend anzunehmen, dass dies auch bei der Alternative C_3 -/ C_4 -Photosynthese der Fall sein würde. Und tatsächlich hat sich dies auch, soweit untersucht, immer wieder bestätigt. Die bisherigen Untersuchungen zeigen insgesamt, dass sich ein großer Teil der C_4 -spezifischen Enzymaktivitäten durch die Existenz von geringfügig abgewandelten Genkopien in Verbindung mit veränderten Promotern erklären lässt. Dazu einige ausgewählte Beispiele und Befunde:

1. Von der Rubisco gibt es sehr zahlreiche Varianten und Isoenzyme (TCHERKEZ et al. 2006). So setzen z.B. Formen mit höherer Affinität zu CO_2 und damit geringerer Photorespiration das CO_2 langsamer um. Bei C_4 -Pflanzen wird im Mesophyll die Aktivität der Rubisco unterdrückt.

An mehreren Beispielen konnte gezeigt werden, dass der Einsatzort der Photosynthese-Enzyme genetisch festgelegt ist. Die zugehörigen Gene unterscheiden sich gewöhnlich in ihren Promotern, zum Teil auch in ihrer Struktur.

2. Bei *Moricondia arvensis* (C_3 - C_4) ist aufgrund eines Gendefekts die Funktion der Glycinecarboxylase im Mesophyll blockiert, aber in den Kranzzellen aktiv. Das hat eine CO_2 -Anreicherung in den Kranzzellen zur Folge.

3. Von der PEP-Carboxylase wurden in einigen untersuchten Fällen in unterschiedlichen Geweben auch unterschiedliche Isoenzyme nachgewiesen. Ihre Produktion wird durch jeweils unterschiedliche Auslöser kontrolliert.

4. Bei *Flaveria* (Abb. 8; LIPKA et al. 1994, BLÄSING et al. 2000, SAGE 2004, WESTHOFF 2007) gibt es drei

Ausfertigungen des PEP-Carboxylase-Gens mit jeweils unterschiedlichen Promotern und leicht veränderten Strukturen, von denen eine C_4 -spezifisch ist. Offenbar ist es der Feinbau dieses Promoters, der für die Konzentrierung der PEP-Carboxylase-Aktivität im Mesophyll verantwortlich ist. Dies macht einen wichtigen Schritt in Richtung C_4 -Photosynthese aus.

Alle C_4 -Pflanzen der Gattung *Flaveria* weisen in Position 774 des Enzyms die Aminosäure Serin auf, die in dieser Position offensichtlich eine Schlüsselrolle in der C_4 -Spezifität einnimmt. Besonders aufschlussreich war die Entdeckung, dass bei C_3 -Arten C_4 -spezifische Gene in nicht aktiviertem Zustand gefunden wurden. C_3 - C_4 -intermediäre Arten der Gattung zeichnen sich dadurch aus, dass nur ein Teil der C_4 -Gene eingeschaltet ist.

5. Mais als C_4 -Pflanze produziert Rubisco nur in Kranzzellen, Reis als C_3 -Pflanze hingegen in beiden Zelltypen. Es ist gelungen, die C_4 -typischen Gene vom Mais in das Reis-Genom einzubauen und dadurch eine um bis zu 35% höhere Netto-photosynthese zu erzielen.

6. Arten mit induzierbarer C_4 -Photosynthese (z.B. *Eleocharis vivipara*) bzw. solcher im Jugendstadium (z.B. Mais) demonstrieren, dass mindestens in diesen Pflanzen beide Photosynthesewege angelegt sind.

Strukturunterschiede Die Unterschiede im Gewebeaufbau zwischen C_3 - und C_4 -Pflanzen sind auf den ersten Blick offensichtlicher als die enzymatischen. Denken wir etwa im Hinblick auf die Kranzzellen an die Anzahl und Anordnung der Chloroplasten und Mitochondrien, die Unterdrückung der Grana in den Chloroplasten, die meist große Vakuole oder den Einbau von Suberin als Sperrschicht in die zentrifugalen Zellwände.

Ohne Zweifel müssen diesen strukturellen Unterschieden genetische Unterschiede zugrunde liegen. Vor dem Hintergrund der bisherigen Ergebnisse zur Frage der Regulation des Stoffwechsels der beiden Photosynthesewege darf man aber wohl davon ausgehen, dass die Strukturfrage nicht grundsätzlich anders zu beurteilen ist als die enzymatische Frage. Da die notwendigen Bausteine, die die geweblichen Unterschiede zwischen C_3 - und C_4 -Pflanzen ausmachen, auch in C_3 -Pflanzen gebraucht werden, ist anzunehmen, dass die für die Syntheseschritte notwendigen Gene grundsätzlich vorhanden sind. Die unterschiedlichen Einsatzorte und Mengen der Genprodukte sowie die unterschiedlichen Anzahlen der Organellen ließen sich vermutlich auch hier wieder durch entsprechende Regulationsprozesse erklären.

So ist es wahrscheinlich ein Bündel von relativ kleinen genetischen Änderungen und Regulationen, das den augenscheinlich großen Unterschied zwischen C_3 - und C_4 -Photosynthese ausmacht. So schreibt z.B. SAGE (2004) über die Entstehung des

C₄-Weges: „Weil er vorhandene Biochemie nutzt, ist das evolutionäre Tal, das durchschritten werden muss, um eine C₄-Pflanze zu erhalten, relativ flach. Es könnte durch eine mäßige Zahl von kleineren Stufen überbrückt werden.“

Evolution der C₄-Photosynthese

Mag man nun die zu überbrückenden Unterschiede zwischen der C₃- und der C₄-Photosynthese als niedrig oder als hoch einstufen, es sind auf jeden Fall zahlreiche gezielte und koordinierte Veränderungen an den Genen ebenso wie an ihren regulatorischen Abschnitten notwendig, und es muss natürlich auch die Information für die Gesamtregulation der beteiligten Teilprozesse an irgendeiner Stelle festgelegt sein.

Im Folgenden sollen zwei Erklärungsmodelle zur Evolution der C₄-Photosynthese diskutiert werden, und es ist dem Leser vorbehalten, sich aufgrund der genannten Argumente seine eigene Meinung zu bilden. Es wird nicht zu übersehen sein, dass der Verfasser dieses Artikels Modell 1 deutlich favorisiert.

Die Darstellung hat vorläufigen Charakter, da es noch erheblichen Forschungsbedarf gibt. Es ist aber ein großer Vorteil, dass – entgegen der Situation bei vielen anderen Ursprungsfragen – die Thesen experimentell überprüfbar sind. So ist zu hoffen, dass neuere Untersuchungen vielleicht schon sehr bald zu einer Klärung der Frage beitragen. Dies dürfte dann über die spezielle Frage der Photosynthese hinaus Auswirkungen zeigen.

Modell 1: Die Anlage zur Ausprägung der C₄-Photosynthese ist im Erbgut der Blütenpflanzen weit verbreitet. Die Gesamtheit der genannten Befunde lässt sich gut durch die Annahme erklären, dass der gesamte C₄-Komplex im Genom der C₃-Vorfahren bereits latent vorhanden war, um im Bedarfsfall aktiviert zu werden.

Diese Sicht teilt z.B. auch VON SENGBUSCH (2003), wenn er schreibt: „Da bei den höheren Pflanzen mit der Alternative C₃ oder C₄ beträchtliche anatomische Veränderungen der Blätter verbunden sind, muß man davon ausgehen, daß das genetische Potential zur Realisierung beider Wege im Pflanzenreich verbreitet ist und daß in Abhängigkeit von ökologischen Ansprüchen bei einer Art der eine, bei einer verwandten der andere Weg eingeschlagen wird.“

KIMBALL (2004) äußert sich in derselben Richtung: „Die Möglichkeit, den C₄-Pfad zu verwenden, evolvierte mehrfach in verschiedenen Familien der Bedecktsamer. Möglicherweise tragen alle das Potential dazu in sich.“

Auch KUTSCHERA & NIKLAS (2007) beschreiben für die Arten der Gattung *Flaveria* die Situation ähnlich: „Die Daten und die detaillierte Analyse ... zei-

gen, dass die C₃-Photosynthese der ursprüngliche Zustand ist, und eine verborgene genetische Veranlagung zur Evolution der C₄-Photosynthese in der Gattung *Flaveria* existiert.“ Allerdings kommen letztere Autoren in ihrem Artikel zu einer anderen Schlussfolgerung, als es hier der Fall ist.

Die Annahme der latenten Verbreitung genetischer Systeme wie dem des C₄-Komplexes erhält zur Zeit indirekt starke Unterstützung durch Ergebnisse aus verschiedenen Genomprojekten. Wiederholt wurde nämlich festgestellt, dass die untersuchten Genome weit mehr an genetischer Information tragen, als von den zugehörigen Organismen aktuell realisiert wird. So sind z.B. beim Seeigel *Strongylocentrotus purpuratus* mehr als 3% des Genoms für die Photorezeption zuständig, obwohl Seeigel gar keine Lichtsinnesorgane besitzen und nur begrenzt auf Licht reagieren (RAIBLE et al. 2006). Eindrucksvolles Beispiel für latente Gene stellt auch die zu den Hohltieren (Stamm Cnidaria = Nesseltiere) gehörende Seeanemonen-Art *Nematostella vectensis* dar (PUTNAM et al. 2007, PENNISI 2007). Hier entspricht ein großer Teil der Gene überraschend gut denen der Wirbeltiere einschließlich des Menschen, besser als denen von Fliegen und Würmern, selbst was die komplexe Verteilung der Exons und Introns sowie die Kopplung der Gene betrifft. Seeanemonen besitzen offenbar zahlreiche Gene, die beim Menschen u.a. im Zusammenhang mit der Funktion von Muskeln und Nerven usw. gebraucht werden.

Dass Organismen einen bestimmten Vorrat an Genen haben, den sie im Augenblick nicht benötigen, ist durchaus sinnvoll.¹ Bekanntes Beispiel ist der Wasser-Hahnenfuß (Abb. 9). Hier bildet die Pflanze unter Wasser völlig andere Blätter aus als auf der Wasseroberfläche und in der Luft.

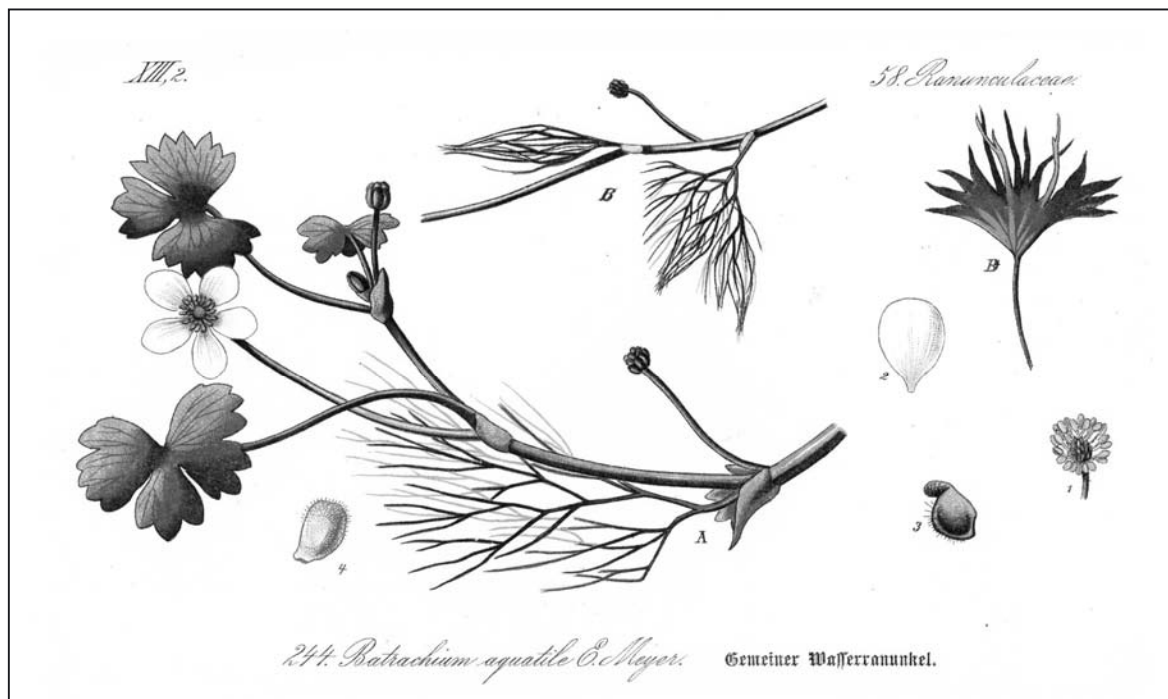
Einige Beispiele aus dem Bereich der Blütenpflanzen sollen diesen Gedanken untermauern:

- Viele Pflanzen können fakultativ Standorte besiedeln, in denen sie normalerweise nicht leben. So reagieren z.B. einige Pflanzen auf Salzstress durch die Ausbildung von Sukkulenz. Andere können sowohl an Land als auch unter Wasser leben. Die Gene für die zugehörigen anatomischen und biochemischen Anpassungen sind offenbar jeweils vorhanden.

- Innerhalb von Gattungen findet man nicht selten sowohl krautige als auch holzige Vertreter mit ihren sehr unterschiedlichen genetischen Ausrüstungen, und zwar breit gestreut über das System der Zweikeimblättrigen Blütenpflanzen. Ihr Neben-

¹ Am Rande sei vermerkt, dass sich auch die moderne Computertechnik in Teilaspekten des Prinzips der latenten Information bedient. So enthalten z.B. die gängigen Softwarepakete in großem Umfang Informationen, die gewöhnlich nicht gebraucht werden, aber in seltenen Fällen doch abgerufen werden, wie z.B. im Schreibprogramm mit deutscher Sprache die Silbentrennung für Italienisch.

Abb. 9: Verschiedene Blattformen des Wasser-Hahnenfußes (*Ranunculus aquatilis*) als Beispiel für latente Potenzen, die je nach Beschaffenheit der Umgebung abgerufen werden. Im Wasser sind die Blätter zerschlitzt, an der Luft gelappt und an der Wasseroberfläche intermediär ausgeprägt. (Aus Otto Wilhelm THOMÉ, *Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz* 1885. Gera. Public Domain)



einander lässt sich wesentlich leichter durch die Existenz latent vorhandener Genkomplexe erklären als durch jeweils unabhängiges Entstehen.

- Bei den Hülsenfrüchtlern gibt es ohne Beziehung zur systematischen Unterteilung Arten, die zur Stickstoff-Fixierung an den Wurzeln Knöllchen ausbilden, und solche, bei denen Knöllchen fehlen (DE FARIA et al. 1989).

- In der Ordnung der Caryophyllales (Nelkenartige) stimmt die Verteilung der Pigmentgruppe der Betalaine nicht mit der Einteilung in Familien überein.

- Gallwespen können in Blättern von Pflanzen die Bildung von Organen, sogenannten Gallen induzieren, die so bei keiner Pflanze beobachtet werden. Trotzdem muss die Möglichkeit zur Gallbildung im Erbgut der Pflanzen verborgen vorhanden sein.

- In artenreichen Gattungen findet man sehr oft Arten, die an Trockenheit angepasst sind, ebenso wie solche, die an hohe Luftfeuchtigkeit oder an das Überleben im Hochgebirge usw. angepasst sind.

- Größere Bäume zeigen sogar am gleichen Individuum ganz unterschiedliche Anpassungsstrategien, indem z.B. die sonnenexponierten Blätter an Trockenheit, die lichtabgewandten Blätter an hohe Luftfeuchtigkeit angepasst sind.

Aufgrund der genannten Beispiele sei folgende Hypothese aufgestellt: Pflanzen können deshalb relativ schnell auf kurzfristige oder langfristige Umweltänderungen reagieren, weil sie innerhalb bestimmter Grenzen die genetische Ausrüstung dazu besitzen.

Die Alternative C_3 - und/oder C_4 -Photosynthese ließe sich hier sehr gut einreihen.

Die Hypothese könnte im Rahmen weiterer

Genomanalysen bestätigt, modifiziert oder widerlegt werden. Interessant wäre z.B. zu klären, wie weit verbreitet die Anlage zur C_4 -Photosynthese ist, und welche genetischen Gegebenheiten dem Verteilungsmuster der biochemischen und anatomischen Untertypen der C_4 - (und CAM-)Photosynthese zugrunde liegen. Eine weitere Frage wäre die, ob die Gene exakt so vorliegen, wie sie später abgelesen werden, oder ob es übergeordnete Regulationssysteme gibt, die später die endgültige Struktur bestimmen.²

Hinweise darauf, dass die gesamte Information für den C_4 -Zusatzweg in den betreffenden Verwandtschaftskreisen von vornherein vollständig vorhanden war und nicht schrittweise neu gebildet werden musste, ergeben sich aus folgenden Beobachtungen:

1. Soweit C_3 - und C_4 -Arten nahe verwandt sind, liefern diese im Allgemeinen durch Hybridisierung lebensfähige Nachkommen. Das heißt doch, dass beide Systeme so bewahrt wurden, dass sie nebeneinander existieren können (BROWN & BOUTON 1993).

2. Dasselbe gilt besonders auch für all die Fälle, wo ein- und dieselbe Pflanze je nach Umwelt zwischen C_4 und C_3 oder zwischen CAM und C_3 umschalten kann.

3. Echte C_3 - C_4 -Intermediäre sind im Vergleich zu den reinen Typen äußerst selten. Genau das ist aber zu erwarten, wenn die Pflanzen auf vorhan-

² Auch hierfür gäbe es einen Vergleich aus der Computertechnik: Um Speicherplatz zu sparen, werden verschiedentlich komprimierte Dateien verwendet. Damit die Information gelesen werden kann, müssen diese Dateien wieder „entpackt“ werden. Hierzu ist ein spezielles Programm nötig, das die Entkomprimierung durchführt.

dene Kompletstruktur zurückgreifen können. Der in der Literatur gelegentlich zu findende Begriff „Zwischenstufen“ für Arten, die Aspekte beider Photosynthesewege in streng koordinierter Weise realisieren, hat keine besondere Aussagekraft, weil er lediglich eine Interpretation darstellt. Wie es zu dem Phänomen gekommen ist, dass einige Arten weder den einen, noch den anderen Weg der Photosynthese vollständig nutzen, ist derzeit noch ungeklärt. Bemerkenswerterweise sind es meist Gattungen, in denen auch reine C_4 - und reine C_3 -Arten vorkommen. Man könnte spekulieren, dass es sich bei den Mischformen wenigstens zum Teil um durch Hybridisierung entstandene Arten handelt. Da über C_3 - C_4 -Intermediäre im Augenblick viel gearbeitet wird, ist zu erwarten, dass es zu der Frage in absehbarer Zeit weitere Klärung gibt.

Modell 2: C_4 -Photosynthese ist durch unabhängige, konvergente Neubildung entstanden. Die Mehrzahl der Autoren ist der Auffassung, dass C_4 -Photosynthese und CAM-Photosynthese in all den zahlreichen Fällen unabhängig voneinander durch Neubildung entstanden sind.

Unter dem Eindruck, dass kleine Änderungen im Regulationsbereich große Wirkungen zeigen können (siehe oben), bezeichnen einige Autoren die Neubildung als eine relativ niedrige evolutive Hürde (z.B. WESTHOFF 2007, SAGE 2004). Dies würde hinreichend erklären, weshalb die an sich extrem unwahrscheinliche Situation einer vielfachen konvergenten Evolution zustande kommen konnte. Wenn man allerdings bedenkt, welche Evolutionschritte letztendlich doch alle notwendig sind, relativiert sich die Annahme einer leichten Hürde. SAGE (2004) schlägt – weitgehend aufgrund von Beobachtungen an C_3 - C_4 -intermediären Arten – einen hypothetischen 7-Stufen-Plan für die C_4 -Evolution vor.

Phase 1: Allgemeine Vorbereitung. Hierzu rechnet man vor allem die vermutete Fähigkeit zur Genverdupplung als Basis für weitere Schritte.

Phase 2: Anatomische Vorbereitung mit dem Ziel, zur effektiven Anreicherung von CO_2 die Abstände zwischen Mesophyll und Kranzzellen gering zu halten, z.B. durch Vergrößerung der letzteren.

Phase 3: Erhöhung der Zahl der Organellen in der Leitbündelscheide.

Phase 4: Verlagerung der Glycinderboxylase ins Blattinnere, wodurch dort zusätzliches CO_2 zur Verfügung gestellt wird.

Phase 5: Steigerung der Aktivität der PEP-Carboxylase und der damit assoziierten Enzyme im Mesophyll.

Phase 6: Integration des C_3 - und des C_4 -Zyklus, z.B. zur Beseitigung der äußerst nachteiligen Konkurrenz zwischen den Schlüsselenzymen Rubisco und PEP-Carboxylase.

Phase 7: Optimierung und Gesamtkoordinati-

on. Zum einen benötigen die beteiligten Enzyme im veränderten Funktionszusammenhang neue kinetische Eigenschaften und neue Regulationsmuster. Zum anderen muss für eine reibungslose Koordination der neuen und der alten Stoffwechselwege gesorgt sein.

Die Auflistung macht deutlich, dass die evolutionen Unterschiede zwischen C_3 - und C_4 -Photosynthese umfangreicher sind als man zunächst denken könnte. Demgemäß sprechen einige Autoren (z.B. SAGE 2004, KUTSCHERA 2002, 2006, KUTSCHERA & NIKLAS 2007) folgerichtig von Makroevolution. Allerdings hat der Begriff nur dann Gültigkeit, wenn man eine wiederholte und unabhängige Neuentstehung der C_4 -Photosynthese voraussetzt. Sollte sich im Sinne von Modell 1 herausstellen, dass es sich hier um längst vorhandene Genkomplexe handelt, die nur angeschaltet und evtl. modifiziert werden mussten, hätten wir es mit einem mikroevolutiven Prozess zu tun.

Entscheidender als der richtige Begriff ist die Frage, wie die Entstehung neuer Baupläne realisiert wurde. JUNKER & SCHERER (2006) zeigen grundsätzlich auf, wie unwahrscheinlich die koordinierte Entstehung neuer Programme ist, und weisen darauf hin, dass es bisher auch keine experimentellen Beweise für solche Mechanismen gibt.

Bekanntlich sind für die Neubildung von Systemen zwei Faktoren wichtig: Mutation und Selektion:

1. Mutation: DAWKINS (1996) hat die Situation, mit der wir es zu tun haben, sehr gut erfasst und vortrefflich formuliert, obwohl er selber andere Schlüsse daraus zieht: „Natürliche Selektion ist der blinde Uhrmacher; blind, weil sie weder vorausschauet, noch ihre Konsequenzen plant und auch kein Ziel kennt.“ Es müssten sich also für jeden Teilschritt unabhängig voneinander gleichzeitig eine Reihe von Mutationen aufaddieren. Keine Mutation könnte dabei auf dem aufbauen, was durch eine andere Mutation in der richtigen Richtung bereits erreicht wurde, denn ungerichtete Mutationen kennen definitionsgemäß kein Ziel und können nicht aufeinander aufbauen, solange keine funktionalen Zwischenstufen erreicht werden, an denen Selektion positiv wirken kann. Und selbst wenn sich schließlich mehrere Genkomplexe auf diese Weise etablieren konnten, bleibt immer noch die Frage offen, woher die Information stammt, diese Komplexe in ihrer Gesamtheit zu regulieren.

Dass gewisse Zwischenformen zwischen C_3 - und C_4 -Photosynthese lebensfähig sein können, erleichtert zwar die Situation z.B. im Vergleich zur Entstehung der biochemischen Sehfunktion mit ihrer unvergleichlich höheren Komplexität (ULLRICH et al. 2006), löst aber das Problem nicht grundsätzlich.

Diese Argumente beziehen sich auf die einmalige Entstehung des komplexen C_4 -Syndroms. Nun ist aber von einer mindestens 45-fachen unabhän-

gigen Entstehung die Rede, teils in sehr unterschiedlichen Verwandtschaften, teils mehrfach unabhängig in derselben Familie. Da scheint doch die Annahme der Aktivierung längst vorhandener Genkomplexe im Sinne von Modell 1 deutlich weniger problembeladen.

2. Selektion. Im Zusammenhang mit der Evolution der C_4 -Pflanzen wird gerne argumentiert, es bestünde ein gewaltiger Selektionsdruck in Richtung C_4 . Dieser beruhe auf der Ineffizienz der C_3 -Photosynthese, die bei der Entstehung der Photosynthese vor etwa 3 Milliarden Jahren in einer praktisch O_2 -freien Umgebung unerheblich war, aber dadurch in Erscheinung trat, dass durch die Photosynthese-Aktivität der Pflanzen zunehmend O_2 in der Atmosphäre angereichert wurde. Solche Annahmen, die von einigen Autoren wie eine Tatsache dargestellt werden, von anderen aber skeptisch betrachtet werden, sind allerdings direkten Belegen kaum zugänglich. Folgerichtig bezeichnen z.B. CAMPBELL & REECE (2006) in ihrem bekannten Lehrbuch die genannte Idee als „sehr spekulative Hypothese“. Im Übrigen wurde oben unter den Stichworten „Photorespiration“ und „Rubisco als Fehlkonstruktion?“ ausführlich dargelegt, dass ein Selektionsvorteil für C_4 -Photosynthese ohnehin nur unter speziellen Umweltbedingungen vorliegt.

Und selbst unter der Annahme eines Selektionsdrucks ist zu beachten, dass ein solcher niemals Baupläne hervorbringt, sondern allenfalls zwischen einem Angebot an Bauplänen auswählt. JUNKER & RAMMERSTORFER (2006) schreiben dazu: „Nehmen wir an, die Pflanze wäre einem Selektionsdruck ausgesetzt gewesen, der die Veränderung des C_3 -Systems in ein C_4 -System gefördert hätte. Welcher Selektionsdruck hat zur gleichen Zeit, in der C_4 -Systeme im Vorteil waren, einen Regelkreis begünstigt, der über die Exprimierung der jeweiligen Syndrome entscheidet? Klar ist, dass das zum selben Zeitpunkt erfolgen musste, da ansonsten das C_3 -Syndrom durch seine Umwandlung in ein C_4 -Syndrom verloren gegangen wäre. ... Unter C_4 -Begünstigung wäre es nicht unmittelbar vorteilhaft gewesen, das C_3 -Syndrom ‚in petto‘ zu halten und einen Mechanismus zu seiner zweckmäßigen Aktivierung zu evolvieren.“

Wenn man von einem gewaltigen Selektionsvorteil der C_4 -Photosynthese ausgeht, ist es problematisch zu verstehen, wieso gelegentlich in C_4 -Verwandtschaften (*Salsola*, *Eragrostis*) wieder C_3 -Pflanzen auftreten, also sogenannte Reversionen (SAGE & MONSON 1999). Was veranlasst eine optimal angepasste C_4 -Pflanze wieder zur C_3 -Photosynthese zurückzukehren, und wie soll man sich vorstellen, dass all die erworbenen Veränderungen in Bau und Regulation wieder zurückgenommen werden? Letzteres Problem könnte man durch die Annahme auflösen, dass die C_3 -Gene mitsamt ihrer Regulation konserviert wurden. Dann aber wären wir genau wieder bei Modell 1 angelangt.

Schlussbemerkung:

C_4 -Photosynthese – Zufall oder Plan?

In der Schöpfungsforschung nach JUNKER & SCHERER (2006; Kap. VII) geht es darum, ob naturwissenschaftliche Fakten mit der Grundannahme eines schöpferischen Plans (intelligent design) in Einklang zu bringen sind. Modell 1 würde in diesen Rahmen gut hineinpassen, weil es eine vorsorgende Planung erkennen lässt und ohne eine Überstrapazierung des Zufalls auskommt. Es ist auch gut mit der Vorstellung vereinbar, dass einzelne geschaffene Einheiten (Grundtypen) von vornherein mit einer Vielfalt an Möglichkeiten ausgestattet sind (Prinzip der genetischen Polyvalenz), vgl. hierzu im Hinblick auf C_4 -Photosynthese auch WOOD (2003).

Modell 1 ist aber auch evolutionstheoretisch akzeptabel, da es zwar mit anderen Gegebenheiten konfrontiert als „man bisher angenommen hat“, sich aber im Rahmen des Evolutionsmodells bewegt. Es bleibt dann nur die Frage unbeantwortet, woher die entsprechenden Baupläne der „konservierten, alten“ Gene stammen. Da das Thema einer experimentellen Prüfung zugänglich ist, und auch intensiv daran gearbeitet wird, darf man wohl bald mit einer Entscheidung rechnen. Spätestens dann wäre auch geklärt, ob die Entstehung der C_4 -Photosynthese weiterhin als Musterbeispiel für Makroevolution angesehen werden kann.

Danksagung

Sehr wertvolle Hinweise verdanke ich dem Internetbeitrag von Markus RAMMERSTORFER (2006): C_3/C_4 Photosynthese – Ein Argument gegen Intelligent Design? Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und zahlreiche Anregungen danke ich Dr. Judith FEHRER, Dr. Reinhard JUNKER, Dr. Niko WINKLER und Prof. Dr. Siegfried SCHERER.

Literatur

- BANG SW, MIZUNO Y, KANEKO Y, MATSUZA Y & BANG KS (2003) Production of Intergeneric Hybrids between the C_3 - C_4 Intermediate Species *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC. and *Raphanus sativus* L. *Breed. Sci.* 53, 231-236.
- BERG JM, TYMOCZKO JL & STRYER L (2007) *Biochemie*. 6. Aufl. München.
- BLÄSING O, WESTHOFF P & SVENSSON P (2000) Evolution of C_4 phosphoenolpyruvate carboxylase in *Flaveria* – a conserved serine residue in the carboxyterminal part of the enzyme is a major determinant for C_4 -specific characteristics. *J. Biol. Chem.* 275, 27917-27923.
- BROWN HR & BOUTON JH (1993) Physiology and Genetics of Interspecific Hybrids Between Photosynthetic Types. *Annual Review Plant Physiol. Plant Molecular Biol.* 44, 435-456.

- CAMPBELL NA & REECE JB (2006) Biologie. 6. Aufl., hgg. von Jürgen MARKL. München: Pearson Studium.
- CASATI P, LARA MV & ANDREO CS (2000) Induction of a C_4 -Like Mechanism of CO_2 Fixation in *Egeria densa*, a Submersed Aquatic Species. *Plant Physiol.* 123, 1611-1622.
- CAVALAR M (2005) Identifizierung und Analyse von Maismutanten mit Defekten im C_4 -Zyklus. Dissertation RTWH Aachen. http://sylvester.bth.rwth-aachen.de/dissertationen/2005/075/05_075.pdf (Zugriff 22. 6. 2007)
- CRAYN DM, WINTER K & SMITH JAC (2004) Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *PNAS* 101, 3703-3708.
- DAWKINS R (1996) The Blind Watchmaker. Why The Evidence Of Evolution Reveals A Universe Without Design. W.W. Norton & Company, Inc.
- DE FARIA SM, LEWIS GP, SPRENT JI & SUTHERLAND JM (1989) Occurrence of nodulation in the Leguminosae. *New Phytologist* 111, 607-619.
- DOWNTON WJS (1975) The occurrence of C_4 photosynthesis among plants. *Photosynthetica* 9, 96-105.
- EHLERINGER JR, SAGE RF, FLANAGAN LB & PEARCY RW (1991) Climate change and the evolution of C_4 photosynthesis. *Trends Ecol. Evol.* 6, 95-99.
- GUTTERIDGE S & PIERCE J (2006) Commentary. A unified theory for the basis of the limitations of the primary reaction of photosynthetic CO_2 fixation: Was Dr. Pangloss right? *PNAS* 103, 7203-7204.
- HELDT H-W (2003) Pflanzenbiochemie. 3. Aufl. Heidelberg.
- HESS D (1999) Pflanzenphysiologie. UTB für Wissenschaft.
- HIBBERD JM & QUICK WP (2002) Characteristics of C_4 photosynthesis in stems and petioles of C_3 flowering plants. *Nature* 415, 451-454.
- JUNKER R & SCHERER S (2006) Evolution. Ein kritisches Lehrbuch. Gießen.
- JUNKER R & RAMMERSTORFER M (2006) Potentielle Komplexität als ID-Forschungsprogramm. Ursprünge der Variabilität. Internetversion. members.aon.at/evolution/POCnetV.pdf. (Zugriff am 20. 7. 2007)
- KADEREIT G, BORSCH T, WEISING K & FREITAG H (2003): Phylogeny of Amaranthaceae and Chenopodiaceae and the evolution of C_4 photosynthesis. *Int. J. Plant Sciences* 164, 959-986.
- KIMBALL JW (2007) Photorespiration and C_4 plants. <http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/Biology-Pages/C/C4plants.html> (Zugriff am 15. 6. 2007)
- KINDL H (1994) Biochemie der Pflanzen. 4. Aufl. Berlin.
- KUTSCHERA U (2002) Prinzipien der Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Heidelberg, Berlin.
- KUTSCHERA U (2006) Evolutionsbiologie. Eine allgemeine Einführung. 2. Aufl. Berlin.
- KUTSCHERA U & NIKLAS KJ (2007) Photosynthesis research on yellowtops: Macroevolution in progress. *Theory in Biosciences* 125, 81-92.
- LIPKA B, STEINMÜLLER K, ROSCHE E, BÖRSCH D & WESTHOFF P (1994) The C_3 plant *Flaveria pringlei* contains a plastidic NADP-malic enzyme which is orthologous to the C_4 isoform of the C_4 plant *F. trinervia*. *Plant Mol. Biol.* 26, 1775-1783.
- PENNISI E (2007) Genomics: Sea Anemone Provides a New View of Animal Evolution. *Science* 317, 27.
- PUTNAM NH et al. (2007) Sea Anemone Genome Reveals Ancestral Eumetazoean Gene Repertoire and Genomic Organization. *Science* 317, 68-94.
- RACHMILEVITCH S, COUSINS AB & BLOOM AJ (2004) Nitrate assimilation in plant shoots depends on photorespiration. *PNAS* 101, 11506-11510.
- RAIBLE F, TESSMAR-RAIBLE K, ARBOLEDA E, KALLER, T, BORK P, ARENDT D & ARNONE M (2006) Opsins and clusters of sensory G-protein-coupled receptors in the sea urchin genome. *Developmental Biology* 300, 461-475.
- RAMMERSTORFER M (2006): C_3/C_4 Photosynthese – Ein Argument gegen Intelligent Design? <http://rammerstorfermarkus.batcave.net/C3C4.htm> (Zugriff am 20.06.07)
- RAVEN PH, EVERT RF & EICHHORN SE (2000) Biologie der Pflanzen. 3. Aufl. Berlin: de Gruyter.
- REINFELDER JR, KRAEPIEL AML & MOREL FMM (2000) Unicellular C_4 photosynthesis in a marine diatom. *Nature* 407, 996-999.
- REINFELDER JR, MILLIGAN AJ & MOREL FMM (2004) The role of the C_4 pathway in carbon accumulation and fixation in a marine diatom. *Plant Phys.* 135, 2106-2111.
- REISKIND JB, MADSEN TV, VAN GINKEL LC & BOWES G (1997) Evidence that inducible C_4 -type photosynthesis is a chloroplastic CO_2 -concentrating mechanism in *Hydrilla*, a submersed monocot. *Plant Cell Environment* 20, 211-220.
- RIPLEY BS, GILBERT ME, IBRAHIM DG & OSBORNE CP (2007) Drought constraints on C_4 photosynthesis: stomatal and metabolic limitations in C_3 and C_4 subspecies of *Allo-teropsis semialata*. *J. Exp. Bot.* 58, 1351-1363.
- SAGE RF (2004) The evolution of C_4 photosynthesis. *New Phytol.* 161, 341-370.
- SAGE RF & MONSON RK (Eds.) (1999) C_4 Plant Biology. San Diego, London.
- SENGBUSCH VON P (2003): C_3 , C_4 und CAM. Regulation der Photosyntheseaktivität. Stand 31.07.2003; <http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d24/24b.htm> (Botanik.online) (Zugriff am 13. 6. 2007)
- TCHERKEZ GGB, FARQUHAR GD & ANDREWS TJ (2006) Despite slow catalysis and confused substrate specificity, all ribulose biphosphate carboxylases may be nearly perfectly optimized. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 7246-7251.
- UENO O (2001) Environmental Regulation of C_3 and C_4 Differentiation in the Amphibious Sedge *Eleocharis vivipara*. *Plant Physiol.* 127, 1524-1532.
- ULLRICH H, WINKLER N & JUNKER R (2006) Zankapfel Auge. Ein Paradebeispiel für „Intelligent Design“ in der Kritik. *Stud. Int. J.* 13, 3-14.
- VOET D, VOET JG & PRATT CW (2002) Lehrbuch der Biochemie. Weinheim.
- VOZNESENSKAYA EV, FRANCESCHI VR, KIIRATS O, FREITAG H & EDWARDS GE (2001) Kranz anatomy is not essential for terrestrial C_4 plant photosynthesis. *Nature* 414, 543-546.
- WESTHOFF P (2007) Homepage: Molecular Basis and Evolution of C_4 Photosynthesis http://www.biologie.uni-duesseldorf.de/Institute/EMP/Forschung/Peter_Westhoff/index_html (Zugriff am 6. 7. 2007)
- WINTER K & SMITH JAC (eds) (1996) Crassulacean Acid Metabolism (= Ecological Studies 114). Berlin.
- WOOD TC (2003) Mediated design. *Impact* 363, 1-4.

Sind Vogelflügel umgestaltete Dinosaurierhände?

Zum Konflikt zwischen fossilen und entwicklungsbiologischen Daten bei der phylogenetischen Herleitung des Vogelflügels

Henrik Ullrich, Dr.-Scheider-Str. 53a, 01589 Riesa

Zusammenfassung: Die phylogenetische Ableitung der Vögel aus einer Gruppe der Theropoden-Dinosaurier zählt zu einem häufig zitierten und wichtigen Baustein in evolutionären Modellvorstellungen. Betrachtet man aber im Detail die dafür relevanten Befunde, trübt sich das scheinbar klare Bild schnell ein, denn die Befunde erlauben eine vielfältige und kontroverse Deutung. In diesem Artikel werden relevante Daten aus der Embryologie zur Gliedmaßenentwicklung bei Wirbeltieren vorgestellt. Deren Bedeutung für Homologiebetrachtungen und für kausale Erklärungsansätze im Rahmen moderner Evo-Devo Konzepte werden diskutiert. Die große Spannweite der diesbezüglich in der Literatur äußerst kontrovers vertretenen hypothetischen Vorstellungen führt beim gegenwärtigen Stand des Wissens zu folgenden Schlussfolgerungen:

1. Es fehlt ein methodisch sicheres Kriterium, um aus mehreren möglichen Homologiezuweisungen auf der Basis embryologischer und paläontologischer Daten die phylogenetisch relevante zu extrahieren. Keine der vorgestellten Ansätze kann deshalb für sich ein höheres Maß an Plausibilität beanspruchen als andere. Die Homologiebeziehungen zwischen dem Vogelflügel und der vorderen Extremität von Dinosauriern bleiben unter phylogenetischer Perspektive auch nach 150 Jahren Evolutionsforschung unklar.

2. Die kausalen Erklärungsversuche zur Entstehung des Grundbauplans des Vogelflügels auf

der Grundlage der Synthetischen Evolutionstheorie sowie unter Rückgriff auf neue Ansätze der evolutionären Entwicklungsbiologie (Evo-Devo) sind als spekulative Extrapolationen von Details des verfügbaren embryologischen bzw. molekulargenetischen Wissens zu werten.

3. Alle vorgelegten Hypothesen zur Evolution des Vogelflügels sehen sich drei defizitären Situationen ausgesetzt: Fehlendes Wissen über Wirkmechanismen bzw. die Wechselbeziehungen von äußeren und inneren Selektionsdrücken auf den evolutionären Umbau der vorderen Extremität und die vielfach noch unverständlichen genetischen und epigenetischen Regulationskaskaden der Gliedmaßenentwicklung während der Individualentwicklung bei Wirbeltieren. Drittens muss offen gelassen werden, welche Kausalitäten den phylogenetischen Wandel ontogenetischer Entwicklungsprogramme bedingen und ermöglichen.

4. Die wissenschaftliche Klärung der homologen Beziehungen zwischen den Fingerstrahlen an Vogelflügeln und denen bei anderen Landlebewesen (insbesondere Echsen und Säugetieren) und ihre kausale Begründung bleibt eine der größten Herausforderungen für die Evolutionsforschung.

5. Das ontogenetische und phylogenetische Modellobjekt „Flügelentwicklung“ ist exemplarisch für grundsätzliche Probleme und Grenzen der evolutionsgeleiteten Hypothesenbildung sowie darauf aufbauender Homologiebetrachtungen.

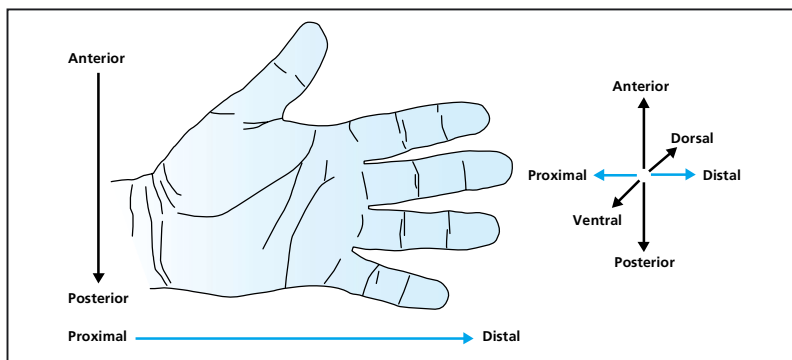
Abb. 1: Die drei anatomischen Achsen zur Beschreibung der Lageverhältnisse von Strukturen der menschlichen Hand. Genau abgestimmte Entwicklungsprozesse der Embryonalentwicklung garantieren, dass der Daumen bzw. der kleine Finger immer am richtigen Ort entstehen. (Nach TICKLE 2006)

1. Einführung

Die Analyse der ontogenetischen Entwicklung von Gliedmaßen bei Wirbeltieren zählt gegenwärtig zu einem der wichtigsten und erfolgreichsten For-

schungsschwerpunkte der Embryologie. Der spezifisch-komplexe und gleichzeitig modulare Aufbau (Anatomie) von Flossen, Armen, Händen, Beinen, Füßen oder Flügeln gilt als exzellentes Modell, um fundamentale entwicklungsbiologische Fragestellungen zu klären. Zu diesen zählen beispielsweise die molekularbiologischen Grundlagen der Festlegung (= Speicherung) und der Realisierung (= Abrufen und Umsetzen) des Körperbauplans eines Organs während der Embryonalentwicklung oder die Steuerung der präzisen Anordnung von spezialisierten Zellen und der Gewebe in ihnen (TICKLE 2006).

Das Extremitätenskelett der Wirbeltiere wird durch eine definierte Zahl von Knochen mit einer jeweils charakteristischen Größe und Form in einer festen räumlichen Anordnung gekennzeichnet. Anhand der drei orthogonalen Raumachsen (Höhe,



Breite, Tiefe) lassen sich die einzelnen Bestandteile der Gliedmaßen zueinander während der embryonalen Bildung und im ausgewachsenen Zustand beschreiben. Zum besseren Verständnis der weiteren Ausführungen sei dies am Beispiel der Hand des Menschen kurz illustriert (Abb. 1). Die *proximo-distale* Achse verläuft von der Schulter zu den Fingerspitzen, also von körpfernah zu körperfern, die *anterio-posteriore* (vorn-hinten) Achse vom Daumen (Finger I) zum kleinen Finger (Finger V) und die *dorso-ventrale* (Rücken-Bauch) Achse vom Handrücken zur Handfläche. Die zahlreichen genetischen und epigenetischen Prozesse, welche die

Ontogenese der Extremitäten in allen drei Raumachsen regulieren, verlaufen hochgradig koordiniert, vernetzt und einander überlagernd. Zahlreiche Details zur Differenzierung und Strukturbildung wurden in den letzten Jahrzehnten erhellt (z.B. Herkunft der einzelnen Zelltypen wie Muskelzellen, Nervenzellen, Blutgefäßzellen), einige werden kontrovers diskutiert (z.B. die Grundlagen der proximo-distalen Differenzierung) und etliche Prozesse der Musterbildung liegen noch im Dunkeln (z.B. Spezifikation von Form und Anzahl der Fingerstrahlen).

Die Ontogenese der Wirbeltierextremitäten

Glossar

Amnioten: Landwirbeltiere, deren Embryonen sich in einer mit Fruchtwasser (Amnionflüssigkeit) gefüllten Amnionhöhle entwickeln, die von einer Embryonalhülle (Amnion) umgeben ist (Reptilien, Vögel, Säugetiere).

Archosaurier: Als Archosauria („Herrscherreptilien“) wird eine Reihe von ausgestorbenen Reptiliengruppen (u.a. Dinosaurier) sowie die heute noch lebenden Krokodile (Crocodylia) und Vögel (Aves) zusammengefasst.

Cladistik, cladistisch: auf quantifizierbare und numerische Daten basierende phylogenetische Taxonomie, in der alle verfügbaren Merkmale von Organismen gleichberechtigt berücksichtigt werden, um Verwandtschaftsbeziehungen („ursprünglich“ und „abgeleitet“) darzustellen. Für die Artbildung wird ausschließlich eine dichotome Verzweigung der Stammart zugelassen.

deskriptiv: beschreibend

Determinierung: In der Entwicklungsbiologie Beschreibung der irreversiblen Festlegung von entwicklungsfähigen Zellen auf einen spezifischen Endzustand (Muskelzelle, Knochenzelle)

Ektoderm: äußere Zellschichten des embryonalen Keims bei Wirbeltieren, aus dem später u.a. Haut und Anteile des Nervensystems hervorgehen

Embryologie: Biologische Wissenschaft, welche die individuellen Entwicklungsvorgänge des mehrzelligen Organismus beschreibt und kausal zu erklären versucht

Epigenetische Faktoren: in Ergänzung zum genetisch vorgegebenen Informationspool alle anderen informationstragenden und informationsverarbeitenden zellulären Strukturen (z.B. Proteine, Zellorganellen, Zellmembranen)

Erweiterte Synthetische Evolutionstheorie: Nach KUTSCHERA (2006) Verbindung der Synthetischen Evolutionstheorie u.a. mit den aktuellen Ergebnissen der Geologie, Molekularbiologie, Computersimulation und Entwicklungsbiologie.

Evo-Devo: Moderner Forschungszweig der Evolutionsbiologie, besonderer Schwerpunkt liegt in der Integration aus der Embryologie stammender Erkenntnisse und ihrer überartigen Bewertung bei der Beschreibung und Erklärung evolutionärer Prozesse

FGF: fibroblast-growth-Factor, besondere Gruppe regulatorisch wirksamer Eiweiße während der Ontogenese (Morphogene)

Genetische Expressionsmuster: räumlich und zeitliches fassbares Muster von Aktivitäten einzelner Gene in einer morphologischen Struktur

Genotyp: Gesamtheit der genetischen Erbfaktoren

Homeotische Gene: Gene, die in der Ontogenese u.a. an der Koordination des Erscheinungsortes von morphologischen Merkmalen (z.B. Armanlage, Antenne bei *Drosophila*) oder bei seriell auftretenden Strukturen (Wirbelkörper, Pharyngula) mitwirken

Homologie: Gleichwertigkeit ähnlicher Strukturen, Organe, Gene und Prozesse; in der Evolutionsbiologie Beleg für gemeinsame Abstammung (Extremitäten der Landwirbeltiere)

homöotische Mutationen: Mutationen, die während der Ontogenese dazu führen, dass morphologische Merkmale an einem „falschen“ Ort (z.B. Antenne bei *Drosophila* am Platz des Beines) oder seriell auftretende Strukturen sich zahlenmäßig und/oder in ihrem Charakter verändern (z.B. Umwandlung von Brustwirbelkörper in einen Lendenwirbelkörper)

Hox-Gene: In der Ontogenese wichtige Gruppe regulatorisch wirksamer Gene, enthalten einen identischen Genabschnitt, der für einen spezifischen Proteinabschnitt (Homeobox) codiert

Konvergenz: Funktionelle oder anatomische Ähnlichkeit von Strukturen, Organen, Genen und Prozessen stammesgeschichtlich nicht verwandter Organismen; von der Evolutionsbiologie als Parallelentwicklungen

interpretiert (z.B. Körperform von Pinguin, Hai, Fische, Saurier, Delphin)

Masterkontrollgene: Gesamtheit aller Gene, denen in der Ontogenese eine wichtige regulatorische Funktion zugeschrieben wird (z.B. Hox-Gene, PAX-Gene)

Mesenchym: Aus dem mittleren Keimblatt des embryonalen Keims bei Wirbeltieren hervorgehende Strukturen, wie Gefäße, Knochen, Bindegewebe

Morphogene: Besondere Gruppe von Eiweißen, die als Transkriptionsfaktoren oder regulativ wirksame Proteine die Expression von Strukturgenen beeinflussen

Morphologie: Lehre vom Aufbau und der Gestalt der Lebewesen

Ontogenese: Individualentwicklung eines Organismus, bei Wirbeltieren von der Befruchtung bis zur Geburt/Schlüpfen des Jungtieres dauernder Zeitabschnitt

Phänotyp: Gesamtheit der äußerlichen Gestaltmerkmale eines Organismus

Phylogenese: Stammesgeschichte

prächondrale Anlagen: der Knorpelbildung vorangehende Struktureinheiten aus entsprechenden bindegewebigen Komponenten

rudimentär: in der Evolutionsbiologie genutzt um phylogenetisch rückgebildete Organe zu kennzeichnen (z.B. Wurmfortsatz); hier: Anlage einer ontogenetischen Struktur, die bei anderen Individuen eine weitere Entwicklung erfahren

Somiten: segmental angeordnete Bindegewebsblöcke, aus denen während der Ontogenese unter anderem die Wirbelkörper hervorgehen

Theropoden-Dinosaurier: Dinosauriergruppe (Saurischa) mit drei Fingerstrahlen, gelten als Vorfahren der Vögel

Transkriptionsfaktor: Proteine, die die DNS dazu anregen, sich identisch zu duplizieren bzw. ihre Information auf die mRNS zu übertragen

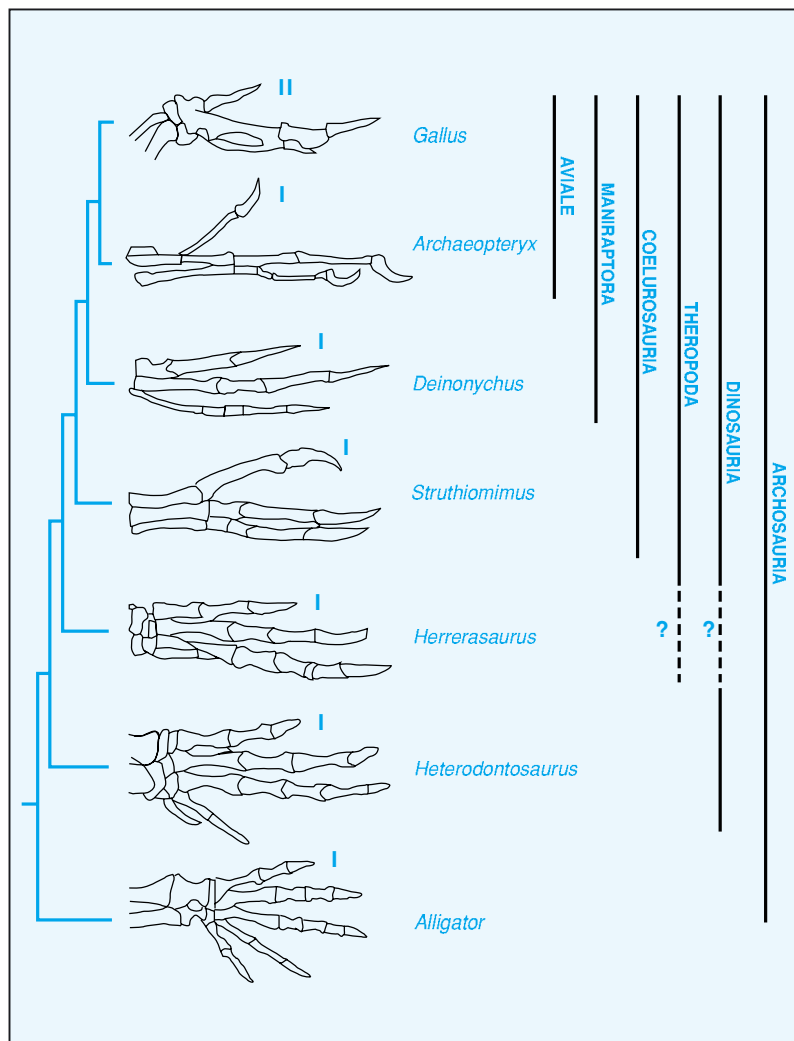


Abb. 2: Schematische Illustration der Handelemente von verschiedenen Vertretern der Archosaurier. Die hier wiedergegebene phylogenetische Systematik orientiert sich an GAUTHIER (1986). Der vordere (anteriore) Finger ist entsprechend dem gegenwärtigen Konsens mit I oder II bezeichnet.

Die jeweilige systematische Zuordnung wird rechts angegeben. Bestehende Unsicherheiten der systematischen Zuordnung werden durch ein „?“ gekennzeichnet. (Nach WELTEN 2005)

gewinnt zunehmend auch hinsichtlich phylogenetischer Fragestellungen an Bedeutung. Im Blickpunkt stehen dabei vergleichende Untersuchungen der Fingerentwicklung zur Feststellung von Homologien, die der Stammbaumrekonstruktion – insbesondere zur Klärung der phylogenetischen Ableitung der Vögel – dienen. Darüber hinaus scheint das ontogenetische Modellobjekt „Extremitätenentwicklung“ gut dafür geeignet, die deskriptiv abgeleiteten überartlichen Homologien kausal zu erklären, z.B. durch evolutionäre Änderungen embryonaler Entwicklungsprozesse auf dem Weg homeotischer Mutationen. Dieser Ansatz wird gegenwärtig durch die Evolutionsforschung favorisiert, um den postulierten Wandel des Bauplanes der vorderen Extremität einer landlebenden Echse (z.B. Theropode) in den Flügel eines Vogels verständlich zu machen.

Der vorliegende Artikel möchte aus embryolo-

gischer Perspektive einen Überblick zum Stand der Diskussion hinsichtlich der Ableitung der Vögel von den Dinosauriern geben. Dazu werden zunächst kurz die etablierten und konkurrierenden paläontologischen Sichtweisen vorgestellt. Eine Einführung in die wesentlichen Vorgänge, die zur Musterbildung und zur Differenzierung von Strukturen der vorderen Extremität bei Vögeln und Säugetieren während der ontogenetischen Entwicklung führen, ist Voraussetzung, um verschiedene phylogenetische Konzeptionen der Flügelentstehung zu erklären und zu bewerten. Abschließend soll begründet werden, warum die Integration ontogenetischen Wissens inhaltlich und methodisch nur wenig dazu beitragen konnte, die vielen offenen Fragen und widersprüchlichen Interpretationen bei der Ableitung der Vögel von den Dinosauriern aufzulösen.

2. Ableitung der Vögel von den Dinosauriern – Paläontologische Sichtweisen

Überblick: Ausgedehnte phylogenetische Analysen fossiler Arten führten zu dem Schluss, dass Vögel als lebende theropode Dinosaurier anzusehen sind (VARGAS & FALLON 2005). Die fünffingrigen Vorfahren der Theropoden verloren den vierten und fünften Strahl, was einige Funde mit reduzierten Anlagen des vierten und fünften Fingers belegen sollen. Außerdem besteht ein hoher Grad an Ähnlichkeit zwischen dem Bau der drei Fingerstrahlen des „Urvogels“ *Archaeopteryx* und dem von Theropoden. Aus vergleichender paläontologischer Sicht werden deshalb die drei Strahlen des Vogelflügels als homolog zu den ersten drei Fingerstrahlen theropoder Dinosaurier bewertet. Diese Interpretation wird allerdings nicht von allen Biologen geteilt (z.B. FEDUCCIA et al. 2005).

Die Mehrheit der Forscher favorisiert auf der Basis cladistischer Analysen die Hypothese, dass die Vögel sich aus einer Untergruppe der Theropoden-Dinosaurier phylogenetisch herleiten. Zur wichtigsten Stütze für diese Vorstellung zählt die Ähnlichkeit der drei bekrallten Finger des Flügels von *Archaeopteryx* im Vergleich mit der Anatomie bei einigen dreifingrigen Theropoden, die eine Reduktion des IV. und V. Fingers zeigen (z.B. bei *Deinonychus*, *Struthiomimus*, *Herrerasaurus*).

Als Ausdruck der vermuteten homologen Identität zu den Theropoden bezeichnete man die Finger bei *Archaeopteryx* mit der römischen Nomenklatur I, II, III (I entspricht dabei dem homologen „Daumen“ der Krokodile oder Säugetiere). Diese Nomenklatur konnte aber nicht pauschal auf die Fingerstrahlen des Flügels bei modernen Vögeln übertragen werden, da der embryonale Befund, wie später erläutert wird, hier eine andere Kennzeich-

nung verlangt, nämlich mit II, III, IV (vgl. dazu Abb. 2).

Neuere Funde von Theropoden (speziell aus der Gruppe der Maniraptoren) mit Federn bzw. mit einer federähnlichen Bedeckung (z.B. *Protoarchaeopteryx* und *Caudipteryx*) wurden von zahlreichen Forschern als Bestätigung der Theropodenhypothese gewertet (z.B. ZHOU et al. 2003). Diese Interpretationen sind jedoch sehr umstritten. Nach PETERS (2002) und PAUL (2002) sprechen die Befundkonstellationen bei den o.g. Formen eher dafür, dass es sich um sekundär flugunfähig gewordene Vögel handelt und sie nicht zu den Dinosauriern gehören. FEDUCCIA et. al. (2005) konnten zeigen, dass die Interpretation von fossilen Resten der Hautbedeckung – wie z. B. bei dem Theropoden *Sinosauropteryx* – als „Protofedern“ nicht zwingend ist. Darüber hinaus kann die Theropodenhypothese bisher zahlreiche fundamentale Fragen der Vogelevolution nicht beantworten (Überblick bei JUNKER 2005). Auf der Grundlage paläontologischer Daten wurden deshalb auch als mögliche alternative Ausgangsformen unspezialisierte Thecodontier (eine Stammform der Archosaurier) und urtümliche krokodilähnliche Formen (Crocodylia) diskutiert (HECHT 1985; MOINAR 1985; WALKER 1985). WELTEN et al. (2005) verweisen zusätzlich auf die Möglichkeit, dass die Vögel nicht zwingend von einer pentadaktylen Urform (Formen mit fünf Fingerstrahlen) abgeleitet werden müssen. Polydaktyle Archosaurier, also Urechsen mit mehr als fünf Fingerstrahlen, sind theoretisch ebenso wahrscheinlich und wurden schon von BARDELEBEN (1889) und HOLMGREEN (1955) als Vorfahren der Vögel ins Gespräch gebracht. Diese Position besitzt aber gegenwärtig nur einen Außenseiterstatus.

vielen. Der stetige Wandel der örtlichen Expressionsdomänen von Hox-Genen in der Extremitätenknospe erlaubt keine feste Zuordnung einzelner Hox-Gene zu bestimmten morphologischen Strukturen. Das gegenwärtige Verständnis über die kausalen Zusammenhänge und Wechselbeziehungen genetischer bzw. epigenetischer Einzelprozesse, die zur Ausbildung der Gliedmaßen während der Ontogenese führen, bleibt weiterhin sehr lückenhaft. Die gewonnenen Erkenntnisse dienen als Grundlage für verschiedene phylogenetische Deutungen im Rahmen von Evo-Devo Konzeptionen.

RICHARDSON et al. (2003) kennzeichneten die Individualentwicklung als einen vierdimensionalen Prozess. Drei Dimensionen betreffen die Veränderungen der Einzelmerkmale im Raum (Länge, Breite, Tiefe) und die vierte ihren Wandel in der Zeit. Der Komplex von phylogenetischen Änderungen kommt als fünfte Dimension hinzu, da hier die Unterschiede und Gemeinsamkeiten von Entwicklungswegen über die Artgrenzen hinaus und über die Existenzdauer der jeweiligen Art geklärt werden müssen. Vor der Erläuterung verschiedener Hypothesen, die eine Änderung ontogenetischer Entwicklungsabläufe als Mechanismus zur evolutionären Entstehung des Vogelflügels favorisieren, muss deshalb ein Überblick zum Kenntnisstand der Embryonalentwicklung der vorderen Gliedmaßen bei Vögeln und Landwirbeltieren stehen. In den letzten Jahrzehnten wurden zahlreiche beschreibende und experimentelle Studien am Flügel des Hühnchens sowie der vorderen Extremität der Maus durchgeführt. Diese Strukturen gehören damit zu den am besten untersuchten und verstandenen Objekten der Embryologie (WELTEN 2005, TICKLE 2006).

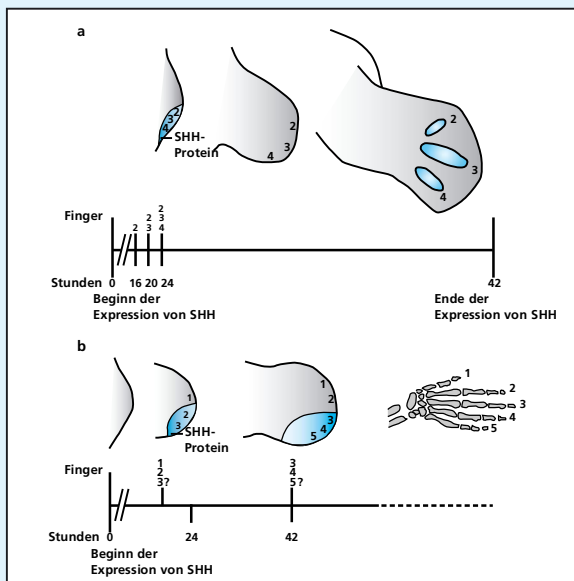
3. Ontogenetische Prinzipien der Gliedmaßenentwicklung bei Vögeln und Landwirbeltieren

Überblick: Das Studium der ontogenetischen Entwicklung der Extremitäten gilt als Modellobjekt für die Erforschung der Interaktionen zwischen Genotyp und Phänotyp bei der Etablierung einer komplizierten anatomischen Struktur unter dem Einfluss hochgradig vernetzter und raum-zeitlich agierender Steuerungssysteme. Die theoretischen und technischen Fortschritte der experimentellen Entwicklungsbiologie gestalteten die Forschungen in den letzten Jahren sehr erfolgreich. Auf der Basis des jeweils aktuellen Wissens wurden unterschiedliche Modelle („progress zone model“, „early specification model“) der ontogenetischen Gliedmaßenentwicklung entworfen. Die zunächst als sehr verheißungsvoll betrachtete Bedeutung der Hox-Gene hat sich relativiert. Diese sind zwar ein wichtiger Bestandteil eines mehrdimensional vernetzten Entwicklungssystems, aber nur eines unter

Morphologische Gestaltbildung

Startpunkt der Gliedmaßenentwicklung bei Wirbeltieren sind kleine Knospen („Buds“) an den seitlichen Flanken des embryonalen Körpers. Diese Knospen entstehen in einer definierten topographisch-anatomischen Region entlang der Anlagen der Wirbelsäule – den so genannten Somiten. In den Extremitätenknospen befinden sich zunächst nur unspezialisierte mesenchymale Zellen, die von einer Schicht embryonaler Haut, dem Ektoderm, bedeckt werden. Rein deskriptiv betrachtet beobachtet man im weiteren Verlauf Einwanderungen von Zellen aus dem Gebiet der Somiten und ein Auswachsen der Knospe in proximo-distaler Richtung von der Körperwand weg. Die unspezialisierten mesenchymalen und eingewanderten Zellen vermehren und differenzieren sich zu den verschiedenen die Extremität konstituierenden Zelltypen (Muskel, Bindegewebe, Knorpel etc.). Parallel dazu werden knorpelige Anlagen der Extremität

Zwei Modelle für die embryonale Festlegung der antero-posterioren Positionswerte in Hühnchenflügel und in der Hand der Maus



A. Morphogen-Gradienten-Modell beim Hühnchen. Die Konzentration des Morphogens „sonic hedgehog“ (SHH) spezifiziert Zellgruppen zeitlich gestaffelt mit Positionswerten für jeden einzelnen Fingerstrahl des Flügels in einem frühen embryonalen Stadium (16-24 Stunden nach Beginn der Expression von SHH). Aus den so vorgeprägten Zellen entwickeln sich in einer späteren Phase die jeweiligen Fingerstrahlen. Der Zeitstrahl dokumentiert die Dauer der SHH-Expression. 24 Stunden nachdem die Positionswerte fixiert sind, beginnen sich die Anlagen der Finger zu entwickeln.

B. Weiterentwickeltes Morphogen-Gradienten-Modell am Beispiel der Maus. Die Konzentration

und die Länge der Wirkung von SHH auf einzelne Zellgruppen bestimmt deren Prägung mit spezifischen Positionswerten, die dann die Entwicklung der jeweiligen Finger festlegen.

Der erste Finger (Daumen) entwickelt sich nach diesem Modell unabhängig vom Einfluss des SHH, der Positionswert für Finger wird von der Konzentration von SHH in einer frühen Phase bestimmt. Die Positionswerte von Finger drei werden bestimmt von der Konzentration und der Dauer der SHH-Wirkung, die der Finger 4 und 5 allein von der Dauer der SHH-Wirkung. Zusätzlich kommt der Entwicklungsphase eine wichtige Rolle zu; die hinteren (posterioren) Finger werden in späteren Phasen als die vorderen spezifiziert.

in einer definierten Reihenfolge sichtbar, welche die wesentlichen Elemente des Grundbauplans vom Skelett der Wirbeltierextremität repräsentieren (Oberarm, Unterarm, Mittelhand). Nachfolgend werden die knorpeligen Anlagen der Fingerknochen sichtbar, die eine große Variabilität hinsichtlich der Anzahl der einzelnen Glieder (Phalangen) und ihrer individuellen Ausprägung bei den Wirbeltieren aufweisen (vgl. dazu Abb. 3).

Für unsere Betrachtungen von besonderer Bedeutung ist die Tatsache, dass bei fast allen fünf-fingrigen (pentadaktylen) Amnioten die Reihenfolge des Auftretens der ersten embryonalen Knorpelanlagen in der proximo-distalen Achse identisch ist: Humerus (Oberarmknochen) – Ulna (Unterarmknochen – Elle) – Mittelhandknochen „IV“ – Fingerknochen „IV“. Diese Reihenfolge wird als „Primäre Achse“ (BURKE & ALBERCH 1985) bezeichnet und

begründet die Festlegung der als homolog zu bezeichnenden Finger beim Artvergleich. Beim Hühnchenembryo läuft die „Primäre Achse“ durch die am weitesten posterior (hinten) gelegene Fingeranlage, die deshalb die Kennzeichnung IV erhält, und konsequenterweise werden die beiden davor gelegenen Fingeranlagen mit II und III gekennzeichnet (vgl. Abb. 4). Die Richtigkeit dieser Interpretation wird neben Mutationsexperimenten (MORGAN et al. 1992) durch den Befund unterstützt, dass typische prächondrale Kondensationen (das sind Gewebestrukturen, die der Knorpelbildung vorangehen) vor (anterior) der Fingeranlage II und hinter (posterior) der Fingeranlage IV in der Flügelknospe bei Vögeln nachweisbar sind. Diese repräsentieren nach Ansicht der Entwicklungsbiologen temporäre bzw. rudimentäre Anlagen der Finger I und V (WELTEN 2005), die jedoch im Weiteren nicht zu vollständigen Fingern weiterentwickelt werden.

Die Diskrepanz zwischen der phylogenetischen Interpretation der paläontologischen Befundlage (siehe Abschnitt „Ableitung der Vögel von den Dinosauriern“) und die Deutung unter Nutzung der embryologischen Daten bezüglich der Identität der Fingerstrahlen bei Vögeln ist schon seit dem Beginn der evolutionären Morphologie Mitte des 19. Jahrhunderts wahrgenommen worden und wird bis heute kontrovers diskutiert. Die embryonal begründete Homologie wird von zahlreichen Forschern als sekundäre Situation bewertet, die sich erst durch phylogenetische Transformationen (siehe unten) aus der ursprünglichen embryonalen Situation bei Archosauriern entwickelt habe (z.B. WAGNER & GAUTHIER 1999, VARGAS & FALLON 2005, WAGNER 2005).

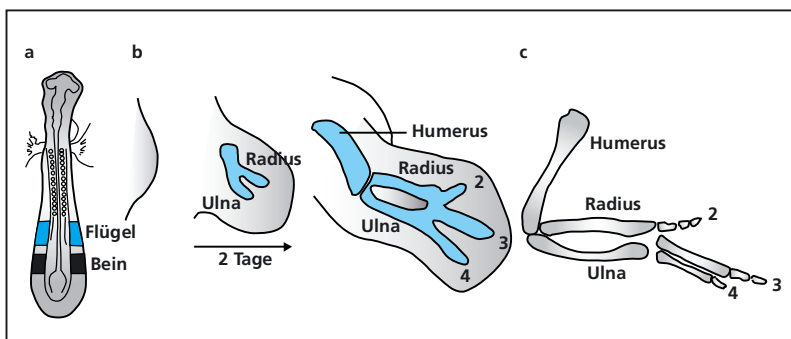


Abb. 3: Die Entwicklung der Flügelknospe beim Hühnchen.

a Anlage der Extremitätenknospen (Buds) in enger räumlicher Beziehung zu bestimmten Somiten,

b Auswachsen der Flügelknospe in proximo-distaler Richtung, phasenweise Ausbildung der knorpeligen Anlagen für die Oberarm-, Unterarm- und Handstrukturen,

c Schematische Darstellung des knöchernen Grundbauplanes der oberen Extremität. (Nach TICKLE 2006)

Genetische und epigenetische Regulationskaskaden der raum-zeitlichen Gestaltbildung der Extremitäten

Obwohl morphologisch kaum Unterschiede innerhalb der Extremitätenknospe wahrnehmbar sind, existiert bereits auf molekularbiologischer und genetischer Ebene eine komplexe Architektur sich gegenseitig beeinflussender Kompartimente. Diese werden u.a. dadurch charakterisiert, dass zeitlich und räumlich geordnet unterschiedliche Morphogene (das sind Eiweißstoffe, deren räumliches Konzentrationsgefälle zu einer entsprechenden räumlich geordneten Spezifikation von Zellen führt) und differierende genetische Expressionsmuster innerhalb von Zellgruppen aktiv sind. Experimentell orientierte Untersuchungen führten zur Unterscheidung funktionell und regulatorisch wichtiger Areale an der Extremitätenknospe:

- „**AER**“ (apical ectoderm ridge), eine ektodermale Leiste, am körperfernen (distalen) Ende der Anlage von vorn (anterior) nach hinten (posterior) verlaufend,
- „**PZ**“ (progress zone), die Progressionszone welche mit undifferenzierten, aber genetisch vorgeprägten mesenchymalen Zellen unter der Kappe des „AER“ aufgefüllt ist, und die
- „**ZPA**“ (zone of polarizing activity), eine polarisierende Region am hinteren (posterioren) Rand der Extremitätenknospe, der Ort, wo später der kleine Finger bei Säugetieren entstehen wird. Eine zentrale Rolle spielt das hier produzierte Morphogen *Shh* (sonic hedgehog, vgl. Abb. 5).

Für alle drei raum-zeitlichen Achsen der Extremitätenentwicklung vermutet man unterschiedlich agierende Regulationssysteme. Diese rekrutieren u.a. zahlreiche Zellsignalstoffe, Wachstumsfaktoren, Morphogene und Hox-Gene der Gruppen HoxA9-13 und HoxD9-13. Aus deren geordnetem Wechselspiel entstehen die jeweils typischen Merkmalsmuster der Arme, der Hand oder des Flügels. Während für die proximo-distale und die antero-posteriore Musterbildung relativ viel Detailwissen verfügbar ist, sind die Kenntnisse bezüglich der ventro-dorsalen Merkmalsdifferenzierung sehr gering. Allerdings – und das macht ein Verständnis der Gesamtsituation nicht einfacher – diskutieren Forscher z.T. unterschiedliche Modelle für die Strukturbildung entlang einer Achse. An dieser Stelle soll nur kurz auf die vermuteten Prozesse, die zur Differenzierung entlang der proximo-distalen Achse führen, eingegangen werden. (Im Kastentext werden zwei Modelle der antero-posterioren Musterbildung vorgestellt).

SUMMERBELL, LEWIS und WOLPERT entwarfen 1973 das „progress-zone“ Modell, das sich bis zum Ende der 1990er Jahre behaupten konnte. Danach kommt der Zeitdauer, die Zellen in der „progress zone“ (PZ) verbringen, und den während dieser Zeit auf sie einwirkenden Signalen aus der „apical

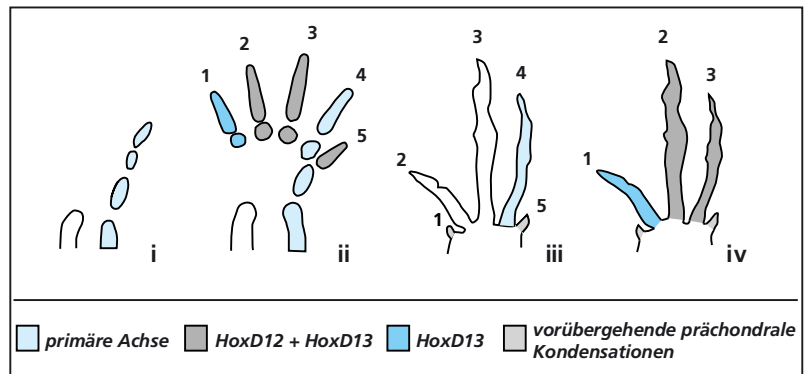


Abb. 4: Die primäre Achse und prächondrale Kondensationen

a Die primäre Achse wird aus den embryonalen knorpeligen Anlagen von Humerus, Ulna und dem späteren 4. Finger bei den fünf fingrigen Wirbeltieren **(b)** gebildet, **c** Überträgt man diese Zählweise auf die embryonale Situation beim Vogelflügel, muss der hinterste Finger mit der Nummer 4 benannt werden. Die Existenz prächondraler Anlagen (1,5) unterstützt diese Zählweise

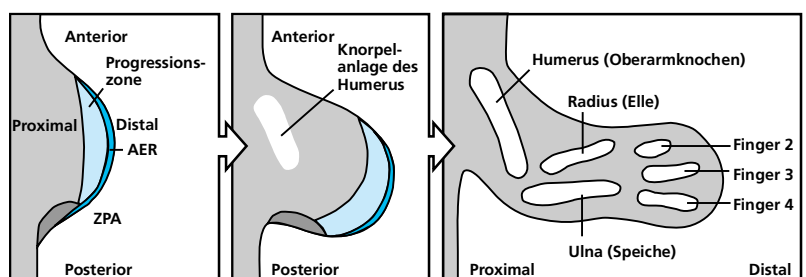
d Die paläontologische Zählweise belegt demgegenüber den hintersten Finger mit der Nummer 3.

Das Auftreten spezieller Hox-Genexpressionsmuster während der Ontogenese soll diese Bezeichnungen rechtfertigen (vgl. VARGAS & FALLON 2005).

ectoderm ridge“ (AER) z.B. über Morphogene der FGF-Gruppe eine positionsdeterminierende (spezifizierende) Bedeutung zu. Treten während des Wachstums die Zellen aus der „PZ“ heraus, beginnen sie sich entsprechend ihrer positionsdeterminierten Prägung zu differenzieren. Deshalb werden zuerst die Strukturen des Oberarmknorpels, dann des Unterarmknorpels und am Ende die der Fingerknorpel sichtbar. Aktuelle experimentelle Ergebnisse konnten demgegenüber zeigen, dass entgegen dem „progress zone“-Modell bereits auf der frühesten Stufe der Existenz der Extremitätenknospe das proximo-distale Muster in verschiedenen Zelldomänen durch einen unbekannten Mechanismus festgelegt sein muss. Der Einfluss des vom „AER“ ausgehenden Morphogens FGF dient danach dazu, diese spezifizierten Muster über einen größeren Raum auszudehnen. Und diese Ausweitung oder Übertragung der vorliegenden Positionswerte geschieht zeitversetzt. D.h. die proximalen, körpernahen Anteile werden früher expandiert und damit eher sichtbar als die der distalen Extremitätenstrukturen.

Dieses „early specification and progressive determination model“ (DUDLEY et al. 2002) wurde von RICHARDSON et al. (2004) weiter verfeinert. In der Zelldomäne, aus der die distalen Strukturen der Extremität – also die Mittelhandknochen und

Abb. 5: Spezialisierte zelluläre Gruppen in der Extremitätenknospe und deren embryonales Schicksal. Nach <http://130.15.90.245/biol430ppt/robert%20herrington.ppt>



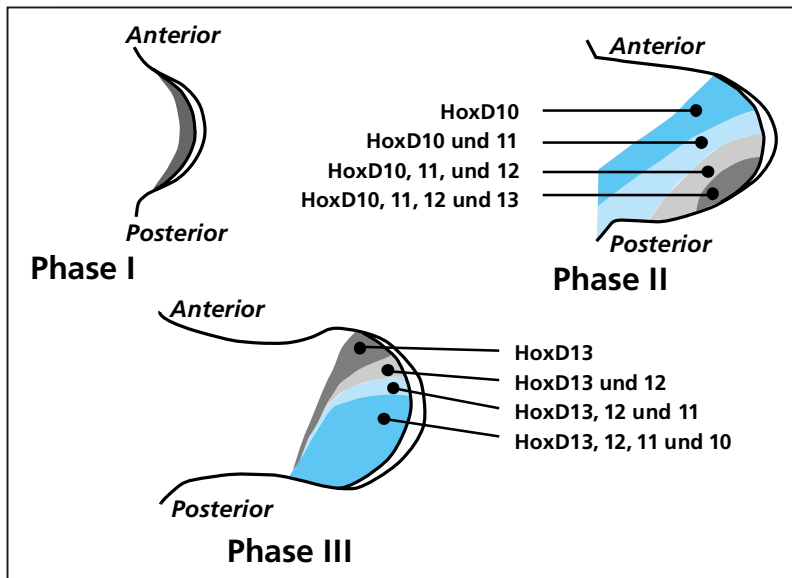


Abb. 6: Schematische Darstellung der HoxD-Gen-Cluster Expressionsmuster in drei aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien der Extremitätenknospe bei Wirbeltieren. Man beachte den fast spiegelbildlichen Wandel der Expressionsmuster in Phase II und III. Eine Homologisierung von Zellgruppen mit einem speziellen HoxD-Gen-Expressionsmuster mit morphologischen Strukturen ist nicht möglich. Nach www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DB_Ch15/BIOL2900_EvoDevo.html; www.nature.com/nature/journal/v420/n6912/fig_tab/420138a_F1.html

Finger – hervorgehen, wird erst spät ein zyklisch agierendes Programm wirksam, welches die Segmentation (Unterteilung) der Finger in die charakteristische Anzahl ihrer Glieder steuert. Die Anzahl der Finger und die Zahl der einzelnen Fingerglieder wäre danach noch nicht in der Extremitätenknospe spezifiziert. Die späte Determinierung der Fingerstrukturen wird durch den Befund gestützt, dass die typische Morphologie der einzelnen Finger von mesenchymalen Zonen bestimmt wird, welche zwischen den Fingern gelegen sind (IDM – interdigital mesenchyme, DAHN & FALLON 2000). Manipulationen am IDM beim Hühnchen führten zur isolierten Änderung der jeweiligen Fingermorphologie in die eines anderen Strahls (z.B. Finger II entwickelte die Merkmale von Finger III).

Das heute dominierende „early specification model“ der proximo-distalen Entwicklung der Extremität weist Parallelen zum Morphogen-Gradienten Modell auf (siehe Kastentext 1), welches für die antero-posteriore Musterbildung der Handentwicklung diskutiert wird.

Unbestritten ist die Tatsache, dass zwei Hauptmechanismen – Gradienten von Morphogenen und die Zeitdauer ihrer lokalen Wirkung – bei der Differenzierung in beiden Achsen wirksam sind. Wie angedeutet bleibt noch unklar, ob diesen Mechanismen eine ebenso dominierende Rolle bei der Ausbildung der dorso-ventralen Differenzierung zukommt (TICKLE 2006). Nachgewiesen wurde bislang ein fördernder Einfluss des Wachstumsfaktors Wnt 7a auf die Prägung von Strukturen des Handrücken und des Transkriptionsfaktors En1 auf die der Handfläche in Experimenten an der Maus (CYGAN 1997).

Bedeutung der Hox-Gene

Abschließend noch einige Ausführungen zur Bedeutung der Hox-Gene im Rahmen der Extre-

mitätenentwicklung, da diese in der phylogenetischen Argumentation (siehe unten) gegenwärtig eine Schlüsselrolle einnehmen.

Hox-Gene codieren für Transkriptionsfaktoren, die ihrerseits nachgeschaltete Regulationsgene und Strukturgene beeinflussen, aber auch selbst für Strukturproteine codieren können (PEARSON et al. 2005). Diese besonderen Gene sind auf vier Hox-Gen-Cluster bei Vögeln und Säugetieren verteilt (A, B, C, D) und besitzen clusterabhängig eine unterschiedliche Bedeutung für die Extremitätenentwicklung. Die Gene 9-13 der Cluster A und D (HoxA 9-13 und HoxD 9-13) sind unverzichtbar für eine normale Ausprägung der Gliedmaßen, die homologen Gene der Cluster B und C dagegen nicht (DLUGASZEWSKA et al. 2006). Die Vermutung, dass einzelne Hox-Gene für spezifische Strukturen allein verantwortlich sind (also HoxA 10 für Oberarmknochen, HoxA 10 und 11 für Unterarmknochen usw.) hat sich nicht bestätigt. Es existiert kein starres homologes Abbild zwischen den Expressionsmustern der beteiligten Hox-Gene und den morphologischen Entsprechungen der Extremitätenentwicklung. Ein Beispiel: In den einzelnen Phasen der Entwicklung breiten sich wellenartig mehrere, zum Teil reverse (spiegelbildliche) Expressionsmuster des HoxD-Clusters ausgehend von der „ZPA“ über die Extremitätenknospe aus, ohne eine enge Korrelation zu einer bestimmten Achse aufzuweisen (Abb. 6). Das Expressionsmuster der HoxA-Gene zeigt dagegen eine auffällige Anordnung und Ausbreitung entlang der proximo-distalen Achse (HoxA 10, HoxA 11, HoxA 12, HoxA 13), die mit der späteren anatomischen Unterteilung eher zu korrelieren scheint (Abb. 7).

Im Hinblick auf die lokal typische Spezifikation der Finger erscheint die Wirkung der Hox-Gene von untergeordneter Bedeutung. TICKLE (2006) vermutet, dass in der letzten Phase durch die HoxD-Gen-Expression Positionswerte vermittelt werden könnten, die den Fingeranlagen ihre spezifische Identität vermitteln. Experimentelle Untersuchungen lassen jedoch Zweifel an dieser Interpretation aufkommen. Manipulationen an den Fingeranlagen, in deren Ergebnis die Identität von Finger II zu Finger III oder von Finger I zu Finger II verändert wurden, zeigten keine Änderungen des vorangehenden bekannten normalen Expressionsmusters von HoxD 10-12 (TICKLE 2006).

Welche konkrete Rolle den Hox-Genen und anderen „Masterkontrollgenen“ im Rahmen der vierdimensionalen Entwicklungsvorgänge der Extremität bei Wirbeltieren zukommt und wie entscheidend ihr Beitrag bei der Festlegung der Strukturbildungen in den jeweiligen Achsen ist, konnte aufgrund ihrer komplexen und überlappenden Wirkungen bislang noch nicht schlüssig aufgeklärt werden. Ohne dieses Wissen fehlt aber die fundamentale Voraussetzung dafür, den vermuteten phylogenetischen Wandel auf kausaler Ebene auch

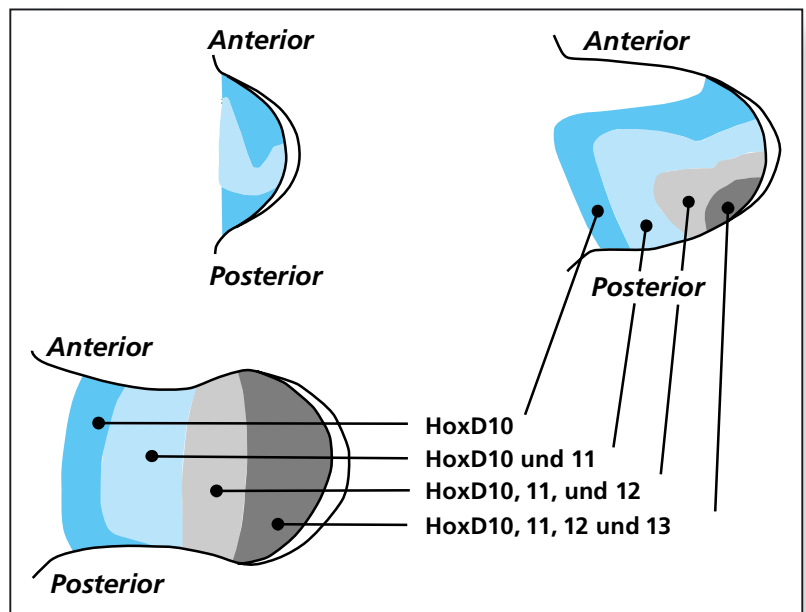
nur annähernd plausibel begründen zu können. Für die Homologiediskussion ergeben sich aus den Erkenntnissen der Ontogenese zusätzliche methodische Schwierigkeiten. Nach GALIS (2005) und FEDUCCIA (2005) sprechen die netzartig agierenden Teilprozesse der Genexpression von Hox-Genen sowie ihr zeitlich und räumlich variierendes Expressionsmuster dagegen, einzelne genetische Domänen einer Entwicklungsphase als Marker für morphologische Strukturen (z.B. HoxD-13 zu Finger I bei VARGAS 2005) und damit als Basis für Homologiediskussionen zu nutzen.

4. Wie wird aus einer Dinosaurierhand ein Vogelflügel?

Ontogenetischer – anatomisch/paläontologischer Datenvergleich und resultierende Möglichkeiten ihrer homologen Korrelation

Überblick: Die Evolutionsbiologie ist herausgefordert, neben Antworten auf die stammesgeschichtliche Herleitung der Vögel auf der Grundlage von Homologien die kausalen Hintergründe phylogenetischen Wandels plausibel zu machen. Die vorhandenen Kenntnisse aus der Embryologie, Anatomie und Paläontologie erlauben unterschiedliche Homologisierungen und damit die Vorgabe mehrerer stammesgeschichtlicher Szenarien der Flügelentwicklung. Es fehlt ein methodisch sicheres Kriterium, um aus den Homologiezuweisungen auf der Basis embryologischer und paläontologischer Daten die phylogenetisch relevanten zu extrahieren. Keiner der vorgestellten Ansätze kann deshalb für sich ein höheres Maß an Plausibilität beanspruchen als ein anderer. Dieses Dilemma könnte behoben werden, wenn Mechanismen entdeckt würden, die den vermuteten phylogenetischen Wandel auf genetischer und molekularbiologischer Ebene wahrscheinlich machen. Je nach favorisiertem Homologieansatz diskutiert man mehrere spekulative kausale Szenarien. Vier hypothetische Lösungsansätze stehen dabei im Vordergrund: „primary axis shift“-Hypothese, „frame shift“-Hypothese, bilaterale Reduktion, primäre Polydaktylie. Die „frame shift“-Hypothese erfährt gegenwärtig den meisten Zuspruch. Sämtliche kausalen Erklärungsversuche zur Entstehung des Grundbauplans des Vogelflügels auf der Grundlage favorisierter Mechanismen der Modernen Synthetischen Evolutionstheorie (KUTSCHERA 2006) bzw. der Evolutionären Entwicklungsbiologie (Evo-Devo) sind hypothetisch und als spekulative Extrapolationen von Details des verfügbaren, äußerst lückenhaften embryologischen bzw. molekulargenetischen Wissens zu werten.

Die Homologie zwischen dem Vogelflügel und der vorderen Extremität von Dinosauriern und ihre



kausale Begründung bleibt unter phylogenetischer Perspektive auch nach 150 Jahren Evolutionsforschung unklar.

WAGNER (2005) resümiert, dass die Klärung der Homologie der Fingerstrahlen des Flügels bei Vögeln ein ungelöstes Problem seit dem Beginn der evolutionären Morphologie Mitte des 19. Jahrhunderts sei. Als Kernproblem dafür macht er die hartnäckig existierende Diskrepanz zwischen den anatomisch/paläontologischen und embryologischen Befunden aus, die für sich genommen jeweils eine andere phylogenetische Homologie erfordern. Im Folgenden werden die wichtigsten hypothetischen Ansätze zur Korrelation der vorliegenden Datensätze vorgestellt, die in den letzten zwei Jahrzehnten entworfen und kontrovers diskutiert wurden (vgl. dazu Abb. 8).

Zum besseren Verständnis der jeweiligen Entwürfe erfolgt deren Darstellung nach einem vergleichbaren Schema hinsichtlich der Identifikation der embryonalen Anlagen, hier mit dem Buchstaben C gekennzeichnet (CI-CV, CI = embryonale Anlage des Daumens, CV embryonale Anlage des 5. Fingers) und der ausgebildeten Finger, die den Buchstaben D erhalten (Finger DI-DV, DI=Daumen, DV=5. Finger). In einer Variante wird noch ein Präpollex (ein vor dem Daumen gelegener Finger) eingebunden, der entweder mit CP oder DP gekennzeichnet wird.

Zuerst werden für jeden Erklärungsansatz die angenommenen phylogenetischen Vorfahren benannt, danach die vermuteten Prozesse des phylogenetischen Wandels mit den möglichen hypothetischen Evolutionsmechanismen. Das abgeleitete Ergebnis wird mit dem anatomisch-embryonalen Befund der Vogelflügelentwicklung korreliert und eine mögliche Homologie begründet. Abschließend sind jeweils einige Argumente, welche für die aufgestellte Homologie sprechen

Abb. 7: Schematische Darstellung der HoxA-Gen-Cluster Expressionsmuster in drei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien der Extremitätenknospe bei Wirbeltieren. Eine Korrelation der in proximo-distaler Richtung auftretenden Strukturen (Humerus, Ulna, Finger) scheint hier eher möglich. (Ähnlichkeiten bestehen hier zu den Expressionsmustern der Hox-Gen-Cluster bei der Entwicklung der Wirbelsäule.)

Nach www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DB_Ch15/BIOL2900_EvoDevo.html; www.nature.com/nature/journal/v420/n6912/fig_tab/420138a_F1.html

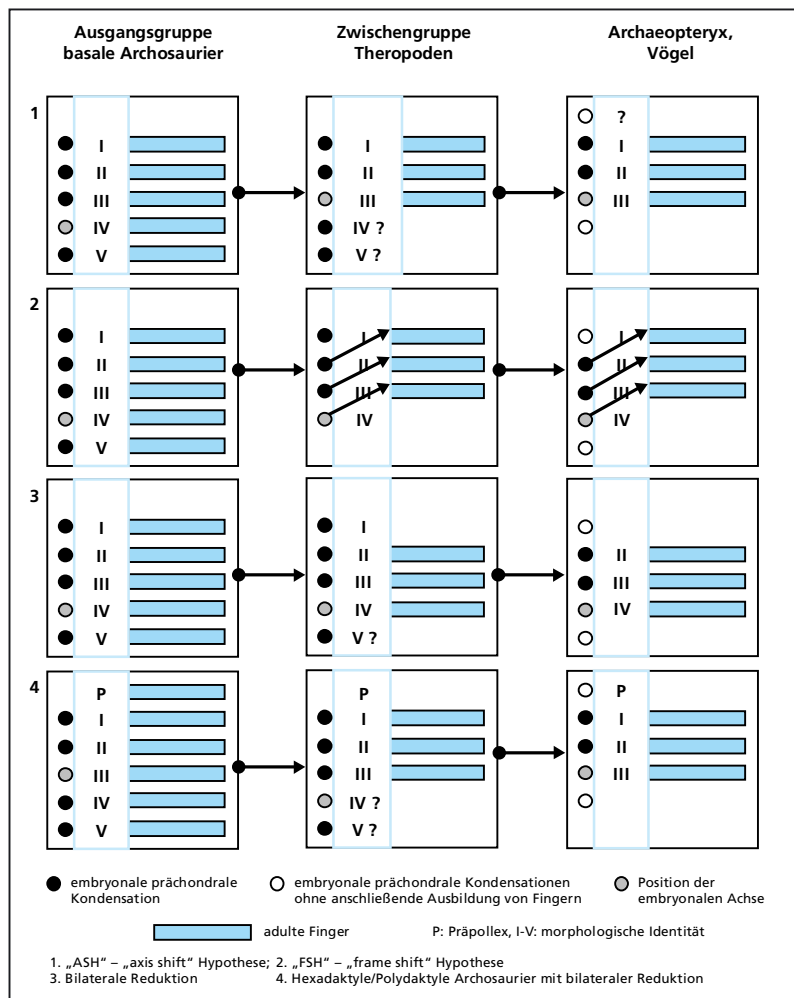


Abb. 8: Schematische Darstellung der vier Hypothesen zur Ableitung der Vogelhand.

und die wesentlichen Kritikpunkte, die sie in Frage stellen, angeführt (vgl. dazu Abb. 8).

1. „axis shift“-Hypothese – ASH (Abb. 8.1): Verlagerung der primären embryonalen Achse vom IV. auf den III. Strahl (SHUBIN 1994; CHATTERJEE 1998; GARNER & THOMAS 1998)

Basale Archosaurier mit der Fingerformel (DI, DII, DIII, DIV, DV) entwickeln sich zu Theropoden mit drei Fingern (DI, DII, DIII) durch Reduktion von CIV, CV und DIV, DV. Damit parallel bzw. in der weiteren Entwicklung in Richtung zu den Vögeln erfolgte ein Versatz der primären embryonalen Achse („axis shift“) von der Fingeranlage CIV auf CIII durch ein anderes „Timing“ im Erscheinen der prächondralen Anlagen (CIII erscheint jetzt als erste Anlage). Die drei Fingerstrahlen der Theropoden und des Vogelflügels sind deshalb homolog zu DI, DII, DIII der übrigen Landwirbeltiere (Abb. 8.1).

Das genetische Expressionsmuster von HoxD12 und HoxD13 in den Fingeranlagen der ersten zwei Flügelstrahlen und die paläontologisch begründete Theropodenabstammung der Vögel sind damit kompatibel.

Kritik (vgl. WAGNER & GAUTHIER 1999, WAGNER 2005, FEDUCCIA 2005, VARGAS & FALLON 2005 a, b):

Selektionsdrücke, die eine solche phylogenetische Änderung „erzwingen“, sind bislang nicht einsichtig. Ebenso ist der molekulargenetische Mechanismus eines solchen „Shifts“ unbekannt. Die postulierte Änderung der primären Achsen dürfte sich zudem nur auf die Flügel beschränken und die untere Extremität nicht beeinflussen. Experimentelle Untersuchungen dagegen zeigen, dass bei grundlegenden genetischen Veränderungen Hand und Fuß immer gleichermaßen betroffen sind. Bei Vogelembryonen werden regelhaft drei anteriore (vordere) vor und eine posteriore (hintere) prächondrale Fingeranlage hinter der primären embryonalen Achse gefunden (s. Abb. 8)!

Dieser Befund deckt sich mit der Situation bei fast allen anderen Amnioten und stützt die Interpretation, dass die primäre embryonale Achse auch bei Vögeln durch die vierte Fingeranlage verläuft.

2. „frame shift“-Hypothese – FSH (Abb. 8.2): Komplexe Verschiebung der morphologischen Identitäten von drei Fingern nach vorn (WAGNER & GAUTHIER 1999, WAGNER 2005, VARGAS & FALLON 2005 a, b)

Basale Archosaurier mit der Fingerformel (DI, DII, DIII, DIV, DV) entwickeln sich zu Theropoden mit drei Fingern (DI, DII, DIII) durch Reduktion von DIV und DV, wobei als embryonale Anlage CIV erhalten bleiben muss. Damit parallel bzw. in der weiteren Entwicklung in Richtung zu den Vögeln erfolgte (im Unterschied zur ASH) eine homeotische Transformation („frame shift“) der Determinierungsmuster in den prächondralen Fingeranlagen dergestalt, dass aus CI kein adulter Finger mehr entsteht und aus CII, CIII und CIV sich Finger mit der anatomischen Identität von DI, DII und DIII entwickelten (und nicht wie sonst im Normalfall DII, DIII, DIV). Die embryonalen Fingeranlagen sind homolog zu CII, CIII und CIV der übrigen Wirbeltiere, die adulten Fingerstrahlen des Vogelflügels dagegen homolog zu DI, DII, DIII der Theropoden (Abb. 8.2). Die primäre embryonale Achse läuft durch CIV wie bei allen anderen Amnioten, aus der embryonalen Anlage des 4. Fingers (CIV) bildet sich dann durch „frame shift“ ein Finger mit den Merkmalen von DIII.

Das genetische Expressionsmuster von HoxD12 und HoxD13 in den Fingeranlagen der ersten zwei Flügelstrahlen und die paläontologisch begründete Theropodenabstammung der Vögel sind damit kompatibel.

Die vermutete homeotische Transformation der Finger als kausaler Hintergrund ähnelt jenem, der auch bei der Entwicklung der Wirbelkörper angenommen wird (vgl. ULLRICH 2005).

Kritik (GALIS et al. 2003, FEDUCCIA 2005, WELTEN et al.): Selektionsdrücke, die eine solche phylogenetische Änderung „erzwingen“ sind auch für dieses Szenario nicht einsichtig. Die postulierte

homeotische Transformation beschränkt sich nur auf die Flügelstrahlen. Auch hier gilt nach experimentellen Erfahrungen, dass bei grundlegenden genetischen Veränderungen Hand und Fuß gleichermaßen betroffen sind. Die FSH benötigt viele Hilfsannahmen: Sie setzt voraus, dass bei den Theropoden trotz Reduktion der Finger DIV und DV embryonal CI bis CIV angelegt blieben und durch CIV die embryonale Achse weiterhin verlief. Weiterhin behielt danach die vorhandene CIV Anlage bei den Vorläufern zu den Vögeln die Fähigkeit, Finger zu bilden; diese Fähigkeit wurde jedoch erst beim Schritt zu den Vögeln reaktiviert und zwar so, dass nun aus CIV die DIII-Identität wie bei *Archaeopteryx* entsteht.

Diese Hypothese setzt weiterhin voraus, dass auch die korrespondierenden Änderungen im Bereich der Handwurzel parallel erfolgten. Es gibt aber noch keine Untersuchungen über den Einfluss von Hox-Genen und von homeotischen Mutationen auf die Handwurzel. Der molekulargenetische Mechanismus der vermuteten homeotischen Transformation zur Veränderung des vorliegenden Phänotyps ist unbekannt und der postulierte homeotische Shift erscheint einzigartig innerhalb des breiten Spektrums der embryonalen Entwicklungswege der Amnioten. Es existieren keine paläontologischen Befunde bei den dreifingrigen Theropoden, die auf eine rudimentäre Anlage von CIV hinweisen.

3. Bilaterale Reduktion des ersten und fünften Fingers und sekundäre Umgestaltung der Fingerstrahlen (Abb. 8.3, KUNDRAT et al. 2002, GALIS et al. 2003, FEDUCCIA 2005)

Basale Archosaurier mit der Fingerformel (DI, DII, DIII, DIV, DV) entwickeln sich zu Formen mit drei Fingern (DII, DIII, DIV) durch pyramidale Reduktion von DI und DV (Abb. 8.3). Entweder über die Theropoden oder auf direktem Wege erfahren die verbleibenden Fingerstrahlen der hypothetischen Vorfahren in der weiteren Entwicklung in Richtung zu den Vögeln einen morphologischen Umbau hinsichtlich der Gestalt, der Anzahl und Größe der einzelnen Fingerglieder (z.T. durch Verlust bzw. Zugewinn von Fingergliedern), in dessen Ergebnis sich die Phänotypen der Finger von Theropoden und von *Archaeopteryx* annäherten. Sind die Vögel die direkten Nachkommen der Theropoden, hat sich dieser Prozess bereits in seinen Grundzügen auf dem Weg von Archosauriern zu den Theropoden vollzogen. Genauso wahrscheinlich ist es, dass Theropoden und Vögel Schwesterngruppen sind und damit die morphologische Identität ihrer Finger eine Konvergenzentwicklung darstellt.

Die adulten Fingerstrahlen des Vogelflügels sind homolog zu DII, DIII, DIV der basalen Archosaurier und homolog zu den Fingern der Theropoden und würden damit die Finger DII-DIV repräsentieren.

Das Erscheinungsbild der Finger bei Wirbeltieren ist hinsichtlich der morphologischen Differenzierung und der Anzahl der einzelnen Fingerglieder äußerst variabel und wird ontogenetisch relativ spät determiniert (s.o.). Vergleichende phylogenetische Studien führen zu der Vermutung, dass es ein allgemeines evolutionäres Muster ist, dass der erste Finger verloren geht oder reduziert wird und dann der 5. Finger (SHAPIRO et al. 2003).

Ontogenetisch gelang der Nachweis von 5 Fingeranlagen am Flügel (prächondrale Kondensationen) mit einem typischen Expressionsmuster des Sox9-Gens (rudimentäre Anlagen des I. und V. Fingers), obwohl sich später nur drei Strahlen entwickeln.

GALIS et al. (2003) konnten zeigen, dass in sehr frühen Phasen in der Entwicklung des ersten Strahls auch die Expression von HoxD12 nachweisbar ist.

Kritik (WAGNER & GAUTHIER 1999, WAGNER 2005, VARGAS & FALLON 2005 a,b, WELTEN et al. 2005): Das späte genetische Expressionsmuster von HoxD12 und HoxD13 in den Fingeranlagen DII und DIII widerspricht dieser Hypothese (s.o.). Es sind keine Selektionsdrücke und keine Mechanismen bekannt, die eine isolierte Reduktion von DI und DV verständlich machen würden. Die paläontologisch begründete Einordnung der Theropoden müsste revidiert werden, da deren Fingerformel nicht mehr auf der Reduktion des IV. und V. Fingers der Hand begründet werden kann. Nach dieser Hypothese beruht die morphologische Identität des ersten Strahls von *Archaeopteryx* und des ersten Strahls bei Maniraptoren auf Konvergenz, auch hinsichtlich der Anzahl der einzelnen Fingerglieder und der Klaue. Es fehlen für dieses Szenario paläontologische Belege (z.B. intermediäre Baupläne oder ein früher Theropode mit reduziertem, vor dem eigentlich ersten Strahl gelegentlichem Fingerrudiment).

4. Abstammung der Vögel und der Theropoden von sechs- oder vielfingrigen (hexadaktylen/polydaktylen) Archosauriern (Abb. 8.4) (WELTEN et al. 2005)

Alle Vögel und Theropoden leiten sich von sechs- und mehrfingrigen Archosauriern ab, welche vor dem 1. Finger mindestens noch einen zusätzlichen Strahl (Präpollex) im embryonalen und adulten Stadium besaßen (CP, DP). Beim Übergang zu den Theropoden und Vögeln wurden der vorderste Strahl (P) sowie DIV und DV rückgebildet (analog wie bei der Hypothese der pyramidale Reduktion).

Beim Übergang zu den fünffingrigen (pentadaktylen) Archosauriern (von welchen sich die heutigen Reptilien und Säugetiere ableiten) wurde aber der Präpollex (P) beibehalten und DV reduziert.

Die weitere morphologische Ausprägung und

Remodellierung der Fingerstrahlen bei Theropoden und Vögeln erfolgt auf dem selben Weg, wie er bei der Hypothese der pyramidalen Reduktion bereits dargestellt wurde.

Die Homologie von DI-DIII bei Theropoden und Vögeln lässt sich im Hinblick auf die ontogenetische (Muster der prächondralen Anlagen) und paläontologische Datenlage aufrechterhalten. Es gelingt weiterhin auch eine befriedigende Deutung der Situation im Hinblick auf die heutigen Reptilien und Säugetiere (eigentliche Fingerformel: P – I – II – III – IV, primäre Achse verläuft durch die „III“-Anlage).

Kritik (WELTEN et. al. 2005): Selektionsdrücke, die eine solche phylogenetische Änderung „erzwingen“, sind wiederum nicht einsichtig. Ebenso ist der molekulargenetische Mechanismus einer pyramidalen Reduktion unbekannt. Das identische späte genetische Expressionsmuster von HoxD12 und HoxD13 in den ersten Fingeranlagen beim Hühnchen und der Maus widerspricht dieser Hypothese (s.o.).

Es gibt keine ontogenetischen Daten von Theropoden, um die Existenz eines Präpollex (CP) zu stützen. Ebenso kennt man bislang keinen paläontologischen Fund eines adulten Archosauriers mit sechs Fingern (wohl aber Formen mit mehr als sieben) oder mit einer rudimentären vorderen Fingeranlage bei frühen Theropoden.

Bei der ontogenetischen Entwicklung des Flügels und des Fußes bei Vögeln konnten bislang immer nur fünf und keine sechs digitalen Domänen des für Fingeranlagen spezifischen Sox9-Gens nachgewiesen werden.

Zusammenfassung

Alle vier hypothetischen Ansätze verfolgen das Ziel, die Diskrepanz zwischen den verfügbaren anatomisch/paläontologischen und ontogenetischen Befunden zu überwinden. Die „frame shift“- und die „axis shift“-Hypothesen basieren auf der Vorgabe, dass durch Änderungen embryonaler Mechanismen (homeotische Transformation, Änderung des „Timings“ von Entwicklungsschritten) und darauf aufbauender adaptiver Änderungen der Fingermorphologie der Wandel von der dreifingrigen Hand der Theropoden zum dreistrahligen Flügel der Vögel möglich wurde. Für die hier genutzten Evolutionsmechanismen, die auf einer Änderung ontogenetischer Prozesse basieren („EvoDevo“), gibt es jedoch keine experimentelle Basis bzw. ein theoretisches Modell, das mit dem bekannten ontogenetischen Wissen verträglich wäre.

Die Hypothesen der pyramidalen Reduktion und ihre Abwandlung unter der Vorgabe einer sechs- oder mehrfingrigen Ausgangsform favorisieren kausal nicht näher begründete Reduktionstendenzen der vorderen und hinteren Finger

und ausgeprägte Remodellierungen der verbliebenen Finger. Die verbleibenden Konflikte mit paläontologischen und ontogenetischen Befunden sowie die verstärkte Inanspruchnahme von Konvergenzentwicklungen sind Kernpunkte der diesbezüglich vorgetragenen Kritik.

Allen Harmonisierungsversuchen ist darüber hinaus gemeinsam, dass von den Autoren zu den Selektionsdrücken, welche die dramatischen Umbauten kanalisiert haben, keinerlei plausible Angaben gemacht werden können.

Mittels wissenschaftlicher Kriterien kann keine der aufgeführten Hypothesen bislang eine Überlegenheit gegenüber den anderen nachweisen oder für sich eine besondere Plausibilität beanspruchen. Neben den oben diskutierten Varianten wäre es genauso berechtigt zu behaupten, Vögel und Theropoden gehörten nicht zu einem gemeinsamen „Clade“ (Abstammungszweig) oder die Nutzung der Fingermorphologie zur Klärung der Homologie sei nicht sinnvoll oder die ontogenetisch nachweisbare Struktur (CI) bei Vögeln habe nichts mit einer Fingeranlage zu tun (WELTEN 2005).

Zu den Selektionsdrücken,
die die dramatischen
Umbauten kanalisiert haben,
gibt es keine plausiblen Argumente.

Die in der wissenschaftlichen und populärwissenschaftlichen Literatur vorherrschende Favorisierung der „frame shift“ Hypothese, welche die Theropodenabstammung der Vögel unterstützt, findet bei WAGNER (2005) eine eigenartige sowie aufschlussreiche Begründung. Auf die Kritik der von ihm vertretenen „frame-shift“ Hypothese durch FEDUCCIA (1999) und GALIS et. al. (2003) schreibt er:

„Beide Argumente stellen wahre Fakten dar, nämlich dass unser Wissen über die Mechanismen inkomplett ist und dass es keine kausale Erklärung dafür gibt, was wir in der Evolution der Vögel sehen. Und es ist wahr, dass kein Szenario für die Anpassungen existiert, welches die Differenzen in der Fingerentwicklung zwischen Vögeln und Alligatoren erklärt. Aber diese Fakten sind eindeutig nebensächlich, ...

... die Frage, wie die Finger und die Ontogenese der Finger bei den Theropoden evolvierten, ist eine Frage, die unabhängig davon betrachtet werden muss, ob wir das Wissen oder die Werkzeuge besitzen um herauszufinden, welche Mechanismen den Wandel verursacht haben. *Ein Scheitern, das Geschehene zu erklären, hat keine Auswirkung darauf, ob ein Ereignis sich vollzogen hat oder nicht. Dieses Scheitern reflektiert nur die Grenzen unseres gegenwärtigen Wissens. Ein historischer Fakt kann*

wahr sein, ob wir ihn erklären können oder nicht.“ (Hervorhebungen nicht im Original)

Unter Berücksichtigung der Situation, dass die oben diskutierten Diskrepanzen sich bereits aus der Betrachtung nur eines Teilbereiches der vielfältigen und ambivalenten Diskussionen zur Herleitung der Vögel ergeben (vgl. dazu JUNKER 2005), erhält diese Aussage WAGNERS besonderes Gewicht. Die Evolution der Vögel ist danach kein wissenschaftlich belegtes Faktum, sondern eine postulierte Vorgabe für den Interpretationsrahmen, in dem alle Daten der molekulargenetischen, anatomischen, paläontologischen und ontogenetischen Forschung zu integrieren sind – ungeachtet ihres tatsächlichen Erklärungspotentials.

5. Das fundamentale Problem der Evolutionsbiologie: „Wann ist Homologie tatsächlich Homologie?“

In einem bemerkenswerten Artikel stellen die Autoren WRAY und ABOUHEIF (1998) diese Frage unter dem Eindruck der zunehmenden Konflikte zwischen molekulargenetischen und anatomisch/paläontologischen Daten in der Homologiedebatte. Die Berücksichtigung ontogenetischer Daten verschärft nach RICHARDSON et al. (2003) die aufgeworfene Problematik, weshalb neue methodische Ansätze in der vergleichenden Forschung und eine andere theoretische Basis für die Interpretation der nachgewiesenen Ähnlichkeiten erforderlich sind (vgl. ULLRICH 2005).

Die allgemein am weitesten akzeptierte Definition für „Homologie“ integriert neben der deskriptiv erfassten morphologischen Identität eines Merkmals die Vorgabe, dass das betreffende Merkmal zweier Organismen auch bei einem gemeinsamen Vorfahren präsent ist. „Da die Vorfahren aber äußerst selten für eine direkte Untersuchung verfügbar sind, stellt Homologie praktisch eher eine Hypothese über die evolutionäre Geschichte als ein direktes Forschungsergebnis dar“ (WRAY & ABOUHEIF 1998).

„Homologie stellt eher eine Hypothese über die evolutionäre Geschichte als ein direktes Forschungsergebnis dar.“

Das Beispiel der in diesem Artikel dargestellten Debatte zur Homologie des Vogelflügels bestätigt die von diesen Autoren angeführte methodische Unzulänglichkeit des gängigen Homologieverständnisses zur Klärung phylogenetischer Fragestellungen. (Weitere im gleichen Sinn bereits

diskutierte Beispiele siehe bei ULLRICH 1994, 2005, 2006).

G. DE BEER (1971) zählt zu den ersten, die darauf hingewiesen haben, dass aufgrund ihrer Sequenzen identische, „homologe“ Gene nicht notwendigerweise für homologe Strukturen codieren und dass homologe Strukturen nicht notwendigerweise von homologen Genen codiert werden müssen.

„Das Expressionsmuster von Genen ist mit Sicherheit keine über alle Zweifel erhabene Vorgabe zur Bestimmung von Homologien morphologischer Strukturen. Das einfache Faktum, dass Regulationsgene zahlreiche Expressionsdomänen besitzen und vielfältige Funktionen in den einzelnen Organismen wahrnehmen, machen eine solche oberflächliche Schlussfolgerung absurd“ (WRAY & ABOUHEIF 1998).

In diesen Fällen stellt eine begründbare Homologie für eine bestimmte biologische Organisationsebene (Erbgut, ontogenetischer Entwicklungsweg, ausgebildete Struktur) kein durchgängiges und auf andere Ebenen übertragbares gültiges Phänomen dar. Die bereits im evolutionären Homologiebegriff vorgegebene hypothetische Komponente einer gemeinsamen Abstammung wird durch diese Dissoziation verstärkt und schwächt damit dessen methodische Relevanz.

Die wissenschaftliche Klärung der homologen Beziehungen zwischen den Fingerstrahlen an Vogelflügeln und denen bei anderen Landlebewesen (insbesondere Echsen und Säugetiere) und ihre kausale Begründung bleibt eine der größten Herausforderungen für die Evolutionsforschung.

Das ontogenetische und phylogenetische Modellobjekt „Flügelentwicklung“ steht exemplarisch für die grundsätzlichen Probleme und Grenzen der evolutionsgeleiteten Hypothesenbildung sowie darauf aufbauender Homologiebetrachtungen. Die in der traditionellen Evolutionsbiologie vorhandenen Erklärungsmängel lassen sich nach STOTZ (2005) in zwei Kategorien unterteilen: „a, Eine Theorie erklärt ein von ihr erkanntes Problem entweder nur unvollständig oder sogar unangemessen; b, eine Theorie hat ein fundamentales Problem nicht als solches erkannt. Die Übergänge zwischen diesen beiden Arten sind allerdings fließend“ (S. 349).

Es bleibt abzuwarten, ob zukünftig die evolutionäre Entwicklungsbiologie (Evo-Devo) auf die zahlreichen offenen Fragen der Evolutionsbiologie Antworten geben kann. Vielleicht dienen ihre Ergebnisse auch dazu, bisher verdrängte und fundamentale Probleme der Evolutionsbiologie zu vertiefen und neue Leitideen in der Biologie einzufordern.

Literatur

BARDELEBEN K (1889) On the präpollex und prähallux, with observations on the carpus of *Theriodesmus hylarchus*. Proc. Zool. Soc. Lond. 1889, 259-262.

- BURKE AC & ALBERCH P (1985) The development and homology of the chelonian carpus. *J. Morphol.* 186, 119-131.
- CHATTERJEE S (1998) Counting the fingers of birds and dinosaurs. *Science* 280, 355a.
- CYGAN JA et al. (1997) Novel regulatory interactions revealed by studies of murine limb pattern in *Wnt-7a* and *En-1* mutants. *Development* 124, 5021-5032.
- DAHN RD & FALLON JF (2000) Interdigital regulation of digit identity and homeotic transformation by modulated BMB signaling. *Science* 289, 438-441.
- DE BEER GR (1971) Homology: an Unsolved Problem. Oxford.
- DLUGASZEWSKA B et al. (2006) Breakpoints around the HoxD cluster various limb malformations. *J. Med. Genet.* 43, 111-118.
- DUDLEY AT, ROS MA & TABIN CJ (2002) A re-examination of proximodistal patterning during vertebrate limb development. *Nature* 418, 539-544.
- FEDUCCIA A, LINGHAM-SOLIAR T & HINCHIFFLE JR (2005) Do Feathered Dinosaurs Exist? Testing the hypothesis on Neontological and Paleontological Evidence. *J. Morph.* 266, 1-42.
- GALIS F, KUNDRAT M & SINERVO B (2003) An old controversy solved. Bird embryos have five fingers. *Trends Ecol. Evol.* 18, 7-9.
- GALIS F, KUNDRAT M et al. (2005) Hox genes, digit identities and the theropod/bird transition. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 304B, 198-205.
- GARNER JP & THOMAS ALR (2004) Counting the fingers of birds and dinosaurs. *Science* 280, 355.
- HECHT MK (1985) The biological significance of *Archaeopteryx*. In: HECHT MK et al. (eds) The beginning of birds. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt, pp 149-160.
- HOLMGREEN N (1955) Studies on the phylogeny of birds. *Acta Zool.* 36, 243-328.
- JUNKER R (2005) Der Ursprung der Vögel – ein update. *Stud. Int. J.* 12, 51-57.
- KUNDRAT M, SEICHERT V, RUSSEL AP & SMETANA K (2002) Pentadactyl pattern of the avian wing autopodium an pyramid reduction hypothesis. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 294, 152-159.
- KUTSCHERA U (2006) Evolutionsbiologie. 2. Aufl. Stuttgart.
- MOINAR RE (1985) Alternatives to *Archaeopteryx*: a survey of proposed early or ancestral birds. In: HECHT MK et al. (eds) The beginning of birds. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt, pp 209-217.
- MORGAN BA et al. (1992) Targeted misexpression of Hox-4.6 in the avian limb bud causes apparent homeotic transformations. *Nature* 358, 236-239.
- PAUL GS (2002) Dinosaurs of the Air. The evolution and Loss of Flight in Dinosaurs and Birds. *Biol. Rev.* 73, 1-42.
- PEARSON CP, LEMONS D & MCGINNIS W (2005) Modulate Hox Gene Functions during animal Body Patterning. *Nature Rev. Gen.* 6, 893-904.
- PETERS DS (2002) Anagenesis of Early Birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347-354.
- RICHARDSON MK & VERBEEK FJ (2003) New directions in comparative embryology and the nature of developmental characters. *Animal Biology* 53, 303-311.
- RICHARDSON MK, JEFFERY JE & TABIN CJ (2004) Proximodistal patterning of the limb: insights from evolutionary Morphology. *Evol. Dev.* 6, 1-5.
- SHAPIRO MD, HANKEN J & ROSENTHAL N (2003) Developmental basis of evolutionary digit loss in the Australian lizard *Hemiergis*. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 297B, 48-56.
- SHUBIN NH (1994) The phylogeny of development and the origin of homology. In: GRANDE L & RIEPPEL O (eds) Interpreting the Hierarchy of Nature. Academic Press, San Diego.
- STOTZ K (2005) Geschichte und Positionen der evolutionären Entwicklungsbiologie. In: KROHS U & TOEPPER G (Hg) Philosophie der Biologie. Frankfurt, S. 338-356.
- SUMMERBELL D, LEWIS JH & WOLPERT L (1973) Positional information in chick limb morphogenesis. *Nature* 244, 492-496.
- TICKLE C (2006) Making digit patterns in the vertebrate limb. *Nature Reviews. Molecular Cell Biology* 7, 45-53.
- ULLRICH H (1994) Embryologie und Homologie: Die Reichert-Gaupp'sche Theorie. *Stud. Int. J.* 1, 15-24.
- ULLRICH H (2004) The „human tail“. Entwicklungsstörung oder Hinweis auf geschwänzte Vorfahren des Menschen? *Stud. Int. J.* 11, 51-58.
- ULLRICH H (2005) Das Ende der klassischen Homologisierung? Neue Methoden in der vergleichenden embryonalen Forschung. *Stud. Int. J.* 12, 58-65.
- VARGAS AO & FALLON JF (2005a) Birds have dinosaur wings: the molecular evidence. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 304B, 85-89.
- VARGAS AO & FALLON JF (2005b) The Digits of the Wing of Birds Are 1, 2, and 3. A Review. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 304B, 206-219.
- WAGNER GP & GAUTHIER JA (1999) 1, 2, 3 = 2, 3, 4: a solution to the problem of homology of the digits in the avian hand. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 96, 5111-5116.
- WAGNER GP (2005) The developmental evolution of avian digit homology: An update. *Theor. Biosci.* 124, 165-183.
- WALKER A (1985) The braincase of *Archaeopteryx*. In HECHT MK et al. (eds) The beginning of birds. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt, pp 123-134.
- WELTEN MCM et al. (2005) Gene expression and digit homology in the chicken embryo wing. *Evol. Dev.* 7, 18-28.
- WRAY GA & ABOUHEIF E (1998) When is homology not homology? *Curr. Opin. Genet. Dev.* 8, 675-680.
- ZHOU Z, BARRET PM & HILTON J (2003) An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature* 421, 807-814.

Der Wurmfortsatz als Rettungsstation

Eines der schlagkräftigsten und meistgenannten Argumente gegen das Verständnis der belebten Welt als „Schöpfung“ ist die Existenz nutzloser oder gar schädlicher Organe, die als evolutionär rückgebildet (rudimentär) gedeutet werden. Solche vermeintlichen Konstruktionsfehler bei den Lebewesen besitzen eine starke Suggestivwirkung; das Argument ist leicht eingängig und oft nur mit großem Aufwand schlüssig zu widerlegen (vgl. ULLRICH et al. 2006 zum Bau des Linsenauges der Wirbeltiere). Von den Texten auf www.genesis-net.info ist der Artikel über „Rudimentäre Organe“ fast jeden Monat unter den Top Ten der am meisten aufgerufenen Artikel.

Unter den sogenannten rudimentären Organen dürfte der Wurmfortsatz (Appendix) des menschlichen Blinddarms das populärste Beispiel sein. Etwa 1/7 der Europäer bereitet dieses 5-10 cm lange und 0,5–1 cm dicke Anhängsel des Blinddarms so ernsthafte Probleme, dass eine operative Entfernung notwendig ist. Ohne Einsatz von Antibiotika war früher ein durchbrochener entzündeter Wurmfortsatz akut lebensbedrohlich. Der Nutzen dieses Gebildes schien dagegen unerheblich zu sein, wenn überhaupt davon gesprochen werden konnte. Kein Wunder also, dass der Wurmfortsatz als Paradebeispiel gegen eine durchdachte, geplante Schöpfung galt.

Allerdings gab es schon länger Zweifel daran, dass der Wurmfortsatz des Menschen rückgebildet sei. Der Grund: Der Bau der menschlichen Appendix ist einzigartig, und die meisten Säugetiere besitzen keinen Wurmfortsatz, auch nicht die als nächste Verwandte des Menschen geltenden Großaffen. Er ist sonst nur noch vom Kaninchen und zwei Beuteltierarten (Opossum und Wombat) bekannt (BOLLINGER et al. 2007). Wie kann er unter diesen Umständen rückgebildet sein? „Das sporadische Vorkommen der Appendix in der Stammesgeschichte dürfte nahelegen, dass diese Struktur eher evolutionär abgeleitet ist und einer spezifischen Funktion dient, als in ihr ein bloßes Überbleibsel eines vormals wichtigen Verdauungsorgans zu sehen“ (BOLLINGER et al. 2007, 827).

Aufgrund seiner Verbindung mit lymphatischem Gewebe wurde der Appendix eine Funktion in der Immunabwehr zugeschrieben, diesem Umstand verdankt sie ihre gelegentliche Bezeichnung als „Dickdarmandel“. Allerdings war die genaue Funktion bis vor kurzem unklar. Aus diesem Grund hat sich vermutlich die Idee gehalten, es handle

sich beim Wurmfortsatz um eine Rückbildung; so BOLLINGER et al. (2007).

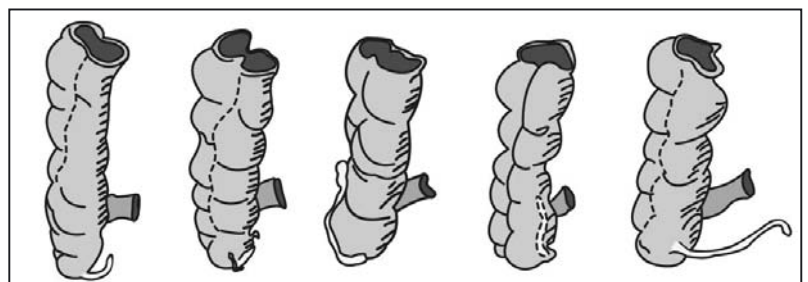
Eine Studie der amerikanischen Forscher William PARKER und Mitarbeiter kam bezüglich der Funktion des Wurmfortsatzes nun zu interessanten Ergebnissen. Sie fanden heraus, dass die Appendix des Menschen eine Art Zufluchtsort („safe house“) und Rettungsstation für symbiotische Bakterien darstellt, die das Wachstum nützlicher Darmbakterien fördert und bei durchfallbedingten Darmentleerungen die Wiederbesiedlung mit diesen Bakterien ermöglicht bzw. erleichtert (BOLLINGER et al. 2007). Diesen Bakterien fällt die Aufgabe zu, die Ausbreitung gefährlicher Krankheitserreger im menschlichen Verdauungstrakt zu verhindern, was besonders nach Durchfallerkrankungen sehr wichtig ist.

Der Wurmfortsatz dient als Zufluchtsort für wichtige symbiotische Bakterien.

Die Forscher entdeckten diese Zusammenhänge, als sie das Zusammenleben der verschiedenen Bakterien im Darm untersuchten. Der menschliche Darm trägt an der Innenseite eine Art Biofilm, der sich aus Bakterien, Schleim und Substanzen des Immunsystems zusammensetzt. In der Appendix ist er besonders stark ausgeprägt. Bei Durchfallerkrankungen geht dieser Biofilm großen Teilen des Verdauungstrakts verloren. Eine Zuflucht finden die nützlichen Bakterien jedoch im Wurmfortsatz und können so die Erkrankungen überstehen, um anschließend den Darm wieder zu besiedeln und ihre Schutzwirkung neu zu entfalten. Beispielsweise verhindern sie, dass sich gefährliche Bakterien niederlassen.

Angesichts der Tatsache, dass der Wurmfortsatz eine solch bedeutende Funktion besitzt, stellt sich die Frage, warum seine operative Entfernung

Abb. 1: Der Wurmfortsatz am Blinddarm des Menschen (hier in fünf verschiedenen Ausprägungen) hat sich als sehr nützliches Organ herausgestellt. (Aus JUNKER & SCHERER 2006)



keine nennenswerten Nachteile hat. Die Forscher erklären dies damit, dass in Ländern mit hohen hygienischen Standards der Schutz durch die gutartigen Bakterien des Wurmfortsatzes nicht mehr notwendig sei. Die nützlichen Bakterien des Wurmfortsatzes kommen dort kaum zum Einsatz. Daher werde auch das Immunsystem zu wenig stimuliert, so dass es zu Überreaktionen neige. Das verursache Entzündungen des Wurmfortsatzes, die allerdings auch durch bestimmte Essgewohnheiten gefördert werden.

Nach der Wissenschaftlergruppe legt der Funktionsnachweis der Appendix die Schlussfolgerung nahe, dass es sich nicht um ein rückgebildetes Organ handelt. Vielmehr ist der Wurmfortsatz für eine bedeutsame Funktion offensichtlich optimal eingerichtet.

Das steht auch in Übereinstimmung mit den (eingangs erwähnten) vergleichenden Befunden (seltenes Vorkommen der Appendix, dazu nur in Säugetiergruppen, die nicht als nahe Verwandte des Menschen gelten).

Eine von ANDERSON et al. bereits 2001 gemachte Beobachtung, dass Patienten mit einer immunologisch bedingten chronisch entzündlichen Darmerkrankung (Colitis ulcerosa) von einer Appendektomie (Entfernung des Wurmfortsatzes) vor dem 20. Lebensjahr profitieren, unterstützt die hier von PARKER belegte funktionelle Bedeutung der Appen-

dix. Bei der genannten Erkrankung kommt es durch autoimmun bedingte Mechanismen zu einer Selbstzerstörung der Darmschleimhaut, die damit hochgradig anfällig für Entzündungen wird. In diesem Fall wirkt sich das Vorhandensein des Wurmfortsatzes mit seinem Arsenal an normalerweise nützlichen Bakterien zum Nachteil des Patienten aus, weil diese in dieser Situation für den Betroffenen zur ständigen Infektionsquelle werden und die krankhafte Immunmodulation des Darms forcieren. Das Auftreten der Colitis ulcerosa, so schließt ANDERSON, kann zeitlich deutlich nach hinten verschoben und das Ausmaß der Erkrankungsstärke erheblich reduziert werden, wenn der Wurmfortsatz bei diesen Patienten zeitig entfernt wird.

Reinhard Junker

Literatur

- BOLLINGER RR, BARBAS RS, BUSH EL, LIN SS & PARKER W (2007) Biofilms in the large bowel suggest an apparent function of the human vermiform appendix. *J. Theor. Biol.* 249, 826-831.
- ANDERSSON RE, OLAISSON G, TYSK C et al (2001) Appendectomy and protection against ulcerative colitis. *N. Engl. J. Med.* 344, 808-814.
- ULLRICH H, WINKLER N & JUNKER R (2006) Zankapfel Auge. Ein Paradebeispiel für „Intelligent Design“ in der Kritik. *Stud. Int. J.* 13, 3-14.

„Augenblicke“ – raffiniertes Design der Linsenaugen

Die Herausbildung des Wirbeltierauges während der Ontogenese (individuelle Entwicklung) ist wie jedes andere Detail der Individualentwicklung ein atemberaubender Prozess. Vielschichtig vernetzte Interaktionen auf molekulargenetischer, zellulärer, histologischer und organischer Ebene tragen dazu bei, dass dieses funktionell und anatomisch beeindruckende Sinnesorgan entsteht. Dennoch wird das Linsenauge immer wieder als Beispiel für einen Konstruktionsfehler genannt, so neuerdings wieder von HEMMINGER (2007): „Im Falle des Wirbeltierauges ist dieser Entwicklungsweg alles Andere als ‚intelligent‘, denn er führt dazu, dass die lichtempfindliche Zellschicht im Augapfel hinten liegt, ..., was die Bildschärfe verringert“ (S. 12). Diese wenig sinnvoll erscheinende, inverse (umgedrehte) Konstruktion der Netzhaut bestätigt für HEMMINGER zweierlei: die Richtigkeit der Abstammungslehre und die Nichtexistenz von gezielter intelligenter Planung in der Natur. Dass diese Art von Schlussfolgerungen wissenschaftstheoretisch schlichte Kategoriefehler darstellen und aus wissen-

schaftlicher Sicht nicht belegbar sind, macht eine aktuelle Entdeckung des zellulären Feinaufbaus der Netzhaut erneut deutlich.

Alles klar?

Während Charles DARWIN vor knapp 150 Jahren einerseits zuversichtlich, aber doch mit der ihm eigenen Zurückhaltung über die Möglichkeit der Evolution des Auges schrieb, wird heute vielfach die Evolution der Augen als geklärt und in Einzelschritten belegbar präsentiert. So schreibt zum Beispiel KUTSCHERA (2006, S. 231): „Durch vergleichende anatomische Studien der Augen-Varianten innerhalb rezenter Populationen (Tierarten) und systematische Homologisierung dieser Strukturen konnte die Evolution der Augen Schritt für Schritt rekonstruiert werden (z.B. bei Weichtieren, Stamm Mollusca).“

Eine evolutionäre Rekonstruktion kann jedoch nicht allein durch das Aufstellen von Ähnlichkeitsreihen

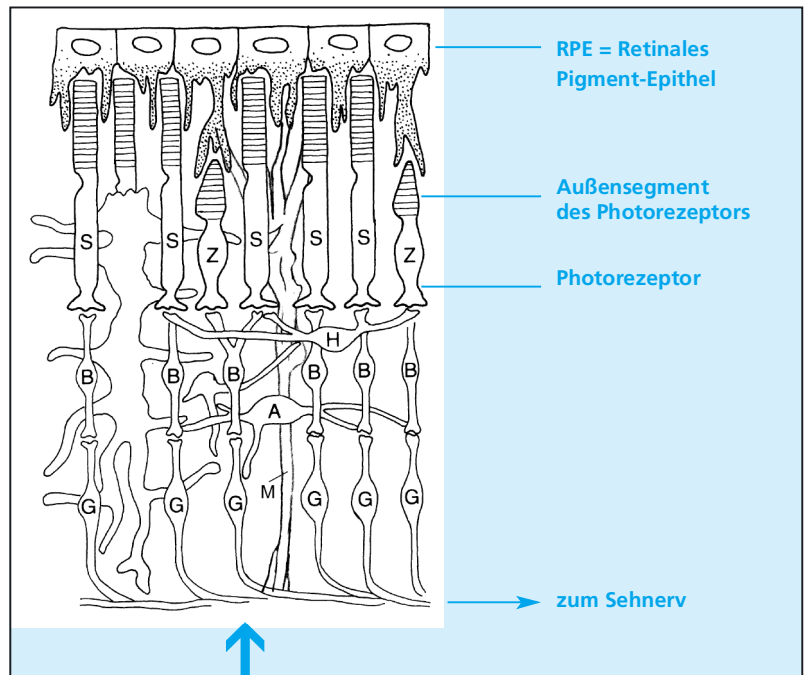
begründet werden. Vielmehr müssen auch die für den Wandel verantwortlichen Mechanismen offengelegt werden (vgl. GUTMANN 1996; 2005). Das wird häufig ausgeblendet. Evolutionäre Rekonstruktionen, die nur auf vergleichend-anatomischen bzw. molekulargenetischen Daten beruhen und in die Evolution als bereits vorausgesetzter Tatbestand eingeht, repräsentieren nach GUTMANN einen der zentralen methodischen Grundwidersprüche (1996, 81) der Synthetischen Theorie der Evolution: ihre nicht zu durchbrechende argumentative Zirkularität! Außer diesen wissenschaftstheoretischen Schwächen sind auch bereits diskutierte inhaltliche Anfragen an bisher vorgetragene Argumente für eine Evolution der Augen unverändert brisant (NEUHAUS & ULLRICH 2000, ULLRICH et al. 2006).

Nicht verstandene biologische Strukturen – kein Argument für Evolution!

Ein häufig genutztes Argument, um Evolution als Naturtatsache plausibel zu machen, basiert auf dem Nachweis von stammesgeschichtlichen „Altlasten“ in biologischen Strukturen, wie z.B. im Wirbeltierauge. Diese „Spuren der Evolution“ seien u.a. an einer suboptimalen funktionellen anatomischen Lösung oder durch „Funktionslosigkeit“ vorhandener anatomischer Strukturen erkennbar. „Das menschliche Sehen...“, so behauptet HEMMINGER (2007, 13), „...ist deshalb ein geradezu klassisches Beispiel für ein (in der Summe erfolgreiches) ‚Herumbasteln‘ der Evolution an unserem wichtigsten Sinnesorgan.“ Ähnlich argumentiert auch NEUKAMM (2006): „Evolution ist eine Serie erfolgreicher Kompromisse, auch wenn allzu oft nur irreparabel verbaute Anpassungen zustande kommen.“

Biochemische und physiologische Aussagen sind prinzipiell formulierbar, ohne auf eine einzige evolutionsbiologische Aussage zurückgreifen zu müssen.

Unter Bezugnahme auf die inverse Lage der Sinneszellen in der Netzhaut bei Wirbeltieraugen liest man weiter: „Nun weisen ULLRICH et al. darauf hin, dass die räumliche Nähe bestimmter Zellschichten zum Außensegment der Fotorezeptoren für die Regeneration und Funktion der Netzhaut ‚unerlässlich‘ sei. Dies klingt, als wüssten die Autoren über alle hypothetisch denkbaren und undenkba- ren Konstruktionen genauestens Bescheid. Selbst wenn wir einmal annehmen, dass ihre Behauptung stimmt, erklärt sich dadurch aber nicht, warum die Sehzellen dem Licht abgewandt sind.“



Hier werden jedoch zwei Ebenen wissenschaftlicher Beschreibungsdiskurse argumentativ vermengt. Das Gelingen oder das Scheitern von funktionellen Erklärungen biologischer Strukturen, in unserem Beispiel also der invers aufgebauten Netzhaut, trägt nichts dazu bei, eine bestimmte Entstehungstheorie (die das „wie des woher“ erklären möchte) zu favorisieren. Das große Potential der funktionell orientiert arbeitenden Biologie liegt ja gerade darin, dass biochemische und physiologische Aussagen prinzipiell formulierbar sind, ohne auf eine einzige evolutionsbiologische zurückgreifen zu müssen (GUTMANN 2005, 259). Entsprechendes gilt auch für eine Bezugnahme auf „Schöpfung“. Erst das durch die biologische Grundlagenforschung gewonnene Beschreibungswissen von Strukturen, Organen oder Organismen liefert das Material für die methodologisch immer nachgeordneten hypothetischen Rekonstruktionen ihrer Entstehung. Die zunehmende Kenntnis biologischer Sachverhalte, die wir „unter Nutzung nicht evolutionären Wissens“ erwerben, wird zur ständigen Herausforderung für evolutionsbiologische Deutungen. Und das gilt umso mehr, wenn bislang scheinbar nur evolutionsbiologisch verständlich zu machende „Altlasten“ eine solide funktionelle Erklärung gefunden haben. (GUTMANN [2005, 260] versteht unter nicht evolutionärem Wissen alle genetischen, embryologischen, cytologischen, biochemischen, physiologischen, taxonomischen Beschreibungen des Lebens.)

Zellfortsätze dienen als perfekte Lichtleiter

Biologische Zellen sind meist transparent, aber Licht, welches durch sie hindurch tritt, wird gebrochen, reflektiert oder gestreut. Die Lichtsinneszel-

Abb. 1: Schematisches Diagramm einer Wirbeltier-Retina inklusive der Lage der neu entdeckten Müller-Zellen. Der dicke Pfeil zeigt die Richtung des einfallenden Lichts an. A Amakrine Zelle, B Bipolar-Zelle, G Ganglienzelle, H Horizontalzelle, M Müller-Zelle, S Stäbchen, Z Zapfen. (Nach ADLER & FARBER 1986 und FRANZE et al. 2007)

Abb. 2: Aufnahme einer Müller-Zelle (vom Schwein) mittels Interferenz-Kontrast-Mikroskopie (links) und als schematische Darstellung (rechts).

Aus FRANZKE et al. (2007), © 2007

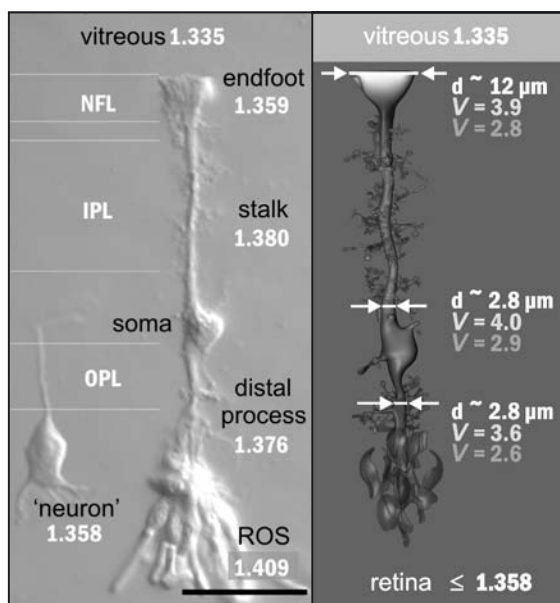
National Academy of Sciences, USA.

Die Müller-Zellen verlaufen radial zur Netzhaut und durchziehen diese in ihrer gesamten Breite. Die Fortsätze dieses besonderen Typs von Gliazellen dienen als Lichtleiter, die einen nahezu verlust- und verzerrungsfreien Transport des Lichts zu den äußeren Segmenten (ROS) der optischen Sinneszellen garantieren.

Rechts: Einzelne Zellschichten (NFL, IPL, OPL) der Netzhaut mit ihrem jeweiligen Brechungsindex.

Links: Brechungsindices (V-Wert) für rotes und blaues Licht in unterschiedlichen Abschnitten eines Fortsatzes der Müller-Zelle. Trotz der unterschiedlichen V-Werte und der divergierenden Durchmesser (d) in den einzelnen Bereichen des Fortsatzes erfolgt der Lichttransport ohne Kapazitätsverluste.

vitreous: Glaskörper (dem Licht zugewandte Seite der Retina). Messbalken: 25 Mikrometer.



len bei Wirbeltieraugen liegen an der dem Licht abgewandten Seite des Schichtpaketes der Netzhaut (inverse Lage), was zu einer Streuung, Schwächung und Verzerrung des eintretenden Lichtes führen müsste (vgl. Abb. 1). Erstaunlicherweise beträgt der tatsächlich hervorgerufene Verlustanteil aber nur 1-5% des auf die Netzhaut auftreffenden Lichtes (FRANZKE et al. 2007). Sinnesphysiologische Untersuchungen belegen weiterhin eine hohe und präzise Sensibilität und Abbildungsschärfe des optischen Systems im Wirbeltierauge, die der von digitalen Kameras weit überlegen ist. Der biochemische und elektrophysiologische Prozess zur Umwandlung von Lichtenergie in winzige Membranströme, die dann über die Nervenbahnen als entsprechend getriggerte Impulse an das Gehirn weitergereicht werden, dokumentiert eine bis auf die Mikroebenen nachweisbare hohe systemische Vernetzung und Feinjustierung des Sehvorganges. Die embryonale Entwicklung der Netzhaut im Wechselspiel mit der Herausbildung des Gehirns und des Gesichtes sowie die bereits angesprochenen ernährungsphysiologischen Aspekte stellen alles andere als eine Kompromisslösung dar (vgl. ULLRICH et al. 2006).

Wie gelingt es also dem Auge, trotz oder gerade mit dem vermeintlichen Konstruktionsfehler der inversen „Netzhaut“ diese Leistungsfähigkeit zu garantieren? Eine Arbeitsgruppe um K. FRANZKE vom Leipziger Institut für Hirnforschung konnte durch ausgeklügelte Messreihen mit phototechnischen Spezialinstrumenten an der Netzhaut von Schweinen klären, warum die Lichtstrahlen beim Durchtritt durch die Netzhaut bis zum Erreichen der Sinneszellen nicht die erwartete Abschwächung und Streuung erfahren. Den Schlüssel liefert eine besondere Zellgruppe des Nervensystems: die so genannten *Glia-Zellen*. Sie bilden mit den Neuronen (den eigentlichen Nervenzellen) das Hirngewebe bzw. das Gewebe des Rückenmarks. Ihr Anteil an

der Gesamtzellmasse des Nervengewebes beim Menschen beträgt beachtliche 50%. Schätzungen gehen davon aus, dass ihre Anzahl ca. 10-50 mal höher ist als die der Neuronen. Glia-Zellen entpuppen sich mehr und mehr als Multifunktions-talente. Sie formen das strukturelle Stützgerüst für die Nervenzellen. Weiterhin sorgen Glia-Zellen für die gegenseitige elektrische Isolation und Abschirmung der Neuronen und Nervenfasern, ihre Versorgung mit Nährstoffen und den Abtransport von Stoffwechselendprodukten. Auch ihre Beteiligung an den Prozessen der Infektionsabwehr sowie der Informationsverarbeitung, -speicherung und -weiterleitung im Nervensystem konnte in den letzten Jahren bestätigt werden.

In der Netzhaut des Wirbeltierauges, die einer Art ausgestülptem Anteil des Gehirns entspricht, findet sich eine besondere Gruppe von Glia-Zellen. Diese sog. *Müller-Zellen* nehmen etwa 20% des Gesamtzellvolumens der Netzhaut ein (Abb. 2). Neben den o.g. Funktionen von Glia-Zellen dienen zusätzlich röhrenartig gestaltete Zellfortsätze der Müller-Zellen, wie FRANZKE et al. nachweisen konnten, als optische Lichtleiter. Die angesprochenen Fortsätze verlaufen senkrecht zur Oberfläche der Netzhaut und damit parallel zum Lichteinfall und zeigen eine in Richtung der Sinneszellen (Stäbchen, Zapfen) zunehmende trichterförmige Einengung. Die auf diese Weise erreichte Optimierung der Refraktion (Fähigkeit des scharfen Sehens) und der Vermeidung von Rückreflexion und Streuung des

Der durch Kenntnislücken
am Leben erhaltene Mythos
vom „Konstruktionsfehler“ des
Wirbeltierauges ist nicht nötig,
um die Funktion und den Aufbau
der Netzhaut zu charakterisieren.

Lichtes verleiht diesen Zellen nach Ansicht der Autoren zu Recht den Titel von „ingeniously designed light collectors“ – geistreich designten Lichtsammelern. Im Durchschnitt ist jede Müller-Zelle bei Säugetieren auf diese Weise mit jeweils einer Zapfenzelle (verantwortlich für das Farbsehen und das scharfe Sehen unter Bedingungen bei Tageslicht) verbunden. Die Anzahl der mit den Müller-Zellen verbundenen Stäbchenzellen (verantwortlich für das Sehen unter Bedingungen bei Dämmerung und Dunkelheit) ist artspezifisch verschieden. Beim Menschen wie beim Schwein werden ca. 10 Stäbchenzellen über eine Müllerzelle effektiv mit Licht „versorgt“.

Mythos „Konstruktionsfehler“

Die durch FRANZE et al. beschriebenen Funktionen der Müller-Zellen zeigen eindrucksvoll, dass auch die inverse Retina (Netzhaut) für sich selbst als ein optimiertes optisches System beurteilt werden muss. Die Retina ist darüber hinaus integraler Bestandteil in einem anatomisch und funktionell hochleistungsfähigen System.

Nicht nachvollziehbar ist es, dass HEMMINGER in dem o.g. Text einerseits auf diese Entdeckung von FRANZKE hinweist, aber dennoch beharrlich dabei bleibt, die Retina mit Struktur- und Funktionsmängeln behaftet zu präsentieren. Die jetzt bekannten empirischen Fakten entziehen einer solchen Argumentation die Grundlage. Der durch wissenschaftliche Erkenntnislücken bisher am Leben erhaltene Mythos vom „Konstruktionsfehler“ des Wirbeltierauges ist damit nicht mehr nötig, um die Funktion und den Aufbau der Netzhaut, die sich „ingeniously designed“ präsentiert, zu charakterisieren.

Die Evolutionsbiologie wird so ein weiteres Mal durch den Erkenntnisfortschritt herausgefordert, plausible Erklärungen ihrer Grundthese zu geben, dass biologische Strukturen wie die Netzhaut zwar „designed“ *erscheinen*, aber dennoch nicht *designed*

sein. Die Inanspruchnahme von Nichtwissen funktioneller Zusammenhänge erweist sich dabei wohl als das schlechteste aller möglichen Argumente.

Henrik Ullrich

Literatur

- ADLER R & FARBER D (1986) The Retina. New York.
 FERNALD RD (2006) Casting a Genetic Light on the Evolution of Eyes. *Science* 313, 1914-1918.
 FRANZE K et al. (2007) Müller cells are living optical fibers in the vertebrate retina. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 8287-8292. (online: <http://www.pnas.org/cgi/reprint/104/20/8287>)
 GUTMANN M (1996) Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand. Berlin: Verlag für Wissenschaft und Bildung.
 GUTMANN M (2005) Begründungsstrukturen von Evolutionstheorien. In: KROHS U & TOEPFER G (Hg) Philosophie der Biologie. Frankfurt/M, S. 249-266.
 HEMMINGER H (2007) Mit der Bibel gegen die Evolution. EZW-Texte Nr. 195. Berlin.
 KUTSCHERA U (2006) Evolutionsbiologie. Stuttgart.
 NEUKAMM M (2006) Das Auge und die inverse Lage der Netzhaut – ein Design-Signal? www.evolutionsbiologen.de/inversauge.html
 ULLRICH H, WINKLER N & JUNKER R (2006) Zankapfel Auge. Ein Paradebeispiel für „Intelligent Design“ in der Kritik. *Studium Integrale Journal* 13, 3-14.
 WINKLER N & ULLRICH H (2000) Das Wirbeltierauge – Ein Konstruktionsfehler ohne funktionellen Sinn? *Studium Integrale Journal* 7, 3-11.

Trilobiten: Radiation von Grundtypen?

Zusammenfassung: Trilobiten („Dreilappkrebse“) erscheinen plötzlich im Kambrium im Fossilbericht. Eine Analyse von 982 Trilobitenarten aus allen 9 Ordnungen zeigte, dass die innerartliche Variabilität bei den älteren Formen größer ist als bei den jüngeren. Dies passt gut zur Vorstellung der Grundtypenbiologie, dass sich wenige Trilobiten-Grundtypen mit einem großen genetischen Potential unter rascher adaptiver Radiation und Genverlust an die vielen vorhandenen ökologischen Nischen auf der frühen Erde anpassten.

Die meeresbewohnenden Trilobiten waren eine Klasse der Gliederfüßer (Arthropoden) mit 9 Ordnungen. Sie erscheinen plötzlich fossil im Kambrium vor 545 Millionen Jahren und finden sich bis ins Perm vor 250 Millionen Jahren (nach konventioneller Zeitrechnung). Trilobiten hatten einen abgeflachten Körper, der aus dem Kopfschild, dem Cephalon, einem gelenkigen Körperbereich, dem Thorax mit den bauchseitigen Beinen sowie einem Schwanzschild, dem Pygidium bestand. Form und Größe des Cephalons, die Anzahl der Segmente des Thorax sowie die Form Pygidiums variieren von Art zu Art. In der Längsachse weisen Trilobiten

einen jeweils durch Furchen begrenzten Mittelteil (Spindel oder Raphis) und zwei Seitenlappen (Pleural-Lobi) auf, daher die frühere Bezeichnung „Dreilappkrebse“. Trilobiten sind in großer Anzahl und Formenfülle fossil überliefert und viele Arten dienen als Leitfossilien bestimmter geologischer Schichtfolgen, vor allem im Kambrium.

Schon lange ist bekannt, dass Trilobiten zu Beginn ihres fossilen Auftretens morphologisch verschiedener waren als später. Die größte Varia-



Abb. 1: Trilobit *Phacops africanus* mit trilobiten-typischer Dreiteilung in Cephalon (Kopfschild), Thorax (Brustschild; bestehend aus Einzelsegmenten) sowie Pygidium (Schwanzschild). (Alnif, Marokko; Sammlung R. WISKIN)

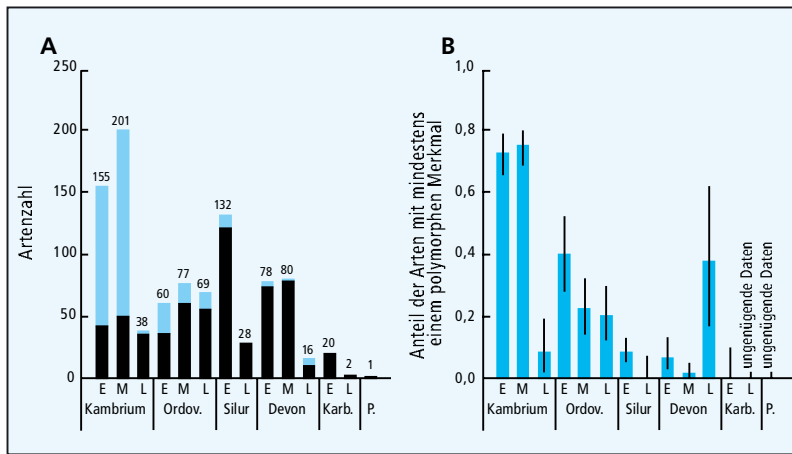


Abb. 2: Zeitliches Muster der Häufigkeit (A) und des relativen Anteils von Trilobitenarten mit mindestens einem polymorphen Merkmal (B). Blau in A: polymorphe Arten, schwarz: monomorphe Arten. Ordov. = Ordovizium; Karb. = Karbon, P. = Perm. (Nach WEBSTER 2007)

bilität der Anzahl der Thorakalsegmente bestand im Kambrium (HUNT 2007). WEBSTER (2007) untersuchte nun systematisch das Ausmaß der innerartlichen Variabilität bei 982 Trilobitenarten (etwa 5% aller beschriebenen Trilobitenarten) aus allen Trilobitenordnungen, die in 49 Fachpublikationen beschrieben sind (die Liste ist im Online-support einsehbar). Aus jeder Ordnung wurden mehr als 100 Arten in die Untersuchung aufgenommen, mit Ausnahme der Redlichiida (79 Arten), der Corynexochida (50 Arten) und der Asaphida (26 Arten). Eine Art wird im Rahmen kladistischer Verfahren durch eine bestimmte Anzahl von Merkmalen sowie die jeweils möglichen Ausprägungen dieser Merkmale beschrieben. Ein Merkmal ist beispielsweise die Zahl der Thorakalsegmente oder der Beine. Eine Art ist hinsichtlich eines Merkmales polymorph, wenn dieses Merkmal innerhalb einer Art in verschiedenen Ausprägungen vorkommt. So ist eine Trilobitenart beispielsweise polymorph, wenn ihre Angehörigen nicht immer dieselbe Anzahl von Beinpaaren oder Thorakalsegmenten besitzen.

WEBSTER erfasste 40.957 verschiedene Merkmale bei den 982 untersuchten Arten. Eine Trilobitenart wurde meist durch etwa 30 bis 70 Merkmale beschrieben, in Einzelfällen wurden minimal nur 3 und maximal 140 Merkmale erfasst. Mehr als 35% der 982 untersuchten Trilobitenarten waren zumindest bezüglich eines Merkmals polymorph. Die polymorphen Arten waren weder gleichmäßig noch zufällig über die Zeit des fossilen Auftretens der Trilobiten verteilt. Vielmehr fand man, dass 70% der untersuchten Trilobitenarten aus dem frühen und mittleren Kambrium polymorph waren, während das in allen anderen Zeitabschnitten bis einschließlich Perm für weniger als 40% (und oft weniger als 20%) der Arten zutrifft (Abb. 2).

Die größte innerartliche Variabilität zeigte sich ebenfalls im frühen und mittleren Kambrium, wo einige Arten in mehr als 20% ihrer Merkmale polymorph waren. Durchschnittlich waren sie das zu

dieser Zeit in 3% ihrer Merkmale. Keine der 588 nachkambrischen Arten war in mehr als 15% ihrer Merkmale polymorph, und durchschnittlich sogar nur in weniger als einem Merkmal. In den 3 Ordnungen Redlichiida, Ptychopariida und Agnostida, die sich früher aufspalteten und/oder ein stratigraphisch höheres Alter hatten, war ein signifikant größerer Teil der Arten polymorph (Redlichiida 53%, Ptychopariida 79%, Agnostida 88%) als in den übrigen jüngeren Ordnungen (Corynexochida 10%, Proetida 17%, Phacopida 7%, Lichida 13%, Asaphida 4% und in der umstrittenen Ordnung Burlingtoniida sogar nur 0%). Die zeitliche Abnahme der Variabilität ist also in erster Linie eine Folge der Unterschiede zwischen den zeitlich aufeinander folgenden einzelnen Ordnungen. Allerdings zeigten die Proetida und Phacopida auch innerhalb der Ordnung eine begrenzte Abnahme der Variabilität mit der Zeit. Für die anderen jüngeren Ordnungen liegen nach WEBSTER nicht genügend Funde vor.

WEBSTER verweist auf viele andere fossile Taxa, die eine bemerkenswert asymmetrische Naturgeschichte hätten: zu Beginn ihres Auftretens eine große morphologische Vielfalt, gefolgt von einer Abnahme der Vielfalt oder des „evolutionären Erfindungsreichtums“ (GOULD 1989). Unter der Bezeichnung „Rosa’s Rule“ wird dies seit dem 19. Jahrhundert diskutiert. Eine hohe Variabilität könne offenbar die Richtung und Geschwindigkeit der Evolution beeinflussen. WEBSTER räumt ein, dass die Bedeutung von innerartlicher Variabilität für das Verständnis der (makro-)evolutionären Entstehung qualitativ neuer Strukturen unklar sei; theoretisch sei zu erwarten, dass eine erhöhte Variabilität die Entstehung neuer Strukturen und Funktionen begünstige. Aber seine Arbeit führe in dieser Frage nicht weiter, da sie nur untersuche, ob eine Art für ein bestimmtes Merkmal polymorph sei, unabhängig davon, ob dieses evolutionär als ursprünglich, abgeleitet oder konvergent anzusehen sei.

WEBSTER sieht 2 Ursachen für die Abnahme der Variabilität mit der Zeit: 1. Zunehmende Einschränkung in den genetischen Entwicklungsprogrammen der jeweiligen Trilobiten: die offenbar zu Beginn „offeneren“ oder „instabileren“ Genome „stabilisierten“ sich mit der Zeit und verloren die Fähigkeit zur Hervorbringung veränderter Organismen ohne negative Effekte auf die Überlebensfähigkeit. 2. Mit der Zeit zunehmende Besetzung freier ökologischer Nischen ließ eine größere Variabilität zu einem Überlebensnachteil statt einem Vorteil werden. Die unbekannten zugrundeliegenden molekulargenetischen Mechanismen, z.B. zur Entstehung von qualitativ neuen Genen, müssten durch weitere Forschung aufgeklärt werden.

Im Rahmen der Grundtypenbiologie könnten die Befunde wie folgt gedeutet werden: Einige wenige polyvalente Stammformen („Grundtypen“)

trafen nach einer großen Katastrophe auf günstige Lebensbedingungen in einer verhältnismäßig „leeren“ Erde mit zunächst wenigen und dann im Laufe der Wiederbesiedlung zahlenmäßig rasch zunehmenden ökologischen Nischen. Ausgehend von dem vorhandenen reichen genetischen Potential der Trilobiten-Grundtypen bildeten sich rasch „Spezialisten“, die sich unter Verlust von genetischer Vielfalt an die einzelnen Nischen anpassten. Ähnliches ist aus jüngster Zeit bei Buntbarschen, Guppys oder Darwinfinken bekannt, die sich unter Veränderung nur weniger „Schaltergene“ rasch in neue Umgebungen mikroevolutiv anpassen konnten (FEHRER 1997, BRÜGGEMANN 1998, JUNKER 2006). Auch bei kambrischen Brachiopoden (Armfüßer) und Sauriern des Mesozoikums finden sich offenbar die komplexeren und variableren Formen fossil zu Beginn (STEPHAN 2006). Die Studie von WEBSTER ist somit ein weiteres Argument für die seit Jahrzehnten diskutierte Alternativdeutung (STEPHAN 1994) der „kambrischen Explosion des Lebens“: Rasche Radiation unter mikroevolutiver Variation

und Genverlust, ausgehend von wenigen Stammformen.

Wolfgang B. Lindemann

Literatur

- BRÜGGEMANN U (1998) Beschleunigte Mikroevolution bei Guppys. *Stud. Int. J.* 5, 38-39.
- FEHRER J (1997) Explosive Artbildung bei Buntbarschen in ostafrikanischen Seen. *Stud. Int. J.* 4, 51-55.
- GOULD SJ (1989) *Wonderfull life. The burgess shale and the nature of history.* New York.
- HUNT G (2007) Variation and early evolution. *Science* 317, 459-460.
- JUNKER R (2006) Schnabelvariation bei Darwinfinken: Nur ein Schalter. *Stud. Int. J.* 13, 50-51.
- STEPHAN M (1994) Neuere Forschungen zur Lebewelt im Kambrium und Jung- Präkambrium – ein Überblick. *Stud. Int. J.* 1, 4-11.
- STEPHAN M (2006) Konvergenzen oder komplexe Ausgangsform? Brachiopoden (Armfüßer) und Saurier. *Stud. Int. J.* 13, 98-99.
- WEBSTER M (2007) A cambrian peak in morphological variation within trilobite species. *Science* 317, 499-502.

Molekulare Uhr: Die Zeiten ändern sich

Zusammenfassung: Anhand der Unterschiede in der Aminosäure-Sequenz homologer Proteine versuchen Evolutionsbiologen den Zeitpunkt zu ermitteln, an dem der letzte gemeinsame Vorfahr der zugehörigen Arten gelebt hat. Berechnungen mit dieser so genannten Molekularen Uhr bergen einige Herausforderungen, die in dem Artikel „Dates from the molecular clock: how wrong can we be?“ von Mario PULQUERIO und Richard NICHOLS (2007) diskutiert und hier zusammengefasst werden. Vor allem die Frage der Übertragbarkeit relevanter Befunde in einer Organismengruppe und die Eichung der Molekularen Uhr stellen bisher ungelöste Probleme dar.

„Ganz die Mutter!“ An solchen oder ähnlichen Bemerkungen wird deutlich, dass wir eine Verwandtschaft vor allem an ähnlichem Aussehen festmachen. Auf die Tierwelt übertragen scheint ein Pferd denn auch eher mit einem Zebra verwandt zu sein als mit einer Ratte. Für Molekularbiologen erweitert sich dieser Zusammenhang von Ähnlichkeit und Verwandtschaft auf die Sequenz (Abfolge) von Aminosäuren in Proteinen und Basen in der DNA. In Abb. 1 ist der Vergleich einer Aminosäure-Sequenz mit zwei anderen dargestellt. Da Sequenz A sich von Sequenz B an weniger Stellen unterscheidet als A und C, würde man intuitiv vermuten, dass A und B näher verwandt sind als A und C.

Das Attraktive an dem Sequenzvergleich gegenüber einem morphologischen (gestaltlichen) Vergleich ist, dass er besser quantifizierbar ist. Während sich anhand der Morphologie von Pferd, Zebra und Ratte schwer abschätzen lässt, wie weit entfernt die Tiere verwandt sind, scheint die Aminosäure-Sequenz hier hilfreicher zu sein. Wenn der Austausch von Aminosäuren mit einer konstanten Rate abläuft, könnte man im Falle der Sequenzen in Abb. 1 sagen, dass Art A von C dreimal weiter entfernt ist als von B. Im ersten Fall unterscheiden sich die Sequenzen nämlich an 15 Stellen und im zweiten nur an 5. Der Austausch von Aminosäuren stellt somit scheinbar eine zählbare Methode dar, um die evolutionäre Verwandtschaft der entsprechenden Arten zu bestimmen. Dies ist die Grundlage der so genannten „Molekularen Uhr“. Sie wird benutzt, um aus der Anzahl von Aminosäure-Austauschen homologer Proteine den Zeitpunkt der Auftrennung der zugehörigen Arten aus einem gemeinsamen Vorfahren zu berechnen.

Für eine funktionierende Molekulare Uhr sind zwei Bedingungen entscheidend. Erstens muss die Austauschrate von Aminosäuren konstant sein. Zweitens braucht man geeignete Eichpunkte, um eine Beziehung von Aminosäure-Austauschen und der dafür benötigten Zeit herzustellen. In den sechziger Jahren wurde tatsächlich eine lineare Beziehung von Aminosäure-Austauschen und der an

Abb. 1: Exemplarische Darstellung der Ähnlichkeit verschiedener Aminosäure-Sequenzen. Sequenz A wird im ersten Fall mit B und im zweiten Fall mit C verglichen. Gleiche Aminosäuren sind dabei blau dargestellt. Positionen, an denen sich die Aminosäuren der Sequenzen unterscheiden, sind schwarz dargestellt.

| | | |
|-----------|-----------------------|---------------------------------|
| Sequenz A | MWRDAYYVFLGGCNDQWLKMM | PWVSMSYARDKLAPPVFMEEEEENCCVTGWQ |
| Sequenz B | MWRDAYLLFLGGCNDQWLKMM | KWVSMSYARDDLAPPVFMEEEEENKCVTGWQ |
| Sequenz A | MWRDAYYVFLGGCNDQWLKMM | PWVSMSYARDKLAPPVFMEEEEENCCVTGWQ |
| Sequenz C | MWRDAYLFLGGCNDAAALKMM | KWVSMDLQQQDLAPPVFMDEENKCVTGQ |

Hand von Fossilien vermuteten Artauftrennung gefunden (ZUCKERKANDL & PAULING 1962). So wurde z. B. eine Aminosäure-Austauschrate von $0,56 \cdot 10^{-9}$ pro Jahr und Position für Globine in Säugetieren bestimmt. Mit diesem Wert lässt sich dann der Zeitpunkt der Auftrennung zweier Arten auch ohne Fossilfunde berechnen, wenn man die Distanz der entsprechenden Sequenzen in heute lebenden Organismen bestimmt. In Abb. 2 ist eine solche Berechnung exemplarisch dargestellt.

Die beschriebene Methode der Molekularen Uhr besticht durch ihre Einfachheit. Unter anderem durch die enorme Zunahme an verfügbaren Sequenzdaten in den letzten Jahrzehnten wurde allerdings immer deutlicher, dass die Molekulare Uhr komplizierter tickt. Begründete Zweifel an der Zuverlässigkeit von Berechnungen anhand der Molekularen Uhr wurden in dem Artikel „Dates from the molecular clock: how wrong can we be?“ (PULQUERIO & NICHOLS 2007) diskutiert. Darin beschreiben die Autoren, wie seit den 1960er Jahren das einfache Prinzip der Molekularen Uhr immer mehr modifiziert und relativiert wurde. Dabei stehen die Grundbedingungen einer funktionierenden Molekularen Uhr auf dem Prüfstand. Das ist zum einen die konstante Austauschrate von Aminosäuren und zum anderen die Verfügbarkeit und Verlässlichkeit von Kalibrierungspunkten.

Die Austauschrate von Aminosäuren in Proteinen

Abb. 2: Berechnung der evolutionären Auftrennung von Ratte und Mensch mit Hilfe der Molekularen Uhr.

Bei der beispielhaften Verwendung der Molekularen Uhr zur Berechnung der Zeit bis zum letzten gemeinsamen Vorfahren von Elefanten und Rüsselspringern (Macroscelidea) werden einige grund-

sätzliche Probleme deutlich. Die Aminosäure-Austauschrate hängt direkt von der Anzahl an Mutationen pro Generation ab. Die Generationszeit von Elefanten liegt bei etwa 25 Jahren, wohingegen sich Rüsselspringer etwa 100-mal schneller fortpflanzen. Die Molekulare Uhr der Rüsselspringer sollte also 100-mal schneller ticken. Mit guten Computerprogrammen und lückenlosem Wissen über die Biologie der untersuchten Organismen wäre eine Einbeziehung der Generationszeit in Berechnungen mit der Molekularen Uhr denkbar. Überraschenderweise scheint die Molekulare Uhr aber gar nicht in so großem Maße wie erwartet von der Generationszeit abzuhängen. So ist die Aminosäure-Austauschrate bei Rüsselspringern nur etwa 2,5-fach höher als bei Elefanten und nicht 100-fach entsprechend den Generationszeiten. Die hierfür gefundene Erklärung hängt mit der besseren Verbreitung von Mutationen in kleinen Populationen zusammen. Je kleiner eine Population ist, desto größer ist der Einfluss von Gendrift. (Gendrift ist die zufällige, nicht selektionsgesteuerte Verbreitung von Mutationen in der Population.) Damit besteht also auch ein Zusammenhang zwischen der Aminosäure-Austauschrate und der Populationsgröße. Da offensichtlich auch eine Abhängigkeit der Populationsgröße von der Generationszeit besteht (je länger die Generationszeit, desto kleiner die Populationen), heben sich die beiden Effekte auf die Aminosäure-Austauschrate gegenseitig auf. Das heißt, der Elefant hat eine relativ hohe Austauschrate, weil er in kleinen Populationen lebt und der Rüsselspringer, weil er sich schnell fortpflanzt.

Die Autoren beschreiben, wie seit den 1960er Jahren das einfache Prinzip der Molekularen Uhr immer mehr modifiziert und relativiert wurde.

Das skizzierte Beispiel zeigt, dass die Biologie der Organismen in starkem Maße die Aminosäure-Austauschrate in Proteinen beeinflusst. Daraus folgt, dass die Rate der Molekularen Uhr zwischen verschiedenen evolutionären Linien variiert und zwar in einer Weise, die nicht präzise vorhersagbar ist. PULQUERIO & NICHOLS beschreiben in ihrem Artikel, dass auch das Anwenden einer Autokorrelation (Prinzip: Nahe verwandte Arten haben vermutlich eine ähnliche Biologie und damit eine ähnliche Aminosäure-Austauschrate) in neuen

$$T = K/2R$$

T = Zeit seit der Artauftrennung

R = Aminosäure-Austauschrate pro Jahr und Position (die Molekulare Uhr)

K = Gemessene Distanz zweier Arten als Aminosäure-Austausche pro Position

Aminosäure-Austauschrate (Globin): $0,56 \cdot 10^{-9}$ pro Jahr und Position
Gemessene Distanz Ratte-Mensch: 0,093 Austausche pro Position

$$\rightarrow T = 0,56 \cdot 10^{-9} / 0,093 = 83035714$$

→ Die evolutionäre Auftrennung von Mensch und Ratte erfolgte nach dieser Rechnung vor ca. 80 Millionen Jahren.

statistischen Methoden nur in manchen Fällen zu besseren Vorhersagen führt, in anderen zu schlechteren als bisherige Methoden. Wenn eine Abschätzung der unterschiedlichen Austauschraten und der Bereiche, in denen sie gelten, schwierig ist, werden verlässliche Kalibrierungspunkte noch wichtiger.

Die Kalibrierung der Molekularen Uhr

Zur Kalibrierung der Molekularen Uhr werden zum einen Austauschraten heute lebender Organismen verwendet. Bei solchen Vergleichen treten allerdings überraschend große Unterschiede zwischen ähnlichen Arten auf. Zum Beispiel wurde für Menschen eine 100-fach höhere Aminosäure-Austauschrate gefunden als für andere Primaten.

Die Ursache solch enormer Unterschiede ist unbekannt, zeigt aber, dass die Annahme einer Autokorrelation nicht angemessen ist.

Eine zweite weit verbreitete Methode zur Kalibrierung der Molekularen Uhr ist die Einbeziehung von Fossilien. Neben der Ungenauigkeit von Methoden zur Altersbestimmung von Fossilien besteht ein Hauptproblem darin, die Fossilien mit der Artauftrennung zu korrelieren. In der Regel wird untersucht, wie weit zurück zwei Abstammungslinien noch an Hand von Fossilien nachgewiesen werden können. Dieser Wert ist aber immer nur die minimale Zeit bis zu einem möglichen gemeinsamen Vorfahren und somit ungenau. Es sieht also so aus, als sei das Fundament der Molekularen Uhr, nämlich die Kalibrierung anhand von Fossilien, enormen Unsicherheiten unterworfen.

PULQUERIO & NICHOLS fordern in ihrem Artikel, dass, wenn die Kalibrierung schon so eine große

Ungenauigkeit hat, man diese unbedingt in Berechnungen einbeziehen muss. Dass dies bei tausenden von veröffentlichten Daten unterlassen wurde, liegt vermutlich daran, dass eine Berücksichtigung der Ungenauigkeit erstens schwierig ist und zweitens der Fehler zu groß für sinnvolle Aussagen werden kann. Aus den verschiedenen Aminosäure-Austauschraten an unterschiedlichen Stellen der Stammbäume ergibt sich zudem, dass die Kalibrierung einer Abstammungslinie nicht auf die anderen Äste übertragbar ist. Wenn aber die Berechnungen anhand der Molekularen Uhr schon für Abstammungslinien *mit* Kalibrierung sehr ungenau sind, wie verlässlich sind dann Berechnungen für Bereiche, für die keine Fossilfunde vorliegen? In solchen Fällen wäre die Bestimmung eines möglichen gemeinsamen Vorfahren mit Hilfe der Molekularen Uhr besonders interessant, ist aber genau dort am ungenauesten. Die Autoren des Artikels „Dates from the molecular clock: how wrong can we be?“ kommen zu dem Schluss, dass viele aktuelle Studien auf Grundlage der Molekularen Uhr so ungenau sind, dass ihre Ergebnisse nicht zu gebrauchen sind und dass nicht vorzusehen ist, ob in Zukunft genauere Berechnungen möglich sein werden.

Torsten Waldminghaus

Literatur

- PULQUERIO MJ & NICHOLS RA (2007) Dates from the molecular clock: how wrong can we be? *Trends Ecol. Evol.* 22,180-184.
 ZUCKERKANDL E & PAULING L (1962) Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity. In: KASHA M & PULLMAN B (eds) *Horizons in Biochemistry*. New York, pp. 189-225.

Parasitoide Schlupfwespen und ihre Wirte — eine komplexe Manipulation

Parasiten werden häufig unter dem Gesichtspunkt betrachtet, dass sie ihre eigenen Leistungen auf Kosten ihrer Wirtsorganismen reduzieren und diese für die eigene Entwicklung und Vermehrung ausnutzen. Sie wären damit als degeneriert zu betrachten. Detaillierte Untersuchungen zeigen jedoch, dass eine sehr fein abgestimmte Wechselwirkung von Parasit und Wirt vorliegt, wenn ersterer zunächst möglichst unbemerkt den Wirt ausnutzt, um schließlich diesen sehr weitgehend und eigennützig zu manipulieren. Das Beispiel von Schlupfwespen zeigt, dass dabei außer Parasit und Wirt auch noch Viren mit beteiligt und in das Gesamtsystem integriert sind. Für ein „degeneriertes“ System erstaunlich komplex!

Wenn Parasiten den von ihnen besiedelten Wirt ausnutzen, dann machen sie sich nicht nur das biochemische System des Wirts zunutze. Oft manipulieren sie den Wirtsorganismus auf eine Weise, dass dieser seinen Stoffwechsel und sogar sein Verhalten (s. BINDER 2000) zugunsten des Parasiten ändert.

Larven von Schlupfwespen leben parasitisch in anderen Gliedertieren (Arthropoden), meist Insekten. Anders als bei typischen Parasiten werden die Wirtsorganismen jedoch schließlich getötet; daher werden diese Organismen als *Parasitoiden* („Parasitenähnliche“) bezeichnet und zwischen Parasiten und Räubern eingeordnet. Fast zwei Drittel der



Abb. 1: Ein *G. liparidis*-Weibchen sticht zur Eiablage mit seinem Legebohrer in eine Schwammspinner-Raupe. Aufnahme: A. SCHOPF; mit freundlicher Genehmigung Wiley VCH; Biol. in unserer Zeit (2007) 37, S. 291, Abb. 3.

parasitoiden Insekten gehören zur Ordnung der Hautflügler (Hymenoptera) und unter diesen ist die Überfamilie der Schlupfwespen (Ichneumonidea) mit geschätzten 80 000 bis 100 000 Arten (ca. 5 000 in Europa) die weitaus artenreichste. Die Überfamilie besteht aus den beiden Familien der eigentlichen Schlupfwespen (*Ichneumonidae*) und den Brackwespen (*Braconidae*).

Axel SCHOPF und seine Mitarbeiter untersuchen die Ökologie und Biochemie der Brackwespe (*Glyptapanteles liparidis*), die in den Eichenwäldern Ost-Österreichs die dominante Parasitoidenart darstellt (Abb. 1). In einem Übersichtsartikel beschreibt SCHOPF (2007) die Brackwespe, die als Hauptwirt die Raupe des Schwammspinners (*Lymantria dispar*) nutzt, sowie deren Lebenszyklus und bestimmte biochemische Aspekte der Manipulation des Wirts durch den Parasitoiden.

Die Abwehr des Wirtes umgehen. Nutzt der Parasitoid für die Entwicklung seiner Larven zeitweise die Leibeshöhle des Wirtes (temporäre endoparasitische Form), so muss zunächst die Immunabwehr des Wirtes außer Kraft gesetzt werden. Für eine optimale Versorgung der Parasitenlarve muss der Wirtsorganismus maximal leistungsfähig sein, d.h. seine Schädigung und Beeinträchtigung sollte möglichst gering sein; mit anderen Worten, die Larve muss sich optimal an die Physiologie des Wirts anpassen. Im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung muss die Larve den Wirt derart manipulieren, dass sie sich rechtzeitig und unter für sie günstigen Bedingungen aus der Wirtsraupe bohren kann; diese stirbt dann den Hungertod.

Was weiß man bisher über diese Prozesse bei *G. liparidis* und anderen Schlupfwespen? Bei der Eiablage injiziert das Weibchen mit seinem Legestachel je nach Größe des Wirts 10 bis 30 Eier in dessen Leibeshöhle. Jetzt müssen die Eier als Fremdkörper in der Schwammspinnerraupe deren Abwehrsystem überwinden. Insekten haben in ihrer blutähnlichen Körperflüssigkeit (Hämolymphe)

Blutzellen (Hämocyten), die sich kleinste Fremdkörper einverleiben oder sich an der Oberfläche größerer ansiedeln, so dass diese durch Einkapselung unschädlich gemacht werden können. Um dieses Abwehrsystem zu umgehen injiziert das Schlupfwespenweibchen mit den Eiern auch noch Sekrete aus Anhangsdrüsen der Geschlechtsorgane. Dabei handelt es sich um Proteine und Viren, letztere befinden sich in den Kernen der Calyxdrüsenzellen der Weibchen.

Diese Viren, es handelt sich dabei um so genannte Polydnaviren, liegen als provirale, lineare Form im Genom der parasitierenden Wespen vor. Wespenmännchen und -weibchen sind Träger des Virengenoms, welches sich allerdings nur in den Weibchen während der Entwicklung vom Puppen zum Adultstadium replizieren kann. Bei der Eiablage werden die Viren in die Leibeshöhle des Wirts injiziert, und die infektiösen Viruspartikel (Virionen) dringen in die Hämocyten und die Zellen des Fett- und Muskelgewebes ein. Dort werden die Virengene exprimiert (Proteine werden auf der Basis der DNA-Sequenz produziert); die entsprechenden Proteine können bereits eine halbe Stunde nach der Infektion in den Wirtstieren nachgewiesen werden. Diese Virenproteine bewirken (teilweise zusammen mit den anderen injizierten Proteinen) die Unterdrückung der Immunabwehr des Wirts.

Experimentelle Untersuchungen Implantiert man in Raupen Nylonfäden, so werden diese rasch mit einer dicken Schicht von Hämocyten umhüllt. In Raupen, die von sterilisierten Schlupfwespen angestochen werden (Pseudoparasitierung) erfolgt keine Einhüllung oder nur in sehr geringem Umfang. Für die Pseudoparasitierung werden junge Parasitoidenweibchen mit γ -Strahlen behandelt, wodurch die Embryonen in den im Eierstock befindlichen Eiern absterben; die Schlupfwespenweibchen haben also nur noch sterile Eier. Die Viruspartikel überstehen aber die Bestrahlung. Somit injizieren so behandelte Parasitoide sterile Eier mit Viren und weiteren Sekreten. In pseudoparasitierten Raupen kann man somit die Wirkung der injizierten Komponenten ohne Einfluss der Parasitenlarven untersuchen.

Biochemische Studien zeigen darüber hinaus, dass auch andere Komponenten der Immunabwehr des Wirts deutlich reduziert sind, so ist die Aktivität des Enzyms Phenoloxidase, das bei Insekten an der Abwehrreaktion, Wundheilung und Sklerotisierung beteiligt ist, stark herabgesetzt. Larven, die ohne Viren in Raupen implantiert werden, sind dagegen innerhalb weniger Stunden von Blutzellen eingekapselt und entwickeln sich nicht.

Eine Überbelastung der Wirtsraupe in der ersten Phase vermeidet die Schlupfwespe durch die angepasste Zahl der injizierten Eizellen, sowie durch ein verzögertes Wachstum der Larven in der

Anfangsphase, d.h. sie entnimmt der Wirtshämolymphe nur wenig Nährstoffe.

Der Parasit übernimmt das Regiment. Etwa nach zehn Tagen erfolgt die Häutung zum zweiten Larvenstadium. Rund 80% der Volumenzunahme im Larvenwachstum findet in den letzten drei Tagen der endoparasitischen Entwicklung statt. In dieser Phase übernimmt die Larve, die sich auch in ihrer Gestalt dramatisch verändert hat, die steuernde Manipulation des Wirts. In der Kopfkapsel z.B. werden die Mandibeln (Kiefer, Mundwerkzeuge bei Arthropoden), die die Larve zum Schlüpfen aus dem Parasitoidenei eingesetzt hat, ersetzt bzw. umgeformt zu einem Saugapparat zur Nahrungsaufnahme. Die Larven entwickeln sekretorische Organe, mit deren Sekreten sie die Steuerung der Wirtsraupe übernehmen. So hatten REED & BROWN (1998) bereits in Studien einer anderen Brackwespe (*Chelonus*) gezeigt, dass diese durch Produktion und Ausscheidung eines Proteins die Häutung der Wirtsraupe – in diesem Fall des Eulenfalters (*Trichoplusia ni*) einleiten und damit sein Ausschlüpfen begünstigt.

In dem von SCHOPF et al. (2007) untersuchten System, *Glyptapanteles liparidis* – *Lymantria dispar*, greift ein als JH III bezeichnetes Protein in die Steuerung des Häutungshormons Ecdyson ein. Damit wird die weitere Entwicklung der Raupe verzögert und deren Verpuppung verhindert; dies würde nämlich das Ausbohren der Larve erschweren oder gar verhindern.

Die fertig entwickelten Schlupfwespenlarven bohren sich synchron nach ca. 2 Wochen aus den parasitierten Raupen aus und häuten sich währenddessen in das dritte Larvenstadium. In unmittelbarer Nähe ihres Wirts spinnen sie sich in weiße Kokons ein. Nach fünf bis sieben Tagen schlüpfen die männlichen und zwei Tage später die weiblichen Schlupfwespen. Solange bleibt die Wirts-

raupe noch am Leben und verhungert dann.

Die Parasitoidenweibchen werden meist direkt nach dem Ausschlüpfen begattet und können nach drei bis fünf Tagen ihrerseits mit der Eiablage beginnen. Da jetzt aber oft der Bestand an Wirtsraupen aus jahreszeitlichen oder ökologischen Gründen sehr gering sein kann, müssen die Schlupfwespen auf andere Wirte ausweichen können. Bei *G. liparidis* sind das Verwandte des Schwammspinners, wie z.B. Raupen des Goldafters (*Euproctis chrysorrhoea*) oder Schwans (*Euproctis similis*). Dies erfordert allerdings eine gute Balance zwischen optimaler Anpassung an einen Wirt und Flexibilität.

Bei all den vielen noch offenen und spannenden Detailfragen erheben sich darüber hinaus auch grundsätzliche Fragen: wie kann es zu einer so komplexen, sehr ausgetüftelten Zusammenwirkung von Parasitoid, dessen Viren und dem Wirt kommen? Sind Prozesse modellierbar, wie sich solche komplexen Systeme etablieren? Könnten solche Systeme ursprünglich im Sinne einer Symbiose vorhanden gewesen und später in parasitische Formen umgeschlagen sein?

Harald Binder

Literatur

- BINDER H (2000) Schlupfwespenlarve steuert Spinne. Stud. Int. J. 7, 90.
- REED DA & BROWN JJ (1998) Host/parasitoid interactions: critical timing of parasitoid-derived products. J. Insect Physiol. 44, 721-732.
- SCHAFELLNER C, MARKTL RC & SCHOPF A (2007) Inhibition of juvenile hormone esterase in *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) larvae parasitized by *Glyptapanteles liparidis* (Hymenoptera, Braconidae). J. Insect Physiol. 53, 858-868.
- SCHOPF A (2007) Parasitoide – halb Parasit, halb Räuber. Biol. in uns. Zeit 37, 290-298.

Ameisen – Neue Überraschungen IV

Der Naturforscher HALDANE wurde gefragt, was er denn aus seinen Forschungen heraus über einen Schöpfer ableiten könne. Er antwortete, dass der Schöpfer „an inordinate fondness for beetles“ (eine übermäßige Vorliebe für Käfer) habe. In der Tat ist diese Tiergruppe die artenreichste, mit ca. 400.000 Arten. Im Gegensatz dazu gibt es viel weniger Ameisenarten, jedoch sind Ameisen in fast allen natürlichen Biotopen die häufigsten Insekten, was die Individuenzahl angeht. Die folgenden Kurzbeiträge sollen zum Staunen über die vielen klei-

nen Details anregen, die der Schöpfer in der Natur verborgen hat, und mit HALDANE könnte man sagen, dass der Schöpfer „an inordinate fondness for details“ hat.

Elefanten-Gedächtnis. Sich an einzelne Personen zu erinnern ist ein Teil unseres normalen täglichen Lebens. Überraschend konnte ähnliches bei zwei sozialen Insekten festgestellt werden. Papierwespen erinnern sich an andere Individuen anhand von deren Gesichtszeichnung. In Ameisen der Art

Abb. 1: Eine Arbeiterin von *Pachycondyla villosa*. Die Königin erkennt ihre Nestgenossen am Geruch. © Kari W. RYDER WILKIE, Abdruck mit freundlicher Genehmigung.



Pachycondyla villosa (Abb. 1) konnte jetzt gezeigt werden, dass diese chemische Signale – also „Körpergeruch“ – zur persönlichen Erkennung verwenden (DREIER et al. 2007). In beiden Insektengruppen stabilisiert die Erkennung einzelner Individuen die Hierarchie innerhalb des Nestes. Sonst müsste die Hierarchie immer wieder neu „ausgefochten“ werden, was Ressourcen wie Zeit und Energie verbraucht. In den Nestern der Ameise *Pachycondyla* gibt es mehrere Ameisenköniginnen. Einer solchen wurde jeweils eine bereits bekannte oder unbekannte Königin „vor die Nase“ gesetzt. Es konnte anhand des Aggressionsverhaltens beobachtet werden, dass die Ameisenköniginnen auch nach 24 Stunden Trennung bereits vorher bekannte Artgenossen wiedererkannten. Für diese Insekten ist das ein wahres Elefantengedächtnis.

Abb. 2: Schwarze Wegameisen (*Lasius niger*) beim Melken von Blattläusen. © Bernd KRÜGER, www.bkmakro.de Abdruck mit freundlicher Genehmigung.

Selbstlos. „Bei den sozialen Insekten legt nur die Königin Eier.“ Diese Beobachtung stimmt nicht ganz, denn alle Arbeiter sind weiblich und im Prinzip in der Lage, Eier zu legen, was zum Teil auch geschieht. Aufgrund der besonderen sozialen Struktur ist das aber nachteilig für die gesamte Kolonie. Deshalb werden Eier, die nicht von der

Königin stammen, regelmäßig entfernt, d.h. vernichtet. Bei der Stachelameise *Pachycondyla inversa* tun dies nicht alle Kolonienmitglieder, sondern vorwiegend eine bestimmte Kaste von Ameisen, die Polizisten. Damit herrscht auch auf diesem „sensiblen“ Gebiet Arbeitsteilung unter den Kolonienmitgliedern. Interessanterweise nutzen die Polizisten ihre Stellung nicht aus, d.h. sie legen selbst keine Eier. Dies ist außerhalb der Primaten das erste bekanntgewordene Beispiel einer Polizeikaste, die ohne direkte egoistische Interessen agiert (VAN ZWEDEN et al. 2007).

Blutsbande? Die Japanischen Ameisen *Pristomyrmex punctatus* existieren ohne Königin, jede Arbeiterin pflanzt sich selbsttätig fort. Die Eier, die die Ameisen legen, entwickeln sich parthogenetisch, d.h. sie entwickeln sich ohne Befruchtung. Damit handelt es sich bei den einzelnen Tieren nicht mehr um Geschwister wie in üblichen Ameisenkolonien, sondern um „entfernte“ Verwandte. Trotzdem bilden die Tiere gemeinsame Ameisenkolonien. Entscheidend bei den Ameisen ist dazu der Körpergeruch, nur fremd riechende Tiere werden als fremd erkannt. Dies nutzen z.T. einige Ameisenparasiten, indem sie den Geruch ihrer jeweiligen Wirtskolonie annehmen und sich dann unbehelligt im Ameisenbau bewegen können (NISHIDE et al. 2007). Der Körpergeruch wird von den Genen der Ameisen bestimmt. Bei *P. punctatus* konnte gezeigt werden, dass zwei Kolonien sich immer dann zu einer größeren zusammentun, wenn sie dieselben Allele für zwei bestimmte Genorte tragen, und getrennte Kolonien beibehalten, wenn sie sich stark in den Genorten unterscheiden. Es kommt also auch hier nicht darauf an, ob die Tiere tatsächlich miteinander verwandt sind, sondern nur, wie ähnlich sie sich in den entsprechenden Genorten sind.

Sklaven-Cocktail. In so manchem Science-Fiction-Roman kann man davon lesen, dass eine herrschende Kaste ihre Untertanen mit Drogen ruhig stellt und so ihre Herrschaft festigt. Ameisen halten sich Läuse und andere Pflanzensauger, um von ihren stark zuckerhaltigen Ausscheidungen zu profitieren. Die Ameisen sorgen für ihre Läusekolonie, halten zum Teil Läusefeinde – Schlupfwespen, Käfer- und Schwebfliegenlarven – ab und versorgen die Läuse im Winter in ihrem Ameisenbau, um sie im nächsten Frühjahr wieder auf die „Läuseweiden“, d.h. frische Pflanzentriebe, auszusetzen. Es war bereits bekannt, dass Ameisen ihre Läuse am Entweichen hindern, indem sie ihnen z.T. die Flügel abbeißen oder die Entwicklung zum geflügelten Adulten (erwachsenen Organismus) durch chemische Stoffe verzögern. Auch war schon seit Jahrzehnten bekannt, dass Läuse in der Gegenwart von Ameisen seltsam unbeweglich blieben. Die Ursache für diese Unbeweglichkeit war aber unklar. Nun konnte anhand einer Reihe einfacher,



aber eleganter Versuche gezeigt werden, dass die „Körperaustünstungen“ der Ameisen (*semiochemicals*) die Unbeweglichkeit bei den Läuse verursachen (OLIVER et al. 2007). Setzte man Läuse auf Filterpapiere, die zuvor von Ameisen belaufen waren, so war deren Beweglichkeit gehemmt. Filterpapiere ohne Ameisenkontakt erlaubten normale Beweglichkeit. Wahrscheinlich ist die Beweglichkeitshemmung zum Nachteil der Läuse, d.h. sie können beispielsweise nicht selbständig frische Pflanzentriebe erreichen, und große Läusekolonien sind anfällig für parasitoide Wespen. In diesem Fall spricht man von einer Manipulation, d.h. die Verhaltensänderung der Läuse ist nachteilig für sie selbst, aber vorteilhaft für die Ameisen. Bemerkenswert ist, dass die Ergebnisse mit der gewöhnlichen Schwarzen Wegameise (*Lasius niger* Abb. 2) und den häufig vorkommenden Bohnenläusen (*Aphis fabae*) gewonnen wurden. Genaue Naturbeobachtungen solcher „gewöhnlicher“ Organismen sind auch heute noch Quelle für wissenschaftliche Neuigkeiten.

Haltet den Dieb! Die Pflanze *Cecropia* hält sich in ihren Stengeln Ameisen (*Azteca* spec.) als Schutz-

polizei und belohnt diese mit Futterkörpern. Diese Futterkörper sind auch bei anderen Tieren beliebt, aber die Ameisen vertreiben normalerweise jeden anderen. In Französisch-Guayana konnte nun beobachtet werden, dass sich zwei bis fünf Wespen gleichzeitig an die Futterkörper heranmachen, wobei eine Wespe sich vor den Eingang zum Ameisennest postiert und die Ameisen am Herauskommen hindert. Dies erlaubt es den übrigen Wespen, die Futterkörper zu stehlen (LAPIERRE et al. 2007).

Niko Winkler

Literatur

- DREIER S, VAN ZWEDEN JS & D'ETTORRE P (2007) Biol. Lett. 3, 459-462.
 LAPIERRE L, HESPENHEIDE H & DEJEAN A (2007) Naturwissenschaften 94, 997-1001.
 NISHIDE Y, SATOH T, HIRAOKA T, OBARA Y & IWABUCHI K (2007) Naturwissenschaften 94, 865-869.
 OLIVER TH, MASHANOVA A, LEATHER SR, COOK JM & JANSEN VAA (2007) Proc. Biol. Sci. 274, 3127-3131.
 VAN ZWEDEN JS, FÜRST MA, HEINZE J & D'ETTORRE P (2007) Proc. Royal Soc. Ser. B 274, 1421-1428.

Spinnen-Design oder Spinnen-„Design“?

Essay zu einem vieldiskutierten Begriff

Zusammenfassung: Anhand eines aktuell erforschten Beispiels von „Design“ bei konvergent entstandener Tarnung bei Spinnen wird kritisch über die Verwendung des Begriffs „Design“ in der Biologie reflektiert. Immer häufiger wird dieser Begriff verwendet, obwohl er weder Planung noch Zielsetzung beinhalten soll – entgegen dem sonst üblichen Verständnis dieses Begriffs. Dies führt zu Verwirrung und birgt für diejenigen, die mit dem „Design“ der Biologie tatsächlich einen Urheber verbinden, einen nicht zu unterschätzenden Nachteil.

Das Forschungsergebnis. BINFORD et al. (2007) berichten von einem Mechanismus, mit dessen Hilfe sich zwei nicht näher verwandte Spinnengattungen (*Sicarius* und *Homalonychus*) durch Sand tarnen. Dies geschieht durch Adhäsionskräfte, die zwischen sogenannten „Hairlettes“, winzigen, widerhakenförmigen Fasern, und den Sandpartikeln wirken. Dies Sandkörner sitzen auf feinen Härchen (Setae), ähnlich denen, die auch beim Gecko ein Anhaften an Wänden und Zimmerdecken (aufgrund von van-der-Waals-Kräften) ermöglichen (AUTUMN et al. 2007) (vgl. Abb. 1).

Da nah verwandte Spinnen jedoch nicht mit dieser Fähigkeit ausgestattet sind, muss die Fähigkeit, sich auf diese Weise zu tarnen, bei den beiden Spinnengattungen unabhängig entstanden sein. Die Autoren nehmen daher an, dass der evolutionäre Pfad zu dieser Problemlösung recht simpel sei. Diese Argumentation, dass nämlich ein recht einfacher Evolutionspfad gefunden werden müsste, weil Elemente dieses „Designs“ (wie es BINFORD et al. nennen) in der Behaarung nah verwandter Spinnen nicht vorhanden sind, ist jedoch nicht schlüssig. Denn ob der mutmaßliche Evolutionsweg einfach ist, hängt schließlich nicht davon ab, wie oft er beschritten worden sein soll.

Die Frage, ob es sich bei dieser Problemlösung um Mikro- oder Makroevolution handelt, ist aufgrund der vorliegenden Datenlage schwer entscheidbar (zu dieser Fragestellung siehe auch JUNKER 2006). Es könnte daher sein, dass BINFORD et al. mit ihrer Einschätzung durchaus recht haben. Sie gelangen dazu jedoch durch einen Zirkelschluss: Nur unter der Voraussetzung eines nicht-teleologischen Evolutionsprozesses können wir annehmen, dass in diesem Muster auftretende

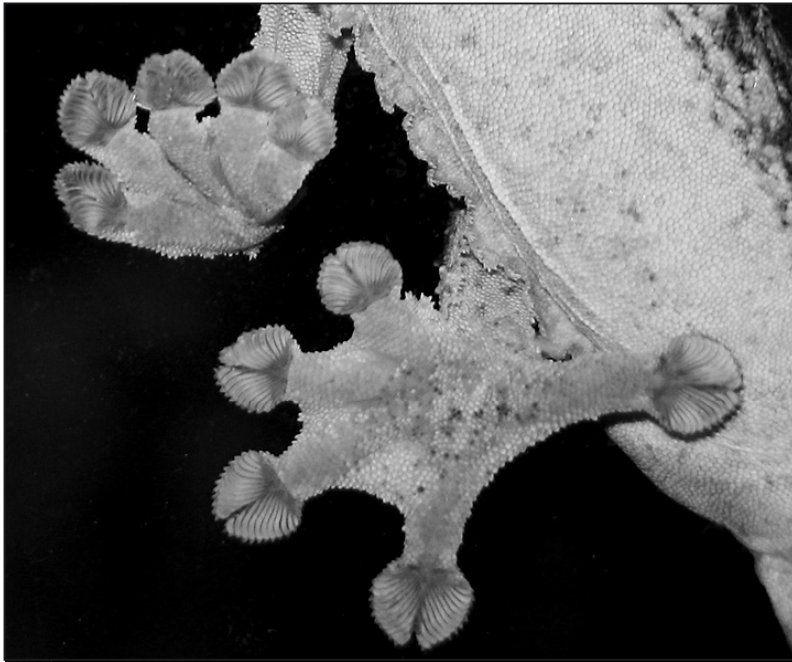


Abb. 1: Setae des Geckos *Uroplatus sikorae* (sameiti). Die Tiere können dank perfekter Anhaftung, durch ihre mit Billionen feinsten Härchen besetzten Füße sogar kopfüber an Scheiben laufen. (Public Domain)

Merkmale auch einen simplen Evolutionspfad beinhalten – sonst gäbe es sie ja nicht. Setzt man diesen Evolutionsprozess jedoch nicht voraus, so gilt erstmal nur, dass die *unabhängige* Entstehung desselben Komplexmerkmals evolutionstheoretisch als unwahrscheinlich gelten muss.

Merkmalsverteilung im Schöpfungsparadigma. Gehen wir über naturwissenschaftlich begründbare Aussagen hinaus und versuchen wir, das Design dieser Spinnen aus der Perspektive einer Schöpfung zu verstehen, lässt sich das konvergente Auftreten des Merkmals in nicht näher verwandten Spinnengattungen mit Rückgriff auf ein sogenanntes „Baukastensystem“ verstehen: Ähnlichkeiten oberhalb der Ebene von Grundtypen werden hier nicht auf eine gemeinsame Abstammung, sondern auf einen gemeinsamen Urheber zurückgeführt. Zu den Details siehe JUNKER (2002), ReMINE (1993) und ReMINE (2006). Kurz gefasst: Die Verteilung der Merkmale auf die verschiedenen Grundtypen erweckt den Eindruck einer freien, nicht an eine Stammesgeschichte gebundenen Verteilung. Die von BINFORD et al. festgestellte Struktur wäre demnach eine spezielle Konstruktion für eine spezifische Funktion, die von einem Schöpfer bzw. Designer nach funktionellen Erfordernissen mehrmals verwendet wurde.

Ein „design principle“ ohne Urheber. Die Autoren nennen den von ihnen beschriebenen Mechanismus zur Partikel-Anhaftung interessanterweise schon in der Überschrift ihrer Arbeit ein „design principle“, was ja nach einem solchen Schöpfungsverständnis dieser Struktur klingt. Dabei betrachten sie die Ergebnisse ihrer Untersuchungen aus der Perspektive der Bionik, die Problemlösungen aus dem Bereich der belebten Welt in die Technik

überträgt. Die Erkenntnisse sollen zur Entwicklung neuer Schmutz-anhaftender Materialien beitragen, die das Abstauben im Haushalt erleichtern, aber auch als Luftfilter und vieles mehr in Einsatz kommen.

Was ist mit „Design“ gemeint? Obwohl es auf den ersten Blick so wirken mag, soll die Bezeichnung als „design principle“ jedoch keinen intentionalen (absichtsvollen, planvollen) Ursprung der Sand-Anhaftungs-Konstruktion nahe legen, wie uns Greta BINFORD in persönlicher Korrespondenz versicherte. „Design“ sei hier lediglich die Bezeichnung für eine evolutionäre Lösung eines spezifischen Problems. (Vergleiche dazu den Artikel über das Design der Linsenaugen in dieser Ausgabe, in dem von „ingeniously designed light collectors“ – geistreich designten Lichtsammlern die Rede ist, obwohl auch in diesem Fall nicht an Planung gedacht ist.)

Wenn die Worte fehlen ... Wie könnte denn überhaupt ein Artikel formuliert sein, der aus der „echten“ Design-Perspektive geschrieben ist? Exakt mit den Worten von BINFORD et al.! Das Problem ist, dass die passende Wortwahl, mit der ein solcher Text zu formulieren wäre, mittlerweile mit der Bedeutung eines un gelenkten Evolutionsprozesses versehen wurde. Vertreter einer teleologischen Ursprungssicht müssten daher eine ganz neue Sprache erfinden, um ihre Position klar zu machen – sicherlich ein Erfolg für die Gegner des („echten“) Design-Ansatzes. Auch der ID-Kritiker Kenneth MILLER verwendet das Wort „Design“ gerne im Bezug auf die Biologie, denn: „There is, indeed, a design to life – an evolutionary design.“ In diesem Sinne argumentiert er auch in einem für Mai 2008 angekündigten Buch¹, in dem er dafür plädiert, den Begriff des Designs auf den Bereich der richtungslosen Evolution zu übertragen: „The structures in our bodies have changed over time, as have its functions. Scientists should embrace this concept of ‘design,’ and in so doing, claim for science the sense of orderly rationality in nature to which the anti-evolution movement has long appealed.“ Auch ihm ist also die strategische Bedeutung der „Wort-hoheit“ bewusst.

Wer wirklich „Schöpfung“ meint, muss also die Bezeichnung der eigenen Position durch ein Adjektiv ergänzen und von einem „Intelligent Design“ (ID) sprechen, weil „Design“ alleine, wie auch KIRSCHNER & GERHART (2006, 375) betonen, „nicht notwendigerweise einen Designer oder Schöpfer erfordert“. Daher ist die Doppel-Bezeichnung „Intelligent Design“ angebracht, um eine Position eindeutig zu bestimmen.²

Verwechslungsgefahr. Wie sehr gängige evolutionsbiologische Literatur durch teleologische Begriffe geprägt ist, zeigt sich sehr schön an der Reaktion auf den Artikel von BINFORD et al. auf einem

ID-Blog. Ein Wissenschaftler nahm dort aufgrund der oben erläuterten Wortwahl von BINFORD und Mitarbeitern an, die Autoren seien Vertreter einer teleologischen Position. So fragt er: „Haben es einige heimliche ID-Wissenschaftler geschafft, in die Heiligen Hallen der Royal Society of London einzudringen?“ Der Autor ist sich sogar sicher: „Natürlich sind die Wissenschaftler behutsam darauf bedacht, ihre Spuren zu verwischen, indem sie über evolutionäre Ursprünge sprechen, aber es ist offensichtlich, dass sie über die Biologie aus einer Design-Perspektive nachdenken. Es ist ein Skandal, dass sie sich hinter einer darwinistischen Fassade verstecken müssen, um publizieren zu können.“ Mit dieser Einschätzung hat er sich offenbar getäuscht.

Theresa Haller & Christoph Heilig

Anmerkungen

- ¹ Siehe dazu die Pressemitteilung seiner Universität: http://www.brown.edu/Administration/News_Bureau/2007-08/07-101.html
- ² Die Kennzeichnung „intelligent“ soll nichts über die *Qualität* des Designs aussagen und ist nicht wertend gemeint, sondern soll „Planung“ kennzeichnen. Vielen Kritikern des Design-Standpunkts ist das nicht bewusst. Mutmaßlich ineffiziente Strukturen in der Natur („inkompetentes Design“) sind also kein Argument gegen ID. Sie können erst dann eine Rolle für die Diskussion spielen, wenn es darum geht, den Designer zu identifizieren und das erkannte Design

zu interpretieren. Der ID-Ansatz lässt die Person des Designers, seine Eigenschaften, seine Methode jedoch außer Betracht. Erst wenn dessen Eigenschaften (beispielsweise: „gut“ oder „allmächtig“) oder seine Methode (beispielsweise als „Flickschuster“, der das bereits vorhandene Material mitverwendet) ins Gespräch kommen, könnten diese suboptimale Strukturen von Interesse sein. Eine ausführliche Besprechung dieses sogenannten „Dysteleologie-Arguments“ findet sich bei RAMMERSTORFER (2006; 2008).

Literatur

- AUTUMN K et al. (2002) Evidence for van der Waals adhesion in gecko setae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 12252-12256.
- BINFORD GJ, DUNCAN RP & AUTUMN K (2007) Convergent setal morphology in sand-covering spiders suggests a design principle for particle capture. *Proc. R. Soc B* 274, 3049-3056.
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. Design-Fehler oder Design-Signale? *Holzgerlingen*.
- JUNKER R (2006) Zur Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution. *Studi. Int. J.* 13, 59-67.
- KIRSCHNER MW & GERHART JC (2007) Die Lösung von Darwins Dilemma: Wie die Evolution komplexes Leben schafft. Hamburg.
- RAMMERSTORFER M (2006) Nur eine Illusion? Biologie und Design. Marburg.
- RAMMERSTORFER M (2008) Dysteleologie Extended: Der Mensch als ekelerregende Kreatur. *Sokrates: Die freie Zeitschrift für Philosophie* 2.
- REMIANE WJ (1993) The Biotic Message – Evolution versus Message Theory. Saint Paul.
- REMIANE WJ (2006) Evidence for message-theory – a review of Life's Solution – Inevitable Humans in a Lonely Universe by Simon Conway Morris. *Journal of Creation* 20, 29-35.

Bernstein – Einblicke in vergangene Ökologie I: Ältester fossiler Hinweis auf Orchideen und deren Bestäuberin

Orchideen (Orchidaceae) stellen die artenreichste Familie unter den Angiospermen (bedecktsamigen Blütenpflanzen) dar. Sie finden sich mit Ausnahme von arktischen Gebieten überall auf der Erde (Kosmopoliten). Die auffällig verschiedenartig ausgeprägten Blüten sind in oft sehr markanter Weise an unterschiedlichste Bestäuber wie Bienen, Hummeln, Schmetterlinge, Käfer, Vögel, Fledermäuse und Frösche angepasst. Fossile Hinweise auf Orchidaceae sind extrem selten und die wenigen Beispiele häufig umstritten.

RAMIREZ et al. (2007) haben eine mit Orchideen-Pollinien beladene stachellose Biene (*Proplebeia dominicana*) beschrieben, die in Dominikanischem Bernstein eingeschlossen ist (Abb. 1). (Ein Pollinium ist ein kleines Tröpfchen aus verklebtem Pollen, das als gesamtes Paket auf den Bestäuber übertragen wird.) Bernstein (fossiles Harz) wird in der Dominikanischen Republik in Sedimenten aus dem Miozän gefunden, für die ITURRALDE-VINENT & MACPHEE (1996) ein Alter von 15-20 Millionen Jahren angegeben haben. Die Autoren sehen in ihrer Arbeit das erste eindeutige Fossil der Orchidaceae sowie einen schönen Beleg für die Wechselwirkung zwischen Pflanze und Bestäuber.

Aufgrund von Vergleichen mit Pollinien aus Herbarien beschreiben RAMIREZ und Mitarbeiter eine neue Orchideenart: *Meliorchis caribea* gen. et

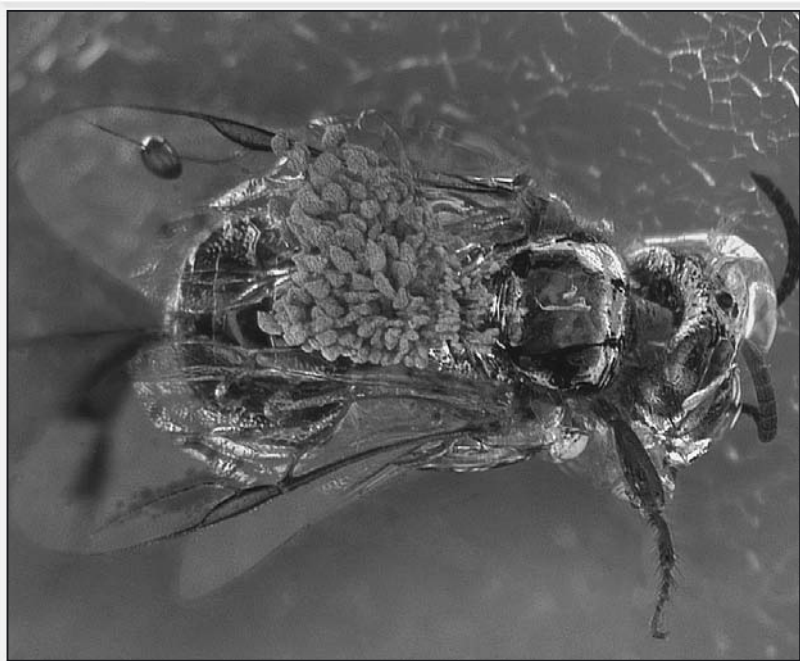
sp. nov., die sie dem Subtribus Goodyerinae zurechnen. Die Position der Pollinien auf dem Rücken (Mesoscutellum) der Biene erlaubt den Autoren Rückschlüsse auf den Blütenaufbau. Heute wachsende Vertreter der Goodyerinae übertragen die Pollinien nämlich auf die Mundwerkzeuge der bestäubenden Bienen. Also muss die fossile Biene im Gegensatz zu ihren heutigen Verwandten bei *Meliorchis caribea* mit dem gesamten Insektenkörper in die Blüte eingedrungen sein.

Um die Verwandtschaft von *Meliorchis caribea* aufzuklären, berechneten die Autoren anhand von 25 morphologischen Merkmalen Stammbäume. Die eingesetzten Programme ergaben 129 gleichwertige Stammbäume, wobei die fossile Orchidee immer unter die Goodyeridae eingruppiert wurde. In einer weiteren Berechnung versuchten die Autoren zu ermitteln, wann die Orchidee gewachsen ist, von der die heutigen Orchideen abstammen. Dazu verwendeten sie DNA-Sequenzen aus Plastiden von 55 Orchideen und nutzten die fossilen Befunde, um eine molekulare Uhr zu kalibrieren. Die Rechnung ergab, dass die „Ur-Orchidee“ in der späten Kreide gewachsen ist, vor 76 bis 84 Millionen Jahren. Damit – so die Autoren – sei die Hypothese einer jungen Entstehung (Eozän oder jünger) der Orchideen zugunsten einer älteren (späte Kreide) abgewiesen und die Verbreitung der Orchideen mit Schwerpunkt in den tropischen Klimazonen durch den Austausch zwischen den tropischen Kontinenten in der späten Kreide plausibel erklärt.

Einmal mehr hat sich Bernstein als herausragendes Fenster in die Erdgeschichte erwiesen und einen faszinierenden Einblick in ökologische Zusammenhänge zwischen Orchideen und den sie (vermutlich) bestäubenden Bienen erlaubt. Ob die von RAMIREZ et al. (2007) angestellten Überlegungen und Berechnungen zum Ursprung der Orchideen überzeugen, hängt nicht zuletzt von der Akzeptanz der hinter den verwendeten Algorithmen stehenden Modelle und deren Randbedingungen ab. Die Hypothese eines jungen Ursprungs der Orchideen und die Vorstellung, dass deren ausgeprägte Vielfalt und Variabilität eine Pflanzenfamilie in der Phase der Etablierung zeigt (SCHMID & SCHMID 1977), sind mit diesem Befund in Frage gestellt.

[ITURRALDE-VINENT ME & MACPHEE RDE (1996) Age and paleogeography of Dominican amber. *Science* 273, 1850-1852; RAMIREZ SR, GRAVENDEEL B, SINGER RB, MARSHALL CR & PIERCE NE (2007) Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* 448, 1042-1045; SCHMID R & SCHMID MJ (1977) Fossil history of the Orchidaceae. In: ARDITTI J (ed.) (1977) *Orchid Biology: Reviews and Perspectives* Vol. 1. London, pp 17-45.] H. Binder

Abb. 1: Arbeiterin der stachellosen Biene *Proplebeia dominicana* als Inkluse in Dominikanischem Bernstein. Sie transportiert Pollinien und ist mutmaßliche Bestäuberin einer als *Meliorchis caribea* gen. et sp. nov. beschriebenen Orchidee. Abdruck mit freundlicher Genehmigung von S.R. RAMIREZ.



Bernstein – Einblicke in vergangene Ökologie II: Käfer beim Einsatz chemischer Waffen ertappt

In seiner empfehlenswerten, mit ausgezeichneten Bildern illustrierten Monographie „In love for Insects“ hat Thomas EISNER (2003) seine umfangreichen Erfahrungen aus Beobachtungen und Untersuchungen von Insekten zusammengetragen. Vielen von ihnen hat der enthusiastische Entomologe gemeinsam mit seinem Freund und Chemiker J. MEINWALD chemische Geheimnisse entlockt, mit denen sie beispielsweise ihre Fortpflanzungspartner anlocken oder sich vor Fressfeinden schützen.

Einen Weichkäfer (Familie Cantharidae, Abb. 1), der sich vermutlich in Erwartung eines Angriffs mit chemischen Waffen zur Wehr setzt, beschreiben POINAR et al. (2007). Die Szenerie wird aber nicht irgendwo auf der Wiese beobachtet und dokumentiert, sondern sie ist in fossilem Harz aus Birma festgehalten und konserviert. Vom vermuteten Angreifer ist in dem erhaltenen Stück fossilen Harzes nur ein Teil eines Fühlers zu erkennen. Die Autoren spekulieren, dass es eine Schabe gewesen sein könnte; diese Allesfresser sind in Bernstein aus Birma mehrfach beschrieben.

Das fossile Harz wurde in einem Braunkohleflöz gesammelt, das in Sandstein-Kalk Sedimenten eingelagert ist. Aufgrund paläontologischer Befunde wird die Lagerstätte dem oberen Alb der frühen Kreide zugeordnet (CRUICKSHANK & KO 2003), was einem radiometrischen Alter von rund 100 Millionen Jahren entspricht. POINAR et al. (2007b) haben Hinweise auf Araucariaceae als Harzlieferpflanzen für den Bernstein aus Birma veröffentlicht. Die bisher ältesten fossilen Hinweise auf Arten der Cantharidae stammen aus baltischem Bernstein (Oligozän/Eozän, ca. 30-40 Millionen Jahre; WEITSCHAT & WICHARD 1998).

Der Käfer mit einer Länge von ca. 4,5 mm ist in einem klaren Stück fossilen Harzes (7 x 4 x 2 mm) eingeschlossen und gut erhalten. Aus den ersten Segmenten des Abdomen (Hinterleib) sind auf beiden Seiten Bläschen erkennbar, die von dahinter liegenden Drüsen ausgepresst werden. Die massivste Sekretion (Länge: 1,4 mm) erfolgt an der Stelle, an der der Käfer in Kontakt mit dem fremden Fühler ist. An der Kontaktstelle haftet Sekret am Fühler und ein großer Sekretstrang ist über dem Thorax verteilt.

POINAR et al. (2007) erwähnen anhand von Literaturzitierten, dass bei Käfern (Coleoptera) chemische Abwehrmechanismen mindestens 30 mal entwickelt wurden – ein beeindruckendes Beispiel von Konvergenz. Bei mikroskopischer Betrachtung der Sekrete kann man Kristalle erkennen, deren chemische Analyse jedoch nur auf Kosten der Zerstörung des Fossils möglich wäre. In mehreren Arbeiten haben EISNER und MEINWALD – sowie auch weitere Arbeitsgruppen (zitiert in POINAR et al.

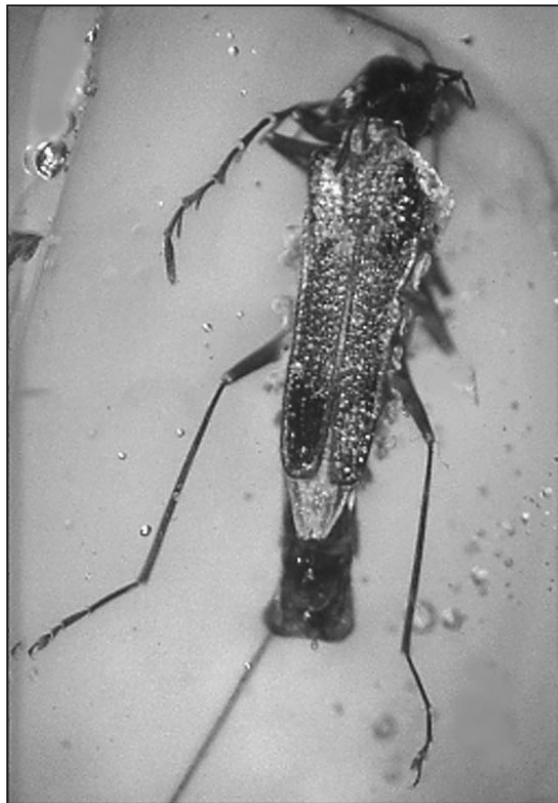


Abb. 1: Weichkäfer (Cantharidae) in fossilem Harz aus Birma. In Verteidigungssituation (siehe fremdes Fühlerfragment am Hinterleib des Käfers) sind an beiden Seiten ausgesonderte Sekrettröpfchen erkennbar. Abdruck mit freundlicher Genehmigung von G.O. POINAR Jr.

2007) – gezeigt, dass Weichkäfer der Gattung *Chauliognathus* verschiedene Carbonsäuren, Triglyceride und Glycerinester durch Drüsen ausscheiden können.

Heute scheinen chemische Verteidigungsstrategien bei Insekten weit verbreitet zu sein (EISNER 2003). Das von POINAR et al. (2007) beschriebene Fossil belegt, dass diese Option bereits in der unteren Kreide von Weichkäfern eingesetzt wurde. Angesichts der geringen chemischen Stabilität fossiler Harze kann man allerdings die Frage stellen, warum Bernstein aus der Kreide, wenn diese einen Zeitraum von vor über 100 Millionen Jahren beschreibt, überhaupt noch da ist. Aufgrund chemischer Erfahrungen ist dies zumindest erstaunlich. [CRUICKSHANK RD & KO K (2003) Geology of an amber locality in the Hukawng Valley, northern Myanmar. J. Asian Earth Sci. 21, 441–455; EISNER T (2003) For Love of Insects. Cambridge, Mass.; POINAR GO, MARSHALL CJ & BUCKLEY R (2007a) One hundred million years of chemical warfare by insects. J. Chem. Ecol. 33,1663–1669; POINAR GO, LAMBERT JB & WU Y (2007b) Araucarian source of fossiliferous Burmese amber: spectroscopic and anatomical evidence. J. Bot. Res. Inst. Texas 1, 449–455; WEITSCHAT W & WICHARD W Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. München 1998; S. 162–167.] H. Binder

Neues zur explosiven Artbildung

Vor rund 10 000 Jahren soll sich die letzte Eiszeit ihrem Ende zugeneigt haben. Im Zuge der damit einhergehenden Wiederbesiedlung der freiwerdenden Landflächen soll auch der Singvogel Junco (Gattung *Junco*) eine bemerkenswerte Diversifikation erfahren haben, wie MILA et al. (2007) durch



Abb. 1: Winterammer
Junco hyemalis
(GNU Freie
Dokumentationslizenz)

eine neue Studie eindrucksvoll belegen. Interessanterweise benötigte der Vogel dafür „nicht einmal eine isolierte Nische, sondern nutzte gleich einen ganzen Kontinent“, wie in *Spektrumdirekt* (2007) berichtet wird. Dies widerlegt die Allgemeingültigkeit der bisher vertretenen Annahme bezüglich der nordamerikanischen Vogelvielfalt, „dass die Diversifikation erfolgte, als die Populationen über lange Zeiträume in Refugien isoliert waren, die wahrscheinlich einen bis mehrere volle Eiszeitzyklen umfassten“ (MILÁ et al. [2007]; vgl. JOHNSON & CICERO 2004; WEIR & SCHLUTER 2004). Vielmehr rückt nun auch das sich an das Pleistozän anschließende Holozän ins Blickfeld des Interesses.

Vom südlichen Mesoamerika ausgehend soll der Junco (bzw. die Junco-Art *Junco phaeotus*, „Rotrückenjunco“, „yellow-eyed junco“) die freiwerdenden Gebiete besiedelt und dabei seine heutige Vielfalt erreicht haben. Besonders hervorzuheben ist die dabei neu entstandene Art der Winterammer (*Junco hyemalis*; „dark-eyed junco“; Abb. 1), welche weiter nördlich wiederum eine beeindruckende Vielfalt erreichte und mittlerweile in fünf verschiedenen Unterarten auftritt, die lange Zeit sogar für eigene Arten gehalten wurden (*Spektrumdirekt* 2007). Berichte von stabilen Hybridisierungszonen stellten diese Arttrennung jedoch in Frage (NOLAN et al. 2002). Dies gilt jedoch nicht für alle fünf Formen: Für zwei Unterarten (*J. oreganus* und *J. caniceps*) gibt es bereits Hinweise auf ein Fehlen von Kreuzungen in gemeinsam besiedelten Gebieten, was als Indiz für bereits stattgefundene sympatrische (im gleichem Gebiet erfolgte) Artbildung gilt (JOHNSON & CICERO 2004).

Die Ergebnisse sind auch insofern interessant, als sie erneut belegen, dass das Erreichen einer großen Vielfalt in kurzer Zeit durchaus möglich ist, wenn eine Stammart mit entsprechend großem genetischen Potential vorliegt und diese einen neuen, frei werdenden Lebensraum besiedelt

(siehe auch STEPHAN 2002).

Wie viel Zeit ist für die Artbildung zu veranschlagen? Laut molekularer Uhr und genetischen Daten aus mitochondrialen Kontrollregionen ergibt sich für die Entstehungsdauer der neuen Junco-Art eine Zeitspanne von 1300-3800 Jahren, was die Autoren als „außergewöhnlich“ bezeichnen. Andere Untersuchungen bestätigten diese Zahl als Untergrenze und lassen eine Addition von bis zu 7000 Jahren offen. Dem unteren Wert von 1300 Jahren liegt eine Mutationsrate von 15% pro Million Jahre zugrunde. Aus der Klasse der Vögel sind jedoch auch wesentlich höhere Mutationsraten bekannt: Beispielsweise 21% bei Gänsen (QUINN [1992]) und gar 30% bei Pinguinen (LAMBERT et al. 2002). Eine solche Mutationsrate hätte zu noch größeren Diversifikationsraten geführt. In diesem Zusammenhang ist des weiteren zu bedenken, dass die Dauer des Holozän, in dem sich die Disversifikation des Rotrückenjunksos komplett vollzogen haben soll, laut MENTING (2002) um 50% und mehr gekürzt werden muss, um die Daten realistisch verstehen zu können.

Die durchschnittliche Zeitspanne für Artbildungen in der Klasse der Vögel wird auf 0,1-0,2 Millionen Jahren geschätzt. Dies liegt unter anderem darin begründet, dass das Pleistozän weiterhin eine wichtige Rolle für die Vogeldiversifikation spielen soll, auch wenn die Ergebnisse der hier vorgestellten Studie den Fokus mehr in Richtung Holozän verschiebt. Für das Pleistozän werden im konventionellen Zeitrahmen 1,8 Millionen Jahre veranschlagt. Sollte sich die von BRANDT (2006) vorgeschlagene drastische Verkürzung auf nur mehrere Tausend Jahre weiter belegen lassen, so müsste auch der Zeitrahmen für die Artaufspaltungen bei den Vögeln entsprechend deutliche Kürzungen erfahren.

[JOHNSON NK & CICERO C (2004) New mitochondrial DNA data affirm the importance of Pleistocene speciation in North American birds. *Evolution* 58, 1122-1130; LAMBERT DM, RITSHIE PA, MILLAR CD, HOLLAND B, DRUMMOND AJ & BARONOI C (2002) Rates of evolution in ancient DNA from Adélie penguins. *Science* 295, 2270-2273; MENTING G (2002) Die kurze Geschichte des Waldes. Plädoyer für eine drastische Kürzung der nacheiszeitlichen Waldgeschichte. *Andernach*; MILÁ B, McCORMACK JE, CASTENADA G, WAYNE RK & SMITH TB (2007) Recent postglacial range expansion drives the rapid diversification of a songbird lineage in the genus *Junco*. *Proc. R. Soc. B* 274, 2653-2660; NOLAN VJ, KETTERSON ED, CRISTOL DA, ROGERS CM, CLOTFELTER ED, TITUS RC, SCHOECH SJ & SNAJDR E (2002) Dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). In: POOLE A & GILL F (2002) *The birds of North America*. Vol. 716, pp. 1-44; QUINN TW (1992) The genetic legacy of mother goose. *Phylogeographic patterns of lesser snow goose *Chen caerulescens* caerulescens* maternal lineages. *Mol. Ecol.* 1, 105-117; *Spektrumdirekt* (2007) Artbildung im Zeitraffer. *Spektrum direkt – die Wissenschaftszeitung im Internet*, 30. August; STEPHAN M (2002) Der Mensch und die geologische Zeittafel. Warum kommen Menschenfossilien nur in den obersten geologischen Schichten vor? *Holzgerlingen*; WEIR JT & SCHLUTER D (2004) *Ice sheets promote speciation in boreal birds*. *Proc. R. Soc. B* 271, 1881-1887.] C. Heilig

Menschliche Augen sind einzigartig

Diese vielleicht etwas trivial erscheinende Einsicht hat KOBAYASHI & KOSHIMA (1997) immerhin einen kleinen Artikel in *Nature* ermöglicht. Die Forscher verglichen menschliche Augen mit denen von 94 anderen Primaten. Die sogenannte Lederhaut, also der Bereich, der die Iris umgibt, ist bei Menschen besonders groß. Zudem sind die Augenöffnungen horizontal besonders breit, sie erlauben dadurch größere Augenbewegungen. Menschen sind außerdem die einzigen Primaten mit weißer Lederhaut. Alle diese Faktoren führen dazu, dass man die Blickrichtung beim menschlichen Auge besonders gut erkennen kann. Die Analyse der Blickrichtung ist ein wichtiger Bestandteil der Kommunikation. Die Einfachheit der Blickrichtungsanalyse beim Menschen zeige, wie wichtig diese Art der Kommunikation für Menschen sei und gleichzeitig ist es ein trennendes Merkmal von Menschen zu anderen Primaten.

[KOBAYASHI H & KOHSHIMA S (1997) *Nature* 387, 767-768] *N. Winkler*

Gleiche Konstruktion – gleiches Design oder gleiche Umweltbedingungen?

Die für uns eigenartig anmutende Möglichkeit der unabhängigen Augenbewegung bei Chamäleons hat sicher schon jeder einmal im Zoo bewundert. Diese unabhängige Augenbewegung ist aber nicht die einzige Besonderheit. Die stärkste Lichtbrechung wird durch die Hornhaut und nicht durch die Linse bewirkt. Die Linse selbst arbeitet als Zerstreuungslinse. Dadurch gleicht der Augenaufbau mehr einem Teleobjektiv. Wenn man einem Chamäleon beim Sehen zuschaut, so fällt auf, dass immer ein Auge kurz ruhig gehalten und mit dem anderen die Umgebung mit ruckartigen Bewegungen „abgescannt“ wird. Die unabhängige Augenbewegung verbirgt das Chamäleon vermutlich vor Fressfeinden, die normalerweise zwei (sich gleichartig bewegende) Augen erwarten. Die Entfernung zu einem möglichen Beutetier, meist Insekten, wird nicht oder nur selten über Stereosehen gemessen, wie das bei uns der Fall ist, sondern daraus, wie stark das Auge fokussiert ist. Ganz ähnlich wie bei einem Fotoapparat, an dem man ein Objektiv „scharf“ stellt und dann die Entfernung zum Objekt ablesen kann. Ein weiterer Effekt zur Entfernungsmessung kommt hinzu: Durch die besondere Konstruktion hat das Auge einen hohen Parallaxenfehler, d.h. beim Drehen des Auges in der Horizontalen verschieben sich scheinbar die Gegenstände zueinander. Diese scheinbare Verschiebung kann ebenfalls zur Entfernungsmessung benutzt werden. Ist die Konstruktion des Chamäleon-Auges daher einzigartig? Weit gefehlt, ein Fisch namens Sandaal verfügt über genau dieselben Eigenschaften: unab-

hängige, abwechselnde, ruckartige Augenbewegungen, Teleskop-Effekt und entsprechende Entfernungsmessung. Gefangen werden natürlich keine Insekten, sondern kleine Krebse, die sich in die Nähe des eingegrabenen Fisches (Namel!) verirren. Der Forscher SRINIVASAN (1999) schreibt über diesen verblüffenden Befund in einem Fachartikel mit interessantem Vokabular: „Seltsamerweise produziert [die Evolution] gelegentlich Tiere aus völlig verschiedenen Familien welche sich anscheinend einem gleichartigen Konstruktionsplan annähern. [...] Obwohl sie zu völlig verschiedenen Familien gehören, das Chamäleon ist ein Reptil und der Sandaal ein Fisch, scheinen sie sich einem gemeinsamen Satz von Design-Prinzipien ihrer visuellen Systeme anzunähern.“ Die verblüffende Übereinstimmung führt SRINIVASAN aber trotz dieses Vokabulars auf umweltbedingte Entwicklungszwänge zurück (vgl. den Artikel über „Design“ von T. HALLER & C. HEILIG in dieser Ausgabe).

[SRINIVASAN MV (1999) *Nature* 399, 305-306] *N. Winkler*

Kraftwerke zu Linsen

Augen sollen im Laufe der Evolution 40mal unabhängig voneinander entstanden sein. Diese Überlegung wurde angezweifelt, weil es sich herausstellte, dass der Hauptschalter zur Augenentwicklung bei Fruchtfliegen und Mäusen der gleiche ist (*pax6*). Somit wurde ein gemeinsamer Entstehungsursprung der Augen vermutet. Seit dieser Zeit mehrten sich aber Beobachtungen neuer Details zur Augenentwicklung bei den verschiedensten Tierarten, die mit einem gemeinsamen Ursprung nicht verträglich sind. Als ein Beispiel seien hier die Augen eines Parasiten mit dem Namen *Neoheterocotyle* angeführt. Dieses Tier aus der Gruppe der Plattwürmer parasitiert auf Fischen. Die bewimperte Larve hat zwei Paar Augen, am Vorder- und Hinterende. Die Augen am Vorderende bestehen aus zwei, die am Hinterende aus je einer Sinneszelle (Rhabdomer). Interessanterweise besitzt jede Sinneszelle ihre eigene Linse. Diese Linse geht offensichtlich aus einem Mitochondrium der Augenzelle hervor, denn es lassen sich im Elektronenmikroskop Strukturen erkennen, die für diese Zellbestandteile typisch sind. Mitochondrien sind normalerweise die Kraftwerke einer Zelle. Damit bestehen die Lichtsinnesorgane von *Neoheterocotyle* aus kleinen „Ein-Zell-Augen“, komplett mit Lichtabschirmung von hinten (Pigmentbecher), besagter Mitochondrien-Linse und lichtempfindlichen Teilen, die mit der Funktion einer Retina vergleichbar sind. Es fragt sich, wozu ein so scheinbar einfach gebautes Tier so komplexe Augen benötigt.

[FERNALD RD (2006) *Science* 313, 1914-1918; ROHDE K, WATSON NA & CHISHOLM LA (1999) *Int. J. Parasitol.* 29, 511-519] *N. Winkler*

Mensch und Schimpanse noch weiter auseinander

Der genetische Unterschied zwischen Mensch und Schimpanse erweist sich durch weitere Untersuchungen entgegen ursprünglichen Annahmen als zunehmend größer. Die häufig zitierte Differenz zwischen den beiden Primatengenomen von ca. 1% wird mehr und mehr durch neue Befunde in Frage gestellt (vgl. BINDER 2007). In einer Analyse der Genome von Rhesusaffe (*Macaca mulatta*), Hund (*Canis familiaris*), Ratte (*Rattus norvegicus*), Maus (*Mus musculus*), Schimpanse (*Pan troglodytes*) und Mensch (*Homo sapiens*) untersuchten HAHN et al. (2007) Datensätze mit 119.746 Genen aus 9.900 Genfamilien aus allen 6 Arten. Alle Genome sind nach dem sogenannten „Schrotschuss-Verfahren“ (nach C. VENTER) mindestens 6-fach sequenziert und mindestens zu 96 % untersucht worden. HAHN und Mitarbeiter zeigen, dass (unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen) die Geschwindigkeit von Genverlusten und -gewinnen in der Linie der Primaten zunimmt, besonders bei den Großaffen. In verschiedenen Genfamilien ist die Änderung der Kopienzahl von Genen auffällig groß, die Autoren sehen darin den Einfluss natürlicher Selektion. Die Autoren folgern aus den Untersuchungen, dass im Genom des Menschen (seit seiner vermuteten Abspaltung von der Schimpansenlinie vor 5-6 Millionen Jahren) 678 Gene dazugekommen sind, während im Schimpansengenom 740 Gene verloren wurden. Dies bedeutet, dass sich für 6,4% (1.418 von 22.000) aller menschlichen Gene keine direkt vergleichbaren (orthologen) Gegenstücke im Schimpansengenom finden lassen. Es bleibt spannend zu verfolgen, ob sich dieser Trend im genetischen Unterschied mit wachsenden Kenntnissen fortsetzt. Viel bedeutsamer ist jedoch, die Zusammenhänge und Bedeutungen der im Genom niedergelegten Information zu verstehen. Die großen Unterschiede implizieren zudem ernsthafte Fragen nach den Mechanismen der Veränderungen und auch nach deren Triebfeder.

[BINDER H (2007) Über den genetischen Unterschied zwischen Mensch und Schimpanse – der „1 %-Mythos“. Stud. Int. J. 14, 77-78; HAHN MW, DEMUTH JP & HAN S-G (2007)

Accelerated rate of gene gain and loss in primates. Genetics (published ahead of print, published on 18. October, 2007 as 10.1534/genetics.107.080077); DOLGIN E (2007) Evolutionary sprint made us human. <http://sciencenow.sciencemag.org/cgi/content/full/2007/1023/2;23.10.2007>] H. Binder

Beutenkäfer bestiehlt Bienen

Der Kleine Beutenkäfer (*Aethina tumida*, Abb. 1) ist ein Honigparasit, der natürlicherweise in Afrika südlich der Sahara lebt. Für die afrikanischen Unterarten der Honigbiene (*Apis mellifera*) stellt der Käfer meist keine Gefahr dar. Sowohl die Käfer als auch dessen Eier und Larven werden von den Bienen erkannt und aus dem Stock getragen. Zum Teil werden die Käfer auch in Waben eingesperrt; Wächterbienen sorgen dafür, dass sie nicht entkommen, und andere „mauern“ den Eingang zu. Der Käfer kann manchmal dennoch entkommen, indem er eine Biene beträllert und so einen Fütterungsreflex auslöst. Bei starkem Befall verlassen die Bienen auch ihr Nest. Allerdings wurde der Käfer nun nach Amerika verschleppt und trifft dort auf Bienen europäischer Abstammung. Hier sorgt er für massive Schäden an den Bienenvölkern, bis hin zum Absterben. Untersuchungen zeigten, dass die Abwehrmaßnahmen der europäischen Bienen zwar dieselben sind wie die der afrikanischen, diese aber nicht mit derselben Intensität durchgeführt werden. Je schwächer eine Kolonie ist, um so leichter fällt es dem Käfer, die Abwehrmechanismen zu umgehen. Die Käferlarven leben dann von den Vorräten an Honig und Pollen sowie von der Bienenbrut. Ausgeschlüpfte Käfer stehen dann aber vor dem Problem, dass das Bienenvolk entweder ausgeflogen oder abgestorben ist, und sie müssen sich eine neue Kolonie suchen.

Bienen kommunizieren über Duftstoffe (Pheromone). Der Käfer kann das Alarmpheromon der Bienen riechen und wird davon angelockt. Interessanterweise riecht der Käfer viel niedrigere Konzentration des Alarmstoffes als die Bienen selbst. Schon länger bekannt ist die Tatsache, dass die Käfergruppe, zu denen auch der Kleine Beutenkäfer gehört, Pilze und Hefen übertragen. Neuere Untersuchungen bestätigten das auch für den Kleinen Beutenkäfer, er überträgt die Hefe *Kodoma ohmeri*. Honig- und Pollenvorräte, die man mit dieser Hefe infiziert hatte, erzeugten eine höchste Attraktivität nach ca. 7 Tagen. Es zeigte sich, dass die Hefe beginnt, größere Mengen an Alarmpheromon zu erzeugen. Ist es also ersten Beutenkäfern gelungen, ein Bienenvolk zu befallen, so wird die Attraktivität dieses Bienenvolkes für weitere Käfer erhöht. Die Bienen werden in der Folge von den Käfern „überrannt“.

Dies ist ein weiteres Beispiel dafür, dass auch Insekten Mikroorganismen zu ihrem Nutzen einsetzen. Ein anderer, vor kurzem bekannt gewor-

Abb. 1: Der Kleine Beutenkäfer *Aethina tumida*, ein Honigparasit. (www.scienceimage.csiro.au)

Abbildung online nicht verfügbar

dener Fall war bei den Blattschneiderameisen entdeckt worden. Diese „züchten“ in Poren auf ihrer Außenhaut Bakterien, die ein Antibiotikum erzeugen. Dieses Antibiotikum tötet spezifisch einen parasitischen Pilz ab, der auf den Futterpilz-Kolonien der Blattschneiderameisen lebt. Unklar bleibt freilich, durch welche Selektionsdrücke während der Stammesgeschichte solche Beziehungen überhaupt entstanden sein könnten.

[WINKLER N (2006) Ameisen – Neue Überraschungen (Teil 1). Stud. Int. J. 13, 38-39; PIRK C (2007) Parasiten – Süßer Käfer. labor&more 3, 54-55; TORTO B, BOUCIAS DG, ARBOGAST RT, TUMLINSON JH, TEAL PEA (2007) Multitrophic interaction facilitates parasite-host relationship between an invasive beetle and the honey bee. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104, 8374-8378.] N. Winkler

Fliegen fliegen nicht zufällig

Dass eine Fliege gezielt eine Futterquelle oder einen Partner anfliegt, ist nicht weiter verwunderlich. Was aber, wenn man eine Fliege ohne äußere Einflüsse in einer dunklen Kammer ohne weitere Reize fliegen lässt? Eigentlich würde man erwarten, dass sie zufällig „herumeiert“. Ein solches Experiment wurde durchgeführt und die Flugbahn der Fliegen aufgezeichnet und per Computer ausgewertet. Zum Erstaunen der Wissenschaftler stellte sich heraus, dass die Flugbahnen *nicht* zufällig waren. Die Flugbahnen wiesen nichtlineare Komponenten auf, d.h. der Flug wurde von der Fliege in unvorhersagbarer Weise bestimmt, obwohl die Fliegen keinen äußeren Reizen ausgesetzt waren. Das ist insofern erstaunlich, als der gegenwärtige neurowissenschaftliche Konsens postulierte, dass die Quelle für Variabilitäten in Verhaltensmustern das „Rauschen“ sei, welches letztlich dafür sorgt, dass die Variabilität (hier: Flugbahnen) zufällig oder eben stochastisch ist. Bei der Fliege sorgte eine bislang nicht genau identifizierte (innere) Quelle für nichtlineare Abweichungen von rein zufälligen Flugbahnen, welche dadurch völlig unvorhersagbar (chaotisch) wurden. Das heißt, selbst wenn man Tausende von Fliegen beobachtete, könnte man noch nicht einmal im Mittel wahrscheinliche Flugbahnen voraussagen. Warum ist diese Unterscheidung so interessant? Im Falle stochastischer Flugbahnen läge die Quelle im „Außen“, das heißt, dass irgendwelche äußeren Einflüsse als Auslöser in Frage kämen und Verhalten bestimmten. Nichtlineare Flugbahnen zeigen aber, dass es eben nicht der (äußere) Zufall ist, der die Richtung bestimmt, sondern die Flugbahnen von einem „Innen“ bestimmt werden. Das heißt also, dass Entscheidungen selbst einfacher Organismen nicht dem Rauschen (Zufall) unterliegen, sondern kontrolliert werden (wenn auch nichtlinear). Anders ausgedrückt: Gehirne werfen manchmal den Würfel, doch ist dieses Würfeln ein kontrollierter innerer Prozess.

[MAYE A, HSIEH C-H, SUGIHARA G & BREMBS B (2007) Order in Spontaneous Behavior. PLoS ONE 2, e443.] N. Winkler

Räuberischer Pilz in fossilem Harz aus der Kreide

Pilze treten typischerweise als Fäulnisbewohner (Saprophyten) oder als Parasiten auf. Darüber hinaus haben sich manche Pilze auch auf räuberische Strategien verlegt, um ihre Nahrung zu gewinnen. Fünf unterschiedliche Fangmethoden von fleischfressenden Pilzen sind bisher beschrieben. Manche Pilze produzieren ringförmige Zellen, mit denen sie im Boden lebende Fadenwürmer (Nematoden) und andere Kleinlebewesen fangen, andere versuchen es mit klebrigen Auswüchsen.

YANG et al. (2007) haben jüngst anhand von molekularbiologischen Untersuchungen versucht, die verschiedenen Entwicklungsstufen dieser Methoden aufzuzeigen. Die Autoren sehen in der Entwicklung von Fangtechniken einen gelungenen Beweis für adaptive Evolution – wobei die Entstehung neuer Technik mit dem Begriff „Adaption“ (Anpassung) kaum angemessen beschrieben wird. Abschließend verweisen die Autoren auf einen fossilen Befund von JANNON & POINAR (1968), die Pilzhypen (Pilzfäden) in Nematoden, als Inkluden (Einschlüsse) in mexikanischem Bernstein (Miozän/Oligozän; 22,5-26 Millionen Jahre nach radiometrischen Datierungen) beschreiben. YANG et al. 2007 sehen darin einen fossilen Hinweis auf die Zeit, als Pilze ihre Fangmethoden entwickelten, dieser passt allerdings zeitlich nicht mit phylogenetischen Untersuchungen, die auf molekularbiologischen Daten basieren, zusammen.

SCHMIDT et al. (2007) stellten jüngst Pilzhypen in fossilem Harz in direkter Verbindung mit Nematoden vor. Der Bernstein stammt aus fossilreichen Ablagerungen in Archingeay/Les-Nouvillers, Südwest-Frankreich, die aufgrund palynologischer Befunde (Pollenanalysen) dem späten Alb (obere Unterkreide; ca. 100 Millionen Jahre) zugeordnet werden.

Das eingeschlossene Pilzgeflecht (Mycel) besteht aus irregulär verzweigten Fäden (Hyphen). Die Ringe bestehen aus einer einzigen Zelle, im Gegensatz zu Fallen-Stukturen heutiger Pilze, die aus drei Zellen bestehen. Die fossilen Pilzringe weisen einen Innendurchmesser von 8 bis 10 µm auf und können sich offenbar leicht von den Hyphen lösen; im fossilen Harz finden sich auch isolierte Ringe. Diese Ringfallen scheinen klebrig gewesen zu sein, zumindest deuten viele an den Ringen haftende Partikel darauf hin. Vermutlich werden Nematoden, die in diesen Ringen gefangen werden, durch Befall mit Hyphen verdaut. In dem Bernsteinstück finden sich mehrere Nematoden in der Nähe von Pilzringen und sie scheinen aufgrund ihres Außendurchmessers die bevorzugte Beute des Pilzes gewesen zu sein. Damit ist also belegt, dass bereits in der frühen Kreide Bodenpilze mit

komplexen, hocheffizienten Fangsystemen vorhanden waren. Über 200 Pilzarten füllen heute diese ökologische Nische aus. Der fossile räuberische Pilz kann aufgrund seiner morphologischen Merkmale keinem heute vorkommenden Bodenzpilz zugeordnet werden. Fleischfressende Pilze gibt es offensichtlich schon lange als Bodenbewohner und die ökologischen Nischen scheinen im Mesozoikum von anderen, heute nicht bekannten Vertretern besetzt gewesen zu sein.

In Supporting Online Material berichten SCHMIDT et al. (2007), dass in dem fossilen Harzstück außer dem fleischfressenden Pilzmycel noch 79 Gliederfüßer (zumeist bodenbewohnende Arten) und zahlreiche weitere Mikroorganismen, wie Bakterien und Algen als Einschlüsse enthalten sind. Das ursprüngliche Fundstück (40 x 30 x 20 mm) wurde für die Untersuchung in 31 Teile zerlegt, die jeweils gesondert poliert und mikroskopisch untersucht wurden.

Wieder einmal erweisen sich Einschlüsse in fossilem Harz als hochinformativ für Ökosysteme aus vergangener Zeit. In diesem Falle ist belegt, dass hochkomplexe und spezialisierte Lebensweisen von Pilzen sehr früh – und bisher ohne dokumentierte Vorläuferstrukturen auftauchen.

[JANNSON H-B & POINAR JR GO (1968) Some possible nematophagous fungi. Trans. British Mycol. Soc. 87, 471-474; SCHMIDT AR, DÖRFELT H & PERRICHOT V (2007) Carnivorous fungi from Cretaceous amber. Science 318, 1743; SCHMIDT AR, DÖRFELT H & PERRICHOT V (2007) Supporting Online Material: <http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/318/5857/1743/DC1>; YANG Y, YANG E, AN Z & LIU X (2007) Evolution of nematode-trapping cells of predatory fungi of the Orbiliaceae based on evidence from rRNA-encoding DNA and multiprotein sequences. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104, 8379-8384.] H. Binder

Genomforschung – Wieviel „Schrott“ bleibt übrig? oder: Wie findet man bisher übersehene bedeutsame DNA-Sequenzen?

Der erstaunlich geringe Anteil codierender DNA-Sequenzen am Genom (Erbgut) eines Organismus war für manchen Wissenschaftler in der Vergangenheit Anlass, von „Abfall“ („junk“) zu reden – Anteile des Erbguts, die im Laufe der Evolution angesammelt wurden und überflüssig geworden seien. Diese Deutung war zwar nicht unumstritten, aber doch – vor allem in populären Medien – weit verbreitet. Die Anzeichen dafür mehren sich jedoch, dass immer weitere Teile des Genoms von Bedeutung sind. Aber wie kann man analytisch DNA-Abschnitte, die nicht in Proteine übersetzt werden (Translation), überhaupt erkennen? McCALLION et al. (2007) haben eine Methode entwickelt, diese im Bereich eines Gens angewendet und dabei überraschende Erfahrungen gemacht.

Die Autoren untersuchten beim Zebrafisch (*Danio rerio*) die Umgebung des Gens *phox2b*. Die-

ses Gen spielt u. a. bei der Entwicklung von Nervenzellen eine Rolle, bei der Stressverarbeitung und im Verdauungssystem. DNA-Fragmente (48 Amplikons) aus diesem Bereich transferierten die Forscher gekoppelt mit dem Gen eines grün fluoreszierenden Proteins (GFP) in Embryonen des Zebrafisches. In dem von ihnen etablierten Testsystem gibt sich ein regulatorischer DNA-Abschnitt dadurch zu erkennen, dass der Embryo GFP produziert und damit grün fluoresziert. In 17 Fällen erhielten McCALLION et al. fluoreszierende Zebrafisch-Embryonen.

Mit den fünf gebräuchlichsten Programmen zur Genomanalyse konnten nur zwischen 29 und 61% der tatsächlich gefundenen regulatorisch wirksamen DNA-Sequenzen erkannt und prognostiziert werden. Damit ist gezeigt, dass die bisher verfügbaren Computerprogramme weiterentwickelt werden und auf eine solidere experimentelle Basis gestellt werden müssen. Diese Resultate unterstreichen auch den großen Bedarf an weiteren methodischen Zugängen, um bedeutsame DNA-Bereiche zu identifizieren. Durch Anwendung der bereits verfügbaren Techniken auf weitere Genbereiche ist ein erheblicher Kenntniszuwachs über weitere funktionelle Sequenzen zu erwarten.

Sollte ein erheblicher Anteil der im Genom niedergelegten Information bisher unerkannt sein, hätte das auch weitreichende Konsequenzen für die Anwendung molekularbiologischer Daten für die Analyse molekularer Stammbäume. Dann müsste – auch darauf deuten die Autoren hin – bei der Interpretation molekularbiologischer Daten im Sinne phylogenetischer Fragestellungen im Lichte dieser Erkenntnisse sehr viel sorgfältiger vorgegangen werden.

[McGAUGHEY DM, VINTON RM, HUYNH J, AL-SAIF A, BEER MA & McCALLION AS (2007) Metrics of sequence constraint overlook regulatory sequences in an exhaustive analysis at *phox2b*. Genome Res. (download advance articles 10.12.2007): <http://www.genome.org/cgi/reprint/gr.6929408v1>] H. Binder

Pflanzliche Wiederbesiedlung in der Polarregion

Die Polarregionen bieten unwirtliche Lebensbedingungen und sind daher artenarm. Infolge der Klimaerwärmung und den daraus resultierenden besseren Lebensbedingungen wird die Einwanderung von neuen Pflanzen- und Tierarten erwartet. Welche Faktoren bestimmen die Einwanderung?

Die Inselgruppe um Spitzbergen (= Svalbard-Archipel) eignet sich gut für die Untersuchung der Geschwindigkeit von Migrationsvorgängen (Einwanderungen), da sie während der letzten Eiszeit vor 20 000 Jahren konventioneller Zeitrechnung vollständig von Eis bedeckt war, und sehr wahrscheinlich die gesamte Flora seitdem neu einwanderte. Svalbard liegt nördlich des Polarkreises und weit entfernt von potentiellen Ausgangsregionen

der Wiederbesiedlung (Grönland, Nordrussland, Nordskandinavien). Seine Tundravegetation zählt nur etwa 130 verschiedene Blütenpflanzenarten. Eine Forschergruppe (ALSOS et al. 2007) sammelte 4439 Exemplare von neun arktischen Blütenpflanzenarten sowohl auf Svalbard als auch in den genannten möglichen Quellregionen. Die neun Arten aus sechs Familien wurden so ausgewählt, dass sie hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche für die Flora Svalbards repräsentativ sind. Drei Arten haben gefiederte Ausbreitungseinheiten (Samen bzw. Früchte) für die Windverbreitung, weitere drei fleischige Früchte für die Verbreitung durch Vögel und Säugetiere und die restlichen drei sind hinsichtlich der Verbreitung nicht spezialisiert.

Durch Vergleich des „genetischen Fingerabdruckes“ aller 4439 Exemplare wurde für jede Art ermittelt, aus welcher Ausgangsregion sie den Svalbard-Archipel kolonisierte. Außerdem wurde abgeschätzt, wieviele verschiedene Samen jeder Art mindestens nach Svalbard gelangt sein mussten, um die dort vorgefundene genetische Vielfalt zu erklären.

Die hauptsächliche Besiedlung durch die untersuchten neun Arten nach der Eiszeit erfolgte aus Nordrussland, mit Abstand gefolgt von Nordskandinavien und Grönland. Das dürfte damit zusammenhängen, dass zwischen Svalbard und Nordrussland im Gegensatz zu Skandinavien im Winter eine Verbindung durch verdriftende Eisschollen besteht, mit deren Hilfe die Ausbreitungseinheiten gut transportiert werden können. Bei mehreren Arten waren die in Svalbard nachgewiesenen Populationen unterschiedlich und konnten entsprechend auch unterschiedlichen Herkunftsländern zugewiesen werden. Beispielsweise gehen die Vorkommen der Rauschbeere (*Vaccinium uliginosum*) sowohl auf russische, als auch grönländische Quellen zurück, während etwa die Krähenbeere (*Empetrum nigrum*) nur aus Grönland und die Moltebeere (*Rubus chamaemorus*) nur aus Nordrussland stammen. Für die Alpen-Gänsekresse (*Arabis alpina*) konnte keine Entscheidung getroffen werden, da diese Art in den fraglichen Gebieten genetisch einheitlich ist.

Bei den übrigen Arten wurde abgeschätzt, dass jeweils mehrere Besiedlungen stattgefunden haben mussten, indem im Falle der Moltebeere mindestens 6, bei der Silberwurz (*Dryas octopetala*) sogar 38 Ausbreitungseinheiten unabhängig voneinander zu den Inseln Svalbards gelangten und sich dort erfolgreich etablieren konnten. Wegen der anzunehmenden fehlgeschlagenen Versuche dürften in Wirklichkeit viel mehr Ausbreitungseinheiten nach Svalbard gelangt sein.

Bei 6 Arten legte der genetische Befund neben der hauptsächlichen Quellregion noch eine zweite Ausgangsregion nahe: Für die vier kälteresistentesten Arten *D. octopetala*, *S. herbacea*, *C. tetragona* und *S. rivularis* sowie für die beiden am meisten wärme-

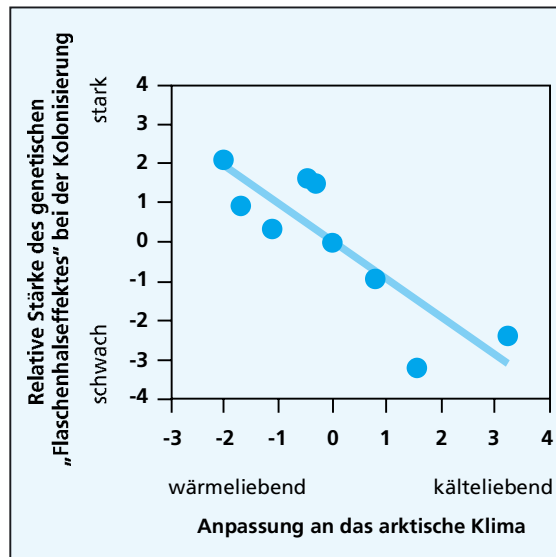


Abb. 1: Zusammenhang zwischen der Anpassung an das Klima und der genetischen Vielfalt bei den Pflanzen auf Svalbard. Nach ALSOS et al. (2007)

liebenden (und folglich seltensten) Arten *B.* und *V. uliginosum*.

Die genetische Variabilität der untersuchten Pflanzen auf Svalbard korrelierte negativ mit ihrer Anpassung an das gegenwärtige dortige Klima: je besser eine Pflanzenart das Klima vertrug, desto größer war ihre genetische Vielfalt und umgekehrt (Abb. 1).

Nur von Juni bis August überschreiten die Mitteltemperaturen den Gefrierpunkt mit einem Maximum von 4,4 °C im Juli, und die Küstenregionen sind nur im Sommer für 6 Wochen eisfrei. Die Vegetation wird ermöglicht durch den Golfstrom, der während der 4-monatigen Polarnacht gegenüber dem auf dieser Breite üblichen Klima für relativ milde Winter sorgt.

Die Autoren kommen zu dem Schluss, dass bestimmend für die Neubesiedlung die ökologischen Bedingungen am Zielort sind und nicht die (offenbar immer in genügender Menge erfolgende) Verdriftung der Samen (durch Wind, Vögel oder z.B. Treibholz und -eis und selbst durch Säugetiere). Dieser Schluss wird unterstützt durch den Befund, dass 80 bis 90% der kälteresistenten Pflanzen in den potentiellen Ausgangsregionen auch auf Svalbard präsent sind, aber nur 40 bis 60% der relativ wärmeliebenden. Und damit würde ein wärmeres Klima auf Svalbard auch eine größere pflanzliche Vielfalt infolge erfolgreicher Migration erwarten lassen. Die gute Umweltresistenz bestimmter Pflanzensamen ist bekannt (BROWN 2001, vgl. LINDEMANN 2001) und es können sich Pflanzen binnen weniger Jahre nicht nur vom Festland auf Inseln ausbreiten, sondern sich sogar mikroevolutiv an das neue Habitat anpassen (CODY et al. 1996, vgl. KUTZELNIGG 1997). Auf der Basis der konventionellen Zeitrechnung veranschlagen ALSOS et al. im Online support (www.sciencemag.org/cgi/content/full/316/5831/1606/DC1) 10 000 Jahre seit Beginn der Wiederbesiedlung. Aber auch wenn nur einige Prozent der verdrifteten Samen sich

erfolgreich ansiedeln könnten, so wären selbst für *Dryas octopetala* nur einige 1000 Samen nötig. Die Leistungsfähigkeit der Transportprozesse dürfte die von ALSOS et al. geschätzte Verdriftung von etwa *einer* Ausbreitungseinheit alle 2 Jahre bei weitem übersteigen (was einer erfolgreichen Ansiedlung einer Pflanze nur einmal pro Vierteljahrtausend entspräche). Damit stellt diese Studie indirekt die Datierung der letzten Eiszeit in Frage: Wäre Svalbard schon so lange teilweise eisfrei, müsste eine höhere genetische Vielfalt bestehen.

Nach einer größeren Katastrophe wäre jedenfalls zu erwarten, dass verwüstete, aber klimatisch günstige Regionen von vielleicht nur wenigen Ausgangspunkten aus auch über große Entfernungen

rasch – innerhalb von Jahren – und durch nur wenige – einige Dutzend – Exemplare jeder Art wiederbesiedelt werden können, und genau das erwartet und sieht man ja auch heute bei der Artenmigration infolge der globalen Erwärmung.

[ALSOS IG, EIDSEN PB, EHRLICH D, SKREDE I, WESTERGAARD K, JACOBSEN GH, LANDVIK JY, TABERLET P & BROCHMANN C (2007) Frequent long-distance plant colonization in the changing arctic, *Science* 316, 1606-1609; BROWN K (2001) Patience yields secrets of seed longevity, *Science* 291, 1884-1885; CODY ML & OVERTON JM (1996) Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. *J. Ecology* 84, 53-61; KUTZELNIGG H (1997) Schnelle Evolution der Samenverbreitung bei Pflanzenpopulationen auf küstennahen Inseln. *Stud. Int. J.* 4, 39-40; LINDEMANN WB (2001) Langlebige Pflanzensamen. *Stud. Int. J.* 8, 101.] W. Lindemann

R E Z E N S I O N

The
superordinate
Pterosaur.

Dietrich Schaller



Dietrich Schaller: *The superordinate Pterosaur. Evolution as deduced from the Evolution of their wings.* Verlag Dr. Fritz Pfeil, München, 2007. 16 S., ISBN 978-3-89937-083-6, Paperback 10 €

Wenn die Faszination am Fliegen sich mit der Begeisterung an vorzeitlichen Reptilien verbindet, so bleiben die betroffenen Menschen meist bei den Flugsauriern hängen. In den letzten beiden Jahrzehnten hat das Wissen um diese Tiergruppe enorm zugenommen. Insbesondere die seit den 1990er entdeckten reichhaltigen Funde im ostasiatischen Raum (Russland, China) bieten eine enorme Erkenntniserweiterung, tragen aber auch zur Verwirrung in der bisherigen systematischen Bewertung einzelner Merkmale bei. Oft wird versucht, Ordnung in das Chaos der neuen Funde und der neuen Namen zu geben. Zumeist ist heutzutage die phylogenetische Systematik mit der kladistischen Analyse das allesbeherrschende Instrument hierzu. Eine aktuelle Schrift aus dem Verlag Friedrich Pfeil lässt daher aufhorchen. Der Autor Dietrich SCHALLER gibt auf 14 Seiten seine Vorstellung von einer neuen Systematik der Flugsaurier kund. In Kurzform und mit Hilfe von 9 Abbildungen beschreibt er seine Vorstellungen, die mit den herkömmlichen systematischen Ordnungsversuchen brechen. Hierzu werden ausschließlich die Topologie und Anatomie der Flügelflächen betrachtet. Folgerichtig stellt er neue übergeordnete Taxa auf: Statt den bewährten Hauptgruppen „Pterodactyloidea“ (Kurzschwanz-Flugsaurier) und „Rhamphorhynchoidea“ (Langschwanz-Flugsaurier) spricht er von „Skelobrachioptera“ und „Brachiokaiskeloptera“.

Schon früher hatte der Autor sich mit dem Thema befasst (1985) und vermutlich sein Gedankengebäude reifen lassen. Bemerkenswert ist der Ansatz, eine bisher nicht im Fokus stehende Merkmalskombination – nämlich die der Flügelmorphologie – als Grundelement der Systematik heranzuziehen. Die SCHALLERSche Hypothese wird allerdings von anderen Fachleuten eher kritisch aufgenommen (vgl. http://scienceblogs.com/tetrapodzoology/2007/09/pterosaur_meeting_part_ii_i.php). Vielfältige Fragen und Kritikpunkte wären tatsächlich anzubringen, insbesondere was das gesamte biomechanische Wirkungsgefüge von

Flügel, Extremitätengürtel und Weichgewebe betrifft. Dies fehlt ebenso wie die Diskussion zur bestehenden Systematik und möglicher Entwicklungsmechanismen, die zu der Vielfalt der Flugsaurier geführt haben. Nähere Erläuterung bräuchte auch das Postulat über die Abstammung der Flugsaurier, deren Vorläufer bei den Vogelbeckendinosauriern (Ornithischia) gesucht werden.

Neuer Vorschlag zur Systematik der Flugsaurier

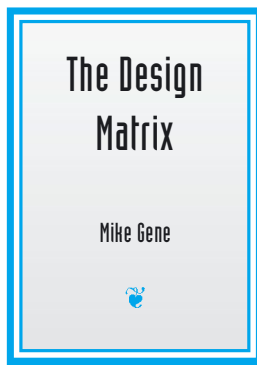
Insgesamt betrachtet ist jedoch die Tatsache, dass der Autor einen neuen systematischen Ansatz wählt, generell zu begrüßen. Das kann als Hinweis auf die Problematik der (direkt auf das Paradigma Evolution bezogenen) kladistischen Merkmalsanalyse gewertet werden. Damit eröffnet sich die Möglichkeit, sich intensiver mit biomechanischen und aerodynamischen Phänomenen im Bezug auf die Flügelmorphologie und deren systematischen Interpretation auseinanderzusetzen. Das Modell löst in der derzeitigen Form nicht die Frage nach den Entwicklungsprozessen und möglichen -zwängen. Auch fordert das Modell förmlich heraus, sich über die evolutionstheoretisch notwendigen Übergänge Gedanken zu machen. Der bisherige Fossilnachweis liefert hierzu nur morphologische Blitzlichter und bei weitem keine vollständigen Entwicklungsreihen, da zwischen den wenigen dokumentierten Merkmalszuständen erhebliche Lücken klaffen.

Die Scientific Community bekommt mit dieser Publikation die Gelegenheit, ein neues Diskussionsgebiet zu eröffnen und sich dabei nicht nur von Ergebnissen von Computerprogrammen bestimmen zu lassen. Da die Publikation in englischer Sprache ist, sollte sich hier eine internationale Verbreitung und Auseinandersetzung beschleunigen lassen. Das Literaturverzeichnis ist leider nur bruchstückhaft aufgeführt. Das wird erklärbar durch den Vortragscharakter der gesamten Publikation. Wünschenswert wäre für die Zukunft eine umfangreichere Darstellung und damit eine Interpretation der Hypothese. Für die sammelbegeisterten Wirbeltier-Paläontologen und die Kuriositätensammler ist die kleine Schrift unbedingt zu empfehlen.

Sven Namsor

Literatur

SCHALLER D (1985) Wing evolution. In: HECHT MK et al. (eds) *The beginnings of birds.* Freunde des Jura-Museums Eichstätt, Eichstätt, p. 333-348.



Mike Gene: The Design Matrix. A Consilience of Clues. Arbor Vitae Press, 2007, 300 S., Paperback \$ 24,95

Der unter einem Pseudonym schreibende Genetiker Mike GENE hält in „*The Design Matrix*“ ein starkes Plädoyer für den ID-Ansatz. Allerdings unterscheidet er sich in mancher Hinsicht von der „Mainstream-ID-Bewegung“, vor allem dadurch, dass er Intelligent Design („ID“) nicht als Wissenschaft betrachtet – genauer gesagt: nicht als „science“, was eher Wissenschaft im engeren Sinne von Naturwissenschaft meint. ID ist für ihn bestenfalls eine „aufkeimende Proto-Wissenschaft“ (S. xi). GENE hält Evolution nicht für falsch; sie sollte in öffentlichen Schulen auch nicht kritisiert werden.

Der Grundgedanke seines Buches ist der einer vorprogrammierten Evolution (front-loading). Damit meint er jedoch nicht eine deterministische Evolution; vielmehr sollen bestimmte Ergebnisse des Evolutionsprozesses durch *vorprogrammierte Voraussetzungen und vorprogrammierte Mechanismen* wahrscheinlicher eintreten als andere. Am Anfang des Lebens standen demnach Einzeller, in denen das Potential zu einer biologischen Evolution angelegt war: Evolution auf der Basis einer ausgeklügelten Planung. GENE diskutiert vier Verdachtsmomente auf intelligentes Design: 1. Analogien mit Strukturen, die erwiesenermaßen designt sind,

Abb. 1: Artefakt oder natürlich: Das „Marsgesicht“. Links Aufnahme von Viking 1976, rechts in höherer Auflösung aus dem Jahr 2001. (NASA)



2. Diskontinuität zu nicht-teleologischen Prozessen (d. h. natürliche Prozesse sind weit davon entfernt, die beobachteten Phänomene hervorzubringen), 3. Rationalität (eine Analyse der untersuchten Struktur weist einen durchdachten Aufbau nach) und 4. Voraussicht (die untersuchte Struktur ist auch auf Zukunft hin angelegt). Diese vier Kriterien können weitgehend unabhängig geprüft werden und stützen je nach Tendenz der Ergebnisse einen Verdacht auf Planung. Dass dabei subjektive Bewertungen unvermeidlich sind, ist GENE bewusst

(S. 272). Er stellt schon im Vorwort klar, dass es um einen Verständnisschlüssel gehe, nicht um Beweise (S. xiii).

Das Buch ist in vier Teile aufgebaut. Teil I („The Way“) steigt mit der Frage ein, wie im Rahmen des Design-Paradigmas geforscht werden kann; in Teil II („The Clues“) geht es um Befunde, die deutlich auf Design hinweisen; Thema von Teil III („Challenge“) ist das bereits genannte Konzept des „front-loading“. Hier präsentiert der Autor auch Überlegungen, wie eine Koexistenz der Selektionstheorie und des ID-Ansatzes aussehen könnte. Diese drei Teile liefern die Basis für eine Methode, wie Strukturen auf Design hin überprüft werden können, was in Teil IV ausgeführt wird.

Der Autor beginnt seinen Argumentationsweg in Teil I mit der Lektion, die aus einer geologischen Struktur auf dem Mars gelernt werden kann, die früher bei geringer Auflösung einem Gesicht glich (Abb. 1, links). Wann erkennen wir eine Struktur als designt? Zum einen braucht es eine Vertrautheit, d. h. eine Ähnlichkeit mit einem bekannten, designten Muster. Nur solches Design ist für uns erkennbar, das eine Analogie mit bereits bekanntem Design aufweist. Zum anderen muss es eine Diskontinuität geben, das heißt: die betrachtete

Evolution durch Vorprogrammierung?

Struktur ist weit von solchen Strukturen entfernt, die ohne Design entstehen können. Dagegen müssen weder die Identität des Designers noch seine Methoden noch der Zeitpunkt seines Wirkens bekannt sein (S. 10). Die teleologische Deutung des Marsgesichtes erwies sich schließlich durch zusätzliche Befunde als falsch: Eine höhere Auflösung zeigte Strukturen, die durch natürliche Prozesse erklärbar waren und die beiden genannten Kennzeichen nicht mehr aufwiesen (Abb. 1, rechts). Ganz anders aber verlief die Entwicklung bei der Erforschung des Inneren der lebenden Zellen. Die „höhere Auflösung“ lässt dort zunehmend diese beiden Kennzeichen von Design hervortreten (S. 17).

Nach diesen ersten Schritten ins Thema hinein folgt mit Teil II das erste Kernstück, in dem Hinweise auf Design in der Molekularbiologie zusammengestellt werden. Die Forschung hat gezeigt, dass die Abläufe und „Maschinen“ im Zellgeschehen viel stärker technologischen Produkten ähneln, als von irgendjemanden je vorhergesagt worden war (S. 39). Dass es sich bei den Begriffen wie „Maschine“, „Programmierung“, „Code“ etc. nicht um irreführende Metaphern handeln kann, belegt GENE durch eindrucksvolle Vergleiche der Häufigkeit der Verwendung der betreffenden teleologischen Begriffe in verschiedenen Disziplinen (S. 48, 58, 60). Es hat sich gezeigt, dass der gene-