

Kapitel 2

Elemente der Evolutionsbiologie

2.1 Die Geschichte des Lebens

Die Erforschung der Erde und ihrer Lebewesen hat eines der erstaunlichsten Geschehnisse zu Tage gebracht und immer detaillierter dokumentiert - die Geschichte des Lebens in seiner ganzen Vielfalt über lange Zeiträume und auf der Oberfläche einer sich geologisch verändernden Erde. Im Folgenden sind drei Perioden herausgegriffen um ein Bild vom zeitlichen und räumlichen Masstab der Evolution und von ihrer ungeheuren Dynamik zu vermitteln. Die dokumentierte Geschichte des Lebens zeigt uns kein Bild eines gemächlich vorwärtsschreitenden Evolutionsgeschehens. Vielmehr ist es ein Bild vom immer wiederkehrenden Aufstieg, Entfaltung und nachfolgendem Verschwinden ganzer Gruppen von Organismen. In jedem Zeitpunkt muss die Selektion durch Umwelt, Räuber, Konkurrenten usw. evolutive Veränderung bewirkt und den Evolutionsprozess in verschiedene, wechselnde Richtungen vorangetrieben haben.

a) Geologische Zeitskala und älteste Lebewesen

Eon	Era	Period	Epoch	Age Ma	Life Forms		
Phanerozoic	Cenozoic	Quaternary	Holocene	1.8	Earliest <i>Homo</i> First daisy-family plants First apes First extensive grasslands First whales First horses Extinction of dinosaurs First placental mammals First flowering plants First birds First mammals First dinosaurs		
			Pleistocene				
		Tertiary	Neogene	Pliocene		5.2	
				Miocene		23.8	
			Paleogene	Oligocene		33.5	
				Eocene		55.6	
		Mesozoic	Cretaceous	Late		65	
						Early	98.9
				Jurassic		Late	144
						Middle	160
	Early				180		
	Late				206		
	Triassic		Middle	228			
			Scythian	251			
	Paleozoic		Permian	Carboniferous	Pennsylvanian	290	
					Mississippian	353.7	
			Devonian	Silurian	Ordovician	408.5	
						439	
			Cambrian	Cambrian	Cambrian	495	
						543	
			Proterozoic	Proterozoic	Proterozoic	2500	
						3600	
		Archaean	Archaean	Archaean	3600		
					4600		
	Hadean	Hadean	Hadean	4600			
				4600			

Fig 2.1 Geologische Zeitskala und einige evolutive Wegmarken.

Nach heutiger Auffassung sind die ältesten Lebewesen vor ca. 3.5 Mia J entstanden. Sie ähneln heute lebenden primitiven Bakterienformen. Der Ursprung des Lebens auf der Erde ist immer noch Gegenstand heftiger Diskussionen. Es existieren jedoch mehrere plausible Vorstellungen wie organisches Leben aus anorganischen bzw. organischen aber unbelebten Komponenten entstanden sein könnte.

Das Entstehen von Leben auf der Erde durch Ankunft aus extraterrestrischen Quellen ist zwar prinzipiell denkbar, doch lässt sich der Ursprung des Lebens viel sparsamer durch Entstehung unter den Bedingungen der frühen Erde erklären.

b) Geologische Vorgänge als Randbedingung für die Evolutionsgeschichte

Einer der wichtigsten Vorgänge für die biologische Evolution ist die Verschiebung und Formung von Kontinenten durch die Plattentektonik (Fig 2.2). Die Plattentektonik erklärt auch die Verberitung geologisch aktiver Zonen auf der Erde, z.B. Vulkanismus oder Gebirgsbildung (Fig. 2.3). Solche geologischen Ereignisse beeinflussen die Evolution, indem z.B. geographische Barrieren entstehen, die zu Artbildung führen können.

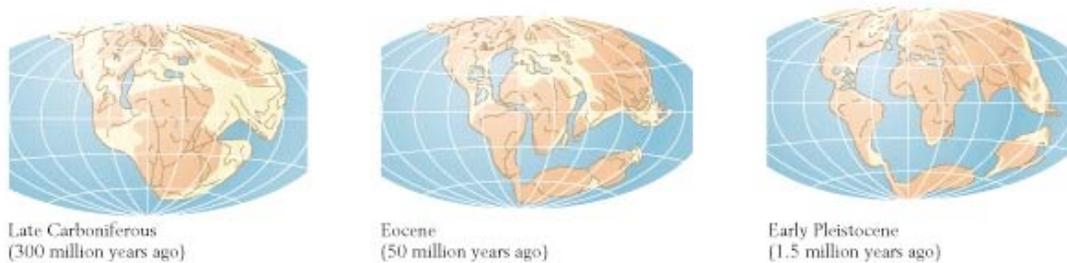


Fig 2.2 ALFRED WEGENER'S (1880-1930) Rekonstruktion der Gestalt der Kontinente im Verlauf der Erdgeschichte. Diese Verschiebungen sind noch heute in der Verbreitung der Organismen sichtbar (z.B. das Vorkommen der Beuteltiere, Marsupialia, in Australien und Südamerika durch das Auseinanderdriften vormals zusammenhängender Landmassen).

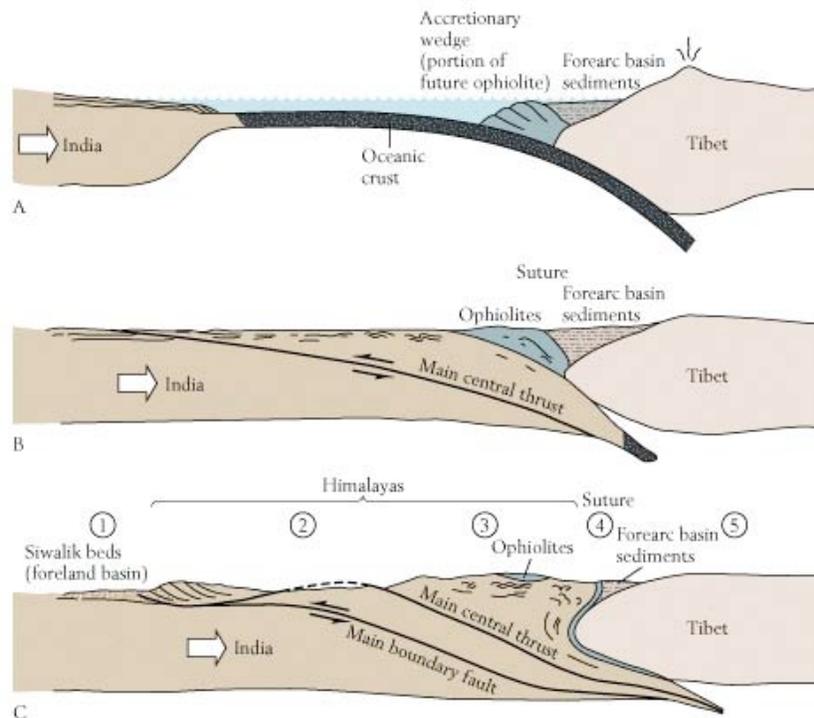


Fig 2.3 Die Entstehung des Himalayas durch Unterschiebung der Indischen Platte unter die Eurasische Platte (Tibet). Indien driftete vor ca. 20 Mio J aus dem früheren Gondwanaland nordwärts und rammte dabei Eurasien. Die Auffaltung eines hohen Gebirges (Himalaya) führte nicht nur zu geographischen Barrieren für die Lebewesen sondern auch zu einer anderen Umwelt in Tibet, wo heute ein extrem trockenes Klima herrscht. Der weitere Verlauf der biologischen Evolution in diesem Teil der Welt wurde damit wesentlich verändert.

c) Die “kambrische Explosion”

Ein wichtige frühe Zeit in der Geschichte des Lebens ist das Kambrium (vor 505 - 570 Mio J). In dieser Zeit sind eine Fülle von neuen Formen zu finden, speziell auffällig sind viele komplexe und grosse Formen. Einige dieser Lebewesen sind nicht leicht in die heute bekannte Vielfalt einzuordnen (Fig. 2.4). Sie repräsentieren vermutlich andere, heute nicht mehr vorhandene Baupläne, die sich in der Folge nicht bewährt haben.

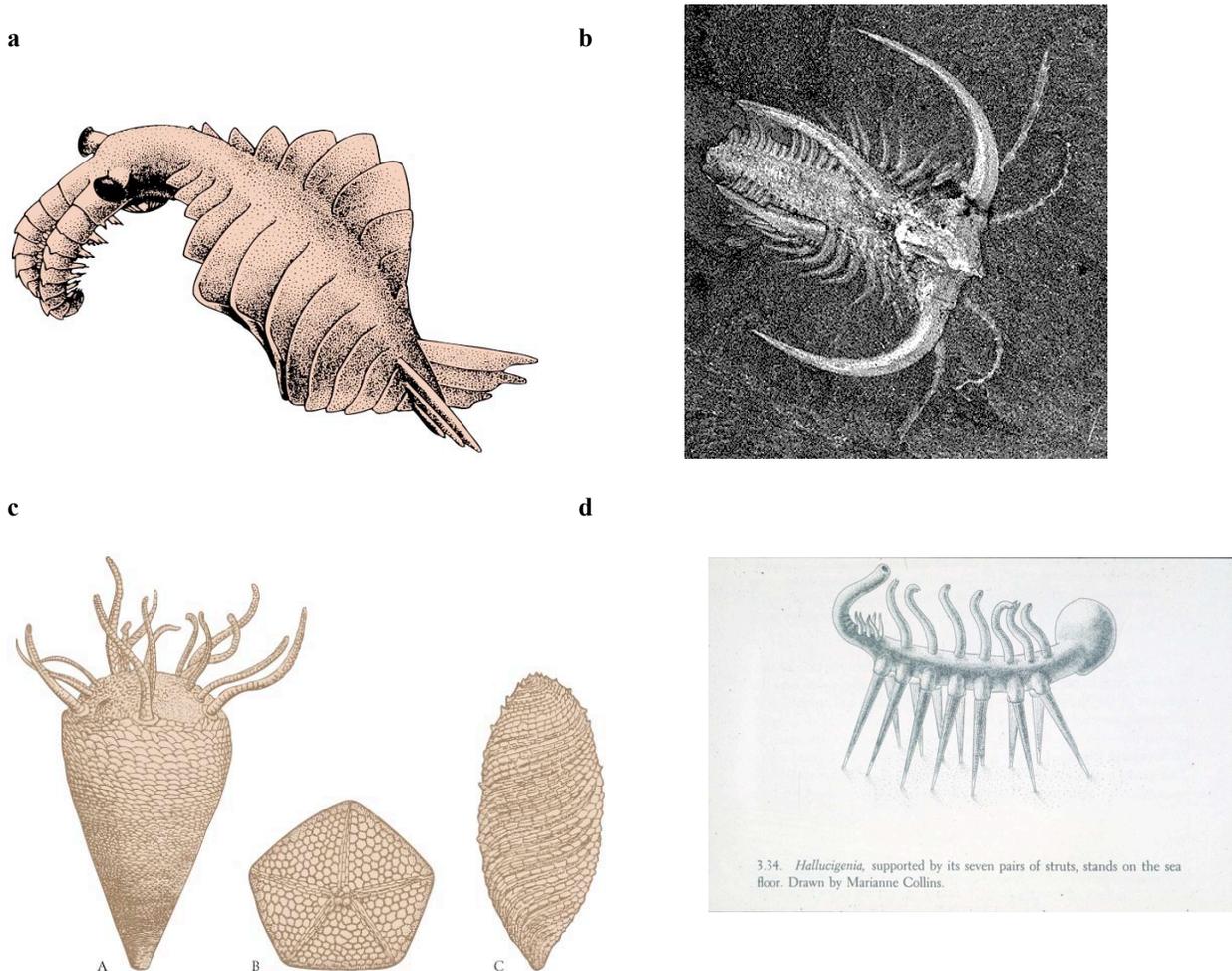


Fig 2.4 Formen aus dem Kambrium. **a)** *Anomalocaris*, ein grosser Räuber (Länge ca. 2 m). Er bewegte sich vermutlich durch undulierende Bewegung der seitlichen Loben fort. Die Beute wurde mit den grossen Kopf-Anhängen gefasst. **b)** *Marella*, ein Vertreter der Trilobiten. **c)** Echinodermen (Stachelhäuter), deren Bauplan keine näheren Beziehungen zu jüngeren Formen dieser Gruppe haben. Diese Baupläne haben sich vermutlich nicht bewährt. **d)** *Hallucigenia*, eine besonders rätselhafte Form, eventuell zur Gruppe der Onychophora gehörend.

d) Spätes Paläozoikum (Perm: 245 - 286 Mio J)

Die Welt in dieser Epoche ist charakterisiert durch den Superkontinent Pangaea (Fig 2.5) und relativ warme Temperaturen. Arealgrösse ist ein wichtiger Faktor für die Dynamik der ökologischen und evolutiven Prozesse. Pangaea wird danach auseinanderbrechen und neue Bedingungen für die weitere Evolution im nachfolgenden Erdmittelalter schaffen.

Während des Paläozoikums haben sich vor allem die Vertebraten und Insekten auf dem Lande entfaltet und in grosser Diversität etabliert. Die Epoche wird beendet durch eine Klimaveränderung (Abkühlung; Vergletscherung) und mit dem bisher grössten bekannten Massensterben (s. Kap. 2.4: 80 % aller marinen Arten starben aus), welches sich in zwei Wellen ereignete. Eine Rolle scheint dabei auch die Reduktion des Sauerstoffgehalts in den tieferen Meeresschichten gespielt zu haben, was vermutlich ein Resultat der sich ändernden Strömungen in den Ozeanen war.

Die Geschichte des späten Paläozoikums ist ein Beispiel für die Entfaltung von Formen im Laufe der Evolution, dem Einfluss geologischer und klimatischer Veränderungen auf die Extinktion dieser Formen und der nachfolgenden "Erholung" und neuen Richtung, welche die Evolution einschlägt (in der nachfolgenden Trias).

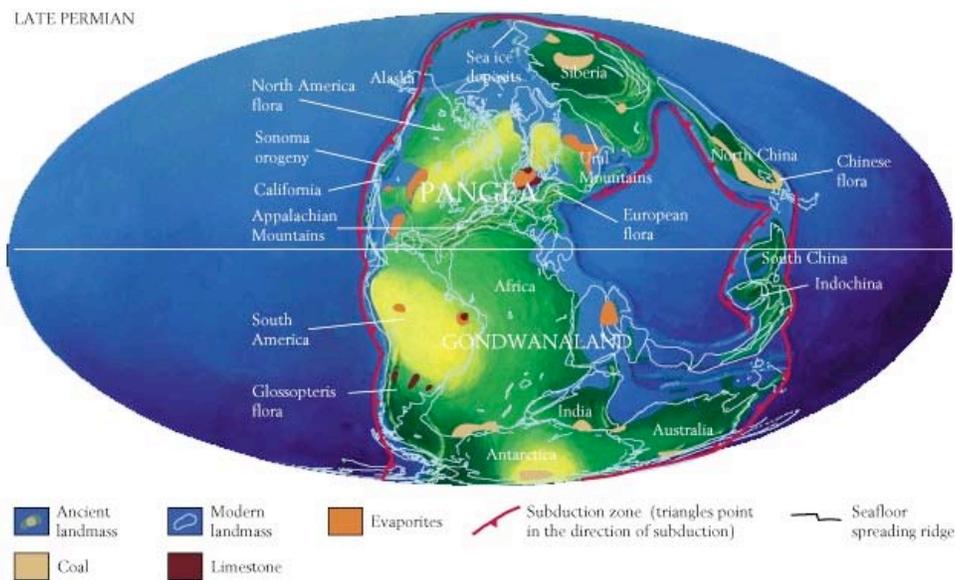


Fig 2.5 Die Welt im späten Paläozoikum (spätes Perm). Es hat sich ein Superkontinent (Pangaea) gebildet.

d) Das Eozän (34 - 55 Mio J)

Bei einer Zeitreise ins Eozän wären wir schon relativ gut vertraut mit der damaligen Welt. Nicht nur haben die Kontinente praktisch die heutigen Ausmasse und Positionen eingenommen (Fig. 2.6), das Eozän ist auch eine Welt der Säugetiere. Die grossen Reptilien (Dinosaurier) sind schon lange verschwunden und die Säugetiere haben sehr viele Nischen besetzt und sich stark diversifiziert. Praktisch sämtliche heutigen Gruppen sind bereits präsent, dazu gibt es einige Familien, welche wieder aussterben werden (z.B. Emphritopoda, Dinocerata, Tillodonta, Multituberculata, etc.). Auf der anderen Seite wäre es für uns recht ungewohnt in einer Welt zu leben, bei der grosse flugunfähige Vögel die Rolle der Top-Räuber in terrestrischen Systemen übernehmen (Fig. 2.7).

Das Eozän ist auch eine sehr warme Epoche, speziell in höheren Breitengraden. Die Jahres-Durchschnittstemperatur der Oberflächenwasser der antarktischen Ozeane betrug rund 15°C! Eine starke Abkühlung mit der assoziierten Trockenheit am Ende des Eozäns (vor allem über dem Nordamerikanischen Kontinent) führte wiederum zum Aussterben vieler Pflanzen und vermutlich als Folge davon, von vielen Tierarten.

Das Eozän ist damit ein Beispiel für eine Welt mit sehr warmem Klima, grosser Vielfalt der Säugetiere, jedoch mit einigen sehr fremden Aspekten (Fig. 2.7). Es ist auch die Zeit der Entfaltung der frühen Primaten.

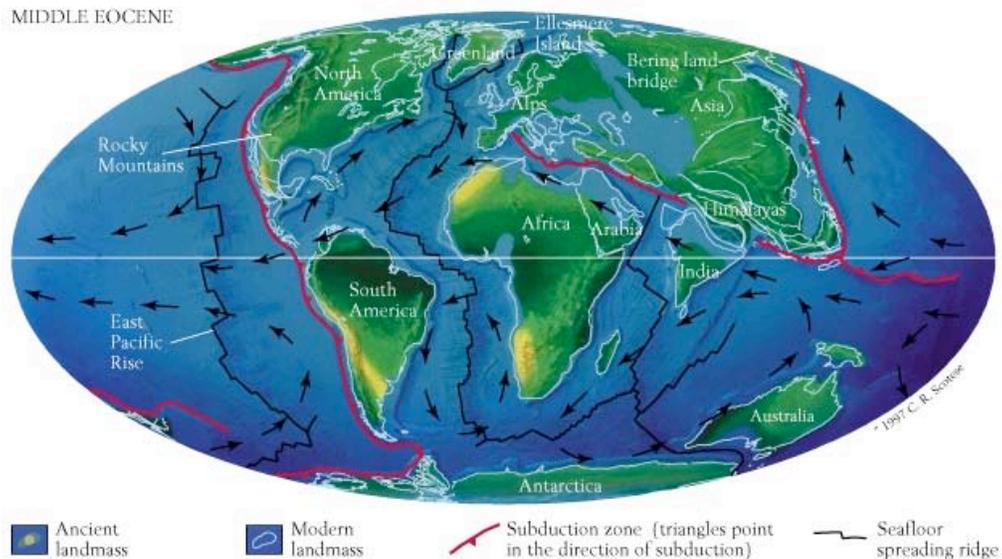


Fig 2.6 Die Welt des mittleren Eozäns (ca. 45 Mio J).

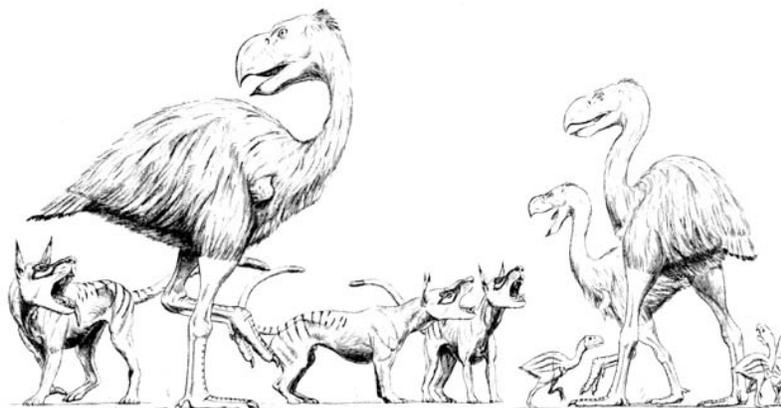


Fig 2.7 Die grossen Landraubtiere des frühen Eozäns (ca. 50 Mio J). Auffällig ist die Präsenz grosser, räuberischer Laufvögel (mit einer Höhe von 2 - 3m).

2.2 Evolution als historische Tatsache

Die dokumentierte Geschichte der Erde und ihrer Lebewesen belegen das Phänomen der Evolution, d.h. den Wandel, die Entstehung und Extinktion von Arten über Zeit und Raum. Evolution ist eine historische Tatsache. Eine Reihe von Beobachtungen zeigt überdies, dass Abstammung und Modifikation ein zentrales Element des Evolutionsprozesses sein muss.

a) Extinktion ist eine Tatsache

Vor der Evolutionslehre DARWIN's ging man davon aus, dass Arten geschaffen wurden und unveränderlich erhalten bleiben. Danach wären also Extinktionen nicht möglich. Das Auftauchen von fossilen Formen, die man heute nicht mehr kennt, wurde damit erklärt, dass solche Formen in unzugänglichen Regionen der Erde überlebt hätten. Inzwischen ist unser Planet genügend erforscht, um diese Erklärung mit Sicherheit auszuschliessen. Eine Variante ist die Katastrophentheorie von GEORGES CUVIER (1769-1832), wonach Formen durch immer wiederkehrende Katastrophen verschwunden sind. Sie wurden danach wieder neu erschaffen. CUVIER publizierte 1801 eine Liste mit 23 Formen, die unzweifelhaft ausgestorben sind und setzte damit die Diskussion um den Ursprung der Arten wieder neu in Gang.



Fig. 2.8 Ausgestorbene Formen. **Links:** Eine gigantische fossile Form - das Bein eines Dinosauriers. Solche gigantischen Formen könnten unmöglich lange unentdeckt bleiben, wären sie nicht ausgestorben. **Rechts:** "Irish Elk". Durch sorgfältige Vergleiche konnte GEORGES CUVIER belegen, dass dieses Fossil von einem inzwischen ausgestorbenen Riesenhirsch der Eiszeit stammt.

b) Die Präsenz von funktionslosen Strukturen

Es gibt sehr viele Beispiele von funktionslosen Strukturen in heute lebenden Organismen. Deren Anatomie und Lage lassen nur den Schluss zu, dass es sich um Reste früherer, funktionsfähiger Strukturen handelt (vestigial structures) (Fig. 2.9). Somit muss ein Wandel über die Zeit stattgefunden haben, d.h. Arten sind nicht konstant.

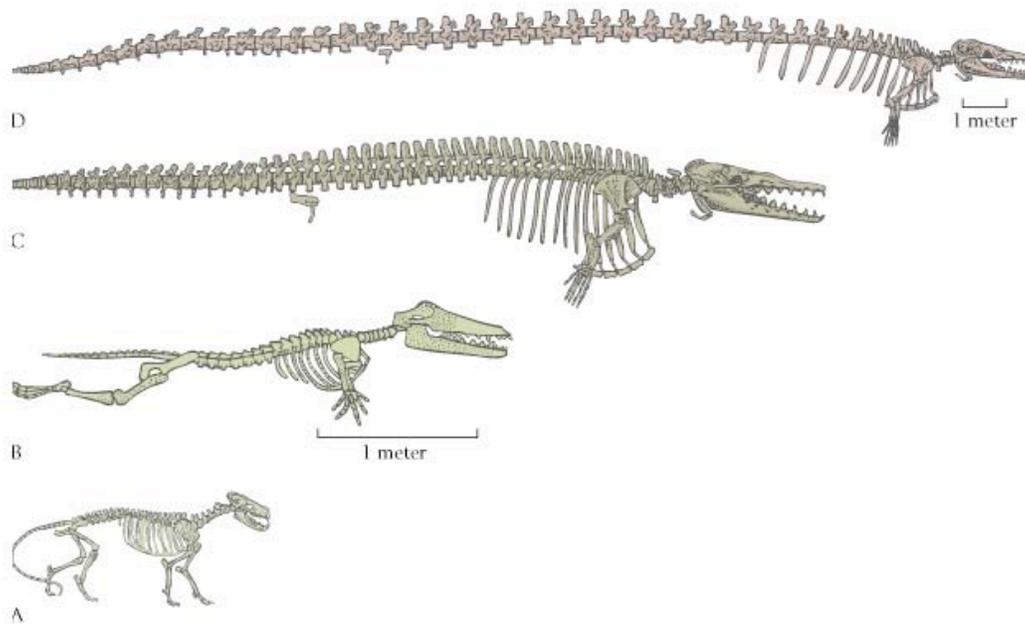


Fig 2.9 Die Evolutiongeschichte der Wale erklärt sich am einfachsten durch deren Abstammung von landlebenden Vorfahren vor ca. 50 Mio Jahren (Ursprungsform: *Ambulocetus*, A) mit nachfolgenden Modifikationen (B - D). Die Präsenz von jetzt funktionslosen Strukturen, d.h. von Becken- und Beinknochen im Körperinneren moderner Wale (D: jeweils im hinteren Drittel der Wirbelsäule zu sehen) ist damit gut als Überbleibsel vormals funktionsfähiger Beine zu verstehen.

c) Sukzessionen sind geordnet

Formen, die nach Analyse ihrer Anatomie, Funktion etc. einander zugeordnet werden können, zeigen eine klare Sukzession (Fig. 2.10). Abgeleitete Formen sind immer in jüngeren geologischen Schichten (und niemals umgekehrt) gefunden worden - sie folgen zeitlich aufeinander in einer klaren Abfolge. Ausserdem sind verwandte Formen nicht zufällig auf der Erde verteilt. Abgeleitete Formen sind typischerweise in der gleichen geographischen Region zu finden. Es gibt daneben viele Fälle der Ausbreitung einer Stammeslinie über die Erde (z.B. Pferde aus N' Amerika, Elefanten aus Zentralasien etc). In diesen Fällen jedoch findet man die Zwischenformen an der entsprechenden geographischen "Zwischenstation". Die sparsamste Erklärung für solche geordneten Sukzessionen ist ein kontinuierlicher Wandel der Arten über die Zeit. Unabhängige Schöpfungen müssten nicht zwingend so angeordnet sein.

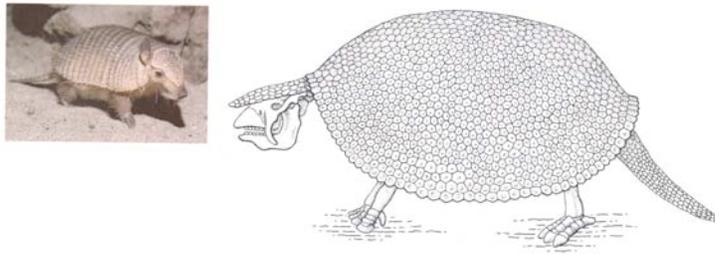
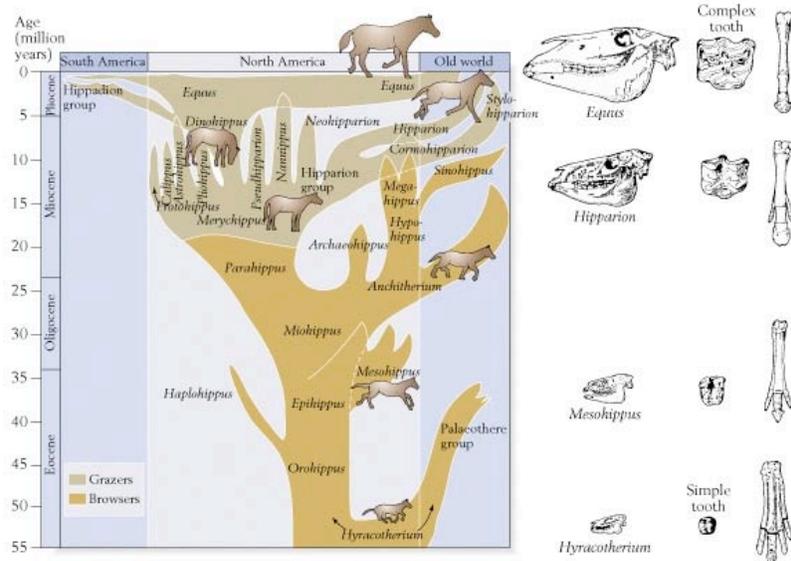


Fig 2.10 Das Gesetz der Sukzession. **Oben:** Abgeleitete, komplexere Formen finden sich in jüngeren geologischen Schichten, wie an der berühmten Pferdereihe zu sehen ist (z.B. Komplexere Zähne; für das Laufen besser geeignete Extremitäten). **Unten:** Sich entsprechende fossile (links: Glyptodont) und moderne Formen (rechts: Zwerg-Armadillo) finden sich in der gleichen geographischen Region (Südamerika).

d) Es gibt Übergangsformen

Es gibt Übergangsformen, welche nicht immer eindeutig einer heute existierenden Kategorien zugeordnet werden können. Viele solcher Formen sind bekannt und neue werden laufend beschrieben. Dabei sind es nicht nur fossile Belege (wie Fig.2.11), Übergangsformen werden auch in heute lebende Arten gefunden (z.B. Käferschnecke, *Myotis*, welche Mollusken und Arthropoden verbindet).

Fig 2.11 Eines der berühmtesten Fossilien überhaupt: *Archaeopteryx*. Es zeigt gleichzeitig Merkmale, die heutigen Vögeln (z.B. Federn) und Reptilien (z.B. bezahnte Kiefer) zugeschrieben werden. Diese Form belegt eine gemeinsame Abstammung von Vögeln und Reptilien.



f) Formen variieren kontinuierlich

In manchen Fällen variieren "Arten" kontinuierlich über geographische Räume (Fig 2.12). In solchen Rassenkreisen sind die beiden Endformen oft so verschieden, dass sie als unterschiedliche Arten beschrieben wurden. Das Phänomen zeigt, wie unterschiedliche Arten durch kontinuierliche Veränderung auseinander hervorgehen können.

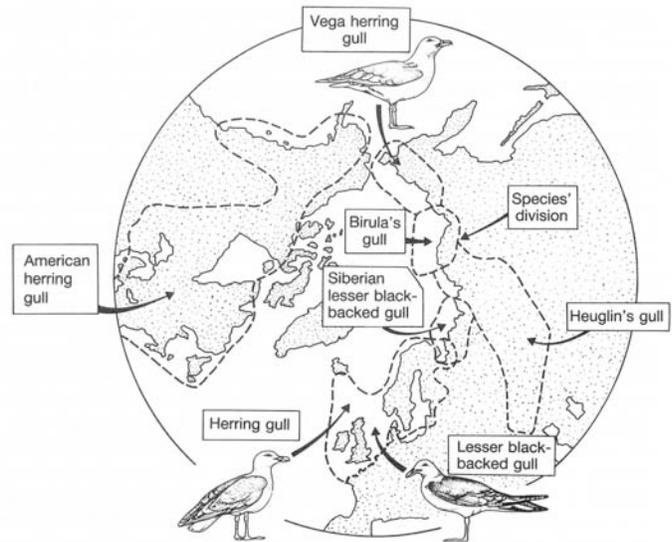


Fig 2.12 Rassenkreis der Silber- bzw. Heringsmöwe mit circumpolarer Verbreitung (um den Nordpol). Herring gull (*Larus argentatus*, Silbermöwe; Lesser black-backed gull (*L. fuscus*, Heringsmöwe).

e) Homologien zeigen die gemeinsame Abstammung

Die einfachste Erklärung aus der genauen Analyse von Strukturen (z.B. der Bau der Vorderextremitäten bei Wirbeltieren, Fig. 2.13) legt nahe, dass diese Strukturen auf gemeinsame Vorfahren zurückgehen (Homologie) und nicht unabhängige (perfekte) Schöpfungen darstellen. Eine wichtige und bekannte Homologie ist der genetische Code, der praktisch universell in allen Lebewesen gleich ausgestaltet ist.

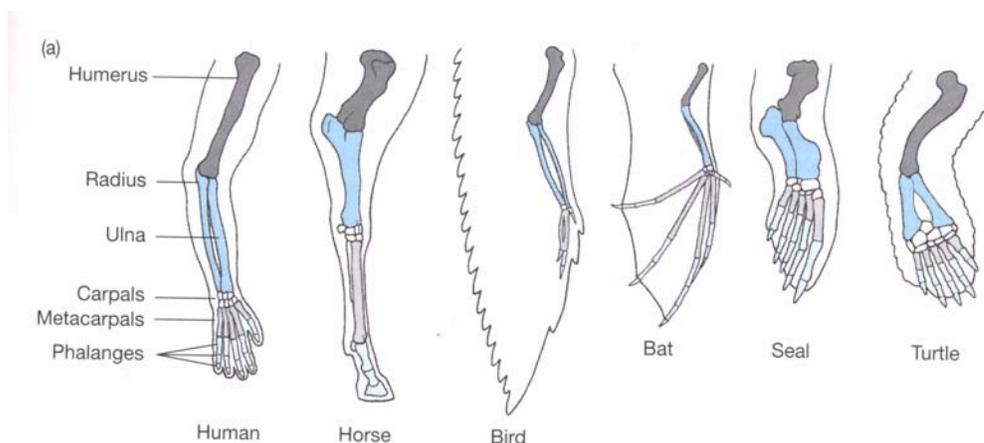


Fig 2.13 Homologie der Knochen der Vorderextremitäten bei Wirbeltieren. Gleiche Farben symbolisieren homologe Strukturen nach Bau und Lage der Teile.

f) Evolution passiert auch heute

Evolution ist nicht etwas, was nur den Dinosauriern geschah. Sie findet hier und heute weiterhin statt. Evolutionsprozesse haben im Gegenteil wichtige Konsequenzen in der Landwirtschaft, in der Medizin oder im Naturschutz (Fig. 2.14).

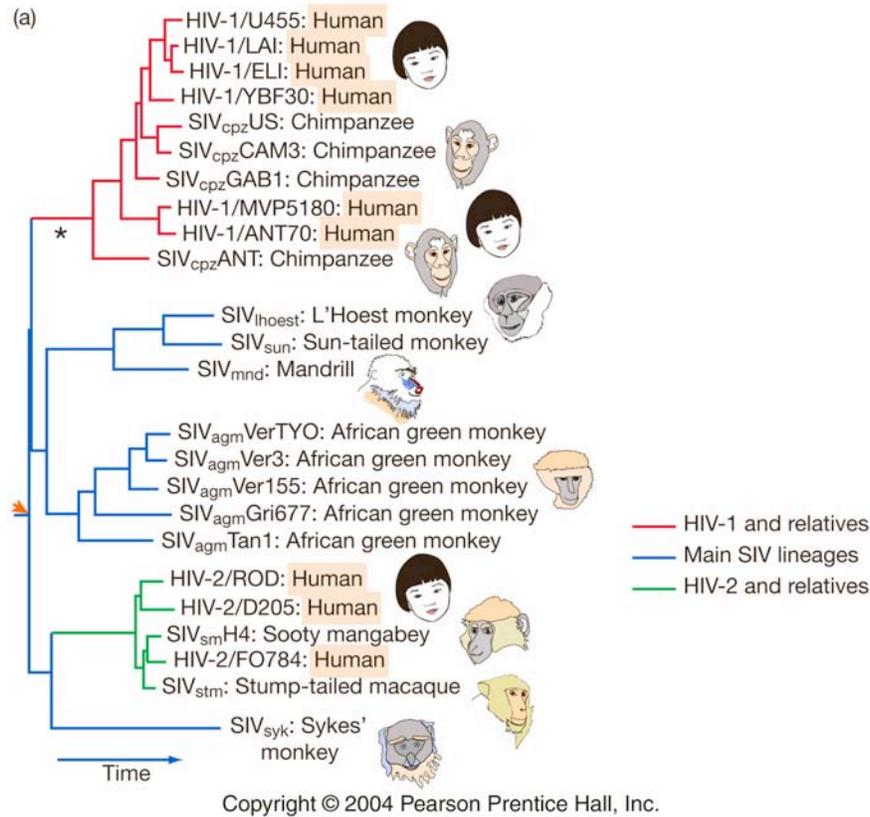


Fig 2.14 Evolution im 20. Jahrhundert. Der HIV-Virus entstand aus Vorfahren (Primatenviren, SIV) und passte sich an den Menschen an. Dieser “Sprung” ist wahrscheinlich mehrfach erfolgt, z.B. mindestens drei Mal vom Schimpansen auf den Menschen, und vermutlich schon in den 1930er Jahren. HIV hat in der Zwischenzeit eine evolutive Radiation erfahren und tritt in vielen Varianten auf (HIV-1, HIV-2).

2.3 Mikro- und Makroevolution

Evolution hat stattgefunden. Diese historische Tatsache kann vernünftigerweise nicht bezweifelt werden. Evolution geht heute immer noch weiter - besonders auch angesichts der durch den Menschen verursachten Umweltveränderungen. Doch welche Erklärung gibt es für diese Beobachtungen. d.h. welche biologischen Prozesse sind dafür verantwortlich, dass Evolution stattfindet und dass sie so stattfindet, wie wir es beobachten?

Die noch heute gültige Erklärung hat CHARLES DARWIN 1859 formuliert - das Prinzip der Evolution durch natürliche Selektion. Die Forschung der letzten 150 Jahre hat es nicht vermocht, dieses Prinzip zu falsifizieren, sondern im Gegenteil mehr und mehr Evidenz angehäuft, dass DARWIN's Lehre richtig ist (wenn auch viele Einzelheiten heute anders gewichtet werden bzw. ergänzt werden konnten). DARWIN's Prinzip lässt sich einfach formulieren:

Falls

1. Variation in den Formen existiert (Phänotypische Variation)
2. Ein Teil dieser Variation erblich ist (Heritabilität)
3. Die Formen in einer bestimmten Umwelt unterschiedlich gut geeignet sind (Selektion)

dann:

- a. wird zwingend Evolution stattfinden, d.h. nacheinanderfolgende Generationen werden modifiziert, und
- b. die geeignetsten Formen für die jeweiligen Umweltbedingungen werden häufiger, d.h. es findet Adaptation statt.
- c. Ändern sich Umweltbedingungen kann es durch unterschiedliche Anpassungen zur Bildung von neuen Arten kommen.

DARWIN's Prinzip beschreibt Vorgänge, die von Generation zu Generation stattfinden. Solche Prozesse beschreiben Vorgänge der **Mikroevolution**. Dagegen sind Artbildung und das Entstehen, die Radiation oder Extinktion von Stammeslinien, Vorgänge der **Makroevolution**. Diese sind sichtbar in den fossilen Dokumenten und wurden unter anderem in den Beispielen von Kap. 2.1 gezeigt.

Es ist das Verdienst der sog. **Modernen Synthese**, die es in den Jahren 1930 - 1950 vermochte schlüssig zu zeigen, dass die Vorgänge der Mikroevolution nahtlos in die Vorgänge der Makroevolution übergehen. Die Moderne Synthese hat damit auch DARWIN's Erklärung für das historische (und aktuelle) Evolutionsgeschehen bekräftigt. Das Verständnis der mikroevolutiven Prozesse steht damit auch im Zentrum des Verstehens der Evolutionsprozesse überhaupt.

a) Der Artbegriff

Die Antwort auf die Frage "Was ist eine Art?" ist nicht immer sehr einfach. Folgende Artkonzepte sind in Gebrauch, sie definieren die Kriterien für die Zugehörigkeit zu einer Gruppe in unterschiedlicher Weise.

- i. Morphologisches Artkonzept: Kriterium ist die morphologische Ähnlichkeit. Relativ einfach anzuwenden für klar definierte Strukturen und wichtig für Organismen, bei denen weitere Angaben fehlen, z.B. bei Fossilien.
- ii. Phylogenetisches (evolutionäres) Artkonzept: Kriterium ist die gemeinsame Abstammung (Monophylie; s. spätere Kap.). Nachteil ist das Erfordernis der genauen Kenntnis der Abstammung.
- iii. Das biologische Artkonzept (ERNST MAYR 1942): Kriterium ist die reproduktive Isolation, d.h. zur Art gehört wer untereinander fertile Nachkommen erzeugen kann. Sinnvoll aus biologischer Sicht,

aber schwierig anzuwenden bei asexuellen Arten oder bei Fossilien. Dennoch ist dies das am häufigsten genutzte Konzept.

b) Artbildung

Ein wichtiges Problem der Makroevolution ist der Prozess der Artbildung. Im Prinzip zwar verstanden (Fig 2.15) ist der Prozess dennoch schlecht erforscht. In neuerer Zeit wird auch die Genetik der Artbildung untersucht. Folgende Prozesse sind möglich für die Artbildung:

- i. Allopatrische Artbildung: Eine Population (einer Art) wird durch geographische Barrieren zweigeteilt (oder auch in mehrere Teile aufgespalten). In der gegenseitigen Isolation evolvieren die Population auseinander, so dass selbst bei Wiederherstellung des Kontakts eine reproduktive Isolation entstanden ist. Dies ist vermutlich der häufigste Artbildungsprozess. Er kann durch Abspaltung kleiner Populationsteile beschleunigt werden (genetische Drift, siehe Kap. 4).
- ii. Parapatrische Artbildung: Ein Gradient in der Umwelt bewirkt unterschiedliche Evolution in verschiedenen Teilen des Areals. Dies führt später zu reproduktiver Isolation
- iii. Sympatrische Artbildung: Teile der Population evolvieren in verschiedene Richtungen, selbst wenn sie zur gleichen Zeit am gleichen Ort leben. Ein umstrittener Prozess, doch ist inzwischen klar geworden, dass er sehr viel häufiger ist als man ursprünglich annahm. Speziell der Prozess der Sexuellen Selektion (s. spätere Kap.) kann zu sympatrischer Artbildung führen.

Artbildung kann sehr schnell erfolgen. Beispiele sind:

- 14 verschiedene Cyprinden-Arten sind endemisch im Lake Lanao (Philippinen), mit sehr deutlichen morphologischen Differenzierungen der Bezaahnung und Kiefer. Alter des Sees 10'000 Jahre, dh. die Arten müssen in dieser Zeit entstanden sein (Myers, G.S. 1960. *Evolution* 15:323-333).
- 5 endemische Arten von Cichliden gibt es im Lake Nabagubo (East Africa, L.Victoria). Der See ist max. 4000 Jahre alt ist, dh. Arten müssen in dieser Zeit entstanden sein. (Fryer, G., Iles, T.D. 1972. *The cichlid fishes of the great lakes of Africa*. T.F.H. Publications, Neptune City, N.J.).
- mind. 5 endemische Arten von *Hedylepta* (Lepidoptera) auf Hawaii ernähren sich exklusiv von Bananen. Sie sind morphologisch deutlich unterschiedlich von ihren nächsten Verwandten, welche sich von Palmen ernähren. Bananen sind aber erst von den Polynesiern vor ca. 1'000 Jahren nach Hawaii gebracht worden. Diese differenzierten Arten müssen sich also innerhalb dieser Periode entstanden sein. (Zimmerman, E.C. 1960. *Evolution* 14:137-138)
- Fliegen der Gattung *Rhagoletis* ernähren sich von Äpfeln und sind reproduktiv isoliert von ihren Vorfahren, welche sich von Weissdorn ernähren. Diese Trennung hat innerhalb der letzten 100 Jahre stattgefunden. (Bush, G.L. 1969. *Evolution* 23: 237-251.
- Spontane Artbildung konnte auch schon im Labor beobachtet werden. So war ein Stamm von *Drosophila paulistorum* voll kreuzbar mit anderen Stämmen. Nach einer Isolation des Stamms für mehrere Jahre wurde jedoch Hybrid-Sterilität festgestellt, dh. eine reproduktive Isolation war entstanden. Der Mechanismus geht vermutlich auf die Infektion durch einen intrazellulären Symbionten zurück. (Dobzhansky, Th. , Pavlovyks, O. 1971. *Nature* 23: 289-292).

2.4 Makroevolutive Muster

a) Lebensdauer von Arten

Wie lange lebt eine Art, eine Familie, eine Gattung? Naturgemäß variieren diese Werte stark. Als Faustregel gilt, dass eine Art im Durchschnitt für einige Millionen Jahre existiert (Fig.2.15).

Interessant ist die Beobachtung, dass Arten offenbar nicht “altern”. D.h. die Wahrscheinlichkeit ein weitere Zeitperiode zu überleben hängt nicht davon ab, wie lange die Art schon existiert, Dies führt zu einer geometrischen Verteilung der Überlebensdauern von Arten und höheren Taxa (Fig. 2.15). Dies steht im starken Gegensatz zum Verlauf der Überlebenskurven von Individuen (siehe Kap.8 “Life history”). VAN VALEN (1975) schlug vor, dass dieser Verlauf ein Resultat von dauernd anhaltender Ko-evolution zwischen einer Art und ihren Feinden oder Konkurrenten ist¹.

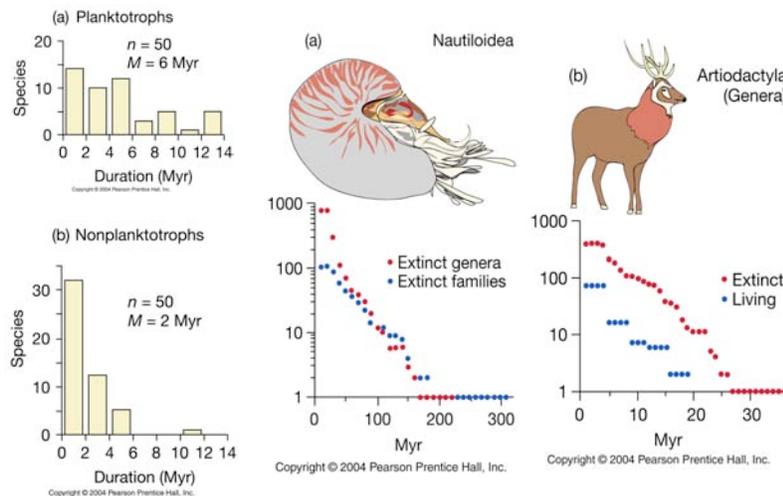


Fig 2.15 Lebensdauern von Taxa. **Links:** Lebensdauern von marinen Muschelarten in der Jurazeit. Arten mit Verbreitungsstadien im Plankton (planktotroph) lebten länger (Mittel 6 Mio J) als solche ohne solche Stadien (nonplanktotroph; Mittel 2 Mio J). **Rechts:** Überlebenskurven von Gattungen und Familien von Nautiloiden und Huftieren, rekonstruiert aus der Fossilien-geschichte. Die Kurven fallen exponentiell ab (linear im halb-logarithmischen Masstab). Dieser Verlauf bedeutet, dass die Überlebens- (bzw. Extinktions) Wahrscheinlichkeit pro Zeiteinheit annähernd konstant ist.

b) Radiation und Stasis

Radiation liegt vor, wenn eine (oder wenige) ursprüngliche Art sich rasch in eine Vielzahl neuer Arten diversifiziert. Eine Ursache ist oft die Verfügbarkeit neuer ökologischer Räume bzw. Nischen. Dementsprechend häufig kommt Radiation bei der Kolonisierung von Inseln durch eine oder wenige Arten vor (Fig. 2.16). Sinngemäß kann eine überlebende Gruppe auch eine Radiation erfahren, nachdem andere Formen durch eine Extinktionsereignis verschwunden sind. Beispiele sind die kambrische Explosion und die Veränderungen nach Massenextinktionen (s. unten). Neue “Erfindungen” der Evolution erlauben einer

¹ Van Valen bezeichnet dies als “Red Queen” Prozess in einer Anspielung auf eine Erzählung von LEWIS CARROLL (*Through the Looking Glass*). Darin begegnet Alice im Wunderland der Roten Königin. Beide müssen in einem paradoxen Fabelwald so schnell rennen wie sie können, nur um an Ort zu bleiben.

Gruppe ebenfalls eine Radiation zu erfahren, z.B. die Evolution der Feder, welche es erlaubte den Luftraum in effizienter Weise zu nutzen (nachdem auch die Flugsaurier verschwunden waren).

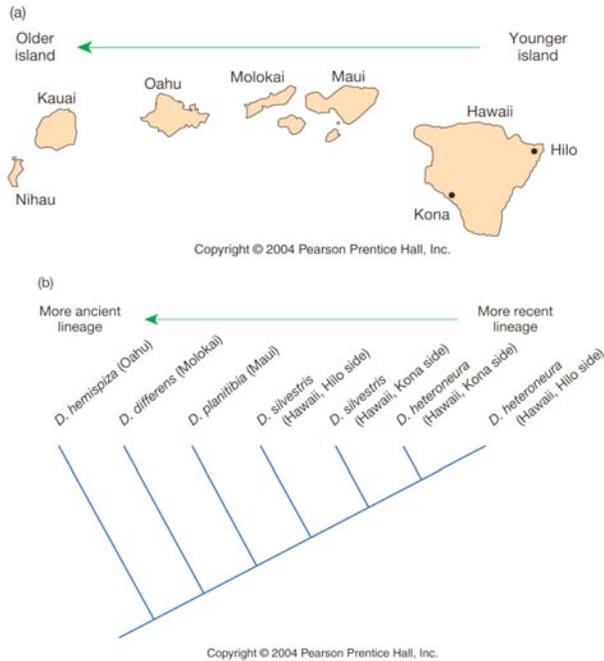


Fig 2.16 Kolonisation von neu entstehenden Inseln im Hawaii-Archipel (a) durch *Drosophila*. Diese Besiedlung führte zu einer Radiation der Gruppe und zur raschen Bildung vieler neuer Arten (b). Die Aufspaltung von Arten in verschiedene, getrennte Arten in verschiedenen Arealen wird als **Vikarianz** bezeichnet.

Im Gegensatz zu Radiation kennt man auch Fälle von **Stasis**, dh. der mehr oder weniger gleichbleibenden Form über sehr lange Zeiträume (Fig. 2.17). Stasis bei Organismen ist assoziiert mit einem Lebensraum, der sich wenig ändert, der um einen langfristig konstanten "Mittelwert" herum pendelt, oder der relativ spezielle Bedingungen (hoher Salzgehalt, Isolation, etc.) bietet. Verschiedene Ursachen können also zu Stasis führen.

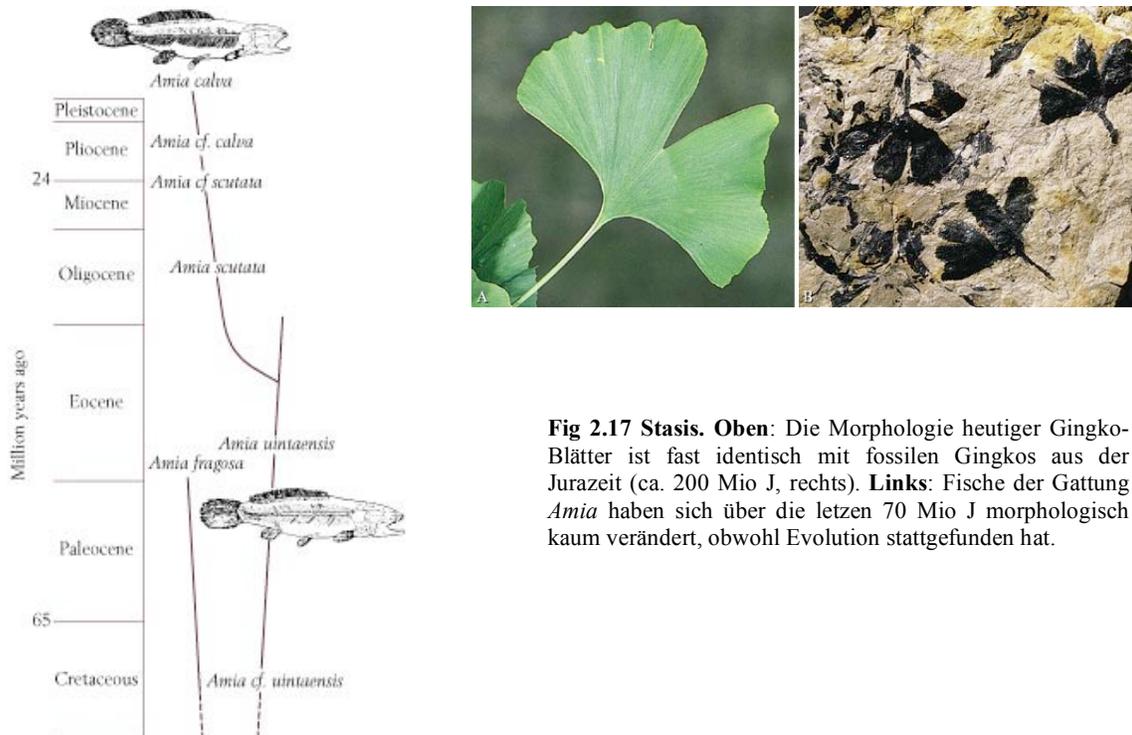


Fig 2.17 Stasis. Oben: Die Morphologie heutiger Ginkgo-Blätter ist fast identisch mit fossilen Ginkgos aus der Jurazeit (ca. 200 Mio J, rechts). Links: Fische der Gattung *Amia* haben sich über die letzten 70 Mio J morphologisch kaum verändert, obwohl Evolution stattgefunden hat.

c) Muster der Extinktionen

Extinktionen sind im Verlaufe der Evolutionsgeschichte vielfach erfolgt. Im Mittel passiert eine Extinktion ca. alle 25 Mio J, allerdings sind kürzere Extinktionszeiten häufiger (Fig. 2. 18). Die Analyse zeigt, dass Extinktionen über die Erdschichte nicht gleichmässig auftreten. Es gibt fünf auffällig grosse Extinktionsereignisse (Fig.2.18).

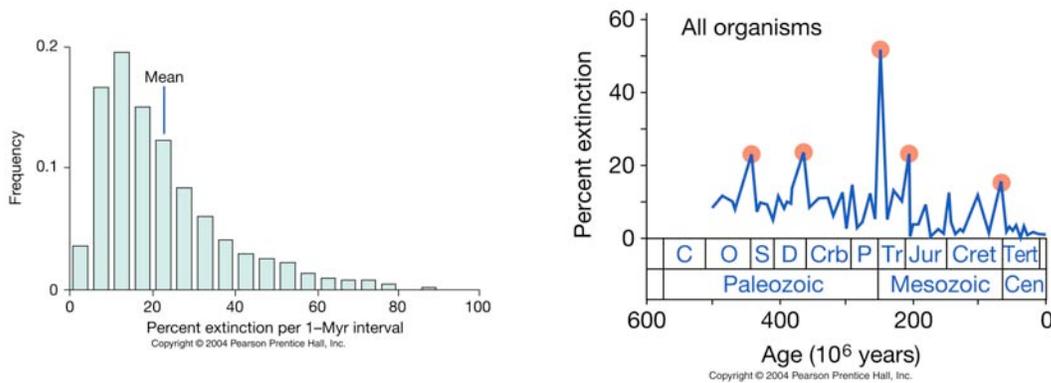


Fig 2.18 Extinktionen für eine Reihe von Taxa über 543 Mio J der Evolution. **Links:** Die Verteilung der Häufigkeit der Extinktionsereignisse ist linksschief, d.h. die meisten Ereignisse sind kürzer als 20 Mio J (Mean). **Rechts:** Extinktionen variieren stark über geologische Epochen. Fünf grosse Extinktionsereignisse (“The Big Five”) sind durch orange Punkte markiert.

Tab. 2.1 “The Big Five” - die fünf grossen Extinktionsereignisse.

Zeit ca.	Epoche	% Extinktion von:			Mögliche Ursachen
		Familien	Gattungen	Arten	
438 Mio	Ende Ordovizium		61	85	Eiszeiten auf Gondwanaland, nach stabiler Periode.
360 Mio	Ende Devon	21	55	82	Globale Abkühlung, evtl. O ₂ -Defizit in flachen Meeren.
248 Mio	Ende Perm	57	84	96	Grösste Extinktion der Erdgeschichte. Vorgängig anhaltende Periode der Abkühlung, Regression der Meere. Verkleinerung der flachen warmen Meere. Sauerstoffarmut in tiefen Ozeanen
213 Mio	Ende Trias	27 *			Klimänderung gekoppelt mit Regression der Meere.
65 Mio	Ende Kreide	58**	47	76	Meteoreinschlag ? K-T Grenze mit viel Iridium (“Iridium-Anomalie”)
Heute			?	?	Vom Menschen verursachte Habitatzerstörung. Klimawandel.

*) bezogen auf Tetrapoden-Familien , **) Cephalopoden-Familien

Die Zusammenstellung in Tab. 2.1 zeigt einige mögliche Ursachen der Masseneextinktionen. Diese sind jedoch in der Regel multifaktoriell und manche Szenarien sind umstritten. Seltene Ereignisse wie Einschläge grosser Meteore können aber durchaus wichtige Faktoren sein. Ein solches Ereignis wird stark vermutet für die Extinktion am Ende der Kreidezeit, an der sog. K/T-Grenze (Kreide/Tertiär Grenze).

Wer überlebt eine Massenextinktion ?

Es gibt gute Hinweise darauf, dass Taxa mit weiter geographischer Verbreitung oder lokal häufigere Arten mit höherer Wahrscheinlichkeit überleben. Ebenso scheinen Arten, die als normalen Teil ihres Lebenszyklus über Verbreitungsstadien verfügen (z.B. planktotische Larven), über bessere Überlebenschancen zu verfügen (Fig. 2.15). Dies deutet darauf hin, dass Zufälle eine grosse Rolle spielen.

Wie lange geht es bis sich die Biota erholt?

Nimmt man die Anzahl der Taxa (Gattungen, Familien) vor und nach der Extinktion als Masstab, so "erholt" sich die Lebewelt erst nach einigen Mio Jahren (5 -1 5 Mio J).

2.5 Evolution und Systematik

Makroevolution ist im wesentlichen ein Prozess, bei dem durch Spaltung einer Art neue Arten entstehen. Dies ist ein sehr grobes Bild und verschiedene Lehrmeinungen über manche Details existieren. Dennoch erlaubt dieses Bild zu verstehen, wieso die Gliederung der Lebewesen in einem System aller Organismen hierarchisch erfolgt, d.h. tiefere Stufen werden jeweils in höheren Stufen vereinigt. Die hierarchische Gliederung reflektiert die tatsächliche Abstammung und Verwandtschaft der Formen, sie ist ein Spiegelbild der Evolution und Spaltung der Abstammungslinien (Fig. 2.19)

Diese hierarchische Gliederung wurde zuerst von CARL VON LINNÉ (1707-1778; latinisiert: LINNAEUS) eingeführt. LINNÉ wusste nichts über die moderne Evolutionslehre. Seine Motivation war es, die sinnvollste Katalogisierung für Gottes Schöpfungen zu finden. Er beobachtete, dass eine hierarchische Gliederung, wobei Formen nach ihrer Ähnlichkeit in immer höheren Kategorien zusammengefasst werden, tatsächlich am sinnvollsten ist.

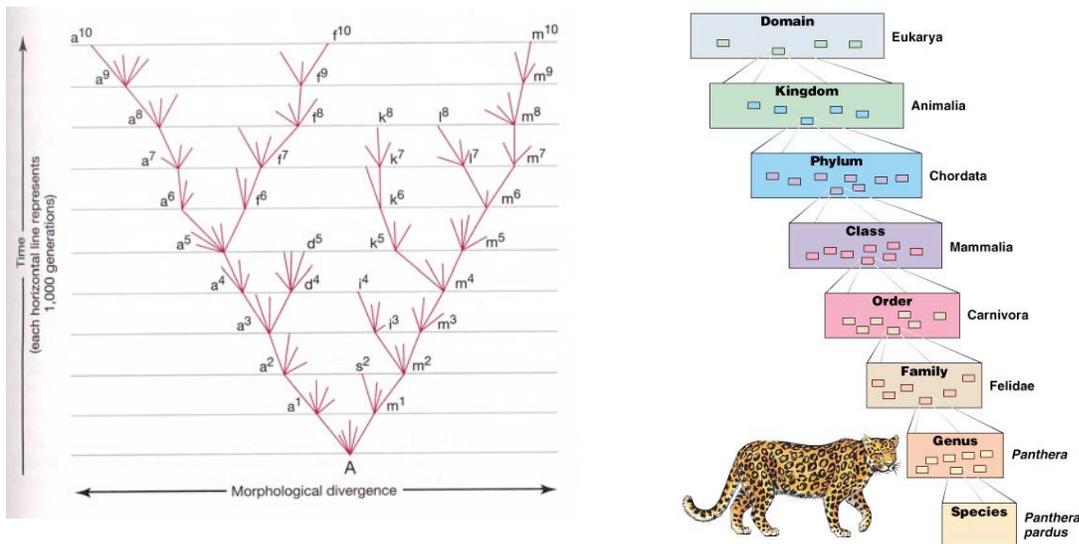


Fig 2.19 Die Entsprechung des Evolutionsvorgangs mit der hierarchischen Gliederung der Organismen in der Systematik. **Links:** DARWIN'S Vision des Evolutionsvorgangs durch Aufspaltung von Stammeslinien (aus seinem Buch: *On the Origin of Species*). **Rechts:** Die systematische Gliederung in (von oben nach unten): Domänen, Reiche, Stämme, Klassen, Ordnungen, Familien, Gattungen und Arten; hier am Beispiel des Leoparden, *Panthera pardus*.