

Herausgeber:

Studiengemeinschaft Wort und Wissen e.V.,
Rosenbergweg 29, D-72270 Biersbronn,
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, Biersbronn

Korrespondenzadresse:

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

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 Heraus-
geber. Das Abonnement kann zum Jahres-
ende 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: Bislang wurde angenommen,
dass Augen auf Schmetterlingsflügeln wie
hier beim Tagpfauenauge auf potentielle
Fressfeinde abschreckend wirken. Dies ist
nach einer neuen empirischen Studie aber
gar nicht so sicher, wie in einem der Bei-
träge dieser Ausgabe gezeigt wird. Für
ungelenkte Evolutionsmechanismen stel-
len sich möglicherweise neue Probleme.
(Foto: R. JUNKER)

STUDIUM INTEGRALE

journal

15. Jahrgang/Heft 2 – Oktober 2008

I N H A L T

<i>M. Stephan</i>	Rätselhaft: Das Fehlen von 20 Millionen Jahren. Die ausgeweglosen Widersprüche der Schmiedefeld- Formation (Ordovizium; Thüringen)	59
<i>R. Junker</i>	Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution? Teil 1: Ausgangspunkt und Anerkennung eines ungelösten Evolutionsproblems	69
<i>C. Heilig</i>	Ruineneidechsen: Makroevolution oder Polyvalenz? Rapide Anpassung, Makroevolution und Hinweise auf programmierte Variabilität bei <i>Podarcis sicula</i> (Sauria: Lacertidae)	76

Kurzbeiträge

<i>H. Kutzelnigg</i>	Neues zum explosionsartigen Auftreten der Bedecktsamer	88
<i>C. Heilig</i>	Die Geburt der Geburt	92
<i>H. Binder</i>	Langzeit-Evolutionsexperiment mit <i>Escherichia coli</i> . Empirischer Befund für neue Funktion durch Mutation?	96
<i>E. Hempel & W. Lindemann</i>	Mikroevolutive Entstehung von Selbstbestäubung in <i>Arabidopsis thaliana</i>	99
<i>H. Binder</i>	Parasiten: Wirt zur Verteidigungsmaschine umprogrammiert	101
<i>C. Heilig</i>	Den Vögeln schöne Augen gemacht?	102
<i>H. Binder</i>	Wie durchlässig könnten die ersten Zellen gewesen sein?	104

Kommentare

<i>H. Ullrich</i>	Bluthochdruck aus evolutionärer Perspektive	107
<i>C. Heilig</i>	Zellwandwachstum: „Design ohne intelligenten Designer“?	109

Streiflichter

Neue Erkenntnisse über das Magnetfeld von Merkur	111
Altersbestimmung mit Hilfe von Kratern	
Kommunikation bei Bienen: wir verstehen alles – auch Dialekt!	112
Bereits geringe Strahlenbelastungen schädigen Wanzen schwer	113
Juwelenwespe nimmt Kakerlaken an die Leine	
Kolibris zwitschern mit Schwanzfedern	
Invasive Arten als Hotspots der Evolution?	115
Lanzettfischchen: ebenfalls komplexes Erbgut	
<i>Ventastega curonica</i> – ein früher Vierbeiner	116
Präkambische Explosion	117
„Vor kurzem“ noch warm in der Antarktis?	118
Sprunghafte Sprachevolution	119

EDITORIAL

Ursprungskonzepte, die Bezug auf „Schöpfung“ nehmen, werden regelmäßig mit Einwänden konfrontiert, sie seien wissenschaftlich steril und nicht prüfbar, sie würden also keine Forschung anregen und keinen Wissensfortschritt ermöglichen. Nicht selten wird Schöpfungslehren in der Biologie sogar Wissenschaftsfeindlichkeit unterstellt. Die Situation ist in Wirklichkeit jedoch – wie so oft – viel komplizierter. Wissenschaft ist ein Werkzeug, das im Rahmen unterschiedlicher Ursprungsvorstellungen gewinnbringend – das heißt hier: erkenntnisfördernd – eingesetzt werden kann. Dies wird beispielhaft deutlich in Christoph HEILIGS Artikel über evolutive Veränderungen bei Ruineidechsen. Die Eidechsenart *Podarcis sicula* wurde 1971 in einen neuen Lebensraum eingeführt und erlebte daraufhin einige auffällige Veränderungen im Körperbau. Teilweise handelt es sich dabei offenkundig um Mikroevolutionsprozesse (Variation), aber es ist auch eine Struktur neu aufgetaucht, die es vorher gar nicht gab und deren Entstehung einen makroevolutiven Schritt zu erfordern scheint: Blinddarmklappen, die den Verdauungsvorgang verlangsamen und bei schwerverdaulicher pflanzlicher Nahrung von Vorteil sind. In den Medien wurde dies als eindrucksvoller Beleg für die Leistungsfähigkeit natürlicher Evolutionsfaktoren gefeiert und auch als Argument gegen Schöpfung vorgebracht.

Tatsächlich spricht aber auch einiges dafür, dass diese „neue“ Struktur auf eine Aktivierung einer bereits vorhandenen erblichen Anlage zurückzuführen ist. Das würde gut zum Konzept polyvalenter (flexibler) Grundtypen passen, welches durch die Schöpfungsperspektive motiviert ist. Um diese Deutung weiter zu stützen, bedarf es weiterer Forschung. Die Grundtypenbiologie liefert eine Vielzahl an Anregungen für weitere wissenschaftliche Betätigung – auch in Richtungen, die im Rahmen konventioneller Erklärungsmodelle durch paradigmengestützte Einschränkungen von vornherein verbaut sind. Christoph HEILIG erläutert dies im Einzelnen in seinem aufschlussreichen Artikel.

Das Schöpfungsparadigma kann also durchaus Forschung motivieren. In dessen Rahmen sind zudem viele Fragen gleichermaßen interessant wie im Rahmen des Evolutionsparadigmas; dazu gehört insbesondere die Frage nach der Leistungsfähigkeit von Variationsmechanismen. Allerdings unter-

scheiden sich die *Erwartungen* an die Forschungsergebnisse: Gibt es Hinweise auf Grenzen der Evolution oder zeigt sich, dass makroevolutive Veränderungen möglich sind? In einigen weiteren Beiträgen geht es um diese Frage, etwa in Harald BINDERS Darstellung eines seit 1988 laufenden Langzeit-Evolutions-Experiments, in Esther HEMPELS und Wolfgang LINDEMANNs Artikel über die Entstehung von Selbstbestäubung oder in Reinhard JUNKERS Beitrag über den „Evo-Devo“-Ansatz.

Evolution wird immer wieder sachfremd vereinnahmt. Es scheint geradezu in Mode zu kommen, Kenntnisse über Evolution als hilfreich für die Medizin auszugeben. Der Nachweis dafür wurde bislang jedoch nicht erbracht, wie Henrik ULLRICH beispielhaft anhand des Themas Bluthochdruck deutlich macht. Ebenso ist es bisher nicht möglich, aus wissenschaftlichen Befunden über Selbstordnungsstrukturen eine evolutive Selbstorganisation zweifelsfrei abzuleiten. Dies erläutert Christoph HEILIG in einem Kommentar zum Zellwandwachstum.

Dass in der Ursprungsforschung verschiedene Paradigmen auch bezüglich der geologischen Zeit ein Existenzrecht haben, wird auf fast spektakuläre Weise durch den geologischen Beitrag von Manfred STEPHAN über die Schmiedefeld-Formation deutlich. Ihre Entstehungszeit wird mit ca. 20 Millionen Jahren angegeben, wobei das Hauptproblem dieser Sicht darin besteht: Die Formation ist sehr dünn (geringmächtig), und die Befunde sprechen für rasche Ablagerung – doch paradoxerweise sind nur gewöhnliche Schichtfugen erkennbar, aber keine langzeitlichen Schichtlücken. Das führt im Langzeitverständnis in Ausweglosigkeiten, was auch eingestanden wird: Der Widerspruch zwischen einer schnellen Sedimentation, einer geringen Gesamtmächtigkeit und einer langen Bildungszeit. Weiter wird das Basisprinzip der Geowissenschaften, der Aktualismus, erheblich verletzt, weil im geographischen Umfeld während 20 Millionen Jahren fast völliger geologischer Stillstand herrschte, wodurch dieser Zeitraum hier faktisch fehlt. Die Daten sprechen für eine Entstehung der Formation in nur Jahrhunderten; das stellt von dieser Seite her auch die radiometrischen Datierungen in Frage.

Ihre Redaktion Studium Integrale *journal*

Rätselhaft: Das Fehlen von 20 Millionen Jahren

Die ausweglosen Widersprüche der Schmiedefeld-Formation (Ordovizium; Thüringen)

Manfred Stephan, Lerchenweg 26, 71394 Kernen i.R.

Zusammenfassung: Die Schmiedefeld-Formation (Thüringisches Schiefergebirge) ist nach Leitfossilien (Conodonten), deren Schichten in Kanada und Schottland radiometrisch datiert werden konnten, in ca. 20 Mio. Jahren entstanden. Das Hauptproblem für das Langzeit-Paradigma besteht darin: Die Formation ist sehr geringmächtig (nur 0,5-40 m), und die Sediment-Befunde belegen schnelle Ablagerung – es treten aber nur gewöhnliche Schichtfugen auf, während langzeitliche Schichtlücken (Hiaten) paradoxerweise nicht zu erkennen sind. Das gilt auch dort, wo mehrere Schichtglieder der Formation fehlen (ein ausgeprägtes Beispiel wird näher diskutiert). Das führt im Langzeit-Paradigma in offenbar ausweglose Widersprüche (Aporien): Die Geländebefunde belegen den Widerspruch zwischen einer schnellen Schichtenbildung, einer geringen Gesamtmächtigkeit und einer langen Bildungszeit (ELLENBERG 2000, 80). Eingelagerte Phosphorit-Bildungen weisen auf Ablagerungs-Unterbrechungen von wohl nur Jahrzehnten hin. Weiter werden einige Sedimentbefunde diskutiert, die schwer verständlich sind (gegenseitige Schichten-Vertretung; fließende Schichtenübergänge; unvollständige Verwühlung). Das Prinzip des Aktualismus wird massiv verletzt, weil nahezu keine Abtragung auf dem benachbarten Festland und fast kein Sediment-Eintrag in das Ablagerungsgebiet der Formation stattgefunden hat, auch keine tektonische Hebung oder Senkung. Das heißt, es hätte hier während 20 Mio. Jahren fast vollständiger geologischer Stillstand geherrscht, wodurch diese Zeiträume faktisch fehlen. Die geologischen Befunde sprechen für eine Entstehungsdauer der Schmiedefeld-Formation in der Größenordnung von nicht mehr als Jahrhunderten. Das stellt auch die radiometrischen Datierungen in Frage.

Einleitung

Das Hauptverbreitungsgebiet der Schmiedefeld-Formation liegt im westlichen Thüringischen Schiefergebirge (Abb. 1). Sie ist relativ weit verbreitet und kommt auch in Nordbayern, in Ostthüringen, im Vogtland (Südwest-Sachsen), im Erzgebirge und im Nordsächsischen Schiefergebirge vor (HOTH et al. 1997). Die Formation besteht, wenn alle Schichtglieder vorhanden sind, aus dem Unteren und Oberen Erzlager mit dem sandig-tonigen Lagerquarzit dazwischen (Abb. 3); ganz oben

findet sich eine Kalkbank. Die geringmächtigen Hangenden Leitschichten über der Kalkbank (vgl. HETZER 1958, 42f.) bilden den Abschluss (Abb. 2 und 8); sie werden hier aber nicht berücksichtigt, da in ihnen bisher keine Leitfossilien gefunden wurden (s. nächster Abschnitt). Die beiden Erzlager führen mm-kleine Aggregate (Ooide), primär aus dem Eisenchlorid Chamosit; demnach ist das Erzlager-Sediment ein Eisenoolith (s. Abschnitt *Flachmeer-Dynamik*). Die Gesamtmächtigkeit ist generell gering bis extrem gering und schwankt zwischen 0,5 und 40 m (FALK & WIEFEL 2003, 116).

Problem: Lange Zeiträume, aber kaum Sedimentbildung?

Das Problem für die Historische Geologie wurde seit KNÜPFER (1967, 57-64, 74) deutlich: Er beschrieb Leitfossilien (vor allem Conodonten und Trilobiten) aus dem Unt. Erzlager und der Kalkbank und erkannte, wie enorm groß die durch Leitfossil-Zonen repräsentierte (= biostratigraphische) Spannweite ist, die in dieser äußerst geringmächtigen Formation steckt. Die Spannweite reicht nach KNÜPFER vom Llanvirn/Llandeilo-Grenzbereich (Unt. Erzlager) bis ins Unterste Ashgill (Kalkbank;



Abb 1: Das Hauptverbreitungsgebiet der Schmiedefeld-Formation liegt im westlichen Thüringischen Schiefergebirge zwischen Coburg (Nordbayern; Oberfranken) und Saalfeld (Saale) bzw. Bad Blankenburg (Südthüringen). Kleine Areale der Formation überschreiten die Grenze nach Bayern.

System + Dauer	Stu- fen	Conodonten- Zonen	Graptolithen- Zonen	Isotopen- Datierun- gen	Gruppen, Formatio- nen + Zeit	Schichtglieder in Thüringen
Ordovizium	Ca. 47 Mio. radiometrische Jahre	Ash- gill		445,7+/-2,4 Mio. Jahre (Schottland)	Gräfen- thal-Gruppe Schmiedefeld-Formation 0,5 - 40 m Ca. 20 Mio. radiometrische Jahre	Lederschiefer-Formation 200 - 250 m
						Hangend-Leitschichten 0 - 0,15 m
						Kalkbank 0 - 2 m
		Ca- radoc				Ob. Erzlager 0 - 20 m
		Llan- deilo				Lagerquarzit 0 - 30 m
		Llan- virn				Unt. Erzlager 0,1 - 8 m
				469+5/-3 Mio. Jahre (Kanada)		Griffelschiefer-Formation 70 - 200 m
		Arenig	Expansograptus (Didymograp- tus) hirundo Didymograptus extensus			Phycoden-Gruppe bis 2000 m
						Frauenbach-Gruppe ca. 700 m
		Tremadoc				

Abb. 2: Vereinfachte stratigraphische Tabelle des Ordoviziums im westlichen Thüringischen Schiefergebirge. Die leitenden Zonen-Conodonten *Amorphognathus* (*Eoplacognathus*) *variabilis* (Unteres Erzlager; Grenzbereich Arenig-/Llanvirn-Stufe) und *Amorphognathus ordovicicus* (Kalkbank; Untere Ashgill-Stufe) markieren die Schmiedefeld-Formation unten und oben (außer den Hangend-Leitschichten). Die beiden Bio-Zonen konnten in Kanada (Neufundland) bzw. Schottland radiometrisch datiert werden (COOPER & SADLER 2004); danach liegen zwischen Unt. Erzlager und Kalkbank ca. 20 Millionen Jahre. Die entsprechenden Schichtglieder sind ebenso wie die wichtigsten Leitfossil-Funde (Conodonten und Graptolithen) hervorgehoben. Zwischen den genannten Zonen-Conodonten liegen fünf Zonen, die in Thüringen nicht nachgewiesen sind. Die Schmiedefeld-Formation ist insgesamt fossilarm (außer der Kalkbank). Bestätigt wird die Einstufung im Liegenden der Schmiedefeld-Formation durch den Zonen-Graptolith *Didymograptus extensus* sowie *Tetragraptus headi*, der in die Zone des *Expansograptus* (*Didymograptus*) *hirundo* gehört (Griffelschiefer; Arenig-Stufe). Auffällig sind im westlichen Thüringischen Schiefergebirge große Mächtigkeitsunterschiede: Die Schichtfolgen, die aufgrund sehr seltener leitender Fossilien der Tremadoc-Stufe und dem größten Teil der Arenig-Stufe zugeordnet werden (vgl. HEUSE 1999, 197-200; FALK & WIEFEL 2003, 123-125), erreichen insgesamt um 3000 m Mächtigkeit. Dagegen umfasst allein die Schmiedefeld-Formation etwas mehr als drei Stufen (vom Arenig-/Llanvirn-Grenzbereich bis zum Unteren Ashgill), obgleich die Formation nur die ungewöhnlich geringe Mächtigkeit von 0,5 bis 40 m aufweist! (Nach FUCHS 1990; LÜTZNER et al. 2001; MENNING & Deutsche Stratigraphische Kommission 2002; FALK & WIEFEL 2003; COOPER & SADLER 2004 und LEONHARD et al. 2005.)

vgl. Abb. 2). Spätere Biostratigraphen, die sich allein auf Conodonten stützten und nicht auf die weniger präzisen Trilobiten, mussten die Zeitspanne sogar noch erheblich erweitern; das Unt. Erzlager wird seitdem in den Arenig-/Llanvirn-Grenzbereich eingestuft. Es handelt sich um die Leit-Conodonten *Amorphognathus* (*Eoplacognathus*) *variabilis* im Unt. Erzlager (FUCHS 1990, 196) sowie *Amorphognathus ordovicicus* in der Kalkbank (FUCHS 1989, 79-82; FERRETTI & BARNES 1997, 20). Dazwischen liegen 5 Conodonten-Zonen bzw. etwas mehr als die Stufen Llanvirn, Llandeilo und

Caradoc (vgl. Abb. 2), also fast die Hälfte des Ordoviziums (COOPER & SADLER 2004, 171-174; Fig. 12.2). Mit diesem Befund stimmt überein: Aus dem unterlagernden Griffelschiefer beschrieb bereits DAHLGRÜN (1930, 25-27) die Graptolithen *Tetragraptus headi* und *Didymograptus extensus*. Letzterer ist das Leitfossil der gleichnamigen *extensus*-Zone, ersterer gehört in die darüber liegende Zone des *Expansograptus* (*Didymograptus*) *hirundo* (Abb. 2). Die beiden Zonen umfassen den größten Teil der Arenig-Stufe (vgl. LINNEMANN & HEUSE 2000, 480f.; BURMANN 2001, 40-43).



Abb. 3: Schmiedefeld-Formation (Ordovizium): Unt. Erzlager (Felspartie unten rechts), darüber Lagerquarzit (geschichtete Folge mit Meterstab) und am Top Ob. Erzlager (Felswand). Die darauf folgende Kalkbank (vgl. Abb. 2 und 8) ist hier abgetragen. Aufgelassener Eisenerztagebau bei Wittmannsgereuth südwestlich Saalfeld (Thüringen).

Die Zeit, die diese Zonen umschließen, entspricht ca. 20 Mio. Jahren bei einer Gesamtdauer des Ordoviziums von ca. 47 Mio. Jahren – vor ca. 490 bis ca. 443 Mio. Jahren (COOPER & SADLER 2004, 186f.). Angesichts der teilweise extrem geringen Gesamtmächtigkeit der Schmiedefeld-Formation wäre hier also *in 20 Mio. Jahren überaus wenig Sediment abgelagert worden*. Andere Schichtfolgen, die sogar weniger großen Zeiträumen zugeordnet werden, sind manchmal etliche km mächtig (vgl. Abb. 2).

Die Zeitspanne von 20 Mio. Jahren wurde so ermittelt: Schichten mit Leitfossilien werden nach Möglichkeit anhand eingelagerter vulkanischer Gesteine radiometrisch datiert. Diese Voraussetzung ist für die Schmiedefeld-Formation *indirekt* gegeben: Eine Vulkangesteinslage in Neufundland (Kanada) aus der Zone des *Amorphognathus (Eoplacognathus) variabilis* wurde mit $469 \pm 5 / -3$ Mio. Jahren datiert (DUNNING & KROGH 1991, 89). Und eine vulkanische Aschenschicht in Schottland, die etwa in der Mitte der Zone des *Amorphognathus ordovicicus* liegt (Abb. 2), ergab $445,7 \pm 2,4$ Mio. Jahre (TUCKER et al. 1990, 55; vgl. COOPER & SADLER 2004, bes. Fig. 12.2 und Tab. 12.1). Wegen der ziemlich großen stratigraphischen Spannweite der *ordovicicus*-Zone, und weil die Kalkbank der Schmiedefeld-Formation nicht in die Mitte, sondern an die Basis der *ordovicicus*-Zone gestellt wird (FERRETTI & BARNES 1997, 20; vgl. Abb. 2), erscheint es plausibel, weniger als ca. 24 Mio. Jahre anzunehmen, nämlich etwa 20 Mio. (MENNING & Deutsche Stratigraphische Kommission 2002).

Hauptproblem: Rasche Ablagerung, aber keine Langzeit-Schichtlücken

Wie erwähnt erreicht die Schmiedefeld-Formation maximal die bereits ungewöhnlich geringe Mäch-

tigkeit von nur 40 m. Zumeist ist sie aber noch wesentlich geringmächtiger (Abb. 3); lokal geht sie sogar bis auf ca. 50 cm (!) zurück (vgl. Abb. 6). Untersuchungen der Korngrößenverteilungen zeigen, dass die Schichtglieder rasch abgelagert wurden. Das Korngrößenmuster besitzt Ähnlichkeit mit einem Trübestrom bzw. einem Flachwasser-sand (ELLENBERG 2000, 71-74) – beides schnell gebildete Sedimente (vgl. Abschnitt *Schichten-Vertretung*). Natürlich dürften die Eisenoole bei ihrem Wachstum oft umgelagert worden sein (vgl. Abschnitt *Flachmeer-Dynamik*). Aber daraus resultieren keine langen Zeiträume, und das Problem wird von Sedimentologen auch gesehen: Die Befunde führen zum „Widerspruch zwischen einer schnellen Sedimentation (hohe Sedimentationsrate), einer geringen Gesamtmächtigkeit und einer langen Bildungszeit“ (ELLENBERG 2000, 80). *Das Entscheidende ist nun:* Trotz rascher Ablagerung der einzelnen Schichtglieder sind deutlich ausgeprägte Schichtlücken (Hiaten), die langzeitliche Ablagerungsunterbrechungen darstellen könnten, bisher in der Literatur nicht begründet worden (*Hiatus* = Kluft, Lücke; vgl. GEYER 1973, 229-234).

Weil die Grenze zwischen Unt. Erzlager und Lagerquarzit oft „deutlich als Schichtfuge ausge-

Abb. 4: Schichtfuge zwischen Unt. Erzlager (unten) und Lagerquarzit (oben): Keine Anzeichen langzeitlicher Unterbrechung der Ablagerung. Hammer als Maßstab. Eisenerztagebau bei Wittmannsgereuth. Foto: Martin ERNST.



Detail-Diskussion: Langzeit-Schichtlücke (Hiatus) bei Ebersdorf?

Nach BURMANN (2001, 46-48, 55) ist bei Ebersdorf die Schichtlücke „maximal ausgebildet“. Dort sollen in der Schmiedefeld-Formation „extreme Verhältnisse“ herrschen; die Lücke sei noch größer als bisher für das Hauptverbreitungsgebiet im benachbarten Thüringen vermutet wurde. Denn bei Ebersdorf „folgt über dem Griffelschiefer nur ein einziges geringmächtiges Eisenerz-lager, das unmittelbar vom gebänderten Lederschiefer überlagert wird“ (es handelt sich um das Unt. Erzlager). Die Lücke umfasse also Lagerquarzit, Ob. Erzlager, Kalkbank und Hangende Leitschichten und sei damit „so offensichtlich, dass sie hier durch keine kondensierte Sedimentation ausgefüllt werden“ könne.

Jedoch beachtet der obige Einwand nicht: Solche lokal vorkommenden Lücken im Hauptverbreitungsgebiet hatte die ältere Forschung aufgrund der damals noch viel besseren Aufschlussverhältnisse längst erkannt. So beobachtete DEUBEL (1929, 29f.) zwischen Meura und Rohrbach über dem Unt. Erzlager „eine quarzitische Entwicklung des Lederschiefers, die eigentliche Quarzitstufe [= Lagerquarzit] liegt nicht vor“. Demnach ist auch hier die Lücke maxi-

mal; es fehlen Lagerquarzit, Ob. Erzlager, Kalkbank und Hangende Leitschichten. Nach SCHMIDT (1940, 125) fehlen bei Mengersgereuth-Hämmern Ob. Erzlager, Kalkbank und Hangende Leitschichten, denn es „ist nur ein unteres [Erz-] Lager unter dem [Lager-] Quarzit entwickelt, während die hangendsten Partien des [Lager-] Quarzits allmählich in den Lederschiefer übergehen“. Das Fehlen dieser Schichtglieder, besonders zwischen Meura und Rohrbach, erinnert deutlich an Ebersdorf.

HETZER (1958, 22, 29f., 35) beschrieb mehrfach Lager-„Quarzit“, der jedoch als sandiger *Tonstein* ausgebildet ist. Etwa bei Mengersgereuth-Hämmern entspricht der Lagerquarzit „nicht im Geringsten mehr seinem Namen“, weil er sich vom „darüberliegenden Lederschiefer nur durch etwas rauheres Korn und noch größeren Glimmergehalt“ unterscheidet und deshalb früher „oft mit diesem verwechselt“ wurde (39). Eine ähnliche Lagerquarzit-Varietät dürfte (entgegen BURMANN 2001, 47) auch bei Ebersdorf über dem Unt. Erzlager anstehen: Tonschiefer, darüber Sandstein, dann siltig-sandig gebänderter Tonschiefer (Abb. 6). Auch der feinkörnige, dünnplattige Sand-

stein darüber ist kaum der Beginn des Lederschiefers (*Gebänderter Lederschiefer*; FALK & WIEFEL 2003, 118; vgl. Abb. 8). Darauf folgt jedenfalls der eigentliche Lederschiefer (vgl. Abb. 7).

Doch unabhängig davon, ob in solchen stark reduzierten Profilen drei oder sogar vier Schichtglieder fehlen: Entscheidend ist, dass in den beschriebenen Tonschiefen und Sandsteinbänken zwischen Unt. Erz-lager und Lederschiefer nur *gewöhnliche* Schichtfugen auftreten. Es liegen keine Hinweise auf langzeitliche Sedimentationsunterbrechungen vor. Auch in diesem extrem reduzierten Profil bestätigt sich noch einmal der von Sedimentologen ermittelte generelle Befund: In der Schmiedefeld-Formation sind keine Langzeit-Lücken (Hiaten) erkennbar. Das Argument von BURMANN (2001, 48), eine so große Ablagerungslücke könnte nicht durch eine äußerst geringe (= kondensierte) Sedimentation ausgefüllt werden, ist zutreffend – aber nur im Langzeit-Paradigma. Dagegen ist ohne diese paradigmatische Voraussetzung der Widerspruch zwischen einer geringen Gesamtmächtigkeit und einer langen Bildungszeit (ELLENBERG 2000, 80) nicht vorhanden.

Abb. 5: Schichtfuge zwischen Unt. Erz-lager (unten) und Lagerquarzit (oben) an der Spitze des Hammerkopfes im unverwitterten Gestein; auch hier fehlt jeder Hinweis auf längere Sedimentationsunterbrechungen. Ehemalige Eisenerzgrube bei Wittmanns-gereuth, Untertage-Revier Breiter Berg.

bildet“ ist (HETZER 1958, 28), wurde hier von Biostratigraphen – beginnend mit KNÜPPER (1967, 68) – der Hiatus mit enormen Zeiträumen postuliert. So meint FUCHS (1990, 194f., 197f): „Da nur zwischen dem Unteren Erzlager und dem Lagerquarzit eine Schichtfuge erkennbar ist, ansonsten aber kontinuierliche Übergänge zwischen den lithologischen Einheiten¹ bestehen [s. Abschnitt *Schichten-Übergänge*], ist dort die Unterbrechung der Ablagerung zu platzieren“; er äußert jedoch wenig später: „Der Umfang der Schichtlücke widerspricht den lithologischen Befunden, wenn für die oolithischen, chamositischen Eisenerze flachmarine, küstennahe Sedimentationsbedingungen ange-

nommen werden“ (vgl. Abschnitt *Schichten-Vertretung*). Besonders Sedimentforscher verneinen langzeitliche Schichtlücken; in einer wichtigen Arbeit heißt es: „Diese Lücke wird ... zwischen das Unt. [Erz-] Lager und den ‘Lagerquarzit’ gelegt. Sedimentologisch ist dieses Postulat nicht zu vertreten, weil ein geringmächtiger Oolith (Unteres [Erz-] Lager) nicht über mehrere Mio. Jahre unbeeinflusst erhalten bleiben kann, es gibt weder Erosions- noch Verwitterungserscheinungen an seiner Oberfläche“ (ELLENBERG 2000, 80; vgl. Abb. 4 und 5). Eine langzeitliche Erosionsphase sollte eindeutig erkennbar sein; doch wurde nicht einmal das Unt. Erzlager abgetragen, da es fast überall vorhanden ist (HETZER 1958, 58; ELLENBERG 2007, 11).²

Das Thema *Hiaten* scheint auf den ersten Blick schon deshalb brisant zu sein, weil tatsächlich die einzelnen Schichtglieder der Schmiedefeld-Formation längst nicht überall ausgebildet sind. Nur das Unt. Erzlager ist fast durchgehend entwickelt (s.o.). Demgegenüber können Lagerquarzit, Ob. Erzlager, Kalkbank und Hangend-Leitschichten lokal bzw. regional fehlen. Die Biostratigraphin BURMANN (2001, 46-48) postuliert, das Fehlen dieser Schichtglieder bei Ebersdorf belege langzeitliche Hiaten (Abb. 6). Dem liegt folgende Auffassung zugrunde: Die langen Zeiten, in denen jedes einzelne Schichtglied gebildet wurde, müssten anderenorts, wo es nicht abgelagert oder bald wie-



der abgetragen wurde, in Schichtfugen stecken. Jedoch: Langzeitliche Unterbrechungen können nicht in gewöhnlichen Schichtfugen stecken, sondern müssen eindeutige Hinweise hinterlassen; darauf weist ELLENBERG (2000, 80) zu Recht hin (s.o.). Auch bei Ebersdorf finden sich keine Hinweise auf langzeitliche Sedimentationsunterbrechungen (s. Kasten mit Detail-Diskussion). FALK & WIEFEL (2003, 116) fassen im Lehrbuch *Geologie von Thüringen* den heutigen Kenntnisstand zusammen: „Der lithologische Befund (Fehlen von Diskontinuitätsflächen³ in der massiven Abfolge) spricht allerdings gegen eine derartige Annahme und favorisiert eine durchgehende, aber extrem kondensierte Sedimentation“, d.h. eine exzessiv geringe Ablagerungsrate im Rahmen des Langzeit-Paradigmas.

Fazit: Die Schichtfugen der Schmiedefeld-Formation zeigen nur relativ kurzfristige Sedimentationsunterbrechungen. Daraus ist der Schluss plausibel: Die Entstehung z.B. des Lagerquarzits erstreckte sich nicht über einen großen Zeitraum. Denn in diesem Fall hätte die geologische Zeit in den Gebieten, wo der Lagerquarzit nicht abgelagert wurde, Anzeichen langzeitlicher Sedimentationsunterbrechungen hinterlassen müssen (z.B. Diskontinuitätsflächen, Erosions- und Verwitterungserscheinungen). WIEFEL (1974, 185) äußert dazu: „Lithologische Anzeichen einer solchen Lücke sind aber nicht bekannt. Vielmehr können sich durch das Auskeilen [= zunehmendes Verschwinden] des Lagerquarzits beide [Erz-] Lager ohne sichtbaren Hiatus vereinigen“ (vgl. Abb. 10). Dann ist die Grenze zwischen den beiden Erzlagern trotzdem sicher zu erkennen, weil das Unt. Erzlager größere Ooide führt als das Obere (HETZER 1958, 28).

Stecken Zeiträume in Phosphorit-Bildungen?

ELLENBERG (2000, 80), der den Widerspruch zwischen hohen Ablagerungsraten bei geringer Gesamtmächtigkeit und der sehr langen Bildungszeit der Schmiedefeld-Formation betont, meint, dieser Widerspruch lasse sich einschränken. Ein Teil der Zeit sei in der Bildung von Phosphoritgestein repräsentiert, vor allem an der Basis des Unt. und am Top des Ob. Erzlagers. Nach seiner Hypothese (ELLENBERG 2000, 70-80) brachte der Auftrieb kalten Tiefenwassers (*upwelling*) massenhaft pflanzliche Mikroben (Phytoplankton) auf den Warmwasser-Flachschelf, wo die Schmiedefeld-Formation abgelagert wurde, was zur Ausfällung von Phosphorit führte. Lagen von 2-3 mm, selten 1-2 cm Dicke werden dem Aufwuchs von Mikroben-Matten zugeschrieben. Danach zerbrach die Wellenenergie die Mikroben-Lagen, sie wurden als Klasten (eckige Bruchstücke) umgelagert und bildeten 2-10 cm mächtige Gerölllagen. In einem zweiten Schritt entstanden um einen Teil der Bruchstücke rundliche,

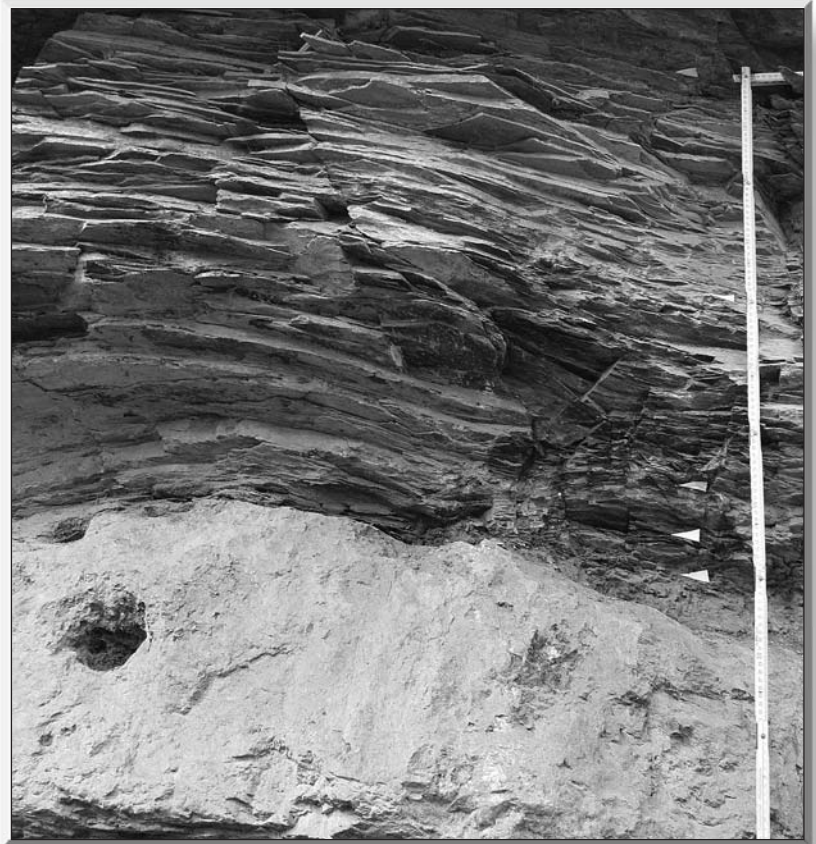


Abb. 6: Stark reduzierte Schmiedefeld-Formation. Dreieck-Marker (weiß; links neben Meterstab) in Schichtfugen zwischen lithologisch abgrenzbaren Einheiten; von unten nach oben: Unt. Erzlager (40-55 cm) – siltiger Tonschiefer (7 cm) – Sandsteinbänkchen (4-5 cm) – siltig-sandig gebänderter Tonschiefer (dann Dreieck), nach oben Sandabnahme (20-25 cm) – dünnplattiger Feinsandstein (32-38 cm) – Lederschiefer (vgl. Abb. 7). Schichtglieder über dem Unt. Erzlager sind nach Analogien in Thüringen eine lokale Varietät des Lagerquarzits. Nach der Lithologie ist auch der dünnplattige Feinsandstein unter dem obersten Papiermarker kein gebänderter Lederschiefer (s. Abb. 8). Erst darüber eindeutiger Lederschiefer (beim Knick im Meterstab). Trotz komplettem Fehlen von Ob. Erzlager, Kalkbank und Hangend-Leitschichten (vgl. Abb. 2 und 8) überall nur gewöhnliche Schichtfugen; keine Anzeichen längerer Ablagerungs-Unterbrechungen, auch nicht in der auffallenden Schichtfuge über dem Unt. Erzlager (vgl. Abb. 4 und 5). Aufgelassener Zöllnersbruch nördlich Ebersdorf bei Ludwigsstadt (Oberfranken). Foto: Martin ERNST.

schalige Aufwuchszonen von einigen Zentimetern Dicke, ebenfalls unter Mitwirkung von Mikroben (ELLENBERG 2007, 12). Man nennt sie phosphoritische Onkoide, auch Riesenooide oder populär „Algenbälle“ (VOIGT et al. 2007, 33). Ähnliche Bildungen kommen weniger ausgeprägt manchmal auch in anderen Horizonten der Schmiedefeld-Formation vor, so an der Basis des Ob. Erzlagers bzw. am Top des Lagerquarzits (HETZER 1958, 28-30; BURMANN 2001, 45). Sie werden als kondensierte Lagen bezeichnet, in denen die Bildungszeit sozusagen konzentriert sei (*condensare* = dicht zusammendrängen; vgl. GEYER 1973, 234-237). Gleiches wird auch für die Kalkbank angenommen, in der außerordentlich viel Bildungszeit stecken soll (ELLENBERG 2000, 80).

Bezüglich der Kalkbank sind schon ihre gut erhaltenen Fossilien nicht leicht mit Langzeitbildung in Einklang zu bringen. Nach HETZER (1958, 32, 40) ist sie lokal ganz durchsetzt mit zahlreichen Fossilbruchstücken (Brachiopoden, Schnecken,

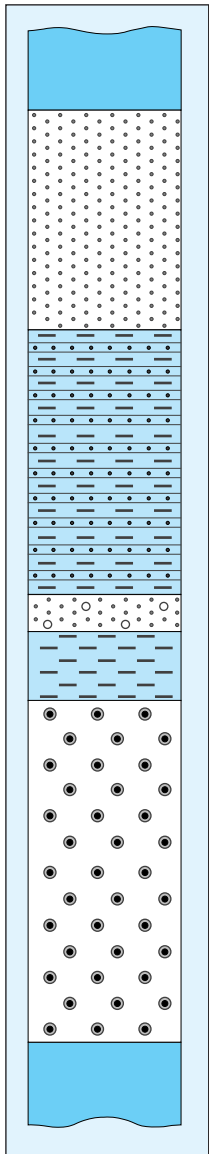


Abb. 7: Schichtprofil im aufgelassenen Steinbruch (Zöllnersbruch) unterhalb des zum Berghang parallelen Weges nördlich Ebersdorf (vgl. Abb. 6). Von unten nach oben: Griffelschiefer (blau) – Eisenoolith-führendes Unt. Erzlager (Kreispunkte; 40-55 cm) – siltiger Tonschiefer (Striche; 7 cm) – Sandsteinbänken mit kleinen Quarzgeröllen (Punkte, Kreise; 4-5 cm) – siltig-sandig gebänderter Tonschiefer, nach oben Sandabnahme (Punkte, Striche; 20-25 cm) – dünnplattiger, feinkörniger Sandstein (Punkte; 32-38 cm) – Lederschiefer (blau).

Trilobiten), also Fossilischuttlagen (Abb. 8), in denen dennoch Trilobiten gut erhalten sind. Zweitens benötigen Umkrustungen mit Mikroben-Beteiligung wie bei Onkoiden keine langen Zeiten, verglichen mit ähnlichen heutigen Bildungen. Bei schalig aufgebauten Phosphatknochen mit einigen cm Durchmesser in 60-400 m Tiefe auf dem Schelf vor Peru, Chile und Namibia wurde ein „rezentes Alter“ ermittelt (VALETON 1988, 552), d.h. sie sind ziemlich schnell, weil in der Gegenwart und nicht in langen erdgeschichtlichen Prozessen entstanden. Die spärlichen Phosphorit-Konzentrationen in heutigen Sedimenten gegenüber fossilen deutet aber darauf hin, dass die Bedingungen der Gegenwart für die Entstehung von Phosphatgesteinen nicht optimal sind, während sie z.B. im Ordovizium „extrem günstig“ waren (VALETON 1988, 554; vgl. 555-559).

Extrem günstige Bedingungen dürften auch für die Zufuhr des Eisens der Erzlager geherrscht haben. Die meisten Autoren rechnen mit einer Herkunft vom Festland (LÜTZNER et al. 2001, 120); man kann annehmen, dass das Eisen aus der typischen exzessiven Gesteinszersetzung stammt, die in der Erdgeschichte größtenteils „ein weit extremeres Ausmaß einnahm, als es von den rezenten Tropen bekannt ist“ (BORGER 2000, 169; vgl. 109-112). Bereits das Fehlen großräumiger Eisenoolithbildung



Abb. 8: In der unteren Bildhälfte die Kalkbank; an ihrem Top zusammengeschwemmter Fossilischutt von Meerestieren (helle Strukturen über der Hammerkopf-Spitze). Darauf folgt das grüngraue Schieferbänken (mit hellen Streifen), darüber das Quarzitbänken. Ganz oben links: Beginn des Gebänderten Lederschiefers. Kalkbank, Schiefer- und Quarzitbänken als oberste Schichtglieder der Schmiedefeld-Formation sind derzeit nicht mehr über Tage aufgeschlossen; die beiden letzteren werden als „Hangende Leitschichten“ zusammengefasst (vgl. Abb. 2). Untertage-Revier Breiter Berg.

in heutigen Tropenmeeren ist ein Hinweis auf damalige andere Entstehungsbedingungen (vgl. SCHNEIDER & WALTER 1988, 590, 600f.).

Zurück zu den Phosphorit-Bildungen. Heute wachsen im Bereich der Bahamabank Mikrobennatten, die im Hell-Dunkel-Rhythmus Lamellen von ca. 1 mm Dicke pro Tag bilden (Abb. 9). TRAPPE & ELLENBERG (1994, 1394) führen hier MONTY (1976, 196f.) an, nach dem diese Mikrobennatten so entstehen: Gezeiten spülen Sedimentpartikel auf die Mikrobennatten, wo sie organisch fixiert und in die Matte eingebaut werden. In phosphatischen Onkoiden und Mikroben-Lagen (s.o.) der Schmiedefeld-Formation sind aber keine fädigen Reste (Filamente) von Cyanobakterien („Blualgen“) erhalten geblieben (TRAPPE & ELLENBERG 1994, 1392).

Eine gewisse Analogie für raschen Aufwuchs schaliger „Algenbälle“ in der Schmiedefeld-Formation dürfte auch eine Knolle aus dem Bereich des kalifornischen Kontinentalrandes darstellen. Hier sind um den Splitter einer Schiffsgranate aus dem 20. Jahrhundert bereits mehrere Zentimeter dicke Lagen gewachsen, die ein hohes Eisen/Mangan-Verhältnis aufweisen (TUREKIAN 1985, 63, 65). Solche Flachmeer-Manganknollen wachsen 10.000 bis 100.000-mal schneller als allgemein für die Knollen der Tiefsee angenommen (SEIBOLD 1974, 147).

Damit ist nicht bestritten, dass besonders in der Übergangszone Griffelschiefer/Unt. Erzlager und Ob. Erzlager/Kalkbank (vgl. Abb. 2) eine Unterbrechung der Sedimentation (Omission) mit erhöhter Phosphorit-Zufuhr und Mikrobennatten-Aufwuchs vorliegt. Aber die Phosphorit-Horizonte markieren keine Hiaten; dazu sind die Phosphorit-Bildungen viel zu unausgeprägte, kurzzeitige Bildungen von nur Millimetern bis Zentimetern Dicke. Hinzu kommt, dass Flachmeer-Phosphorit- und Manganknollen in der Gegenwart in relativ kurzer Zeit entstanden sind (s.o.). Man könnte die Phosphorit-Lagen und Phosphorit-Onkoide auch zu den Hartgründen zählen, obgleich es sich dabei eigentlich um stark verfestigte Meeresboden-Sedimente⁴ mit Aufwuchsbesiedlung und Bohrorganismen handelt; GEYER (1973, 233, 237) zählt Krusten – vgl. die Mikroben-Lagen – und Phosphorit-Konkretionen dazu. Generell können auch Hartgründe in „wenigen Jahren bis Jahrzehnten“ entstehen (WINGS 2000, 90). Deshalb dürften die Entstehungsprozesse der Phosphorite in der Schmiedefeld-Formation eine Größenordnung von nicht mehr als Jahrzehnten umfassen. Das sind mehrere Zehnerpotenzen weniger als die Millionen Jahre, die in der Formation versteckt sein sollen. Der Widerspruch zwischen einer hohen Ablagerungsrate, einer geringen Gesamtmächtigkeit und einer langen Bildungszeit kann damit nicht annähernd eingeschränkt werden – entgegen ELLENBERG (2000, 80).

Problem: Fließende Schichten-Übergänge und Meeresspiegel

Dieser Widerspruch gilt auch für die Hypothese, die Zeiten der Phosphoritbildung an der Basis des Unteren und am Top des Ob. Erzlagers markierten *langzeitliche* Meeresspiegelschwankungen (z.B. TRAPPE & ELLENBERG 1994, 1396f.; LÜTZNER et al. 2001, 120f.). Erstens aus den im letzten Abschnitt diskutierten Gründen, und zweitens geht der Griffelschiefer fließend in das Unt. Erzlager über: „Die Liegendgrenze des Unt. Lagers zum Griffelschiefer ist unscharf ausgebildet, es findet ein allmählicher Übergang statt“; das belegt „ein ständig zunehmender Karbonatgehalt“ und eine stetige Zunahme an Sand, dazu schalten sich „feinkörnige Quarzitbänkchen ein“ (HETZER 1958, 20, 28; vgl. KNÜPFER 1967, 68). Dieser lithologische Übergang ist besonders problematisch; er wird als Auswirkung einer starken Meeresspiegelabsenkung gedeutet, die zur Umwandlung des tiefen Griffelschiefer-Meeressbeckens in den Schmiedefeld-Flachmeerschelf geführt habe (ELLENBERG 2000, 77f.). Langzeitlich wäre auf dem *energiereichen* Schelf Abtragung mit Ausbildung eines ausgeprägten Hiatus kaum vermeidbar, was nicht der Fall ist, wie der fließende Übergang vom Griffelschiefer in das Unt. Erzlager belegt.

Es besteht ein Widerspruch zwischen einer hohen Ablagerungsrate, einer geringen Gesamtmächtigkeit der Schmiedefeld-Formation und einer langen Bildungszeit.

Auch die Ablösung des Lagerquarzits durch das Ob. Erzlager „erfolgte mit Sicherheit als Übergang“ (ELLENBERG et al. 1988, 19). Genauso geht das Ob. Erzlager schrittweise in die Kalkbank über, was „durch allmähliche Kalkzunahme und durch Ooid- und Phosphoriteinlagerungen im unteren Teil der Kalkbank“ angezeigt wird (s. Abschnitt *Phosphorit-Bildungen*) und „eine fortlaufende ununterbrochene Sedimentation“ belegt (KNÜPFER 1967, 68). Das schließt nicht aus, dass die Kalkbank – wohl infolge Erosion – lokal auch mit scharfer Grenze über dem Ob. Erzlager liegen kann (HETZER 1958, 40). Fazit: Im Grenzbereich der Schichtglieder der Schmiedefeld-Formation sind keine Hiatus ausgebildet.

Probleme: Schichten-Vertretung, Meerestiefe und fehlende Verwühlung

Zu den genannten Problemen kommt hinzu, dass die Schichtglieder der Schmiedefeld-Formation

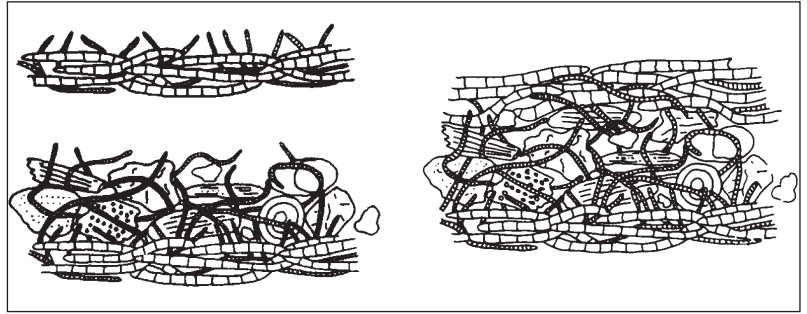


Abb. 9: Wachstum heutiger Mikrobenmatten von ca. 1 mm pro Tag / Nacht-Rhythmus bei Einfang von Sedimentpartikeln. Links: Vertikales Wachstum und Partikeleinfang am Tag. Rechts: Horizontales Wachstum mit Sedimentbindung nachts. Nach GEBELIN (1969).

miteinander oft wechselwirken (alternieren), d.h. sie können sich teilweise gegenseitig vertreten. Die Mächtigkeitskarten und Schichtprofile von HETZER (1958, ebd. Abb. 4-6 und Profile 1-11) zeigen für die ehemaligen Erzreviere oft bereits nach wenigen Dutzend Metern starke wechselseitige Mächtigkeitsänderungen. Z.B. vertreten sich Lagerquarzit und Ob. Erzlager bei Schmiedefeld (Abb. 10).

Besonders gravierend ist, dass auch Ob. Erzlager und Kalkbank sich gegenseitig vertreten können: So ist in der ehemaligen Grube Wittmannsgereuth das Ob. Erzlager 2-5 m mächtig, und die überlagernde Kalkbank 15-20 cm. Im westlichen Wittmannsgereuther Feld nimmt das Ob. Erzlager auf 6-7 m zu, während die Kalkbank auf 5-10 cm schrumpft, um bei noch größer werdenden Erz-mächtigkeiten vollständig zu verschwinden. Und umgekehrt, wo das Ob. Erzlager stark reduziert ist, erreicht die Kalkbank sehr schnell Mächtigkeiten von 1,5-2 m; sie kann das Erz dort fast vollständig vertreten (HETZER 1958, 41). Dieses Verhalten von Ob. Erzlager und Kalkbank ist deshalb gravierend, weil die Grenze zwischen beiden ein starkes Ansteigen des Meeresspiegels markieren soll: Die Umwandlung des Flachschelfs von nur wenigen Metern Tiefe (Ob. Erzlager) in ein tieferes Schelfgebiet, auf dem unter der Sturmwellenbasis in ruhigem Wasser das Karbonat der Kalkbank abgesetzt worden sei (ELLENBERG 2000, 79). Jedoch ist die Kalkbank ein *sandiger* Kalkstein, da sie „zahlreiche kleine Quarzkörnchen“ führt (etwa bei Schmiedefeld und Wittmannsgereuth), die „gut abgerollte Formen“ zeigen (HETZER 1958, 40). Sie wurden also vom Land durch erhebliche Strömungen weit in das Gebiet „großflächiger Karbonatsedimentation“ eingetragen (vgl. ELLENBERG 2000, 79). Auch zeigt die Kalkbank Umlagerungsvorgänge, etwa Lagen von Fossiltrümmern, und zwar noch am Top (Abb. 8),

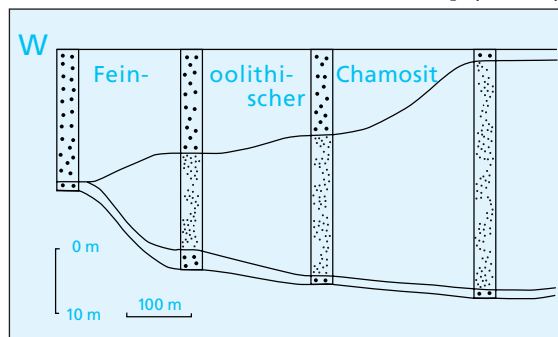


Abb. 10: Gegenseitiges Vertreten (Alternieren) von Schichtgliedern der Schmiedefeld-Formation: Das hier relativ mächtige Ob. Erzlager („Fein-oolithischer Chamosit“) im ehemaligen Eisenerz-Abbaubereich bei Schmiedefeld keilt im Verlauf von etlichen Hundert Metern fast vollständig aus; gleichzeitig tritt an seine Stelle sehr rasch immer mächtiger werdender Lagerquarzit (Punkte). – Den relativ mächtigen Lagerquarzit ver-glich HETZER (1958, 57f.) mit Sandrücken hochenergetischer küstennaher Flach-meere. Nach HETZER (1958).

der sich bei einem langzeitlichen Meeresspiegelanstieg bereits unter der Sturmwellenbasis befunden haben sollte; denn diese Meerestiefe wird für die Sedimentation der überlagernden Hangend-Leitschichten vorausgesetzt (vgl. LINNEMANN & HEUSE 2000, 485).

Die Indizien für die Meerestiefe im Areal der Schmiedefeld-Formation sind aus einem weiteren Grund widersprüchlich. Gegen ausschließliche Flachmeer-Hypothesen wendet LANGBEIN (1988, 15f.) ein, dass das Hauptmineral der beiden Erzlager, das Eisenchlorid Chamosit, „nicht primär aus marinen Mutterlaugen entstehen“ könne, sondern als diagenetisches⁵ Umwandlungsprodukt in Abwesenheit von Sauerstoff; das sei „im Bewegtwasser nicht realisierbar“. Deshalb nimmt LANGBEIN an: Das Sediment der Erzhorizonte und des Lagerquarzits sei über den Rand des Flachschilds in größere Tiefen befördert worden, wo die Bildung von Chamosit im abgelagerten Sediment bei Sauerstoffarmut stattfand. Interessant ist: Im Sediment-Diagramm ähneln teilweise auch nach ELLENBERG (2000, 72) die aus einer Aufschwemmung (Suspension) im Flachmeer abgesetzten Ooide einem rasch abgelagerten Tiefmeer-Trübestrom (ähnlich SCHNEIDER 1962, 959). Nach WIEFEL (1974, 188) besitzt auch der Lagerquarzit „Merkmale submariner Gleitungen“. Insgesamt aber weisen die sedimentologischen Befunde eher auf Flachwasser hin (s. Abschnitt *Rasche Ablagerung*). Deshalb findet die Milieudeutung LANGBEINS in der Literatur nur wenige Anhänger (besonders FUCHS 1990, 198). Immerhin scheint die Entstehung von Chamosit nicht gut in einen küstennahen Flachmeerbereich von 10-15 m Wassertiefe zu passen, wohin in der dominierenden Hypothese von ELLENBERG (2007, 12) die Bildung des Chamosits verlegt wird; woanders spricht er etwas zurückhaltender von „weniger als 50 m“ Wassertiefe für die Chamosit-Entstehung (ELLENBERG 2000, 78).

Widersprüchlich ist auch: Der feinkörnige Lagerquarzit „weist häufig eine feine Schichtung auf“ (VOIGT et al. 2007, 33), gelegentlich auch Rippelschichtung (WIEFEL 1974, 178). Zwar zeigt der Lagerquarzit „z.T. eine sehr starke Bioturbation“ (Verwühlung), „die lokal bis zur vollständigen Entschichtung gehen kann“ (MANN 1996, 44), aber komplettes Fehlen von Schichtung sollte bei Langzeitbildung im gesamten Lagerquarzit und nicht nur teilweise anzutreffen sein, zumal die dominierende Hypothese seine Ablagerung im Sedimentwühler-freundlichen, stark bewegten sauerstoffreichen Flachwasser annimmt. Entschichtung durch Wühlorganismen erfolgt rasch; heute gilt für frische Ablagerungen im gut durchlüfteten Flachmeer: „Innerhalb weniger Tage werden die obersten 5-8 cm Sediment vollständig durchwühlt sein“ (TUREKIAN 1985, 152).

Problem: Enorme Flachmeer-Dynamik quasi ohne Umgestaltung?

HETZER (1958, 57-61) vergleicht den Lagerquarzit mit Sandwällen hochenergetischer Flachküsten (Abb. 10; vgl. SCHÄFER 2005, 228). Die Entstehung der mm-kleinen, schalig gebauten ovalen Eisenooide, die beide Erzlager führen (FALK & WIEFEL 2003, 116), wird in ein küstennahes tropisches Meer verlegt (ELLENBERG 2000, 71-81), wo heftige Strömungen die Ooide aufwirbelten, die dabei Schale für Schale ansetzten. Man orientiert sich dabei an den heutigen Unterwasserdünen der Bahama-Plattform, die allerdings aus Kalk-Ooiden bestehen.

Jedoch ist die rasche Ablagerung der Schmiedefeld-Formation in Küstennähe mit Strandriffen (so REH 1964, 105-111) bzw. etwas küstenferner mit untermeerischen Sandrücken im Flachwasser (so HETZER 1958, 57-60; ELLENBERG 2000, 77f.; 2007, 11f.; vgl. LÜTZNER et al. 2001, 120f.) *während eines langen Zeitraums* kaum verständlich. Denn am Boden heutiger Flachmeere und an hochenergetischen Flachküsten mit ihren Sandwällen sind die Bildungsverhältnisse besonders instabil (SCHÄFER 1962, 535-538; GEYER 1977, 244-246).⁶ Sie sind (bzw. waren vor dem *größtechnischen* Küstenschutz-Ausbau) durch sturmflutbedingte Verschiebung der Küstenlinien u.a. infolge Meeresspiegel-Anstiegs in dauerndem Wandel begriffen, *wie bereits die Küstenumgestaltung seit dem Mittelalter an der Nordsee belegt* (STREIF 1990, 82ff., 111ff.; FLEMMING & MAI 1998). Dagegen wären bei der Schmiedefeld-Formation in einem ca. 50.000-mal längeren Zeitraum die Verhältnisse am Boden eines Flachmeeres fast unverändert geblieben; das widerspricht dem Aktualismus-Prinzip (s.u.).

Fazit: Aporien der Geologie – unaktualistischer Dauerstillstand

Die offenbar ausweglosen Widersprüche (Aporien) der Schmiedefeld-Formation werden in folgenden Zitaten deutlich. Einerseits: „Die Sedimentationsrate, bezogen auf die gesamte Zeit, ist extrem niedrig“; sie zeige ein „problematisches Minimum“ (LÜTZNER et al. 1986, 88f.) – andererseits: Die Geländebefunde *belegen* den „Widerspruch zwischen einer schnellen Sedimentation (hohe Sedimentationsrate), einer geringen Gesamtmächtigkeit und einer langen Bildungszeit“ (ELLENBERG 2000, 80). „Für die Schmiedefelder Folge gibt es bislang keine Übereinstimmung zwischen der paläontologischen Einstufung ... und sedimentgenetischen Ergebnissen, die eine lückenlose Sedimentation zwischen Griffelschiefer und oberem [Erz-] Lager ... vermuten lassen“ (LÜTZNER et al. 1986, 89). Deshalb „fehlt ...

ein Gesamtmodell für die Sedimentation der Schmiedefeld-Folge, das besonders die Prozesse der kondensierten Sedimentation bzw. der Sedimentationsunterbrechung im Zeitraum Llanvirn bis Caradoc schlüssig deutet“ (MANN 1996, 40; vgl. VOIGT et al. 2007, 34).

Nicht zuletzt werden durch den Gesamtbefund die radiometrischen Datierungen in Frage gestellt. Die geologischen Befunde sprechen für eine Entstehungsdauer der Schmiedefeld-Formation in der Größenordnung von nicht mehr als Jahrhunderten – wohl 5 Zehnerpotenzen weniger als die vielen Millionen Jahre, die in der Formation repräsentiert sein sollen.

Für die Schmiedefeld-Formation gibt es bislang keine Übereinstimmung zwischen der Einstufung mit Leitfossilien und den Sediment-Befunden, die eine lückenlose Ablagerung vermuten lassen.

Gemäß dem herkömmlichen Verständnis hat in 20 Mio. Jahren auf dem angrenzenden Festland Abtragung kaum stattgefunden (LÜTZNER et al. 2001, 120). Das heißt aber, dass der sedimentliefernde Festlandsbereich nicht herausgehoben wurde. Ebenso wenig wurde das Ablagerungsgebiet tektonisch gehoben, denn das hätte zu tiefgreifender Erosion geführt. Das ist aber nicht der Fall, denn fast überall ist zumindest das Unt. Erzlager vorhanden (HETZER 1958, 58; ELLENBERG 2007, 11). Umgekehrt fand auch praktisch keine Absenkung des Ablagerungsgebiets statt, denn es blieb immer der Boden eines sehr flachen Meeres (vgl. MANN 1996, 51; ebd. Abb. 2). Das heißt, hier herrschte nahezu völliger geologischer Stillstand während 20 Mio. Jahren, wodurch diese Zeiträume faktisch fehlen. Die Ablagerungsrate hätte nur ein „problematisches Minimum“ (LÜTZNER et al. 1986, 88) von durchschnittlich wenigen Millimetern in 20.000 Jahren betragen; das steht im eklatanten Widerspruch zu den Sedimentbefunden (s. Abschnitt *Rasche Ablagerung*). Die paläogeographischen Bedingungen für reichliche Sedimentzufuhr werden in der Literatur nicht angezweifelt. Eine neue plattentektonische Hypothese nimmt aufgrund mineralogisch-isotopischer Befunde sogar an, dass das Ordovizium Thüringens und seiner weiteren Umgebung (zusammengefasst als *Peri-Gondwana*) damals mit Nordwestafrika (gehörte zum vereinigten südlichen Großkontinent *Gondwana*) eng verbunden war und von dort mit Sediment beliefert wurde (LINNEMANN et al. 2004, 683).

Dieser geologische Stillstand während 20 Mio. Jahren steht in deutlichem Gegensatz zum Aktualismus, dem maßgeblichen *regulativen Prinzip* der Geowissenschaften (ENGELHARD & ZIMMERMANN

1982, 350-355). Nach diesem Prinzip seien die geologischen Abläufe in der Erdgeschichte nicht (sehr) viel anders als heute gewesen. Jedoch: Gerade unter den heutigen Bedingungen würde bei einer durchschnittlichen Höhe des Festlandes von ca. 750 m über dem Meeresspiegel das komplette Festland in höchstens 12-13 Mio. Jahren bis auf Meeresspiegelniveau abgetragen und als Sediment ins Meer verfrachtet werden⁷ (durchschnittliche Erosionsrate heute: 0,06 mm pro Jahr = 600 m in 10 Mio. Jahren; SCHWAB 1998, 146f.).

Dank: Dr. Martin ERNST danke ich für die Mithilfe im Gelände, Simeon LANGE für die Diskussion von Isotopendatierungen, beiden danke ich für Fotoarbeiten und Dr. Michael BRANDT für Hinweise auf Literatur.

Anmerkungen

- ¹ Lithologische Einheiten: Nach Gesteinsmerkmalen voneinander abgrenzbare Schichtpakete.
- ² „Je länger der Zeitraum ist, den eine Schichtlücke umfasst, umso wahrscheinlicher wird ihre Markierung durch diskordante Lagerung“ (GEYER 1973, 230; *Diskordanz*: waagerechte Schichtenbildung über einer tief abgetragenen und tektonisch schräg gekippten Sedimentgesteinsfolge).
- ³ Diskontinuitätsflächen: Schichtflächen, an denen sprunghafte Eigenschaftsänderungen der Sedimente auftreten.
- ⁴ Beispiel für rasche Sedimentverfestigung *heute*: In „einen etwas porösen, aber festen Kalkstein“ vom Boden des Persischen Golfs war „eine Ölsardinendose eingebacken“ (SEIBOLD 1991, 201f.).
- ⁵ Diagenese: Gesamtheit der physikalischen und chemischen Prozesse, bei denen lockere Ablagerungen in festes Sedimentgestein umgewandelt werden, wobei aber die ehemalige Struktur (gut) erkennbar bleibt.
- ⁶ In der Nordsee reichen diese Areale vom Gezeitengebiet bis weit unter 150 m Tiefe; sie „stehen unter der $\pm$ anhaltenden Wirkung der Gezeitenströme und des Grundberührenden Seegangs und liefern Schichtverbände mit $\pm$ starkem Schichtverlust“ (SCHÄFER 1962, 556f.).
- ⁷ Man kann nicht einwenden, dass per Durchtransport (*bypassing*) große, auf dem Festland abgetragene Sedimentmengen über das Schelfgebiet der Schmiedefeld-Formation bis in tiefere Meeresbecken verfrachtet worden seien (vgl. SCHÄFER 2005, 335, 382). Durchtransport ist im Großareal der Eisenoolith-Bildung nicht möglich, weil dort ständig umgelagert wird.

Literatur

- BANKWITZ E, BANKWITZ P, FALK F, LÜTZNER H & MANN M (1997) Schwarzbürger Antiklinorium (I). In: HOTH K, BERGER H-J & MUND G (Red.) Stratigraphie von Deutschland II, Teil I. Cour. Forsch.-Inst. Senck. 200, 19-54.
- BORGER H (2000) Mikromorphologie und Paläoenvironment. Relief, Boden, Paläoklima, 15. Berlin-Stuttgart, 1-243.
- BURMANN G (2001) Acritharchen von Stadtsteinach/Frankwald und die biostratigraphische Stellung des Griffelschiefers (Arenig) im Saxothuringikum nebst Bemerkungen zum Hauptquarzit und zur *Dicranochitina*-Provinz. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 220, 25-62.
- COOPER RA & SADLER PM (2004) The Ordovician Period. In: GRADSTEIN FM, OGG JG & SMITH AG (ed) A Geologic Time Scale 2004. Cambridge, 165-187.
- DAHLGRÜN F (1930) Die stratigraphische Bedeutung der

- neuen Graptolithenfunde im Thüringer Untersilur. Beitr. Geol. Thüringen 2, 23-28.
- DEUBEL F (1929) Erläuterungen z. Geol. Karte v. Preußen u. benachbarten Ländern. Blatt Gräfenenthal. 2. Aufl. Berlin.
- DUNNING GR & KROGH TE (1991) Stratigraphic correlation of the Appalachian Ordovician using advanced U-Pb zircon geochronology techniques. In: BARNES CR & WILLIAMS SH (ed) Geol. Survey of Canada. Paper 90-9. Ottawa, 85-92.
- ELLENBERG J (2000) Die Bildung oolithischer Eisenerze im thüringischen Ordovizium. Geowiss. Mitt. Thüringen, Beih. 9, 57-82.
- ELLENBERG J (2007) Die Schmiedefeld-Formation im Südwesten des Schwarzburger Sattels. In: Thüringischer Geologischer Verein (Hg) Geologie des Altpaläozoikums am Südostrand des Schwarzburger Antiklinoriums. Jena, 11-13.
- ELLENBERG J, BARTZSCH K & SCHIRRMAYER G (1988) Höheres Ordovizium an der SE-Flanke des Schwarzburger Antiklinoriums. Ges. Geol. Wiss. DDR, 16-28; Berlin.
- ENGELHARDT W VON & ZIMMERMANN J (1982) Theorie der Geowissenschaft. Paderborn.
- FALK F & WIEFEL H (2003) Ordovizium. In: SEIDEL G (Hg) Geologie von Thüringen. 2. Aufl. Stuttgart, 108-129.
- FERRETTI A & BARNES CR (1997) Upper Ordovician Conodonts from the Kalkbank limestone of Thuringia, Germany. *Palaeontology* 40, 15-42.
- FLEMMING B & MAI S (1998) Entwicklung der ostfriesischen Küste. In: TÜRKAY M (Hg) Wattenmeer. Kl. Senck.-R. 29, Frankfurt/M., 15-19.
- FUCHS A (1989) Zur Stratigraphie der Gräfenenthaler Schichten (Ordovizium) in Thüringen auf der Grundlage von Conodontenuntersuchungen. Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen 4, 78-82.
- FUCHS A (1990) Bemerkungen zu Stratigraphie und Charakter der ordovizischen Conodontenfauna Thüringens. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1990, 193-214.
- GEBELEIN CD (1969) Distribution, Morphology, and Accretion Rate of recent subtidal Algal Stromatolites, Bermuda. J. Sed. Petrol. 39, 49-69.
- GEYER OF (1973) Grundzüge der Stratigraphie und Fazieskunde, 1. Stuttgart.
- GEYER OF (1977) Grundzüge der Stratigraphie und Fazieskunde, 2. Stuttgart.
- HETZER H (1958) Feinstratigraphie, Sedimentationsverhältnisse und Paläogeographie des höheren Ordoviziums am SE-Rand des Schwarzburger Sattels. Geologie 7, Beih. 23, 1-96.
- HEUSE T (1999) Aspekte der Biostratigraphie, Paläobiogeographie und Palynofazies im Proterozoikum bis Ordovizium des Schwarzburg-Antiklinoriums. Beitr. Geol. Thüringen N.F. 6, 191-208.
- HOTH K, BERGER H-J & MUND G (Red; 1997) Stratigraphie von Deutschland II, Teil I. Cour. Forsch.-Inst. Senck. 200, 1-437.
- KNÜPFER J (1967) Zur Fauna und Biostratigraphie des Ordoviziums (Gräfenenthaler Schichten) in Thüringen. Freiburger Forsch.-H. C 220, 1-79.
- LANGBEIN R (1988) Einführung in die geologische Entwicklung Thüringens. 3. Aufl. Univ. Greifswald, Sektion Geol. Wiss. 1-97.
- LEONHARDT D, HEUSE T, HORN K, TRÖGER K-A & MALETZ J (2005) Der Zeitabschnitt Proterozoikum-Silur in der stratigraphischen Tabelle von Deutschland 2002. Newsl. Stratigr. 41, 25-42.
- LINNEMANN U & HEUSE T (2000) The Ordovician of the Schwarzburg Anticline: Geotectonic setting, biostratigraphy and sequence stratigraphy (Saxo-Thuringian Terrane, Germany). Z. deutsch. geol. Ges. 151, 471-491.
- LINNEMANN U, McNAUGHTON NJ, ROMER RL, GEHMLICH M, DROST K & TONK C (2004) West African provenance for Saxo-Thuringia (Bohemian Massif): Did Armorica ever leave pre-Pangean Gondwana? – U/Pb-SHRIMP zircon evidence and the Nd-isotopic record. Int. J. Earth Sci. 93, 683-705.
- LÜTZNER H, ELLENBERG J & FALK F (1986) Entwicklung der Sedimentationsrate und der Ablagerungsprozesse im Altpaläozoikum Thüringens. Z. geol. Wiss. 14, 83-93.
- LÜTZNER H, LINNEMANN U, MEISEL S & HAHNE K (2001) Sedimentation und Fazies im gefalteten Paläozoikum des Thüringischen Schiefergebirges. In: GAUPP R & KLAUW S VAN DER (Hg) Sediment 2001. Jena. Schriftenr. deutsch. geol. Ges. 13, 113-136.
- MALETZ J & KATZUNG G (2003) Silur. In: SEIDEL G (Hg) Geologie von Thüringen. 2. Aufl. Stuttgart, 130-140.
- MANN M (1996) Paläobathymetrie und Beckenentwicklung im Altpaläozoikum des Schwarzburger Antiklinoriums (Thüringen). Beitr. Geol. Thüringen, N.F. 1996(3), 33-56.
- MENNING M & Deutsche Stratigraphische Kommission (2002) Stratigraphische Tabelle von Deutschland 2002. Potsdam.
- MONTY CLV (1976) The Origin and Development of Cryptalgal Fabrics. In: WALTER MR (ed) Stromatolites. Amsterdam, 193-249.
- REH H (1964) Zur Entstehung der oolithischen Eisenerze im Ordovizium Thüringens. Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Bergbau, Hüttenwesen, Montangeologie, 2. Berlin, 97-128.
- SCHÄFER W (1962) Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. Senckenberg-Buch 41. Frankfurt/M.
- SCHÄFER A (2005) Klastische Sedimente. Fazies und Sequenzstratigraphie. München.
- SCHMIDT W (1940) Ein dendroider Graptolith aus dem Untersilur Thüringens. Beitr. Geol. Thüringen 5, 121-126.
- SCHNEIDER W (1962) Lebensspuren aus der Gräfenenthaler Serie (Ordovizium) am Schwarzburger Sattel. Geologie 11, 954-960.
- SCHNEIDER H-J & WALTER HW (1988) Erzlagerstätten in Sedimenten. In: FÜCHTBAUER H (Hg) Sedimente und Sedimentgesteine. Sediment-Petrologie, II. Stuttgart, 569-681.
- SCHWAB K (1998) Zum Verständnis geologischer Vorgänge und geologischer Zeiträume. In: GUTSCHE E, HÄGELE PC & HAFNER H (Hg) Zur Diskussion um Schöpfung und Evolution. 4. Aufl. Porta-Studie, 6. Marburg, 139-162.
- SEIBOLD E (1974) Der Meeresboden. Berlin.
- SEIBOLD E (1991) Das Gedächtnis des Meeres. München/Zürich.
- STREIF H (1990) Das ostfriesische Küstengebiet. Sammlg. Geol. Führer, 57. Berlin/Stuttgart.
- TRAPPE J & ELLENBERG J (1994) The phosphorites from the Ordovician iron ore deposits in Thuringia, Germany. Zentralbl. Geol. Paläont. I 1992, 1387-1402.
- TUCKER RD, KROGH TE, ROSS RJ & WILLIAMS SH (1990) Time-scale calibration by high-precision U-Pb zircon dating of interstratified volcanic ashes in the Ordovician and Lower Silurian stratotypes of Britain. Earth Planet. Sc. Lett. 100, 51-58.
- TUREKIAN KK (1985) Die Ozeane. Geowissen kompakt, 8. Stuttgart, 202 S.
- VALETON I (1988) Sedimentäre Phosphatgesteine. In: FÜCHTBAUER H (Hg) Sedimente und Sedimentgesteine. Sediment-Petrologie, II. Stuttgart, 543-567.
- VOIGT T, HAHN T, LÜTZNER H & ELLENBERG J (2007) Stratigraphie und Lagerungsverhältnisse des Altpaläozoikums auf den Blättern Steinach, Neustadt und Tettau. In: Thüringischer Geologischer Verein (Hg). Geologie des Altpaläozoikums am Südostrand des Schwarzburger Antiklinoriums. Jena, 30-64.
- WIEFEL H (1974) Ordovizium. In: HOPPE W & SEIDEL G (Hg) Geologie von Thüringen. Gotha/Leipzig, 165-194.
- WINGS O (2000) Ein Hartgrund als neuer Aspekt bei der Interpretation der unterthionischen Solnhofener Plattenkalke. Archaeopteryx 18, 75-92.

Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution?

Teil 1: Ausgangspunkt und Anerkennung eines ungelösten Evolutionsproblems

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baisersbronn

Zusammenfassung: „Makroevolution“ steht für die Entstehung neuer Konstruktionen (JUNKER 2006). Nicht nur Evolutionskritiker, sondern auch manche Evolutionsbiologen halten die Synthetische Evolutionstheorie nicht für geeignet, „Innovationen“ zu erklären. Die auf DARWIN zurückgehende Selektionstheorie könne Variation, Modifikation, Erhalt oder Verlust von Merkmalen erklären, nicht aber das evolutiv Neue. Daher sei eine *qualitative* Unterscheidung zwischen Mikroevolution und Makroevolution angebracht, und für eine Erklärung von Makroevolution müssten Lösungen erst noch gefunden werden. Nach dem sogenannten „Evo-Devo“-Ansatz soll die Lösung in einem besseren Verständnis der Ontogenese (Individualentwicklung, „development“) und ihren Zusammenhängen mit evolutiven Veränderungen liegen. In den letzten Jahren wurde eine Reihe von Entdeckungen gemacht, die auf die Bedeutung dieser Zusammenhänge hinweisen könnten.

In diesem ersten Teil einer Artikelserie über „Evo-Devo“ sollen die Argumente erläutert werden, die diesen neuen Erklärungsansatz nahelegen. Außerdem sollen die Argumente dafür vorgestellt werden, weshalb Evo-Devo-Forscher die Synthetische Evolutionstheorie mit der Selektionstheorie als Kernbestandteil als unzureichend für die Erklärung von Makroevolution ansehen. In den weiteren Folgen sollen die Evo-Devo-Lösungsansätze vorgestellt und kritisch analysiert werden.

Einführung

„Kein Phänomen wurde je in der organischen Natur entdeckt, das nicht innerhalb des Rahmenwerks der modernen, synthetischen Evolutionstheorie interpretierbar gewesen wäre.“ Diesen erstaunlichen Satz formulierte einer der Architekten der synthetischen Evolutionstheorie (Neodarwinismus), Ernst MAYR, in einem Artikel eines Sammelbandes, der anlässlich des 100jährigen Jubiläums der Veröffentlichung von Charles DARWINS *Origin of Species* herausgegeben wurde (MAYR 1959, 10). Diese Einschätzung wurde in vielen populären Artikeln, in den Massenmedien, in Schul- und Lehrbüchern usw. verbreitet. Eine Minderheit von Biologen mahnte jedoch aus verschiedenen Gründen immer wieder erhebliche Erklärungsdefizite der Synthetischen Evolutionstheorie an. Ihre Zahl

scheint in den letzten Jahren zuzunehmen (s. Abschnitt „Die ungelösten Fragen“).

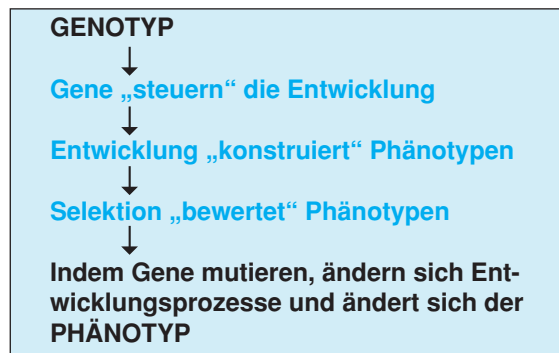
Autoren, die diese Defizite anmahnen, haben meistens einen Lösungsvorschlag zur Hand oder mindestens Hoffnung darauf. Dies gilt auch für die neueren Kritiker aus dem „Lager“ der sogenannten „Evo-Devo“-Forschung. Deren Kritik und Lösungsansätze sollen in einer Artikelserie vorgestellt und bewertet werden.

In diesem ersten Teil soll zunächst der Evo-Devo-Ansatz überblicksartig vorgestellt werden. Da Evo-Devo als Lösungsansatz für offene evolutionstheoretische Fragen der kausalen Evolutionsforschung (Ursachenforschung) in die Diskussion eingebracht wird, soll außerdem dargestellt werden, welche Fragen von den Evo-Devo-Forschern als ungelöst betrachtet werden. Schließlich sollen in diesem ersten Teil weitere Anlässe für Evo-Devo aufgelistet und erläutert werden.

In den folgenden Teilen sollen die zwei wichtigsten Lösungsansätze von Evo-Devo vorgestellt und es soll kritisch bewertet werden, ob damit die als offen erkannten Fragen der kausalen Evolutionsforschung beantwortet werden können.

Was bedeutet „Evo-Devo“? „Evo-Devo“ steht für „*evolutionary developmental biology*“ und mithin für eine Synthese von Erkenntnissen der Erforschung der Entwicklungsbiologie (Ontogenesen [Individualentwicklung] der Lebewesen) und der kausalen Evolutionsforschung. Ziel ist zum einen der Zugang zu den seit langem gesuchten Zusammenhängen zwischen Erbgut (Genotyp) eines Lebewesens und seiner Körpergestalt (Phänotyp). Zum anderen sollen die Vorgänge und Veränderungen während der Ontogenese einen Schlüssel für ein besseres bzw. vollständiges Verständnis evolutionärer Prozesse bereithalten, insbesondere für die Erklärung von Makroevolution. Kennzeichnend für Evo-Devo-Forscher ist die Auffassung, dass der Neodarwinismus bzw. die Synthetische Evolutionstheorie („Modern Synthesis“, hier synonym gebraucht) den evolutionären Wandel nicht vollständig erklären kann. Manche Evo-Devo-Forscher formulieren die Defizite des Neodarwinismus schärfer und halten wesentliche Fragen der Entstehung evolutionärer Neuheiten für ungeklärt (s. u.). Evo-Devo-Forscher verbindet die

Abb. 1: Neodarwinistisches Erklärungsschema



Hoffnung, dass die (ihrer Meinung nach) ungelösten Fragen der Makroevolution durch die neueren Erkenntnisse der Ontogenese-Forschung gelöst werden können.

Evo-Devo ist zur Zeit ein Sammelbecken unterschiedlicher Ansätze und Versuche, methodische und inhaltliche Aspekte der Embryologie in einer neuen Evolutionstheorie zu integrieren. Dabei kann man drei Ansätze unterscheiden (nach LAUBICHLER 2007, 13f.): (1) „Evo-Devo“ steht für die Beschreibung von entwicklungsbiologischen Phänomenen aus einem evolutionären Blickwinkel (z. B. Ursprung und Veränderung der Entwicklungssysteme). (2) Unter „Devo-Evo“ werden Versuche zusammengefasst, Probleme der phänotypischen Evolution durch Phänomene und Prozesse der Ontogenese zu lösen. (3) Schließlich wird die Evolution und Abwandlung von ontogenetischen Programmen unter „developmental evolution“ subsummiert. Der Einfachheit halber werden in dieser einführenden Artikelserie alle Aspekte unter dem gängigsten Kürzel „Evo-Devo“ zusammengefasst.

Ausgangspunkt. Der klassische Neodarwinismus (Synthetische Evolutionstheorie) behauptet, die wesentlichen Fragen der kausalen Evolutionsforschung längst beantwortet zu haben (vgl. das Zitat von E. MAYR eingangs des Artikels). Mikroevolutiver Wandel und Artbildung seien verstanden und Makroevolution sei nichts anderes als eine fortgesetzte Mikroevolution über große Zeiträume (Extrapolation von Mikro- auf Makroevolution; AMUNDSON 2005, 166). Das Erklärungsschema „Zufallsmutation (genetische Ebene) und Auslese (phänotypische Ebene)“ wird als ausreichend für den ganzen Formenwandel betrachtet (Abb. 1). Entsprechend gilt die Beziehung zwischen Genotyp

und Phänotyp als einfach; der genaue Weg vom Genotyp zum Phänotyp wird für das Verständnis evolutiven Wandels als irrelevant betrachtet (AMUNDSON 2005, 166; STOTZ 2005, 349). Kennzeichnend für den Neodarwinismus ist auch eine *gradualistische* Sicht der Evolution (d. h. Evolution verläuft in kleinen Schritten) (SALAZAR-CIUDAD & JERNVALL 2005, 619). So sollen solche Vorgänge, die beispielsweise zu Veränderungen in der Häufigkeit der Gene bei variablen Merkmalen wie Flügelformen oder Färbungen führen, auch erklären, wie z. B. aus Fischen Vierbeiner wurden (vgl. GILBERT et al. 1996, 358).

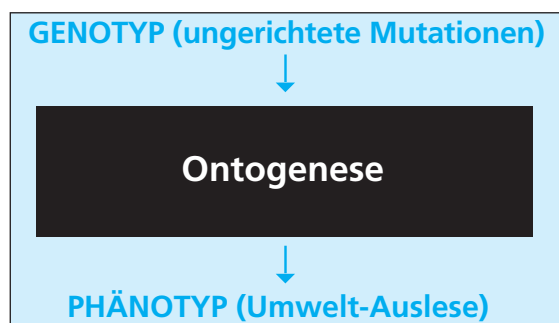
Unter „Evo-Devo“ werden im Einzelnen recht verschiedene Evolutionsmechanismen diskutiert. In vielen Artikeln kristallisieren sich jedoch zwei Aspekte besonders heraus: 1. Evolution beruht weniger auf dem Erwerb neuer Gene und mehr auf *neuartiger Nutzung* vorhandener Gene. 2. Die Vorgänge während der Entwicklung von der befruchteten Eizelle bis zum ausgewachsenen Organismen (vom Genotyp zum Phänotyp) sind der Vorreiter des evolutiven Wandels, nicht die Änderungen im Erbgut. Während die Synthetische Evolutionstheorie als zentralen Vorgang die Anpassung durch natürliche Auslese beinhaltet, sei der zentrale Mechanismus der Evolution neuer organischer Formen die Änderung der Ontogenesen (AMUNDSON 2005, 254).

Geschichtliches. Seit der Zeit DARWINS bis etwa zum Beginn des 20. Jahrhunderts war die Embryologie noch in die Evolutionstheorie integriert (GILBERT et al. 1996, 357; STOTZ 2005, 346). Dies änderte sich im Verlaufe der Entstehung der Synthetischen Evolutionstheorie. Auf die Gründe soll hier nicht eingegangen werden (s. dazu AMUNDSON 2005, GILBERT et al. 1996). Nach der Synthetischen Theorie ist Evolution ein „Epiphänomen“ (eine Begleiterscheinung) der Populationsgenetik, und 1951 beschrieb DOBZHANSKY Evolution als „Änderung der genetischen Zusammensetzung von Populationen“. Die Erforschung der Evolutionsmechanismen war demnach Aufgabe allein der Populationsgenetik; ihr wurde folglich auch das Potential zur Erklärung der Entstehung höherer Taxa und damit auch evolutionärer Neuheiten zugebilligt (GILBERT et al. 1996, 357). Entwicklungsbiologie und Evolutionsforschung gingen getrennte Wege. Manche Autoren sprechen in diesem Zusammenhang von einem „Black Boxing“ der Ontogenese in der Evolutionstheorie (z. B. MÜLLER 2005, 87; Abb. 2). Die Synthetische Theorie war so gesehen nicht wirklich synthetisch.

Die ungelösten Fragen¹

MÜLLER & NEWMAN (2003, 4) formulieren als Ziel des von ihnen herausgegebenen Sammelbandes *Origini-*

Abb. 2: Die Ontogenese als „Black Box“ der Evolutionsmechanismen im Rahmen der Synthetischen Theorie.



nation of Organismal Form, „die Unterscheidung zwischen Entstehung (Innovation) und Diversifikation (Variation) von Formen herauszuarbeiten, indem auf die Vielfalt der Ursachen abgehoben wird, die für den vernachlässigten ersten Aspekt verantwortlich sind, nämlich den Ursprung der organismischen Form.“ Evolutionäre Innovation halten sie für nicht erklärt: „Eine der größeren Lücken in der kanonischen Evolutionstheorie besteht darin, dass man damit scheiterte, diesen Aspekt einzubeziehen.“ Innovationen sind aber sozusagen das „Eigentliche“, das eine Evolutionstheorie erklären muss. Evolutionstheorien, die nur das Überleben des Angepassten, dessen Optimierungen und Spezialisierungen erklären können, sind nicht nur unvollständig, sondern es fehlt ihnen das Wesentliche. Denn: Ohne „arrival of the fittest“ gibt es auch kein „survival of the fittest“.

Evolutionstheorien, die nur das Überleben des Angepassten, dessen Optimierungen und Spezialisierungen erklären können, fehlt das Wesentliche.

In diesem Sinne stellt der Evo-Devo-Forscher Gerd B. MÜLLER (2003, 51) fest: „Nur wenige Prozesse, die oben zusammengestellt sind, werden durch die kanonische neodarwinistische Theorie abgedeckt. Diese betrifft hauptsächlich die Häufigkeit von Genen in Populationen und die Faktoren, die für ihre Variation und Fixierung verantwortlich sind. Obwohl sie sich auf phänotypischer Ebene mit der Modifikation existierender Teile befasst, zielt die Theorie weder auf die Erklärung des Ursprungs der Teile, noch auf die Erklärung ihrer morphologischen Organisation noch der Innovation ab. In der Welt des Neodarwinismus war der motivierende Faktor für morphologische Veränderung natürliche Selektion, die für die Modifikation und den Verlust von Teilen verantwortlich gemacht werden kann. Selektion besitzt aber keine innovative Fähigkeit: sie eliminiert oder erhält, was existiert. Die generativen und Ordnungsaspekte der morphologischen Evolution fehlen daher der Evolutionstheorie.“ Hier wird klar zwischen „Variation“, „Modifikation“, „Verlust“ und „Erhaltung des bereits Existierenden“ einerseits und „Ursprung der [Bau-]Teile“, „morphologischer Organisation“ und „Innovation“ andererseits unterschieden (Tab. 1). Und nur Ersteres werde durch den Neodarwinismus erklärt; Letzteres sei darin abwesend.

Im gleichen Artikel stellen diese beiden Autoren 24 offene Fragen aus vier Teilgebieten der Evolutionsforschung zu den Mechanismen der Makroevolution zusammen. Die Fragen könnten kaum grundsätzlicher sein, und es kann wohl keinen Zweifel geben, dass angesichts eines solchen

Neodarwinismus erklärt	Evo-Devo soll erklären
„Variation“	„Entstehung der [Bau-]Teile“
„Modifikation“	„morphologische Organisation“
„Verlust“	„Innovation“
„Erhaltung des bereits Existierenden“	„Origination“
(nur) Anpassung durch natürliche Selektion	Änderung der Ontogenesen

Bergs offener Fragen und angesichts des von den Autoren konstatierten *qualitativen* Unterschieds von Mikro- und Makroevolution die Mechanismen der Makroevolution nicht als geklärt gelten können. In Tab. 2 sind neun dieser 24 Fragen und drei weitere Gebiete mit offenen Fragen in Übersetzung zusammengestellt. Eine ähnliche Liste stellte MÜLLER (2007) zusammen.

MÜLLER & NEWMAN (2003, 7) folgern: „Mit anderen Worten: der Neodarwinismus hat keine Theorie für die Entstehung. Daraus folgt, dass die gegenwärtige Evolutionstheorie vorhersagen kann, was erhalten bleibt, aber nicht, was neu erscheinen wird.“ Und weiter: „Es fehlt immer noch eine Evolutionstheorie, die speziell die morphologischen Aspekte der Evolution betrifft und die Wechselwirkungen zwischen epigenetischen und genetischen Aspekten integriert.“

Ähnlich fasst THEISSEN (2006) den Begriff „Makroevolution“: „Ich werde den Begriff Makroevolution in einem engeren Sinne nur für diejenigen Evolutionsprozesse verwenden, die Innovationen (oder Neuheiten) hervorbringen oder Veränderungen in den Körperbauplänen“; dann stellt er fest: „Indem daran festgehalten wurde, dass Evolution graduell sein müsse und dass makroevolutionäre Muster vollständig und alleine durch das Wirken der natürlichen Selektion und durch Anpassung an die Umwelt erklärt werden könnten, machte die Synthetische Theorie überzogene Behauptungen

Tab. 1: Erklärungsinhalte bzw. -ziele des Neodarwinismus und von Evo-Devo gemäß Einschätzungen von einigen Evo-Devo-Forschern.

Tab. 2: Offene Fragen zur morphologischen Evolution nach MÜLLER & NEWMAN (2003)

1. Burgess shale-Effekt: Weshalb entstanden die Baupläne der Vielzeller explosionsartig?	notypischen Raums verwirklicht?
2. Homoplasie: Weshalb entstehen ähnliche Gestalten unabhängig und wiederholt?	8. Atavismen: Weshalb erscheinen Merkmale, die lange Zeit in einer Linie verschwunden waren, erneut?
3. Konvergenz: Weshalb produzieren entfernt verwandte Linien ähnliche Designs?	9. Geschwindigkeit: Weshalb sind die Raten morphologischer Veränderungen ungleich?
4. Homologie: Weshalb organisieren sich Bauelemente als fixierte Baupläne und Organformen?	MÜLLER & NEWMAN listen weitere 15 offene Fragen aus diesen Gebieten auf:
5. Neuheit: Wie werden neue Elemente in bestehende Baupläne eingeführt?	• Beziehung zwischen Genotyp und Phänotyp in Ontogenese und Phylogenese
6. Modularität: Weshalb werden Design-Einheiten wiederholt verwendet?	• Epigenese und ihre Rolle in der morphologischen Evolution
7. Constraint: Weshalb sind nicht alle Design-Optionen eines phä-	• Theorie der morphologischen Evolution

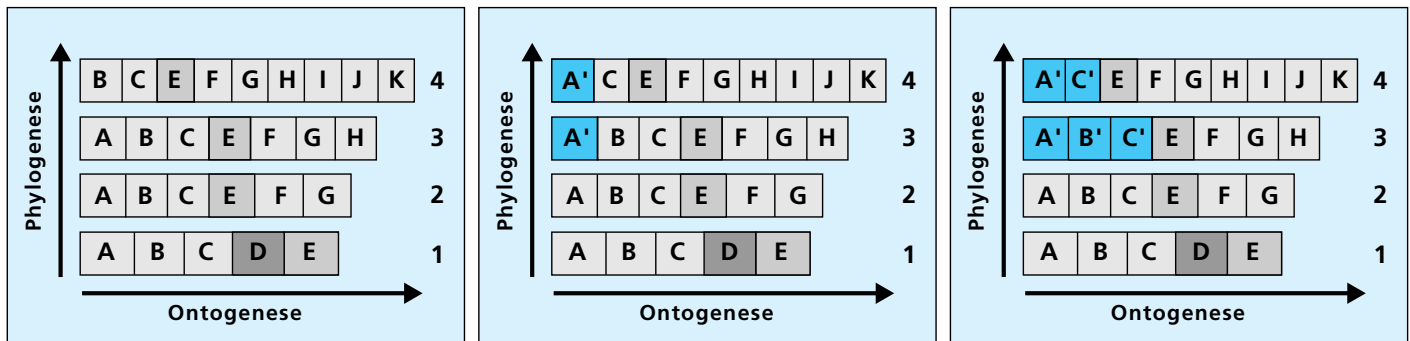


Abb. 3: Links: Rekapitulationsschema nach HAECKEL (nach GOULD 1977, vereinfacht. Die Organismen 1-4 bilden eine Abstammungsreihe. Durch schrittweise Addition neuer Stadien (F-K) an die ursprüngliche Ontogenese (von Organismus 1) und Verlust mancher embryonalen Stadien (z. B. D in 2) geschieht der Merkmalswandel. Mitte und rechts: Zahlreiche Befunde fordern in evolutionstheoretischer Perspektive Änderungen in frühen embryonalen Stadien (A', B', C'). (Näheres im Text)

und verließ daher den Bereich der Wissenschaft und entwickelte sich zu einer Ideologie ... Während jedoch diese Prinzipien leicht erklären mögen, wie irgendeine Art von Organismus Ausgangspunkt für einen *optimierten* Organismus wird (welches Kriterium man auch zugrundelegt), ist kaum erkennbar, wie sie den *Ursprung* beispielsweise der Eukaryoten, der Pflanzen und Tiere von Prokaryoten, erklären kann. Studien an digitalen Organismen legen nahe, dass komplexe Funktionen durch Zufallsmutationen und natürliche Selektion entstehen können (Lenski et al., 2003), doch in welchem Ausmaß solche in silico-Studien evolutionäre Ereignisse in lebenden Organismen widerspiegeln, bleibt unklar“ (S. 352; Hervorhebung im Original). Die Studien von LENSKI et al. (2003) können in der Tat nicht als Modellierung von Makroevolution gelten, wie BERTSCH & WALDMINGHAUS (2005) gezeigt haben.

GILBERT (2000, 706) betrachtet die Entwicklungsgenetik als fehlende Komponente der Synthetischen Theorie, die auch makroevolutionäre Phänomene erklären könne; es sei eine neue evolutionäre Synthese notwendig. Ähnlich WAGNER et al. (2000, 819 und 822): „Bislang blieb die Erklärung evolutionärer Innovationen außerhalb der Reichweite der klassischen evolutionären Genetik. ... Evolutionäre Innovationen sind außerhalb des Bereichs aller gegenwärtiger Forschungsprogramme.“ Und schließlich schreiben LEDON-RETTIG et al. (2008): „Einer der bedeutendsten ungelösten Problembereiche in der Biologie ist das Verständnis, wie neue, komplexe Phänotypen entstehen, sowohl in der Ontogenese als auch in der Stammesgeschichte.“

Weitere Anlässe für Evo-Devo

Die Aufgabe der kausalen Evolutionsforschung galt für viele mit der Synthetischen Theorie als bereits erledigt. Mittlerweile aber steht das Schlagwort „Evo-Devo“ für die Verheißung, man könne damit evolutionstheoretische Probleme lösen, die eigentlich schon vom Tisch waren, allen voran das im letzten Abschnitt genannte Problem der Entstehung von Neuheiten (Makroevolution). Welche weiteren Befunde förderten den Evo-Devo-Ansatz?

Flexibilität embryologischer Merkmale und Kritik am Biogenetischen Grundgesetz

Der hier an erster Stelle genannte Anlass ist lange bekannt und viel diskutiert, wurde aber vor dem Aufkommen von Evo-Devo in der Mechanismenfrage der Evolution wenig beachtet. Zum Verständnis muss kurz ausgeholt werden.

Organismen bestehen nicht aus Merkmalen, die unabhängig voneinander ihre Funktionen ausüben, sondern ihre Merkmale sind das Ergebnis wechselwirkender, verschachtelter ontogenetischer Entwicklungswege. Daher nahm man früher an, dass frühere ontogenetische Entwicklungsstadien konservativer sind als spätere (von Baers Regel). Denn die Erwartung lag nahe, dass Mutationen in frühen Stadien wegen der Verflechtungen der ontogenetischen Entwicklungswege zu viele schädliche „Nebenwirkungen“ haben müssten, um sich durchsetzen zu können. Daher sollten nur die späteren Stadien nennenswert durch Evolution veränderbar sein. Diese Sicht läuft darauf hinaus, dass Evolution im Wesentlichen durch Hinzufügung neuer Merkmale erfolgt – eine Sichtweise, die gut zum Biogenetischen Grundgesetz passt: die Ontogenese wiederholt danach in Kurzform die Stammesgeschichte (Phylogenese); Merkmale werden bevorzugt in späteren Ontogenese-Stadien (= terminal) hinzugefügt und die Ontogenesen werden im Laufe der Zeit komprimiert.

Es hat sich jedoch mehr und mehr gezeigt, dass embryologische Merkmale in allen Stadien extrem flexibel sind (WILLMER 2003, 35; vgl. Abb. 3). Komplette Organe wie beispielsweise das Nervenrohr und grundlegende Teile der Körperorganisation werden bei verschiedenen Wirbeltieren auf unterschiedlichen ontogenetischen Wegen gebildet; das gilt auch für frühe Stadien. Alle ontogenetischen Entwicklungsstadien erweisen sich folglich in evolutionstheoretischer Perspektive als „evolutionsfähig“, auch die ganz frühen; eine ausgesprochene Konservierung bestimmter Stadien – wie früher angenommen – scheint es nicht zu geben (ARTHUR 2002, 757; vgl. RICHARDSON et al. 1997). Wenn aber alle Stadien der Ontogenese veränderbar sind, rücken Änderungen der Ontogenese in den Fokus: ein Anlass für Evo-Devo: Wenn *konstruktive* Änderungen *früher* Phasen der Ontogenese experimen-

tell belegt werden könnten, wäre damit vielleicht das Problem lösbar, dass kleinschrittige Änderungen von Endstadien der Ontogenese die Entstehung neuer Konstruktionen nicht erklären: Vielleicht geht es mit größeren Sprüngen? Sprunghaft verlaufende Evolution wird wieder hoffähig (THEISEN et al. 2006; s. u.).

Selektion braucht Hilfe: Vorsortierte Variabilität

Viele Forscher halten das Wirken der Umweltselektion im Verein mit dem Auftreten ungerichteter Mutationen für unzureichend, um die Entstehung evolutiver Neuheiten zu erklären (ARTHUR 2004, 25). Selektion sei zudem nicht kreativ, sondern destruktiv (vgl. ARTHUR 2004, 35f. und Kastentext). Für eine wirkungsvolle Selektion sei eine Art *Vorsortierung* der auszulesenden Varianten erforderlich. Die Produktion der Varianten müsse selbst eine gewisse *Richtung* vorgeben; dazu erhofft man sich wichtige Hinweise aus der Schnittstelle zwischen Genotyp und Phänotyp. Kennzeichnend für Evo-Devo-Ansätze ist also die Suche nach Quellen der Variabilität, die nicht von Zufallsmutationen gespeist werden, sondern eine *interne* Richtungsvorgabe während der Ontogenese bereithalten (ARTHUR 2004, x, 55). Die Lösung für die Schwäche des Tandems Selektion und richtungslose Mutationen erhofft man sich im Nachweis richtungsgebender Faktoren durch Veränderungen der Ontogenese.

Entdeckung der Regulationsgene und ihre Verbreitung

In den 1980er Jahren wurden die Homeobox-Gene und andere Masterkontrollgene entdeckt. Sie haben zentrale Regulationsaufgaben in der ontogenetischen Formbildung. Bald stellte sich heraus, dass auch entfernt verwandte Tiergruppen oft dieselben Regulationsgene besitzen. Der Entwicklung sehr verschiedenartiger Organismen liegen also die gleichen oder sehr ähnliche Mechanismen zugrunde (vgl. Abb. 4). Das war eine große Überraschung. AMUNDSON (2005, 5) spricht von „schockierenden genetischen Homologien“, die die Formbildung nicht-homologer Strukturen beeinflussen (z. B. Beine von Wirbeltieren und Gliederfüßern, Abb. 4). Die Homologie erstreckt sich nicht nur auf einzelne Gene, sondern sogar auf ganze Signalübertragungswege: Homologe Proteine sind in verschiedenen Organismen in einer homologen Weise arrangiert, üben aber z. T. verschiedene Funktionen in nicht-homologen Organen aus (GILBERT 2003, 763).

Die Existenz der Regulationsgene und ihre Verbreitung legten ein einschneidendes Umdenken über Evolutionsmechanismen nahe, denn gegenüber bisherigen Vorstellungen ergab sich ein Para-

Eine neue „Schöpfungswissenschaft“?

„Wie kann eine Evolutionstheorie ernstgenommen werden, die vorgibt, die Entstehung der Lebewesen ... zu erklären, ... wenn alles, was sie uns erzählt, darin besteht, dass verschiedene Zerstörungsraten die Zusammensetzung des Erbguts der Populationen verändern? Wie sind die neuen Varianten, die die natürliche Selektion in den Populationen verbreitet, erstmals erschaffen worden?

Obwohl der Begriff 'Schöpfungswissenschaft' anrühige Assoziationen beinhaltet, weil er häufig von einigen religiösen Fundamentalisten verwendet wird, brauchen wir wirklich eine Art 'Schöpfungswissenschaft' (in einem anderen Sinne dieses Begriffs) als einen Hauptbestandteil der Evolutionstheorie.“ (ARTHUR 2004, 36)

dox: „Woher kommt die Vielfalt, wenn die Gene hochkonserviert sind?“ (ARTHUR 2002, 758). Auch dafür werden Antworten in der Ontogenese gesucht. ARTHUR (2002, 757) bezeichnet denn die Entdeckung der Homeobox Anfang der 1980er Jahre als Startschuss für Evo-Devo.

Frühe Komplexität

Wie eben dargelegt, erbrachte der Vergleich von Regulationsgenen entfernt verwandter Tierstämme überraschend große Gemeinsamkeiten (tiefe Homologien auf genetischer Ebene). Berühmt ist *pax6*, das Masterkontrollgen für die Entwicklung sowohl von Linsenaugen wie auch von Komplexaugen (vgl. Abb. 5). Oder das *dll*-Gen, das bei der Entwicklung der Wirbeltiergliedmaßen ebenso zum Einsatz kommt wie bei den Beinen der Gliederfüßer oder den Füßchen der Stachelhäuter (Abb. 4).

Da eine konvergente (unabhängige) Evolution von gleichen Regulationsgenen als äußerst unwahrscheinlich gelten muss (s. z. B. GILBERT 2003, 753), nimmt man an, dass die gemeinsamen Vorfahren bereits die entsprechenden Gene besaßen, die aber z. T. ursprünglich im Organismus andere Funktionen hatten als heute (ARTHUR 2002, 761). Da viele grundlegend wichtige Regulationsgene in verschiedensten Tierstämmen nachgewiesen wurden, läuft dieser Befund auf einen unerwartet komple-

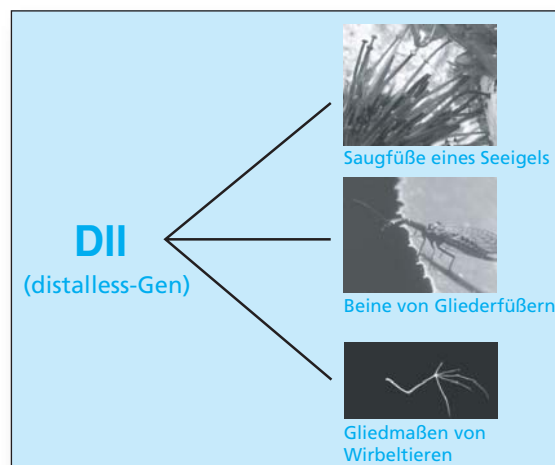


Abb. 4: Das Regulationsgen *dll* (distalless) bzw. das homologe Gen *dlx* codiert für ein Steuerprotein der Transkription (mit einem besonderen Abschnitt, der Homeodomäne, welche an der DNA andockt), das während der Embryonalentwicklung verschiedenster Tierstämme (wie abgebildet) exprimiert wird, in z. T. sehr verschiedenen, nicht homologen Strukturen (Extremitäten verschiedener Tierstämme).

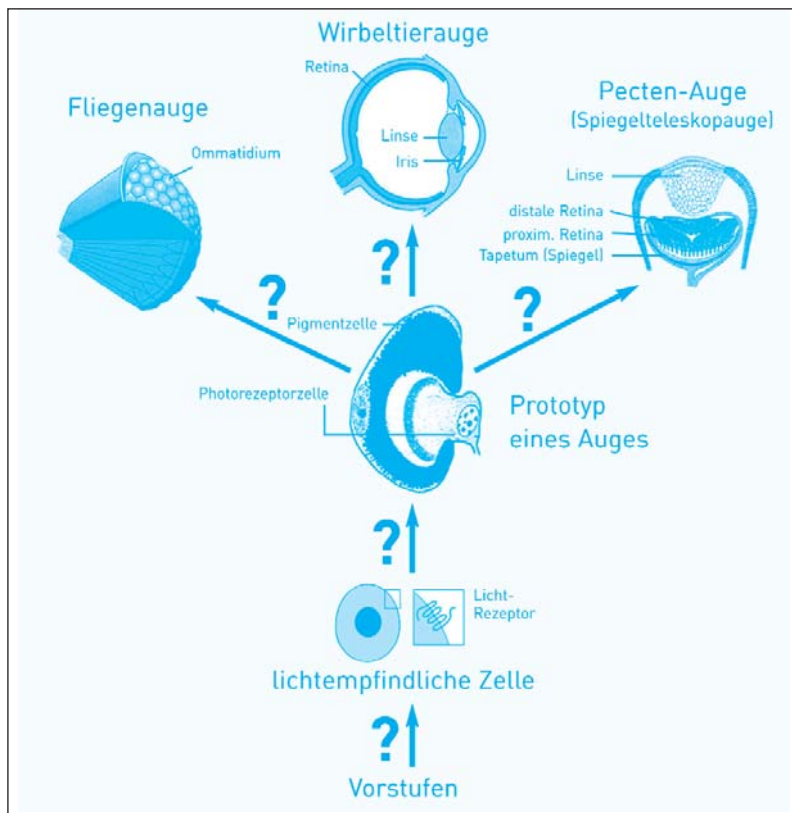


Abb. 5: Alle bekannten Augentypen, vom einfachsten bis zu Linsen-, Komplex- und Spiegelteleskopauge werden in ihrer Entwicklung von denselben Steuerungen „angeschaltet“: Genetische Homologie trotz morphologisch ausgeprägter Nicht-Homologie.

zen Vorläufer der Tierstämme (den sog. Urbilaterier, gemeinsamer Vorfahr aller zweiseitig symmetrischen Tiere) hinaus (CARROLL 2005, 144).

Dies hat gravierende Folgen für das Verständnis von Evolution. Die Unterschiede zwischen den Tierstämmen liegen weniger in der Anwesenheit oder Abwesenheit von (Regulations-)Genen begründet, sondern mehr in deren *Nutzung* (AMUNDSON 2005, 7; CARROLL 2005, 78). Gene können daher nicht der alleinige Schlüssel zum Verständnis der Evolution sein. Gegenüber früher resultieren daraus ganz neue Fragen über Evolutionsmechanismen; die Antworten erhofft man sich aus der Ontogenese.

Überraschend wenige Gene

Die systematische Ermittlung (Sequenzierung) der kompletten Erbinformation von Lebewesen (Genome) hat ein weiteres überraschendes Ergebnis gebracht: Die Anzahl der Gene ist erheblich geringer als früher vermutet (LAUBICHLER 2005, 327). Ebenso ist der *Unterschied* der Anzahl der Gene bei verschiedenen komplexen Tieren überraschend gering; es gibt also keine ausgeprägte Korrelation zwischen der Komplexität des Organismus und der Komplexität seines Erbguts. Auch diese Befunde bringen das neodarwinistische Erklärungsschema (Abb. 1) in Schwierigkeiten. Denn auch aus diesem Befund folgt: Evolution heißt häufig: Gene wurden nicht schrittweise neu erworben, sondern schon vorhandene Gene wurden verschieden genutzt (DUBOULE & WILKINS 1998, 55). Der Schlüssel zum

Verständnis der zugrundeliegenden Mechanismen sollte wiederum in der Ontogenese liegen.

Kambrische Explosion und Punktualismus fordern schnelle Evolution

Ein weiterer – nicht neuer – Anlass für den Evo-Devo-Ansatz ist das plötzliche Auftreten der Tierstämme im Fossilbericht, und zwar sowohl bei der sogenannten kambrischen Explosion als auch bei anderen kleineren „Explosionen“. Hier könnte in der Ontogenese ein Erklärungsschlüssel liegen, denn kleine Änderungen in der Regulation und in den Entwicklungskaskaden könnten größere Folgen für den Phänotyp haben. Da die wichtigsten Gene schon in den Vorläufern der Tierstämme vorhanden gewesen sein sollen, die im Kambrium fossil in Erscheinung traten (s. o.), hätten auf dieser Basis die unterschiedlichen Tierstämme schnell entstehen können (CARROLL 2005, 138ff.).

Auch aus solchen Überlegungen resultiert eine neue Offenheit für evolutive Sprünge (Saltationen) (AMUNDSON 2005, 250). Dafür könnte die Ontogenese einen Schlüssel liefern. Denn wenn in der Ontogenese kleine Ursachen große Wirkung zeigen können (s. o.), wären damit möglicherweise die fossilen Diskontinuitäten erklärbar. Darüber hinaus hoffen manche Biologen, auf diese Weise das Problem des *Beginns* der Entstehung neuer Baupläne lösen zu können: Wie konnten neue Konstruktionen evolutiv etabliert werden, obgleich sie anfänglich noch nicht funktional waren und daher eigentlich per Selektion hätten eliminiert werden müssen?

Makroevolution braucht andere Mechanismen als Mikroevolution

Die klare Unterscheidung zwischen Mikroevolution und Makroevolution (s. Abschnitt „Die ungelösten Fragen“) geht bei Evo-Devo-Forschern häufig Hand in Hand damit, dass für beide Vorgänge unterschiedliche *Mechanismen* postuliert werden. Die Evolutionmechanismen des Neodarwinismus werden dabei nicht in Frage gestellt, sondern als ergänzungsbedürftig betrachtet. Zusätzliche Mechanismen müssten ontogenetische Vorgänge berücksichtigen (AMUNDSON 2005, 3). Während die Synthetische Evolutionstheorie als zentralen Vorgang die Anpassung durch natürliche Auslese beinhaltet, sei der zentrale Mechanismus der Evolution neuer organischer Formen die Änderung der Ontogenese (AMUNDSON 2005, 254; vgl. Tab. 1).

Populationsgenetik und Entwicklungs-genetik beschreiben also zwei zu unterscheidende, wenn auch keine alternativen Evolutionsmechanismen. Beide tragen zur Erklärung phänotypischer Evolution bei (WAGNER 2000, 95). Damit kommen wir zu einem letzten Punkt.

Selektionstheorie und Populationsgenetik sind ungenügend

Dieser Punkt greift das im Abschnitt „Die ungelösten Fragen“ Gesagte auf. Populationsgenetische Betrachtungen könnten nur einen Teil des evolutionären Wandels erfassen, und ungerichtete Mutationen sowie die Selektion seien unzureichend, um die Entstehung des Neuen in der Evolution zu erklären (WAGNER & LAUBICHLER 2004, 97; LAUBICHLER 2005). Das Neue in der Evolution brauche auch eine Neuprogrammierung. Evo-Devo-Forscher betrachten die Selektionstheorie nur als die halbe Antwort auf die Frage nach den Mechanismen der Evolution; deren „kreative Seite“ werde nicht erfasst (vgl. ARTHUR 2004, 199). Durch diese Änderungen könne auch eine *Gerichtetheit* des evolutionären Wandels ermöglicht werden (ARTHUR 2004, 201).

Zwischenfazit und Ausblick

Eine neue Suche nach leistungsfähigen Evolutionsfaktoren ist also durch einige neuere, überraschende Befunde aus der Genomforschung motiviert. Andere Gründe sind nicht neu, sondern werden angesichts der neuen Daten in einem anderen Licht gesehen, z. B. die Grenzen der Umweltselektion. Manche bisher allgemein akzeptierten Antworten werden damit relativiert oder gar in Frage gestellt. Ein solcher Vorgang geschieht in der Regel nur, wenn neue Lösungen in Sicht sind oder wenigstens Hoffnung darauf besteht. Die Ansätze, mit denen dabei im Rahmen von „Evo-Devo“ gearbeitet wird, sollen in den folgenden Teilen dieser Artikelserie dargestellt und kritisch analysiert werden.

Anmerkung

- ¹ Alle zitierten Autoren gehen davon aus, dass es evolutionstheoretische Lösungen für diese Fragen gibt; sie sollen nicht für eine grundsätzliche Evolutionskritik vereinnahmt werden. Übersetzungen aus dem Englischen durch den Autor.

Literatur

- AMUNDSON R (2005) The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought. The Roots of Evo-Devo. Cambridge.
- ARTHUR W (2002) The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature* 415, 757-764.
- ARTHUR W (2004) Biased embryos and evolution. Cambridge.
- BERTSCH E & WALDMINGHAUS T (2005) Evolution virtueller Lebewesen? *Stud. Int. J.* 12, 34-35.
- CARROLL SB (2001) The big picture. *Nature* 409, 669.
- CARROLL SB (2005) Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom. London.
- DUBOULE D & WILKINS AS (1998) The evolution of „bricolage“. *Trends in Genetics* 14, 54-59.
- GILBERT SF, OPITZ JM & RAFF RA (1996) Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology. *Dev. Biol.* 173, 357-372.
- GILBERT SF (2000/2003) Developmental Biology, 6th ed./ 7th ed. Sunderland, MA.
- GOULD SJ (1977) Ontogeny and phylogeny. Harvard University Press.
- JUNKER R (2006) Zur Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution. *Stud. Int. J.* 13, 59-67.
- LAUBICHLER MD (2005) Das Forschungsprogramm der evolutionären Entwicklungsbiologie. In: KROHS U & TOEPFER G (Hg) Philosophie der Biologie. Frankfurt/M, S. 322-337.
- LAUBICHLER MD (2007) Does history recapitulate itself? Epistemological reflections on the origins of evolutionary developmental biology. In: LAUBICHLER MD & MAIENSCHNIG J (eds) From Embryology to Evo-Devo. Cambridge, London, S. 13-33.
- LEDON-RETTIG CC, PFENNIG DW & NASCONE-YODER H (2008) Ancestral variation and the potential for genetic accommodation in larval amphibians: implications for the evolution of novel feeding strategies. *Evol. Dev.* 10, 316-325.
- LENSKI R, OFRIA C, PENNOCK RT & ADAMI C (2003) The evolutionary origin of complex features. *Nature* 423, 139-144.
- MAYR E (1959) Darwin and the Evolutionary Theory in Biology. In: MEGGERS BJ (ed) Evolution and Anthropology: A Centennial Appraisal. Brooklyn, NY, pp 1-10.
- MÜLLER GB (2003) Homology: The Evolution of Morphological Organization. In: MÜLLER GB & NEWMAN SA (eds) Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology. Vienna Series in Theoretical Biology. Cambridge, MA, pp 51-69.
- MÜLLER GB (2005) Evolutionary Developmental Biology. In: WUKETITS FM & AYALA FJ (eds) Handbook of Evolution. Weinheim, pp 87-115.
- MÜLLER GB (2007) Evo-Devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat. Rev. Genet.* 8, 943-949.
- MÜLLER GB & NEWMAN SA (2003) Origination of Organismal Form: The Forgotten Cause in Evolutionary Theory. In: MÜLLER GB & NEWMAN SA (eds) Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology. Vienna Series in Theoretical Biology. Cambridge, MA, pp 3-12.
- PENNISI E (2008) Modernizing the Modern Synthesis. *Science* 321, 196-197.
- RICHARDSON MK, HANKEN J, GOONERATNE ML, PIEAU C, RAYNAUD A, SELWOOD L & WRIGHT GM (1997) There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates. *Anat. Embryol.* 196, 91-106.
- SALAZAR-CIUDAD I & JERNVALL J (2005) Graduality and Innovation in the Evolution of Complex Phenotypes: Insights from Development. *J. Exp. Zool.* 304B, 619-631.
- STOTZ K (2005) Geschichte und Positionen der evolutionären Entwicklungsbiologie. In: KROHS U & TOEPFER G (Hg) Philosophie der Biologie. Frankfurt/M, S. 338-356.
- THEISSEN G (2006) The proper place of hopeful monsters in evolutionary biology. *Theor. Biosci.* 124, 349-369.
- WAGNER GP (2000) What is the promise of Developmental Evolution? Part I: Why Is Developmental Biology Necessary to Explain Evolutionary Innovations? *J. Exp. Zool.* 288, 95-98.
- WAGNER GP, CHIU C-H & LAUBICHLER M (2000) Developmental evolution as a mechanistic science: The inference from developmental mechanisms to evolutionary processes. *Amer. Zool.* 40, 819-831.
- WAGNER GP & LAUBICHLER MD (2004) Rupert Riedl and the Re-Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology: Body Plans and Evolvability. *J. Exp. Zool.* 302B, 92-102.
- WILLMER P (2003) Convergence and Homoplasy in the Evolution of Organismal Form. In: MÜLLER GB & NEWMAN SA (eds) Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology (Vienna Series in Theoretical Biology). Cambridge, MA, pp 33-49.

Ruineneidechsen: Makroevolution oder Polyvalenz?

Rapide Anpassung, Makroevolution und Hinweise auf programmierte Variabilität bei *Podarcis sicula* (Sauria: Lacertidae)

Christoph Heilig, Weihungstr. 14, 89171 Illerkirchberg

* Mit Stern gekennzeichnete Begriffe werden auch im Glossar auf Seite 81 erklärt.

Zusammenfassung: Die Ergebnisse verschiedener Untersuchungen zu Ruineneidechsen (*Podarcis sicula*) aus der Familie der Echten Eidechsen (Lacertidae) werden diskutiert. Bei dieser Eidechsenart sollen erhebliche mikroevolutive* und sogar makroevolutive* Veränderungen in einem Zeitraum von nur 36 Jahren entstanden sein. Während die Veränderungen im Bau der Gliedmaßen und des Schädels (und der daraus resultierenden Beißkraft) lediglich rapid ablaufende Mikroevolutionsprozesse (Variation) belegen, soll auch eine innerhalb von nur etwa 30 Generationen angeblich neu entstandene Struktur im Verdauungstrakt der Eidechsen ebenfalls auf Anpassung zurückgeführt werden und durch ungerichtete Prozesse hervorgebracht worden sein. Dabei handelt es sich um sogenannte „Cecal Valves“ – Blinddarmklappen, die den Verdauungsvorgang verlangsamen und bei schwerverdaulicher pflanzlicher Nahrung von Vorteil sind. Diese Struktur wird von den Autoren als makroevolutive Neue-

rung (Konstruktion) ausgegeben, in den Medien als solche gefeiert und in mehreren Kommentaren von Biologen auch als Argument gegen das Schöpfungsparadigma vorgebracht.

Die Einordnung als makroevolutive Neuerung ist jedoch bei weitem nicht so schlüssig, wie es auf den ersten Blick scheinen mag. So ist durchaus denkbar, dass die Klappen-Struktur lediglich eine mikroevolutive (mutative) Veränderung bereits bestehender Strukturen darstellt, selbst wenn ihre genetische Grundlage in der besagten Population *de novo* entstanden sein sollte. Falls die Forscher Recht behalten sollten und die erstmalige Entstehung der notwendigen genetischen Information tatsächlich Makroevolution wäre, kann dennoch eine alternative Deutung der Daten vertreten werden: Die betreffende Struktur könnte eine mikroevolutive Ausprägung eines von Anfang an bestehenden Potentials einer polyvalenten* Stammform der untersuchten Population von *P. sicula* sein.

Abb. 1: Überblick über die geographische Situation nach NEVO et al. (1972), in welcher die Umsiedlungen der Eidechsen stattfanden: Individuen der Art *Podarcis sicula* wurden von Pod Kopište nach Pod Mrčaru gebracht und Eidechsen der Art *P. melisellensis* von der letztgenannten Insel auf erstere.

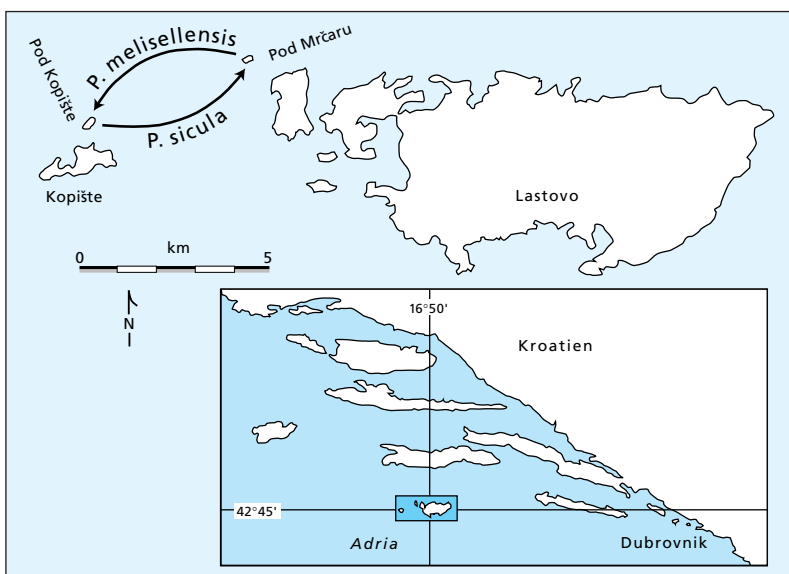
Die Ausgangssituation

NEVO et al. (1972) berichteten von einem im Jahr 1971 begonnenen Experiment, das nun – 36 Jahre später – spannende Ergebnisse lieferte. NEVO und Mitarbeiter hatten damals die Eidechsenart *Podarcis sicula* in ein neues Habitat (Lebensraum) einge-

führt, um zu untersuchen, wie sich ihre Neuan-siedlung auf die dort bereits ansässige Population der Mauereidechsen-Art *P. melisellensis* auswirken würde.¹

Die Eidechsen. Am 14. August 1971 wurden fünf erwachsene Paare der Spezies *P. sicula* von der winzigen kroatischen Insel Pod Kopište in das geographische Zentrum des benachbarten Eilandes Pod Mrčaru gebracht und umgekehrt fünf Paare von *P. melisellensis* von Pod Mrčaru nach Pod Kopište (Abb. 1; zu Informationen über die Inseln siehe den nächsten Abschnitt). Die ausgetauschten Exemplare der beiden Arten hatten in etwa dieselben Maße. Die Vertreter von *P. sicula*, welche für uns von Interesse sind, wiesen laut NEVO und Mitarbeitern im Durchschnitt ein Gewicht von 6,04 g (Männchen) bzw. 3,92 g (Weibchen) und eine Größe von durchschnittlich 65,4 mm (Männchen) bzw. 58 mm (Weibchen) auf.

Da die Fortpflanzungszeit zum Zeitpunkt des Aussetzens bereits zu Ende gegangen war, nahmen die Autoren an, dass es erst im Frühjahr 1972 zu Nachwuchs kommen würde. Auf Pod Mrčaru lebten zum Zeitpunkt der Ansiedlung zwei *Lacerta*-Arten (wovon *L. melisellensis*, wie in Fußnote 1 erwähnt, heute zur *Podarcis*-Gattung gerechnet



wird). Während „*Lacerta*“ / *P. melisellensis* überwiegend im Zentrum der Insel vorkam, wo es eine reiche Pflanzenbedeckung gab, befand sich *L. oxycephala* (heute: *Archaeolacerta oxycephala*) größtenteils in den Randgebieten auf steinigen Kliffs.

P. sicula war nach Angabe der Autoren die einzige Eidechsenart, die auf Pod Kopište zum Zeitpunkt der Übersiedlung lebte. Laut NEVO et al. (1972, 189) waren die *sicula*-Vertreter schneller, wachsender und aggressiver, wenn man versuchte, sie einzufangen, als *L. melisellensis* auf Pod Mrčaru.

Aufgrund des ähnlichen Umfelds dachten die Forscher um NEVO, dass „dies das ideale Insel-Paar war, um durch experimentelle Einführung zwischenartliche Konkurrenz zu untersuchen“ (NEVO et al. 1972, 187). Der Fokus der von ihnen begonnenen Untersuchung lag also besonders auf der Wechselwirkung der eingeführten Spezies mit den beiden bereits dort ansässigen Lacertidae-Arten (s.o.). Sie äußerten die Hoffnung, dass sie „oder andere Biologen die Dynamik dieser Einführungen über eine mehrere Jahre währende Periode hinweg verfolgen können, um weitere Einsichten in die Konkurrenz-Dynamik zwischen *L. melisellensis* und *L. sicula* zu erlangen.“²

Die Inseln. Die Lage der Inseln geht aus Abb. 1 hervor. Beide liegen inmitten des Südadriatischen Meeres nahe der größeren Insel Lastovo und gehören heute zu Kroatien.

Nach NEVO et al. (1972) weist Pod Kopište, der ursprüngliche Lebensraum der Ruineneidechsen (*P. sicula*), eine Fläche von 0,09 km² auf und ragt bis zu etwa 30 m aus dem Meer, während Pod Mrčaru 0,03 km² groß ist und eine Höhe von 20 m erreicht. Pod Mrčaru besteht aus organogenem Kalkstein und die Pflanzenbedeckung (Abb. 2b) hauptsächlich aus einjährigen Arten, wie etwa Mauer-Gänsefuß (*Chenopodium murale*), anderen Vertretern der Gänsefußgewächse und Portulak (*Portulaca oleracea*). Weitere charakteristische Arten sind u.a. die Gewöhnliche Lichtnelke (*Silene vulgaris* = *inflata*), eine Hornklee-Art (*Lotus* sp.) und das Hundszahngras (*Cynodon dactylon*). Dazu kommt im Küstenbereich noch der Meerfenchel (*Crithmum maritimum*). Landschnecken sind reichlich vorhanden.

Pod Kopište (Abb. 2a) hingegen ist aus dolomitischem Kalkstein aufgebaut. Auch hier ist der küstennahe Bewuchs durch den Meerfenchel gekennzeichnet, während man im Zentrum vor allem auf niedrige Sträucher trifft, z.B. Pistazien (*Pistacia lentiscus*) und Wacholder (*Juniperus excelsa*). Des Weiteren wachsen dort auch Hundszahngras, verschiedene Gänsefußgewächse und eine Spargel-Art (*Asparagus* sp.). Es wurden die gleichen Landschnecken wie auf Pod Mrčaru festgestellt.

Die beiden Inseln sind nur 4,5 km voneinander entfernt und sind „ähnlich in Größe, Habitaten und Populationsdichten (extrem hoch) der heimischen

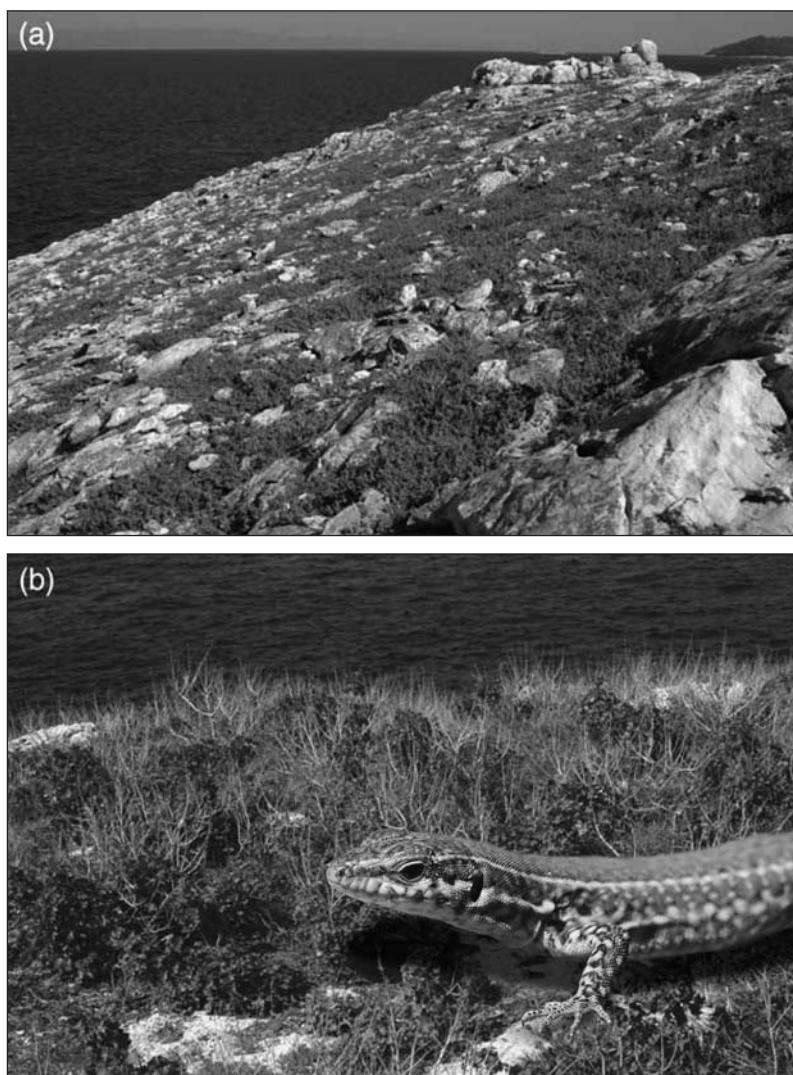


Abb. 2: Pflanzenbedeckung auf Pod Kopište (a) und Pod Mrčaru (b) im Sommer. Erstere besteht überwiegend aus Hundszahngras (*Cynodon dactylon*) und Mauer-Gänsefuß (*Chenopodium murale*), letztere setzt sich größtenteils aus Baum-Malven (*Lavatera arborea*) und Portulak (*Portulaca oleracea*) zusammen. Auf Pod Mrčaru finden die Eidechsen mehr Schutz vor jagenden Vögeln. (Aus VERVUST et al. 2007, Abdruck mit freundlicher Genehmigung) Unten: *Podarcis sicula* (Wikimedia), nicht maßstabsgetreu.

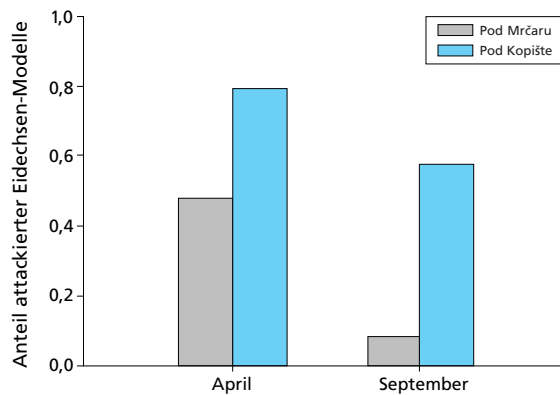
Lacerta“ (NEVO et al. 1972, 187). Auch VERVUST et al. (2007, 1343f.) betonen die augenscheinliche Ähnlichkeit der beiden Inseln im Hinblick auf Größe, Exposition, Erhebung, Mikroklima und die jeweils nicht vorhandenen landlebenden Räuber.

Dennoch sind beispielsweise die bereits genannten Unterschiede in der Pflanzenbedeckung nicht unerheblich, wie Abb. 2 verdeutlicht.

Sommeraspekte der Vegetation von Pod Kopište zeigt Abb. 2a, die Pflanzenbedeckung in diesem Zeitraum für Pod Mrčaru Abb. 2b. VERVUST et al. (2007, 1343) kommen nach Analyse der strukturellen Eigenschaften der Mikro-Habitats zu dem Schluss, dass die Vegetation auf Pod Mrčaru den Eidechsen mehr Schutz bietet.

Diesen aus der Oberflächenbedeckung resultierenden Unterschied bezüglich der Bedrohung durch Räuber belegten VERVUST et al. (2007) auch durch Nachbildungen von *P. sicula*-Individuen, welche sie auf der Insel platzierten und die sie dann

Abb. 3: Unterschiede im Druck durch Jäger auf Pod Kopište und Pod Mrčaru während des Aprils und Septembers. (Nach VERVUST et al. 2007)



auf Pickspuren durch Vögel hin untersuchten. Abb. 3 gibt einen groben Überblick über ihre Ergebnisse.

Die Untersuchungen kommen zu dem Ergebnis, dass die Angriffsrate in beiden in Abb. 3 dargestellten Jahreszeiten auf Pod Kopište höher war als auf Pod Mrčaru.

Rapide Anpassung

Ergebnisse von VERVUST et al. (2007). Im Anschluss an die Forschungsarbeit von NEVO et al. (1972) war Pod Mrčaru aufgrund des kroatischen Unabhängigkeitskriegs lange Zeit vollkommen unberührt von Wissenschaftlern geblieben (vgl. JOHNSON 2008). VERVUST und Mitarbeiter kehrten nun jedoch auf die Insel zurück und zeigten, dass die von NEVO et al. (1972) angesiedelte *P. sicula*-Population unter dem geringer werdenden Druck durch Räuber einige größere Veränderungen im Bau und im Verhalten zeigte (VERVUST et al. 2007).

Bereits die Untersuchungen von VERVUST et al. (2007), auf die hier nur kurz eingegangen werden soll, zeigten, dass die von NEVO et al. (1972) angesiedelte *P. sicula*-Population unter dem geringer werdenden Druck durch Räuber einige größere Veränderungen im Bau und im Verhalten zeigten. So waren die Eidechsen der neuen Population im Schnitt größer und hatten kürzere Hintergliedmaßen. Außerdem wiesen sie eine geringere maximale Sprintgeschwindigkeit auf und ermüdeten schneller.

Tab. 1: Veränderungen in Größe und Gewicht bei der neuen Population auf Pod Mrčaru, die signifikant weitreichender sind als bei der zum Vergleich angegebenen Ursprungspopulation auf Pod Kopište.

	Ursprungspopulation		Gründerpopulation	
	Pod Kopište		Pod Mrčaru	
Daten 1972; nach Nevo et al.	männl.	weibl.	männl.	weibl.
Masse (g) (Duchschnitt)	5,47	3,47	6,04	3,92
Länge (mm) (Duchschnitt)	62,58	56,02	65,4	58
	Pod Kopište		Pod Mrčaru	
	männl.	weibl.	männl.	weibl.
Daten 2008; nach Herrel et al.				
Masse (g) (Durchschnitt)	5,07	3,36	6,38	4,72
Länge (mm) (Durchschnitt)	63,06	56,8	69,54	64,08
Massengewinn in 36 Jahren	-0,4	-0,11	0,34	0,8
Zugewinn an Länge in 36 Jahren	0,48	0,78	4,14	6,08

Dass stärkere Anpassungen an einen gesteigerten Druck durch Räuber in Tier-Populationen möglich sind, ist schon länger bekannt. VERVUST et al. (2007) liefern mit ihrer Arbeit jedoch einen beeindruckenden Beleg für weitreichende Veränderungen im Bau der Tiere und ihrem Verhalten als Reaktion auf einen *verminderten* Druck durch Räuber. Die Autoren schließen daraus konsequenterweise, „dass der Erhalt eines verhaltensbiologischen und morphologischen* Phänotyps*, der für die Flucht vor Attacken von Räubern wichtig ist, kostspielig ist und von der Selektion in einem entspannten Umfeld stark benachteiligt wird“ (S. 1350). Sie räumen jedoch ein, über diese „Kosten“ allenfalls spekulieren zu können: Überhöhte Aufmerksamkeit könnte beispielsweise mit Hinblick auf Zeit und Energie „kostspielig“ werden und außerdem die territorialen Ansprüche des Individuums gefährden.

Obwohl VERVUST et al. (2007) eine evolutive Begründung für die Veränderungen favorisieren, schließen sie nicht aus, dass es sich bei diesen phänotypischen Veränderungen um einen Fall von Plastizität* handeln könnte. Das heißt: Die beobachteten Merkmalsänderungen wären keine Anpassung aufgrund *genetischer* Veränderungen (Evolution), sondern wären durch die Umwelt ausgelöste Ausprägungen von *bereits vorhandenem* Potential.³ Diese Interpretationsmöglichkeit wird im Verlauf des vorliegenden Artikels von größerer Bedeutung sein.

Die Ergebnisse von HERREL et al. (2008). Interessant sind die Beobachtungen der Autoren bezüglich Veränderungen in Verhalten und Morphologie (äußeres Aussehen) der *sicula*-Individuen. Tab. 1 stellt die Veränderungen in Größe und Gewicht dar (die beiden Parameter, zu denen Vergleichssätze von NEVO et al. vorliegen): Während die Tiere auf Pod Kopište praktisch unverändert in Bezug auf die angegebenen Parameter blieben, weist die ehemalige Gründerpopulation auf Pod Mrčaru wesentlich größere Veränderungen auf.

Dasselbe gilt für die Umwandlungen im Bau des Schädels und infolgedessen die Variationen in der Beißkraft der Tiere, die in Tab. 2 zusammengefasst sind.

Wie HERREL (2007) und HERREL et al. (2004) zeigen konnten, findet man bei Eidechsen, die in größerem Maße pflanzliche Bestandteile verspeisen, in der Regel eine höhere Beißkraft. Tatsächlich zeigte sich im Laufe der Untersuchungen von HERREL et al. (2008), dass der Speiseplan der Eidechsen auf Pod Mrčaru einen wesentlich höheren Anteil pflanzlicher Bestandteile aufweist als derjenige der Ausgangspopulation (vgl. Abb. 4).

Der Anteil von Pflanzenmaterial an der Gesamtnahrung in der neuen Population betrug 34% im Frühjahr und erreichte im Sommer sogar 61%, während der Anteil in der Ursprungspopulation im Bereich von nur 4-7% lag.

	Pod Kopište		Pod Mrčaru	
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Kopflänge (mm)	14,67 ± 1,08	12,25 ± 0,84	16,33 ± 0,77	13,75 ± 0,64
Kopfbreite (mm)	8,09 ± 0,67	6,55 ± 0,46	9,13 ± 0,42	7,51 ± 0,38
Kopfhöhe mm	6,29 ± 0,59	5,12 ± 0,46	7,35 ± 0,43	5,95 ± 0,38
Länge Unterkiefer (mm)	15,70 ± 1,23	12,80 ± 0,94	17,45 ± 0,72	14,44 ± 0,71
Schnauzenlänge (mm)	10,40 ± 0,78	8,77 ± 0,64	11,52 ± 0,47	9,89 ± 0,45
Beißkraft (N)	9,85 ± 2,29	4,99 ± 1,61	11,25 ± 2,42	6,70 ± 1,90
± = Standardabweichung				

Die oben vorgestellten Resultate zeigen, dass schnelle Mikroevolution* innerhalb weniger Generationen möglich ist. Dabei sind erhöhte Beißstärke und Veränderungen im Bau des Schädels zumindest bei den Weibchen zwei verschiedene Aspekte desselben Phänomens. Wie HERREL et al. (2008, 4792) selbst klarstellen, sind solche mikroevolutiven Prozesse mittlerweile gut bekannt und keine große Besonderheit: „Rapid, adaptive Veränderungen in der Morphologie sind in ökologischen Zeitskalen in natürlichen Populationen heute gut dokumentiert [...]. Überblicksartikel aus jüngerer Zeit haben herausgestellt, dass rapide, adaptive Evolution ein gängiges Phänomen darstellt, und eher als Regel denn als Ausnahme betrachtet werden könnte [...]. Experimentelle Einführung von Populationen in neue Umgebungen haben einige der stärksten Belege für natürliche Selektion und Verschiedenwerden durch Anpassung in ökologischen Zeitskalen geliefert.“

Blinddarmklappen und deren Bedeutung

Neukonstruktion. Die Autoren haben jedoch noch ein ganz anderes Anliegen: Sie möchten zeigen, wie diese längst bekannten „Mikro-Veränderungen zum Auftreten neuer Strukturen auf einer Makroevolutions-Ebene* führen können“ (HERREL et al. 2008, 4792). Zu den Unterschieden zur Ausgangspopulation, wie man sie sonst „zwischen Arten und sogar Familien von Eidechsen“ antrifft, gehören nach Ansicht der Autoren nämlich auch bestimmte Veränderungen im Verdauungstrakt, die über mikroevolutive Anpassungen hinauszugehen scheinen und makroevolutive Konstruktionslösungen darstellen sollen: „Unsere Daten zeigen nicht nur rapide, gerichtete Veränderungen in quantitativen, phänotypischen Merkmalen, die mit der Miteinbeziehung von Pflanzenmaterial in die Nahrung zusammenhängen, sondern auch die Evolution einer neuen morphologischen Struktur in einem extrem kurzen Zeitraum“ (S. 4794).

Die besagte Neuheit besteht in sogenannten Blinddarmklappen („cecal valves“). Diese Klappen im Verdauungstrakt verlangsamen den Weitertransport des schwerverdaulichen, pflanzlichen Materials und bilden Gärkammern, in denen Mikroorganismen Cellulose zu flüchtigen Fettsäuren

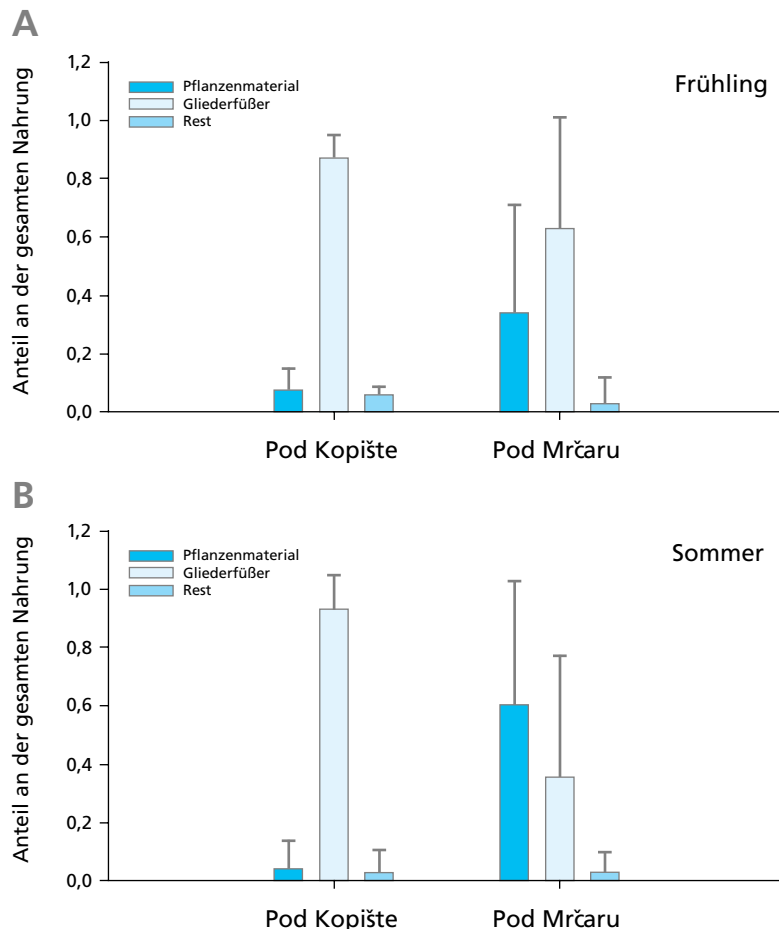
umsetzen können (vgl. Abb. 5).

Diese Struktur scheint auf den ersten Blick tatsächlich mehr zu sein als nur eine simple Anpassung des Verdauungstrakt-Bauplans (vgl. aber den nächsten Abschnitt). Demnach wäre das Auftreten der Blinddarmklappen in der Population auf Pod Mrčaru das Ergebnis einer echten evolutiven Neukonstruktion. Allgemein spricht man bei der Entstehung neuer Konstruktionen von Makroevolution und nicht mehr von Mikroevolution. Ein typisches Beispiel für Letzteres wären etwa die Veränderungen der Beinlänge und im Bau des Schädels (s.o.; zur Abgrenzung von Mikro- und Makroevolution siehe JUNKER & SCHERER 2006, JUNKER 2006 und BEHE 2007).

Im Rahmen des biblisch begründeten Schöpfungsparadigmas wird von separaten Schöpfungseinheiten ausgegangen, die nicht durch evolutive Zwischenstufen und makroevolutive Prozesse

Tab. 2: Unterschiede in den Nachkommen der Ausgangspopulation auf Pod Kopište im Vergleich zu den Werten der aktuellen Population auf Pod Mrčaru. Die Veränderungen in der Population auf Pod Mrčaru (vgl. Tab. 1) haben dazu geführt, dass sich erhebliche Unterschiede zwischen den beiden benachbarten Populationen etabliert haben.

Abb. 4: Darstellung der Unterschiede in der Ernährung der P. sicula-Populationen auf Pod Kopište und Pod Mrčaru im Sommer (A) und im Herbst (B). In beiden Jahreszeiten ist der Anteil an Pflanzenmaterial (schwarzer Balken) in der Nahrung der Eidechsen auf Pod Mrčaru signifikant höher. Jahreszeitliche Schwankungen in der Speiseplan-Zusammensetzung sind nur auf Pod Mrčaru signifikant. (Nach HERREL et al. 2008, 4794)



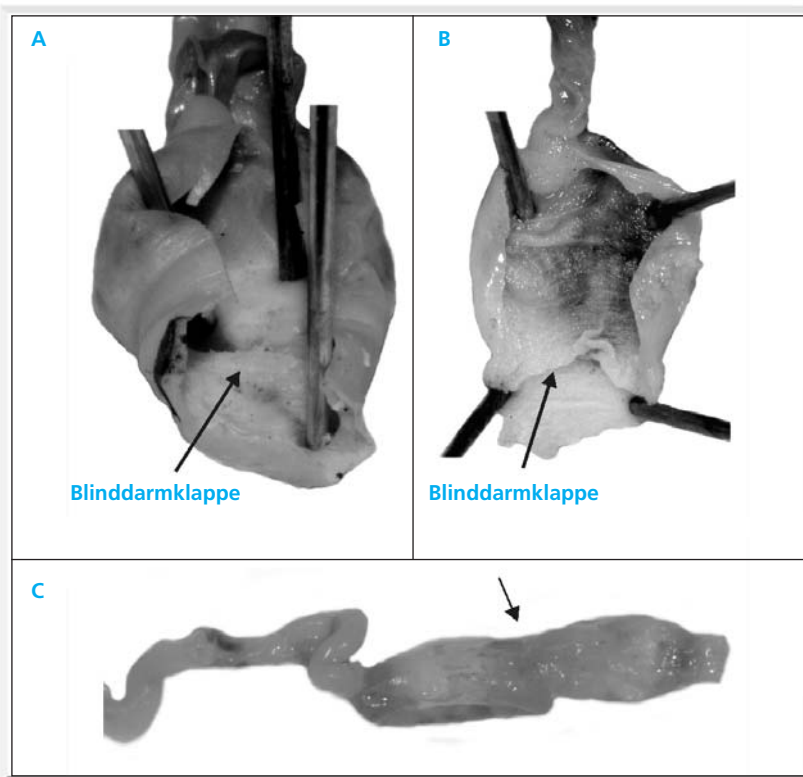


Abb. 5: Die Fotografien zeigen die Blinddarmklappen in einem männlichen (A), einem weiblichen (B) und einem noch sehr jungen Tier (C) der *P. sicula*-Population auf Pod Mrčaru. Auffällig sind die dicke Blinddarmwand und die deutlich ausgeprägten Ausstülpungen. Der Pfeil in C weist auf die Blinddarmklappe des Jungtieres aus einer Außenansicht hin. (Aus HERREL et al. 2008, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

ineinander überführbar sind (vgl. JUNKER 2005). Dementsprechend wurde die Bedeutung der Entdeckung dieser neuen Strukturen im Verdauungstrakt von *P. sicula* von Kritikern der Schöpfungsperspektive stark hervorgehoben: So nennt MYERS (2008) die Klappen eine „*evolutive Neuheit*“, eine brandneue Eigenschaft, die in der Vorfahren-Population noch nicht vorhanden war und in diesen Eidechsen neu evolvierte“ (Hervorhebung im Original). Dass es sich um einen Fall von Makroevolution handle, sei wichtig, denn „[d]as ist mehr als nur eine einfache quantitative Veränderung, es ist vielmehr eine beobachtete qualitative Veränderung in einer Population, das Erscheinen einer neuen morphologischen Struktur. Die Evolution hat etwas Neues geschaffen – und sie tat es schnell (ungefähr 30 Generationen), und dieses Auftauchen wurde dokumentiert. Es ist immer noch eine Eidechse, aber wir haben nichts anderes erwartet – und es ist nun eine Eidechse mit neuen Anpassungen an Herbivorie [Pflanzenernährung].“

Duncan IRSCHICK, Professor für Biologie an der University of Massachusetts Amherst und Mitautor der Studie, kommentierte laut *Science Daily* (2008): „Unsere Daten zeigen, dass die Evolution neuer Strukturen in extrem kurzen Zeiträumen ablaufen kann.“ Und laut JOHNSON (2008) meint er: „Das war eine brandneue Struktur. [...] So etwas ist ohne Parallelen. Das Wichtigste ist, wie schnell dies geschehen konnte [...]“. Er vergleicht es mit dem hypothetischen Szenario, dass unsere Art

einen neuen Appendix (Wurmfortsatz) in wenigen hundert Jahren hervorbringen würde.

Entstehung der Struktur durch Mikroevolution (Mutation und Selektion). Die Klappen sind also nach Einschätzung der Autoren als makroevolutive Neuerungen spektakulären Ausmaßes zu verstehen und dementsprechend sensationell waren auch die Meldungen aufgemacht, die im Anschluss an die Veröffentlichung durch die populärwissenschaftliche Medienlandschaft gingen. Wenn ich im Folgenden versuchen werde, eine alternative Deutung der Daten zu präsentieren, gehe ich davon aus, dass die Einschätzung, die (erstmalige) Entstehung der besagten Struktur benötige eine makroevolutive Veränderung, korrekt ist. Meines Erachtens kann diese Deutung jedoch durchaus angezweifelt werden: Interessanterweise äußerte sich selbst Anthony HERREL, einer der Autoren, mir gegenüber, er denke nicht, dass es sehr schwer sei, eine solche Struktur zu evolviere. Alles was dafür nötig sei, wären geringfügige Veränderungen bereits bestehender Strukturen.

Bevor die „genetische Basis“ (HERREL et al. 2008, 4794; JOHNSON 2008) dieser morphologischen Veränderung jedoch nicht bekannt ist, kann keine definitive Aussage über die Komplexität des Entstehungsweges und demzufolge auch nicht über die Zuordnung des postulierten Evolutionsschrittes in den Mikro- bzw. Makroevolutionsbereich gemacht werden. Ich messe dennoch der Veränderung hier als Arbeitshypothese und Diskussionsgrundlage die große Bedeutung zu, wie sie von MYERS, IRSCHICK und anderen gesehen wird und gehe davon aus, dass die Neukonstruktion der Blinddarmklappen (also ihre *erstmalige* Entstehung) tatsächlich eine makroevolutive Problemstellung ist. Das heißt, wenn die genetische Information für die Blinddarmklappen wirklich *de novo* entstanden wäre, läge ein Fall von Makroevolution vor. Aber eben diese Neuentstehung der zugrundeliegenden Information in besagter Population kann mit guten Gründen bezweifelt werden. Diese Gründe sollen nachfolgend dargestellt werden.

Alternative Deutung

Plastizität. Anstatt sich angesichts des Auftretens einer neuen Struktur bei *P. sicula* über die unglaubliche Leistungsfähigkeit ungerichteter Evolutionsprozesse zu wundern, weil die Eidechsen auf eine Art und Weise evolviert sein sollen, wie es „normalerweise Millionen von Jahren brauchen würde“ (JOHNSON 2008), kann man eine andere Deutungsmöglichkeit der Daten verfolgen: Aufgrund einer weitaus geringeren Erwartung an ateleologische (nicht zielgerichtete; vgl. Fußnote 4) Evolutionsprozesse kann man vermuten, dass die Blinddarmklappen nicht *de novo* durch ungerichtete Pro-

zesse entstanden sind. Eine solche, *von der Empirie ausgehende* Perspektive setzt ein gewisses Potential der Ausgangspopulation voraus. Die genetische Information, welche zur Umstrukturierung des Verdauungstrakts nötig war, wäre demnach nicht erst auf die Wirkungsweise von Mutation und natürlicher Selektion in den letzten Jahrzehnten zurückzuführen, sondern schon in den von NEVO et al. Anfang der 1970er Jahre ausgesetzten Individuen vorhanden gewesen, wenn wohl auch noch nicht phänotypisch ausgeprägt.

Wenn bereits die eher moderaten Änderungen, von denen VERVUST et al. (2007) berichten, auf ein *bereits bestehendes* Potential zurückgeführt werden könnten (s. o.), dann bietet sich diese Erklärung für derart dramatische Veränderungen erst recht an.

So schlägt TYLER (2008) vor: „[D]ie nötige genetische Information muss bereits in den Vorfahren vorhanden gewesen sein und man kann annehmen, dass epigenetische Faktoren die maßgeblichen Mechanismen aktiviert haben, um diese Struktur auszubilden.“ Auch HERREL et al. (2008, 4794) merken an: „Auch wenn in Jungtieren gefundene Blinddarmklappen und große Schädel auf eine genetische Basis für diese Unterschiede hinweisen, ist weitere Forschung notwendig, welche die potentielle mögliche Rolle der phänotypischen Plastizität und mütterlicher Einflüsse auf die Unterschiede zwischen den Populationen untersucht.“ Und Andrew HENDRY, ein Biologie-Professor der McGill

Die genetische Information zur Umstrukturierung des Verdauungstrakts könnte schon in den Anfang der 1970er Jahre ausgesetzten Individuen vorhanden gewesen sein.

University in Montreal, ist laut JOHNSON (2008) der Auffassung, dass die Studie zwar zeige, dass viele Veränderungen – die in diesem Fall nachgewiesenen nennt er „wirklich dramatisch“ – in Insel-Habitaten geschehen könnten. Dennoch bleibe die Frage offen, „wie diese Veränderungen interpretiert werden sollen – ob sie eine genetische Basis hatten oder ob eine ‘plastische Antwort auf die Umwelt’ zugrundeliegt“. Weiter wird er zitiert, all das könne Evolution sein, aber „[d]er logische, nächste Schritt wäre es, die genetische Basis für die Veränderungen zu bestätigen.“

Dass auch Jungtiere bereits im Besitz der Neuerungen im Verdauungstrakt sind, könnte erklärt werden, wenn die Ausprägung dieser Strukturen keine umweltbedingte Modifikation* wäre, sondern eine induzierte, vererbte, Ausprägung bereits vorhandenen genetischen Potentials darstellen würde. Ein solcher Interpretationsansatz soll im nächsten Abschnitt diskutiert werden.

Glossar

Grundtyp: Gruppe von Biospezies, die durch starke interne Kontinuität gekennzeichnet ist, nach außen hin jedoch durch Diskontinuität abgrenzbar ist (z. B. anhand morphologischer Merkmale). Die Kontinuität findet am deutlichsten in gelungenen Kreuzungen zwischen Vertretern verschiedener Arten ihren Ausdruck. Gefordert wird dabei nur, dass die *echt* befruchtete Eizelle eine Embryonalentwicklung *unter Ausprägung des Erbgutes beider Eltern* beginnt.

Makroevolution: Entstehung neuartiger Organe, Strukturen, Bauplantypen und qualitativ neuer Gene mit neuartiger Funktion (Neu-Konstruktion, Innovationen).

Mikroevolution: Evolution innerhalb vorgegebener Organisations-

merkmale; quantitative Veränderung bereits vorhandener Strukturen (Anpassungen, Optimierungen, Spezialisierungen) oder Ausprägung bereits bestehender Anlagen.

Modifikation: nicht-erbliche, durch Umwelteinflüsse hervorgerufene Veränderung im Phänotyp eines Organismus.

Morphologie: Lehre von der Gestalt der Organismen.

Phänotyp: äußere Erscheinungsform eines Organismus.

Plastizität: Formbarkeit

Polyvalenz: Vielseitigkeit des Erbguts einer Population, einer Art oder eines Grundtyps, bedingt durch ein großes Ausmaß an Heterozygotie und/oder programmierter Variabilität.

Grundtypen und polyvalente Stammformen

Ein „Grundtyp“ stellt eine Organismengruppe dar, die klar von anderen Gruppen abgrenzbar ist, jedoch eine starke interne Kontinuität auf vielen Ebenen aufweist, die beispielsweise in gelungenen Kreuzungen zum Ausdruck kommt. Im Rahmen des Konzepts „polyvalenter Stammformen“* (vgl. SCHERER 1993a; JUNKER & SCHERER 2006, VII.16.4) wird davon ausgegangen, dass diese Grundtypen auf polyvalente, also vielseitige Vorfahren zurückgehen und nicht etwa – wie meist aus evolutions-theoretischen Gründen angenommen – auf primitive. Diese Ausgangspopulationen haben ein großes genetisches Potential (vgl. JUNKER & RAMMERSTORFER 2005) und tragen damit bereits die notwendigen Anlagen (die genetische Information) in sich, die für die Ausprägung von Strukturen nötig ist, welche in bestimmten zukünftigen Situationen und angesichts zukünftiger Umweltbedingungen von Nutzen sind.⁴ Diese „Polyvalenz“ der Stammform kann in verschiedener Gestalt auftreten: als Modifikationspotential, das im Laufe der Evolution eingeschränkt wird (vgl. JUNKER 1993), in Form latenter Gen-Komplexe (KUTZELNIGG 2008) oder spezieller genetischer Strukturen, die eine explosionsartige Anpassung erlauben (WOOD 2002; 2003). Auch präzise gewählte Anfangsbedingungen in den Bauplänen der Lebewesen, welche bestimmte Entwicklungen im Laufe der Diversifikation von Grundtypen wahrscheinlicher machen, gehören in diesen Bereich. Selbiges gilt für eine bei passenden Umweltbedingungen aktivierte und auch auf die Nachkommen vererbte, genetisch bereits angelegte Ausprägung von Konstruktionen wie die Blinddarmklappen. Das hat dann nichts mit einer lamarkistischen Vererbung *erworbener* Eigenschaften zu tun, sondern stellt die Vererbung der *Ausprägungsmöglichkeit bereits angelegter* Strukturen dar.

Treten innerhalb eines Grundtyps komplexe Merkmale mehrmals voneinander unabhängig auf, so ist es plausibler, diese auf die Existenz einer polyvalenten Stammform zurückzuführen, welche diese Eigenschaften zumindest latent (als Anlage) besaß, anstatt ihre mehrfache (konvergente), durch ungerichtete Evolutionsprozesse verwirklichte Entstehung anzunehmen.

Wenn man die Klappen-Struktur im Rahmen der Grundtypenbiologie und der Polyvalenzhypothese interpretieren möchte, stellt sich daher die Frage, ob die bei *P. sicula* aufgetretene Konstruktion im Verdauungstrakt auch bei anderen Arten desselben Grundtyps in Erscheinung tritt. Dies würde die Interpretation der Blinddarmklappen als Ausprägung eines bis dahin latenten genetischen Potentials noch unterstützen.

Kreuzungen. Zwei Arten gehören zum selben Grundtyp, wenn sie „durch zwischenartliche Kreuzungen miteinander verbunden sind“ oder „mit der gleichen dritten Art durch Kreuzungen verbunden sind“ (SCHERER 1993b, 27). Nach bisherigen Ergebnissen können Tierarten bis etwa zum Niveau der Familie auf diese Weise miteinander verknüpft werden – die Grundtypen(unter)grenze liegt also bei den bisher untersuchten Tieren oft in etwa auf der Ebene der Familie (vgl. SCHERER 1993a, 1998).

Leider finden sich über das Vorkommen der Blinddarmklappen in verschiedenen Echsenfamilien bei HERREL et al. (2008, 4793) keine näheren Angaben; sie schreiben nur, „dass 1% aller momentan bekannten Schuppenkriechtiere Blinddarmklappen haben“. Diese Angabe gilt nur auf der Ebene der Ordnung (Squamata). Im Rahmen des Grundtypen-Konzepts wäre es wesentlich interessanter, in Erfahrung zu bringen, ob diese Klappen-Strukturen außer bei *P. sicula* auch noch bei anderen Arten der entsprechenden Familie – bei den „Echten Echsen“ (Lacertidae) – auftritt. Eine der für die Prozentangabe genannten Quellen von HERREL et al. (2008), die Arbeit von IVERSON (1980), bezieht sich lediglich auf die Unterfamilie der Eigentlichen Leguane (Iguaninae), welche zu einer ganz anderen Familie gehört, nämlich der Familie der Leguane (Iguanidae)⁵. Auch andere Angaben in der wissenschaftlichen Literatur beziehen sich meist

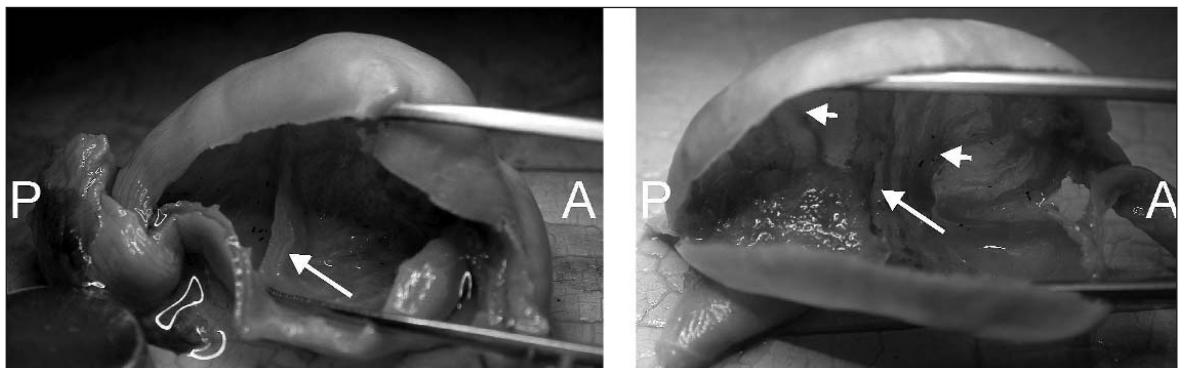
auf Vertreter anderer Familien. So gibt beispielsweise HERREL (2007, 227) folgende allgemeine Information: „Da Wirbeltiere für die Verdauung der Cellulose in den Zellwänden von Pflanzen sehr stark auf kommensalistische Mikroorganismen angewiesen sind, ist es für jeden Pflanzenfresser zu erwarten, dass er einen langen Verdauungstrakt aufweist, der in Teilen zu einer Gärkammer umgestaltet wurde. Tatsächlich ist in vielen – im strengerem Sinne – pflanzenfressenden Eidechsen ein Teil des Dickdarms zu einem gut entwickelten Blinddarm verändert worden, oft mit Blinddarmklappen, die helfen, den Essenstransport zu verlangsamen [...]“. Die von ihm angegebenen Quellen verweisen aber wieder nur auf Tiere, die nicht den Lacertidae zuzuordnen sind.

HERREL et al. (2008, 4793) äußern sich jedoch – wenn auch sehr vage – zu der in Frage stehenden Familie der Lacertidae, wenn sie sagen, die Klappen seien „im Bezug auf das grobe Aussehen und die Struktur denen ähnlich, die man in pflanzenfressenden Lacertiden, Agamiden und Iguaniden findet“ (Hervorhebung nicht im Original). Außerdem sei eine solche Klappe „eine bisher für diese Art nicht bekannte Struktur, die auch in ihrer Familie und bei den Scleroglossa [eine Unterordnung der Squamata, Erg.] im Allgemeinen nur selten auftritt“ (S. 4794).

In einer anderen von HERREL et al. (2008) für die 1%-Aussage angegebenen Quelle (HERREL et al. 2004) wird immerhin mit Bezug auf die Art *Gallotia galloti* von „ausgeprägten Ausstülpungen und Klappen“ (S. 979) gesprochen (vgl. Abb. 6). Auch HERREL (2007, 228) merkt an: „Alle ‘wahren’ Pflanzenfresser, die in diesem Artikel diskutiert werden, einschließlich der Eidechsenart *Gallotia galloti* aus der Familie der Lacertidae, wiesen gut entwickelte Blinddärme mit Ausstülpungen und Klappen auf, die vermutlich den Weitertransport der Nahrung verlangsamen sollen.“

Da wie bereits erwähnt die Grundtypengrenze häufig mit der Familie zusammenfällt, liegt der Verdacht nahe, dass die beiden Lacertidae-Gattungen (die Mauereidechsen [*Podarcis*] und die Kanareneidechsen [*Gallotia*]) demselben Grundtyp zuzurechnen sind und damit auf dieselben polyvalenten Vorfahren zurückgehen. Dadurch könnte das

Abb. 6: Links: Vergrößerungsaufnahme des eröffneten Blinddarmabschnittes, der Pfeil markiert die Blinddarm-Klappe; rechts: Vergrößerungsaufnahme des geöffneten Blinddarmabschnittes eines anderen Individuums, welche die Blinddarmklappe (Pfeil) und einzelne von dieser zu unterscheidende Ausstülpungen (kleine Pfeile) zeigt. A = anterior (nach vorne), P = posterior (nach hinten) (Aus HERREL et al. 2004, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)



zweimalige Auftreten der Klappen-Struktur gut verstanden werden – besser als im Rahmen einer zweimaligen unabhängigen Entstehung durch ungerichtete Prozesse in derselben Familie.

Nun können Grundtypen jedoch auch mit einzelnen Unterfamilien zusammenfallen (z.B. die Carduelinae [Stieglitzverwandte]; vgl. FEHRER 1993, 198-203). Tatsächlich wird die Gattung *Gallotia* der Unterfamilie Gallotiinae zugerechnet, die Gattung *Podarcis* hingegen der Unterfamilie Lacertinae.⁶

Leider ist es aufgrund bisher fehlender Kreuzungen nicht möglich, anhand des Kreuzungskriteriums eine *Gallotia*-Art und eine *Podarcis*-Art miteinander direkt oder indirekt zu verbinden und somit ihre Zugehörigkeit zum selben Grundtyp nachzuweisen. *Podarcis* ist – allein aufgrund des Kreuzungskriteriums – nicht einmal mit Sicherheit mit anderen Gattungen der eigenen Unterfamilie in einen gemeinsamen Grundtyp einzuordnen, da zwar innerhalb der Lacertinae Kreuzungen über die Gattungsgrenze hinweg bekannt sind (Riesen-Smaragdeidechse [*Lacerta trilineata*] x Perleidechse [*Timon lepidus*]; vgl. ARNOLD et al. 2007)⁷ und bei *Podarcis* auch einige Kreuzungen innerhalb der Gattung (vgl. CAPULA 1993; 2002), nicht jedoch über *Podarcis* hinaus. Außer der genannten sind keine gattungsübergreifenden Kreuzungen bekannt (pers. Mitteilung von Oscar ARRIBAS).

Während Kreuzungen zwar Kontinuität zwischen zwei Arten belegen, ist das Fehlen solcher Kreuzungsberichte nicht zwangsläufig ein Beleg für Diskontinuität, da eine erfolgreiche Kreuzung zwar Übereinstimmung und Koordination auf vielen verschiedenen organismischen Komplexitäts-Ebenen erfordert, aber bereits äußerst geringe Veränderungen in entscheidenden Parametern (z.B. Brutzeit) eine Kreuzung in der natürlichen Umgebung sehr unwahrscheinlich machen können. Es kann sogar vorkommen, dass durch geringfügige Veränderungen eine Kreuzung auch im Labor komplett unmöglich wird (vgl. WOOD & MURRAY 2003, 101f.; SCHERER 1993b, 18; 1998, 198).

Nur aufgrund der Datenbasis über gelungene Kreuzungen in der Familie der Lacertidae kann im Rahmen der Grundtypenbiologie also keine definitive Aussage bezüglich der Frage gemacht werden, ob die Klappen in anderen Arten des Grundtyps von *P. sicula* ebenfalls vorkommen. Daher soll im nächsten Abschnitt der Versuch unternommen werden, anhand morphologischer Daten über die Grundtypenzugehörigkeit von *G. galloti* und *P. sicula* eine vorläufige Aussage zu machen.

Morphologische Kontinuität. Primäres Kriterium der Grundtypenzugehörigkeit ist die direkte oder indirekte Verbindung durch Kreuzungen. Aber auch morphologische Kriterien spielen eine Rolle.⁸ Diese sprechen eindeutig für die Einordnung der Gattungen *Podarcis* und *Gallotia* in denselben Grundtyp. So bespricht BÖHME (1984, 1986)

die zu Beginn dieser Arbeit genannte Ausgliederung von *Podarcis* aus der Gattung *Lacerta* und deren Vorteile und weist darauf hin, dass die Merkmalsausstattung von *Podarcis* in vielerlei Hinsicht der von *Lacerta* – aber auch der von *Gallotia* – sehr ähnlich ist. Auch ARNOLD (1989, 246) merkt an: „Die Ähnlichkeit zwischen *Podarcis* und *Psammodromus* und *Gallotia* ist relativ stark [...]“.

Die von ihm gelisteten abgeleiteten Merkmale, welche *Podarcis* aufweist (S. 246), können alle gut in einem mikroevolutiven Rahmen im Zuge einer Grundtypen-Diversifikation verstanden werden und belegen keine Konstruktions-Barrieren zwischen den beiden Gattungen. Eine genauere Begründung für die Hypothese der morphologischen Kontinuität zwischen *Podarcis* und *Gallotia* und ihrer Einordnung in denselben Grundtyp wird im Kasten auf S. 84 gegeben.

Ausblick

Welche Inhalte sollte zukünftige Forschungsarbeit aufweisen, die sich mit dem Auftauchen der Blinddarmklappen bei *P. sicula* beschäftigt? Da für das Auftauchen dieser Struktur grob betrachtet drei Ansätze in Frage kommen (Mikroevolution durch Variationsprozesse, makroevolutive Neukonstruktion oder mikroevolutive Ausprägung bereits bestehenden Potentials) liegt folgendes Vorgehen nahe:

Als erstes sollte eine genaue Analyse der entstandenen Struktur erfolgen und geprüft werden, ob die *de novo* Entstehung der Struktur tatsächlich im makroevolutiven Bereich anzusiedeln ist oder doch durch einfache mikroevolutive Variation bestehender Strukturen erreicht werden kann.

Wenn sich herausstellen sollte, dass es sich bei der Entstehung der für die Blinddarmklappen nötigen genetischen Information tatsächlich um eine makroevolutive Problemstellung handeln müsste, sollte zweitens weitere Forschungsarbeit betrieben werden, welche den hier diskutierten Erklärungsansatz der polyvalenten Stammformen evaluiert. War das Potential für die Ausbildung der Struktur bereits latent in der Gründerpopulation vorhanden? Genetische Untersuchungen könnten diese Frage wohl am klarsten beantworten.

Nützlich für die Beantwortung dieser Fragen wären aber beispielsweise auch Kreuzungsversuche, welche die Einordnung der Gattungen *Gallotia* und *Podarcis* in denselben Grundtyp bestätigen könnten – bereits eine erfolgreiche Kreuzung zwischen den beiden Unterfamilien (Gallotiinae und Lacertinae) würde diese Einschätzung stützen.

Ein weiterer Forschungsansatz, der die Hypothese der polyvalenten Stammform untermauern würde, wäre, im näheren Umfeld von *Podarcis* – in der eigenen Unterfamilie, in welcher auch gattungsübergreifende Kreuzungen leichter zu erreichen

Darstellung der morphologischen Kontinuität der Lacertidae

Die morphologische Kontinuität innerhalb der Lacertidae kann auch berechnet und grafisch dargestellt werden. Dabei bietet sich eine Technik an, die als „Multidimensionale Skalierung“ (MDS) oder auch „Ähnlichkeitsstrukturanalyse“ bekannt ist. Das auf den Psychologen TORGERSON (1958) zurückgehende Verfahren hat zum Ziel, Objekte repräsentierende Punkte im mehrdimensionalen Raum so anzuordnen, dass die Distanzen, die sie zueinander aufweisen, möglichst genau der Verschiedenheit der zugrundeliegenden Objekte entspricht. Beim MDS werden als Grundlage Distanz-Daten für ein gegebenes Set an Punkten in k -dimensionale Koordinaten umgewandelt. k kann selbst gewählt werden. Für unsere Zwecke ist die Wahl des 3D-Raumes am besten geeignet, da spezielle Computer-Programme (z.B. MAGE) es erlauben, das dreidimensionale Ergebnis zu betrachten. Die Wiedergabe von hochdimensionalen Strukturen im dreidimensionalen Raum kann natürlich nicht ohne Verzerrungen ablaufen. Im Rahmen des MDS werden daher auch Parameter angegeben, welche den Grad an Übereinstimmung zwischen sichtbarem Output und Ergebnis der Berechnung angeben. Als Datenbasis dienen nach WOOD (2005a) die sogenannten „baraminic distances“, welche einen Schätzwert der realen „biologischen Distanz“ im morphologischen Raum wiedergeben (vgl. ROBINSON & CAVANAUGH 1998, 1998). Die „baraminic distance“ zwischen zwei Arten stellt den Anteil der Merkmale dar, in denen die beiden Arten sich in Hinsicht auf den Merkmals-Zustand unterscheiden. Werden beispielsweise die Blinddarmklappen als Merkmal herangezogen, können diese entweder ausgeprägt (Zustand 1) oder nicht vorhanden sein (Zustand 2).

Den „baraminic distances“ wiederum liegt ein Datenset über (meist) morphologische Merkmale innerhalb einer Organismengruppe zu Grunde, das auf bestimmte Art und Weise umgeschrieben werden muss und mit der Hilfe des Programms BDISTMDS verwertbare Ergebnisse liefert.⁹ Obwohl die Familie der Lacertidae gut untersucht ist, fand sich nur eine wissenschaftliche Arbeit, welche die notwendige Daten-Matrix enthielt (ARNOLD 1989). Für die 46 Taxa lagen 112 morphologische Merkmale (beispielsweise Merkmal 61:

„Zunge überwiegend dunkel“) vor, die allesamt für die geplante Untersuchung geeignet waren.¹⁰ Zu Details der Vorgehensweise siehe ROBINSON & CAVANAUGH (1998). Nach klassischer Skalierung auf drei Dimensionen, wie von WOOD (2005a) beschrieben, lässt sich nun etwas zur Kontinuität innerhalb der Lacertidae sagen. Den geringsten „Stress“ weisen die Ergebnisse bei $k=7$ auf (0,07144457; vgl. Abb. 7), was bedeutet, dass im 7D-Raum die beste Übereinstimmung zwischen „baraminic distances“ und MDS-Resultat vorliegt. Das liegt noch recht

nahe am 3D-Raum, sodass davon auszugehen ist, dass auch in diesem noch sinnvolle Ergebnisse zu erkennen sind. Auch ein weiteres Qualitätsmerkmal – der R^2 -Wert – ist erfüllt, da er mit 0,9153928 über der Grenze von 0,9 liegt, ab welcher Ergebnisse als akzeptabel gelten. Ein Blick auf das dreidimensionale Ergebnis (Abb. 8) zeigt, dass in der Familie der Lacertidae keine signifikante Diskontinuität auftritt, diese also wohl die Untergrenze eines Grundtyps bilden (also alle zum selben Grundtyp gehören). Ob die Familienebene auch mit der Obergrenze des Grundtyps zusammenfällt (also der Grundtyp insgesamt der Familie entspricht) kann aufgrund dieser Analyse nicht gesagt werden, da keine Außengruppen berücksichtigt wurden und somit nicht bestimmt werden kann, ob die Lacertidae im morphologischen Raum beispielsweise kontinuierlich in die Schienenechsen (Teiidae) übergehen, oder hier eine klare Diskontinuität auftritt und damit eine Obergrenze des Grundtyps vorliegt. Es gibt jedoch andere Hinweise, die darauf hindeuten, dass die Grundtypen der Ordnung der Schuppenkriechtiere (Squamata) in etwa ihren Familien entsprechen dürften (Fußnote 5).

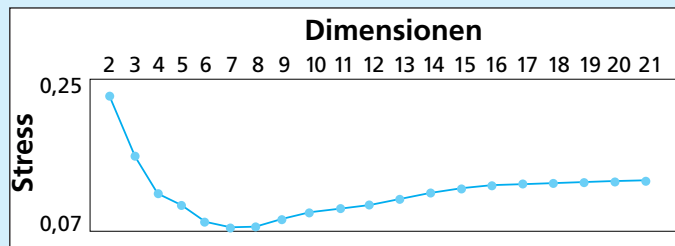


Abb. 7: Stress-Werte für die k -dimensionale Skalierung der „baraminic distance“-Matrix. Der minimale Stress liegt bei $k=7$ vor.

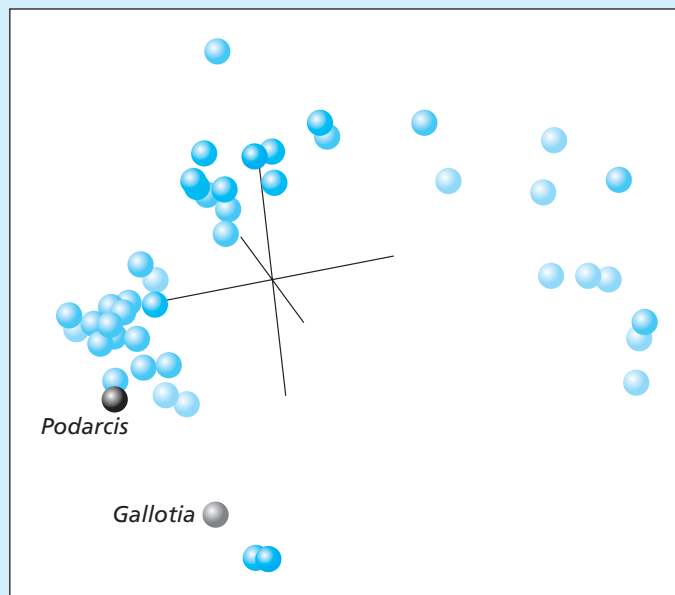


Abb. 8: Blick auf die 3D-Darstellung nach MDS auf der Grundlage eines morphologischen Datensets von ARNOLD (1989) zur Familie der Lacertidae. Diese bilden ein kontinuierliches Muster im Raum, ohne auffällige Diskontinuitäten aufzuweisen. Die Lacertidae bilden demnach vermutlich die Untergrenze eines Grundtyps. Podarcis und Gallotia (in der Darstellung hervorgehoben) gingen demnach auf dieselbe polyvalente Stammform zurück, was das Vorkommen von Blinddarmklappen in beiden Gattungen erklären könnte.

sein sollten – nach Ausprägungen der diskutierten Verdauungsstrukturen zu suchen. Anthony HERREL stimmte mir in privater Kommunikation zu, dass die Klappen auch bei anderen, nah verwandten Arten oder auch in anderen Populationen von *P. sicula* existieren könnten. So meint auch er, die Wissenschaftler hätten einfach noch nie danach

geschaut; die Ergebnisse zu *P. sicula* könnten solche Nachforschungen jetzt jedoch motivieren.

Eine optimale Folgearbeit wäre selbstverständlich die Wiederholung des Experiments von NEVO und Mitarbeitern: Würden wieder *P. sicula*-Individuen (oder Vertreter nah verwandter Arten) auf einer ähnlich gestalteten Insel (oder in einem

speziellen Labor-Aufbau) ausgesetzt und es würde dasselbe Ergebnis erreicht, so wäre dies ein starkes Indiz dafür, dass die Struktur bereits in der Ausgangspopulation latent angelegt war und beispielsweise durch Umwelteinflüsse aktiviert wurde.

Die Wiederholung des Experiments sollte möglichst unter kontrollierten Bedingungen stattfinden. So könnten nach jeder Generation einige Tiere untersucht werden. Dabei würde sich zeigen, ob sich die Klappen graduell herausbilden oder ob sich möglicherweise ein schlagartiger Umschwung von einer Generation zur anderen einstellt. Auch könnten dann genauere Angaben darüber gemacht werden, wie viel Zeit nötig ist, die besagten Strukturen hervorzubringen – schließlich sind die 36 Jahre eine sehr unrealistische Obergrenze: Denn laut unveröffentlichten Daten von VERVUST (persönliche Mitteilung) leben derzeit etwa 5700 Individuen von *P. sicula* auf Pod Mrčaru. HERREL et al. (2008) untersuchten 6 tote Individuen dieser Population und konnten bei allen die Klappen feststellen. Selbst unter der Annahme, dass nur 50% der Population das neue Merkmal aufweisen, ist die Wahrscheinlichkeit für die „6 Richtigen“ von HERREL et al. noch sehr gering (ca. 1,6%). Es kann also aus guten Gründen davon ausgegangen werden, dass ein großer Teil der Population Blinddarmklappen aufweist, da ansonsten nicht damit zu rechnen gewesen wäre, dass HERREL et al. bei allen 6 untersuchten Individuen solche mit dieser Konstruktion erwischte hätten.¹¹

Selbst unter absolut unrealistischen Annahmen bezüglich des Fitnessvorteils durch diese Struktur ist es sehr unwahrscheinlich, dass sich diese Eigenschaft innerhalb einer Generation in der ganzen Population hätte ausbreiten können.¹² Es hat sicher einige Zeit gebraucht, das neue Merkmal in der Population zu etablieren. Diese Zeit fehlt jedoch für die Entstehung der Struktur. Sollte es also möglich sein, zu zeigen, dass es beispielsweise *mindestens* 20 Jahre gebraucht haben muss, um die aufgetauchte Eigenschaft zum gegenwärtigen Ausmaß zu verbreiten, hieße dies, dass die Struktur in *höchstens* 10 Jahren entstanden sein müsste. Vorausgesetzt die zitierten Evolutionsbiologen liegen mit ihrer Einschätzung richtig, dass hier wirklich eine Struktur vorliegt, die durch bloße Variation bereits bestehender Strukturen nicht erklärt werden kann, wäre eine so kurze Zeitdauer für das Auftauchen der neuen Struktur der Blinddarmklappen ein weiteres Indiz dafür, dass sie nicht „*de novo*“ entstand, sondern bereits in der Ausgangspopulation angelegt war.

Schlussfolgerungen

Die Arbeit von HERREL et al. (2008) liefert einen eindrucksvollen Beleg dafür, dass mikroevolutive Veränderungen, die auf morphologischer Ebene

durchaus ein großes Ausmaß erreichen, in nur wenigen Generationen auftreten können, wenn die Gründerpopulation mit einer neuen Umwelt konfrontiert wird. Ob diese Veränderungen z.B. in der Schädelmorphologie (inkl. der zugrundeliegenden Bildungsmechanismen) jedoch auf eine veränderte genetische Basis (Mikroevolution durch Mutation) zurückzuführen sind, oder ob eine Form von Plastizität den besseren Ansatz bietet, muss weitere Forschung zeigen. Dabei könnte die Aufzucht von *P. sicula*-Individuen unter verschiedenen Bedingungen zeigen, ob auf diese Weise Modifikationen ausgelöst werden könnten.

Von diesen Anpassungen abgesehen stellen die Ergebnisse von HERREL et al. (2008) jedoch auch die Frage nach Makroevolution. Da über die genetische und epigenetische Grundlage der neu entdeckten Klappen-Struktur in der Population von

Die Grundtypenbiologie liefert
eine Vielzahl an Anregungen für
weitere Forschung und eröffnet
neue Fragestellungen.

P. sicula auf Pod Mrčaru noch zu wenig bekannt ist, kann nicht mit Sicherheit bestimmt werden, ob für die *de-novo*-Entstehung der Struktur rein quantitative Anpassungen im mikroevolutiven Bereich durch Mutation und Selektion genügen würden oder ob dafür eine makroevolutive Neuerung nötig wäre, wie etwa HERREL et al. (2008) und andere behaupten.

Unabhängig davon, ob die Einschätzung dieser Autoren korrekt ist oder nicht, zeigt die vorliegende Arbeit, wie man im Rahmen des Grundtypen-Konzepts Merkmale, die allem Anschein nach in kurzer Zeit in einer beobachteten Population auftreten, mit Rückgriff auf polyvalente Stammformen interpretieren kann, indem nach Hinweisen dafür gesucht wird, dass die nötige genetische Information eben nicht neu entstand, sondern bereits zuvor vorhanden war und nur noch aktiviert zu werden brauchte. Falls die Entstehung der Blinddarmklappen also tatsächlich eine Problemstellung darstellt, welche über den Bereich der Mikroevolution hinausgeht, liefert die Hypothese einer polyvalenten Stammform des Grundtyps Lacertidae einen besseren Erklärungsansatz als der ungerichteter Makroevolutionsprozesse. Die Herkunft dieser genetischen Ausstattung einer polyvalenten Stammform ist eine völlig andere Fragestellung (vgl. Fußnote 5).

Die Grundtypenbiologie liefert im Hinblick auf das hier diskutierte Auftauchen der Blinddarmklappen bei *P. sicula* eine Vielzahl an Anregungen für weitere wissenschaftliche Betätigung – auch in Richtungen, die im Rahmen konventioneller

Erklärungsmodelle durch paradigmengestützte Einschränkungen von vornherein verbaut sind.

Sollte sich herausstellen, dass die Klappenfunktion bereits durch mikroevolutionäre Variation (also durch Mutation und Selektion) bestehender Strukturen erreicht werden kann und ihre Entstehung in einer Population der vorliegenden Größe in der gegebenen Zeit keine Schwierigkeit darstellt, so würde dies hingegen belegen, dass eigentlich *spekulative* Thesen zur Evolutionstheorie oft als *spektakuläre* und sensationelle Befunde präsentiert werden und in den populärwissenschaftlichen Medien eine unkritische Wiedergabe finden, die dem sachlichen Diskurs nicht dienlich ist.

Dank. Ich danke Reinhard JUNKER, Niko WINKLER, Herfried KUTZELNIGG und Theresa HALLER für viele wichtige Anmerkungen und Oscar ARIBAS, Anthony HERREL und Bart VERVUST für ergänzende Informationen. Auch Todd WOOD möchte ich für seine Hilfe mit der MDS-Darstellung danken, ebenso wie zahlreichen anderen, die durch ihre Unterstützung diesen Artikel ermöglicht haben.

Literatur

- ARNOLD EN (1973) Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 25, 289-366.
- ARNOLD EN (1989) Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 55, 209-257.
- ARNOLD EN, ARIBAS O & CARRANZA S (2007) Systematics of the Palearctic and Oriental lizard tribe Lacertini, with description of eight new genera. *Zootaxa No. 1430*, 1-86.
- AUBRET F, SHINE R & BONNET X (2004) Adaptive developmental plasticity in snakes. *Nature* 431, 261-262.
- BEHE MJ (2007) *The Edge of Evolution: The Search for the Limits of Darwinism*. New York.
- BÖHME W (1984) *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, Band 2/I. Echsen (Sauria) II. Wiesbaden.
- BÖHME W (1986) *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, Band 2/II. Echsen (Sauria) III. Wiesbaden.
- BOULENGER GA (1916) On the lizards allied to *Lacerta agilis* and *Lacerta parva*. *Trans. Zool. Soc. Lond.* 21, 1-90.
- CAPULA M (1993) Natural hybridization in *Podarcis sicula* and *P. wagleriana* (Reptilia: Lacertidae). *Biochem. Syst. Ecol.* 21, 373-380.
- CAPULA M (2002) Genetic evidence of natural hybridization between *Podarcis sicula* and *Podarcis tiliguerta* (Reptilia: Lacertidae). *Amphibia-Reptilia* 23, 313-321.
- COOPER WE & VITT LJ (2002) Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *J. Zool.* 257, 487-517.
- FEHRER J (1993) Interspecies-Kreuzungen bei cardueliden Finken und Prachtfinken. In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens*. Berlin, 197-216.
- GENE M (2007) *The Design Matrix. A Consilience of Clues*. Arbor Vitae Press.
- HERREL A (2007) Herbivory and foraging mode in lizards. In: REILLY SM, McBRAYER LD & MILES DB (ed) *Lizard Ecology: The evolutionary consequences of foraging mode*. Cambridge, 209-236.
- HERREL A, VANHOYDONCK B & VAN DAMME R (2004) Omnivory in lacertid lizards: Adaptive evolution or constraint? *J. Evol. Biol.* 17, 974-984.
- HERREL A, HUYGHE K, VANHOYDONCK B, BACKELJAU T, BREUGELMANS K, GRBAC I, VAN DAMME R & IRSCHICK DJ (2008) Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 4792-4795.
- IVERSON JB (1980) Colic modifications in iguanine lizards. *Journal of Morphology* 163, 79-93.
- IVERSON JB (1982) Adaptations to herbivory in iguanine lizards. In: BURGHARDT GM & RAND AS (Hg.) *Iguanas of the world: their behaviour, ecology, and conservation*. Park Ridge, 60-76.
- JOHNSON K (2008) Lizards Rapidly Evolve After Introduction to Island. *National Geographic News*. <http://news.nationalgeographic.com/news/2008/04/080421-lizard-evolution.html>
- JUNKER R (1993) Prozesse der Artbildung. In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens*. Berlin, 31-45.
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. Design-Fehler oder Design-Signale? *Holzgerlingen*.
- JUNKER R (2005) Wissenschaft im Rahmen des Schöpfungsparadigmas. <http://www.wort-und-wissen.de/artikel/a02/a02.html>
- JUNKER R (2006) Zur Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution. *Stud. Int. J.* 13, 59-67.
- JUNKER R & RAMMERSTORFER M (2005) Potentielle Komplexität als ID-Forschungsprogramm Ursprünge der Variabilität. <http://rammerstorfer.ra.ohost.de/POCnetV.pdf>
- JUNKER R & SCHERER S (2006) *Evolution – ein kritisches Lehrbuch*. Gießen, 6. Auflage.
- KOLBE JJ & LOSOS JB (2005) Hind-limb length plasticity in *Anolis carolinensis*. *J. Herpetol.* 39, 674-678.
- KUTZELNIGG H (2008) Zur Evolution der C₄-Pflanzen. Ist C₄-Photosynthese 45-mal unabhängig voneinander entstanden? *Stud. Int. J.* 15, 3-17.
- LÖNNIG WE (1988) *Artbegriff, Evolution und Schöpfung*. Köln.
- LOSOS JB, CREER DA, GLOSSIP D, GOELLNER R, HAMPTON A, ROBERTS G, HASKELL N, TAYLOR P & ETTLING J (2000) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. *Evolution* 54, 301-305.
- LOSOS JB, SCHOENER TW, WARHEIT KI & CREER D (2001) Experimental studies of adaptive differentiation in Bahamian *Anolis* lizards. *Genetica* 112, 399-415.
- McBEE RH & McBEE VH (1982) The hindgut fermentation in the green iguana, *Iguana iguana*. In: BURGHARDT GM & RAND AS (Hg.) *Iguanas of the world: their behaviour, ecology, and conservation*. Park Ridge, 77-83.
- MYERS PZ (2008) Still just a lizard. http://scienceblogs.com/pharyngula/2008/04/still_just_a_lizard.php
- NEUHAUS K (1997) Schnelle Anpassung von Leguanen (*Anolis*) an neue Lebensräume. *Stud. Int. J.* 4, 80-82.
- NEVO E, GORMAN G, SOULÉ, YANG SY, CLOVER R & JOVANOVI V (1972) Competitive exclusion between insular *Lacerta* species (Sauria, Lacertidae). *Oecologia* 10, 183-190.
- RADOVANOVIĆ M (1956) Rassenbildung bei den Eidechsen auf Adriatischen Inseln. *Denkschrift Österreich. Akad. Wiss. Math.-Nat. Klasse* 110, 1-82.
- RADOVANOVIĆ M (1959) Zum Problem der Speziation bei Inseleidechsen. *Zool. Jb. Syst. Geogr. Biol. Tiere* 86, 395-436. Jena.
- ROBINSON DA & CAVANAUGH DP (1998) A quantitative approach to baraminology with examples from the primates. *Crea. Res. Soc. Quart.* 34, 196-208.
- SCHERER S (Hg, 1993a) *Typen des Lebens*. Berlin.
- SCHERER S (1993b) Basic types of life. In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens*. Berlin, 11-30.
- SCHERER S (1998) Basic Types of Life. Evidence for Design from Taxonomy? In: Dembski WA (ed) *Mere Creation. Science, Faith & Intelligent Design*. Downers Grove.
- SCIENCE DAILY (2008) Lizards Undergo Rapid Evolution After Introduction To A New Home. <http://www.sciencedaily.com/releases/2008/04/080417112433.htm>
- TOGERSON WS (1958) *Theory & Methods of Scaling*. New York.
- TYLER D (2008) Field evidence for rapid morphological chan-

- ge in lizards. http://www.arn.org/blogs/index.php/literature/2008/04/23/field_evidence_for_rapid_morphological_c
- VERVUST B, GRBAC I & VAN DAMME R (2007) Differences in morphology, performance and behaviour between recently diverged populations of *Podarcis sicula* mirror differences in predation pressure. *Oikos* 116, 1343-1352.
- WEICKMANN D (2005) Podarcis. <http://www.podarcis.info/>
- WOOD TC (2001) BDISTMDS software, v. 1.0. Center for Origins Research, Bryan College.
- WOOD TC (2002) The AGE-ing Process: Rapid Post-Flood Intrabaraminic Diversification Caused by Altruistic Genetic Elements (AGEs). *Origins* 54, 5-34.
- WOOD TC (2003) Perspectives on AGEing, a young-earth creation diversification model. In: IVEY RL (Hg.) *Proc. Fifth Int. Conf. Creat. Pittsburgh*, 479-489.
- WOOD TC (2005a) Visualizing baraminic distances using classical multidimensional scaling. *Origins (GRI)* 57, 9-29.
- WOOD TC (2005b) A Creationist Review and Preliminary Analysis of the History, Geology, Climate, and Biology of the Galápagos Islands. Eugene.
- WOOD TC (2008) BDISTMDS software, v. 2.0. Center for Origins Research, Bryan College.
- WOOD TC & MURRAY MJ (2003) Understanding the Pattern of Life: Origins and Organization of the Species. Nashville.

Anmerkungen

- ¹ Damals waren die Arten noch als *Lacerta sicula* und *L. melisellensis* bezeichnet worden, da man zu dieser Zeit die *Podarcis*-Gruppe als Untergattung von *Lacerta* betrachtete (vgl. beispielsweise BOULENGER 1916). Diese Einordnung war bis Mitte der 1970er Jahre geläufig, bis *Podarcis* in den Rang einer Gattung gehoben wurde (vgl. ARNOLD 1973). Vertreter der Gattung *Podarcis* unterscheiden sich von den *Lacerta*-Arten im Bau des Schädels, der Schwanzwirbelfortsätze und des Hemipenis (vgl. WEICKMANN 2005). Die nach morphologischen Kriterien bestehende Beziehung zwischen *Podarcis* und anderen Lacertidae-Gattungen wird später noch von Bedeutung sein.
- ² Dabei referieren NEVO et al. (1972, 184) die Hypothese von RADOVANOVIĆ (1956; 1959), wonach die robustere Art *P. sicula* die bereits ansässige Art *P. melisellensis* verdrängen würde. HERREL et al. (2008, 4792) berichten in der Tat, *P. melisellensis* sei auf Pod Mrčaru ausgestorben. Analysen mitochondrialer DNA der vorgefundenen Eidechsen würden das Weiteren nahelegen, dass es sich bei den vom Forscherteam angetroffenen Echsen auch tatsächlich um Vertreter von *P. sicula* handelt und diese „genetisch nicht von den Eidechsen der Ausgangspopulation zu unterscheiden“ sind (HERREL et al. 2008, 4292).
- ³ Diese Möglichkeit für das Auftreten von Variation innerhalb von Populationen wird nach Ansicht der Autoren größtenteils ignoriert, obwohl aktuelle Studien diese Vernachlässigung als unberechtigt ausweisen. Sie verweisen dabei auf die Arbeiten von LOSOS et al. (2000; 2001), AUBRET et al. (2004) und KOLBE & LOSOS (2005). Für die hier zitierten Arbeiten zur Echsen-Gattung *Anolis* siehe auch den Kommentar von NEUHAUS (1997). JUNKER (1993, 42) diskutiert unter Bezugnahme auf ein von LÖNNIG (1988) vorgestelltes Konzept die Einschränkung eines solchen Modifikations-Potentials als einen möglichen Artbildungsprozess, ausgehend von einer polyvalenten Stammform mit einem breiten Spektrum an plastischen Antworten auf Umweltveränderungen.
- ⁴ Es gibt noch viele andere Modelle, in denen der Begriff des *Potentials* eine große Rolle spielt. Im Rahmen des sogenannten „Frontloadings“ (vgl. GENE 2007) legen präzise gewählte Anfangsbedingungen des Lebens eine Ausprägung bestimmter Strukturen zumindest nahe und begünstigen sie, auch wenn sie diese nicht determi-

nistisch programmieren. Vorstellungen eines solchen Potentials gehen natürlich Hand in Hand mit der Überzeugung eines intelligenten Urhebers dieses Potentials: Dass für die Zukunft blinde Prozesse, wie es ateleologische Evolutionsmechanismen per Definition immer sein müssen, eine solche – erst später, in der richtigen Situation – nützliche Information generieren, ist unplausibel. Daher sind Evolutionsprozesse der oben genannten Art immer eng mit dem Begriff der „Teleologie“ verbunden und werden der eigentlichen Wortbedeutung von „Evolution“ (lat.: *evolvere* = herauswälzen, ausrollen von bereits Vorhandenem) eher gerecht als ateleologische Evolutionsprozesse, die ansonsten meist damit gemeint sind.

- ⁵ In dieser Familie finden sich Blinddarmklappen relativ häufig. Für einen Überblick über solche Anpassungen, der über die Lacertidae hinausgeht, siehe COOPER & VITT (2002) und dort zitierte Literatur (beispielsweise IVERSON 1982; McBEE & McBEE 1982). Aufgrund fehlender Datenbasis soll diese Arbeit jedoch nicht der Frage nachgehen, ob die Iguanidae und Lacertidae demselben Grundtyp zuzurechnen sind und wie etwa die Blinddarmklappen in den Leguanen oder der Ursprung der polyvalenten Stammform der Lacertidae zu erklären sind. WOOD (2005b, 83-92) kommt jedoch zu dem Schluss, dass die Iguanidae durch Diskontinuität von anderen Familien ihrer Unterordnung der Leguanartigen abgrenzbar sind und damit die Obergrenze eines Grundtyps bilden. Gleichzeitig weist die Familie intern große Kontinuität auf, sodass hier Ober- und Untergrenze des Grundtyps zusammenfallen und es angemessen scheint, vom *bt*Iguanidae zu sprechen, die Familie also ein Grundtyp darstellt (*bt* = basic type = Grundtyp). Woods Ergebnisse legen nahe, dass die Lacertidae (ebenfalls eine Familie) auch einen separaten Grundtyp darstellen könnten. Um diese Vermutung zu prüfen, müssten die Lacertidae mit anderen Familien ihrer Unterordnung der Scincomorpha verglichen werden. Beispielsweise mit den Schienenechsen (Teiidae). Sollte sich herausstellen, dass eine Einteilung in *bt*Iguanidae und *bt*Lacertidae gerechtfertigt ist, würde das natürlich die Frage nach dem Grund für die Merkmalsverteilung oberhalb der Grundtypenebene stellen. Diese könnte im Rahmen der Schöpfungsperspektive mit dem Rückgriff auf das Baukasten-Prinzip (vgl. JUNKER 2002) oder im Rahmen der Abstammungslehre mit Verweis auf evolutionäre Entwicklungswege beantwortet werden. Die systematische Einteilung der Lebewesen in Grundtypen ist prinzipiell mit beiden Ursprungsvorstellungen verträglich. Die Frage nach dem evolutiven Ursprung der polyvalenten Stammform der Lacertidae und damit die Frage, ob die Blinddarmklappen von *P. sicula* letztendlich nicht doch durch ungerichtete Makroevolutionsmechanismen entstanden, soll hier nicht diskutiert werden. Vorliegende Arbeit beschränkt sich auf die Beurteilung der angeblichen Makroevolution im ganz speziellen Fall der Population auf Pod Kōpište im Zeitraum der letzten 36 Jahre.
- ⁶ Eine dritte Unterfamilie ist die der Eremiadienae. Bei manchen Autoren bilden die Lacertini jedoch auch mit den Eremiadini zwei Triben innerhalb der Unterfamilie der Lacertinae. Die andere Unterfamilie der Lacertidae ist dann auch hier die der Gallotiinae (vgl. ARNOLD et al. 2007).
- ⁷ Dass dabei lediglich „ein oberflächlich betrachtet normaler Nachkomme entstand, der bis zur Geschlechtsreife heranwuchs“, während „andere Embryonen sehr deformiert waren“ (ARNOLD et al. 2007, 11), stört im Rahmen der Grundtypenbiologie nicht, in der die gemeinsame Grundtypenzugehörigkeit feststeht, wenn „eine Zygote aus Keimzellen zweier Arten nach der maternalen Phase der Entwicklung die Embryogenese unter koordinierter Ausprägung des paternalen und maternalen Erbguts“ fortsetzt SCHERER (1993b, 27); eine weitere störungsfreie Embryonalentwicklung wird nicht gefordert.
- ⁸ Morphologische Kriterien spielten auch bisher schon – wenn auch mehr „inoffiziell“ – eine Rolle bei der Grundtypbestimmung. Arten derselben Gattung wurden schon

in früheren Arbeiten *auch* ohne berichtete Kreuzungen zu einem Grundtyp gerechnet, da Gattungen aufgrund großer morphologischer Übereinstimmung gruppierte Art-Verbände darstellen. In diesem Kontext ist interessant, was HERREL (2007, 228) über eine andere *Podarcis*-Art zu sagen hat: „Der Allesfresser *Podarcis lilfordi* aus der Familie der Lacertidae [...] weist deutliche Abänderungen des Dickdarms, einschließlich Falten im Blinddarm auf, die vermutlich den Weitertransport der Nahrung verlangsamen sollen.“ Der spezifischen Konstruktion einer Klappe ist das noch nicht gleich, dennoch kann diese Beobachtung zumindest als Indiz für eine polyvalente Ausstattung des Verdauungstrakts der Vorfahren von *Podarcis* gewertet werden, welche Vor-Anpassungen verschiedenen Grades für die Verdauung von Pflanzenmaterial bereitstellte.

⁹ Siehe dazu WOOD (2008). Eine frühere Version des Programms – BDIST (WOOD 2001) – ist im Internet mit Anleitung frei verfügbar.

¹⁰ Die kalkulierten Datensets können beim Autor angefordert werden und sind in der online-Version des Artikels auf www.wort-und-wissen.de/sij einsehbar.

¹¹ Es kann hier eingewendet werden, dass meine Einschätzung bezüglich des Anteils an der Population zu optimistisch sein könnte, falls die Auswahl von HERREL et al. nicht zufällig erfolgte. Die Wissenschaftler untersuchten schließlich nur bereits tote Individuen. Es wäre möglich, dass Individuen mit Blinddarmklappen eine höhere Sterblichkeit aufweisen, weil ihnen die Struktur in irgendeiner Weise schadet. Damit würde der Anteil von Blinddarmklappen-Trägern an toten *P. sicula*-Vertretern nicht dem Anteil an der lebenden und sich fortpflanzenden Population entsprechen. Für eine solche Annahme besteht jedoch keine empirische Basis.

¹² Theoretisch möglich ist es jedoch schon: Wenn von der Gründerpopulation bereits ein Pärchen die Struktur aufgewiesen hätte und alle anderen – ohne Nachkommen zu hinterlassen – sofort gestorben wären, so hätte die gesamte Population von Anfang an die Blinddarmklappen gehabt. In diesem rein spekulativen Fall könnte jedoch auch nicht mehr von einer *Entstehung* der Struktur auf Pod Mrčaru gesprochen werden, da sie ja bereits in der Ausgangspopulation vorhanden gewesen wäre.

K U R Z B E I T R Ä G E

Neues zum explosionsartigen Auftreten der Bedecktsamer

Zusammenfassung: Molekularbiologische Untersuchungen der Bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen) bestätigen im Wesentlichen das aus morphologischer und paläobotanischer Sicht schon lange bekannte Problem des schlagartigen Auftretens der Mehrzahl der zugehörigen Gruppen. Die aus den DNA-Sequenzvergleichen abgeleiteten „Stammbäume“ sind deutlich strauchartig. An der Basis stehen verschiedene kleinere und meist wenig bekannte, zweikeimblättrige Vertreter (= Basale Angiospermen), dicht gefolgt von den praktisch gleichzeitig erscheinenden und sich rasch auffächernden Einkeimblättrigen (= Monocots) und dem Rest der Zweikeimblättrigen (= Eudicots).

Das plötzliche Auftreten der Bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen) zu Beginn der Kreideformation in großer Formenfülle und ohne Übergangsformen zu einer angenommenen gemeinsamen Ausgangsgruppe, das DARWIN in einem Brief als „abscheuliches Geheimnis“ bezeichnet hat, ist ein bis heute ungelöstes Problem der Evolution. Wir hatten im Studium Integrale Journal ausführlich darüber berichtet (KUTZELNIGG 2000, 2001).

Neue molekularbiologische Untersuchungen zur Systematik der Angiospermen aufgrund des Vergleiches einer größeren Zahl von Plastidengenen.

Neue umfangreiche molekularbiologische Untersuchungen zweier Arbeitsgruppen bestätigen nunmehr das schnelle, ja explosionsartige Auftreten dieser mit knapp 300.000 Arten größten Pflanzengruppe (JANSEN et al. 2007, MOORE et al. 2007). Die Basis für die Untersuchungen war denkbar groß, indem die Gensequenzen von 81 bzw. 61 Plastidengenen (vgl. Kasten) bei 64 bzw. 45 ausgewählten rezenten Vertretern der Angiospermen verglichen wurden. Wegen der großen Anzahl untersuchter Gene scheint der für einige vorgehende Analysen zutreffende Vorwurf, es würde statt der Stammesgeschichte lediglich das Schicksal eines einzigen Gens oder weniger Gene verfolgt, zu entfallen. Dennoch muss kritisch eingewandt werden, dass weder Gene des Zellkerns noch solche der Mitochondrien und auch keine morphologischen Merkmale berücksichtigt wurden. Außerdem mag zwar eine größere Anzahl von Plastidengenen die Auflösung der verwandtschaftlichen Beziehungen

erhöhen, da mehr Merkmale untersucht werden können, aber es ist zu beachten, dass das Plastidengenom nur aus einem einzigen Molekül besteht, und daher die Daten nicht voneinander unabhängig sind, sondern lediglich einen einzigen, wenn auch umfangreichen Merkmalskomplex darstellen.

Bemerkenswert ist in dem Zusammenhang ein Artikel über die genannten Arbeiten in der Online-Zeitschrift *spektrumdirekt* (MARTY 2007), in welchem der Autor einem größeren Leserkreis die Situation des „abscheulichen Geheimnisses“ nochmals eindrücklich bewusst macht. So heißt es u.a. „... Ihren außerordentlichen Artenreichtum hätten die Bedecktsamer also schlagartig hervorbringen müssen ... Vermutlich entfalteten sie den Großteil ihrer grünen Pracht innerhalb weniger Millionen Jahre – im Maßstab der Evolution nicht mehr als ein Wimpernschlag ... Warum die Artenvielfalt so plötzlich explodierte, wissen die Forscher allerdings immer noch nicht. Darwins Wissen ist damit zwar überholt – sein ‘abscheuliches’ Geheimnis bleibt aber wohl noch eine Weile ungelüftet.“

Nun zu den Ergebnissen der Arbeitsgruppen um Robert K. JANSEN (JANSEN et al. 2007) und Douglas E. SOLTIS (MOORE et al. 2007): Das Plastidengenom der Angiospermen umfasst 129 Gene, von denen 16 zweimal vorhanden sind. 18 Gene besitzen Introns, das sind nicht codierende DNA-Abschnitte innerhalb eines Gens. Von 15 Genen und einer Gruppe von 11 Genen ist bekannt, dass sie bei einzelnen Arten fehlen können. Gelegentlich fehlen mehrere gleichzeitig. Den bisherigen Rekord hält die Passionsblume, der 9 Plastidengene + 2 Introns fehlen. Viele Arten aber verfügen über das volle Gensortiment. Die Annahme, dass sich die fehlenden Plastidengene im Kerngenom wiederfinden, konnte bisher in zwei Fällen nachgewiesen werden.

Welche Gene fehlen und wie viele, korrespondiert im Allgemeinen nicht mit dem aufgestellten Stammbaum, d.h. es gibt diesbezüglich zahlreiche Konvergenzen. So ist z.B. das Gen *clpP* dreimal und das Gen *infA* elfmal „verloren gegangen“. Das heißt, wir haben auch hier wieder die bei „Stammbäumen“ so häufig auftretende Situation, dass man unter der Annahme einer gemeinsamen Abstammung das mehrfache unabhängige Entstehen solcher Verluste postulieren müsste. Auffällig ist, dass die „Genverluste“ nicht die basalen Gruppen der Bedecktsamer betreffen, sondern sich auf die mehr abgeleiteten Gruppen innerhalb der Einkeimblättrigen und Zweikeimblättrigen beschränken. Was dieses Phänomen zu bedeuten hat, ist derzeit offenbar noch ungeklärt.

Grundsätzlich geht man bei allen molekularbiologischen Untersuchungen im evolutionstheoretischen Rahmen davon aus, dass die festgestellten Ähnlichkeitsbeziehungen, die man als Kladogramm (gabeliges Verzweigungsschema) darstellen kann,



Abb. 1: Zweigstücke des Gewöhnlichen Hornblatts (*Ceratophyllum demersum*), einer heimischen Unterwasserpflanze. Ihre Stellung im System ist unklar. Aber auf jeden Fall unterscheidet sie sich von allen Zweikeimblättrigen Pflanzen in morphologischer ebenso wie in molekularer Hinsicht. (Wikipedia, Public Domain)

als Stammbaum der betreffenden Gruppe interpretiert werden können. Welche Probleme mit der Auswertung solcher Daten verbunden sind, wird ausführlich in Kapitel 10.2 des Lehrbuchs von JUNKER und SCHERER (2006) erläutert (siehe auch Kasten). Dennoch sind die Ergebnisse solcher Vergleiche oftmals aufschlussreich, vor allem wenn sie wie im vorliegenden Fall auf eine relativ breite Basis gestellt wurden.

Die Ergebnisse bzw. ihre Interpretation bestätigen in groben Zügen die ersten Ergebnisse entsprechender molekularbiologischer Studien, wie sie bereits von CHASE et al. (1993) vorgelegt wurden und die auch Aufnahme in die 34. Auflage (1998) des von STRASBURGER begründeten Lehrbuchs der Botanik gefunden hatten. In weiten Abschnitten gehen sie auch mit Einteilungen aufgrund der Morphologie einher. Bei genauerem Betrachten zeigen sich aber doch auch deutliche Unterschiede, und manche Abzweigungen im Kladogramm fallen auch heute noch je nach verwendetem Auswertungsverfahren und je nach zugrunde gelegten Datensätzen unterschiedlich aus. Besonders auffällig sind die Diskrepanzen bei der auch in Deutschland vertretenen isolierten Ordnung der Ceratophyllales mit der einzigen Gattung *Ceratophyllum* (Hornblatt), einer hornartig versteiften, untergetaucht lebenden Wasserpflanze (Abb. 1). Diese Gattung nimmt in den acht alternativen Kladogrammen, die MOORE et al. (2007) exemplarisch darstellen, auch acht verschiedene Positionen ein, darunter aber bemerkenswerterweise nicht die im STRASBURGER (1998) herausgestellte Position als Schwestergruppe aller übrigen Bedecktsamer (siehe auch Kasten, Stichwort Kladogramm).

Betrachten wir die neu vorgelegten „Stammbäume“ etwas genauer, so fällt zunächst auf, dass wir wegen geringer Unterschiede der basalen Gruppen (d.h. der als ersten von den anderen abzweigenden Gruppen) keine Bäume, sondern eher Sträucher vorfinden. Dieses Bild ist auch von anderen Organismengruppen bekannt.

Bei den Angiospermen ist auffällig, dass die „Sträucher“ stark asymmetrisch sind, indem eine ganze Reihe von isolierten, meist wenig artenrei-

Erläuterungen zu den molekularbiologischen Untersuchungen

Plastidengenom: Die in typischen Pflanzenzellen als Organellen enthaltenen Plastiden besitzen ein eigenständiges, vom Zellkern unabhängiges Erbgut. Die bekannteste Zustandsform (Modifikation) der Plastiden stellen die photosynthetisch aktiven Chloroplasten dar. Deshalb spricht man auch vom Chloroplastengenom. Die DNA der Plastiden ist ringförmig angeordnet und umfasst im vollständigen Satz 129 Gene. Das Plastidengenom wird meist mütterlicherseits übertragen. Es gibt aber auch Fälle, wo es von beiden Eltern und sogar solche, wo es nur väterlicherseits (also durch den Pollen) vererbt wird.

Mitochondriengenom: Auch die winzigen, sowohl in pflanzlichen als auch in tierischen Zellen vorhandenen Mitochondrien besitzen ein eigenes Erbgut. Mitochondriengene wurden in den hier besprochenen Arbeiten nicht untersucht.

Kladogramm: Das ist allgemein die grafische Darstellung genetischer Unterschiede in Form eines Baumes, bei dem sich im Idealfall jede Linie in zwei Tochterlinien aufspaltet. Ein Kladogramm gibt also nur die Art und Reihenfolge der Verzweigungen an (d.h. die Topologie des Baumes). Diese Anordnung ist aber wesentlich von den für die Rekonstruktion des Baumes verwendeten Kriterien abhängig. Unterschiedliche Auswertungsverfahren desselben Datensatzes können zu unterschiedlichen Bäumen führen. Dies gilt z. B. auch für die im Text erwähnten acht verschiedenen Kladogramme in MOORE et al. (2007), in denen z. B. die Gattung *Ceratophyllum* (Hornblatt) acht verschiedene Plätze einnimmt; sie beruhen alle auf den gleichen Daten. – Zu weiteren Problemen der Interpretation von Kladogrammen vgl. JUNKER & SCHERER (2006, Kapitel 10.2).

Phylogramm: Es enthält über das Kladogramm hinaus Informationen über die Länge der Äste als Maß für die Größe der jeweiligen Unterschiede. Beispiel für ein Phylogramm stellt Abb. 2 dar. Sind die horizontalen Äste sehr kurz, gibt es mehrere Interpretationsmöglichkeiten. Zum Beispiel können sich mehrere Linien innerhalb kurzer Zeit aufgespalten haben (so auch die Interpretation von MOORE et al. 2007), oder inkongruente Merkmale legen alternative Topologien nahe, so dass die kurzen internen Äste eher auf widersprüchliche Information als auf tatsächliche Artaufspaltungs-Ereignisse zurückzuführen sind. Selbst eine ausgezeichnete statistische Absicherung solcher Äste kann irreführend sein im Hinblick auf die „wirkliche“ Phylogenie (vgl. ROKAS & CARROLL 2006). Einige der generellen Probleme in Bezug auf die phylogenetische Rekonstruktion, insbesondere bei weit entfernter Verwandtschaft, diskutieren MARTIN et al. (2005).

Sequenzen tatsächlich bedeuten. Im Rahmen des Grundtypkonzepts ist es immer von Interesse zu wissen, welche Kriterien außer der Kreuzbarkeit für die Isolierung einer Gruppe bzw. umgekehrt für Ähnlichkeiten zwischen verschiedenen Arten sprechen. Mindestens in diesem Sinne bergen die vorgelegten Daten wertvolle Informationen.

Nachtrag: neue Erkenntnisse zur Herkunft der Angiospermen aus morphologisch-paläobotanischer Sicht.

An dieser Stelle sei kurz darauf hingewiesen, dass 2007 auch ein Review-Artikel erschien, der neue Erkenntnisse zur Herkunft der Angiospermen behandelt (FROHLICH & CHASE 2007). Die Zusammenfassung geht bereits aus dem Titel der Arbeit hervor: „Nach einem Dutzend Jahren des Fortschritts ist die Herkunft der Angiospermen weiterhin ein großes Geheimnis“. Der größte Teil der Arbeit befasst sich mit der Bewertung von Theorien über die Herkunft der typischen Fortpflanzungsorgane der Angiospermen, ohne hier Abschließendes sagen zu können. Bemerkenswert ist der Hinweis,

Die Magnoliengewächse gelten nun
nicht mehr als ursprünglich,
sondern als relativ abgeleitet.

dass der berühmte Fossilfund *Archaeofructus*, der seinerzeit Anlass gab, eine neue Unterabteilung der Angiospermen zu etablieren (vgl. KUTZELNIGG 2000,



Abb. 3: Blühender Zweig von *Amborella trichopoda*. Dieser nur in Neukaledonien vorkommende Strauch gilt (neben den Nacktsamern) als die primitivste Blütenpflanze überhaupt. (http://www.nsf.gov/news/mmg/media/images/amborella_lvs_h1.jpg, T. J. LEMIEUX, University of Colorado)



Abb. 4: Die Gelbe Teichrose (*Nuphar lutea*) bildet mit weiteren Vertretern der Seerosengewächse eine der untersten Abzweigungen im „Stammbaum“ der Bedecktsamigen Blütenpflanzen. Sie ist eine auch bei uns heimische Schwimmblattpflanze. Man erkennt die typische Blüte und eine dem Wasser aufliegende Spreite. (Foto: R. JUNKER)

S. 55), inzwischen neu interpretiert wurde (die gefundene Reproduktionseinheit ist ein Blütenstand und keine Einzelblüte), sodass die früher angenommene Sonderstellung entfällt. Die beliebte Vorstellung, ursprüngliche Blütenmerkmale bei den Magnoliengewächsen zu suchen, ist fraglich geworden, da diese nun als relativ abgeleitet gelten. Neuere Untersuchungen haben auch Licht auf die Frage geworfen, von welcher Gruppe der Nacktsamer sich die Bedecktsamer ableiten. Die Antwort ist, dass sie von keiner davon abstammen, sondern mit diesen eine gemeinsame und entsprechend weit zurückliegende Wurzel haben. Der Artikel schließt mit den Worten: „Wir hoffen fest, dass spektakuläre paläobotanische Entdeckungen die Ursprünge der Blüten klären werden, aber falls das nicht erfolgt, sind es Evo-Devo-Studien (entwicklungsbiologische Studien), die die wichtigsten neuen Daten liefern werden, sowohl durch Hinweise als auch durch Testen von Theorien über den Ursprung der Blüten.“

Herfried Kutzelnigg

Danksagung. Frau Dr. Judith FEHRER danke ich für wichtige Hinweise.

Literatur

- CHASE MW et al. (1993) Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Miss. Bot. Garden* 80, 528-580.
- FROHLICH MW & CHASE MW (2007) After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery. *Nature* 450, 1184-1189.
- JANSEN RK et al. (2007) Analysis of 81 genes from 64 plastid genomes resolves relationships in angiosperms and identifies genome-scale evolutionary patterns. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19369-19374.
- JUNKER R & SCHERER S (2006) Evolution. Ein kritisches Lehrbuch. Gießen.
- KUTZELNIGG H (2000, 2001) Das „abscheuliche Geheimnis“. Woher kommen die Angiospermen? *Stud. Int. J.* 7, 51-58; 8, 10-15.
- MARTIN W, DEUTSCH D, STAWSKI N, GRÜNHEIT N & GOREMYKIN V (2005) Chloroplast genome phylogenetics: why we need independent approaches to plant molecular evolution. *Trends Plant Sci.* 10, 203-209.
- MARTY C (2007) Darwin überholt. *spektrumdirekt*. <http://www.wissenschaft-online.de/artikel/913106>.
- MOORE MJ, BELL CD, SOLTIS PM & SOLTIS DE (2007): Using plastid genome-scale data to resolve enigmatic relationships among basal angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19363-19368.
- ROKAS A & CARROLL SB (2006) Bushes in the tree of life. *PLoS Biol.* 4, 1899-1904.
- STRASBURGER E (Begr., 1998): *Lehrbuch der Botanik*. 34. Aufl. Stuttgart: Fischer.

Die Geburt der Geburt

Zusammenfassung: Ein aus der Gogo-Formation in Australien geborgenes Fossil der neu beschriebenen Panzerfisch-Art *Materpiscis attenboroughi* stellt den bisher ältesten Beleg für Viviparie (Lebendgeburt) innerhalb der Wirbeltiere dar. Es zeigt, dass damit schon 200 Millionen Jahre früher (nach herkömmlicher Datierung) als bisher bekannt Lebendgeburten stattgefunden haben. Der Fund wird kurz vorgestellt und seine Bedeutung für die Ursprungsfrage diskutiert. Er belegt aufs Neue die Existenz einer Vielfalt komplexer Problemlösungen schon zu einem frühen Zeitpunkt der Erdgeschichte. Daraus ergeben sich interessante Deutungsmöglichkeiten im Rahmen der teleologischen Ursprungssicht für das Paradigma der Grundtypenbiologie und das Konzept des „Frontloadings“.

Die Panzerfische

Die Panzerfische (Placodermi) stellen eine heute ausgestorbene Klasse der kiefertragenden Wirbeltiere (Gnathostomata) dar, die im Mittleren Erdaltertum (Paläozoikum) weit verbreitet war und in diesem Zeitraum die „dominante Gruppe der Wirbeltiere“¹ (LONG et al. 2008a, 650) darstellt. Die

stammesgeschichtliche Position der Placodermi innerhalb der Gnathostomata wird kontrovers diskutiert (GARDINER 1984; YOUNG 1986; GOUJET & YOUNG 2004; MILES & YOUNG 1977). Wie LONG et al. (2008a, 650) jedoch anmerken, ist diese zu erheblichen Teilen auf unterschiedliche Interpretationen der Fortpflanzungsbiologie der Placodermi zurückzuführen. Der hier vorgestellte neue Fossilfund aus dem Jahr 2005 aus der Familie der Ptyctodontida liefert wichtige Informationen zu diesem Aspekt und könnte daher aus evolutionsbiologischer Sicht Licht ins Dunkel der systematischen Debatten bringen. Fossile Funde von Vertretern der besagten Familie waren schon früher für die Forschung wichtig geworden, da sie die ältesten eindeutigen Hinweise auf Kopulation bei Wirbeltieren geliefert haben (MILES 1967).

Das Fossil

Das genannte Fossil wurde in der devonischen Gogo-Formation in Australien entdeckt, die für spektakuläre (Fisch-)Fossilfunde und vor allem deren außergewöhnliche Erhaltung bekannt ist

(vgl. TRINAJSTIC et al. 2007 zur Erhaltung von Weichgewebe und LONG 2006 für eine allgemeine Einführung in die Reichhaltigkeit der fossilen Überlieferung). DENNIS (2008, 575) charakterisiert sie als „ein ehemaliges Korallenriff im Nordwesten Australiens, das für seine bemerkenswert gut erhaltenen Fische aus dem Devon bekannt ist“. Als Grund für die gute Erhaltung nennt sie die stabile tektonische Situation der Gegend. Des Weiteren zitiert sie den Leiter der hier vorgestellten Forschungsarbeit, John LONG: „Gogo-Fische sind dreidimensionale, unzerdrückte, perfekte Fundstücke – als wären sie erst gestern gestorben [...]“.

Der von LONG et al. (2008a) vergebene Artname *Materpiscis attenboroughi* (vgl. Abb. 1) stellt eine Hommage an den berühmten Natur-Filmer Sir David ATTENBOROUGH dar, der auf die Gogo-Formation als Fisch-Fossil-Lagerstätte 1979 in seiner Serie „Life on Earth“ aufmerksam gemacht hatte. Der Gattungsname stellt eine Übertragung des Wortes „Mutterfisch“ ins Lateinische dar. Er ist auf die Entdeckung spezieller Strukturen im Fossil zurückzuführen, welche nahelegen, dass dieses Tier lebend gebar. Damit stellt der Fund den bisher ältesten Beleg für vivipare (lebendgebärende) Organismen dar, wodurch die Geschichte der Viviparie um ganze 200 Millionen Jahre weiter zurückverfolgt werden kann, als das bisher möglich war (vgl. LUND 1980), nämlich bis ins späte Devon vor ca. 380 Millionen Jahren.

Das Fossil ist laut LONG et al. (2008a, 650) „in seiner Dreidimensionalität bemerkenswert erhalten“ und zeigt „Erhaltung von Weichgewebe, wie sie nie zuvor in irgend einem Fossil beobachtet wurde“. Außerdem seien die „embryonalen Knochen [...] außergewöhnlich dünn und zerbrechlich und dennoch perfekt erhalten“.

Dieser guten Erhaltung ist es zu verdanken, dass das im Bauchraum des erwachsenen Fisches identifizierte Fischfossil anhand morphologischer Kriterien als Vertreter derselben Art ausgewiesen werden konnte. Bei schlechterer Erhaltung wäre der überraschende Fund wohl als relativ triviales Fossil untergegangen – so wird LONG von DENNIS (2008, 575) zitiert: „Wenn man einen kleinen Fisch im Inneren eines großen Fisches findet, tendiert man dazu, zu denken, er war eine Mahlzeit [...]“. Dass es sich bei dem gefundenen Jungfisch um einen Embryo und nicht etwa um Beute handelt, lässt sich daraus ableiten, dass seine zierlichen Knochen keine Anzeichen einer Beschädigung zu Lebzeiten aufweisen, wie es im Falle eines Verzehr und der einsetzenden Verdauung durch das erwachsene Tier zu erwarten wäre. Weitere Indizien ergeben sich aus der Lage der Knochen des Jungtiers im Fossil des erwachsenen Fisches: Der Position nach zu urteilen sind diese im Uterus und nicht im Magen gelegen. Auch mineralisiertes Weichgewebe, welches eine Verbindung zwischen hypothetischem Muttertier und Embryo herstellt und als

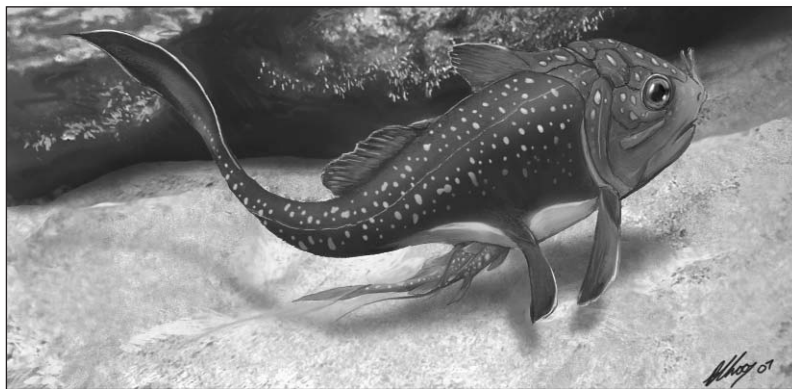


Abb. 1: *Materpiscis* in künstlerischer Darstellung von Brian CHOO. (Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

Nabelschnur interpretiert wird, unterstützt diese These, ebenso wie eine als Dottersack zu interpretierende Struktur (Abb. 2).

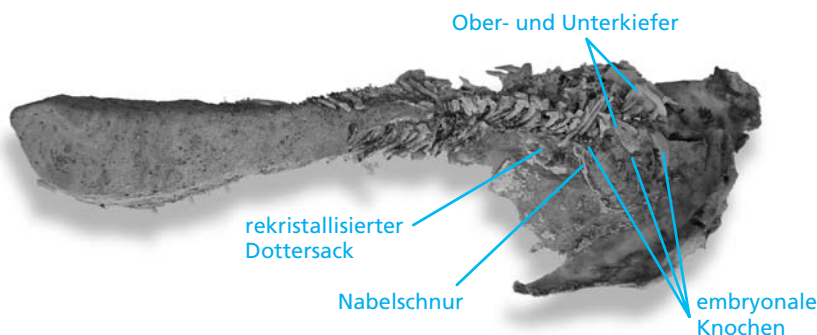
Unter dem Eindruck dieses spektakulären Fundes wurde dann ein von LONG bereits 1997 beschriebenes Fossil aus der Gogo-Formation neu analysiert, welches Überreste eines Individuums der auch zur Familie der Ptyctodontidae gehörenden Art *Austroptyctodus gardineri* zeigt. Dabei wurden drei Embryonen identifiziert, die in derselben Position angetroffen wurden wie im oben beschriebenen, neuen Fund. Früher waren diese nicht als solche erkannt worden. Der Paläontologe Philippe JANVIER erklärt dies nach DENNIS (2008, 575) folgendermaßen: „In früheren Studien über Panzerfische wurden auch schon Jungtiere im Inneren von erwachsenen Fischen beobachtet und es wurde angenommen, dass es sich dabei um Kannibalismus handelte. Jetzt werden wir aufmerksamer hinschauen müssen[...].“

Bedeutung für die Ursprungsfrage

Zweifellos ist das entdeckte Fossil von großer Bedeutung – allein der Gedanke, das Fossil eines Fisches zu begutachten, der vor knapp 400 Millionen Jahren lebend gebar, habe LONG überwältigt, wie er laut CLARKE (2008) berichtet. Es sei einer dieser „wirklichen Heureka-Momente in der Wissenschaft“ gewesen, „die man nur einmal im Leben hat“.

Neben dieser mehr ästhetischen Komponente ist der Fund natürlich auch von Bedeutung für die

Abb. 2: Fossil von *Materpiscis attenboroughi* mit erstaunlicher Weichteilerhaltung (siehe Beschriftung) aus der devonischen Gogo-Formation (Australien). (J. LONG, Museum Victoria, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)



Evolutionsbiologie. Er bestätigt, dass „einige Panzerfische eine bemerkenswert fortschrittliche Fortpflanzungsbiologie aufwiesen, die vergleichbar ist mit der einiger moderner Haie und Rochen“ (LONG et al. 2008a, 650). Dies relativiert die in der Vergangenheit oft postulierte Primitivität dieser frühen – auf uns archaisch wirkenden – Wirbeltiere erheblich, wie auch die in das Forschungsprojekt involvierte Kate TRINAJSTIC laut CLARKE (2008) betont: „[Der Fund] ist äußerst bedeutend, weil wir immer dachten, dass das Eierlegen der Ur-Zustand der Fische war.“ Und LONG ergänzt nach DENNIS (2008, 575): „Diese frühen, urtümlichen Fische, von denen man annahm, dass sie dick, langsam, träge und gepanzert waren, hatten wahrscheinlich ein beeindruckendes Balzritual.“

Das Fossil liefert interessante Deutungsmöglichkeiten im Rahmen einer teleologischen Ursprungssicht.

Außerdem leitet sie aus den Ergebnissen des Projekts ab, „dass der grundlegende Körperbauplan, der uns Wirbeltiere ausmacht, bereits vor 380 Millionen Jahren existierte“. Dementsprechend wäre die Evolution, welche nach Auftreten dieser Fische folgte, nur noch „finetuning, und nicht die Generierung neuer Strukturen“. Bereits bestehende Strukturen hätten nur noch eine Art Feinschliff bekommen und seien ein wenig verbessert worden. Allerdings ist zu bezweifeln, dass die Stammesgeschichte der Fische von diesem Punkt an tatsächlich nur durch mikroevolutive Prozesse erklärt werden kann und im Laufe dieses Evolutionsweges keine Neukonstruktionen hätten entstehen müssen (vgl. JUNKER & SCHERER 2006, JUNKER 2006 und BEHE 2007 zur Abgrenzung von Mikro- und Makroevolution).²

In der Grundtypenbiologie werden die Lebewesen in deutlich voneinander abgrenzbare Gruppen eingeteilt, innerhalb derer die Arten indirekt durch Kreuzung oder gleichwertige morphologische Kriterien verbunden sind. Der vorliegende Befund liefert damit ein weiteres Indiz für die im Rahmen eines Schöpfungsparadigmas abgeleitete Erwartung, dass die früh in der geologischen Überlieferung auftretenden Grundtypen in ihrer Merkmalsverteilung nicht „primitiver“ sind als erst in höheren Schichten zum ersten Mal auftauchende Grundtypen (JUNKER & SCHERER 2006, 290 ff.; JUNKER 2005).³

Wird dagegen die gemeinsame Stammesgeschichte der höheren taxonomischen Kategorien (bzw. der verschiedenen Grundtypen, vgl. SCHERER 1993) als real-historisches Phänomen anerkannt, so ergibt sich im Rahmen eines teleologischen Deutungsmusters⁴ die Möglichkeit, dieses „hochentwickelte“ Merkmal in alten Tiergruppen, das in modernen Taxa von großer Bedeutung ist, als „Frontloading“ zu deuten. Dieses Konzept wurde

von GENE (2007) vorgestellt (vgl. die Rezension von JUNKER 2008). Danach soll bereits das erste einzelne Leben mit dem Potential (im wahrsten Sinne des Wortes) „ausgestattet“ gewesen sein, spezifische Lebensformen (etwa „mehrzellige“, „wirbeltierähnliche“, „säugetierähnliche“, „menschenähnliche“ Wesen oder noch präziser festgelegte Ergebnisse) hervorzubringen (vgl. GENE 2007, 148). Zwar soll diese Entwicklung nicht deterministisch programmiert gewesen, aber doch durch die präzise Wahl der Anfangsbedingungen wahrscheinlich gemacht worden sein.

In diesem Kontext ist auch interessant, was Kate TRINAJSTIC laut CLARKE (2008) weiter meint: Sie geht davon aus, dass der Fundplatz des Fossils noch weitere Entdeckungen bereit hält und erwartet „wundervolle Bindeglieder, welche uns helfen zu verstehen, wie die Fische vom Wasser ans Land gingen“. Dabei verweist sie auf „fossilisiertes Muskel-Gewebe von diesen Fischen“. Während diese Fische es zum Schwimmen verwendeten, sei es „dieselbe Sorte Muskelgewebe, die wir zum Rennen verwenden“. Abgesehen davon, dass eine solche grobe Betrachtungsweise zahlreiche komplexe Strukturen als bloße „Details“ abtut, kann man anmerken: Sollte GENE mit seiner Hypothese Recht behalten, so wäre auch TRINAJSTICs Einschätzung der weiteren Fisch-Evolution insofern korrekt, als erforderliche Konstruktionen nicht durch ateleologische Makroevolutionsmechanismen hätten hervorgebracht werden müssen, sondern lediglich eine mikroevolutive Verteilung bereits von Anfang an angelegter Merkmale darstellen würde.

Sowohl im Paradigma der Grundtypenbiologie und ihrer Interpretation im Rahmen einer Schöpfungslehre, als auch im Hinblick auf das Konzept des Frontloadings ist es interessant, dass LONG et al. (2008b, 1) in den zusätzlichen Hintergrundinformationen zum Artikel, in denen auf den Aspekt der Evolution der Lebendgeburt bei Fischen detaillierter eingegangen wird, Folgendes schreiben: „[D]ie komplexen morphologischen, physiologischen und das Verhalten betreffenden Mechanismen, die für erfolgreiche Kopulation und interne Befruchtung bei den Knorpelfischen [eine andere Klasse in der Überklasse der Kiefermäuler (Gnathostomata), s.o.; Anm. C. H.] nötig sind [...], müssen bei den Echten Knochenfischen 12 mal nicht-reversibel und unabhängig voneinander entstanden sein.“ Außerdem merken die Autoren dort an: „Die Lebendgeburt evolvierte aus dem Zustand des Eierlegens unabhängig in allen Klassen der Wirbeltiere mit Ausnahme der Vögel und außerdem in vielen Wirbellosen-Stämmen.“

Die konvergente (d.h. unabhängige) Entstehung derselben Konstruktion stellt nochmals gesteigerte Anforderungen an mit ihrer Aufgabe der Generierung qualitativ neuer Strukturen ohnehin überforderte Makroevolutionsmechanismen. Im Rahmen des Schöpfungsparadigmas

hingegen ist eine freie, nicht an eine Stammesgeschichte gebundene Merkmalsverteilung und die mehrmalige Wiederverwendung bestimmter Konstruktionselemente zu erwarten. Für weitere Informationen zu diesem Ansatz siehe JUNKER & SCHERER (2006, 169ff.) und JUNKER (2002), sowie für einen kurzen Überblick HALLER & HEILIG (2008).

Auch im Rahmen einer teleologischen Evolution mit Frontloading, in der bestimmte Konstruktionen durch das Setzen präzise gewählter Anfangsbedingungen bevorzugt entstehen, ist mit dem mehrmaligen Auftreten komplexer Organe und Organsysteme zu rechnen. Auch CONWAY-MORRIS (2008) leitet aus dem Auftreten solcher Konvergenzen einen Plan hinter der Evolution ab.

Auch wenn das Fossil von *Materpiscis attenboroughi* interessante Deutungsmöglichkeiten im Rahmen einer teleologischen Ursprungssicht bietet, ist es doch nicht korrekt, wenn etwa wie bei „ZEIT online“ von DORNACH (2008) behauptet wird, der Fund „stell[e] gängige Evolutionstheorien infrage“. So hebt DENNIS (2008, 575) hervor: „Paläontologen werden angesichts der Befunde zwar begeistert, nicht aber total überrascht sein, weil viele vermutet haben, dass einige Placodermi den Weg der internen Befruchtung gingen.“

Christoph Heilig

Anmerkungen

- ¹ Zitate im Folgenden alle ins Deutsche übersetzt.
- ² Wird davon ausgegangen, dass die damals existierenden Fischgruppen bereits ein verborgenes genetisches Potential aufwiesen, das die Ausprägung der im weiteren Verlauf des Fossilberichts neu auftauchenden Konstruktionen durch mikroevolutionäre Prozesse ermöglichte, gilt diese Einschränkung jedoch nicht, siehe dazu weiter unten zum Stichwort „Frontloading“.
- ³ Zu einem Fall, in dem genau diese Situation vorliegt, siehe HEILIG (2009).
- ⁴ Teleologie bedeutet soviel wie „Zielgerichtetheit“. Die von der Wissenschaftsgemeinschaft akzeptierten Evolutionsprozesse sind ateleologisch, sie beziehen sich auf Gene, Individuen, Populationen, Arten in der jeweiligen Gegenwart, ohne die weitere Entwicklung im Auge zu haben. Dementsprechend werden auch nur neu entstandene Eigenschaften selektiert und fixiert, die zum *momentanen Zeitpunkt* einen Fitnessvorteil mit sich bringen. Ob eine Struktur in der Zukunft von Vorteil sein könnte, kann dabei nicht berücksichtigt werden – ateleologische Prozesse sind blind für solche Parameter. Im Paradigma eines intelligenten Designs (= ID; zu diesem Begriff vgl. HALLER & HEILIG 2008) der Lebewesen gilt diese Beschränkung nicht, da intelligente Agenten noch in der Zukunft liegende Erfordernisse antizipieren können und gegenwärtige Entscheidungen unter Berücksichtigung eines angepeilten Ziels treffen können. Ein erst unter bestimmten zukünftigen Bedingungen nützliches, aber schon zuvor angelegtes genetisches Potential gehört beispielsweise in diesen Bereich (vgl. JUNKER & RAMMERSTORFER 2005). Das Postulat teleologischer Evolutions-Prozesse ist ein notwendiger Bestandteil der Theorie-Bildung im Rahmen von „ID“, die zu sogenannten „SD-Modellen“ führen soll (SD = „spezifisches Design“), also zu wissenschaftlichen Erklärungen, die je nach Designer (also je nach spezifischem Design) unterschiedliche Randbedingungen und daraus resultierende prüfbare Voraussagen aufstellen (vgl. HEILIG 2008).

Literatur

- BEHE MJ (2007) *The Edge of Evolution: The Search for the Limits of Darwinism*. New York.
- CLARKE S (2008) Aussie scientists find world's oldest fossil mum. ABC news, <http://www.abc.net.au/news/stories/2008/05/29/2258708.htm>.
- CONWAY-MORRIS S (2008) *Jenseits des Zufalls. Wir Menschen im einsamen Universum*. Berlin.
- DENNIS C (2008) The oldest pregnant mum. *Nature* 453, 575.
- DORNACH B (2008) Die Ur-Mutter. ZEIT online, <http://www.zeit.de/online/2008/22/fisch-lebendgeburt-fossil>.
- GARDINER BG (1984) The relationships of placoderms. *J. Vertebrate Paleont.* 4, 379-395.
- GENE M (2007) *The Design Matrix. A Consilience of Clues*. Arbor Vitae Press.
- GOUJET D & YOUNG GC (2004) Placoderm anatomy and phylogeny: new insights. In: ARRATIA G, WILSON M & CLOUTIER R (eds, 2004) *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. München, 109-126.
- HALLER T & HEILIG C (2008) Spinnen-Design oder Spinnen-„Design“? Essay zu einem vieldiskutierten Begriff. *Studium Integrale Journal* 15, 43-45.
- HEILIG C (2008) Das Analogieargument. Kritik und Gegenkritik. *Sokrates* 2, 18-39.
- HEILIG C (2009) Krebstiere (Crustacea) und nicht überlieferte Lebensräume. *Stud. Int. J.* 16, in Vorbereitung. Für einen kurzen Überblick siehe: <http://evolution-schoepfung.blogspot.com/2008/03/krebstiere-und-nichtberlieferte.html>.
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. Design-Fehler oder Design-Signale? *Holzgerlingen*.
- JUNKER R (2005) Wissenschaft im Rahmen des Schöpfungsparadigmas. <http://www.wort-und-wissen.de/artikel/a02/a02.html>
- JUNKER R (2006) Zur Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution. *Stud. Int. J.* 13, 59-67.
- JUNKER R (2008) Rezension: *The Design Matrix* (M. GENE). *Stud. Int. J.* 15, 56-57.
- JUNKER R & RAMMERSTORFER M (2005) Potentielle Komplexität als ID-Forschungsprogramm Ursprünge der Variabilität. rammerstorfer.ra.ohost.de/POCnetV.pdf
- JUNKER R & SCHERER S (2006) *Evolution – ein kritisches Lehrbuch*. 6. Auflage. Gießen.
- LONG JA (1997) Ptyctodontid fishes (Vertebrata, Placodermi) from the Late Devonian Gogo Formation, Western Australia, with a revision of the European genus *Ctenurella* Ørvig, 1960. *Geodiversitas* 19, 515-555.
- LONG JA (2006) *Swimming in Stone. The Amazing Gogo Fossils of the Kimberley*. Perth.
- LONG JA, TRINAJSTIC K, YOUNG GC & SENDEN T (2008a) Live birth in the Devonian period. *Nature* 453, 650-652.
- LONG JA, TRINAJSTIC K, YOUNG GC & SENDEN T (2008b) Supplementary Information for „Live birth in the Devonian“. <http://www.nature.com/nature/journal/v453/n7195/supinfo/nature06966.html>
- LUND R (1980) Viviparity and interuterine feeding in a new holocephalan fish from the Lower Carboniferous of Montana. *Science* 209, 697-699.
- MILES RS (1967) Observations on the ptyctodont fish, *Rhamphodopsis* Watson. *Zool. J. Linn. Soc.* 47, 99-120.
- MILES RS & YOUNG GC (1977) Placoderm interrelationships reconsidered in the light of new ptyctodontids from Gogo, Western Australia. In: ANDREWS SM, MILES RS & WALKER AD (1977) *Problems in Vertebrate Evolution*. London, 123-198.
- SCHERER S (Hg, 1993) *Typen des Lebens*. Berlin.
- TRINAJSTIC K, MARSHALL C, LONG J & BIFIELD K (2007) Exceptional preservation of nerve and muscle tissues in Devonian placoderm fish and their phylogenetic implications. *Biol. Lett.* 3, 197-200.
- YOUNG GC (1986) The relationships of placoderm fishes. *Zool. J. Linn. Soc.* 88, 1-57.

Langzeit-Evolutionsexperiment mit *Escherichia coli*

Empirischer Befund für neue Funktion durch Mutation?

Zusammenfassung: Seit ca. 20 Jahren läuft in einem amerikanischen Labor für Mikrobiologie ein Langzeit-Evolutionsexperiment mit *E. coli*-Bakterien. Über viele tausend Generationen sind inzwischen unter verschiedensten Bedingungen die Mikroorganismen gezüchtet und untersucht worden. Im Rahmen dieser Versuchsreihe ist eine unüberschaubar große Zahl von Mutanten aufgetreten. Nun wurde erstmals eine „neue“ Funktion beschrieben. Obwohl die entsprechenden Bakterien bereits seit längerer Zeit gründlich untersucht werden, ist noch nicht klar, warum es so lange dauert, bis eine „neue“ Funktion auftritt und welche genetischen Prozesse zugrunde liegen.

1988 begann der amerikanische Mikrobiologe Richard E. LENSKI mit Mitarbeitern ein Langzeit-Evolutionsexperiment (LZEE) mit *Escherichia coli*-Bakterien. Die kurze Generationszeit von *E. coli* erlaubt es unter den gewählten Kulturbedingungen im Durchschnitt ca. 6,6 Generationen/Tag zu erzeugen. Bisher folgten auf diese Weise mehr als 44 000 Generationen aufeinander. Immer nach 500 Generationen werden Proben tief gefroren, sodass ein umfangreiches Archiv von reaktivierbaren Bakterien entstanden ist, die für Studien zu unterschiedlichsten Fragestellungen verfügbar sind. In gewissem Sinn sind damit Spuren in die Geschichte der Generationen von aktuellen Bakterienkolonien zugänglich, vergleichbar den Fossilien zum Studium von Lebewesen im Verlauf der Erdgeschichte; die Autoren verwenden hier tatsächlich auch den Begriff „fossil record“.

Fitnessgewinn. In einem Übersichtsartikel bemerken ELENA & LENSKI (2003), dass verschiedene Evolutionsexperimente mit Bakterien und Viren einen charakteristischen Befund zeigen, nämlich dass die Zunahme der Fitness einer Kultur unter bestimmten Bedingungen zunächst stark ansteigt, um dann immer mehr abzunehmen. Die Funktion (Zunahme der Fitness) erreicht ein Plateau, obwohl die Fitness auch nach vielen Generationen immer noch leicht ansteigen kann. In seinem LZE-Experiment mit *E. coli* findet LENSKI für die ersten 5000 Generationen einen Fitnessgewinn, der den der Generationen 15 000 bis 20 000 um das Zehnfache übersteigt.

Wiederholbarkeit von Evolution? Die Frage, ob Evolutionsprozesse wiederholbar sind, wird immer wieder von verschiedenen Autoren kontrovers diskutiert. Der Paläontologe S. J. GOULD (1989) beschrieb als Gedankenexperiment die Idee, die

„Aufnahmen“ mit der Geschichte des Lebens zurückzuspielen und diese noch einmal ablaufen zu lassen. Nach seiner Ansicht ist es äußerst unwahrscheinlich, dass eine Wiederholung dasselbe Resultat liefert, da Evolutionsprozesse nicht reproduzierbar sind. GOULD stellt allerdings bedauernd fest, dass dieses Experiment niemals durchgeführt werden kann. Das ist für den Gegenstand seiner Monographie – die berühmte Fossilagerstätte Burgess Shale – sicher zutreffend, aber LZEE mit Mikroorganismen, so wie sie von LENSKI (2004) konzipiert wurden, eröffnen aufgrund ihrer sehr kurzen Generationszeit sowie der weitgehenden Reaktivierbarkeit der tiefgefrorenen Mikroorganismen genau diese Möglichkeit. Damit kann die Reproduzierbarkeit evolutionärer Prozesse experimentell getestet werden.

Die Reproduzierbarkeit
evolutionärer Prozesse kann
experimentell getestet werden.

Eine neue Funktion. Nun berichten BLOUNT et al. (2008) von *E. coli*-Bakterien aus dem LZE-Experiment, die in der Lage sind, Zitronensäure (Citrat) als Kohlenstoffquelle zu nutzen – eine neue Fähigkeit, die den Bakterien zuvor fehlte. Im Titel der Arbeit führen die Autoren an, damit die Entwicklung einer entscheidenden Neuerung in *E. coli* experimentell nachgewiesen zu haben. Obwohl *E. coli* über einen vollständigen Tricarbonsäurezyklus (Zitronensäurezyklus) verfügt, kann das Bakterium Citrat aus dem Nährmedium in Gegenwart von Sauerstoff nicht nutzen, sehr wohl jedoch unter anoxischen (sauerstofffreien) Bedingungen. Dieses Merkmal ist so charakteristisch, dass es lange zur Unterscheidung von anderen Bakterienarten genutzt worden ist. Inzwischen sind einzelne *E. coli*-Varianten beschrieben worden, die durch Aufnahme und Integration fremder Gene (evtl. auch durch Überexpression¹ von eigenen Genen) in der Lage sind Citrat zu nutzen.

E. coli verfügt also grundsätzlich über die enzymatische Ausstattung, Citrat zu verstoffwechseln, kann jedoch in Gegenwart von Sauerstoff kein Citrat aus der Umgebung in die Zelle transportieren. Obwohl in LENSKIS Züchtungsprogramm von *E. coli* von Anfang an vergleichsweise wenig Glucose (139 µM) und viel Zitronensäure (1700 µM) im

Nährmedium angeboten wurde, trat in mehr als 30 000 Generationen keine Variante auf, die Citrat hätte verwerten können. Ausgangspunkt der Veröffentlichung von BLOUNT et al. (2008) war nun aber die Beobachtung, dass nach 31 500 Generationen *einmal* die Fähigkeit zur Aufnahme von Zitronensäure aus dem Nährmedium aufgetreten ist. Die Autoren zeigen sich verblüfft darüber, dass es zu dieser entscheidenden Neuerung erst so spät kam, obwohl die allgemeine Steigerung der Vitalität im Verlauf des Züchtungsprogramms in allen Populationen deutlich nachgelassen hatte. Unter Nutzung ihres Archivs in Form von tiefgefrorenen Proben früherer Bakteriengenerationen aus dem Züchtungsprogramm wollten die Autoren das späte Auftreten von *E.coli*-Varianten, die Citrat verwerten können (Cit⁺), untersuchen. Dazu stellten sie zwei alternative Hypothesen auf:

- Außergewöhnlich selten auftretende Mutationen sind für die Entstehung von Cit⁺ verantwortlich.
- Cit⁺ beruht auf einer oder mehreren Mutationen, die sich in früheren Generationen ereignet haben und eine günstige Ausgangsposition für das Auftreten von Cit⁺ darstellen. In diesem Fall wäre Cit⁺ abhängig von der Vorgeschichte der Population oder historisch bedingt („historical contingency“).

In verschiedenen Versuchsreihen legen BLOUNT et al. mit Proben aus unterschiedlichen Generationen ihres LZEE-Archivs *E.coli*-Kulturen an und züchten diese über viele Generationen weiter. Damit versuchen sie in gewisser Weise die Geschichte der jeweiligen Kultur zu wiederholen. Sie testen jeweils auf das Auftreten von Cit⁺. Experimentell bedeutet das einen sehr umfangreichen Aufwand, da insgesamt mehrere tausend Kulturen gehandhabt werden müssen. Die Resultate werden statistisch analysiert.

Die ermittelte Mutationsrate für die Entstehung von Cit⁺-Varianten ausgehend von den *E.coli*-Bakterien, mit denen das Langzeitexperiment begonnen wurde, ist ausgesprochen klein. Mit einer ermittelten Obergrenze für diese Mutationsrate von $3,6 \cdot 10^{-13}$ pro Zellgeneration ist sie drei Größenordnungen geringer als die typische Mutationsrate für Punktmutationen ($2,3 \cdot 10^{-10}$ / Zellgeneration; diese wurde in diesem Zusammenhang ebenfalls experimentell überprüft). Trotzdem entwickelte sich schließlich eine Population mit der Fähigkeit, Zitronensäure aufzunehmen (Cit⁺), während alle anderen über mehr als 40 000 Generationen Cit⁻ blieben. Die Experimente geben einen statistisch signifikanten Hinweis darauf, dass das Auftreten von Cit⁺ von der Archivprobe abhängig, d.h. historisch bedingt ist. Die Autoren ziehen daraus den Schluss, dass bevor Cit⁺ erstmals auftreten kann, eine oder mehrere Mutationen vorausgegangen sein müssen, um schließlich die Mutation zu Cit⁺ zu ermöglichen.

Im LZEE mit *E. coli* scheint zunächst nach ca. 31 500 Generationen eine schwache Variante mit schwacher Cit⁺-Funktion aufzutreten, die mit

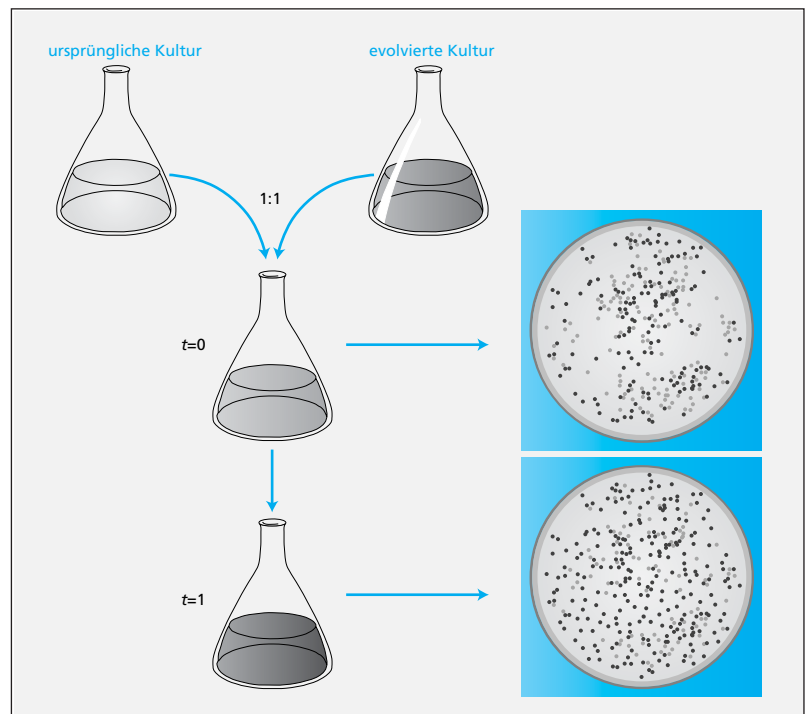


Abb. 1: Zum experimentellen Vergleich der Vitalität von zwei Proben aus dem „fossil record“ des Langzeit-Evolutionsexperiments mit *E. coli* lässt man diese zunächst jeweils in identischem Medium wachsen, mischt und verdünnt die Kulturen anschließend und untersucht, welche Kultur in der direkten Konkurrenz sich unter den gewählten Bedingungen schneller vermehrt. (Nach ELENA & LENSKI 2003)

Cit⁻-Varianten konkurriert, ohne diese jemals komplett zu verdrängen. In einem weiteren Ereignis scheint die Effektivität der Nutzung von Citrat (Cit⁺-Funktion) verbessert zu werden.

Die Wiederholungsexperimente deuten nach Ansicht der Autoren auf eine noch komplexere Situation hin. Um die genetischen Vorgänge hinter diesen Erscheinungen zu ergründen, sind weitere genetische Untersuchungen geplant wie z.B. Sequenzierungen kompletter Genome von *E. coli*-Mutanten. Dabei ist zu erwarten, dass im Vergleich zu den *E. coli*-Bakterien, mit welchen das LZEE begonnen wurde, verschiedene Mutationen zur Cit⁺-Funktion führen. BLOUNT et al. hoffen jedoch, die entscheidenden Mutationen identifizieren zu können und mit diesen Einsichten sollen dann alle 19 Cit⁺-Varianten verglichen werden, die im Verlauf der Wiederholungsexperimente aufgetreten sind.

Über den physiologischen Mechanismus, der die Cit⁺-Funktion ermöglicht, kann bisher nur spekuliert werden; bekannt ist nur der neu aufgetretene Phänotyp, der Citrat verwerten kann. Ob ein „verborgenes“ („cryptic“), durch Mutationen funktionslos gewordenes Transportprotein wieder reaktiviert worden ist (was die Autoren aufgrund der langen Nichtbenutzung für unwahrscheinlich halten) oder ob ein funktionsfähiges Transportprotein umgebaut und für den Transport von Zitronensäure durch die Membran nutzbar gemacht wurde (diese Vorstellung favorisieren die Autoren) muss zukünftig durch entsprechende Studien geklärt werden.

Grenzen der Evolution? In einer Buchveröffentlichung, in der die Grenzen dessen, was durch bekannte evolutive Prozesse erklärbar ist, untersucht werden sollen, greift M. BEHE (2007) die Experimente von LENSKI und seinen Mitarbeitern auf. BEHE stellt dar, dass die Experimente (er zitiert Reviewbeiträge von LENSKI bis 2004) nichts grundsätzlich Neues ergeben hätten, keine neuen Wechselwirkungen zwischen Proteinen und keine neuen molekularen Maschinen (Enzyme). Einige Bakterienpopulationen verloren die Fähigkeiten zur Reparatur von DNA, zur Synthese von Ribose (ein Zucker-Baustein für die RNA) oder es traten Veränderungen in einem Regulationsgen (*spoT*) auf, welches die Aktivität von 59 anderen Genen steuert. Eine wahrscheinliche Erklärung für die vorteilhafte Auswirkung dieser Änderungen liegt darin, dass das Bakterium dadurch – unter den gegebenen Umständen – Energie einsparen kann. Die Publikation von BLOUNT et al. (2008) diskutiert BEHE in einem Internetforum am 6. 6. 2008 (<http://www.amazon.com/gp/blog/post/PLNK3U696N278Z93O>). Er sieht seine Argumente durch die Ergebnisse von BLOUNT und Mitarbeitern bestätigt. In „The Edge of Evolution“ hatte BEHE dargelegt, dass die Notwendigkeit der Kopplung verschiedener sich nacheinander ereignender Mutationen für das Auftreten einer neuen bzw. veränderten Funktion (Änderung im Phänotyp) diese extrem unwahrscheinlich werden lassen – so unwahrscheinlich, dass man davon ausgehen muss, dass die derzeit bekannten Evolutionsmechanismen nicht für die Entstehung der neuen Funktion ausreichen.

Handelt es sich wirklich um
eine „key innovation“, wie die Autoren
in ihrem Titel behaupten?

Bleibende Kontroverse. Die Veröffentlichung von BLOUNT et al. (2008) hat große Aufmerksamkeit erfahren und kontroverse Diskussionen ausgelöst. Sehen viele Biologen in den Resultaten einen empirischen Beleg für die Entstehung neuer Funktionen, so wähnen sich andere Wissenschaftler, die die Wirksamkeit von Mutationen für begrenzt halten, ebenfalls in ihrer Position bestätigt. Beim gegenwärtigen Stand der Erkenntnis scheint eine Klärung nicht möglich, da die Details der zugrundeliegenden Veränderungen nicht genügend geklärt sind. Das Auftreten mehrerer Mutationen als Ursache für die neue Funktion wird von BLOUNT und Coautoren zwar aus den experimentellen Befunden geschlossen, ist derzeit aber noch nicht anhand detaillierter Studien verifiziert. Die Tatsache, dass LENSKI und Mitarbeiter diesen Befund vor der Ver-

öffentlichung erst noch über Jahre prüfen wollen und dann doch bereits publizieren, ohne die molekularbiologischen Details oder die genaue Funktion zu kennen, wirft auch ein Licht auf die Brisanz und Bedeutung, die solchen Erscheinungen zugemessen wird.

Gespannt darf man auch darauf sein, als wie „neu“ sich die entscheidende Neuerung bei *E. coli* herausstellen wird. Handelt es sich wirklich um eine „key innovation“, wie die Autoren in ihrem Titel behaupten, oder ist die neue Funktion vielleicht durch Reaktivierung einer „verborgenen“ Transportfunktion entstanden, durch Verlust oder Änderung der Spezifität eines Transportkanals? Dies kann derzeit aufgrund fehlender Informationen noch nicht ernsthaft diskutiert werden und bedarf der Aufklärung durch noch ausstehende Studien.

Für eine differenzierte Würdigung und Bewertung sollten die Details der neuen Funktion des Citrattransports in die Zelle in Gegenwart von Sauerstoff untersucht und veröffentlicht werden. Diese Experimente werden in LENSKIS Labor vorgenommen und man darf auf deren Publikation gespannt sein, auch wenn erfahrene Beobachter und Teilnehmer der Diskussion nicht davon ausgehen werden, dass mit den detaillierten Hintergrundinformationen die Auseinandersetzung über Leistungsfähigkeit und Grenzen evolutionärer Mechanismen abgeschlossen sein wird.

Harald Binder

Anmerkung

- ¹ Überexpression: ein Protein wird aufgrund einer Änderung in der Genregulation (kann auch durch molekularbiologische Techniken verursacht werden) in höherer Konzentration als üblich synthetisiert.

Literatur

- BEHE M (2007) *The Edge of Evolution. The search for the limits of Darwinism.* New York.
- BLOUNT ZD, BORLAND CZ & LENSKI RE (2008) Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 7899-7906.
- ELENA SF & LENSKI RE (2003) Evolution experiments with microorganisms: the dynamics and the genetic bases of adaption. *Nature Rev. Gen.* 4, 457-469.
- GOULD SJ (1989) *Wonderful life: the Burgess Shale and the nature of history.* New York.
- LENSKI RE (2004) Phenotypic and genomic evolution during a 20,000-generation experiment with the bacterium *Escherichia coli*. *Plant Breed. Rev.* 24, 225-265.
- PAPADOPOULOS D, SCHNEIDER D, MEIER-WEISS J, ARBER W, LENSKI RE & BLOT M (1999) Genomic evolution during a 10 000 – generation experiment with bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 3807-3812.

Mikroevolutive Entstehung von Selbstbestäubung in *Arabidopsis thaliana*

Zusammenfassung: Obwohl Selbstbestäubung mit Nachteilen verbunden ist, ist diese Form der Fortpflanzung bei den Blütenpflanzen verbreitet. Bei dem intensiv untersuchten Modellorganismus *Arabidopsis thaliana* beruht die Fähigkeit zur Selbstbestäubung auf wenigen genetischen Veränderungen, die als mikroevolutiver Verlust genetischer Vielfalt erklärt werden können und nicht als Neuerwerb.

Die Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*), ein Vertreter der Kreuzblütler (Brassicaceae), vermehrt sich überwiegend durch Selbstbestäubung. Die Pflanze ist ein genetisch intensiv untersuchter Modellorganismus mit einem relativ kleinen Genom (Erbgut) von 130 Mb Größe, verteilt auf 5 Chromosomen. Selbstbestäubung ist bei der Neubesiedelung von Lebensräumen vorteilhaft, da aus einem einzigen Samenkorn schnell eine große Population entstehen kann. Allerdings hat Selbstbestäubung auch Nachteile: Die durch Inzucht verminderte Durchmischung des Erbgutes kann zur Anreicherung ungünstiger Mutationen im Genom führen.

Der Übergang von Fremd- zur Selbstbestäubung ist evolutiv in vielen Pflanzenfamilien und -gattungen unabhängig aufgetreten (z. B. BECHSGARD et al. 2006). Bei den Angiospermen (Bedecktsamern) geht der Übergang zur Selbstbestäubung meist mit einer Anzahl anderer Veränderungen einher, z.B. mit der Bildung kleinerer Blüten.

Andere Arten der Gattung *Arabidopsis* reproduzieren sich durch Fremdbestäubung, darunter auch die allermeisten Rassen von *Arabidopsis lyrata* und *A. halleri*. Dabei stellt ein sogenannter S-Locus im Genom die Selbstinkompatibilität (SI) sicher, indem er eine Selbstbestäubung effizient verhindert, weshalb solche Pflanzen bei der Fortpflanzung immer einen Partner benötigen. Der S-Locus setzt sich hauptsächlich aus den Genen für ein cysteinreiches Protein (SCR) und eine Rezeptor-Kinase (SRK) zusammen. SCR ist ein Protein, das sich auf der Oberfläche des Pollenkorns befindet, und SRK entspricht einem Rezeptor in der Zellmembran der Narbe. Stammen beide Proteine von der gleichen Pflanze, akzeptiert die Narbe den eigenen Pollen nicht und verhindert dadurch eine Selbstbestäubung (TANG 2007). Das SRK-Gen ist mindestens 3000 bp lang und hat sieben Exons. Exon 1 codiert für eine extrazelluläre S-Domäne, Exon 2 für ein Transmembranprotein und Exons 3-7 codieren für eine intrazelluläre Kinasedomäne. Die Sequenzvarianten (Allele) des SRK- und SCR-Gens können zwischen den einzelnen Pflanzen variieren.



Abb. 1: Blüten der Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*) (GNU Freie Dokumentationslizenz)

Bei fremdbestäubten Arten sorgt negative, häufigkeitsabhängige Selektion (d.h. je häufiger eine Variante ist, umso stärker wird gegen sie selektiert) für den Erhalt einer hohen Vielfalt von Allelen und damit für das Auftreten verschiedener Spezifitäten: Pflanzen mit relativ selten auftretenden Allelen in einer Population haben den Vorteil, sich mit vielen Pflanzen, die andere Allele tragen, kreuzen zu können. Dagegen sind die häufiger vorkommenden Allele hier deutlich im Nachteil, da sie weniger oft auf andersartige Varianten treffen.

A. lyrata, die am engsten mit *A. thaliana* verwandte Art, und *A. halleri* (beide wie erwähnt vorwiegend fremdbestäubend) verfügen über einen voll funktionsfähigen S-Locus. Bei *A. thaliana* wurden dagegen dem S-Locus zwar entsprechende, jedoch veränderte Gene (Ψ SRK und Ψ SCR) festgestellt, bei denen man davon ausgeht, dass sie von



Abb. 2: Blüten und Früchte der Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*). Foto: R. JUNKER.

den aktiven S-Locus-Genen *SRK* und *SCR* des Vorgängers übrig geblieben sind.

Eine von BECHSGARD et al. (2006) durchgeführte Sequenzanalyse der entsprechenden Gene mit paarweisem Vergleich der Nukleotidunterschiede zwischen den *SRK*-Haplotypen (= Allele) der drei *Arabidopsis*-Arten ergab, dass *A. lyrata* große Ähnlichkeit zu allen Sequenzen der *A. thaliana*-*SRK*-Allele aufweist und *A. halleri* um etwa ein Drittel weniger große. Daraus schließen die Autoren, dass die *SRK*-Sequenzen von *A. thaliana* Reste von einem selbst-inkompatiblen gemeinsamen Vorfahren sind, der vor der Aufspaltung in *A. thaliana* und den gemeinsamen Vorfahren von *A. lyrata* und *A. halleri* lebte. Die *SRK*- und *SCR*-Gene in *A. thaliana* sind u.a. aufgrund vorzeitiger Stoppcodons defekt.

Bei der Untersuchung der Variationen des S-Locus an 96 weltweit gesammelten *A. thaliana*-Wildstämmen mittels Polymerasekettenreaktion (bei 20 von diesen wurde außerdem das komplette Genom sequenziert) fanden TANG et al. (2007), dass die entsprechenden S-Locus-Gene entweder ganz fehlten oder meist stark im Vergleich zum zuerst sequenzierten *A. thaliana*-Referenzstamm

Die Entstehung der Selbstbestäubung geht mit einem Verlust von Genfunktionen einher.

Columbia-0 (Col-0) variierten. Nur 35 Stämme hatten S-Loci, die Col-0 deutlich ähnelten. Gentechnisch wurden intakte S-Locus-Allele von *A. lyrata* in alle 96 Stämme eingebracht und konnten in einem der 96 Stämme die SI von *A. thaliana* wiederherstellen (LIU et al. 2007).

Somit geht die Entstehung der Selbstbestäubung nicht mit einem Neuerwerb, sondern mit einem Verlust von Genfunktionen einher (und es sind neben dem S-Locus noch weitere Gene beteiligt). TANG et al. beobachteten große Unterschiede in der Art der Inaktivierung und folgern daraus, dass Selbstkompatibilität bzw. Selbstbestäubung vielfach neu auftrat, selbst innerhalb von *A. thaliana*. LIU et al. (2007) fanden ein weiteres Gen (*PUB8*), das an der Regulation der SI beteiligt ist, und welches sich in *Arabidopsis*-Rassen verschiedener Herkunft unterscheidet. Es reguliert offenbar die Expression von *SPK* – wenn *SPK* fehlt, ist die Pflanze selbstkompatibel, da die eigenen Pollen nicht als „fremd“ erkannt werden können. Die Basenfolge von *PUB8* zeigt geringe Variationen von Pflanze zu Pflanze, und die „Stärke“ der SI scheint mit diesen

Variationen zu korrelieren. Die durch *PUB8* vermittelte Pseudo-Selbstkompatibilität könnte daher ein Zwischenschritt beim (mikro-)evolutiven Übergang von Selbstinkompatibilität zu Selbstbestäubung bei *A. thaliana* darstellen.

Bisher unverstanden ist, warum *A. halleri* und *lyrata* vom Verlust der Genfunktionen praktisch nicht betroffen wurden und warum der Verlust der SI gemäß molekularen Stammbäumen (SHERMAN-BROYLES et al. 2007) erst so relativ spät (nach 50% bis ca. 90% der Existenzdauer der Art), dann aber so umfassend aufgetreten sein soll. Indirekt werden damit alle auf molekularen Stammbäumen basierenden Altersangaben in Frage gestellt (die als grundsätzlichen theoretischen Rahmen die lange Zeiträume erfordernde Evolutionstheorie haben). Es gibt ohnehin nicht „das“ *A. thaliana*-Genom, sondern ein Vergleich von 19 wildlebenden *A. thaliana*-Pflanzen aus aller Welt zeigte, dass sich rund 4% von Col-0 bei den Wildstämmen gar nicht oder nur stark verändert wiederfanden und dass sogar jedes zehnte Gen bei mindestens einem der untersuchten Wildstämme defekt war (CLARK et al. 2007), und zwar typischerweise solche Gene, die für die Interaktion mit der jeweiligen ökologischen Umgebung des Wildstammes relevant waren. Genome können sich offenbar mikroevolutiv sehr rasch an wechselnde Umgebungen anpassen, wofür der Verlust der Selbstinkompatibilität bei *A. thaliana* – wann immer er genau stattgefunden haben mag – nur ein Beispiel ist.

Esther Hempel & Wolfgang Lindemann

Literatur

- BECHSGARD JS, CASTRIC V, CHARLESWORTH D, VEKEMANS X & SCHIERUP MH (2006) The Transition to Self-Compatibility in *Arabidopsis thaliana* and Evolution within S-Haplotypes over 10 Myr. *Mol. Biol. Evol.* 23, 1741-1750.
- CLARK RM, SCHWEIKERT G, TOOMAJIAN C, OSSOWSKI S, ZELLER G, SHINN P, WARTHMAN N, HU TT, FU G, HINDS DA, CHEN H, FRAZER KA, HUSON DH, SCHÖLKOPF B, NORDBORG M, RÄTSCHE G, ECKER JR & WEIGEL D (2007) Common Sequence Polymorphisms Shaping Genetic Diversity in *Arabidopsis thaliana*. *Science* 317, 1070-1072.
- LIU P, SHERMAN-BROYLES S, NASRALLAH M & NASRALLAH J (2007) A Cryptic Modifier Causing Transient Self-Incompatibility in *Arabidopsis thaliana*. *Curr. Biol.* 17, 734-740.
- SHERMAN-BROYLES S, BOGGS N, FARKAS A, LIU P, VREBALOV J, NASRALLAH ME & NASRALLAH JB (2007) S Locus Genes and the Evolution of Self-Fertility in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19, 94-106.
- TANG C, TOOMAJIAN C, SHERMAN-BROYLES S, PLAGNOL V, GUO YL, HU TT, CLARK RM, NASRALLAH JB, WEIGEL D & NORDBORG M (2007) The Evolution of Selfing in *Arabidopsis thaliana*. *Science* 317, 1070-1072.

Parasiten: Wirt zur Verteidigungsmaschine umprogrammiert

Parasiten, die das Verhalten ihrer Wirtsorganismen manipulieren, sind bereits mehrfach beschrieben worden. Beispielsweise beeinflusst der zu den Saugwürmern (Trematoda) gehörende Kleine Leberegel (*Dicrocoelium dendriticum*) Ameisen. Diese benutzt er als Zwischenwirt derart, dass sie entgegen ihrer sonstigen Gewohnheit nachts und am frühen Morgen auf die Spitze von Grashalmen klettern und sich dort mit ihren Mandibeln (Kiefern) fixieren. So erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, z.B. von Schafen – einem Endwirt – beim Weiden mit aufgenommen zu werden und dort den weiteren Lebenszyklus durchlaufen zu können. Ein weiteres Beispiel sind Schlupfwespenlarven, die das Netzspinnen von Spinnen manipulieren (EBERHARD 2000, s. auch BINDER 2000). Fachleute diskutieren diese und andere Beispiele insofern kontrovers, als bei Laborstudien nicht leicht geklärt werden kann, inwieweit die Beobachtungen die Verhaltensweisen unter natürlichen Bedingungen repräsentieren. Bei Freilanduntersuchungen ist die Situation typischerweise sehr komplex und es ist oft nicht zu klären, ob das beobachtete Verhalten nicht doch zum Repertoire des Wirts gehört oder ob es tatsächlich Folge einer Manipulation durch den Parasiten ist.

GROSMAN et al. (2008)¹ legen nun eine Studie vor, in der sie in Feldbeobachtungen und Laborexperimenten zeigen, dass die Larven der Brackwespe *Glyptapanteles* sp. Raupen des Schmetterlings *Thyrinteina leucocerae* zu ihrer Verteidigung manipulieren. *T. leucocerae* gehört zu den Spannern (Geometridae). Ein Weibchen der Brackwespe legt bis zu 80 Eier in einer Schmetterlingsraupe ab. Diese entwickeln sich dort und im 4. oder 5. Larvenstadium bohren sie sich aus dem Wirt heraus. Sie verpuppen sich in unmittelbarer Nähe zum verlassenen Wirt, der seinerseits auffällige Veränderungen in seinem Verhalten zeigt. Die parasitierte Schmetterlingsraupe stellt nach dem Ausstieg der Parasiten die Nahrungsaufnahme und die Fortbewegung fast vollkommen ein. Typischerweise fixiert sie sich an Zweigchen mit ihren beiden Afterbeinpaaren und nimmt eine über die verpuppten Parasiten gebeugte Haltung ein. Alle beobachteten parasitierten Raupen starben, nachdem die Brackwespen aus den Puppen geschlüpft waren, ca. 6 bis 7 Tage nach Verlassen des Wirts.

Die Raupe verharrt zunächst also mit reduzierten Lebensäußerungen in unmittelbarer Nähe zu den verpuppten Parasiten und zeigt bei Störungen heftige Kopfbewegungen und zwar gezielt in Richtung der Störung. Um einen Zusammenhang

zwischen diesen Bewegungsabläufen und einem Schutz der Parasitenlarven abzuklären, stellten die Autoren quantitative Untersuchungen im Labor und in Freilandversuchen an.

Sie konfrontierten von Parasiten infizierte und parasitenfreie Raupen mit ausgehungerten Baumwanzen (Pentatomidae) *Supputius cincticeps*, die nach Feldbeobachtungen als Räuber sowohl Larven der Brackwespe als auch die Schmetterlingsraupen von *T. leucocerae* angreifen. Im Labor schlagen die parasitierten Raupen wiederholt mit heftigen Kopfbewegungen auf den Angreifer ein, während nicht befallene Raupen selbst dann kaum auffällige Reaktionen zeigten, wenn die Wanzen auf ihnen herumliefen. Auch infizierte Raupen zeigen diese aggressiven Abwehrbewegungen erst, nachdem sie von den Parasitenlarven verlassen worden sind. Im Labor wurden in mehr als 50% der beobachteten Wanzenattacken die Angreifer ausgeschaltet oder diese gaben auf. Parasitenfreie Raupen, die man in die Nähe von verpuppten Parasitenlarven brachte, zeigten kein vergleichbares Verhalten und nur 15% der Wanzen ließen von Angriffen auf die Parasiten ab.

Im Freiland wurden die Puppen der Brackwespe *Glyptapanteles* von unterschiedlichsten Angreifern attackiert, wie z.B. verschiedenen Ameisen, Wanzen und hyperparasitoiden Wespen. Dabei überlebte in



Abb. 1: Die Puppen der Brackwespe *Glyptapanteles* sp. in unmittelbarer Nähe zu der noch lebenden Raupe des Spanners *Thyrinteina leucocerae*. Die Raupe verteidigt die Parasitenpuppen durch heftige Kopfbewegungen gegen Angriffe von Fressfeinden. Kurz nachdem die Brackwespen geschlüpft sind geht die Schmetterlingsraupe zugrunde. Aufnahme von Prof. José LINO-NETO, Federal University of Vicosa (Brasilien). Abdruck mit freundlicher Genehmigung.

dieser Studie die doppelte Anzahl von Parasitenpuppen, wenn diese durch infizierte Raupen bewacht und verteidigt wurden.

Wodurch wird die Verhaltensänderung bei der parasitierten Raupe verursacht? GROSMAN et al. (2008) halten aufgrund der langen Zeit (ca. 2 Wochen) zwischen Eiablage und Auftreten der Verteidigungsaktivitäten das erwachsene, Eier ablegende Brackwespenweibchen als Auslöser für unwahrscheinlich. Auch eine Stimulierung durch die Puppen schließen die Autoren aus, da auch infizierte Raupen, die von den verpuppten Parasiten getrennt worden waren, das Verteidigungsverhalten zeigten. Die durch das Ausbohren der Parasiten verursachte Verletzung der Raupen kann nach bisherigen Beobachtungen als Anlass für das veränderte Verhalten ebenfalls ausgeschlossen werden: künstlich beigebrachte Verletzungen lösen kein vergleichbares Verhalten aus. Es ist bekannt und bereits mehrfach beschrieben, dass Parasiten in den Hormonhaushalt ihrer Wirte eingreifen (z.B. BINDER 2008). GROSMAN und seine Mitarbeiter seziierten einige der Raupen, nachdem sie drei bis vier Tage zuvor von den Parasitenlarven verlassen worden waren, und fanden ein oder zwei Larven, die im Wirt verblieben und lebendig waren. Die Autoren vermuten, dass diese im Wirt vorgefundenen Parasitenlarven die Änderung im Verhalten der Raupe auslösen, wie dies von anderen Parasiten-Wirt-Systemen beschrieben ist. So wandern bei Larven von Saugwürmern (Trematoda), die Ameisen als Wirte nutzen, beim Verlassen des Wirts ein oder zwei Exemplare ins Gehirnareal der Ameise. Dort kapseln sie sich ein, durchlaufen aber keine weiteren Entwicklungsstadien, die für ihre Art typisch wären. Derzeit geht man davon aus, dass diese Individuen die Manipulation des Wirts überneh-

men und sich so für die anderen Parasiten opfern („sacrifice“).

Mit diesem verblüffenden Beispiel liegt ein weiterer Beleg für bisher noch unüberschaubar komplexe Vorgänge in vergleichsweise wenig komplexen Organismen vor. Es macht aber auch nachdenklich, wie Parasiten in so komplexe Systeme eingreifen, die Steuerung von Organismen übernehmen und sie so versklaven können. Im hier beschriebenen Fall der Brackwespe *Glyptapanteles* und der Schmetterlingsraupe von *T. leucocerae* wird die Raupe nicht nur als Wirt genutzt, sondern darüber hinaus wird die verletzte Raupe wenige Tage vor ihrem Tod noch zur Verteidigungsmaschine umprogrammiert und versklavt.

Harald Binder

Anmerkung

- ¹ Als weitere Informationen bieten die Autoren dieses frei im Internet zugänglichen Artikels zwei Videosequenzen an, die das Verhalten von parasitierten und nichtparasitierten Raupen bei Störung durch Fressfeinde (Baumwanzen) eindrucksvoll dokumentieren.

Literatur

- BINDER H (2000) Schlupfwespenlarve steuert Spinne. Stud. Int. J. 7, 90.
 BINDER H (2008) Parasitoide Schlupfwespen und ihre Wirte – eine komplexe Manipulation. Stud. Int. J. 15, 39-41.
 EBERHARD WG (2000) Spidermanipulation by a wasp larva. Nature 406, 255-256.
 GROSMAN AH, JANSSEN A, DE BRITO EF, CORDEIRO EG, COLARES F, FONSECA JO, LIMA ER, PALLINI A & SABELIS MW (2008) Parasitoid Increases Survival of Its Pupae by Inducing Hosts to Fight Predators. PLoS ONE 3(6): e2276. doi:10.1371/journal.pone.0002276.

Den Vögeln schöne Augen gemacht?

Die Schönheit der Schmetterlinge. JUNKER & SCHERER (2006, 317) führen die farbenprächtigen „Schönheit“ vieler Schmetterlinge im Sinn eines möglichen „Design-Signals“ an, das „unter der Voraussetzung von Schöpfung“ (so die Überschrift des Kapitels), als Ergebnis eines kreativen Aktes verstanden werden kann, der über den Gesichtspunkt bloßer Zweckmäßigkeit hinausgeht. Im Rahmen der Evolutionslehre, in welcher diese Schönheit das Produkt ungerichteter Evolutionsmechanismen sein soll, wurde postuliert, dass die vielen Farben und Formen abschreckend auf etwaige Jäger wirkten, sodass Individuen einer Population mit diesen farbenprächtigen Merkmalen einen Selektionsvorteil gegenüber anderen Individuen gehabt und sich mit der Zeit

durchgesetzt hätten. Von besonderem Interesse für diesen Forschungsansatz sind besonders große und deutliche Musterungen auf den Flügeln der Schmetterlinge, die als „Augenflecken“ bezeichnet werden (Abb. 1). Sie erinnern an Augen und man nahm bisher an, dass ihre Funktion darin besteht, etwaige Räuber zu verschrecken, da diese in ihrer eigentlichen Beute aufgrund der besonderen Zeichnung einen ihnen überlegenen Feind sehen.

Augenflecken oder Flügelflecken? Eine Studie von STEVENS et al. (2008) rüttelt nun an dieser, seit dem 19. Jahrhundert vertretenen, aber meist unkritisch übernommenen und bis vor kurzem ungetesteten Anschauung. STEVENS und Mitarbeiter fertigten

dazu Beute-Imitationen an, die sie mit verschiedenen Musterungen versehen und – mit je einem Mehlwurm als essbarer Komponente bestückt – auf mehreren Bäumen platzierten. Es zeigte sich, dass Attrappen mit augenähnlicher Musterung ebenso oft attackiert wurden wie solche, deren Verzierung nicht an Augen erinnerten. Vielmehr war es die Auffälligkeit der jeweiligen Zeichnung (unabhängig vom Grad an Augenähnlichkeit), welche die Räuber zu veranlassen schien, die „Beute“ in Ruhe zu lassen. Den Rückgriff auf eine Interpretation der Flügelzeichnungen bei Schmetterlingen als imitierte Augen lehnen die Autoren daher ab und schlagen den neutralen Begriff der „Flügelflecken“ vor.

Evolution unspezifischer Details. Interessant sind die Ergebnisse von STEVENS et al. (2008) in Bezug auf die Evolutionsbiologie in zweierlei Hinsicht: Erstens werfen sie die Frage auf, weshalb die natürliche Selektion Individuen mit augenähnlichen Flecken bevorzugt haben sollte, wenn doch der für diesen Fall bisher postulierte Motor – Schutz vor Räubern – keinen Unterschied zwischen Flecken mit und ohne Augenähnlichkeit macht. Dieses Problem ist jedoch ein vergleichsweise geringes, da die „Augen“flecken tatsächlich nur entfernt an Augen erinnern und diese Vorlage nicht sehr spezifiziert und detailgetreu wiedergeben. Dass solche Strukturen durch bloße Variation bereits bestehender Muster erreicht werden können, scheint im Bereich des Möglichen zu liegen. Dafür im Einzelnen „Intelligentes Design“ zu postulieren könnte sich leicht als ebenso unnötig erweisen, wie für die zahlreichen – mehr oder weniger exakt getroffenen – Buchstaben unseres Alphabets, die SANDVED (1999) auf den Flügeln zahlreicher Schmetterlinge und Motten ausmachen konnte (vgl. Abb. 2). Bei solchen relativ unspezifischen Merkmalen können die Variationsmechanismen durchaus einmal einen „Zufallstreffer“ landen – auch wenn durch die (eben nicht sehr) spezifische Gestalt Räuber nicht stärker abgeschreckt werden als durch andere, bedeutungslose Formen. Daher ist es in solchen Fällen auch nicht nötig, einen intelligenten Designer zu postulieren, der das Motiv des Auges bzw. unser Alphabet kennt und gezielt auf diese Strukturen hin selektieren kann.¹

Detaillierte Komplexität. Es gibt jedoch auch Fälle von Tarnung im Tierreich, in denen spezielle Strukturen ganz spezifisch und detailgetreu imitiert werden. In diesen Fällen ist die Vorlage des Merkmals nicht vage, sondern ganz klar zu erkennen. Es wäre beispielsweise interessant, den in der hier besprochenen Forschungsarbeit vorgestellten Ansatz einmal auf die Wandelnden Blätter (Phylliinae) (Abb. 3) anzuwenden: Würden die Attacks der Räuber zunehmen, wenn von diesen Tieren die imitierte Struktur weniger detailliert ausgebildet würde? Würde sich durch die Reduktion der



Genauigkeit der spezifischen Wiedergabe der Tarnungs-Vorlagen kein Fitnessnachteil ergeben, wäre damit ein schwerwiegender Kritikpunkt an der Synthetischen Evolutionstheorie bestätigt. Denn dann könnte man im Umkehrschluss fragen, weshalb eine für die Vergangenheit postulierte „Verbesserung“ der Tarnung durch Mutation (noch detailgetreuere Übereinstimmung mit dem imitierten Objekt) sich durchsetzen konnte, obwohl dadurch wohl kein weiterer Selektionsvorteil entstand. Man sieht: Die heutige Evolutionstheorie hat nicht nur Probleme mit der Erklärung von großer Komplexität aufgrund der Grenzen der Triebfeder „Mutation“ (vgl. BEHE 2007), sondern auch mit Eigenschaften, die für die andere Hauptkomponente „natürliche Selektion“, mit ihrer *einzigsten* Bewertungsgröße „Fortpflanzungserfolg“ sozusagen „unsichtbare Details“ sind. Ein evolutionäres Problem stellen diese jedoch nur dann dar, wenn diese „Details“ hochspezifiziert sind – anders als im Fall der „Augen“flecken und Buchstaben. Diese Merkmale fallen durch die Maschen des Netzes der natürlichen Selektion und sind zugleich zu komplex um – ohne Selektion – als pure Zufallstreffer durch Gendrift zu entstehen. Wenn Detailliertheit (Problem für die Selektion) und Komplexität (Problem für die Mutationen) zusammenkommen, wird hier der Begriff der „Detaillierten Komplexität“ vorgeschlagen. Die Komplexität wird größer, wenn für ein neues Merkmal viele unabhängige Mutationen nötig sind und auf der anderen Seite nur wenige

Abb. 1: Graubiniger Mohrenfalter (*Erebia aethiops*) mit relativ unspezifischen Augenflecken.
Foto: R. JUNKER



Abb. 2: Die Unterseite des C-Falters (*Polygonia c-album*) mit einem weißen „C“. Foto: R. JUNKER

Abb. 2: Das Wandelnde Blatt. (Westfälisches Museum für Naturkunde)



Mutations-Kombinationen das gewünschte Ereignis liefern. Die Menge passender Mutations-Kombinationen wird mit zunehmender spezifischer und

„Darwinian Storytelling“ mag
überzeugend wirken, ist wissenschaftlich
gesehen jedoch ohne Aussagekraft

detailgetreuer Wiedergabe der Zielstruktur immer kleiner (eine grobe Blattform eines Insekts auf mutativem Wege zu erreichen ist einfacher, als wenn es sich um ein ganz spezifisches Blatt einer bestimmten Art handeln soll). Wenn *auf der einen Seite* die Entstehung einer Struktur eine unwahrscheinliche Serie von Mutationsereignissen erfordert und *auf der anderen Seite* diese „Verbesserung“ durch die natürliche Selektion nicht bewertet werden kann, da sie sich nicht in einer Fitnesssteigerung niederschlägt, liegt „detaillierte Komplexität“ vor. Diese kann durchaus als Indiz dafür gewertet werden, dass der biologischen Realität ein Plan zu Grunde

liegt, der nicht allein auf Zweckmäßigkeit und Überlebensvorteil reduziert werden kann, sondern auch andere – möglicherweise naturwissenschaftlich nicht fassbare – Elemente (z.B. Ästhetik) enthält.

Zweitens lässt sich eine allgemeinere Schlussfolgerung aus den Ergebnissen von STEVENS et al. (2008) ableiten: Einmal mehr hat sich gezeigt, wie einfach es ist, sich „Geschichten“ über etwaige Selektionsvorteile bestimmter Merkmale auszudenken. Diese werden nicht selten unkritisch – beispielsweise in Lehrbüchern – wiedergegeben, ohne dass für die rein spekulativen Thesen jemals experimentelle Befunde vorgelegt würden. Anders als in diesem Fall ist dies oft auch gar nicht möglich, wenn es sich nämlich um schlecht testbare, historische und damit nicht-reproduzierbare Vorgänge handelt. Solches „Darwinian Storytelling“ mag überzeugend wirken, ist wissenschaftlich gesehen jedoch ohne Aussagekraft.

Christoph Heilig

Anmerkung

- ¹ Das soll nicht heißen, dass hier davon ausgegangen wird, dass die Entstehung des auf vielerlei Weise variierten Programms zur Flügelverzierung ein Fall von Mikroevolution wäre. Zur Variation der Flügelflecken siehe FEHRER (2003).

Literatur

- BEHE MJ (2007) The Edge of Evolution. The Search for the Limits of Darwinism. New York.
FEHRER J (2003) „Evo-Devo“: Bisher keine Lösung für Makroevolution. Neuer Trend in Richtung mikroevolutionäre Forschung. Stud. Int. J. 10, 34-36.
JUNKER R & SCHERER S (2006) Evolution. Ein kritisches Lehrbuch. Gießen, 6. Auflage.
SANVED KB (1999) The Butterfly Alphabet. Scholastic inc.
STEVENS M, HARDMAN CJ & STUBBINS CL (2008) Conspicuousness, not eye mimicry, makes „eyespot“ effective antipredator signals. Behav. Ecol. 19, 525-531.

Wie durchlässig könnten die ersten Zellen gewesen sein?

Zusammenfassung: Alle lebenden Zellen sind gegen die Umgebung abgegrenzt und müssen gleichzeitig in einem mehrzelligen Lebewesen mit den Nachbarzellen kommunizieren. Auch einzellige Mikroorganismen müssen mit der Umwelt Signale und Stoffe austauschen. Um leben zu können, muss also sowohl Abgrenzung gegen die Umgebung als auch Wechselwirkung und Austausch mit der Umgebung gegeben sein. Diese Notwendigkeiten stellen hohe Anforderungen an die Zellmembranen als Grenzschicht zwischen Organismus und Umwelt.

Die Zellmembranen auf der Basis von Phospholipiden stellen für Zellen eine erstaunlich flexible und stabile Abgrenzung zur Umgebung dar. Um den Austausch von Stoffen und Signalen zwischen den Zellen und ihrer Umgebung zu gewährleisten, sind in die Lipiddoppelschichten Proteine und Proteinaggregate integriert, die als Kanäle oder Pumpen den Transport durch die Membran sicherstellen (Abb. 1).

In allen Modellen zur Lebensentstehung sind

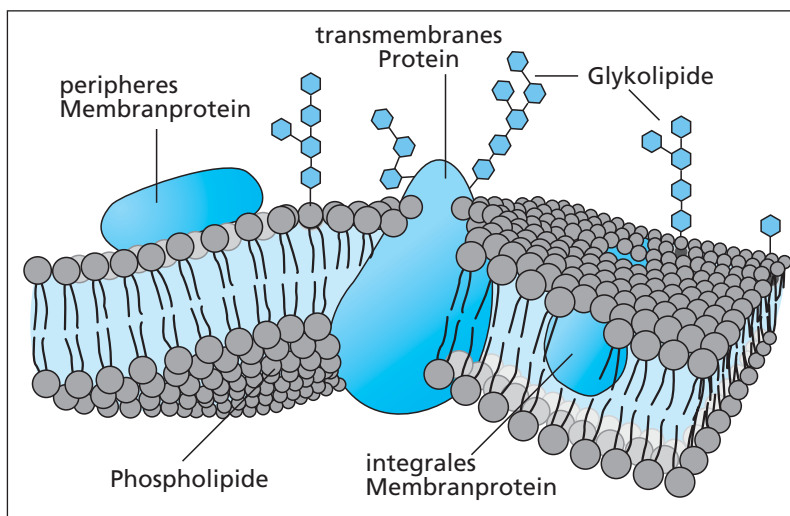
Etappen vorgesehen, in denen Membranen verschiedene Stoffe einschließen, die miteinander chemische Reaktionen eingehen können. Dass diese ersten zellähnlichen Gebilde eine Membran aufweisen, die in der Komplexität den heute bekannten Zellmembranen bereits ähnlich ist, ist aus evolutionstheoretischer Sicht wenig plausibel. Es werden also einfache Membranen gesucht, die sich schließlich zu heute bekannten Zellmembranen entwickelt haben könnten.

In Labors wurden verschiedene einfache Modelle für Zellen etabliert. In diesen konnten einzelne chemische Prozesse, die wir von heutigen Zellen kennen, demonstriert werden.¹

Die Abgrenzung verschiedener, miteinander gekoppelter Synthesereaktionen gegen die Umgebung soll als Vorläufer für erste einfache Zellen vor allem das Verdünnungsproblem lösen. Wenn Substanzen erst einmal hergestellt worden sind, muss gewährleistet werden, dass sich diese nicht einfach durch Diffusion im gesamten verfügbaren Raum (Ursuppe, Tümpel, Ozean, ...) verteilen. Sie müssen in einem eng begrenzten Raum verbleiben, um dort für weitere Reaktionsschritte verfügbar zu sein. Ist ein bestimmter Reaktionsraum aber abgegrenzt, so ergibt sich ein Problem: wie können Komponenten, die zur längerfristigen Aufrechterhaltung der Synthesereaktionen benötigt werden, aus der Umgebung an den Ort der Reaktion gelangen?

Bisher wurden noch keine ergiebigen Synthesen für langkettige Fettsäuren unter präbiotischen Bedingungen vorgestellt – geht es mit kürzeren?

Die Arbeitsgruppe von Jack SZOSTAK hat bereits mehrere Beiträge über Modelle einfacher Zellen veröffentlicht. Aufgrund ihrer Erfahrung stellen Fettsäuren, deren entsprechende langkettigen Alkohole oder auch Fettsäuremonoester mit Glycerin geeignete Bausteine für erste Membranen dar. Diese amphiphilen² Substanzen bilden Vesikel³ aus Lipiddoppelschichten, in die z.B. Oligonukleotide eingeschlossen werden und die durch Einbau weiterer Lipidmoleküle wachsen und sich teilen können. Oligonukleotide sind kurze Nukleinsäuremoleküle aus wenigen Bausteinen oder Nukleotiden. MANSY et al. (2008) berichten nun von Untersuchungen an Vesikeln aus Myristoleinsäure, einer langkettigen Carbonsäure mit 14 C-Atomen und einer Doppelbindung (14:1). Aufgrund der nach außen weisenden Carboxylatgruppen ist das Vesikel an seiner Oberfläche negativ geladen. Durch Zusätze von anderen Lipidkomponenten in die Membran untersuchten die Autoren deren Einfluss auf die Stabilität und Durchlässigkeit der Membran für Ribose – ein Kohlenhydrat, das als Baustein für



Nukleinsäuren von großer Bedeutung ist. In einer vorausgegangenen Arbeit konnten SACERDOTE & SZOSTAK (2005) zeigen, dass Ribose im Vergleich zu Verbindungen mit ähnlicher Struktur bevorzugt durch Lipiddoppelschichten transportiert wird.

Die Durchlässigkeit von Lipiddoppelschichten aus Myristoleinsäure für Ribose steigt mit der Größe der hydrophilen Kopfgruppe und mit Verkürzung der Kettenlänge der Fettsäure. Eine Erhöhung der Anzahl an Doppelbindungen in der Fettsäurekette oder Verzweigungen führen ebenfalls zu einer höheren Durchlässigkeit.

Aufgrund der Tatsache, dass bisher noch keine ergiebigen Synthesen für langkettige Fettsäuren unter präbiotischen Bedingungen vorgestellt worden sind, führten MANSY und Mitarbeiter die Versuche auch mit kürzeren und gesättigten Fettsäuren (ohne Doppelbindungen) durch. Mit Decansäure (10:0) kann man stabile Vesikel herstellen, allerdings erst bei hohen Konzentrationen (> 100 mM). Setzt man den entsprechenden Alkohol (Decanol) bzw. Glycerinmonoester zu, bilden sich bereits bei geringeren Konzentrationen stabile Vesikel. Die Autoren sehen in der Tatsache, dass sowohl die Stabilität als auch die Durchlässigkeit der Membranen bei Lipidmischungen im Vergleich zu den reinen Fettsäuren steigt, ein bemerkenswertes Argument zugunsten der Plausibilität des Modells für eine ungesteuerte Entstehung erster Zellen. Man benötigt keine reinen Ausgangskomponenten; die Vesikel könnten auch aus rohen Mischungen entstehen. Dabei ist jedoch zu beachten, dass bei ungesteuerten Synthesen nicht nur langkettige Moleküle (10 C-Atome), sondern auch viele weitere Komponenten erzeugt werden, von denen nicht erwartet werden kann, dass sie zur Stabilität der Vesikel beitragen; diese könnten auch die Bildung von Vesikeln beeinträchtigen oder verhindern. Die Erfahrung im Labor zeigt, dass Produktgemische nicht nur die Variationen im gewünschten Rahmen aufweisen.

MANSY et al. (2008) führten dann auch noch Experimente zur Durchlässigkeit von aktivierten

Abb. 1: Stark vereinfachte schematische Darstellung einer Zellmembran. Die im Beitrag diskutierten Modellmembranen sind im Vergleich dazu sehr viel weniger komplex aufgebaut.

Nukleotiden durch, und zwar für AMP, ADP und ATP (Adenosin-Mono-, Di-, und Triphosphat). Während für AMP und ADP in Gegenwart von Mg^{2+} -Ionen (3 mM) geringe Durchlässigkeit nachgewiesen werden konnte, fanden die Autoren keine Durchlässigkeit ihrer Modellmembranen für ATP. MANSY et al. ziehen daraus den Schluss, dass Nukleotid-Triphosphate in dieser Phase der Lebensentstehung noch keine bedeutende Rolle gespielt haben.

Schließlich wurde in den Vesikeln noch Replikation (Verdopplung der DNA) modelliert. Dazu wurde DNA mit einem Einzelstrangteil aus 15 Cytidin-Nukleotiden (C) in Vesikel eingeschlossen. Dieser Einzelstrangbereich sollte durch aktivierte Guanosin-Nukleotide (G) komplettiert werden. Wenn aktiviertes G in das Medium zugegeben wurde, konnte nach 3 Stunden eine Replikationsreaktion nachgewiesen werden, nach ca. 24 Stunden war die Matrize aus 15 C weitgehend komplett mit G ergänzt. In Lösung (ohne Vesikel) ist diese Reaktion in ca. 6 Stunden komplett abgelaufen. Schließt man die Matrize in Vesikel aus Phospholipiden ein, so findet nach Zugabe von aktivierten Nukleotiden in die Lösung, in der sich die Vesikel befinden, in denselben keine Replikation statt.

Die Autoren diskutieren ihre Ergebnisse abschließend vor dem Hintergrund der Kontroverse um autotrophen oder heterotrophen Ursprung erster lebensähnlicher Systeme. Die Vertreter eines autotrophen Ursprungs des Lebens gehen davon aus, dass aus CO_2 unter Nutzung von energieliefernden Reaktionen in Gegenwart entsprechender Katalysatoren einfache und später auch komplexere organische Substanzen synthetisiert worden sind und sich schließlich so etwas wie ein einfacher Stoffwechsel etablieren konnte. Nach heterotrophen Ursprungsvorstellungen ernährten sich die Vorläufer erster Zellen von komplexen und energiereichen organischen Substanzen, die irgendwo unter entsprechenden Bedingungen (Ursuppen oder ähnliches) entstanden sind. Aus Sicht von MANSY et al. (2008) stärken ihre Befunde die Position eines heterotrophen Lebensursprungs.⁴ Denn die von ihnen hergestellten Protozellen können keine autotrophen Systeme sein, da erste Syntheseprodukte durch die undichte Zellmembran entweichen und für weitere Schritte verloren sind. Dagegen erlauben die Modelle den Import benötigter Komponenten aufgrund der Durchlässigkeit der Membran. Den Autoren ist sicher zuzustimmen,

wenn sie feststellen, dass beide Ursprungsvorstellungen noch zahlreiche konzeptionelle Schwierigkeiten hinsichtlich der Entstehung komplexer molekularer Bausteine überwinden müssen.

Aus der Sicht der Autoren unterstützen ihre Ergebnisse die Vorstellung, dass eine sehr einfache Protozelle in einer Umgebung, die mit komplexen Nährstoffen angereichert war, entstehen konnte. Dabei ist allerdings zu bedenken, dass weder die Lipide noch die aktivierten Nukleotide für die Replikation bisher unter Bedingungen hergestellt worden sind, die ohne gezielte Eingriffe von Experimentatoren auskommen; sie wurden also bisher nicht unter Bedingungen synthetisiert, die man als präbiotisch bezeichnen könnte. Das Modell von MANSY et al. funktioniert bisher im chemischen Labor, aber wie es ohne die Kompetenz von Chemikern – von alleine – funktionieren soll, ist aufgrund der Erfahrung nicht erkennbar.

Harald Binder

Literatur

- MANSY SS, SCHRUM JP, KRISHNAMURTHY M, TOBÉ S, TRECO DA & SZOSTAK JW (2008) Template-directed synthesis of a genetic polymer in a model protocell. *Nature* 454, 122-126. (+ Online Supplementary Information).
- ORGEL LE (2008) The implausibility of metabolic cycles on the prebiotic earth. *PLoS Biol* 6(1): e18. doi:10.1371/journal.pbio.0060018
- SACERDOTE MG & SZOSTAK JW (2005) Semipermeable lipid bilayers exhibit diastereoselectivity favoring ribose. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 102, 6004-6008.
- SHAPIRO R (2007) Ein einfacher Ursprung des Lebens. *Spektrum d. Wissensch.* (11), 65-72.

Anmerkungen

- ¹ Die Ausgabe von *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362, Nr. 1486 vom 29. Oktober 2007 stand unter dem Thema: „Towards an artificial cell“ und enthält eine Reihe interessanter Beiträge zu diesem Themenfeld.
- ² Amphiphile (gr.: amphi = auf beiden Seiten; phil = liebend): Bezeichnung für Moleküle, die Wasser liebende (hydrophil) und Fett liebende (lipophil) Eigenschaften in sich vereinigen.
- ³ Vesikel: lat. *vesicula* = kleine Bläschen
- ⁴ In der derzeitigen Diskussion bringen Vertreter beider Positionen sehr starke und stichhaltige Kritikpunkte an der jeweils anderen Position vor; so dass beide Ursprungsvorstellungen durch ausgeprägte Schwächen charakterisiert sind (s. ORGEL 2008 und SHAPIRO 2007).

Bluthochdruck aus evolutionärer Perspektive

Nicht nur ernst gemeinte Gedanken über eine einfache Geschichte und ein kompliziertes System

Es gehört zu den wiederkehrenden Ritualen bei Familientreffen: Das Gespräch über den Bluthochdruck der Schwiegermutter und die erfolglosen Versuche von Heerscharen von Ärzten, diesen in den Normalbereich zu zwingen. Nach jahrelangen Anstrengungen beider Seiten – Patient und Arzt – macht sich angesichts der unbestechlichen Werte auf dem Messgerät Resignation breit gegenüber der modernen Medizin mit ihren diagnostischen Möglichkeiten und dem für Laien unüberschaubaren Arsenal therapeutischer Ansätze.

In dieses – z.T. selbst verschuldete – Dilemma des modernen Menschen hinein klingt die Meldung in der Pharmazeutischen Zeitung vom 26. Juni 2008 wie eine Verheißung des sprichwörtlichen Lichts am Ende des Tunnels:

„Bluthochdruck – Evolution hilft Krankheiten zu verstehen.“ Die Autorin des Beitrages, Gudrun HEYN, stellt darin fest, dass die Erfolge des Verständnisses und der Behandlung des Bluthochdrucks u.a. der evolutionären Medizin zu verdanken seien und auch andere Erkrankungen von ihr profitieren würden. Dabei beruft sie sich auf Prof. Dr. D. GANTEN, Vorstandsvorsitzender der Charité Universitätsmedizin, der diese Perspektive im Vorfeld des Internationalen Kongresses Hypertonie 2008 in Berlin aufzeigte. Der Patient staunt und der Arzt wundert sich.

Ein Jahr vor dem 150. Jahrestag der Veröffentlichung von Charles DARWINS „Entstehung der Arten“ sind Meldungen über befruchtende Interaktionen von Medizin und Evolutionsbiologie für die populärwissenschaftliche Außendarstellung sehr willkommen. Sie erfüllen darüber hinaus die Forderung der führenden Wissenschaftszeitschrift *Science* von 2005, Medizin endlich auf evolutionären Fundamenten zu gründen. Führende Evolutionsmediziner wie Randolph M. NESSE und Stephen C. STEARNS beklagten sich kürzlich erneut darüber, dass, obwohl die Evolutionsbiologie die essentielle Basis für die Medizin darstelle, nur wenige Ärzte und medizinische Forscher mit ihren grundsätzlichen Prinzipien vertraut seien (NESSE & STEARNS 2008, 28; vgl. dazu auch NESSE 2006, LINDEMANN 2000, ULLRICH 2006). Keineswegs zufällig reiht sich dieser Bericht

ein in die gern zitierten, eher wissenschaftspolitisch gefärbten Lobeshymnen auf die Evolution und vermittelt so dem (in der Evolutionsforschung unkundigen) Zeitgenossen eine widerspruchsfreie und harmonische biologische Weltsicht. Nichts in der Biologie ergibt einen Sinn, außer im Licht der Evolution – und die Medizin sitzt nun auch fest mit im Boot, so zumindest versteht es der Leser. Wie kann man angesichts solcher Zusammenhänge Evolution in Frage stellen wollen?

Welche fachliche Substanz liegt denn nun dem Brückenschlag zwischen Medizin und Evolutionsbiologie zugrunde? Welcher wissenschaftliche Erfolg wird hier gefeiert? Konkreter: Worin liegt der Gewinn aus dem Wissen über die Evolution, der erfolgreich in ein besseres Verständnis, in eine optimierte Diagnostik und in eine durchschlagende Therapie des Bluthochdrucks einfließen kann?

In dem Artikel von HEYN findet sich dazu – entgegen den vollmundig verteilten Lorbeeren – nichts Belastbares, weder aus fachlicher noch aus wissenschaftstheoretischer Sicht. Der Leser wird mit einem Verständnis von Evolution konfrontiert, von dem sich die aktuelle Evolutionsforschung längst verabschiedet hat. Umstrittene evolutionäre Hypothesen werden zur Begründung herangezogen, ohne dass deren tatsächlicher hochspekulativer Status wenigstens ansatzweise angesprochen wird. Und letztlich werden die fundamentalen Unterschiede zwischen der funktional orientierten Biologie und Medizin einerseits und der historisch rekonstruierenden Evolutionsbiologie übergangen. Betrachten wir einige Aussagen des Artikels genauer, um diese Einschätzungen nachvollziehbar zu machen!

„Die evolutionäre Medizin liefert einfache Theorien, mit der sich auch sehr komplexe Systeme wie der Blutdruck entschlüsseln lassen.“

Hier haben wir ein typisches Beispiel dafür, dass man Äpfel mit Birnen vergleicht, ohne es zu merken. Die Blutdruckregulation ist eine konzertierte Leistung des gesamten Organismus, wobei unterschiedliche Systemebenen ineinander greifen. Das heißt molekularbiologisch-genetische Prozesse haben Einfluss auf zelluläre Funktionszustände und

diese wiederum bestimmen das Leistungs- und Reaktionspotential von Organen bzw. des gesamten Organismus, z.B. über die Abgabe von Hormonen und Signalstoffen. Der Organismus selbst muss auf entsprechende externe und interne Reize und Lebensanforderungen reagieren können, was wiederum bedeutet, dass bis auf die molekularbiologische Ebene hinunter Rückkopplungen bestehen. Die Komplexität dieser Interaktionen ist durch die funktional orientierte Biologie (in der Einheit von Experiment und Beobachtung) zum Teil verstanden. Da, wo es möglich ist, bemüht sich die Pharmakologie Medikamente zu entwickeln, die an verschiedenen Stellschrauben der Blutdruckjustierung ansetzen. Unser ganzes medizinisches Wissen darüber, wie der Bluthochdruck erfolgreich mit Diuretika, Beta-Rezeptorenblocker (Betablocker), Kalziumkanalblocker (Kalziumantagonisten), Angiotensin Converting Enzyme (ACE)-Hemmer oder mit Angiotensin-AT1-Rezeptorantagonisten (AT1-Antagonisten) behandelt werden kann, entstammt gerade nicht der hypothetischen Rekonstruktion unserer evolutionären Ahnenreihe. Evolutionäre Hypothesen unseres Ursprungs und damit auch alle Versuche, den für den Blutdruck wichtigen Salz- und Wasserhaushalt stammesgeschichtlich abzuleiten, sind nur dann möglich, wenn diese *zuvor* bei den unterschiedlichen Organismen in Aktion studiert und verstanden worden sind. Das Besondere an Evolutionstheorien ist demgegenüber ihr Anspruch, die Entstehung der Unterschiede zwischen den Organismen zu erklären, also wie sich das Regulationssystem unserer hypothetischen Vorfahren in das des Menschen entwickeln konnte. Zur Lösung dieser Aufgabe fehlt aber der Evolutionsbiologie nach wie vor die Kenntnis darüber, wer denn nun unser wahrer Vorfahre war und welche Biochemie diesen z.B. zum Erröten brachte.

Die Beschreibung und das Verständnis sowie die therapeutische Ausnutzung der Blutdruckregulation erfolgen völlig unabhängig vom jeweils vertretenen Ursprungsmodell. Das ist eben die Stärke der funktionell orientierten Biologie und der Grund, weshalb kaum ein Mediziner das von Nesse und Stearns beklagte Defizit, von Evolutionsbiologie so wenig zu verstehen, wahrnimmt.

Die evolutionäre Sichtweise auf die vorhandenen Blutdruckregulationssysteme „entschlüsselt“ diese nicht, sie liefert nur einige „einfache“ erzählende Elemente für ihre Entstehungsgeschichte, die aber jedweder experimentellen und empirischen Überprüfung entzogen bleiben und daher auch keinerlei gesicherten Therapieansatz liefern können. Hören wir uns doch einfach eine solche Geschichte aus dem Artikel an, ohne dabei das Problem der Schwiegermutter aus den Augen zu verlieren.

„Heute lebt der Mensch in einer völlig anderen Umgebung als seine Vorfahren“ sagte Ganten. „Als er sich vor mehreren Millionen Jahren von den Affen getrennt hat, war er in den Savannen Afrikas zu Hause.

Sein Körper musste mit Hitze und Wasserknappheit zurechtkommen.“

Fragt man Paläoanthropologen, also jene Wissenschaftler, die sich mit der Auswertung von fossilen Affen- und Menschenknochen und ihrer systematischen Einordnung beschäftigen, wer denn unser Vorfahr war und wo er und wie er gelebt hat, erhält man keine so klaren Antworten wie in der obigen Geschichte. Friedemann SCHRENK sagte unlängst in einem Interview mit *Spektrum der Wissenschaft* (Oktober 2007), dass es in der evolutionären Rekonstruktion des menschlichen Stammbusches nicht um richtig oder falsch gehe, sondern nur um wahrscheinlich oder unwahrscheinlich im Sinne einer Hypothese. Das wird sofort verständlich, wenn man sich klar macht, dass neben der Savannenhypothese noch mindestens sieben weitere Hypothesen diskutiert werden, wie und wo der Mensch das Laufen lernte. Spannend wäre es z.B. zu hören, welche Konsequenzen aus der Wasserwathypothese (NIEMITZ 2004) oder aus der Hypothese, dass wir in den Bäumen durch Klettern zum aufrechten Gang kamen (THORPE et al. 2007), für unseren Salz- und Wasserhaushalt evolutionsmedizinisch ableitbar wären. Ebenso vielfältig und widersprüchlich sind die Hypothesen über die Ernährungsgewohnheiten unserer Ahnen. Also gibt es viele Geschichten, die bei einer evolutionsmedizinischen Visite erzählt werden könnten und für eine erfolgversprechende Therapie bedacht werden müssten.

Ein letzter Punkt sei noch angefügt, der das naive Verständnis über Evolution in evolutionsmedizinischen Erklärungen verdeutlicht:

„Normalerweise passt sich jeder Organismus durch genetische Selektion an die langfristig herrschenden Bedingungen in seiner Umwelt an. Doch dies braucht Zeit“

Was ist „normal“ in evolutionären Entwicklungen? Der Nobelpreis wäre dem Forscher sicher, der Evolutionsgesetze benennt, mit deren Hilfe man den normalen Gang der Stammesgeschichte beschreiben und damit auch vorhersagen könnte. In den letzten 150 Jahren wurden neben der Weiterentwicklung von DARWINS Ansatz zahlreiche andere Konzeptionen (z.B. so genannte nichtdarwinistische oder antidarwinistische Theorien) in die Diskussion eingebracht. Insbesondere läuft das traditionelle Herzstück der klassischen Darwinschen Evolutionstheorie – die Rolle der Selektion – mehr und mehr Gefahr, nicht die zentrale Rolle spielen zu können. Und wenn von Selektion gesprochen wird, dann bitte auf allen biologischen Ebenen und nicht nur aus der Perspektive der Gene, so der Weckruf der Kritiker. Von der schönen Vorstellung, Lebensformen würden sich langsam und mühsam an die jeweilige Umwelt durch entsprechende Veränderungen anpassen, beginnt man sich mittlerweile auch zu verabschieden. In den Erklärungsmustern der Evolutionsmediziner lebt sie jedoch scheinbar

unbeirrt weiter, zum Beispiel wenn die Autorin das menschliche Renin-Angiotensin-System zum Salzsparen als unmittelbare Reaktion auf die Wasser- und Salzarmut in den Savannen „erklärt“, so als ob sich die Evolution einfach das holen könne, was sie braucht. Und auch die großen Zeiträume scheinen längst nicht mehr auszureichen, um den postulierten Wandel auf der Grundlage der bekannten molekularbiologischen Eigenschaften des Lebens plausibel zu machen. Kürzlich titulierte ein wissenschaftlicher Beitrag angesichts der fehlenden Zeit und der großen genetischen Unterschiede zwischen Mensch und Affe: Ein evolutionärer Sprint machte uns zum Menschen (DOLGIN 2007; zur Sachlage vgl. BINDER 2007)! So einfach wird ein Problem „gelöst“: Die Evolution macht einfach einen Zwischensprung.

Kommen wir damit wieder zurück in die Realität unserer Kaffeerrunde. In Bezug auf Vorbeugung, Diagnostik und Therapie von Krankheiten hilft es dem Patienten nicht, gesagt zu bekommen, dass unsere evolutionäre Geschichte ihre Leiden letztlich verursacht haben könnte. Medizin ist angewandte Wissenschaft, welche die Ergebnisse der Gegenwartsforschung und nicht die der Geschichtsforschung zum Wohle des Patienten einsetzt. Und deshalb werden auch weiterhin alle Mediziner ihre berufstätigen Entscheidungen unabhängig von den hypothetischen Entwürfen der Evolutionsbiologie treffen müssen.

Natürlich können wir der Schwiegermutter viele durchaus wissenschaftlich plausible Geschichten darüber erzählen (und ihr damit imponieren), wie der Mensch zu seinem Bluthochdruck kam. Wichtiger wird es sein, dass sie bei ihrem

nächsten Arztbesuch die Hinweise und Medikamente erhält, welche durch wissenschaftliche Untersuchungen ihr therapeutisches Potential unter Beweis gestellt haben. Auf ein auf evolutionsmedizinischer Basis entwickeltes Medikament sollte sie aus Zeitgründen wohl besser nicht warten.

Henrik Ullrich

Literatur

- BINDER H (2007) Über den genetischen Unterschied zwischen Mensch und Schimpanse – der „1%-Mythos“. *Stud. Int. J.* 14, 77-78.
- CULOTTA E & PENNISI E (2005) Breakthrough of the Year: Evolution in Action. *Science* 310, 1878-1879.
- DOLGIN E (2007) Evolutionary sprint made us human. <http://sciencenow.sciencemag.org/cgi/content/full/2007/1023/2> (23.10.2007)
- HEYN G (2008) Bluthochdruck-Evolution hilft Krankheiten zu verstehen. *Pharm. Z.* 153, 36-38.
- LINDEMANN WB (2000) Rezension zu: Neese RM, Williams GC (1997) Warum wir krank werden – Die Antworten der Evolutionsmedizin. *Stud. Int. J.* 7, 46-48.
- NEESE RM & STEARNS SC (2008) The great opportunity: Evolutionary applications to medicine and public health. *Evol. Appl.* 1, 28-48.
- NEESE RM, STEARNS SC & OMENN GS (2006) Medicine Needs Evolution. *Science* 311, 1071.
- NIEMITZ C (2004) Das Geheimnis des aufrechten Gangs: Unsere Evolution verlief anders. Tübingen.
- SCHRENK F (2007) Unser Stammbaum ist in Wirklichkeit ein Stammbusch. In: *Spektrum der Wissenschaft*. <http://www.spektrum.de/artikel/905615>.
- THORPE SKS, HOLDER RL & CROMPTON RH (2007) Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science* 316, 1328-1331.
- ULLRICH H (2006) Braucht die Medizin die Evolution als Basiswissenschaft? *Stud. Int. J.* 13, 103.

Zellwandwachstum: „Design ohne intelligenten Designer“?

Der Kasseler Pflanzenphysiologe Ulrich KUTSCHERA, der auch als Kritiker des Kreationismus und „Intelligent-Design“ (ID)-Ansatzes bekannt ist, veröffentlichte kürzlich in der Zeitschrift „Annals of Botany“ einen Artikel zum Zellwandwachstum (KUTSCHERA 2008). Dabei legt KUTSCHERA ein besonderes Augenmerk auf die Rolle der Epidermis (oberste Zellschicht des Blattes), der bei diesem Prozess eine steuernde Funktion zukommt. Das besondere an dieser Arbeit: KUTSCHERA legt in diesem Artikel nicht nur neue Ergebnisse zur Zusammensetzung der äußeren Epidermiswand vor, sondern geht auch auf den ID-Ansatz ein: Der molekulare Selbstzusammenbau („self assembly“) der Wandstrukturen

in der extrazellulären Matrix sei ein eindrucksvolles Beispiel für komplexes Design in einem biologischen System ohne einen „intelligenten Designer“.

Angesichts der Tatsache, dass der Artikel rein beschreibend ist, kommt diese weitreichende Schlussfolgerung überraschend. Tatsächlich lässt sie sich aus den von KUTSCHERA diskutierten Forschungsergebnissen aus folgenden Gründen nicht ableiten:

Erstens stellt KUTSCHERA in dieser Studie gar keine evolutionsbiologischen Betrachtungen an: die Mechanismen der Entstehung des Beschriebenen im Laufe der Stammesentwicklung werden nicht thematisiert – und nur diese sind im Zusam-

menhang mit ID von Bedeutung. Vielmehr bespricht er die Mechanismen, die bei der *Individualentwicklung* von Pflanzen zum Tragen kommen. Dabei kommt er zu dem Schluss, dass sich extrazelluläre biologische helicoidale Cellulose-Zellwandstrukturen durch einen gerichteten Selbstzusammenbau von kristallinen Biopolymeren bilden (S. 616). Aus dieser Aussage über das Wachstum von Pflanzen lässt sich jedoch keine Feststellung zur *Evolution* dieses Wachstumsmechanismus ableiten. Das ist eine ganz andere Fragestellung. Wissenszuwachs über die Funktionsweise einer Struktur bedeutet für sich genommen kein Zuwachs an Wissen bezüglich ihrer *Entstehung*.

Zweitens stellen die einzigen Anmerkungen KUTSCHERAS, die sich auf die Evolution beziehen, eher weitere Schwierigkeiten als Argumente für eine Evolution dar: Dieses „komplexe Design“ helicoidaler extrazellulärer Polymere soll mehrfach unabhängig in ähnlicher Form (konvergent) in Pflanzen, Tieren und vielen anderen Organismen entstanden sein. Dies stellt sogar noch eine verschärfte Herausforderung an die mit der Hervorbringung von organismischen Neukonstruktionen ohnehin überforderten Makroevolutionsmechanismen dar.

Von diesen Einwänden abgesehen kann man KUTSCHERAS Aussage zu ID vielleicht so verstehen: Wenn während der Individualentwicklung komplexe Strukturen gebildet werden, ohne dass dafür genetische Programme die Steuerung *direkt* übernehmen, könnte das als Beleg dafür gewertet werden, dass komplexe Strukturen (z. B. auch informationstragende Makromoleküle wie RNA und DNA) prinzipiell – also beispielsweise auch beim Ursprung des Lebens – spontan entstehen können.

Doch auch dieses Argument würde den Kerngedanken des ID-Ansatzes nicht treffen: Dass unter geeigneten Umständen Bauteile mit spezifischen Eigenschaften geordnete Komplexe bilden, steht außer Frage. Dies wurde schon oft beobachtet, beispielsweise beim self-assembly von Viren in ihren Wirtszellen, nachdem diese die einzelnen Bausteine aufgrund des eingeschleusten Fremd-Erbguts synthetisiert haben. Doch „Leben“ ist mehr als nur Ordnung, mehr als bloße Komplexität. Auch eine durch einen Zufallsgenerator erzeugte Zeichenfolge ist „komplex“. Aber sie ergibt keinen Sinn, sie ist nicht spezifiziert. Lebewesen sind mehr als komplizierte Gebilde – sie erfüllen Funktionen. Leben ist „spezifiziert komplex“ – und mit dieser Eigenschaft haben Selbstorganisationsprozesse große prinzipielle Probleme (MEYER 2003). Anders als beispielsweise Schneeflocken ist das Leben nicht das bloße Produkt von Naturgesetzen und wird von ihnen determiniert und gesteuert, sondern *nutzt*

diese – Leben „surft“ (vgl. RAMMERSTORFER 2006). Das self-assembly biologischer Struktur hat nichts mit Selbstorganisation zu tun, die teilweise bemüht wird, um die Entstehung erster lebender Zellen zu erklären.

ABEL & TREVORS (2006) weisen in einer detaillierten Studie nach, dass es einen prinzipiellen qualitativen Unterschied gibt zwischen self-assembly-Phänomenen (von ihnen unter dem Begriff „self-ordering“ eingeordnet), wie hier von KUTSCHERA am Beispiel des Zellwandwachstums geschildert, und „self-organization“ im Sinne der Lebensentstehung, der Entstehung von „Design“, wie man es sonst nur von intelligenten Agenten kennt. Für Letzteres gibt es nach Auffassung der Autoren nicht die geringsten Hinweise, oder auch nur sinnvolle wissenschaftliche Hypothesen (vgl. IMMING & BERTSCH 2007). Des Weiteren betonen sie: „Man sollte darauf achten, den Begriff ‘Selbstorganisation’ nicht fälschlicherweise für nieder-informative, natürliche Prozesse und Selbstordnungsereignisse verwendet wird, besonders wenn man den Ursprung genetischer Information diskutiert.“

Eben eine solche Verwechslung begeht KUTSCHERA, wenn er auf der Basis des von ihm beschriebenen Selbstordnungsprozesses auch die Existenz von Selbstorganisationsprozessen annimmt, welche die spezifiziert-komplexe genetische Information der Lebewesen hervorgebracht haben sollen, sodass diese ohne Verweis auf einen intelligenten Urheber erklärt werden könnten. Komplexes Design in biologischen Systemen ohne intelligenten Designer (vgl. HALLER & HEILIG 2008)? Zumindest die Ergebnisse von KUTSCHERA (2008) liefern nichts, was hierfür sprechen würde.

Christoph Heilig

Literatur

- ABEL DL & TREVORS JT (2006) Self-organization vs. Self-ordering events in life-origin models. *Physics of Life Reviews* 3, 211-228.
- HALLER T & HEILIG C (2008) Spinnen-Design oder Spinnen-“Design”? Essay zu einem vieldiskutierten Begriff. *Stud. Int. J.* 15, 43-45.
- IMMING P & BERTSCH E (2007) „Zufall und Notwendigkeit erklären den Ursprung des Lebens nicht“. *Stud. Int. J.* 14, 55-65.
- KUTSCHERA U (2008) The Growing Outer Epidermal Wall: Design and Physiological Role of a Composite Structure. *Ann. Bot.* 101, 615-621.
- MEYER SC (2003) DNA and the Origin of Life: Information, Specification, and Explanation. In: CAMPBELL JA & MEYER SC (eds) (2003) *Darwinism, Design, and Public Education*. East Lansing, pp 223-285.
- RAMMERSTORFER M (2006) Nur eine Illusion? Biologie und Design. Marburg.

S T R E I F L I C H T E R

Neue Erkenntnisse über das Magnetfeld von Merkur

Bereits 1974 wies die Raumsonde Mariner 10 nach, dass der Planet Merkur ein schwaches Magnetfeld besitzt. Merkur und die Erde sind die einzigen der inneren Planeten, die ein Magnetfeld aufweisen, wobei das Magnetfeld von Merkur nur etwa 1% der Stärke desjenigen der Erde besitzt. Es war bislang unklar, wodurch sein Magnetfeld erzeugt wird. Unter anderem wurde spekuliert, dass das jetzige Magnetfeld der Überrest eines früheren Magnetfeldes ist und durch magnetische Strukturen in der Kruste aufrecht erhalten wird, während der Kern mittlerweile abgekühlt und fest ist (SALOMON et al. 2008).

Anfang dieses Jahres flog die unbemannte Raumsonde MESSENGER zum ersten Mal an Merkur vorbei. Sie vermaß dabei unter anderem das Magnetfeld (ANDERSON et al. 2008). Überraschend war, dass die Intensität des Magnetfeldes seit der Entdeckung 1974 praktisch gleich geblieben zu sein scheint. Unterschiedliche geometrische Untersuchungen führen zu dem vorläufigen Ergebnis, dass es genauso wie das Magnetfeld der Erde durch einen magnetischen Dipol erzeugt wird. Die Autoren schließen daraus, dass der äußere Kern des Merkur flüssig und somit für das Magnetfeld verantwortlich sei. Die These, dass das Magnetfeld durch magnetische Strukturen in der Kruste aufrecht erhalten wird, scheint damit durch die Ergebnisse von MESSENGER sehr unplausibel geworden zu sein.

Zusätzlich untersuchte MESSENGER die Magnetosphäre (SLAVIN et al. 2008), welche durch die Wechselwirkung des Magnetfeldes mit dem Sonnenwind – bestehend aus geladenen Teilchen – erzeugt wird. Sie hat den Messungen zufolge eine ähnliche Form wie der Schweif eines Kometen. Dies ist auf die kurze Distanz Merkurs zur Sonne zurückzuführen, da der Sonnenwind bei dieser Distanz eine hohe Geschwindigkeit hat. Eine detaillierte Untersuchung der Magnetosphäre unterstützt die Hypothese, dass das Magnetfeld durch einen flüssigen äußeren Kern hervorgerufen wird.

Ähnliches trifft auch auf die Untersuchung der sogenannten Exosphäre zu. Die Exosphäre setzt sich aus geladenen Teilchen in der unmittelbaren Umgebung der Oberfläche des Planeten zusammen. Bewegen sich geladene Teilchen durch ein Magnetfeld, so werden diese abgelenkt. Aus dem Verhalten der geladenen Teilchen in der Exosphäre des Merkur können somit Rückschlüsse auf das Magnetfeld gezogen werden. Eine mit Hilfe von MESSENGER durchgeführte Untersuchung der Exosphäre unterstützt ebenfalls die Hypothese, wonach der Merkur einen flüssigen äußeren Kern besitzt (ZURBUCHEN et al. 2008).

Die Sonde wird noch zwei Mal an Merkur vorbeifliegen und im Jahr 2011 in eine Umlaufbahn um Merkur einschwenken. Dabei sollen unter anderem weitere Messungen des Magnetfeldes, der Magnetosphäre sowie der Exosphäre vorgenommen werden. Sollte dies die bisherigen Ergebnisse bestätigen, so stellt sich die Frage, warum der äußere Kern trotz der geringen Größe des Merkur noch nicht abgekühlt ist, wenn das Sonnensystem tatsächlich so alt ist wie gemeinhin angenommen. [SALOMON SC et al. (2008) Return to Mercury: A Global Perspective on MESSENGER's first Mercury Flyby. *Science* 321, 59; ANDERSON BJ et al. (2008) The Structure of Mercury's Magnetic Field from MESSENGER's first Flyby. *Science* 321, 82; SLAVIN JA et al. (2008) Mercury's Magnetosphere after MESSENGER's First Flyby. *Science* 321, 85; ZURBUCHEN TH et al. (2008) MESSENGER Observations of the Composition of Mercury's Ionized Exosphere and Plasma Environment. *Science* 321, 90.] J. Sohns

Altersbestimmung mit Hilfe von Kratern

Die Raumsonde MESSENGER nahm Anfang des Jahres unterschiedliche Bilder der Merkuroberfläche auf. Ein besonderes Augenmerk lag dabei auf der Zahl und der Größe der vorhandenen Einschlagskrater im sogenannten *Caloris Becken* (STROM et al. 2008). Dabei handelt es sich um ein großes Becken, das vermutlich vulkanischen Ursprungs ist. Aus der Zahl und der Größe der Einschlagskrater innerhalb des Beckens erhofft man sich Rückschlüsse auf das Alter des Beckens. Zunächst wurden die Durchmesser der auf den Aufnahmen erkennbaren Krater bestimmt. Hieraus wurde für jede mögliche Kratergröße die zugehörige Anzahl von Kratern bestimmt. Die Kratergröße sowie die jeweilige Anzahl von Kratern wurden

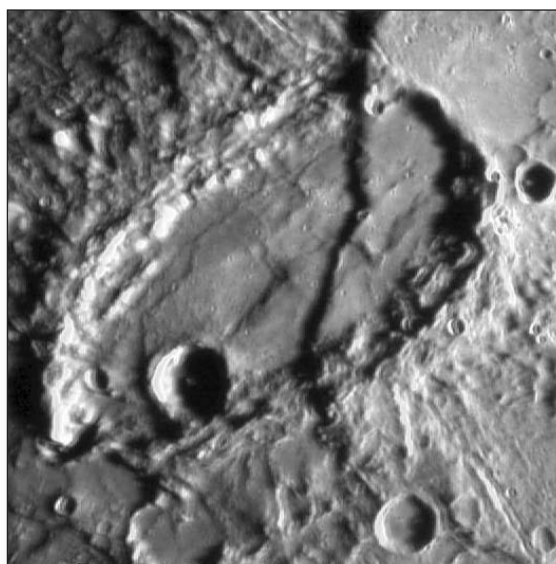


Abb. 1: Der Sveinsdóttir-Krater ist wahrscheinlich durch den Einschlag eines größeren Meteoriten entstanden und besitzt einen Durchmesser von etwa 220 km. Eine etwa 600 km lange Spalte führt mitten durch den Krater. Es wird vermutet, dass diese Spalte durch eine langsame Abkühlung der Merkuroberfläche entstanden ist. (NASA)

anschließend in einem Diagramm gegeneinander aufgetragen. Diese Methode wurde bereits mehrfach für Altersbestimmungen auf unterschiedlichen Planeten und Monden im Sonnensystem (z.B. Mond und Mars) verwendet (STROM et al. 2005).

Für große Werte der Kratergrößen war in den zugehörigen Diagrammen ein einfacher Zusammenhang in Form einer Potenzfunktion gefunden worden. Das bedeutet, dass die Anzahl Krater der Größe x proportional zu x^{-n} ist, wobei die Potenz n für alle Größen gleich ist. Es wurde davon ausgegangen, dass die zugehörigen Krater mehrheitlich während einer frühen Epoche des Sonnensystems durch die Einschläge einer großen Zahl von Asteroiden aus dem Asteroidengürtel zwischen Mars und Jupiter entstanden sind. Für kleinere Kratergrößen ergab sich ebenfalls eine Potenzfunktion, der Exponent hatte hier jedoch einen anderen Wert. Für die kleinen Krater lautet die Hypothese, dass sie mehrheitlich durch sogenannte sekundäre Einschläge entstanden sind. Dabei handelt es sich um Material, das bei Einschlägen weggeschleudert wird und später erneut auf der Oberfläche auftritt. Die Zahl der Krater einer bestimmten Größe setzt sich damit aus primären und sekundären Kratern zusammen, wobei unterhalb einer bestimmten Größe die sekundären Krater gegenüber den primären überwiegen. Die Kratergröße, bei der die Zahlen der primären und der sekundären Krater gleich sind, wird dazu verwendet, die Verteilung der sekundären Krater zu charakterisieren.

Ein Vergleich zwischen den früheren Ergebnissen auf Mond und Mars einerseits und den von MESSENGER gelieferten Aufnahmen andererseits führte nun zu einem überraschenden Ergebnis: Für große Kratergrößen stimmte die Verteilungsfunktion für die verschiedenen Himmelskörper überein. Es wäre zu erwarten, dass dies auch für die sekundären Krater zutrifft. Für die kleineren, vermutlich durch sekundäre Einschläge entstandenen Krater wich die Verteilung im *Caloris Becken* jedoch entgegen der Erwartung von den Verteilungen auf Mond und Mars ab. Der Übergang, ab dem die sekundären Krater gegenüber den primären Kratern überwiegen, lag bei Merkur bei einem Durchmesser von ca. 10 km, während dieser Übergang bei Mars bei etwa 1 km lag. Die Werte der Exponenten waren für die Verteilungen auf Mond, Mars und Merkur zwar gleich, auf dem Merkur war die Dichte der sekundären Krater jedoch größer als auf dem Mond und dem Mars. Die sekundären Krater spielen somit auf dem Merkur eine größere Rolle als auf dem Mars.

Warum diese kleineren Krater auf dem Merkur eine andere Verteilung aufweisen als auf dem Mond und dem Mars ist unklar (STROM et al. 2008). Die Autoren vermuten, dass die Zusammensetzung der Oberfläche von Merkur dazu führt, dass das bei Einschlägen aufgeschleuderte Material eine andere Größe aufweist als auf dem Mond und dem Mars. Sie kommen zu dem Schluss, dass diese

Methode zur Altersbestimmung auf Merkur nur „mit Vorsicht“ angewendet werden sollte. In der genannten Arbeit wurden aus der Verteilung der sekundären Krater jedoch keine konkreten Altersangaben abgeleitet. An dieser Stelle sei noch angemerkt, dass die Autoren nicht der Frage nachgehen, ob die Daten auch durch einen anderen funktionalen Zusammenhang als ein Potenzgesetz angemessen beschrieben werden können. Der vorausgesetzte potentielle Zusammenhang geht aus den in der Arbeit dargestellten Graphiken nicht zwingend hervor.

Bereits in einer früheren Untersuchung der Jupitermonde Io und Europa war die Verteilung der sekundären Krater von dem erwarteten Verlauf abgewichen. Eine mögliche Erklärung hierfür wird in ZAHNLE et al. (2007) und ALVARELLOS et al. (2007) vorgestellt. Es wird vermutet, dass bei Einschlägen auf Io aufgeschleuderte Gesteinsbrocken später auf Europa eingeschlagen sind. In dem vorgeschlagenen Modell wird zudem der Einfluss der anderen Jupitermonde untersucht. Die Autoren vermuten zudem einen Zusammenhang zwischen Einschlägen auf dem Mars und Sekundärkratern auf den Jupitermonden.

In den genannten Arbeiten wird somit Folgendes deutlich: Die Größenverteilung der Krater kann nicht ohne weiteres zur Altersbestimmung herangezogen werden, wenn nur die Krater auf einem Himmelskörper isoliert betrachtet werden. Zudem ist die Größe des bei den ersten Einschlägen aufgeworfenen Materials nicht bekannt. Diesbezüglich müssen Annahmen vorgenommen werden. Betrachtet man die Diskrepanzen zwischen den Kraterverteilungen auf Io, Europa, dem Mars, dem Mond sowie dem Merkur, so stellt sich die Frage, ob die Kraterstatistiken für sekundäre Krater überhaupt ein zuverlässiges Instrument zur Altersbestimmung darstellen können.

[STROM RG et al. (2008) Mercury Cratering Record Viewed from MESSENGER's first Flyby. *Science* 321,79; STROM RG et al. (2005) The Origin of Planetary Impactors in the Inner Solar System. *Science* 309,1847; ZAHNLE KJ et al. (2007) Secondary and sesquinary craters on Europa, *Icarus* 194, 660; Alvarellos JL et al. (2007) Transfer of mass from Io to Europa and beyond due to cometary impacts, *Icarus* 194, 220.] J. Sohns

Kommunikation bei Bienen: wir verstehen alles – auch Dialekt!

Arbeiterinnen der Honigbienen (*Apis*, Apidea) geben Informationen über entdeckte Futterquellen an Schwarmmitglieder weiter. Die meist differenzierte Form der Informationsweitergabe für weit entfernte Futterquellen ist der so genannte Schwänzeltanz. Dabei bewegt sich die tanzende Biene etwa in Form einer Acht und bewegt ihren Körper auf der Strecke zwischen den sich berührenden Kreisen horizontal hin und her („schwänzeln“).

Wie Karl von FRISCH in umfangreichen Studien eingehend dokumentiert hat, wird durch die Ausrichtung der Schwänzelstrecke die Richtung zur Futterquelle in Bezug zur Sonne und durch die Dauer des Schwänzels die Entfernung derselben mitgeteilt. Dies stellt die einzige bisher bekannte Form symbolischer Kommunikation unter Wirbellosen dar.

Weltweit sind neun Arten von Honigbienen beschrieben, die sich nach phylogenetischen Studien (auf DNA-Sequenzdaten basierend) seit 6 bis 8 Millionen Jahren unabhängig voneinander entwickelt haben sollen.

In einer Studie haben SU et al. (2008) zunächst dokumentiert, dass Schwärme der asiatischen Honigbiene (*Apis cerana cerana*, *Acc*) und der europäischen Honigbiene (*Apis mellifera ligustica*, *Aml*) in derselben Umgebung unterschiedlich kommunizieren. Die Autoren gebrauchen dafür die Bezeichnung „unterschiedliche Tanz-Dialekte“ (different dance dialects). Die Dialekte zeigen sich vor allem in signifikant unterschiedlich langen Schwänzel-dauern für eine entsprechende Distanz der Futterquelle vom Bienenstock. Diese steigt mit wachsender Entfernung zwischen Bienenstock und Futterquelle an. Für ihre Untersuchungen haben SU und Mitarbeiter Mischkolonien erzeugt. Dazu brachten sie zu einem Volk aus einer *Acc*-Königin und 5 000 *Acc*-Arbeiterinnen zwei Rahmen mit gedeckelten Waben von ca. 5 000 *Aml*-Puppen. Nach ca. 12 Tagen war ein Bienenmischvolk etabliert, das aus je ca. 5 000 *Acc*- und *Aml*-Arbeiterinnen bestand. Umgekehrt konnte aus *Aml*-Königin und *Aml*-Arbeiterinnen mit *Acc*-Brut kein Mischvolk etabliert werden, da die *Aml*-Arbeiterinnen die geschlüpften *Acc*-Arbeiterinnen innerhalb von 2-3 Tagen töteten und aus dem Stock entfernten. Die Bienenarten behalten auch im Mischschwarm ihre Dialekte bei, d.h. die Dauer des Schwänzels für eine bestimmte Entfernung unterscheidet sich bei Tänzerinnen im homogenen Schwarm nicht signifikant von derjenigen im Mischvolk.

In verschiedenen Experimenten wurde nun untersucht, inwieweit im Mischschwarm Tänzerinnen der beiden Arten ihre Informationen an Sammlerinnen der jeweils anderen Art weitergeben und diese zum Futtersammeln an der angezeigten Quelle veranlassen konnten. Die Beobachtungen zeigten, dass die Angaben zur Entfernung der Futterquelle von Sammlerinnen von den Tänzerinnen der anderen Art korrekt aufgenommen und umgesetzt werden konnten, obwohl in ihrer eigenen Art die Entfernung mit einer anderen Schwänzeldauer dargestellt wird. Auch wenn gleichzeitig mehrere Futterquellen angeboten wurden, flogen die instruierten Sammlerinnen die angezeigte Quelle signifikant häufiger an. Dabei scheint die asiatische *Acc*-Honigbiene den Dialekt der europäischen *Aml*-Honigbiene besser zu verstehen als umgekehrt.

Für die Autoren unterstreichen diese Beobachtungen, dass bei Bienenarten in einem gemischten Schwarm nach lang zurückliegender Trennung nicht nur der Tanz an sich, sondern auch dessen Interpretation in den Bienen hochgradig konserviert sein müssen. Dies eröffnet spannende Fragen zum „sozialen Lernen“ am Studienobjekt Honigbiene. (Klassische Definition für „soziales Lernen“: Lernen aufgrund von Beobachtung oder Interaktion mit einem anderen Individuum, typischerweise derselben Art, oder dessen Produkte.)

Ob die bisherigen Beobachtungen verträglich sind mit der üblichen Ansicht, dass die symbolische Tanzsprache der Bienen aus primitiven Vorformen der Kommunikation entwickelt worden sei, sollte in weiteren Untersuchungen – die angekündigt sind – geprüft werden. Vorerst ist diese Annahme der primitiven Vorformen bestenfalls eine Arbeitshypothese.

[SU S, CAI F, SI A, ZHANG S, TAUTZ J & CHEN S (2008) East Learns from West: Asiatic Honeybees Can Understand Dance Language of European Honeybees. PLoS ONE 3(6): e2365. doi:10.1371/journal.pone.0002365] H. Binder

Bereits geringe Strahlenbelastungen schädigen Wanzen schwer

Nach dem Reaktorunfall von Tschernobyl im Jahr 1986 waren viele Experten zunächst überzeugt, dass die ausgetretene radioaktive Strahlung in Europa viel zu gering sei, um Wanzen oder andere Lebewesen zu beeinträchtigen. Cornelia HESSE-HONEGGER und Peter WALLIMANN beschreiben und illustrieren jedoch ein schockierendes Ausmaß an Deformationen bei Wanzen aus Schwedens Fall-out-Gebieten. HESSE-HONEGGER sammelte daraufhin mehr als zwei Jahrzehnte lang in verschiede-



Abb. 1: Schwer deformierte Skorpionsfliege (*Panorpa communis*) aus dem Schweizer Reuental Nähe Leibstadt aus dem Jahr 1988. Abdruck mit freundlicher Genehmigung vom Verlag Helvetica Chimica Acta (Chemistry & Biodiversity 2008, Vol. 5, Heft 4, p. 499-539).

nen Gebieten über 16.000 Individuen westeuropäischer Wanzen, untersuchte sie genau und identifizierte verschiedene Arten von Fehlbildungen, z. B. fehlende Fühlersegmente, verformte Flügel, asymmetrische Leibsegmente, Geschwüre, schwarze Flecken oder eine veränderte Pigmentierung. In manchen Gebieten nahe Kernkraftwerken und Atomaufbereitungsanlagen betrug der Anteil missgebildeter Individuen bis über 30% der untersuchten Wanzen. Dieser Anteil ist 10-30 mal so hoch wie bei Populationen in weitgehend unbelasteten Lebensräumen.

Es zeigte sich, dass nicht die Entfernung von einer Atomanlage entscheidend ist, sondern Windrichtung und Landschaftsform: Gebiete im „Windkanal“ einer Atomanlage sind wesentlich stärker von Missbildungen betroffen als geschützte Stellen. Die Radionuklide werden in den Wirtspflanzen der Wanzen angesammelt. Eine zwar niedrige, aber lang andauernde Strahlendosis kann weit schädlicher sein als eine kurzzeitige hohe Dosis. Besonders gefährlich sind alpha- und beta-Teilchen, da die entsprechenden Nuklide vom Organismus aufgenommen werden, der dadurch von innen durch die Strahlung belastet wird. Wanzen scheinen darauf besonders empfindlich zu reagieren und könnten als sensitive „Bioindikatoren“ für zukünftige Studien dienen.

HESSE-HONEGGER empfiehlt, die gegenwärtigen Schwellenwerte für radioaktive Immissionen neu zu überdenken. Allerdings sei die biologische Wirkung einer Strahlung sehr schwer zu beziffern (<http://www.chembiodiv.ch/highlight.htm>).

Die von HESSE-HONEGGER dokumentierten und hauptsächlich durch radioaktive Strahlung verursachte Schädigungen der Insekten bestätigen bisherige Erfahrungen über Mutationen. Aber auch in dieser gründlichen und umfangreichen Langzeitstudie finden sich keine Hinweise auf wesentliche, sich positiv auf die Vitalität der Tiere auswirkende Veränderungen. Das Ausmaß der Strahlenschäden

könnte zudem als Hinweis dafür gesehen werden, dass eine nennenswerte Steigerung der natürlichen Mutationsrate nicht ohne Schaden für die Überlebensfähigkeit der Art ist.

[HESSE-HONEGGER C & WALLIMANN P (2008) Malformation of True Bug (Heteroptera): a Phenotype Field Study of the Possible Influence of Artificial Low-Level Radioactivity. *Chemistry & Biodiversity* 5, 499-539. (doi: 10.1002/cbdv.200800001)] R. Junker

Juwelenwespe nimmt Kakerlaken an die Leine

Die Juwelenwespe *Ampulex compressa* sorgt ganz reizend für ihre Nachkommen. Sie jagt Kakerlaken als lebendigen Speisevorrat. Die Wespe sticht dazu die Kakerlake mit ihrem Stachel. Allerdings injiziert die Wespe ihr Gift genau in den Gehirnnervenknoten (zerebrales Ganglion) und bewirkt dadurch eine lang andauernde Bewegungshemmung. Die Kakerlake ist zwar bei Bewusstsein, jedoch fängt sie nicht von sich aus an zu laufen und reagiert auch nicht auf Reize, die sie normalerweise flüchten lässt. Das Gift der Wespe wirkt auf die Kakerlake aber nicht generell betäubend oder einschläfernd, sondern erhöht allein die Reizschwelle, bevor die Kakerlake anfängt zu laufen. Der Bewegungsgenerator, der die Bewegung der Beine steuert und koordiniert, ist an sich nicht betroffen und so kann die Wespe ihre Beute am Fühler nehmen und wie einen Hund an der Leine in ihr Nest dirigieren. Auch alle anderen Bewegungsauslöser, z. B. Aufrichten nach Umkippen oder ein Sprung bei einer plötzlichen Berührung des Hinterleibes usw. sind vom Gift nicht betroffen. Im Nest angekommen, legt die Wespe ein Ei auf die Kakerlake und versiegelt das Nest. Dort wird die Kakerlake von der schlüpfenden Wespenlarve allmählich aufgefressen.

[GAL R & LIBERSAT F (2008) A parasitoid wasp manipulates the drive for walking of its cockroach prey. *Curr. Biol.* 18, 877-882.] N. Winkler

Holibris zwitschern mit Schwanzfedern

Kolibris stehen nicht im Ruf, besonders sangesfreudige Vögel zu sein. Einige Arten können aber durchaus zwitschern und diese Töne gehen offensichtlich auf ihre Stimme zurück. Bei anderen Tönen, die diese Vögel erzeugen können, war man sich diesbezüglich aber nicht so sicher. Wissenschaftler haben nun herausgefunden, dass das besondere Zirpen des Anna-Kolibris auf dessen vibrierende Schwanzfedern zurückgeht. Dieser Kolibri macht während seiner Brautschau Sturzflüge mit einer Geschwindigkeit von bis zu 80 km/h. Während dessen öffnet er kurz seine Schwanzfeder zu einem breiten Fächer und erzeugt dadurch zirpende Töne von bis zu 60 Millisekunden Dauer. Durch die besondere Bauart der Federn und durch den hindurchfegenden Wind fangen diese an zu

Abb. 1: Anna-Kolibri
(*Calypte anna*).
© SeanW-fotolia.com



vibrieren, ganz ähnlich wie das Holzblättchen einer Klarinette. Auf diese Weise kann der Kolibri lautere Töne hervorbringen, als er es je mit seiner Stimme schaffen würde. Diese außerstimmliche Tonerzeugung beim Anna-Kolibri ist die erste überhaupt bei Vögeln bekannte, aber es ist gut möglich, dass auch andere Kolibri-Arten mit ähnlich geformten Schwanzfedern denselben Mechanismus anwenden. Es war nicht ganz einfach herauszufinden, wie diese Kolibris die Töne erzeugen, aber Hochgeschwindigkeitsaufnahmen brachten die Forscher auf die richtige Spur, dort konnte man das Öffnen und Schließen des Schwanzes nachverfolgen. Nachdem man einigen Kolibris die Schwanzfedern ein wenig gestutzt hatte, waren sie nicht mehr imstande, das Zirpen zu erzeugen. Nach fünf Wochen sind die Schwanzfedern erneuert, die Vögel erleiden also keinen bleibenden Schaden. Des Weiteren konnten die Forscher im Windkanal Töne mit den Schwanzfedern der Kolibris erzeugen, wenn die Windgeschwindigkeit besagte 80 km/h erreichte. Die Forscher möchten nun weitere Kolibris aus derselben Gruppe untersuchen und vermuten nun auch, dass es möglicherweise bei Schnepfen eine ähnliche Lauterzeugung geben könnte. Sturzflug und Schwanzmorphologie seien ko-evolviert, um eine Vielfalt an mechanisch erzeugten Lauten hervorzubringen. Sollte es sich tatsächlich erweisen, dass Schnepfen ebenfalls fähig sind, solche Laute zu erzeugen, wäre das auch ein interessanter Fall von konvergenter Evolution – oder auch nicht.

[WILLIAMS N (2008) Tail spins. Curr. Biol. 18, R143-144] N. Winkler

Invasive Arten als Hotspots der Evolution?

Das Eindringen von neuen Arten in bisher nicht besiedelte Lebensräume bietet einzigartige Gelegenheiten, um die Anpassung dieser Arten an neue Lebensbedingungen zu studieren. FACON und Mitarbeiter (2008) berichten über die Invasion einer Süßwasser-Schnecke (*Melanooides tuberculata*) auf der Insel Martinique. In einer einzigartigen Studie wurden über Jahre alle Süßgewässer der Insel beprobt und insgesamt 17.000 Schnecken gesammelt. Die Schnecken wurden genetisch und morphologisch (den Körperbau betreffend) untersucht und klassifiziert. Es zeigte sich, dass es sieben verschiedene Populationen dieser Schnecken in Martinique gibt. Fünf davon sind auf jeweils ein Einwanderungsereignis zurückzuführen, während zwei Rassen auf Martinique durch Kreuzung der bereits eingewanderten Rassen entstanden sind. Diese neuen Kreuzungen zeigen nun jeweils Eigenschaften, die es so bei ihren Elternarten nicht gegeben hat, z. B. weniger, dafür aber größere Nachkommen. Die Autoren dieser Studie berichten nun, dass die Hauptursache für die genetische Variabi-

lität einer solchen Invasion die verschiedenen Einwanderungsereignisse seien. Die stattgefundenen Kreuzungen hingegen sollen zeigen, dass solche Invasionsereignisse „kreativ“ sind, denn sie bringen Genotypen zusammen, die bisher nicht die Möglichkeit hatten, miteinander zu hybridisieren. Die Nachkommen sind sprunghaft („saltatory“) verschieden von den Elternarten. Dadurch seien Invasionen auch immer Hotspots, die evolutionäre und ökologische Neuheiten hervorbringen. Es bleibt aber festzuhalten, dass trotz aller „Neuigkeiten“ sich die Evolution dieser Süßwasserschnecken natürlich im Bereich der Mikroevolution bewegt. Die Autoren halten beispielsweise selber fest, dass andere Rassen dieser Schnecken extremere morphologische Werte aufweisen als die neuen durch Kreuzung entstandenen. Diese neuen Kreuzungsrassen bilden also nur einen kleinen Ausschnitt der weltweiten Variabilität dieser Schnecken ab. Die Vermischung oder Selektion bereits vorhandener Merkmale invasiver Arten als „evolutionären Hotspot“ zu bezeichnen, scheint daher doch etwas hoch gegriffen.

[FACON B, POINTIER J-P, JARNE P, SARDA V & DAVID P (2008) High genetic variance in life-history strategies within invasive populations by way of multiple introductions. Curr. Biol. 18, 363-367.] N. Winkler

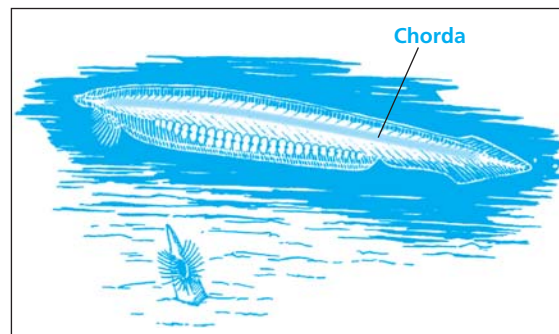


Abb. 1: Das etwa 8 cm lange Lanzettfischchen *Amphioxus*. Die Chorda ist ein elastischer Stützstab oberhalb des Darms, der auch in der Embryonalentwicklung der Wirbeltiere als erstes Stützorgan gebildet wird. Das glashelle Lanzettfischchen lebt im Sand der Meeresküsten (unten).

(Nach PORTMANN 1976)

Lanzettfischchen: ebenfalls komplexes Erbgut

Einem unscheinbaren wurmartigen glashellen Geschöpf, das im Sand der Meeresküsten lebt, wird eine besondere Stellung im System der Lebewesen zugebilligt: Das etwa 8 cm lange Lanzettfischchen (*Branchiostoma lanceolatum*; im Englischen nach dem alten Gattungsnamen *Amphioxus* genannt; Abb. 1) wird an die Basis der Chordatiere gestellt, zu denen auch der Mensch gehört, seit man entdeckt hatte, dass es eine Chorda dorsalis als elastischen Stützstab oberhalb des Darms besitzt (s. Abb. 1). Eine Chorda wird auch in der Embryonalentwicklung der Wirbeltiere als erstes Stützorgan gebildet und im Laufe der Ontogenese durch die Wirbelsäule weitgehend ersetzt. Eine direkte Ableitung der Wirbeltiere vom Lanzettfischchen ist jedoch nicht möglich, da diese Form dafür zu spezialisiert ist. Das Lanzettfischchen gehört zu den Schädellosen (Acrania oder Cephalochordata), die zusammen mit den Wirbeltieren (Vertebrata) und

den Manteltieren (Tunicata oder Urochordata) zu den Chordatiern gehören.

Nun hat eine internationale Arbeitsgruppe unter der Leitung von Nicholas PUTNAM vom Joint Genome Institute des US-amerikanischen Energieministeriums in Walnut Creek und Linda HOLLAND von der University of California in San Diego das Genom (Erbgut) des Lanzettfischchens entschlüsselt. Einige Ergebnisse sollen kurz vorgestellt und diskutiert werden.

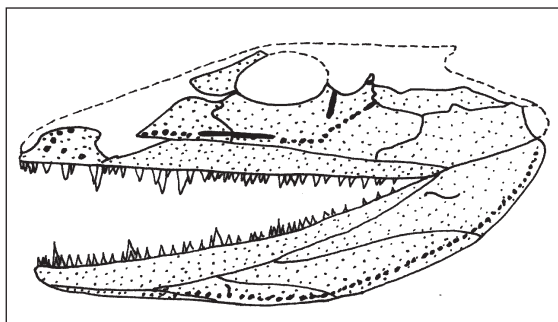
Komplexität des Erbguts. Einmal mehr erweist sich das Erbgut eines vergleichsweise einfach gebauten Organismus als ziemlich komplex. Das 520 Millionen Basenpaare lange Genom enthält mit 21 900 proteincodierenden Abschnitten nicht viel weniger Gene als der Mensch. Auch in den nicht-codierenden Bereichen gibt es zahlreiche Übereinstimmungen. Angesichts der langen evolutionären Trennungszeit von Mensch und Lanzettfischchen findet GEE (2008) in einem Kommentar diese Übereinstimmung „bemerkenswert“. Die großen genetischen Übereinstimmungen machen deutlich, dass die individuelle Entwicklung und die hypothetische Evolution nicht alleine über die Gene verstanden und abgeleitet werden können. Vielmehr sollen bei den Wirbeltieren alte Gene neu kombiniert und ihre Funktion und Steuerung verändert worden sein. Wie das funktionieren kann, ist einer der Gegenstände der neueren Forschungsrichtung „EvoDevo“, die die Entstehung von Neuem in der Evolution vor allem in Prozessen der Ontogenese (Individualentwicklung) sucht (vgl. den Artikel über „Evo-Devo“ in dieser Ausgabe).

Die Daten des Gensatzes von *Amphioxus* legen im Vergleich mit denen der Wirbeltiere nahe, dass sich das Ur-Genom der Wirbeltiere sehr früh, nämlich vor der Trennung der Knorpel- und Knochenfische, zweimal komplett verdoppelt hat. GEE (2008) spricht von einem „genomischen Sturm“. Die dafür erforderlichen Mechanismen liegen im Dunkeln. Wie die Verdopplungen des Erbguts mit dem Neuerwerb von Organen bei den Wirbeltieren verbunden sein könnte, ist ebenso unbekannt. Damit der verdoppelte Gensatz auch für die Ausbildung neu genutzt werden kann, müsste eine umfangreiche Reprogrammierung erfolgen. Mechanismen dafür sind ebenfalls nicht bekannt.

Konflikt Morphologie-Moleküle. Ebenfalls nicht neu ist die Feststellung, dass die verfügbaren Daten zu den Ähnlichkeiten auf genetischer Ebene nicht mit den Merkmalsübereinstimmungen auf anatomischer Ebene übereinstimmen. Die lange Zeit favorisierte Ableitung der Chordatiere von Larven sessiler (festsitzender) Manteltiere ist genetisch nicht nachvollziehbar und wird daher aufgegeben (HOLLAND et al. 2008, 9). Denn die Genomanalyse ergab, dass sich – evolutionstheoretisch betrachtet – die Manteltiere später von den Wirbeltieren getrennt haben müssen als *Branchiostoma*. Als wahrscheinlicher wird jetzt angesehen, dass der hypothetische gemeinsame Vorläufer ein frei lebendes, zweiseitig-symmetrisches wurmartiges Tier war (HOLLAND et al. 2008, 9).

[GEE H (2008) The amphioxus unleashed. *Nature* 453, 999-1000; PUTNAM MH, BUTTS T et al. (2008) The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature* 453, 1064-1071; HOLLAND LZ, ALBALAT R et al. (2008) The amphioxus genome illuminates vertebrate origins and cephalochordate biology. *Genome Research*, doi 10.1101/gr.073676.107] R. Junker

Abb. 1: Rekonstruierter Schädel von *Ventastega curonica*. (Nach AHLBERG et al. 1994)



Ventastega curonica – ein früher Vierbeiner

In den letzten Jahrzehnten wurde eine ganze Reihe von Fossilien des Oberdevons entdeckt, die in den Übergangsbereich Fische–Vierbeiner (Tetrapoden) gestellt werden. Die neuen Funde führten zu einem Paradigmenwechsel bezüglich der Evolution der Vierbeiner-Extremität: Der Übergang von Flossen zu Beinen soll demnach *im Wasser* entstanden sein und nicht erst im Zuge der Eroberung des Landes. Wir hatten in *Studium Integrale Journal* in einer Artikelserie die Gründe für dieses Umdenken dargestellt (JUNKER 2004). Die mittlerweile bekannte Formenvielfalt lässt sich in mancher Hinsicht evolutionär im Sinne stammesgeschichtlicher Abfolgen deuten, da unterschiedliche Merkmalsmosaiken von Fisch- und Vierbeinermerkmalen vorkommen, die teilweise als evolutionäre Abfolgen interpretierbar sind. Andererseits werden die wasserlebenden oberdevonischen Vierbeiner als evolutive Sackgasse angesehen, und die Formenvielfalt zeigt auch widersprüchliche Merkmalskombinationen

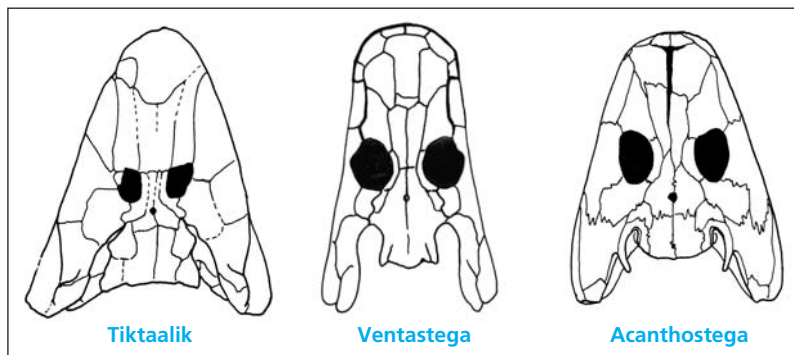


Abb. 2: Schädel von Tiktaalik, Ventastega und Acanthostega von oben. (Nach AHLBERG et al. 2008)

(Konvergenzen, s. u.). Alternativ zu einer evolutionären Deutung der Oberdevon-Tetrapoden kommt auch eine ökologische Deutung in Frage. Die oberdevonischen Formen waren offenbar an ein Leben als im Uferbereich lauernde Räuber angepasst. Ihre besonderen Merkmalskombinationen sind vermutlich von daher zu verstehen.

Eine dieser Arten ist *Ventastega curonica* aus dem oberen Oberdevon Lettlands (Abb. 1). Sie ist schon seit 1994 bekannt und beschrieben (AHLBERG et al. 1994, CLACK 2002, 130). AHLBERG und sein Team von der Universität Uppsala veröffentlichten nun weiteres Fundmaterial. Gefunden wurden Schädelteile, Teile des Schultergürtels und ein Teil des Pelvis (Schambein). In vielen Merkmalen (Schädelform, Schultergürtel) ähnelt *Ventastega* der achtzehigen, wasserlebenden Gattung *Acanthostega* (vgl. Abb. 2 und 3), andere Merkmale (z. B. die Bezahnung, Teile des Schädels) tendieren mehr zu fischartigen Formen wie *Panderichthys*. Daher kann *Ventastega* morphologisch zwischen fischartige Gattungen wie *Tiktaalik* (vgl. Abb. 2) und wasserlebenden Vierbeinern gestellt werden, wobei insgesamt eine deutlich größere Nähe zu *Acanthostega* gegeben ist.

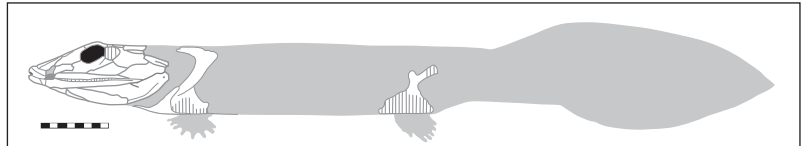
Trotz vieler fehlender Skeletteile rekonstruieren AHLBERG et al. (2008) bei *Ventastega* eine Körperform, die *Acanthostega* stark ähnelt (Abb. 4; ca. 1 m lang). Diese Position ergibt auch eine phylogenetische Analyse (AHLBERG et al. 2008); allerdings treten zahlreiche Konvergenzen (unabhängig entstandene Merkmalsübereinstimmungen) auf, sodass die evolutive Analyse wenig konsistent ist (niedriger Konsistenzindex). Dass es sich bei *Ventastega* um einen Vierbeiner handelt, wird indirekt anhand der Merkmale von Schulter- und Beckengürtel erschlossen; es sind allerdings keine Teile der Extremitäten entdeckt worden.

AHLBERG et al. (2008) bestätigen ihre frühere Einschätzung (AHLBERG et al. 1994, 306), dass *Ventastega* einer der primitivsten Tetrapoden sei. Dies steht allerdings im Gegensatz zur stratigraphischen Stellung, da *Ventastega* ausgerechnet zu den jüngsten oberdevonischen Tetrapoden gehört. Diese Vierfüßer bilden insgesamt eine ausgeprägt paraphyletische Gruppe (AHLBERG 1995, 423f.), d. h. die Formenvielfalt lässt sich nicht in ein widerspruchsfreies Stammbaumschema bringen; viele Gattungen gelten daher als totes Ende eines Stammbaumes. AHLBERG et al. (2008, 1203) schätzen auch die Gemeinsamkeiten von *Ventastega* und *Acanthostega* als paraphyletisch ein.

Der Übergangsstatus von *Ventastega* gilt also nicht für alle Einzelmerkmale. So zeigt der Vergleich des Schädeldachs mit den „benachbarten“ Gattungen *Tiktaalik* und *Acanthostega* (Abb. 2) eine deutliche Nähe zwischen *Ventastega* und *Acanthostega*. Insgesamt ist der Schädel aber nicht intermediär. AHLBERG et al. (2008) weisen am Schluss ihres Artikels darauf hin, dass es keine einfache



Abb. 3: Rekonstruktion von *Acanthostega* als schwimmender Vierbeiner
(© Richard HAMMOND)



Linie von *Tiktaalik* über *Ventastega* zu *Acanthostega* gibt. Die Autoren schreiben: „Mindestens zeigt sich die Anwesenheit einer beträchtlichen Diversität von Formen unter den frühesten Tetrapoden.“

[AHLBERG PE (1995) *Elginerpeton pancheni* and the Earliest Tetrapod Clade. *Nature* 373, 420-425; AHLBERG PE, LUKSEVICS E & LEBEDEV OA (1994) The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Famennian) of Latvia. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 343, 303-328; AHLBERG PE, CLACK JA, LUKSEVICS E, BLOM H & ZUPINS I (2008) *Ventastega curonica* and the origin of tetrapod morphology. *Nature* 453, 1199-204; CLACK JA (2002) *Gaining Ground. The origin and evolution of Tetrapods*. Bloomington and Indianapolis: Indiana University Press; JUNKER R (2004) Vom Fisch zum Vierbeiner – eine neue Sicht zu einem berühmten Übergang. Teil 1: Überblick und tetrapodenartige Fische des Oberdevons. *Stud. Int. J.* 11, 3-10.] R. Junker

Abb. 4: Rekonstruktion von *Ventastega* mit den fossil nachgewiesenen Skeletteilen. Maßstab: 10 cm
(Nach AHLBERG et al. 2008)

Präkambrische Explosion

Eine der ausgeprägtesten Diskontinuitäten in der Fossilüberlieferung findet sich am Übergang vom Präkambrium zum Kambrium. In kambrischen Sedimenten tritt eine hochdifferenzierte Tierwelt so plötzlich und vielfältig auf, dass von der „kambrischen Explosion“ (VALENTINE 2004) oder vom „Urknall der Paläontologie“ gesprochen wird. Lebewesen aus allen bekannten Tierstämmen, die Hartteile besitzen, sind im Kambrium (meist bereits im Unterkambrium) vertreten. Dazu gehören z. B. Schwämme, Hohltiere, Ringelwürmer, Armfüßer, Gliederfüßer, Weichtiere, Stachelhäuter und auch Chordatiere (darunter sehr wahrscheinlich auch kieferlose Fische als erste Wirbeltiere). Diese Tierstämme sind zudem von Beginn ihres fossilen Nachweises in der Regel in verschiedene, deutlich abgrenzbare Untergruppen aufgespalten und geographisch meist weit verbreitet.

In den unter dem Kambrium abgelagerten Schichten des Präkambriums wurden dagegen vergleichsweise wenige Vielzeller gefunden. Diese werden meist als Ediacara-Fauna bezeichnet (benannt nach dem ersten Fundort, den Ediacara-Bergen in Australien; vgl. Abb. 1). Dabei handelt es sich um eigenartige, harkörperlose Organismen. Der Paläontologe SEILACHER sieht in ihnen speziali-

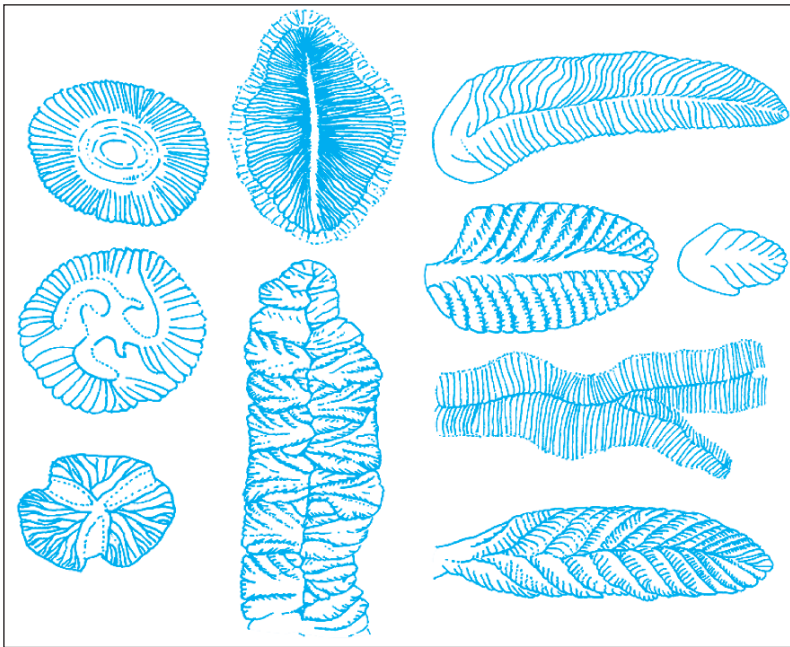


Abb. 1: Die Ediacara-Organismen sind rätselhaft konstruiert: SEILACHER sieht in ihnen spezialisierte, einzellige Mikrobenhüllen, „lebende Luftmatratzen“ (mit Protoplasma gefüllte Pneus), ohne innere Organe. Sie sind als Mikrobenfilme auf sandigem Sediment festgeklebt und führten ein uns fremdartig erscheinendes Leben unter weitgehend unbekannten Umweltbedingungen. (Aus JUNKER & SCHERER 2006; nach GOULD)

sierte, einzellige Mikrobenhüllen, „lebende Luftmatratzen“ (mit Protoplasma gefüllte Pneus), ohne innere Organe; die Körperhüllen sind in sehr verschiedener Weise mit Lamellen abgesteppt. Sie waren teilweise offenbar als Mikrobenfilme auf sandigem Sediment festgeklebt. Es handelt sich um eine isolierte Gruppe, die anderen bekannten Fossilgruppen nicht zugeordnet werden kann; sie verschwindet im Laufe des Kambriums.

Ediacara-Fossilien wurden mittlerweile an über 30 Lokalitäten auf mehreren Kontinenten gefunden und bislang sind mehr als 270 Arten beschrieben worden. Sie werden im System der Historischen Geologie in die Zeitspanne zwischen 575-542 Millionen Jahre datiert und repräsentieren die ältesten bekannten komplexen makroskopischen Lebensformen (SHEN et al. 2008, 81). Die Formenvielfalt der ältesten unter ihnen – die auf 575-565 Millionen Jahre datierte Avalon-Gruppe von Neufundland – wurde kürzlich genauer analysiert. Es zeigte sich, dass die bislang bekannte Formenvielfalt schon zu Beginn der Fossilüberlieferung der Ediacara-Fossilien voll ausgeprägt war. SHEN et al. (2008) verwenden daher folgerichtig den Begriff „Avalon Explosion“.

Trotz des plötzlichen Auftretens der Formenvielfalt betrachten die Autoren eine längere, undokumentierte evolutive Vorgeschichte als unwahrscheinlich. Das schlagartige, „explosive“ Auftreten ist damit wiederholt dokumentiert und die Frage nach den Mechanismen entsprechend drängend. Die Autoren sehen deutliche Parallelen zur kambrischen Explosion und vermuten in beiden Fällen ähnliche Mechanismen, über die allerdings nur spekuliert werden kann. Als Triebkräfte der plötzlichen Evolution werden z. B. ökologische oder entwicklungs-genetische Gründe (Entwicklung von Regulationssystemen) diskutiert; dabei handelt es sich aber bestenfalls um notwendige Voraus-

setzungen für größere Veränderungen. Tatsächlich sind solche Explosionen gemessen am bekannten Wissen über evolutionäre Variationsmechanismen überraschend und Mechanismen dafür sind unbekannt. Unter www.sciencedaily.com/releases/2008/01/080103144451.htm wird M. KOWALEWSKI, einer der Autoren, zitiert (eigene Übersetzung): „Beschleunigte Raten dürften die frühe Evolution vieler Organismengruppen charakterisieren.“ Beschleunigte Evolution ist aber nur im mikroevolutiven Rahmen teilweise verstanden; die Entstehung neuer Baupläne und gar deren beschleunigten Auftreten sind dagegen Spekulation.

Die Ediacara-Fossilien werden meist als blinde Enden des hypothetischen evolutionären Stammbaums betrachtet; SHEN et al. sprechen von einem „gescheiterten Experiment“.

Wie zahlreiche andere Befunde ist auch die Avalon-Explosion im evolutionstheoretischen Rahmen unerwartet, was jedoch weder hier noch sonst zu einem Zweifel am Evolutionsparadigma führt. Der Philosoph H.-D. MUTSCHLER referiert W. STEGMÜLLER, der sogar als analytischer Wissenschaftstheoretiker und Physikalist die Auffassung vertritt, „die biologische Evolutionstheorie sei insofern keine wirklich wissenschaftliche Theorie, da sie oft nur Rekonstruktionen biete, die sich nicht in Vorhersagen verwandeln ließen“ (MUTSCHLER 2002, 159; vgl. 26). Als möglichen Grund für diese Unbeirrbarkeit der evolutionsorientierten Biologie vermutet MUTSCHLER (2003): „Vielleicht ist diese Wissenschaft viel stärker von weltanschaulichen a priori-Entscheidungen durchdrungen, als den entsprechenden Wissenschaftlern bewusst ist.“

[SHEN B, DONG L, XIAO S & KOWALEWSKI M (2008) The Avalon Explosion: Evolution of Ediacara Morphospace. *Science* 319, 81-84; MUTSCHLER H-D (2002) *Naturphilosophie*. Kohlhammer-TB 396. Stuttgart; MUTSCHER H-D (2003) Gibt es Finalität in der Natur? In: KUMMER C (Hg) *Die andere Seite der Biologie*. München; SEILACHER A (1992) *Vendobionta als Alternative zu Vielzellern*. Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. 89, Erg. Bd. 1, 9-20; VALENTINE (2004) *On the origin of phyla*. Chicago – London.] R. Junker

„Vor kurzem“ noch warm in der Antarktis?

Befunde aus der Erforschung der Antarktis haben in der jüngsten Zeit immer wieder überraschende Ergebnisse geliefert. Jetzt berichten Mark WILLIAMS und Kollegen von Fossilien aus einer Konservat-Lagerstätte, die aus einem See auf dem 77. südlichen Breitengrad stammen. Sie beschreiben einen Muschelkrebs (aus der Klasse der Ostracoda) aus dem Mittleren Miozän, der in Goethit, einem Eisenmineral (FeOOH) erhalten ist, nachdem er ursprünglich pyritisiert war (Pyrit: Eisensulfid, FeS₂). Im Miozän (vor ca. 14 Millionen radiometrischen Jahren) war die geographische Lage der Antarktis nach gängigen Vorstellungen bereits ähnlich der heutigen. Wenn damals aber ein Ostracode am Boden des antarktischen Sees den

Schlamm kriechend durchwühlen konnte, dann müssen die dort die Temperaturen deutlich wärmer gewesen sein als heute, da die heute bekannten Muschelkrebse unter wärmeren Bedingungen leben.

Nach gängigen Vorstellungen und Theorien hat sich der Eisschild der Antarktis jedoch bereits vor 34 Millionen Jahren zu bilden begonnen. Der neue Fund stellt vor Herausforderungen bezüglich der Prozesse und Geschwindigkeiten der Abkühlung der ökologischen Veränderungen in der Antarktis. [WILLIAMS M, SIVETER DJ, ASHWORTH AC, WILBY PR, HORN DJ, LEWIS AR & MARCHANT DR (2008) Exceptionally preserved lacustrine ostracods from the Middle Miocene of Antarctica: implications for high-latitude paleoenvironment at 77° south. Proc. Roy. Soc. B, Online: DOI10.1098/rspb.2008.0396] H. Binder

Sprunghafte Sprachevolution

Nicht nur biologische, sondern auch kulturelle menschliche Merkmale wie die Sprache sollen durch Evolution entstanden sein (HAUSER et al. 2002). In einer kürzlich veröffentlichten Studie wollen ATKINSON et al. (2008) entscheiden, ob die Evolution der Sprache(n) vornehmlich graduell oder punktuell erfolgt, d.h. ob sich Sprachen im wesentlichen unabhängig von äußeren Ereignissen mit der Zeit allmählich verändern oder ob Sprachen bei entsprechenden Ereignissen („Knoten“) sich rasch verändern, um anschließend über längere Zeiträume nur wenig zu evolvierten (vgl. Abb. 1). Ein solches äußeres, „punktuell“ Ereignis könnte z. B. die Kolonisierung eines bisher unbewohnten Gebietes sein, wobei die Gründerpopulation den Kontakt mit ihrer Ursprungspopulation verliert, etwa bei der Neubesiedelung einer Insel. Ein anderes Beispiel wäre die Einwanderung eines anderssprachigen Volkes in ein bereits besiedeltes Gebiet mit anschließender Vermischung beider Populationen.

ATKINSON et al. verwenden zur Entscheidung dieser Frage dieselbe Methodik (WEBSTER et al. 2003), die auch in der Molekularbiologie zum Korrelieren der Raten der genetischen Evolution und der Entstehung neuer Arten verwendet wird. Sie untersuchten das Vokabular von 490 Sprachen aus drei großen Sprachfamilien; ein Drittel der Menschheit spricht eine dieser Sprachen: 95 afrikanische Bantusprachen, 65 indogermanische Sprachen und 330 pazifische austronesische Sprachen. Für jede Sprachfamilie griffen sie auf ein „Basisvokabular“ zurück, das nur sehr selten aus einer anderen Sprache übernommen wird. Dieses Basisvokabular umfasste 100 Begriffe in den Bantusprachen, 200 in den indogermanischen Sprachen und 210 in den austronesischen. (Detaillierte Beschreibung der Sprachen und verwendeten Begriffe im Online-Support der Publikation von ATKINSON et al.)

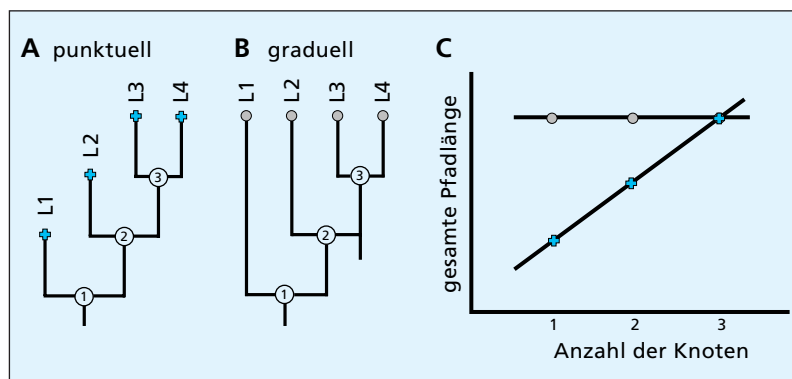


Abb. 1: *Punktuell und graduelle Evolution in Sprachstammbäumen. Punktuell Evolution (A) postuliert, dass lexikalische Veränderungen sprunghaft bei Auftrennung einer Muttersprache in 2 Tochtersprachen geschehen, so dass die gesamte „Pfadlänge“ und damit das Ausmaß der lexikalischen Veränderungen um so länger ist, je mehr solcher Sprachtrennungseignisse („Knoten“) in der Geschichte einer Sprache auftraten (ansteigende Linie in C). Graduelle Evolution (B) postuliert, dass es keine Beziehung zwischen der Anzahl der Sprachauftrennungen in der Geschichte einer Sprache und dem Ausmaß der lexikalischen Veränderung gibt (gerade Linie in C). Nach ATKINSON et al. (2008), online support.*

Es ergab sich in allen untersuchten Sprachfamilien, dass die lexikalische Veränderung mit der Anzahl der Trennungseignisse signifikant zunahm (Abb. 2).

Statistische Verfahren ergaben weiter, dass etwa 31% des Vokabulars der Bantusprachen während der Trennungen neu entstand, 21% bei den indogermanischen und 9,5% bei den austronesischen Sprachen. In deren Untergruppe der polynesischen Sprachen – die typischerweise von nur kleinen, voneinander isolierten auf Inseln im Pazifik lebenden Menschengruppen gesprochen werden – war sogar 33% des Vokabulars bei Trennungseignissen entstanden

ATKINSON et al. folgern, dass in der Sprachevolution lange Perioden relativer Konstanz unterbrochen werden durch rasche Veränderung. Sie vermuten, dass dasselbe für die Morphologie und die Syntax gilt. Nach LIEBI (2003) zeigen jedoch alle bekannten Sprachen während der gesamten verfügbaren Beobachtungszeit einen ständigen Abbau von morphologischen Strukturen („Formenlehre“), die durch Veränderungen der Syntax zum Teil kompensiert werden. Dieser Befund, der einer von

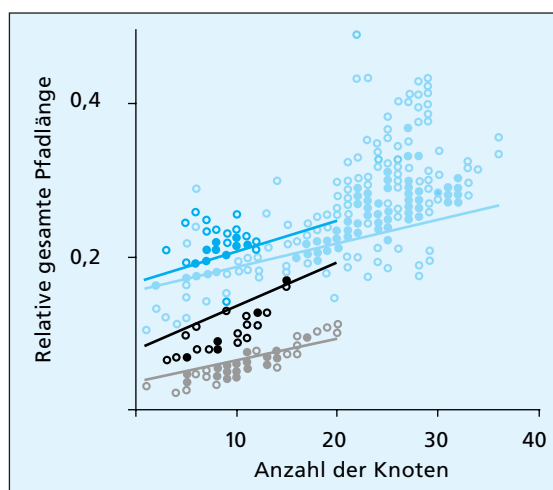


Abb. 2: *Pfadlänge aufgetragen gegen die Anzahl der Trennungseignisse oder „Knoten“: Bantusprachen hellgrau, indogermanische Sprachen dunkelblau, austronesische Sprachen hellblau und deren Untergruppe polynesischen Sprachen schwarz. Die eingezeichneten gemittelten und statistisch korrigierten Gradienten zeigen durch ihre positive Steigung, dass punktuell und nicht graduelle Evolution bei Sprachen entscheidend ist. Nach ATKINSON et al. (2008)*

mehreren von LIEBI dargelegten Belegen gegen eine Evolution der menschlichen Sprache aus Tierlauten über primitive Vorsprachen bis zu den bekannten Hochsprachen ist, wird von ATKINSON et al. nicht berücksichtigt, seine ganze Arbeit suggeriert indirekt, dass die Evolution der Sprache grundsätzlich fachlich unbestritten sei.

Es ist bemerkenswert, dass eine der beiden führenden wissenschaftlichen Fachzeitschriften ihre schon vor 122 Jahren publizierten Richtlinien bezüglich korrekter Methodik zur Sprachevolution nicht beherzigt: „Die gegenwärtige fortgeschrittene Kenntnis unserer Kenntnis der Sprache reflektiert (...) die Vorteile der modernen Forschungsmethodik. Ein herausragendes Kennzeichen dieser

Methode ist, einen weiten Übersichtsstandpunkt einzunehmen, von dem aus fast alle relevanten Fakten Interesse und Bedeutung gewinnen: Die moderne Forschungsmethodik sagt nicht eng und pedantisch, dies und das ist mein Arbeitsgebiet und was außerhalb steht, betrifft mich nicht“ (JASTROW 1886).

[ATKINSON QD, MEADE A, VENDITTI C, GREENHILL SJ & PAGEL M (2008) Languages evolve in punctational bursts, *Science* 319, 588; HAUSER MD, CHOMSKY N & FITCH WT (2002) The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve? *Science* 298, 1569-1579; JASTROW J (1886) The evolution of language, *Science* 7, 555-557; LIEBI R (2003) Herkunft und Entwicklung der Sprachen. *Linguistik contra Evolution*. Holzgerlingen; WEBSTER AJ, PAYNE RJH & PAGEL M (2003), Molecular phylogenies link rates of evolution and speciation, *Science* 301, 478.] *W. B. Lindemann*