Schwerpunkt Evolution: Geschichte und Theorien

Nur schwer zu begreifen

Die unglaubliche Vielfalt der Erscheinungen in der biologischen Evolution macht das Aufstellen einer „vereinheitlichten Theorie" kompliziert

Rolf Kickuth

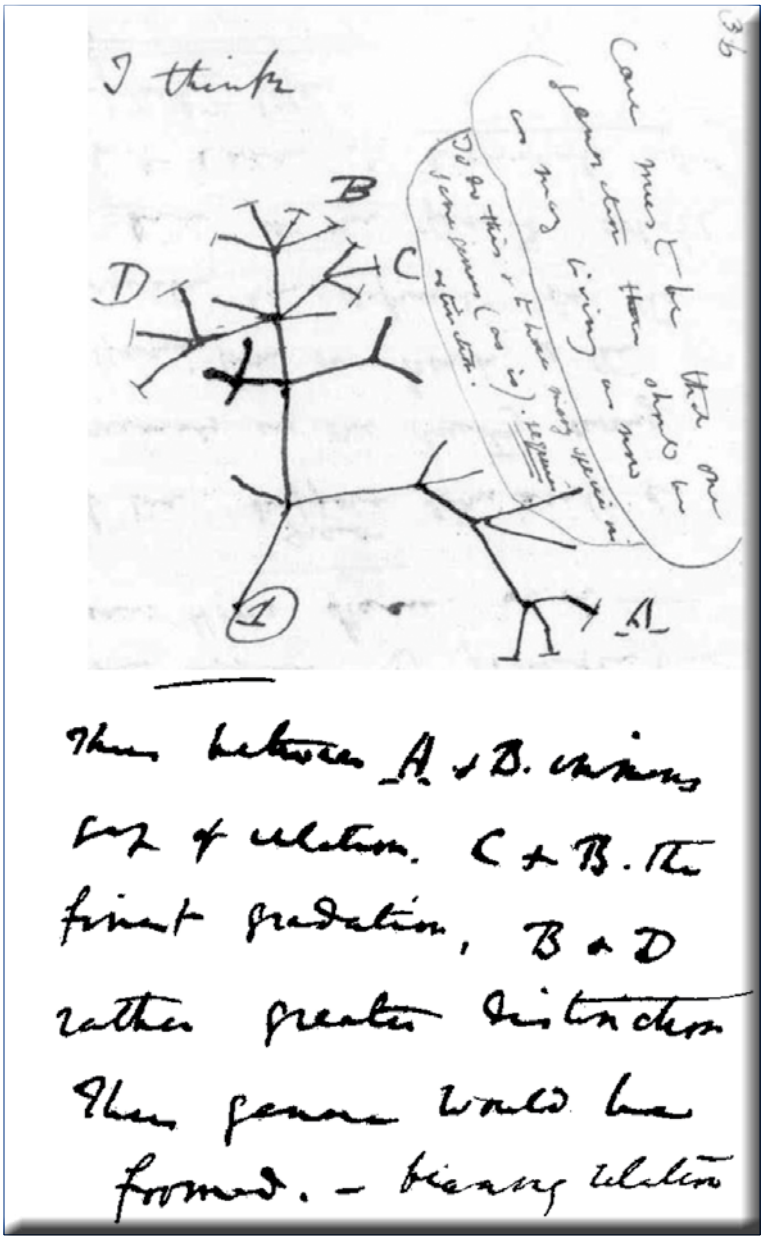


Abbildung 1: Charles Darwins Skizze in seinem Notizbuch B von 1837, die erstmals seine Idee vom evolutionären Stammbaum des Lebens enthielt, zu sehen im Museum of Natural History in Manhattan. Interpretation der Handschrift: „I think case must be that one generation should have as many living as now. To do this and to have as many species in same genus (as is) requires extinction. Thus between A + B the immense gap of relation. C + B the finest gradation. B+D rather greater distinction. Thus genera would be formed. Bearing relation" (next page begins) „to ancient types with several extinct forms".

Die amerikanische Biochemikerin und Chemieingenieurin Frances H. Arnold vom California Institut für Technologie in Pasadena erhält in diesem Jahr eine Hälfte des Nobelpreises für Chemie „für die gerichtete Evolution von Enzymen". Durch diese Begründung rückt die Evolution als ein Werkzeug des Menschen, der Wissenschaft, ins Blickfeld, und es kommen Fragen nach grundsätzlichen Mechanismen der Evolution auf. Die Thematik insgesamt beleuchtet dieser Themenschwerpunkt. Bemerkenswert: Grenzen zwischen der Kontingenztheorie der Evolution und der Konvergenztheorie, aber auch zwischen natürlicher und künstlicher Evolution erhalten mehr und mehr nur einen historischen Charakter. Man erkennt, dass eine Vielzahl von Mechanismen bei evolutionären Prozessen ineinandergreifen. Dies hat im Laufe der Zeit – eine Milliarden Jahre umfassende – zu sehr komplexen Erscheinungsformen geführt. Lange waren die Menschen nicht in der Lage, solche Zeiträume wenigstens faktisch nachzuvollziehen, auch wenn sie gefühlsmäßig nicht zu begreifen sind. Daher konnte man sich eine Entwicklung wie die eines Auges nicht anders vorstellen als durch einen Schöpfer veranlasst. Mittlerweile hat die Wissenschaft bemerkenswerte Erfolge erzielt. Eine allgemein akzeptierte „vereinheitlichte Theorie" der Evolution existiert allerdings noch nicht; man nähert sich ihr jedoch „asymptotisch" an: Zu vielfältig waren bislang die Erscheinungen, die unter einen Hut zu bringen sind.

Der Autor

Rolf Kickuth (65) ist Verleger der CLB. Der ausgebildete Chemiker ist von Beruf und Berufung Wissenschaftsjournalist, war u. a. 10 Jahre Redakteur der „Chemischen Rundschau" und auch deren Redaktionsleiter Deutschland. Schon 1990 entwickelte er mit der „AXON" eine Zeitung für künstliche Intelligenz, insbesondere künstliche neuronale Netze. In den 1990er Jahren war er zudem Chefredakteur des „Informatik-Spektrum", der Hauszeitschrift der Gesellschaft für Informatik.

Das Wort „Evolution“ stammt von dem lateinischen Verb „evolvere“. Dies hat die Bedeutung von „herausrollen“, „auswickeln“, „entwickeln“. Diese Worte beschreiben, dass mit der Zeit etwas erscheint, was zuvor verborgen war. Evolution ist also mit dem Vergehen der Zeit verbunden, und es stellt sich die Frage: Ist all das, was nach und nach erscheint, schon irgendwie vorhanden – oder zumindest: Gibt es eine Vorschrift, die die Entwicklung beschreibt? Der Begriff „Evolution“ berührt damit fundamentale Fragen etwa nach Determinismus, Zufall oder Freiheitsgraden. Daher nimmt es nicht Wunder, dass das Spektrum der Erklärungen zur Evolution von wissenschaftlich unhaltbaren, religions-inspirierten Ansichten wie heutzutage dem „Intelligent Design“ über die erste wissenschaftlich orientierte Theorie von Charles Darwin (Abbildung 1), ausgeführt in seinem 1859 erschienenen Buch „The Origin of Species“ bis aktuell zur Konvergenztheorie, Kontingenztheorie, synthetischen Evolutionstheorie, zur erweiterten Synthese der Evolutionstheorie (Extended Evolutionary Synthesis, EES) oder zu Dissipations-getriebener Anpassung reicht.

Geschichtliche Aspekte

Es sind Vorschläge von den ersten vor-sokratischen griechischen Philosophen bekannt, dass sogar Menschen von anderen Arten von Tieren abstammen könnte.

In Kürze: Evolutionstheorien

- Schon die alten Griechen hatten die Idee, dass der Mensch vom Tier abstammen könnte.
- Charles Darwin legte mit „The Origin of Species“ die Grundlage für moderne Evolutionstheorien.
- Die frühen Evolutionstheorien wurden beständig erweitert und ergänzt, weil die Vielfalt der beobachteten Erscheinungen in der Natur nur mit dem von Darwin betonten Mechanismus der Selektion nicht zu erklären waren.
- Erst die Molekularbiologie ermöglichte tiefergehende Erkenntnisse in Mechanismen der Evolution.
- Die Möglichkeit, massenhaft Genanalysen durchführen zu können, beschleunigt den Erkenntnisgewinn.
- Die derzeitig fortschrittlichste Theorie ist die „erweiterte Synthese der Evolutionstheorie“ (Extended Evolutionary Synthesis, EES)

Alte Griechen und Chinesen

Anaximander von Milet (ca. 610-546 v. Chr.) schlug vor, dass die ersten Tiere während einer besonders wasserreichen Phase der Erde in Wasser lebten, und dass die ersten landlebenden Vorfahren der Menschheit nur in Wasser geboren wurden, dann einen Teil ihres Lebens an Land verbrachten. Er argumentierte auch, dass der erste Mensch der heute bekannten Form das Kind einer anderen Art von Tier (wahrscheinlich ein Fisch) gewesen sein muss, weil der Mensch längere Pflege braucht, um zu leben. Im späten neunzehnten Jahrhundert wurde Anaximander als der „erste Darwinist“ gefeiert, aber diese Charakterisierung ist nicht mehr allgemein anerkannt. Anaximanders Hypothese könnte in gewissem Sinne als „Evolution“ betrachtet werden, wenn auch nicht als darwinistische Hypothese [2].

Auch alte chinesische Denker wie Zhuang Zhou (ca. 369-286 v. Chr.), ein taoistischer Philosoph, brachten ihre Ideen zum Wandel biologischer Arten zum Ausdruck. Kennern der chinesischen Philosophie zufolge leugnet der Taoismus ausdrücklich die Fixiertheit, die Unflexibilität biologischer Spezies, und taoistische Philosophen spekulierten, dass Spezies als Reaktion auf unterschiedliche Umgebungen unterschiedliche Eigenschaften entwickelt hätten. Der Taoismus betrachtet den Menschen, die Natur und den Himmel in einem Zustand der „ständigen Transformation“, bekannt als das Tao.

Mittelalter: Christliche Rückschritte, islamische Offenheit im Denken

Im frühen Mittelalter war das klassische griechische Wissen für den Westen nahezu verloren gegangen. Während christliche Theologen behaupteten, dass die natürliche Welt Teil einer unveränderlich gestalteten Hierarchie sei, spekulierten allerdings einige Theologen dennoch, dass sich die Welt durch natürliche Prozesse entwickelt haben könnte. So stellte der Bischof und Theologe Augustinus von Hippo (354-430) fest, dass die Schöpfungsgeschichte der Genesis nicht zu wörtlich zu lesen sei. In seinem Buch „De Genesi ad litteram“ (Zur buchstäblichen Bedeutung der Genesis) führte er aus, dass in einigen Fällen neue Geschöpfe durch die „Zersetzung“ früherer Lebensformen entstanden sein könnten.

Obwohl in Europa nach dem Untergang des Römischen Reiches griechische und römische Entwicklungsideen ausgestorben sind, sind sie nicht den islamischen Philosophen und Wissenschaftlern verloren gegangen. Im „islamischen goldenen Zeitalter“ des 8. bis 13. Jahrhunderts erforschten die Philosophen die Naturgeschichte. In einigen von Ibn Chaldūns Gedanken wird die biologische Evolutionstheorie vorweggenommen, interpretieren etliche Experten. 1377 schrieb Ibn Chaldūn (1332-1406), ein arabischer Historiker und Politiker, zugleich ein Universalgelehrter,

Abbildung 2: Charles Darwin im Alter von 51 Jahren. Etwa mit diesem Alter veröffentlichte er seine Evolutionstheorie. Das Foto stammt von den Fotografen Maull und Fox. Es lässt sich nicht genau datieren, da die Aufzeichnungen zu dem Foto durch einen Brand zerstört wurden.

dass sich Menschen aus „der Welt der Affen“ entwickelten. Diese islamischen Ideen beinhalteten die Transmutation von nicht-lebenden zu lebenden: „von Mineral zu Pflanze, von Pflanze zu Tier und von Tier zu Mensch.“ Ibn Chaldūn schrieb in seinem Hauptwerk Muqaddima, die im Kairoer Druck von 1967 insgesamt 1475 Seiten umfasst: „Sodann sieh Dir die Schöpfung an. Wie es beginnt bei den Mineralien und wie es übergeht zu den Pflanzen und dann in schönster Weise und stufenweise zu den Tieren. Das Ende der Stufe der Mineralien ist verbunden mit dem Anfang der Stufe der Pflanzen. So sind die Dinge am Ende der Mineralienstufe verbunden mit Kraut und samenlosen Pflanzen, die sich auf der ersten Stufe der Pflanzenwelt befinden. Dattelpalme und Weinrebe, welche das Ende der Pflanzenwelt markieren, sind verbunden mit Schnecken und Schaltieren auf der ersten Stufe der Tierwelt, die nur den Tastsinn haben. In dieser Welt der Schöpfungen und Entstehungen bedeutet dieses „Verbunden-Sein“, dass die Dinge auf der letzten Stufe einer Gruppe das Potenzial haben, sich in die Dinge auf der ersten Stufe der nächsten Gruppe hin zu entwickeln. So breitete sich die Tierwelt aus, die Zahl der Tierarten nahm zu, und der stufenweise Prozess der Schöpfung führte schließlich zum Menschen, der zu denken und zu reflektieren vermag. Diese höhere Stufe des Menschen wurde erreicht aus der Welt der Affen, die zwar Klugheit und Wahrnehmung haben, aber noch nicht das Vermögen des aktuellen Denkens und Reflektierens erreicht haben. An diesem Punkt ist die erste Stufe des Menschen erreicht.“

Zeitalter der Aufklärung

Descartes

In der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts förderte René Descarte (1596-1650, ein französischer Philosoph, Mathematiker und Naturwissenschaftler) mit seiner „mechanische Philosophie“ die Verwendung der Metapher des Universums als einer Maschine, ein Begriff, der die wissenschaftliche Revolution kennzeichnen sollte. Zwischen 1650 und 1800 stellten einige Naturforscher wie Benoît de Maillet (1656-1738, ein französischer Diplomat, Reisender, Historiker und Geologe), Theorien her, die behaupteten, dass sich das Universum, die Erde und das Leben mechanisch ohne göttliche Führung entwickelt hätten. Als Veränderlichkeit der Arten (Transmutation der Arten) hat Jean Baptiste Lamarck (1744-1829, ein französischer Botaniker, Zoologe und Entwicklungsbiologe) ab 1809 seine Theorie bezeichnet, mit der er die Umwandlung einer Art in eine andere beschrieb. Der Begriff wird während des ganzen 19. Jahrhunderts für evolutionäre Vorstellungen benutzt, die Charles Darwins Theorie der natürlichen Selektion vorangingen. Transmutation war einer der Begriffe, der während des 19. Jahrhunderts gewöhnlich für evolutionäre Ideen verwendet wurde, bevor Charles Darwin sein Buch Über die Entstehung der Arten 1859 veröffentlicht hat. Vor Lamarck wurde der Begriff in der Alchemie verwendet, um die Umwandlung von gewöhnlichen Metallen in Gold zu beschreiben.

Lamarck glaubte nicht, dass alle Lebewesen einen gemeinsamen Vorfahren hätten, sondern dass einfache Formen des Lebens durch spontane Erzeugung kontinuierlich geschaffen wurden. Er nahm auch an, dass eine angeborene Lebenskraft die Spezies dazu trieb, im Laufe der Zeit immer komplexer zu werden, und entwickelte eine lineare Leiter der Komplexität, die mit der großen Seinskette verbunden war. Lamarck erkannte, dass sich Arten an ihre Umgebung anpassen. Er erklärte dies, indem er sagte, dass die gleiche angeborene Kraft, die die zunehmende Komplexität antreibt, dazu führte, dass sich die Organe eines Tieres (oder einer Pflanze) aufgrund des Gebrauchs oder Nichtgebrauchs dieser Organe veränderten, genauso wie sich die Bewegung auf die Muskeln auswirkt. Er argumentierte, dass diese Veränderungen von der nächsten Generation geerbt würden und eine langsame Anpassung an die Umwelt bewirken würden. Es war dieser sekundäre Mechanismus der Anpassung durch die Vererbung erworbener Eigenschaften, der als Lamarckismus bekannt wurde.

Charles Darwin

Heute gilt der britische Naturforscher Charles Robert Darwin (1809-1882; Abbildung 2) wegen seiner wesentlichen Beiträge zur Evolutionstheorie als einer der bedeutendsten Naturwissenschaftler. Darwins Beobachtungen einer langen Reise führten ihn dazu, Transmutation als einen Prozess der Divergenz und Verzweigung zu betrachten, anstatt die leiterartige Progression, die Jean-Baptiste Lamarck und andere vorstellten. Seine Ende 1831 begonnene und fast fünf Jahre andauernde Reise mit der HMS Beagle, die den jungen Darwin einmal um die Welt führte, war zugleich Schlüsselerlebnis und Grundlage für sein späteres Werk (Abbildung 3). Der breiten Öffentlichkeit wurde Darwin erstmals durch seinen 1839 herausgegebenen Reisebericht bekannt. Mit seiner Theorie über die Entstehung der Korallenriffe und weiteren geologischen Schriften erlangte er in wissenschaft-

lichen Kreisen die Anerkennung als Geologe. Seine Untersuchungen an den Rankenfußkrebsen (*Cirripedia*) verschafften ihm Mitte der 1850er Jahre zusätzlich einen Ruf als angesehener Zoologe und Taxonom.

Erasmus Darwin

In seinem Forscherdrang war Charles Darwin möglicherweise erblich vorbelastet: Einer seiner Großväter war Erasmus Darwin (1731-1802), ein britischer Dichter, Naturforscher, Arzt und Erfinder, der zu den führenden Intellektuellen des 18. Jahrhunderts zählte. Erasmus Darwin formulierte zahlreiche Ideen zur stammesgeschichtlichen Entwicklung der Organismen in seinem Werk „Zoonomia, or, The Laws of Organic Life“ (1794–1796). Dabei kamen ihm unter anderen Gedanken, die später auch sein Enkel Charles Darwin wieder aufgriff, so zum Beispiel die Idee, dass alles Lebendige von einem gemeinsamen Vorfahren abstamme. Bemerkenswert: Erasmus Darwins „Zoonomia“ wurde von der katholischen Kirche auf den „Index librorum prohibitorum“ gesetzt, eine Liste von Büchern, deren Lektüre als schwere Sünde galt, „The Origin of Species“ seines Enkels Charles Darwin hingegen nicht...

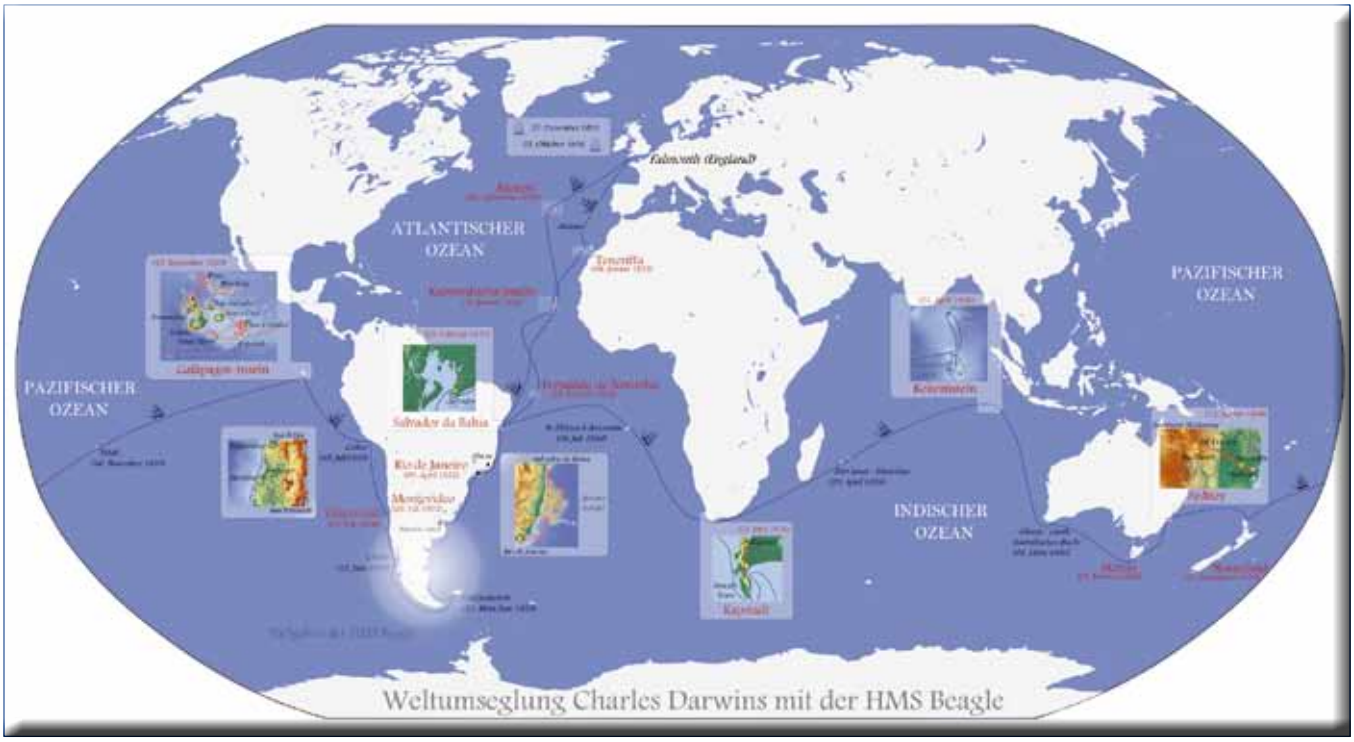
Ein Ausgangspunkt für Charles Darwin

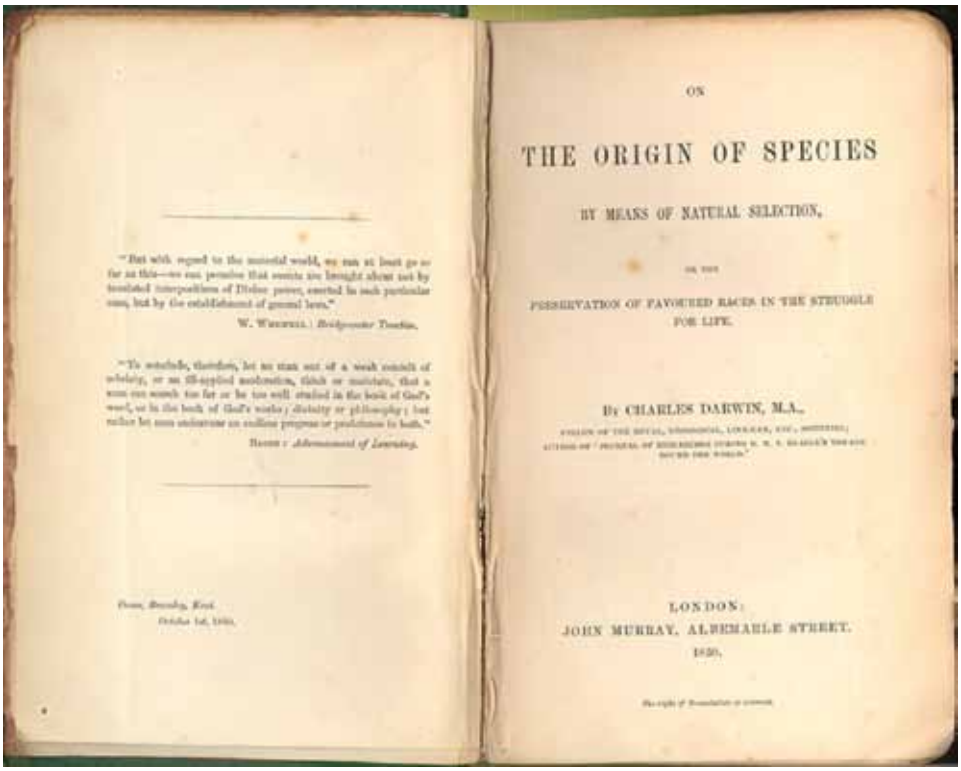
Charles Darwin war spätestens im Sommer 1837 von der Veränderlichkeit der Arten überzeugt und begann, Informationen zu diesem Thema zu sammeln. In den folgenden 15 Monaten entstand langsam und schrittweise die Theorie, die er erst 1858/1859 veröffentlichen sollte. Als Kristallisationspunkt für die Ausformulierung seiner Selektionstheorie erwies sich das Wachstumsgesetz, wie es Thomas Robert Malthus in seinem Essay on the Principle of Population formuliert hatte und den Darwin im September 1838 las. Die Theorie von Malthus geht von der Beobachtung aus, dass die Bevölkerungszahl (ohne Kontrolle oder äußere Beschränkung) exponentiell wächst, während die Nahrungsmittelproduktion nur linear wächst. Somit kann das exponentielle Wachstum nur für eine beschränkte Zeit aufrechterhalten werden und irgendwann kommt es zu einem Kampf um die beschränkten Ressourcen. Darwin erkannte, dass sich dieses Gesetz auch auf andere Arten anwenden ließ und ein solcher Konkurrenzkampf dazu führen würde, dass vorteilhafte Variationen erhalten blieben und unvorteilhafte Variationen aus der Population verschwänden. Dieser Mechanismus der Selektion erklärte die Veränderung und auch die Entstehung von neuen Arten. Damit hatte Darwin nach eigenen Worten eine „Theorie, mit der ich arbeiten konnte“.

Darwin hatte seine Überlegungen bereits 1842 in einer 35-seitigen Skizze dargelegt und arbeitete diese 1844 zu einem rund 230-seitigen Essay aus, den jedoch nur seine Frau Emma zu lesen bekam und den sie im Falle seines Todes veröffentlichen sollte. Beide Texte stimmten in Inhalt und Grundstruktur bereits mit dem 1859 veröffentlichten Buch „The Origin of Species“ überein.

Die nächsten Werke, die Darwin veröffentlichte, waren die Geologie der Vulkaninseln (Geological observations on the volcanic islands visited during the voyage of H.M.S. Beagle) 1844 und die Geologischen Beobachtungen in Südamerika (Geological observations on South America) 1846. Damit waren die

Abbildung 3: Die Stationen von Charles Darwins Weltumsegelung an Bord der HMS Beagle von 1831 bis 1836 (Abb.: Devil_m25/Google Maps-For-Free).




ON

THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE

PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE.

BY CHARLES DARWIN, M.A.,

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1859.

Abbildung 4: Die Coverseiten der 1. Auflage von 1859 des Buchs „On the Origion of Species".

Sammlungen seiner Weltreise nach zehn Jahren aufgearbeitet, mit Ausnahme eines seltsamen Exemplars der Rankenfußkrebse. Aus der Beschreibung dieser Art entwickelte sich eine acht Jahre dauernde Bearbeitung aller bekannten lebenden und fossilen Arten der gesamten Teilklasse Cirripedia. Diese Arbeit, die er in zwei dicken Bänden über die lebenden und zwei schmalen Bänden über die fossilen Vertreter publizierte, machte ihn zu einem anerkannten Taxonomen, und er erhielt für sie 1854 die Royal Medal. Er erhielt Sammlungen aus ganz Europa, den USA und allen britischen Kolonien. Darwin selbst erkannte während der Arbeit die Bedeutung der Variation und des Individuums.

Nach Beendigung der Arbeit an den Rankenfußkrebsen nahm Darwin 1854 die Arbeit an der Evolutionstheorie wieder auf. In diesen Jahren führte er unzählige Experimente durch.

Der lange Weg zum „Origin of Species"

Zu Darwins Freunden zählten insbesondere der britische Geologe Charles Lyell (1797-1875) sowie der Botaniker Joseph Dalton Hooker (1817-1911). Lyell, dem Darwin vieles über seine Ansichten mitteilte, drängte Darwin 1856 dazu, seine Erkenntnisse zu publizieren, damit ihm nicht jemand anders zuvorkomme. Grund für dieses Drängen war der Aufsatz von Alfred Russel Wallace „On the Law which has regulated the introduction of New Species" (1855). Darwins Arbeit zog sich allerdings aufgrund des umfangreichen Materials hin, im März 1858 waren zehn Kapitel, rund zwei Drittel des geplanten Umfangs, fertig.

Wie berechtigt Lyells Drängen auf Publikation war, zeigte sich, als Darwin im Juni 1858 Post von Wallace von der Molukken-Insel Ternate bekam mit einem Manuskript namens „On the Tendency of Varieties to depart indefinitely from the Original Type". Das Werk enthielt im Wesentlichen die gleichen Erklärungsmuster wie Darwins eigene Arbeit. Es verwendete den Begriff „struggle for existence" und stützte sich auf die Arbeiten von Lyell, Malthus, Lamarck und die Vestiges von Robert Chambers. Wallace bat Darwin um Weiterleitung des Manuskripts an Lyell, ohne jedoch eine mögliche Veröffentlichung zu erwähnen. Obwohl Darwin um seine Priorität bei der Veröffentlichung fürchtete, leitete er das Manuskript weiter. Da sein jüngster Sohn Charles Waring am 23. Juni an Scharlach erkrankte und wenige Tage später starb, überließ Darwin die Angelegenheit seinen Freunden Lyell und Hooker. Diese fanden die Lösung in einem gentlemanly agreement, das eine gemeinsame Vorstellung der Arbeiten Wallaces und Darwins beinhaltete, die am 1. Juli 1858 in einer Sitzung der Linnean Society stattfand. Weder die Verlesung noch der folgende Druck des Vortrages führte zu wesentlichen Reaktionen.

Anstatt sein Buch Natural Selection zu beenden, was zu lange gedauert hätte, entschloss sich Darwin, eine Zusammenfassung des Buches zu publizieren. Aus dem geplanten Aufsatz wurde letztendlich wiederum ein Buch von rund 155 000 Wörtern. Hooker las und korrigierte das Manuskript. Der Verleger John Murray akzeptierte auf Vermittlung Lyells das Manuskript ungesehen und übernahm sogar die Kosten von 72 Pfund, die allein Darwins Änderungen in den Korrekturfahnen verursachten. Die Erstauflage wurde von den ursprünglich geplanten 500 auf 1250 erhöht. Am 22. November 1859 ging die vollständig vorbestellte Auflage von „On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life" (Die Entstehung der Arten) an den Handel und kam am 24. November in den Verkauf (Abbildung 4). Im Buch legte Darwin im Wesentlichen fünf Theorien dar:

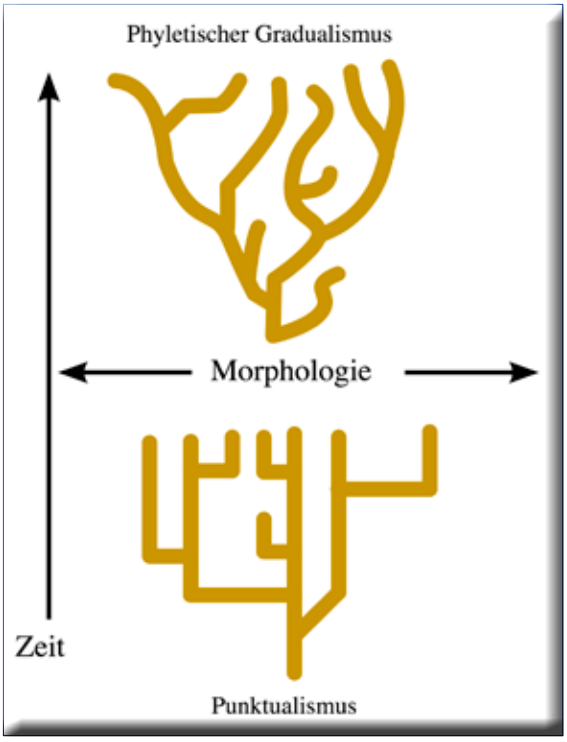
- die Evolution als solche, die Veränderlichkeit der Arten;
- die gemeinsame Abstammung aller Lebewesen;
- den Gradualismus, die Änderung durch kleinste Schritte;
- Vermehrung der Arten beziehungsweise Artbildung in Populationen
- und die natürliche Selektion als wichtigsten, wenn auch nicht einzigen Mechanismus der Evolution.

Der Gradualismus hat zwei unterschiedliche Bedeutungen. Im Kontext der Evolutionsrate bedeutet Gradualismus, dass die Evolutionsrate konstant ist (phyletischer Gradualismus). Im Kontext der Evolution von Adaptionen bedeutet Gradualismus, dass Adaptionen sich über viele Zwischenschritte bilden und nicht sprunghaft erscheinen (Abbildung 5). Der phyletische Gradualismus liegt dann vor, wenn die Evolutionsrate konstant ist. Ist die Evolutionsrate innerhalb einer Art langsamer als bei der Entstehung neuer Arten, spricht man stattdessen von Punktualismus. Während die darwinistische Evolutionstheorie nicht auf den phyletischen Gradualismus angewiesen ist, ist der Gradualismus im Zusammenhang mit der Evolution von Adaptionen ein alternativloser Bestandteil. Darwin und alle nachfolgenden Versionen des Darwinismus waren gradualistisch in Bezug auf die Evolution von Adaptionen, aber nicht in Bezug auf die Evolutionsrate. Die einzige Bedingung, welche die Evolutionstheorie an die Evolutionsrate stellt, ist, dass Fossilien nicht schneller evolvieren dürfen als die schnellsten experimentell nachgewiesenen und auf normaler genetischer Variation beruhenden Evolutionsraten. Alle bis dato bekannten Fossilevolutionsraten sind jedoch langsamer als die aus genetischen Experimenten.

Die Aufnahme des „Origin of Species“

Die Tatsache der Evolution wurde in den nächsten Jahren in Wissenschaftskreisen praktisch universell akzeptiert, sehr viel weniger allerdings die natürliche Selektion. In den nächsten Jahren veröffentlichte Darwin noch drei bedeutsame Bücher, in denen er Aspekte der Evolutionstheorie wesentlich detaillierter ausarbeitete als im Buch „Über die Entstehung der Arten“.

Abbildung 5: Gradualismus und Punktualismus. Der phyletische Gradualismus liegt dann vor, wenn die Evolutionsrate konstant ist.



Einer der ersten und wichtigsten Naturforscher, der von der Realität der Evolution durch den „Origin„ überzeugt werden konnte, war der britische Anatom Thomas Henry Huxley. Huxley erkannte, dass Darwins Theorie im Gegensatz zu den früheren transmutatorischen Ideen von Jean-Baptiste Lamarck und den Überresten der natürlichen Schöpfungsgeschichte einen Mechanismus für die Evolution ohne übernatürliche Beteiligung lieferte, auch wenn Huxley selbst nicht vollkommen davon überzeugt war, dass die natürliche Selektion der Schlüsselmechanismus der Evolution war. Huxley würde das Eintreten für die Evolution zu einem Eckpfeiler des Programms des X-Clubs machen, um die Wissenschaft zu reformieren und zu professionalisieren, indem er die natürliche Theologie durch Naturalismus ersetzt und die Herrschaft der britischen Naturwissenschaft beendetvom Klerus. In den frühen 1870er Jahren in den englischsprachigen Ländern war die Evolution, teilweise dank dieser Bemühungen, zur wissenschaftlichen Haupterklärung für die Entstehung der Arten geworden. [90] In seiner Kampagne für die öffentliche und wissenschaftliche Akzeptanz von Darwins Theorie verwendete Huxley ausgiebig neue Beweise für die Evolution aus der Paläontologie. Dies beinhaltete Beweise dafür, dass sich Vögel aus Reptilien entwickelt hatten, einschließlich der Entdeckung des Archaeopteryx in Europa und einer Anzahl von Fossilien primitiver Vögel mit Zähnen, die in Nordamerika gefunden wurden.

Die Akzeptanz der Evolution unter Wissenschaftlern in nicht englischsprachigen Ländern wie Frankreich und den Ländern Südeuropas und Lateinamerikas war jedoch langsamer. Im späten 19. Jahrhundert kam zum Beispiel der Neo-Lamarckismus auf. Naturalisten betrachteten darin die Vererbung von erworbenen Eigenschaften als den wichtigsten evolutionären Mechanismus. Sie hielten den Lamarckismus für philosophisch höher als Darwins Idee der Selektion, die auf zufällige Variation einwirkte. Eine Ausnahme bildete Deutschland, wo beispielsweise August Weismann (1834-1914) diese Idee vertrat. In Deutschland starteten die Wissenschaftler ein ehrgeiziges Programm zur Rekonstruktion der evolutionären Geschichte des Lebens, basierend auf Morphologie und Embryologie.

Neuere Theorien

Im Laufe der Zeit haben sich differenzierte Evolutionstheorien gebildet. Ihr gemeinsames Anliegen war und ist es, die immer vielfältigeren Erkenntnisse der verschiedenen Naturwissenschaften in den Theorien zu berücksichtigen. Dennoch zeigen sich kontroverse Standpunkte. Zwei Theorien, deren Namen ähnlich klingen, mögen dies verdeutlichen.

Konvergenztheorie: Wat mutt, dat mutt

Da gibt es zum einen die Konvergenztheorie. Der Kern ihrer Aussage mit einem plattdeutschen Sprichwort gekennzeichnet: Wat mutt, dat mutt. Anders ausgedrückt: Was notwendig ist, entwickelt sich auch. Dabei können unterschiedliche Wege verfolgt werden.

Die Konvergenztheorie geht also von der Annahme aus, dass viele Funktionalitäten in der Evolution unabhängig entstanden sind. Beispiele sind die Flügel von Vögeln, Fledermäusen oder Hautflüglern oder das Auge. Flügel mussten entstehen, weil Luft existiert, Flossen mussten entstehen, weil Wasser existiert. Selbst innerhalb bestimmter Arten von Lebewesen (Taxa) wird konvergente Evolution angenommen, etwa bei den Flügelmustern von Schmetterlingen (Abbildung 6) oder den Mundwerkzeugen von Insekten. Hier ist es von ursprünglich beißend-kauenden Mundwerkzeugen zu verschiedenen abgeleiteten Funktionstypen gekommen, einerseits bei blütenbesuchenden Insekten die Ausbildung von Saugrüsseln, die sehr effizient Nektar aufnehmen können, andererseits die Ausbildung unterschiedlicher stechend-saugender Mundwerkzeuge.

Der Hauptvertreter der Konvergenztheorie ist der britische Paläontologe und Evolutionsbiologe Simon Conway Morris (geb. 1951). Er spricht hier auf Grund der physikalischen Bedingungen auf der Erde von funktionalen Zwängen. Das Leben entwickelt sich stabil, weil die Natur den Rahmen dafür bereitstellt. Die Richtung, die das Leben nimmt, ist damit auch zu einem bestimmten Grad voraussagbar, da sie unvermeidlich den selektiv-adaptiven Regeln folgt. .

Bezüglich der Entstehung des Menschen geht Conway Morris so weit zu sagen, dass der Mensch bereits mit dem Urknall angelegt war. Früher oder später musste die Evolution zwangsläufig bei einer intelligenten Spezies ankommen. Die Entwicklung zu Komplexität und Intelligenz ist Programm [3].

Kontingenztheorie: Der Zufall hat das Sagen

Der Konvergenztheorie steht die Kontingenztheorie gegenüber. Sie besagt, dass das Leben auf der Erde überwiegend von Zufällen (kontingenten Ereignissen) abhängig ist und nicht noch einmal so entstehen würde, wie es heute ist. Ihr Hauptvertreter ist der New Yorker Paläontologe und Evolutionsbiologie Stephen Jay Gould (1941-2002). Als Beobachtungsgrundlage dienen u.a. die vielen Lebensformen des Kambriums. Als Kambrium bezeichnet man den Zeitraum vor 541 bis 485,4 Millionen Jahren. Während dieser Zeit entstanden in der „Kambrischen Explosion“ vermutlich infolge veränderter Umweltbedingungen im Meer (u. a. erhöhter Sauerstoff-Anteil) fast alle heutigen Tierstämme. Dabei wird beobachtet, dass es nur wenige Arten zu einer adaptiven Radiation geschafft haben. Damit ist die Auffächerung einer wenig spezialisierten Art in mehrere stärker spezialisierte Arten durch Herausbildung spezifischer Anpassungen (Adaptationen) an vorhandene Umweltverhältnisse gemeint. Diejenigen Lebensformen, die damals überlebt haben, haben nicht aus Fitnessgründen und als Folge von Adaptation überlebt, sondern aus Zufall, sagt die Kontingenztheorie. Mit Zufall sind weniger mathematisch-stochastische Ereignisse, sondern nicht vorhersehbare Naturereignisse unterschiedlicher Art und Dimension gemeint, etwa der Meteoriteneinschlag an der Kreide-Tertiär-Grenze, aber auch geringfügige klimatische Temperaturschwankungen etc.

Abbildung 6: Mimikry in Schmetterlingen der Art *Heliconius mimicry,* hier gezeigt vier Formen von *H. numata*, zwei Formen von *H. melpomene* und die zwei übereinstimmenden imitierenden Formen von *H. erato*. Dies verdeutlicht die Vielfalt der Muster sowie die Mimikryassoziationen, die sich als weitgehend durch einen gemeinsamen genetischen Ort kontrolliert erweisen. Die Flügelmuster sind konvergent entstanden. Sie sind keine Variation eines gemeinsamen Vorfahren (Quelle: [1]).

Auch die Konvergenztheorie leugnet nicht den Einfluss von Kontingenzereignissen auf die Entwicklung des Lebens, wie etwa durch den Meteoriteneinschlag an der Kreide-Tertiär-Grenze, argumentiert aber, dass solche Zufallsereignisse allenfalls aufschiebende Wirkung haben. Die Kontingenztheorie behauptet hingegen im Weiteren, dass das Vorherrschen von Kontingenz gegenüber Konvergenz in der Evolution den Rahmen für den Verlauf des Lebens restriktiv einschränkt, weil unzählige alternative Formen unabhängig von Fitness aussterben. Kontingenz legt somit den Rahmen des Lebens auf der Erde fest (externe Constraints). Dass der Mensch in der Evolution entstehen konnte, hat in der Konsequenz der Kontingenztheorie im Vergleich zur Konvergenztheorie keine Vorbestimmung. Es gibt keinen zwangsläufigen evolutionären Weg dahin.

Untersuchungen und Beobachtungen zur Kontingenztheorie

Mittlerweile gibt es experimentelle Untersuchungen bzw. Beobachtungen, die die Kontingenztheorie stützen. Eine davon betrifft ***Anolis*-Echsen auf den karibischen Inseln** [4]. Der an der Harvard-Universität forschende Wissenschaftler Jonathan B. Losos hat mit Kollegen die *Anolis*-Arten auf vier karibischen Inseln als Testfall für die Theorie untersucht. Auf jeder dieser Inseln leben mehrere *Anolis*-Arten nebeneinander (sympatrisch). Dabei ist jeweils eine dieser Arten morphologisch in besonderer Weise an einen bestimmten Lebensraum angepasst, in der sie gegenüber den anderen überlegen ist.

Es können sechs solcher ökologischen Spezialisierungen unterschieden werden (für große Arten im Kronenraum, in Buschwerk und Gräsern, an Baumstämmen, an Baumstämme bis in den Kronenraum, auf dünnen Zweigen) die auf (nahezu) allen Inseln vorkommen (auf zwei Inseln fehlt jeweils einer dieser Typen). Bei der Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse (DNA-Stammbaum mit mitochondrialer DNA) zeigt sich, dass nicht die Habitatspezialisten untereinander am nächsten verwandt sind, sondern jeweils die auf derselben Insel zusammenlebenden Arten.

Dies ist am einfachsten dadurch erklärbar, dass sich derselbe Satz morphologischer Spezialisierungen auf jeder der Inseln jeweils unabhängig voneinander so entwickelt hat, dass sich die Arten in ihren Anpassungen jeweils exakt entsprechen. Schlussfolgerungen: Betrachtet man die Entwicklungen auf den Inseln als Ganzes, ist die Entwicklung streng deterministisch: dasselbe Resultat wird unabhängig von den Ausgangsbedingungen erreicht. Da die Reihenfolge der Artaufspaltungen aber auf jeder Insel verschieden ist, ist der Prozess bei Betrachtung nur der einzelnen Insel zufallsgetrieben.

Ein anderes Beispiel für eher zufällige Entwicklung fand man in **Polen bei Schnirkelschnecken** [5]. Zwei Forscher nutzen hier drei Populationen der Gehäuseschneckenart *Cepaea hortensis* (Abbildung 7) in drei polnischen Städten als natürliches Experiment. Die Schnecken sind hier vor relativ kurzer Zeit durch den Menschen eingeschleppt worden, sie bilden also Verbreitungsinseln außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebiets. Da vermutlich nur wenige Tiere begründend waren, gehen Unterschiede vermutlich vor allem auf erst seit der Einschleppung erfolgte Anpassungen zurück.

Abbildung 7: Die Garten-Bänderschnecke (*Cepaea hortensis*) gehört zur Familie der Schnirkelschnecken. In besonnten Lebensräumen haben die Tiere hellere Gehäuse.

Die Wissenschaftler vergleichen nun in jeder Stadt Schneckenhäuser jeweils einer Population in besonnten und schattigen Habitaten. Von Schnirkelschnecken ist bekannt, dass Tiere in besonnten Lebensräumen hellere Gehäuse besitzen als solche in beschatteten (Bedeutung für die Thermoregulation durch direkte Einstrahlung). Nun wurde in jeder der drei Städte beobachtet, dass in der Tat die Tiere in den schattigen Habitaten dunklere Gehäuse besitzen als diejenigen in besonnten. Dieser Effekt wurde aber jeweils auf andere Weise erreicht. Helle Schalen sind gelb, dunkle rosa getönt, zusätzlich kann das Gehäuse entweder keinen, oder einen, drei bzw. fünf dunkle Bänder tragen, wobei diese Formen in einer Population nebeneinander leben können (genetischer Polymorphismus). Obwohl in jeder Stadt tatsächlich die dunklen Tiere in beschatteten Habitaten überwiegen, wurde dies jeweils durch eine andere Kombination aus Farb- und Bändermorphen erreicht. Je nach zufäl-

Abbildung 8: Konnte sich an H_2S-haltigem Wasser anpassen: Der Atlantik-Kärpfling (*Poecilia mexicana*; Foto: Pfenninger).

liger genetischer Ausstattung der Gründerpopulation kann hier also dasselbe Ziel auf verschiedenen Wegen erreicht werden.

Ein **Laborexperiment mit *E.coli*-Stämmen** in Petrischalen gab ebenfalls interessante Aufschlüsse [6]. In einer Serie von Experimenten untersuchten die Mikrobiologen Richard E. Lenski, Michael Travisano und Kollegen Stämme des Darmbakteriums E.coli, eines der verbreitetsten genetischen Modellorganismen. In einem Experiment begründeten sie einen Klon von zwölf genetisch identischen Laborstämmen und ließen sie über 2000 Generationen auf Nährmedien wachsen, die arm an Glucose waren. Anschließend testeten sie die aufgrund dieser Selektion evolvierten Bakterien auf anderen Nährmedien, die an anderen Zuckern (Maltose und Laktose) verarmt waren.

Hier zeigten sie (trotz vorheriger identischer Selektion) wesentliche Fitness-Unterschiede, die sich bei längerer Kultur auf diesem Medium später dann wieder annäherten. Es stellte sich heraus sich, dass die Selektion im Glukose-verarmten Milieu im Detail ganz verschiedene genetische Veränderungen bewirkt hatte, die aber in ihrem Anpassungswert sehr ähnlich waren. Sie bewirkten aber deutliche Unterschiede, wenn sie im neuen Nährmedium getestet wurden. Die ähnlichen (aber nicht identischen) Anpassungen, die die Bakterien nach 2000 Generationen erreicht hatten, näherten sich nicht weiter aneinander an, wenn das Experiment auf 10 000 Generationen verlängert wurde. Obwohl also in allen Fällen auf identische Selektionsfaktoren ähnliche Anpassungen erfolgten, war der dabei im Detail eingeschlagene Weg untereinander vollkommen verschieden, was auf Zufallsabhängigkeit hindeutet.

Abbildung 9: Eine *Temnothorax americanus* –Ameise (Mitte) kämpft mit zwei *Temnothorax longispinosus*-Ameisen, um sie zu unterjochen (Foto: B. Feldmeyer).

Auch in jüngeren Forschungsergebnissen gibt es Belege, die die Kontingenztheorie stützen. Anhand von **zwei Populationen des Atlantik-Kärpflings** zeigen Wissenschaftler, dass diese sich jeweils durch eine andere zufällige Reihenfolge von Mutationen an ihre lebensfeindlichen Habitate anpassten [7] (Abbildung 8). Die Fische bevölkern Gewässer mit einem hohen Gehalt des hochgiftigen Schwefelwasserstoffs (H_2S). In den Quellgewässern Tacotalpa und Puyacatengo in Mexiko, die vulkanischen Ursprungs sind, liegen die Konzentration von Schwefelwasserstoff, der schon in geringen Konzentrationen tödlich sein kann, bei bis zu 190 Mikromol. Dennoch sind diese Gewässer besiedelt: Der Atlantik-Kärpfling (*Poecilia mexicana*) konnte diesen Lebensraum durch eine Veränderung seines Erbgutes für sich beanspruchen.

Man hat jetzt die Genome von zwei unabhängig voneinander entstandenen Populationen der Süßwasserfische und deren Anpassung an die hochgiftigen Schwefelwasserstoffhabitate analysiert. Die Ergebnisse stützen sehr stark die Kontingenztheorie: Die beiden an die schwefelwasserstoffhaltigen Gewässer angepassten Fischpopulationen ähneln sich zwar in ihrem Aussehen und ihrer Ökologie sehr stark, haben aber eine komplett unterschiedliche DNA-Basis. Die Anpassung an den Lebensraum hat sich – durch jeweils andere Mutationen des Erbgutes – unabhängig voneinander entwickelt. Die Fähigkeit diesen Lebensraum zu besiedeln, ist demnach kein ableitbares Merkmal dieser Art, sondern jeweils eine einzigartige Anpassung.

Einige Ameisenarten überfallen Wirtsarten und integrieren deren Nachkommen in ihre eigene Kolonie, um sich Vorteile zu verschaffen. Forscher haben kürzlich entdeckt, dass diese **Raubzüge bei nah verwandten *Temnothorax*-Ameisenarten jeweils durch unterschiedliche Gene gesteuert** werden [8]. Das spricht dafür, dass die Evolution nah verwandter Arten durch Veränderungen im Erbgut ein zufälliger Prozess ist, auf dem viele Wege zum gleichen Ziel führen. Die nordamerikanische Ameisenart *Temnothorax americanus* gehört zu einer Gruppe von Ameisen, die sich nahverwandte Ameisenarten untertan machen und für sich arbeiten lassen (Abbildung 9). Aufgabe der „Sklavenameisen“ ist es dann, die Brut der anderen Art zu betreuen und für Futter zu sorgen. Experimente zeigen, dass sich die Angriffsstrategien von *Temnothorax americanus* und ihrer Verwandten *Temnothorax dulocticus* und *Temnothorax pilagens* grundsätzlich ähneln. Im Detail verhalten sich die Ameisen beim Angriff jedoch unterschiedlich. Genanalysen zeigten, dass die unterschiedlichen Angriffsmethoden aus einer unterschiedlichen Steuerung der Gene resultieren. Die Ergebnisse legen nahe, dass

viele evolutionäre Anpassungen auf zufällige Mutationen zurückzuführen sind.

Untersuchungen und Beobachtungen zur Konvergenztheorie

Auch für die konkurrierende Konvergenztheorie, nach der ja bestimmte Entwicklungen zwangsläufig im Laufe der Evolution auftreten, finden sich jedoch Hinweise. So hat man jetzt Kennzeichen für eine sich wiederholende „parallele“ Evolution zumindest in kürzeren Zeitspannen von rund 1500 Jahren entdeckt [9]. Dazu untersuchte man genetische und phänotypische Veränderungen von sieben **unterschiedlichen Buntbarsch-Arten, die in Nicaragua** dieselben Kraterseen besiedelten. Die Kraterseen sind allein durch ihre erheblich geringere Größe nicht nur weniger komplex, sondern haben auch den Vorteil, dass ihr maximales Alter bekannt ist. Sie sind mit zwischen 1000 und 24 000 Jahren evolutionär sehr jung, was nochmals mehr Übersichtlichkeit garantiert. Außerdem sind die Kraterseen nicht mit der Außenwelt verbunden und so klein, dass geografische Distanzen innerhalb der Seen keine Rolle spielen. Das Ergebnis: Alle sieben Fischarten zeigen parallele evolutionäre Anpassungen an den gemeinsamen Lebensraum. Im Mittelpunkt der Untersuchung stand die Anpassung des Auges der sieben Fischarten an die Lichtbedingungen der Kraterseen (Abbildung 10).

Die sieben untersuchten Fischarten stammen ursprünglich aus den beiden großen Seen Nicaraguas und besiedelten von dort aus mehrere kleinere Kraterseen. Für die Evolutionsbiologie ist dies ein ideales Untersuchungsfeld: Schließlich können hier die jüngeren Fischpopulationen der Kraterseen mit ihren Artgenossen aus den älteren Populationen, die in den großen Seen Nicaraguas geblieben sind, verglichen werden.

Während die großen Seen trübes Wasser haben, das wenig Licht durchlässt, sind die Kraterseen kristallklar. Die Fischarten, die in diese Kraterseen übersiedelten, fanden sich daher in veränderten Lichtbedingungen wieder: Die Lichtbedingungen sind verschoben von langwelligem, rötlichem Licht hin zu kurzwelligem, blauem Licht. Die Forscher hatten daher die Vorhersage getroffen, dass die Fische ihre visuelle Sensitivität hin zu kürzeren Wellenlängen verändern werden – und das ist exakt, was sie vorgefunden haben. In den evolutionären Anpassungen des Auges an die veränderten Lichtbedingungen fanden die Biologen ein hervorragendes „natürliches Experiment“ unter den Buntbarschen. Schließlich mussten sich alle sieben untersuchten Fischarten, so unterschiedlich sie auch sind, an diesen einen gemeinsamen Faktor anpassen: ans Licht.

Man hat alle Gene, die in der Retina des Fischauges aktiv sind, bestimmt. Dann filterte man die Opsine heraus, die für das Farbsehen zuständig sind. Ein Opsin ist ein Protein des Sehpigments. Menschen besitzen nur drei verschiedene Opsine, eines für Rot, eines für Grün, eines für Blau. Buntbarsche verfügen hingegen über sieben verschiedene Opsine und damit über eine größere Vielfalt, um Farben wahrzunehmen. Typischerweise verwenden sie ebenfalls nur drei davon, aber wenn die Lichtbedingungen sich ändern, können sie ein anderes Set an Opsinen verwenden.

Abbildung 10: a) Amphilophus citrinellus, eine der sieben untersuchten Buntbarsch-Arten (Bild: Claudius Kratochwil). b) Vom Nicaraguasee aus besiedelten die Buntbarsch-Arten die kleineren und klareren Kraterseen. c) Kratersee Xiloá in Nicaragua. Das deutlich klarere Wasser führte zu evolutionären Anpassungen des Auges der Buntbarsch-Arten.

Wie also verlagert sich das jeweilige Set an Opsinen, das die Fische nutzen, durch die veränderten Lichtbedingungen des Kratersees? Ergebnis: Welche Opsine sich im Einzelnen verändert haben, unterscheidet sich zwar zwischen den unterschiedlichen Arten – aber alle veränderten sich in dieselbe Richtung, hin zu kürzeren Wellenlängen. Netto gesehen ist das Bild einheitlich. In ihrem „evolutionären Fahrplan“ nutzen die Arten im Detail zwar unterschiedliche Routen, aber das Ziel ist dasselbe. Gleiche Lebensräume haben bei sieben unterschiedlichen Fischarten zu gleichartigen evolutionären Anpassungen des Auges geführt.

Abbildung 11: Stichlingsmännchen aus dem Bodensee (unten) und einem Zufluss (oben). Gut erkennbar: die unterschiedlich starken Knochenplatten entlang des Körpers, die bei den Flussstichlingen reduziert sind (Foto: Uni Basel, M. Rösti).

Ob sich die Evolution nun exakt wiederholen mag, wenn wir die Zeit Milliarden Jahre zurückspulten, lässt sich nur mutmaßen. Die Evolutionsbiologen können mit ihren Buntbarsch-Untersuchungen jedoch zeigen, dass sich für kürzere Zeitspannen von mehreren tausend Jahren sehr wohl Vorhersagen treffen lassen, wie sich Arten wiederholt und in ähnlicher Weise an neue Umweltbedingungen anpassen werden. Zum Beispiel in Bezug auf den Klimawandel erlauben solche Studien nach Auffassung der Wissenschaftler, genauere Prognosen zu liefern, wie sich Arten anpassen werden.

Die Buntbarsche in den Kraterseen wiesen noch andere Veränderungen auf, die auf eine konvergente Evolution schließen lassen [10]. Das Ergebnis aufgrund statistischer Methoden, von Literatur und einer großen Anzahl genetischer Marker lässt sich so zusammenfassen: Je unähnlicher der Kratersee dem großen See der Urpopulation, desto unähnlicher die Fische. Das bedeutet: Die unterschiedlichen Habitate stellen sich – im Gegensatz zu den demografischen Kriterien – als entscheidender Faktor für die Diversität heraus. Die Daten der Wissenschaftler zeigen, dass sich die Körperform aller Kraterpopulationen gegenüber der Ursprungspopulation hauptsächlich in dieselbe Richtung verändert hat: Fische in den Kraterseen haben immer einen eher langgestreckten Körper als die in den großen Seen.

Als Beleg für die Bedeutung der ökologischen Faktoren gilt gleichfalls, dass die Diversität der Körperformen unter den verschiedenen Kraterseen mit deren durchschnittlicher Tiefe in Verbindung steht. Je tiefer ein See, desto wahrscheinlicher gibt es mehr unterschiedliche ökologische Nischen. Dies alles liefert starke Belege für die Annahme: Evolution ist – unter bestimmten Bedingungen – vorhersagbar.

Auch **Erbgutanalysen des Dreistachligen Stichlings im und um den Bodensee** untermauern: Heute unabhängige, aber ähnliche Flusspopulationen dieser Fischart sind Überbleibsel der Urpopulation des gesamten Bodenseegebietes; dies gibt einen Hinweis in Richtung Konvergenztheorie [11]. Der Dreistachlige Stichling ist ein beliebter Modellorganismus in der Evolutionsbiologie, da er in verschiedenen Lebensräumen (Habitaten) der nördlichen Hemisphäre vorkommt und sich entsprechend vielseitig an sie angepasst hat (Abbildung 11). Da seine Lebensräume frühestens vor 12 000 Jahren vom Eis der letzten Eiszeit befreit wurden, sind die im Süsswasser vorkommenden Stichlingspopulationen relativ jung. Denn erst diese klimatische Veränderung ermöglichte den ursprünglich im Meer lebenden Stichlingen die Kolonisierung der Süßgewässer.

In ihrer Studie haben Evolutionsbiologen das Erbgut Dutzender Stichlinge aus dem Bodensee, dem größten Binnengewässer Europas, und seinen Zuflüssen untersucht – aus zwei Lebensräumen, die an ihre Bewohner ganz unterschiedliche Anforderungen stellen. Daher unterscheiden sich die Populationen im Erscheinungsbild auch stark: So weisen etwa Seestichlinge entlang ihres Körpers stärker ausgebildete Knochenplatten auf – eine Anpassung zum Schutz vor spezifischen Fressfeinden im See.

Die untersuchten Stichlingspopulationen der Zuflüsse sind durch den Bodensee geografisch klar voneinander getrennt, was eine unabhängige Kolonisierung dieser Seezuflüsse durch Stichlinge aus dem See und deren Anpassung an die jeweils vorherrschenden Flussbedingungen nahelegt. Doch die Studie fördert eine ganz andere Evolutionsgeschichte zutage, jene der „ökologischen Vikarianz“ – der Trennung einer ursprünglich durchgängig verbreiteten Population durch unterschiedliche Lebensräume: Die Stichlingspopulationen in den teils sehr kleinen Zuflüssen sind genetisch vielfältiger als die viel größere Seepopulation». Weitere Analysen mithilfe von genetischen Daten bestätigen, dass nicht die Flussstichlinge, sondern die Seepopulation die evolutiv am stärksten modifizierteste und damit die jüngste Population im Bodenseegebiet ist.

Die Erklärung: Das gesamte Gebiet, samt See und Zuflüssen, wurde vor wenigen 1000 Jahren von Stichlingen besiedelt, die bereits an die Lebensweise im Fluss angepasst waren – vermutlich über die Donau vom Schwarzen Meer her kommend. Darauf passten sich besonders die Stichlinge im See an ihren neuen Lebensraum an. Aufgrund der durch diese Anpassung besonders starken Selektion ist die genetische Diversität in der Seepopulation noch heute stark reduziert. Anders sieht es bei den Stichlinge in den Zuflüssen aus, die schon seit Beginn der Kolonisierung des Bodenseeraums gut an ihr fließendes Habitat angepasst waren; das erklärt ihre relativ hohe genetische Diversität.

Mit diesem Szenario übereinstimmend, konnten die Forscher in vielen Regionen des Erbguts der Seepopulation stärkere Spuren natürlicher Selektion nachweisen. Dies liefert auch eine Erklärung dafür, weshalb das Erbgut zweier voneinander weit entfernter Flusspopulationen – eine auf der deutschen und eine auf

der schweizerischen Seeseite – ähnlicher ist als im jeweiligen Vergleich mit der direkt anliegenden Seepopulation.

Die Studie stützt auch eine mit der Konvergenztheorie einhergehende Auffassung, dass die evolutive Anpassung an einen neuen Lebensraum viele Veränderungen des Erbguts erfordert. Diese können bei den Bodensee-Stichlingen jedoch unmöglich in der gegebenen Zeit durch zufällige Mutationen neu entstanden sein. Die für das Leben im See vorteilhaften genetischen Varianten müssen daher schon von den das Bodenseegebiet ursprünglich besiedelnden Stichlingen mitgebracht worden sein.

Eine frühe Stärkung erfuhr die Konvergenztheorie aus **Erkenntnissen zur evolutionären Entwicklung des Auges**. Schon Darwin stellte sich der Frage, wie das Auge evolutionär entstanden sein konnte, wenn es aus so vielen „unnachahmlichen Vorrichtungen" besteht, die scheinbar erst in ihrer rezenten Form (in höchster Entwicklungsstufe) und Funktion ein funktionierendes System ergeben können. Obgleich an dieser Sichtweise lange festgehalten wurde, hat sie sich als falsch erwiesen. Ein einfach gebautes Flachauge oder das aus ihm entstandene Grubenauge kann ebenfalls funktionieren.

Die Schwierigkeiten, das aus seinen sich ergänzenden Einzelteilen bestehende Auge evolutionär erklären zu können, hielten nach Darwins Tod noch mehr als 100 Jahre an. Nach der noch heute verbreiteten Lehre des Evolutionstheoretikers Ernst Mayr (1904-2005) ist das Auge in der Evolution mehr als 40 mal völlig unabhängig, konvergent, entstanden [12]. Neuere Studien gehen sogar von 50 bis 100 facher Evolution des bilderzeugenden Auges aus.

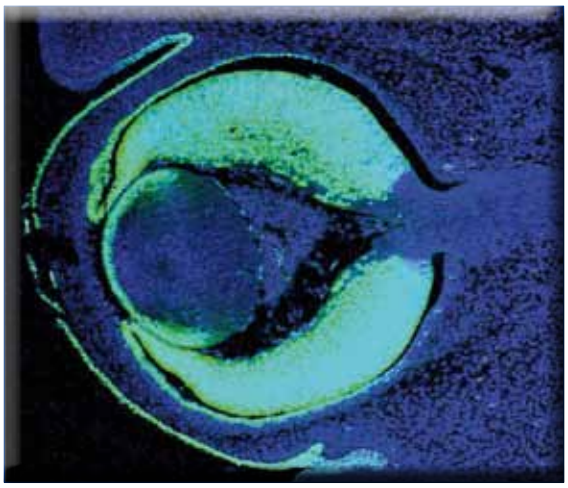
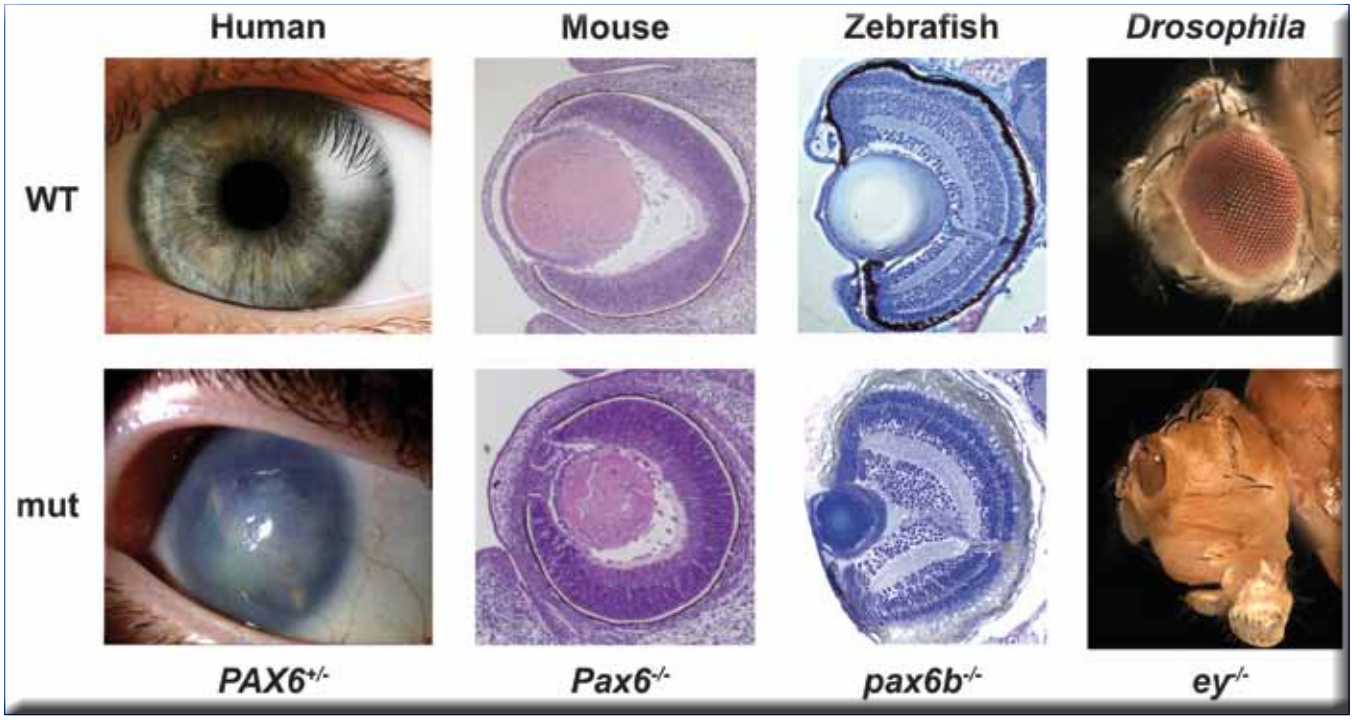


Abbildung 12: Pax6-Expression im Auge der Maus (grün fluoreszierend).

Ein Durchbruch in der Erkenntnis der Augenevolution erfolgte in den 1990er Jahren mit den Arbeiten des Schweizer Entwicklungsbiologen Walter Gehring (1939-2014). Gehrings Team entdeckte 1995 das Mastergen Pax6, das in allen Tieren eine Initialfunktion für die embryonale Augenentwicklung darstellt (Abbildung 12, Abbildung 13). Es nahm schnell eine Sonderstellung als *das* Masterkontrollgen für die Evo-

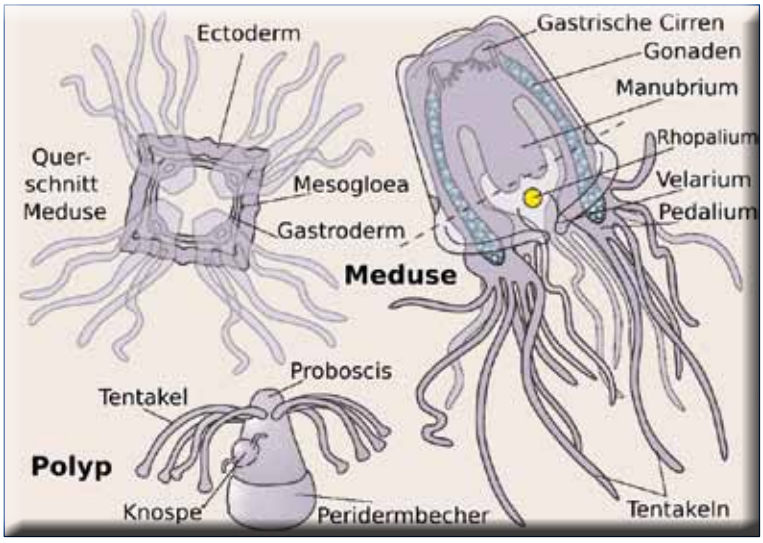
Abbildung 13: Pax6 - Mutationen führen zu ähnlichen phänotypischen Änderungen der Augenmorphologie und -funktion bei einer großen Anzahl von Arten. Die Abbildung zeigt Phänotypen von Wildtyp- (oben) und Pax6-Ortholog-Mutationen (unten) in Mensch, Maus, Zebrafisch und Fliege. Demnach können menschliche Mutationen zu Aniridie (Fehlen von Iris), Hornhauttrübung (Aniridie-bedingte Keratopathie), Katarakt (Linsentrübung), Glaukom und langfristiger Netzhautdegeneration führen. Bei der Maus zeigen die Mutanten eine extreme Mikrophthalmie mit Linsen- bzw. Hornhauttrübung und Irisanomalie, und es gibt einen großen Pfropf aus persistenten Epithelzellen, der zwischen der Hornhaut und der Linse verbleibt. Bei Zebrafischen exprimieren die Mutanten einen variablen und modifizierbaren Phänotyp, der aus verminderter Augengröße, reduzierter Linsengröße und Fehlbildung der Netzhaut besteht. Drosophila ey (ein Pax6-Ortholog-Mutationen verursachen einen Verlust der Augenentwicklung (Abb.: [13]).



lution und Entwicklung aller Augentypen ein. Ein Masterkontrollgen stößt die Expression weiterer Gene an, das können im Fall des Auges mehrere hundert sein. Ferner können nachgelagerte Induktionen folgen, die wieder mit neuen Mastergenen beginnen und eine weitere Kette von Genexpressionen nach sich ziehen oder Genregulationsnetzwerke auslösen. Damit wurde die Sicht auf die Evolution des Auges grundlegend neu ausgerichtet, da Gehring nach seiner Entdeckung die Hypothese vertritt, das Auge sei in der Tierwelt nur einmal, also homolog entstanden [14], also weder konvergent (*mehrfach* unabhängig aufgrund der zwingenden Randbedingungen) noch kontingent, also zufällig. In jedem Fall gab die Entdeckung Gehrings der in den 1990er Jahren entstehenden Disziplin der Evolutionären Entwicklungsbiologie (Evo-Devo) von der genetischen Seite starken Auftrieb.

Den gesammelten Erkenntnissen zufolge zufolge hat das Wirbeltierauge eine andere evolutionäre Herkunft als etwa das Facettenauge des Insekts, das Lochauge urtümlicher Kopffüßer oder andere Augentypen. Genauer betrachtet zeigt sich heute, dass einerseits der genetische Ursprung aller Augentypen, die Genregulationsnetzwerke, auffallend gleich sind, was für eine homologe, also abgeleitete Entstehung der Augentypen spricht. Andererseits unterscheiden sich die „Konstruktionen“, also die kombinierte Verwendung aller beteiligten Gene und die Reihenfolge ihrer Aktivierung und damit auch die Entwicklungspfade stark voneinander. Es entstanden unterschiedliche Gewebearten und Funktionseinheiten. Somit kann die Evolution des Auges im Sinne Mayrs zumindest in Teilaspekten durchaus auch als unabhängig oder konvergent gesehen werden [15]. Auf der einen Seite steht heute also die Ansicht, dass das Auge einen gemeinsamen Vorgänger besitzt, das heißt, es hat einen monophyletischen (auf eine Stammform zurückgehenden) Ursprung. Seine ähnlichen Komponenten, etwa beim Wirbeltier und Insekt, sind danach homolog vererbt. Vor allem die phänotypischen Ergebnisse gemeinsamer Genkaskaden sind nach dieser Auffassung homolog (mit übereinstimmenden Merkmalen ausgestattet), also in Abhängigkeit von einem gemeinsamen Vorfahren entstanden. Dies ist allerdings nicht zwingend. Auf der anderen Seite wird heute auch die Auffassung vertreten, das Auge habe polyphyletische Ursprünge (also keine gemeinsame Stammform), wobei die ähnlichen Eigenschaften (Linse, Netzhaut, Fotorezeptoren etc.) unabhängig voneinander erworben worden sind.

Abbildung 14: Lebenszyklus einer Würfelqualle (Cubozoa). Am Rand der Exumbrella, also an den Seitenflächen des Würfels bzw. Quaders sitzen perradial in Gruben vier keulen- oder kolbenförmige, relativ große Sinnesorgane, die Rhopalien. Phylogenetisch sind sie aus umgewandelten Tentakeln entstanden. Insgesamt sitzen auf den Rhopalia 24 Augen, je zwei Linsenaugen, zwei schlitzförmige Pigmentaugen und zwei grubenförmige Pigmentaugen sowie an der Basis des Rhopalium die Statozyste (Gleichgewichtsorgan). Die Augen sind quasi eingebettet in eine kompakte Masse aus Nervenzellen. Die Linsenaugen sind allerdings dem Schirminneren zugewandt und können nur schwarz-weiß sehen.



Diese Erkenntnis wurde neuerdings möglich auf Grundlage der Analyse von Würfelquallen-Augen (*Tripedalia cystophora*), einem Quallentyp mit 24 Augen rund um den quadratischen Schirm (Meduse, Abbildung 14) [16]. Dieses Quallenauge besitzt Linse, Hornhaut und Netzhaut. Die Quallen stehen systematisch weit entfernt vom Wirbeltier und seinen nächsten Vorfahren. Die Würfelqualle besitzt zwar trotz ihrer Entfernung im System der biologischen Entwicklung vom Wirbeltier einen Fotorezeptortyp, bei dem das Sehpigment in die Oberfläche eines Wimpernhärchens eingelagert ist, sowie ein zum Wirbeltier vergleichbares Übertragungssystem für die Weiterleitung von Lichtsignalen, was beides für Homologie spricht. Jedoch sind die wichtigsten Kristalline, die für die optischen Eigenschaften der Linse verantwortlich sind, auf andere Art entstanden als beim Wirbeltier, also konvergent. Die Frage nach der ein- oder mehrmaligen Entwicklung des Auges ist letztlich abhängig von der Definition des Auges und der Betrachtungsebene. Für das Vorhandensein von Homologie in der Biologie existieren klare Kriterien. Die Frage kann daher nicht allgemeingültig mit „homolog“ oder „konvergent“ beantwortet werden. Mit größter Wahrscheinlichkeit steht das Beispiel Linsenevolution für mehrfache Konvergenz in der Augenevolution (Abbildung 15).

Konvergente Evolution lässt sich auch molekularbiologisch nachweisen. In jüngster Zeit gelang dies mit Hefepilzen und Trypanosomen. Letztere sind tierische Einzeller, die als Parasiten in Wirbeltieren und als Krankheitserreger zum Beispiel der Schlafkrankheit beim Menschen bekannt sind. Aus Pilzen ist ein Proteinkomplex in der äußeren Mitochondrienmembran (Mitochondrien sind die „Kraftwerke“ der Zelle, siehe Abb. 17) bekannt, der das Zusammenfügen von Proteinen in der Außenmembran bewerkstelligt. Bisher war jedoch unklar, welche Proteine diese Aufgabe in anderen eukaryotischen Zellen übernehmen. In einer neuen Studie haben Wissenschaftler den entsprechenden Proteinkomplex in einem parasitischen Einzeller entdeckt und sind dabei

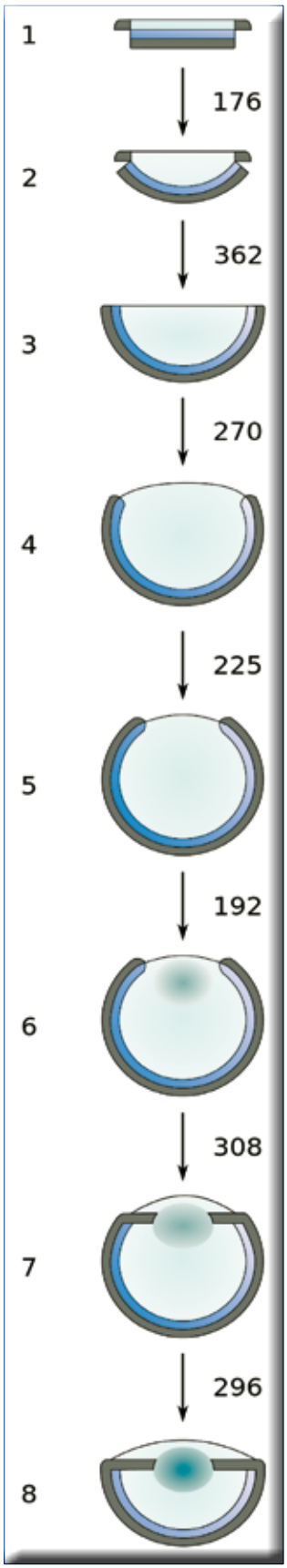


Abbildung 15: Modell der schrittweisen Evolution eines Linsenauges. Die Zahlen rechts geben die Anzahl evolutionärer Einzelschritte zwischen zwei Abbildungsstufen an.

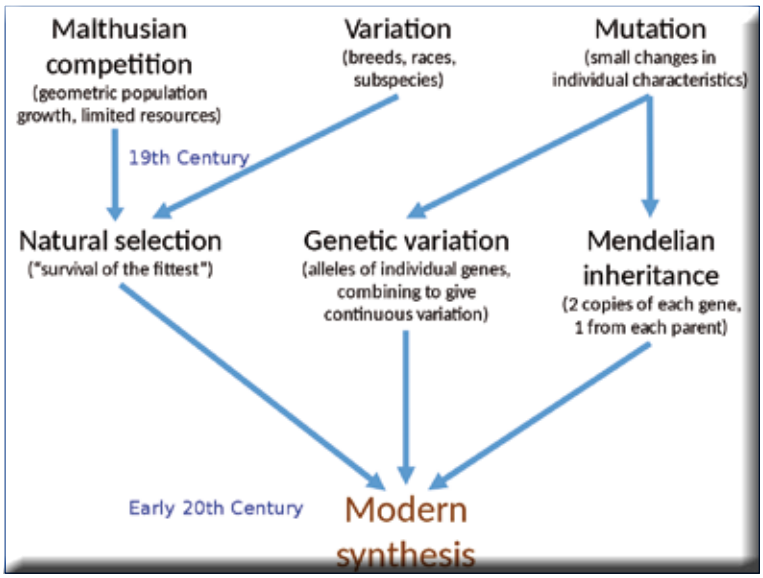


Abbildung 16: In der Populationsgenetik des frühen 20. Jahrhunderts bildeten sich mehrere wichtige Ideen über die Evolution zur modernen Synthese, einschließlich genetischer Variation , natürlicher Selektion und partikulärer (Mendelscher) Vererbung. Dies löste eine Vielzahl von nicht-darwinistischen Evolutionstheorien ab . Es vereinte jedoch nicht die gesamte Biologie und ließ Wissenschaftszweige wie den der Entwicklungsbiologie aus.

auf ein Beispiel konvergenter Evolution gestoßen [17]. Dass sich der Proteinkomplex Mim1/Mim2 aus Hefe und pATOM36 aus Trypanosomen entsprechen, bewiesen die Forscher durch wechselseitigen Tausch. Diese Proteinkomplexe ähneln sich weder in ihrer Zusammensetzung aus verschiedenen Aminosäurebausteinen noch in deren räumlicher Anordnung. Doch kann pATOM36 fast alle Funktionen wiederherstellen, die Hefezellen ohne Mim1/2 fehlen. Es ließ sich auch zeigen, dass dies auch umgekehrt funktioniert: Wenn bei Trypanosomen pATOM36 fehlt, kann es der Mim1/Mim2-Komplex ersetzen. Mim und pATOM36 sind die Produkte einer konvergenten Evolution. Sie entstanden erst, nachdem sich die Vorfahren der Pilze und Trypanosomen in verschiedene Entwicklungslinien aufgeteilt hatten

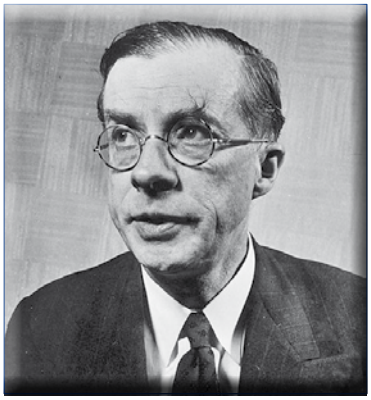
Neuere Evolutionstheorien

Die beschriebenen Beispiele zeigen: Es ist nicht sinnvoll, die Evolution als rein zufallsgesteuert oder als durch das Umfeld zwangsläufig in eine bestimmte Richtung gelenkt zu beschreiben. Von daher bemüht man sich, Theorien der Evolution aufzustellen, die ihr Fortschreiten besser erklären.

Synthetische Evolutionstheorie

Ein erster Schritt nach Darwins klassischer Evolutionstheorie war die „synthetische Evolutionstheorie“, insbesondere im englischsprachigen Raum auch „Theorie der modernen Synthese“ (modern synthesis; Abbildung 16) genannt. Julian Huxley (1887-1975; Abbildung 17) prägte den Begriff in seinem Buch Evolution: The Modern Synthesis von 1942. Huxley, ein britischer Evolutionsbiologe, der erste Direktor der UNESCO, ein Gründungsmitglied des World Wildlife Fund und der erste Präsident der British Humanist

Abbildung 17: Julian Huxley 1964. Ein erweiterter Evolutionsgedanke führte den britischen Biologen und ersten Generaldirektor der UNESCO hin zur Vision des evolutionären Humanismus (Foto: Niederländisches Nationalarchiv).



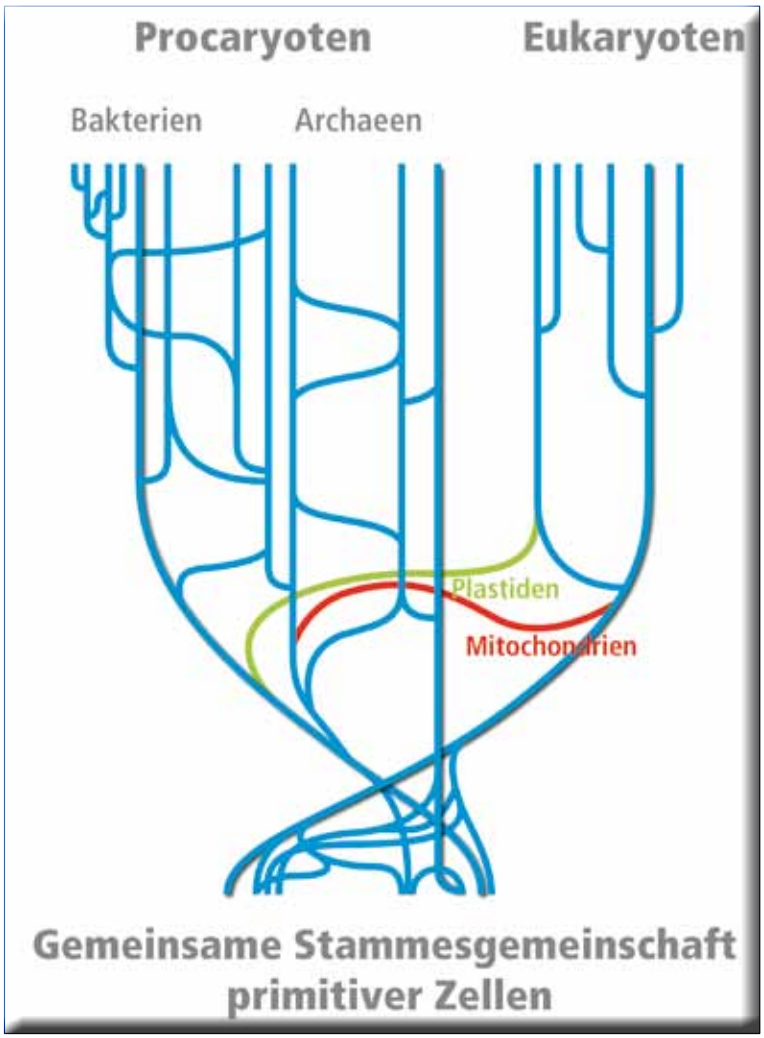


Abbildung 18: Dieser moderne Evolutionsbaum zeigt horizontalen Gentransfer zwischen Procaryoten (Lebewesen ohne Zellkern; griechisch „karyon": Kern) sowie die plötzliche Entstehung von Eukaryoten (Lebewesen mit Zellkern) nach der Endosymbiontentheorie. Beide Prozesse werden von der synthetischen Evolutionstheorie (moderne Synthese) nicht erfasst. Die Endosymbiontentheorie geht davon aus, dass Mitochondrien (Zellorganellen für die Regeneration von Adenosintriphosphat für die Energieversorgung über die Atmungskette) und Plastiden (Zellorganellen u.a. für die Photosynthese) sich aus eigenständigen prokaryotischen Lebewesen entwickelt haben. Im Zuge des Evolutionsprozesses sind diese Einzeller eine Endosymbiose mit einer anderen Zelle eingegangen, das heißt, sie leben in ihrer Wirtszelle zum gegenseitigen Vorteil. Auch heute noch kann man beobachten, dass amöboide Einzeller (also solche mit einer „weichen" Membran) Cyanobakterien aufnehmen, ohne sie zu verdauen. Das Zusammenspiel der beiden zellulären Organismen hat sich dann im Verlauf der Evolution zu einer gegenseitigen Abhängigkeit entwickelt, in der keiner der beiden Partner mehr ohne den anderen überleben konnte, das heißt, es entstand eine Symbiose. Diese wird Endosymbiose genannt. Die Abhängigkeit geht so weit, dass die Organellen Teile ihres (nicht mehr benötigten) genetischen Materials verloren haben oder die entsprechenden Gene teilweise in das Kern-Genom integriert wurden. Analysen der Genome deuten darauf hin, dass Plastiden von Cyanobakterien abstammen, während Mitochondrien von aeroben Proteobakterien abstammen.

Association, bestand auf der natürlichen Selektion als der wichtigsten Triebkraft in der Evolution. Die synthetische Evolutionstheorie befasst sich auch mit der Beziehung zwischen den weitreichenden Veränderungen der Makroevolution , die von Paläontologen beobachtet wurde, und der kleinräumigen Mikroevolution lokaler Populationen lebender Organismen. Die Ideen des 19. Jahrhunderts für die natürliche Selektion und die Mendelsche Genetik wurden zuvor Anfang des 20. Jahrhunderts mit der Populationsgenetik zusammengeführt. Populationsgenetik ist ein Teilgebiet der Genetik , das sich mit genetischen Unterschieden innerhalb und zwischen Populationen befasst und Teil der Evolutionsbiologie ist.

Julian Huxley stellte sich eine breite Synthese vieler Wissenschaften vor: Genetik, Entwicklungsphysiologie, Ökologie, Systematik, Paläontologie, Zytologie und mathematische Analyse der Biologie, und nahm an, dass die Evolution in verschiedenen Organismengruppen unterschiedlich ablaufen würde, je nachdem, wie ihr genetisches Material organisiert war. Seine Vision ging hin bis zu einem „evolutionären Humanismus". Das ist eine naturalistisch geprägte Strömung innerhalb der humanistischen Weltanschauungen, die den Menschen als Teil eines umfassenden Evolutionsprozesses sieht. Für Huxley hat die Wissenschaft zum ersten Mal die Position erreicht, um im Rahmen einer allgemeinen Theorie der Evolution nicht nur die biologische Evolution, sondern auch anorganische Entwicklungen wie die Sternenentwicklung auf der einen Seite, als auch menschliche und soziale Entwicklungen auf der anderen Seite zu erklären. Den Menschen sah Huxley dabei als das höchste Produkt der Evolution und zudem fähig, die Evolution zu kontrollieren und, beispielsweise durch Gentechnik am Menschen, voranzutreiben. Wesentliche Merkmale des evolutionären Humanismus sind eine kritisch-naturalistische Weltanschauung, Säkularismus und eine vernunftbasierte allgemeine Ethik, basierend auf Fairness, in Abgrenzung zur traditionellen, religiös geprägten Moral. Als Bruder des Schriftstellers Aldous Huxley und Enkel von Thomas Henry Huxley, der in der Durchsetzung der Lehre Darwins eine große Rolle gespielt hatte, prägte Julian Huxley die Idee des evolutionären Humanismus und des „Atheismus im Namen der Vernunft": „Gott ist eine vom Menschen erdachte Hypothese bei dem Versuch, mit dem Problem der Existenz fertigzuwerden." Im Jahr 1957 prägte er den Begriff „Transhumanismus" für die Ansicht, dass sich Menschen durch Wissenschaft und Technologie, aber auch vor allem durch die Verbesserung des sozialen Umfelds, verbessern können. Es gab jedoch viele konservative Gegner seines wissenschaftlichen Humanismus. Seine Vorstellung, das Bevölkerungswachstum durch Geburtenkontrolle einzuschränken, war der katholischen Kirche ein Gräuel.

Die synthetische Theorie gilt als monokausal im Vergleich zu Darwins Lehre. Während diese Theorie der 1940er Jahre den Wirkungsmechanismus Mutation/Rekombination-Selektion-Adaption stringent anwendet, hat Darwin zusätzliche Blickwinkel zugelassen, auch wenn er sie nur ungenügend erklären konnte. So hat Darwin angenommen, dass Umwelteinflüsse Auswirkungen auf die Vererbung haben können. Die synthetische Evolutionstheorie musste sich demzufolge im Laufe der Zeit – und mit neuen wissenschaftlichen

Erkenntnissen – immer mehr kritischen Stimmen beugen. In den 1950er-Jahren forderte der britische Biologe Conrad Hal Waddington (1905-1975) eine Erweiterung der Synthese, basierend auf seinen Arbeiten zu Epigenetik und genetischer Assimilation [18]. Zweifel an der Adaptation der Arten kam durch die Neutrale Theorie der molekularen Evolution des Japaners Motoo Kimura ab Ende der 1960er-Jahre auf. Nach dessen Theorie sind die meisten genetischen Mutation weder letal noch fitnessfördernd. Sie spielen also bei der Adaptation von Arten keine Rolle. Daraus folgt, dass zufällige Ereignisse wie die Gendrift für die Evolution der genetischen Information eine weitaus größere Rolle spielen, als solche Veränderungen, die durch Selektion getrieben werden [19]. In 1980er-Jahren argumentierte u. a. der amerikanische Paläontologen Stephen Jay Gould für eine erweiterte Synthese [20]. Diese Forderung wurde mit der Idee des Punktualismus begründet, einer Erklärung von diskontinuierlichen Änderungsraten und Sprüngen in Fossilreihen, sowie auf der Beobachtung, dass bei der Selektion der Arten große evolutionäre Änderungen gebildet werden.

Extended Evolutionary Synthesis, EES

Ein Ergebnis dieser Kritiken und der Bemühungen um eine Ausweitung der synthetischen Theorie ist die „erweiterte Synthese der Evolutionstheorie“ (Extended Evolutionary Synthesis, EES). Diesen Begriff etablierten anfänglich 16 Mitglieder einer Gruppe von Biologen und Biologie-Philosophen seit 2008. Diese Gruppe, genannt Altenberg-16, traf sich im Juli 2008 auf Einladung des Wiener Zoologen Gerd B. Müller (geb. 1953) am Konrad Lorenz Institut für Evolutions- und Kognitionsforschung (KLI) in Altenberg in Niederösterreich zu einem Symposium im Rahmen der „Altenberg Workshops in Theoretical Biology“. Ziel des Symposiums war, eine gemeinsame Grundlage dafür zu schaffen, wie die darwinistisch-mendelsche synthetische Evolutionstheorie in eine erweiterte Synthese in der Evolutionstheorie überführt werden könne [21].

EES bringt die Meinung zum Ausdruck, dass die bisherige synthetische Evolutionstheorie aus verschiedenen Gründen erweitert werden muss (Abbildung 18). Man argumentierte in Altenberg, dass die synthetische Evolutionstheorie eine Reihe von Faktoren außer Acht lasse. Viele dieser Faktoren seien erst im Lauf der letzten beiden Jahrzehnte in ihrer Bedeutung erkannt oder empirisch untersuchbar geworden:

- Die **Ontogenese** (Entwicklung eines einzelnen Organismus, Embryonalentwicklung) werde in der synthetische Evolutionstheorie als „Black Box“ behandelt. Die Herstellung phänotypischer Variation in der Entwicklung werde als gegeben angenommen. Die synthetische Evolutionstheorie berufe sich auf das Eintreten zufälliger Mutationen bei der Vererbung und die Frequenzen genetischer Varianten in Populationen. Wissenschaftler, die auf die Bedeutung der Entwicklung schon früh aufmerksam gemacht haben wie etwa Conrad Hal Waddington, seien von der synthetischen Evolutionstheorie nicht berücksichtigt worden.
- Vererbung werde im Vergleich zur primär Mendelschen genetischen Vererbungslehre der Synthetischen Evolutionstheorie jetzt in einem erweiterten Rahmen gesehen. Hinzugekommen seien **epigenetische Vererbungsformen**. Dabei sei DNA-Methylierung nur eine von mehreren neuen Sichten (siehe auch die Seiten 451 und 452).
- **Umwelteinflüsse**: Die synthetische Evolutionstheorie beruhe wesentlich auf der Annahme der Weismann-Barriere, nach der es nicht möglich sei, dass Keimzellen und damit die DNA für die nächste Generation durch Umwelteinflüsse vererbbar verändert werden könnten. Diese auch als neodarwinistisches Dogma bezeichnete Einschränkung gelte heute allgemein als überholt. Die moderne Evolutionsforschung kenne mittlerweile eine große Zahl empirischer Untersuchungen, wonach Umweltbedingungen die Evolution beeinflussen. Die Theorie der Nischenkonstruktion stelle einen essenziellen Pfeiler der EES dar. Sie zeige, wie Populationen von Organismen sich ihre eigene Umgebung erzeugen (z. B. Termitenbauten) und diese Umgebungseigenschaften ihrerseits wiederum die Evolution jener Lebewesen beeinflussen. Dies gelte z. B. auch für die Ausbreitung von Algen und die damit verbundene Sauerstoffproduktion in der Atmosphäre bis hin zum Menschen, der Kultur schaffe, in deren Umfeld sich seine eigene Evolution vollziehe [22].
- Genotyp-Phänotyp-Beziehung: Die synthetische Evolutionstheorie gehe noch davon aus, dass eine 1:1-Beziehung zwischen Genen und phänotypischen Merkmalen bestehe. Später sei diese Sicht gelockert worden. Die synthetische Evolutionstheorie bleibe jedoch auf eine deterministische Beziehung zwischen Genotyp und Phänotyp beschränkt. Die neuere Forschung zeige, dass sowohl auf Grund von Umwelteinflüssen während der Entwicklung (Plastizität) als auch wegen der emergenten Eigenschaften in der Entwicklung komplexer Systeme nicht mehr von einer deterministischen Beziehung gesprochen werden könne. Zitat: Vom individuellen Genom kann man niemals behaupten, dass es die Entwicklung kontrolliert. Entwicklung hängt in jedem Schritt von der vorher existierenden Struktur des Phänotyps ab, einer Struktur, die komplex determiniert ist durch eine lange Historie von Einflüssen sowohl des Genoms als auch der Umwelt [23].
- Die erweiterte Synthese füge dem Ansatz des Wirkens der natürlichen Selektion die Bedeutung entwicklungsbiologischer Komponenten bei (**Evo-Devo**; siehe weiter unten den Abschnitt „evolutionäre Entwicklungsbiologie“) und betone die Wirkung **interner Organisationsprinzipien** (Selbstorganisation; siehe z. B. weiter unten den Abschnitt „Dissipationsgetriebene Anpassung“).

Abbildung 19: Ein Beispiel für gerichtete Entwicklung ist Polydaktylie. Hier folgen die Häufigkeiten zusätzlicher Finger- und Zehenzahlen des Mutanten einer statistischen Verteilung mit einem Maximum. Die im Bild gezeigten sechs Finger (Postaxiale Polydaktylie) können durch die Entwicklung vollständig in die Anatomie der Hand integriert sein: Knochen, Muskeln, Blutgefäße und Größe des zusätzlichen Fingers.

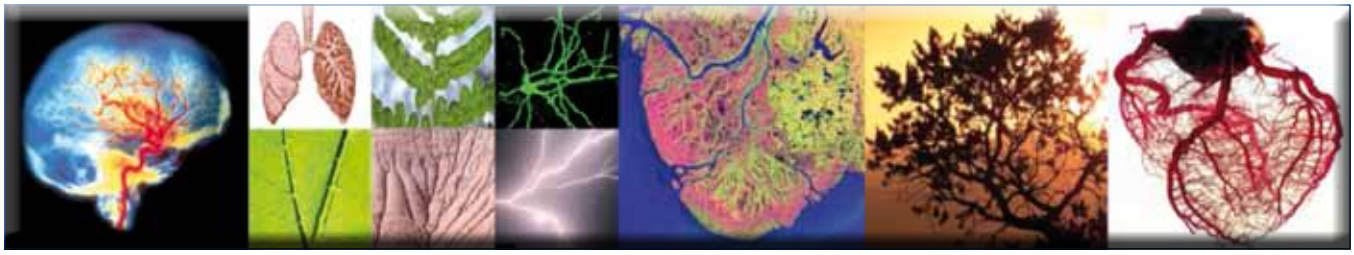
- **Nicht graduelle Variation:** Für die synthetische Evolutionstheorie vollziehe sich evolutiver Wandel ausschließlich in graduellen, kleinsten Schritten, die sich im Verlauf vieler Generationen zu phänotypisch größeren Variationen kumulieren könnten. Eine solche Sicht erteile der natürlichen Selektion ‚die Regie' über das, was adaptiv entstehe. Die evolutionäre Entwicklungsbiologie und die EES akzeptierten auch diskontinuierliche Formen der Variation und phänotypischer Innovation in der Evolution, hervorgerufen unter anderem durch Schwellenwerteffekte in der Entwicklung. Solche diskontinuierlichen Variationen würden in der klassischen Ansicht durch genetische Mutation und natürliche Selektion hervorgerufen, könnten aber auch durch direkte Umweltwirkungen auf die Embryonalentwicklung entstehen.
- **Gerichtete Entwicklung** (engl. biased development; siehe nebenstehenden Abschnitt „Gerichtete Entwicklung") beschreibt, wie die Richtung des evolutionären Wandels durch die nicht zufällige Struktur der Variation beeinflusst wird.

Die Kritiker der Begriffsinitiative zur EES kommen abschließend zu der Einschätzung, dass darüber diskutiert werden könne, ob diese Phänomene bereits ausreichend berücksichtigt seien. Sie plädieren alternativ dafür, dass die theoretischen Grundlagen festgelegt und verstärkt empirische Studien unternommen werden sollten, um die tatsächliche Bedeutung dieser Phänomene herauszufinden. Die Befürworter der EEShaben 2015 erklärt, dass die erweiterte Theorie nicht andersartige Gewichtungen von bereits Bekanntem darstellt, wie das von den Kritikern interpretiert wird, sondern eine eigene Theorie mit anderen Rahmenbedingungen bzw. Grundannahmen, neuer Interpretation von Forschungsergebnissen und neuartigen Voraussagemöglichkeiten. Die Befürworter behaupten zudem, dass die erweiterte Synthese notwendig ist, um die Konzepte und den Rahmen der Evolution in den biologischen Disziplinen zu erweitern. Im Oktober 2014 gab die Fachzeitschrift Nature beiden Seiten die Gelegenheit, jeweils eine ausführliche Stellungnahme zu veröffentlichen [24]. Zusammenfassend gelangten die Kritiker zu folgender Einschätzung der Begriffs-Initiative: „Wir können viel darüber diskutieren, ob all diese Phänomene nicht schon genug berücksichtigt wurden. Wir können aber auch die Ärmel hochkrempeln, uns an die Arbeit machen und ihre tatsächliche Bedeutung herausfinden, indem wir die theoretischen Grundlagen festlegen und eine solide Sammlung empirischer Studien aufbauen. Ewige Diskussionen bringen die Idee auch nicht weiter."

Gerichtete Entwickung

Gerichtete Entwicklung (nicht zu verwechseln mit dem Werkzeug „gerichtete Evolution"; siehe Seiten 442-445) besagt, dass in der Folge genetischer oder umweltbedingter Variation bestimmte Phänotypen wahrscheinlicher sind als andere. Gerichte Entwicklung wird als wichtiger evolutionärer Prozess gesehen, der Evolution erleichtert und in Richtung bestimmter Phänotypen lenkt. Bestimmte Entwicklungspfade erzeugen derartige parallele Evolution, die in der Standardtheorie als konvergente Evolution bekannt sind und der natürlichen Selektion zugeschrieben wurden. Diese gerichteten Phänotypen können jetzt aber nicht mehr mit passiven Constraints (Einschränkungen, Neben- oder Rahmenbedingungen), sondern mit aktiven, entwicklungsimmanenten Vorgängen erklärt werden [25].

Abbildung 20: Beispiele für verzweigte Strukturen, die sich nach dem Prinzip von „dissipation driven adaption" beschreiben lassen (Abb.: CLB-Archiv).



Es gibt zahlreiche Beispiele für gerichtete Variation. So zeigt etwa eine Gruppe von Tausendfüßern mit mehr als 1000 Arten ausschließlich ungerade Zahlen von Beinpaaren. Die Tatsache, dass bei diesen Tieren keine gerade Zahl von Beinpaaren zustande kommt, liegt im Mechanismus der Segmentierung während der Embryonalentwicklung begründet, der das nicht zulässt. Ein anderes Beispiel für gerichtete Entwicklung ist Polydaktylie. Hier folgen die Häufigkeiten zusätzlicher Finger- und Zehenzahlen des Mutanten einer statistischen Verteilung mit einem Maximum. Gerichtete Entwicklung ist in der EES eine Hauptquelle für Evolvierbarkeit und für die Erklärung ihrer Mechanismen, Verbreitung und Richtung.

Dissipations-getriebene Anpassung

Zu den neueren Arbeiten, die in der EES Berücksichtigung finden sollten, gehört sicherlich auch die Dissipations-getriebene Anpassung. Sie befasst sich mit physikalischen Prozessen der Selbstorganisation, die sowohl zur Ausbildung erster Lebensformen beitragen sollten, aber auch in vielen Strukturen der Natur wie auch der Technik und Soziologie zu finden sind.

Dazu ein kleiner beschreibender Ausflug in bekannte Beobachtungen: Eng mit Evolution, der Entwicklung, verbunden sind die Begriffe „Diversifizierung“ und „Differenzierung“. Sie geben Hinweise für zukünftige Entwicklungen. Haben bislang wenige Quellen dazu gedient, die Zivilisation mit Strom zu versorgen, erfolgt hier mit den regenerativen Energiequellen sowohl eine Diversifizierung wie auch eine Dezentralisierung. Gab es früher wenige Zeitungen, Bücher, Zeitschriften, ersticken wir heute geradezu in ihrer Vielfalt; in weitaus größerem Maße gilt das für die Informationen des Internets. Die Beispiele lassen sich beliebig erweitern. Das durch Differenzierung charakterisierte Wachstum, das ja schon beim Übergang des reinen Energie-Universums nach dem Urknall in eins mit einer Vielzahl von Elementarteilchen sichtbar wurde, zeichnet sich noch durch eine weitere Eigenschaft aus. Die Unterschiede in den Eigenschaften von Objekten, Entitäten, zwischen den Differenzierungsstufen sind deutlich größer als innerhalb solch einer Stufe: Die Natur etwa muss sich weniger anstrengen, weitere Bäume zu „erfinden“, nachdem schon mal einer da war. Und nach der Erfindung des Buchdrucks war es viel weniger aufwändig, eine Vielzahl der Bücher zu drucken. Marktlücken werden meistens vom großen Kuchen herausgeschnitten; das deutet ja schon der Namen an. Anders ausgedrückt: Je weiter ausgelaufen eine Evolutonsstufe ist – man könnte im Hinblick auf den Urknall auch sagen: je geringer die ursprüngliche Energiedichte wird, desto höher ist die Differenzierung von Objekten, Strukturen, Informationen in diesen Evolutionsstufen.

Zurück auf der Ebene der Physik formuliert Jeremy England (geb. 1982), Physiker am MIT in Boston, diesen Mechanismus als „dissipation-driven adaptation“, also dissipations-getriebene Anpassung. Dissipative Strukturen sind Nichtgleichgewichtsstrukturen, die in thermodynamisch nicht isolierten Systemen auftreten, d. h. in Systemen, die mit der Umgebung Stoffe oder Energie austauschen (Abbildung 20). Zu den entscheidenden Merkmalen der dissipativen Strukturen gehört die Stabilität gegenüber kleinen Störungen und ein großer Abstand vom Gleichgewicht. Bei starken Abweichungen vom thermodynamischen Gleichgewicht genügen die Systemvariablen nicht mehr linearen Gleichungen, sondern nichtlinearen dynamischen Gesetzen. Nichtlineare Systeme sind Systeme, welche auf Eingangssignale (Systemreize) nicht in jedem Bereich proportional antworten. Es gibt Ansätze zur Untersuchung nichtlinearer Systeme, und die wohl wichtigste Theorie dazu ist die Synergetik, formuliert beginnend in den 60er Jahren von dem deutschen Physiker Hermann Haken (geb. 1927). Sie beschreibt die Selbstorganisation von Systemen, die sich aus hinreichend vielen miteinander wechselwirkenden Einzelsystemen zusammensetzen und zu emergenten Vorgängen führen. Ein einprägsames Beispiel dafür ist die Ausbildung von Strukturen in von unten erhitzten Flüssigkeiten. Erreicht die Temperaturdifferenz – der Kontrollparameter – zwischen unterer und oberer Oberfläche einen kritischen Wert, setzt spontan eine Bewegung der Flüssigkeit ein, die zur Musterbildung führt (Bénard-Zellen; Abbildung 21).

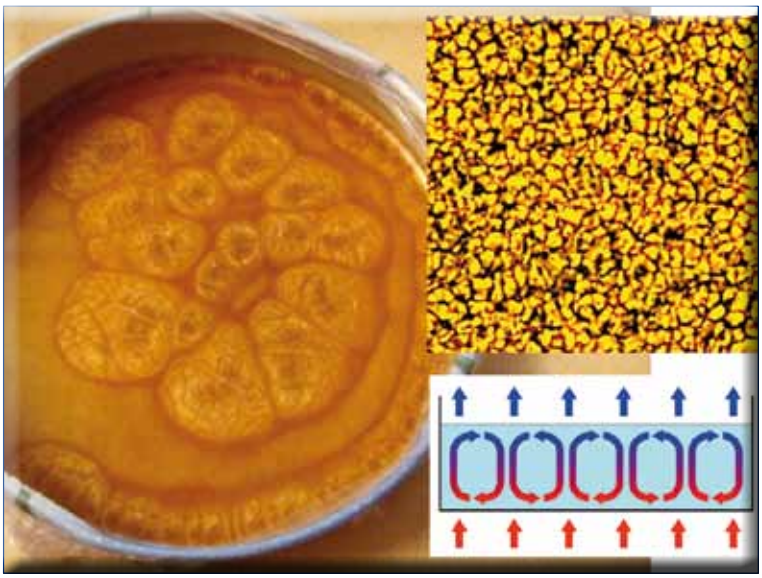


Abbildung 21: Wenn man Flüssigkeiten in einem Gravitationsfeld (also auf der Erde, nicht im Weltraum) erhitzt, bilden sich Konvektionsströme aus (kleines Prinzipbild), die verschiedene Muster bilden können. Durch Erwärmung verringert sich die Dichte, dadurch können entsprechende Volumenelemente aufsteigen. Einfache Rollen bis hin zu komplexen Mustern (u.a. Bénard-Zellen, eine bienenwabenartige fluide Zellstruktur) sind die Folge, abhängig vom Kontrollparameter Temperaturdifferenz zwischen unterer und oberer Oberfläche. Das große Bild zeigt einen ungewöhnlichen Versuch, solche Bénard-Zellen darzustellen: Goldfarbe wurde in einer flachen Schale in Aceton gelöst, dann bedeckt, um Zeit für eine Stabilisierung zu haben. Danach wurde der Deckel entfernt, mit dem Ergebnis, dass die Verdampfung des Acetons zur Abkühlung der oberen Flüssigkeitsschicht führt und so die Konvektion startet. Auch die Granulation auf der Sonnenoberfläche (kleines Bild oben) geht auf diesen Effekt zurück (Abb.: Eryan/ WikiRigaou/Nasa).

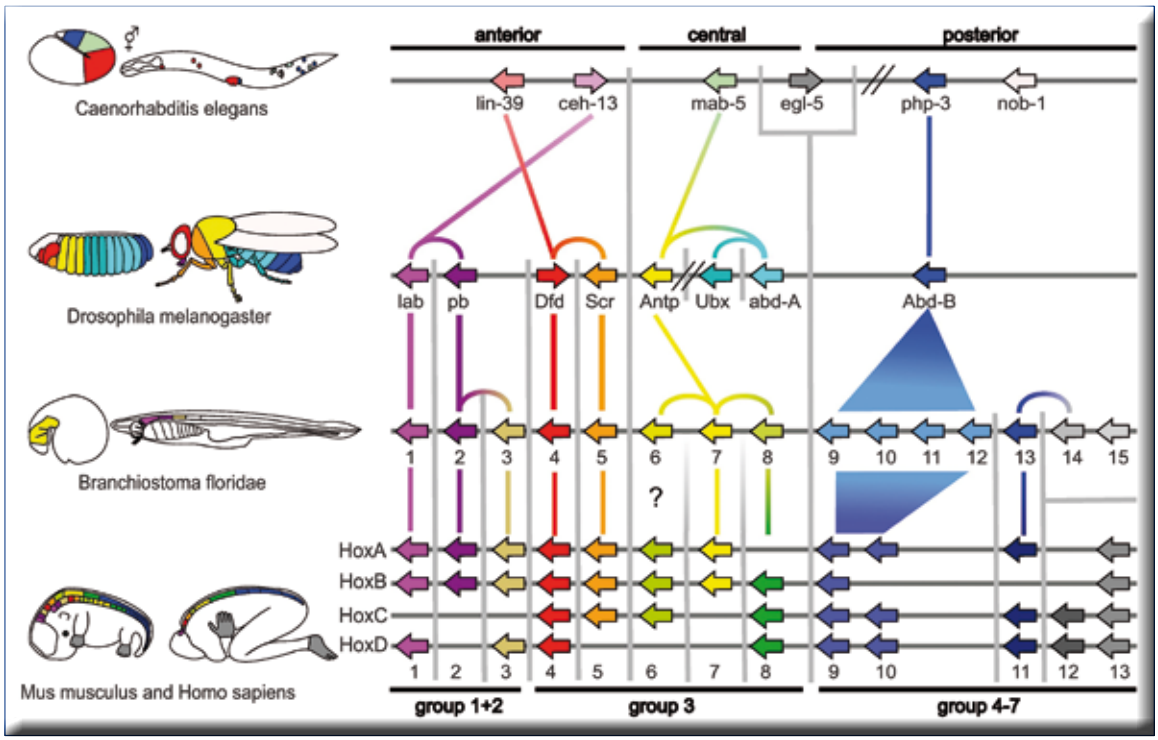


Abbildung 22: Evolutionäre Entwicklungsbiologie (Evolutionary developmental biology, Evo-Devo) entdeckte eine tiefe Homologie bei der Embryogenese so verschiedener Lebewesen wie Insekten und Vertebraten (Wirbeltiere; siehe auch Abbildung 13). Zwei Gene (oder Proteine) sind zueinander homolog, wenn sie von einem gemeinsamen Vorläufer abstammen. Stimmen zwei Gene in der Nukleotidsequenz in mehr als 30 % ihrer Nukleotide in der Abfolge überein, so gilt eine andere Ursache als die gemeinsame Abstammung als unwahrscheinlich; man betrachtet diese beiden Gene daher als homolog. Homologie zwischen zwei Genen kann nur dann festgestellt werden, wenn sich die Sequenzen noch nicht so weit voneinander entfernt haben, dass die Ähnlichkeit untereinander nur noch so groß wie zwischen zwei zufälligen Sequenzen ist. Dies hängt nicht nur von der abgelaufenen Zeit ab, sondern auch vom Grad der Konservierung der jeweiligen Sequenz. Die Abbildung zeigt die Hox-Protein-Klassifikation über Modellorganismen durch CLANS-Analyse (CLuster ANalysis of Sequences). Homologe Hox-Gene kontrollieren die Form erwachsener Organismen. Diese Gene sind in hunderten von Millionen Jahren der Evolution hoch konserviert worden (Abb.: Stefanie D. Hueber, Georg F. Weiller, Michael A. Djordjevic, Tancred Frickey; [26]).

Die Entstehung dissipativer Strukturen ist von fundamentaler Bedeutung für die Strukturbildung in der unbelebten Natur und damit überhaupt für die Möglichkeit der Evolution. Adrian Bejan, geboren 1948 in Rumänien, ist ein US-Professor für Maschinenbau und Thermodynamik. Er befasste sich unter anderem mit der Wärmeabführung bei Halbleiter-Chips. Dabei formulierte er ein „Konstruktgesetz“ (constructal law). Das Papier stellt ein Verfahren zum effizienten Entwerfen von leitenden Pfaden bereit, von kleineren zu größeren Pfaden. Die Ähnlichkeit der Lösung mit den Verzweigungsstrukturen, die man in vielen unbelebten und lebenden Dingen sieht, führte zu seiner Aussage, was er ein neues Naturgesetz nennt: „For a finite-size system to persist in time (to live), it must evolve in such a way that it provides easier access to the imposed (global) currents that flow through it.“ [27] Um das Zusammenkommen von Pfaden zu betonen, nannte er die Theorie *constructal*. Er veröffentlichte 2016 ein Buch zur Physik des Lebens [28]. Zusammenfassen lässt sich die hinter dem Konstruktgesetz stehende Aussage wie folgt: Die Wege eines Systems entwickeln sich von selbst in der Art, dass sich über sie Energie am besten verteilen lässt. Beispiele sind Blitze, Flussdeltas, Aderngeflechte, Neuronetze – und in Zukunft wohl neuromorphe Computer.

Jeremy England, der sich als orthodoxer Jude bezeichnet, erklärt mit seinem weiterentwickelten Konzept der dissipations-getriebenen Anpassung, dass sich zufällige Gruppen von Molekülen selbstorganisieren können, um Wärme aus der Umgebung effizienter zu absorbieren und abzuführen – was letzlich zwangsläufig zu lebenden Strukturen führt. Nach dem Konzept wird ein Modellsystem wechselwirkender Elemente in einen Zustand gebracht, in dem die Elementgruppierungen, die Pumpleistung am besten absorbieren und Energie in ein Wärmebad dissipieren (ableiten), diejenigen sind, die sich am wahrscheinlichsten replizieren.

Eine dazu beispielhaft gestaltete Simulation beinhaltete eine Suppe aus 25 Chemikalien, die auf unzählige Arten miteinander reagieren. Energiequellen in der Umgebung der Suppe erleichtern oder „forcieren“ einige dieser chemischen Reaktionen, genau wie das Sonnenlicht die Ozonproduktion in der Atmosphäre auslöst und der chemische Brennstoff ATP die Prozesse in der Zelle antreibt. Beginnend mit zufälligen anfänglichen chemischen Konzentrationen, Reaktionsraten und „forcierenden Landschaften“ – Regeln, die

bestimmen, welche Reaktionen von externen Kräften und von wie viel verstärkt werden – entwickelt sich das simulierte chemische Reaktionsnetzwerk, bis es seinen endgültigen, stationären Zustand oder „Fixpunkt“ erreicht. Oft befindet sich das System in einem Gleichgewichtszustand, in dem es eine ausgewogene Konzentration von Chemikalien und Reaktionen gibt. Aber für einige Anfangseinstellungen geht das chemische Reaktionsnetzwerk in der Simulation in eine völlig andere Richtung: In diesen Fällen entwickelt es sich zu stabilen Formen, die weit vom Gleichgewicht entfernt sind, wo es energisch Zyklen durchläuft, indem es die maximal mögliche Energie aus der Umgebung aufnimmt.

Der russisch-belgische Chemiker Ilya Prigogine (1917-2003) verfolgte in den 1960er Jahren ähnliche Ideen, doch seine Methoden waren begrenzt. Er konnte erstmals die Thermodynamik auf Systeme fern vom Gleichgewicht anwenden. Im Durchfluss von Energie, der ein System vom Gleichgewicht fernhält, herrschen Bedingungen, die Ordnung und stabile Strukturen entstehen lassen können (Abbildung 21), eben die dissipativen Strukturen. Am Beispiel chemischer Uhren, dem Glycolysezyklus und anderen geordneten und ordnenden chemischen Systemen konnte Prigogine die Entstehung höherer Ordnungsniveaus aus einfachen, chaotischen Grundzuständen mathematisch beschreiben. Für diese Arbeit erhielt Prigogine 1977 den Nobelpreis für Chemie.

Evolutionäre Entwicklungsbiologie (Evo-Devo)

Die evolutionäre Entwicklungsbiologie (kurz „Evo-Devo“) ist ein Feld biologischer Forschung , das die Entwicklungsprozesse verschiedener Organismen vergleicht, um daraus die Beziehungen zwischen ihnen abzuleiten. Zudem will man erkennen, wie sich Entwicklungsprozesse selbst weiterentwickelten .

Das Feld wuchs aus den Anfängen des 19. Jahrhunderts, wo die Embryologie vor einem Rätsel stand: Zoologen wussten nicht, wie die embryonale Entwicklung auf der molekularen Ebene kontrolliert wurde. Charles Darwin wies darauf hin, dass ähnliche Embryonen gemeinsame Vorfahren haben, aber bis in die 1970er Jahre wurden nur geringe Fortschritte gemacht. Dann brachte die rekombinante DNA-Technologie endlich die Embryologie zusammen mit Molekulargenetik . Eine wichtige frühe Entdeckung war von homöotischen Genen, also solche, die die Entwicklung anatomischer Strukturen in einer Vielzahl von Eukaryoten regulieren.

Das Gebiet zeichnet sich durch einige Schlüsselkonzepte aus, die die Evolutionsbiologen überrascht haben. Eine davon ist die tiefe Homologie, die Feststellung, dass unähnliche Organe wie die Augen von Insekten, Wirbeltieren und Kopffüßern, von denen lange geglaubt wurde, dass sie sich getrennt entwickelt haben, von ähnlichen Genen wie pax-6 aus dem Evo-Devo-Gen-Toolkit gesteuert werden. Das ist eine kleine Untergruppe von Genen im Genom eines Organismus, deren Produkte die Embryonalentwicklung des Organismus steuern. Diese Gene sind uralt und unter den Stämmen hoch konserviert. Zu den wichtigsten der Toolkit-Gene gehören die des Hox-Gen-Komplexes. Primäre Aufgabe der Hox-Gene ist die Gliederung des Embryos entlang der Körperlängsachse. Sie sind Teil einer Gruppe von Genen, die die „Homöobox“ enthalten. Das ist eine rund 180 Basenpaare lange DNA-Sequenz , die in Genen vorkommt, die an der Regulation von Mustern der anatomischen Entwicklung (Morphogenese) bei Tieren , Pilzen und Pflanzen beteiligt sind. Durch die kombinatorische Spezifizierung der Identität bestimmter Körperregionen bestimmen Hox-Gene, wo Gliedmaßen und andere Körpersegmente in einem sich entwickelnden Embryo oder einer Larve wachsen.

Ein anderes, bei der Entdeckung überraschendes Schlüsselkonzept ist, dass Arten sich nicht sehr in ihren strukturellen Genen unterscheiden, etwa solchen, die für Enzyme kodieren. Was sich unterscheidet, ist die Art und Weise, wie die Genexpression von den Toolkit-Genen reguliert wird. Diese Gene werden viele Male in verschiedenen Teilen des Embryos und in verschiedenen Entwicklungsstadien unverändert wiederverwendet, wobei sie eine komplexe Kaskade der Kontrolle bilden und andere regulatorische Gene sowie strukturelle Gene in einem präzisen Muster an- und ausschalten. Diese mehrfache pleiotrope Wiederverwendung – wenn ein Gen also scheinbar unzusammenhängende phänotypische Merkmale steuert – erklärt, warum diese Gene hoch konserviert sind, da jede Veränderung viele nachteilige Konsequenzen hätte, denen die natürliche Selektion entgegenstehen würde. Neue morphologische Merkmale und letztlich neue Arten werden durch Variationen der hier aufgezeigten Werkzeuge erzeugt, entweder dadurch, dass Gene in einem neuen Muster exprimiert werden, oder dadurch, dass Toolkit-Gene zusätzliche Funktionen erhalten.

EES religiös deuten?

Die erweiterte evolutionäre Synthese wird derzeit von einer Gruppe von Wissenschaftlern aus acht Institutionen in Großbritannien, Schweden und den USA getestet. Das 7,7 Millionen Pfund (ca. 8,75 Mio. Euro) teure Projekt wird von der John Templeton Foundation mit 5,7 Millionen Pfund (ca. 6,5 Mio. Euro) unterstützt. Das erweckt bei manchen den Verdacht, die EES ließe sich für religiöse Argumentationen umdeuten. Altenberg-16-Initiator Gerd Müller begegnet dem, indem er betont, Evo-Devo, die evolutionäre Entwicklungsbiologie, könne das Entstehen von Komplexität wie die Evolution des Auges erklären und zeige: Die Richtung der Evolution ist nicht ausschließlich von Selektion bestimmt, wie es die „neue Synthese“ annehme. Jene könne nichts erzeugen, nur auslesen. Das, was ausgelesen werde, trage das Entwicklungssystem bei [29] (Abbildung 22). ***CLB***

Schwerpunkt Evolution: Werkzeuge und Anwendungen

Experimente mit dem Leben

Von Werkzeugen für die Erforschung der Evolution bis hin zur Nobelpreis-gekrönten Anwendung

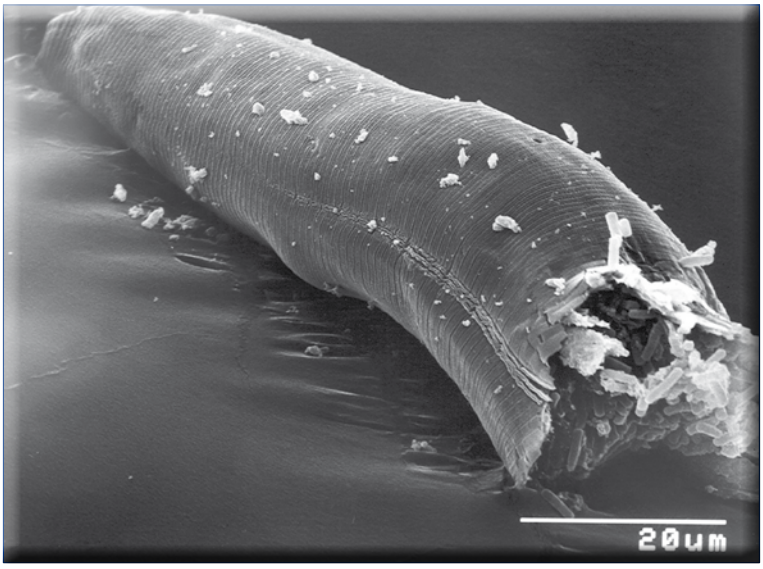
Rolf Kickuth

Bei allen vorgestellten Theorien: Naturwissenschaftliche Erkenntnisse müssen letztlich nachprüfbar sein, werden bestätigt oder widerlegt und sind keine Glaubenssache. Erfreulich: Erkenntnisse gibt es duch die moderne Molekularbiologie in Verbindung mit den mächtigen Werkzeugen der Informationstechnik zur Analyse und Simulation mehr und mehr. Es wird sogar auch der umgekehrte Weg eingeschlagen: Man verwendet Prinzipien der Evolution, um in der Informationstechnik, den Ingenieurwissenschaften oder der Biotechnologie effiziente Lösungsmöglichkeiten oder Herstellungsverfahren zu finden. Der Nobelpreis für Chemie krönt in diesem Jahr eine dieser Arbeiten.

Evolution beobachten – im Labor

Ein naheliegender Weg, mehr über Evolution zu erfahren, besteht darin, sie einfach zu beobachten. Bei unserer eigenen begrenzten Zeit geschieht dies natürlich am besten mit Modellorganismen, deren Evolution schnell abläuft, d. h., die in einem möglichst kurzen Leben Nachkommen haben.

Abbildung 23: Elektronenmikroskopische Aufnahme von einem Fadenwurm *Caenorhabditis elegans*, der mit dem pathogenen Bakterium *Bacillus thuringiensis* infiziert ist. Das Bild zeigt das Vorderende des Fadenwurms, der in der Mitte aufgebrochen wurde. Im Inneren des Wurms erkennt man eine große Anzahl der länglich ovalen Bakterien, die sich während der Infektion umfangreich vermehrt haben und dabei alle inneren Strukturen und Organe zerstört haben (Foto: PNAS/Uni Kiel).



Modellsystem Fadenwurm

Diesen Ansatz verfolgten beispielsweise 2010 Wissenschaftler aus Kiel unter kontrollierten Bedingungen im Labor. Ihr Modellsystem bestand aus dem Fadenwurm *Caenorhabditis elegans* und seinen bakteriellen Krankheitserregern (Abbildung 23). Der Fadenwurm weist dabei eine Generationszeit von nur drei Tagen auf und kann sehr einfach im Labor manipuliert werden. Ihr Ergebnis: Evolution an diesem Organismus kann bereits innerhalb von weniger als 6 Monaten stattfinden [30]. Das Experiment zeigte zudem durch entsprechende Mutationen, dass das Auftreten von Infektionskrankheiten sowohl zu einer Beschleunigung der Evolution sowie zu einer erhöhten Biodiversität führen kann. Das bedeutet, dass Infektionskrankheiten ein wichtiger Motor der Evolution und auch entscheidend für den Erhalt der Biodiversität sein können. Dies wurde grundsätzlich bereits von Darwin vorhergesagt, ließ sich bisher allerdings nicht experimentell belegen.

Mutationsgeschwindigkeit in Pflanzen

Ebenfalls 2010 haben Entwicklungsbiologen erstmals direkt die Geschwindigkeit des Mutationsprozesses in Pflanzen gemessen [31]. Sie verfolgten die genetische Entwicklung von fünf Linien der Ackerschmalwand *Arabidopsis thaliana* über 30 Generationen hinweg. Im Erbgut der letzten Generation untersuchten sie dann, welche Unterschiede sich im Vergleich mit den Ausgangspflanzen ergeben hatten (Abbildung 24).

In Kürze: Evolution erforschen und anwenden

- Es gibt Modellorganismen, an denen evolutionäre Vorgänge im Labor untersucht werden können.
- Bioinformatik Datenanalysen und Simulationen etwa von Stammbäumen für neue Erkenntnisse
- Mechanismen der Evolution lassen sich für technische Entwicklungen nutzen, etwa die evolutionären Algorithmen oder die gerichtete Evolution. Für diese gentechnische Entwicklung gab es 2018 den Nobelpreis für Chemie.

Wie der aufwändige Vergleich des gesamten Genoms ergab, waren in nur wenigen Jahren in jeder der fünf Linien im Durchschnitt 20 einzelne Basenpaare verändert worden. Die Wahrscheinlichkeit, mit der ein beliebiger Buchstabe des Genoms innerhalb einer Generation verändert wird, liegt demnach bei rund sieben Milliardsteln. Anders ausgedrückt, hat ein Keimling im Durchschnitt knapp eine Neumutation in jeder der beiden Erbgutkopien, die er jeweils von der mütterlichen und väterlichen Seite mitbekommen hat. Diese winzigen Veränderungen im rund 120 Millionen Basenpaare umfassenden Genom von *Arabidopsis* zu finden war äußerst aufwändig. Um echte Neumutationen zuverlässig von Experimentierfehlern unterscheiden zu können, analysierten die Wissenschaftler jedes untersuchte Genom 30-mal vollständig.

Angesichts der Genomgröße mag die Zahl der Neumutationen zunächst sehr gering erscheinen. Berücksichtigt man jedoch, dass dieser Prozess bei allen Individuen einer Art parallel abläuft, dann erweist sich das genetische Material insgesamt als erstaunlich plastisch: In nur 60 Millionen *Arabidopsis*-Individuen ist jede Position des Genoms im Durchschnitt einmal mutiert – für eine Art, die Tausende von Samen in jeder Generation produziert, wahrlich keine große Anzahl von Pflänzchen.

Bei genügend großen Populationen kann davon ausgegangen werden, dass nahezu jede mögliche Mutation im Verlauf einer oder weniger Generationen realisiert wird. Das bedeutet, dass spontan auftretende Mutationen, die den Ertrag steigern oder Pflanzen gegen Dürre unempfindlich machen, vermutlich gar nicht so selten sind, auch wenn das Auffinden geeigneter Veränderungen immer noch sehr aufwändig bleibt. Auf der anderen Seite treffen Herbizide, die auf große Flächen ausgebracht werden, auf eine umfangreiche Population von Unkräutern. Da deren Erbgut mit großer Wahrscheinlichkeit ähnlich wandlungsfreudig ist wie das der Ackerschmalwand, verwundert es nicht, dass Herbizidresistenzen innerhalb von wenigen Jahren auftauchen.

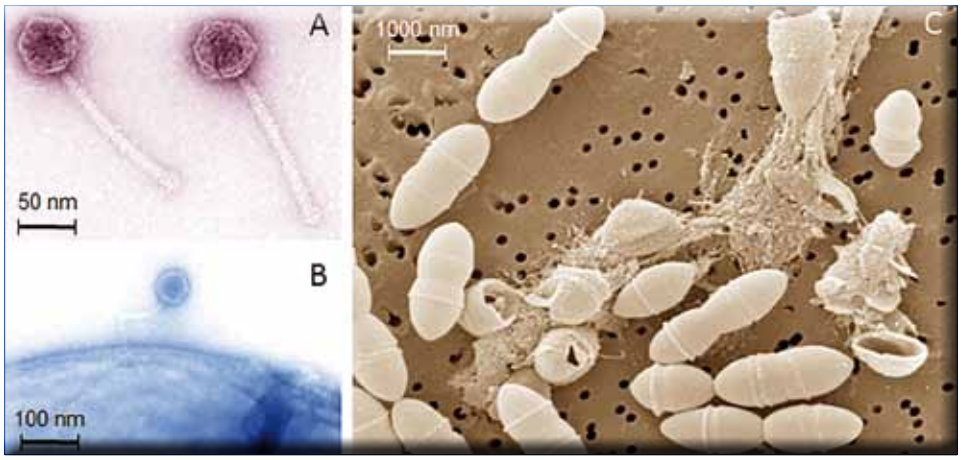
Abbildung 24: Verschiedene Stämme der Ackerschmalwand Arabidopsis thaliana (Abb.: Max-Planck-Institut für Entwicklungsbiologie).

Mutationsgeschwindigkeit in Viren und Bakterien

Friert man Proben ein, lässt sich die Mutationsgeschwindigkeit auch über Zeiträume von Jahrzehnten bestimmen. Das nutzte man jetzt am Kieler Institut für Mikrobiologie und Biotechnologie am Max Rubner-Institut (MRI) aus. Das MRI lagert tiefgefroren bestimmte Viren, Bakteriophagen („Bakterienfresser") aus einer über rund 30 Jahre kontinuierlich genutzten Milchsäurebakterien-Kultur (*Lactococcus lactis*) eines Betriebes. Um Infektionen der zur Fermentation der Milch eingesetzten Bakterienkulturen mit Phagen zu vermeiden, führen Molkereien gezielt umfangreiche Phagenkontrollmaßnahmen durch, zum Beispiel Reinigungs- und Desinfektionsschritte. Die Wissenschaftler untersuchten nun erstmals, wie schnell und auf welchen Wegen sich die genetischen Eigenschaften von Phagen der Familie Siphoviridae in Anpassung an ihre bakteriellen Wirte über einen langen Zeitraum verändern [33] (Abbildung 25).

Um diesen langjährigen Prozess nachzuvollziehen und die damit verbundenen Veränderungen der Phagen identifizieren zu können, entschlüsselte das Forschungsteam die gesamten genetischen Informationen von 34 *Siphoviridae*-Phagen über den Verlauf von fast 30 Jahren. Dabei machten sie zwei wichtige Beobachtungen, die Rückschlüsse auf die Evolution der Phagen zuließen: Der horizontale Gentransfer,

Abbildung 25: Elektronenmikroskopische Aufnahmen (A) von Bakteriophagen der Milchsäurebakterien, (B) eines einzelnen Phagen nach der Anheftung (Adsorption) an die Zelloberfläche eines Milchsäurebakteriums und (C) von der beginnenden Zerstörung der Bakterienzellen durch die Phagen (Abb.: H. Neve/MRI).



also der Austausch von genetischen Informationen zwischen verschiedenen Organismen, findet zwischen Phagen demnach besonders intensiv statt. In den auffallend variablen Abschnitten liegen Gene, die für die Interaktion zwischen Phagen und Bakterien verantwortlich sind und damit einem hohen Selektionsdruck ausgesetzt sind.

Der zweite auffällige Aspekt lag in der Geschwindigkeit, mit der sich einzelne Bestandteile der genetischen Informationen im Laufe der Evolution zufällig verändern. Diese absolute Substitutionsrate ist bei den Phagen deutlich schneller als bei Bakterien: Sie können sich also in kürzerer Zeit an veränderte Bedingungen anpassen als ihre bakteriellen Wirte – wohl zur Erleichterung einer Infektion der Bakterienkulturen.

Bioinformatik, Big Data und Simulationen

Die Fortschritte in der Gentechnik, insbesondere in der Sequenzierung von Genen, haben verständlicherweise zu erstaunlichen Erkenntnissen zur Evolution geführt. Weiter unten werden einige Forschungsarbeiten zu Mechanismen der Evolution dies noch aufzeigen. Ein besonderes Werkzeug für die Evolutionsbiologen ist allerdings auch die Informationstechnologie geworden. Bioinformatik stellt sich mittlerweile als eine nahezu unverzichtbare Disziplin für Biologen dar.

Stammbäume berechnen

Eine wichtige Aufgabe bei der Herleitung von Evolutionswegen ist das Nachvollziehen der Stammbäume. Dabei helfen heutzutage Computer. Die Berechnung von Stammbäumen gehört zu einer extrem rechenintensiven Klasse von mathematischen Problemen. Schon bei 50 Spezies gibt es mehr als 10^{76} mögliche Stammbäume, aus denen der Richtige gefunden werden muss. Zum Vergleich: Im Universum gibt es etwa 10^{78} Atome.

Software für Erkenntnisse zur Entwicklung asexueller Organismen

So hat ein internationales Team von Wissenschaftlern eine Software geschrieben, die die Entwicklung von sich asexuell vermehrenden Organismen wie Viren oder Krebszellen berechnen kann [32].

Der Rechenalgorithmus der Forscher beruht auf einer einfachen Idee: Von der Verteilung der Äste eines Stammbaums schließt er auf die Überlebensfähigkeit – sprich: die biologische Fitness – eines Organismus. Besonders fitte Abstammungslinien haben mehr Nachkommen und ihr Stammbaum weißt deshalb mehr Verzweigungen auf. Reich verzweigte Zweige eines Stammbaums repräsentieren deshalb die Linien, die sich voraussichtlich in Zukunft durchsetzen werden (Abbildung 26).

Die Software basiert auf zwei Grundannahmen: Die Organismen unterliegen einer dauerhaften, gerichteten Selektion, und Mutationen verändern die Überlebensfähigkeit der einzelnen Individuen in kleinen Schritten. Der Algorithmus benötigt dann als Input den Stammbaum, der aus den Gen-Analysen der verschiedenen Linien des Organismus gewonnen wird.

Die Forscher testeten den Algorithmus an der Entwicklung des Grippevirus A/H3N2 in den Jahren zwischen 1995 und 2013 in Asien und Nordamerika. Aus den Gen-Daten des Oberflächenrezeptors Hämagluttinin 1 eines Jahres erstellten sie einen Stammbaum, aus dem das Programm dann für die kommende Grippesaison die Viruslinien mit der höchsten Fitness errechnete. Der Algorithmus bestimmte in 30 Prozent der Fälle den Virus-Typ, aus dem der vorherrschende Typ des nächsten Jahres hervorging. In 16 des 19 Jahre umfassenden Zeitraums machte er zudem aussagekräftige Prognosen über den Virustyp der nächsten Saison. Das legt nahe, dass die Fitness des Grippevirus maßgeblich

Abbildung 26: Stammbaum von HA1-Grippesequenzen (Mai 2006 bis Ende Februar 2007, siehe Einfärbung) und Sequenzen von Okt. 2007 bis Ende März 2008 (in grau). Der Algorithmus sagt zuverlässig eine Sequenz voraus (Abb.: R. Neher / Max-Planck-Institut für Entwicklungsbiologie).

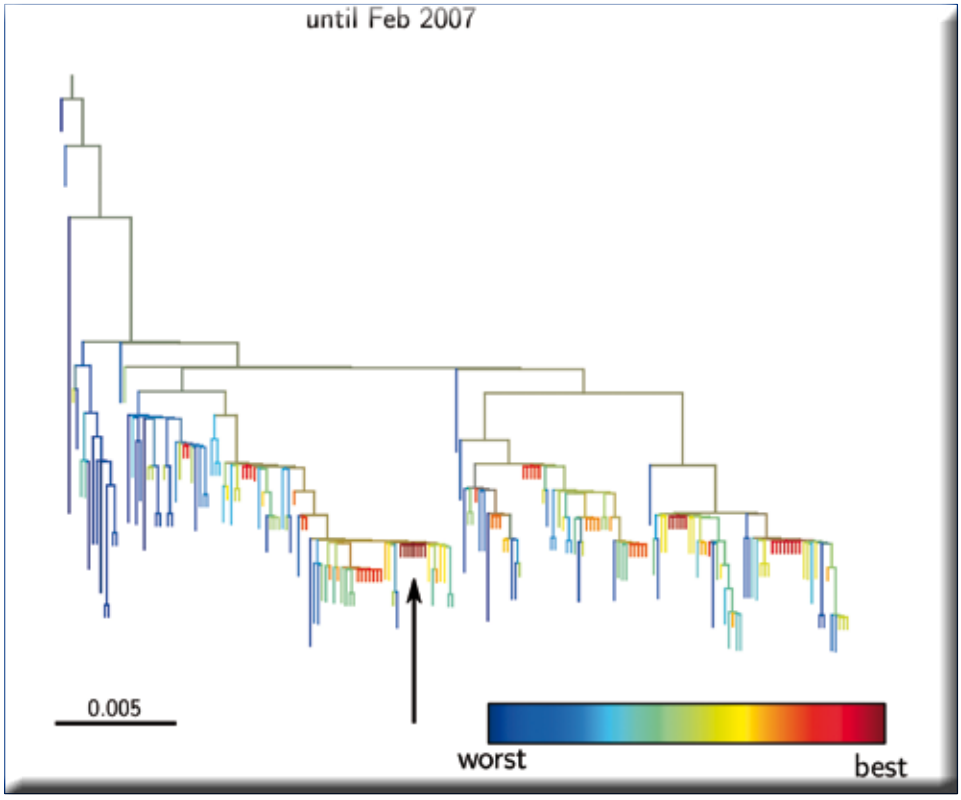


Abbildung 27: Für die Familie der Bienenfresser (im Bild *Merops bullocki*) zeigte man eine enge Verwandtschaft mit Singvögeln, Papageien und Raubvögeln auf (Foto: P. Houde).

von Mutationen bestimmt wird, die jede für sich nur einen kleinen Effekt haben und die sich mit der Zeit anhäufen.

Analyse der Vogel-Evolution

Auch die Evolution nachzuvollziehen hilft der Computer. Rund 95 Prozent der über 10 000 bekannten Vogelarten entwickelten sich erst nach dem Aussterben der Dinosaurier vor rund 66 Millionen Jahren. Computeranalysen der genetischen Daten zeigen auch, dass sich die heutige Vielfalt explosionsartig aus wenigen Spezies bereits nach 15 Millionen Jahren entwickelt hatte. Forscher entwarfen vor wenigen Jahren die Algorithmen für die umfassende Analyse der Vogel-Evolution [34] (Abbildung 27).

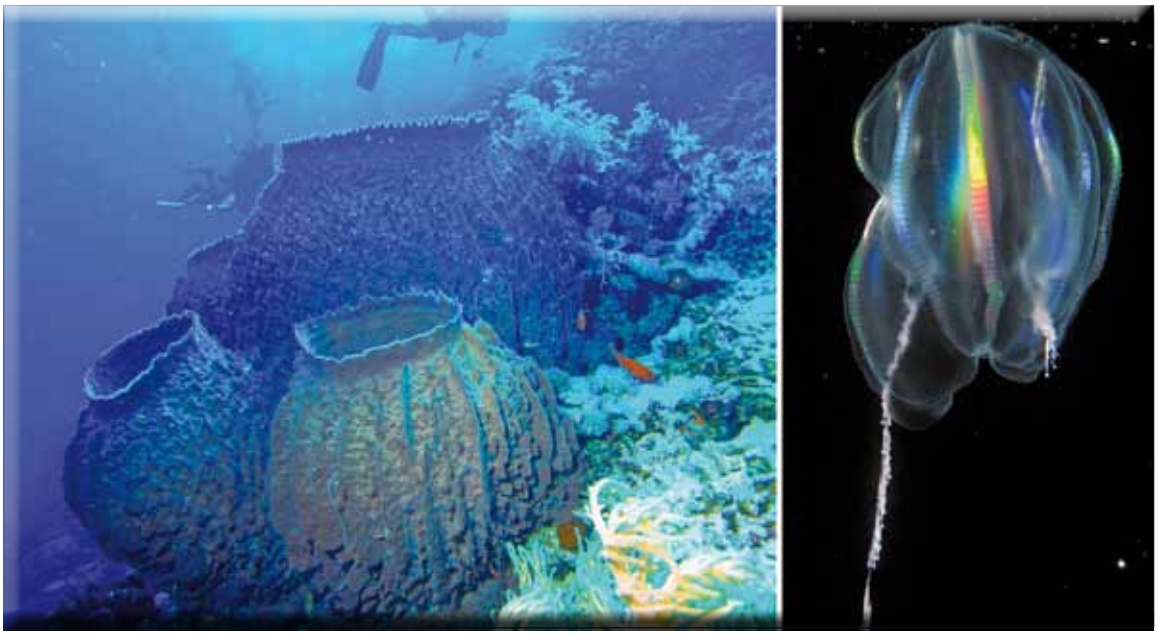
Wie schon angesprochen: Die Berechnung von Stammbäumen ist äußerst rechenintensiv; schon bei 50 Spezies gibt es mehr als 10^{76} mögliche Stammbäume, aus denen der Richtige gefunden werden muss. Deshalb filtern auch bei der Analyse der Vogelevolution die Algorithmen zunächst grob die unwahrscheinlichen Evolutionsszenarien heraus. Unter den verbliebenen wird dann anhand der Daten von jeweils 14 000 Genen von 48 repräsentativen Vogelspezies der evolutionäre Stammbaum berechnet, der die Daten plausibel erklärt.

Zu den neuen Erkenntnissen über Vögel gehören neben dem Stammbaum der Vögel u. a. Erkenntnisse über die genetischen Grundlagen der Biodiversität, über genetische Grundlagen der Hirnstrukturen für Vogelgesang, die Verwandschaft von Dinosauriern und Vögeln sowie die Entstehung farbiger Federn. Die jetzt entwickelten Methoden zur Stammbaumberechnung sind auf alle Arten von Lebewesen anwendbar. Die Studie wurde vom „Avian Phylogenomics Consortium“ durchgeführt, welches 200 Wissenschaftler an 80 Instituten in 20 Ländern umfasst.

Schwamm ist ältester Tierstamm

Stammbaumanalysen ergaben auch: Der Schwamm und nicht die Rippenqualle stellt den ältesten Tierstamm der Welt dar (Abbildung 28). Sowohl Schwäm-

Abbildung 28: Schwamm vs. Rippenqualle: Der Schwamm hat den ältesten Stammbaum. Die Abbildung zeigt links große Vasenschwämme (*Xestospongia testudinaria*; Foto: Albert Kok), rechts eine Rippenqualle (*Ctenophora Mertensia ovum*; Foto: K. Raskoff/US-National Oceanic and Atmospheric Administration).



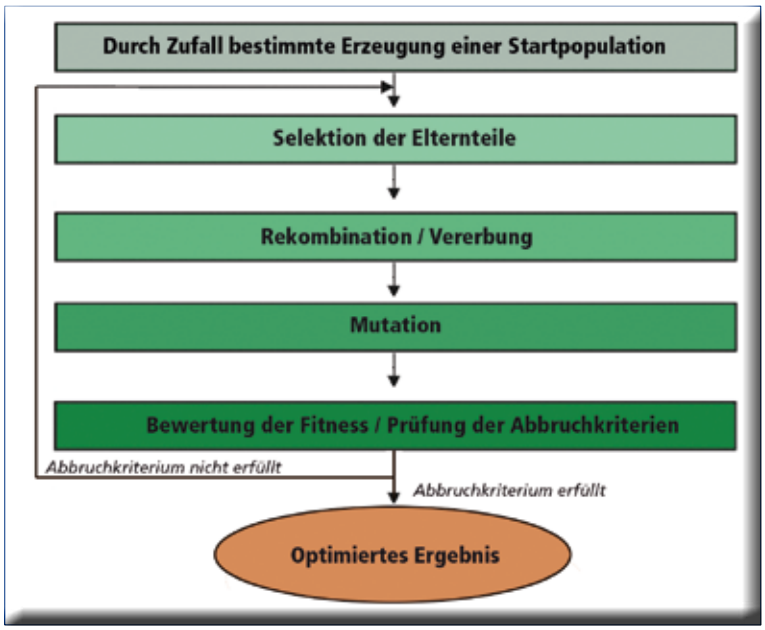


Abbildung 29: Prinzipieller Ablauf evolutionärer Optimierungsverfahren (Abb.: RK).

me als auch Rippenquallen sind sehr alte Tierstämme, die vor mehr als 600 Millionen Jahren entstanden. Schwämme sind recht einfach gebaute Lebewesen, die weder ein Gehirn noch Organe oder Muskeln besitzen. Die bunt schillernden Rippenquallen dagegen, die sich mithilfe von Zilien durchs Wasser bewegen, sind viel komplexer und besitzen Nerven- und Muskelzellen.

Um die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Tiergruppen aufzuklären, errechneten Wissenschaftler mithilfe genetischer (phylogenomischer) Daten einen evolutionären Stammbaum. Insbesondere zwei wichtige Datensätze, deren Modellierung in früheren Studien Rippenquallen als älteste Tiergruppe ergab, bestehen aus sehr heterogenen genetischen Daten. Es ließ sich nun zeigen, dass keines der üblicherweise verwendeten Rechenmodelle solche heterogenen Datensätze adäquat modellieren kann [35]. Deshalb verwendeten die Wissenschaftler ein Verfahren, mit dem die Daten basierend auf ihren biochemischen Eigenschaften in Gruppen zusammengefasst und dann erst modelliert werden, sodass die Heterogenität des Datensatzes reduziert wird. Mit diesem Verfahren ergaben alle untersuchten Datensätze mit großer Zuverlässigkeit, dass die Schwämme die älteste Tiergruppe sind.

Evolutionäre Algorithmen

Evolution lässt sich auch simulieren, mit mehr oder weniger komplexen Algorithmen. Dies nutzt man jedoch vorwiegend nicht in der Evolutionsbiologie, sondern in der Technik, um Optimierungsaufgaben zu lösen. Wiederholt wurde in der CLB schon auf evolutionäre Algorithmen eingegangen, etwa in [37]. Daher sei hier nur eine kurze Zusammenfassung gegeben.

Evolutionäre Algorithmen sind ein Oberbegriff von Optimierungsalgorithmen, zu denen auch genetische Algorithmen gehören, ebenso wie auch etwa die Evolutionsstrategien oder auch genetische bzw. evolutionäre Programmierung. Die Übergänge zwischen den Verfahren sind jedoch teilweise fließend und verwischen mehr und mehr. Der Stammbegriff „evolutionärer Algorithmus“ macht jedoch schon sprachlich eins sehr deutlich: Es geht dabei um Entwicklungen und Optimierungen.

Das läuft bei evolutionären Algorithmen im Grunde einfach und in nur fünf Stufen ab (Abbildung 29):

1. Zunächst werden zufallsgesteuert eine bestimmte Anzahl von Individuen (Datensets) erzeugt;
2. daraus werden Elternteile selektiert;
3. dann erfolgt eine Rekombination der Eigenschaften, die Vererbung. Was bei Mensch und Tier der Sex erledigt, übernehmen etwa bei genetischen Algorithmen Crossover-Verfahren. Beim Crossover schneidet man – in biologischer Analogie ausgedrückt – ein ausgewähltes Chromosomenpaar an jeweils gleicher Stelle auseinander und fügt die Teile über Kreuz wieder zusammen.
4. Eine Mutation ermöglicht dann eine meist geringfügige Veränderung des Nachkommens.
5. Schließlich wird mit Hilfe einer Bewertungsfunktion die Qualität der Individuen, ihre Fitness, bewertet. Auf dieser Grundlage wird entschieden, welche Individuen die nächste Generation bilden; dann beginnt der Zyklus erneut.

Da diese Algorithmen nicht wissen können, ob nicht eventuell unter den Individuen ein Optimum gefunden wurde, definiert man noch Abbruchkriterien. Das kann entweder eine Festlegung der Generationenzahl sein, oder es kann eine mindest geforderte Nähe zu einer geforderten Lösung sein. Dies lässt sich durch Kostenfunktionen festlegen, die etwa bei technischen Problemstellungen meist bekannt sind, Beispiel: Angenommen, die Post will fünf Städte untereinander verkabeln und dazu zwischen ihnen zwei Schaltstationen einrichten. Wo müssen diese stehen, damit die Kabel die kürzeste Länge haben? Ein GA kann helfen: Seine Chromosome werden dabei durch Wertepaare repräsentiert, die den Koordinaten der Lage von den beiden Schaltstationen entsprechen. Die Kostenfunktion besteht einfach in der Länge der zu verlegenden Kabel.

Die verschiedenen Evolutionsalgorithmen lassen sich in großem Umfang variieren (Codierung, Selektions-Schema, etc.) und Parametereinstellungen (Populationsgröße, Mutationsraten, etc.). Werden Verfahren oder Parameter schlecht gewählt, so kann dies dazu führen, dass das Auffinden einer Lösung für das jeweilige Problem unmöglich gemacht wird. Grundsätzlich arbeiten evolutionäre Algorithmen metaheuristisch: Sie sind in der Lage, mit vertretbarem Aufwand bei komplexen Problemen gute Lösungen zu finden; die beste Lösung kann aber eine andere sein.

Synthetische Ökologie

Das Zusammenspiel verschiedener Methoden heutiger Wissenschaft für evolutionäre Forschungen zeigt besonders deutlich das folgende Beispiel kooperierender Bakterien. Die Grundlage bildete dabei ein noch junger Forschungsansatz, der als „synthetische Ökologie“ bezeichnet wird: Hierbei werden mit Hilfe moderner, gentechnischer Methoden bestimmte Mutationen in bakterielle Genome eingeführt. Die so erzeugten Bakterienstämme werden in Experimenten zusammen kultiviert und deren ökologischen Wechselwirkungen analysiert. Parallel dazu wurden Computermodelle zum Vergleich erstellt. Wichtig war darüber hinaus die chemische Analytik mit bildgebender Massenspektrometrie, mit deren Hilfe die bakteriellen Stoffwechselprodukte sichtbar gemacht werden konnten. Erst die Kombination mikrobiologischer Methoden mit chemisch-analytischen Herangehensweisen und Computersimulationen machte es möglich, das zugrundeliegende Phänomen zu verstehen und aufzuklären, das Phänomen kooperierender Bakterien.

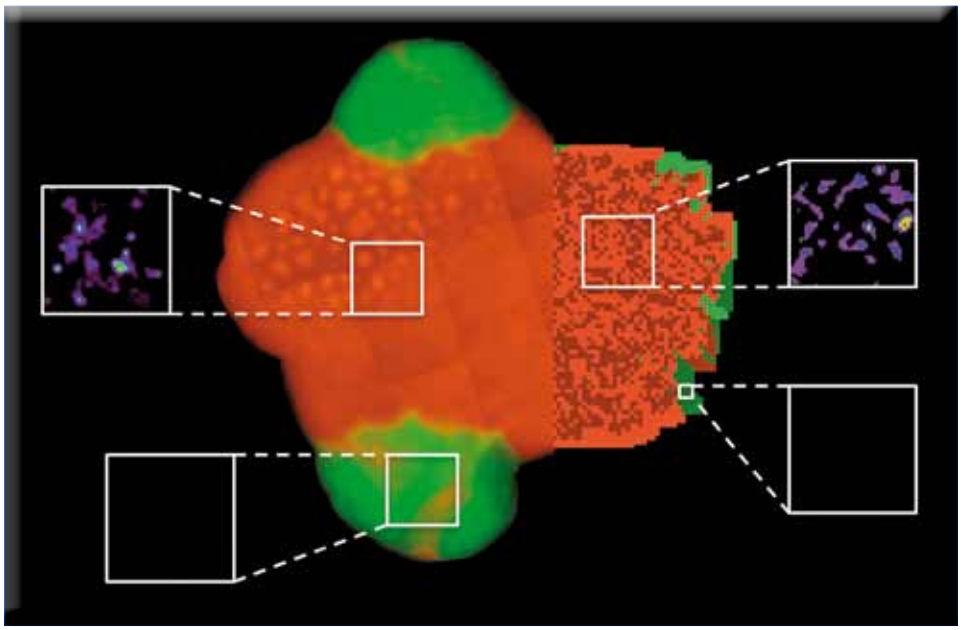


Abbildung 30: Experiment (links) und Computermodell (rechts): Kooperierende Bakterien sind rot dargestellt, nicht kooperierende Bakterien grün. Die opportunistischen Bakterien können nur am Rand existieren. Ergebnisse der Aminosäuremessungen zeigen die Ausschnitte: Deren Konzentration ist in der Umgebung kooperativer Bakterien hoch (oben), im Umfeld opportunistischer Bakterien hingegen sind sie nicht nachweisbar (unten; Abb.: S. Pande, F. Kaftan / MPI chemische Ökologie; S. Lang / Uni Jena).

Bakterien, die sich gegenseitig ernähren, können ihre Partnerschaft auf zweidimensionalen Oberflächen festigen und nicht-kooperative Bakterien vom Nahrungszugang ausschließen. Es ließ sich nun zeigen, dass zwei Bakterienarten, die in kooperativer Weise Aminosäuren austauschen, in räumlich strukturierten Umgebungen vor der Ausbeutung durch nicht-kooperierende Bakterien sicher sind, weil diesen der Zugang zu den ausgetauschten Aminosäuren verwehrt wird [36]. In natürlichen Mikrobengemeinschaften tauschen verschiedene Bakterienarten häufig Nährstoffe miteinander aus. Dabei geben Bakterien Verbindungen wie Aminosäuren oder Vitamine in ihre Umgebung ab und füttern damit andere Bakterienzellen (Abbildung 30). Dadurch verbrauchen sie zwar Ressourcen, profitieren aber im Gegenzug von den Nährstoffen, die ihnen ihre bakteriellen Partner zur Verfügung stellen. Man spricht von einem kooperativen Stoffaustausch.

Die Wissenschaftler wiesen nun nach, dass zwei Bakterienarten, die in kooperativer Weise Aminosäuren austauschen, in räumlich strukturierten Umgebungen vor der Ausbeutung durch opportunistische, nicht-kooperierende Bakterien sicher sind, weil diesen der Zugang zu den ausgetauschten Aminosäuren verwehrt wird. Dadurch wird die kooperative Wechselwirkung langfristig stabilisiert. Dass sich diese Arbeitsteilung positiv auf das Bakterienwachstum auswirkt, konnten die Wissenschaftler bereits in früheren Arbeiten zeigen. Sie gingen nun der Frage nach, wie eine solche Kooperation langfristig bestehen kann, wenn es nicht-kooperierende Bakterien gibt, die die für den wechselseitigen Austausch produzierten Nährstoffe zwar aufnehmen, sich selbst jedoch nicht an der Nährstoffproduktion beteiligen. In diesem Fall entsteht den kooperativen Stoffproduzenten ein evolutionärer Nachteil, der zum Zusammenbruch der Partnerschaft führen könnte.

Hierzu haben sie gentechnisch „Kooperierer“ zweier Bakterienarten erzeugt, die erhöhte Mengen bestimmter Aminosäuren in ihre Umgebung abgaben. Tatsächlich war es so, dass „Nicht-Kooperierer“ in einem gut durchmischten Flüssigmedium einen Wachstumsvorteil gegenüber Kooperierern hatten, weil sie unter diesen Bedingungen uneingeschränkten Zugang zu den Aminosäuren im Medium hatten. Im Gegensatz dazu war das Wachstum von Nicht-Kooperieren auf einer zweidimensionalen Oberfläche stark unterdrückt. Eine genauere Analyse zeigte, dass die nicht-kooperierenden Bakterien lediglich am Rand von kooperierenden Bakterienkolonien existieren konnten. Die Bedeutung dieses Mechanismus ergibt sich aus der Tatsache, dass keine komplizierten oder durch Evolution neu entstandene Bedingungen, wie beispielsweise die Erkennung möglicher Kooperationspartner, erfüllt sein müssen, damit diese Partnerschaft langfristig stabilisiert wird. Zwei kooperierende Bakterienstämme und eine zweidimensionale Oberfläche reichen aus, damit der beschriebene Effekt eintritt.

Die Tatsache, dass ein so einfaches Prinzip eine derart komplexe Interaktion effektiv stabilisieren kann, spricht dafür, dass solche Phänomene in natür-

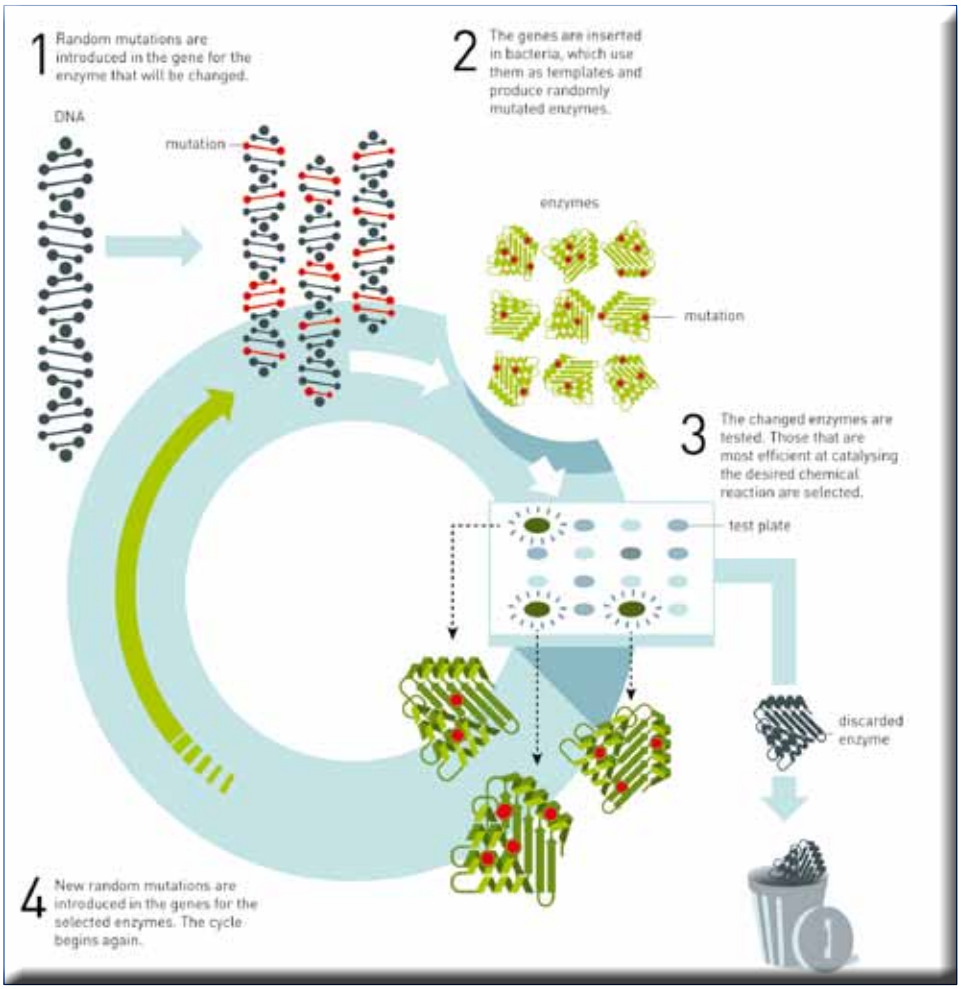


Abbildung 31: Prinzip der gerichteten Evolution von Enzymen. Nach wenigen Wiederholungen des Zyklus kann ein Enzym tausende Mal effektiver geworden sein (Abb.: nobelprize.org).

lichen Bakteriengemeinschaften eine ähnlich wichtige Rolle spielen. Schließlich kommen Bakterien fast ausschließlich in Biofilmen vor – eine aus vielen Bakterienarten bestehende Schleimschicht, mit der sich Mikroorganismen an Oberflächen anhaften können. Beispiele sind Karies verursachende Bakterien im Zahnbelag oder zur Abwasserreinigung genutzte Bakteriengemeinschaften in Kläranlagen.

Gerichtete Evolution

Nun kommt auch die gerichtete Evolution ins Spiel (nicht zu verwechseln mit „gerichteter Entwicklung“; siehe Seite 432), für die gerade der Nobelpreis für Chemie verliehen wurde. Sie ist wie auch die evolutionären Algorithmen vorwiegend ein Werkzeug, um Methoden der Evolution für technische Problemlösungen zu verwenden.

Gerichtete Evolution (engl. directed evolution; DE) ist eine im Protein-Engineering verwendete Methode, die den Prozess der natürlichen Selektion imitiert, um Proteine oder Nukleinsäuren auf ein benutzerdefiniertes Ziel zu lenken. Das Prinzip besteht darin, ein Gen iterativen Runden von Mutagenese (Schaffung einer Bibliothek von Varianten (Schritte 1 und 2 in Abbildung 31)), Selektion (Expression dieser Varianten und Isolierung von Mitgliedern mit der gewünschten Funktion (Schritt 3 in Abbildung 31)) und Amplifikation (Erzeugung einer Vorlage für die nächste Runde (Schritt 4 in Abbildung 31)) zu unterziehen. Es kann in vivo (in lebenden Organismen) oder in vitro (in Zellen oder frei in Lösung) durchgeführt werden. Die gerichtete Evolution wird sowohl für Protein-Engineering als Alternative zum rationalen Design modifizierter Proteine wie auch für Untersuchungen fundamentaler evolutionärer Prinzipien in einer kontrollierten Laborumgebung eingesetzt.

Die gerichtete Evolution hat ihren Ursprung in den 1960er Jahren mit der Evolution von RNA-Molekülen im Experiment „Spiegelman‘s Monster“. Sol Spiegelman (1914-1983), war ein US-amerikanischer Molekularbiologe. Er erschuf das nach ihm benannte „Monster“, eine RNA-Kette aus nur 218 Nukleotiden, die sich mit Hilfe eines RNA-Replikationsenzyms (RNA-abhängige RNA-Polymerase) vervielfältigen lässt. Zu seinem Monster kam Spiegelman, indem er die RNA des einfachen Virus Bacteriophage Qβ in eine Lösung zusammen mit dem Qβ-Replikationsenzym brachte. Zudem enthielt die Lösung einige freie Nukleotide und Salze. In dieser Umgebung replizierte die RNA. Nach einiger Zeit entnahm der Molekularbiologe einige RNA und gab sie in ein Gefäß mit frischer Lösung. Diesen Prozess wiederholte er mehrmals, mit bemerkenswertem Effekt: kürzere RNA-Ketten vervielfältigten sich schneller. Da die Auswahl der RNA in bestimmten Zeitabständen erfolgte, selektierten demnach immer kürzere RNA-Ketten. Nach 74 Generationen war so aus dem ursprünglichen Nukleotidstrang mit etwa 4500 Basen eben der mir 218 Nukleotiden geworden, die sich sehr schnell replizieren konnten [40]. Spiegelman hatte damit eine Form Darwin‘scher Evolution gefunden, die direkt auf das Genom wirkte, statt auf den Phänotyp. Später zeigte sich, dass Spiegelmans Monster sogar noch kürzer werden konnte, nur 48 oder 54 Nukleotide aufwies [41]. Die Ergebnisse zeigten also: Genetische Information langer Nukleinsäuren geht bei solchen In vitro-Experimenten schnell verloren; das evolutionäre Rennen der durch Mutation unterschiedlichen RNA-Stränge geht hin zu immer kürzeren – und informationsärmeren.

Das gerade beschriebene Konzept wurde auf die Proteinentwicklung über die Evolution von Bakterien unter Selektionsdruck ausgedehnt, die die Evolution eines einzelnen Gens in seinem Genom begünstigt. Frühe Phagen-Display-Techniken in den 1980er Jahren erlaubten schon das Targeting von Mutationen und Selektion auf ein einzelnes Protein.

Das Phagen-Display (engl. phage display) ist eine biotechnologische Methode, bei der aus großen, rekombinanten Bibliotheken Peptide, Proteinteile (z. B. Antikörperfragmente) oder komplette Proteine funktionell auf der Oberfläche von Bakteriophagen präsentiert werden, um anschließend geeignete Bindepartner für einen bestimmten Liganden zu isolieren und zu identifizieren. Das Phagen-Display ist für die Aufklärung von Protein-Protein-Interaktionen, für die Entwicklung neuer biologischer Arzneistoffe und für die Suche nach spezifischen Antikörpern für therapeutische, diagnostische oder experimentelle Anwendungen von großer Bedeutung. Dies ermöglichte die Selektion von verstärkten Bindungsproteinen, war jedoch noch nicht mit der Selektion auf katalytische Aktivität von Enzymen kompatibel.

Methoden zur Entwicklung von Enzymen wurden in den 1990er Jahren entwickelt und brachten die Technik zu einem breiteren wissenschaftlichen Einsatz. Das Feld expandierte schnell mit neuen Methoden, um Bibliotheken von Genvarianten zu erstellen und ihre Aktivität zu screenen. Diese Entwicklung von gerichteten Evolutionsmethoden wurde 2018 mit der Verleihung des Nobelpreises für Chemie zur Hälfte an die US-amerikanische Biochemikerin und Chemieingenieurin Frances Arnold (geb. 1956) für die Evolution von Enzymen sowie zur anderen Hälfte gemeinsam an den US-amerikanischer Biologen George Smith (geb. 1941) und den britischen Biochemiker Gregory Winter (geb. 1951) für Phage-Display belohnt (s. S. 390).

Frances Arnold beschleunigt die Evolution

Frances Arnold hatte sie versucht, ein Enzym namens Subtilisin so zu verändern, dass es nicht chemische Reaktionen in einer wässrigen Lösu talysiert, sondern in dem organischen Lösungsmittel Dimethylformamid (DMF). Dazu hat sie zufällige Mutationen im genetischen Code des Enzyms erzeugt und diesen dann in Bakterien eingebracht. Diese produzierten danach tausende von verschiedenen Varianten von Subtilisin. Die Herausforderung war, herauszufinden, welche dieser Varianten im organischen Lösungsmittel am besten funktioniert. Frances Arnold nutzte die Tatsache, dass Subtilisin das Milchprotein Kasein abbauen kann. Dann wählte sie die Variante von Subtilisin, die am effektivsten beim Abbau von Kasein in einer Lösung mit 35 Prozent DMF war. Sie führte anschließend einen neuen Zyklus von zufälligen Mutationen mit dem gerade herausselektierten Subtilisin aus. So ergab sich eine Variante, die im DMF noch besser funktionierte. Bereits in der dritten Generation von Subtilisin fand sie eine Variante, die in DMF 256 mal besser funktionierte als das ursprüngliche Enzym. Diese Variante des Enzyms hatte eine Kombination aus zehn verschiedenen Mutationen mit einer Aktivität, die niemand im Voraus hätte ausrechnen können. Der erste Schritt bei der Durchführung eines Zyklus der gerichteten Evolution ist ja die Erzeugung einer Bibliothek von varianten Genen. Der Sequenzraum für die zufällige Sequenz ist dabei riesig: 10^{130} mögliche Sequenzen für ein Protein mit 100 Aminosäuren...

Die nächste wichtige Entwicklung machte Willem P. C. Stemmer, ein niederländischer Forscher und Unternehmer, der 2013 starb. Er führte eine weitere Dimension in die gerichtete Evolution von Enzymen ein, einen Schritt, der der sexuellen Vermehrung in der Natur entspricht. Im Reagenzglas führt man das mit DNA-Shuffling aus. 1994 zeigte Stemmer, dass es möglich ist, verschiedene Versionen eines Gens in kleine Stücke zu schneiden und dann, unterstützt durch die Werkzeuge der DNA-Technologie, die Stücke zu einem kompletten Gen zusammenzupuzzeln (rekombinieren), einem Mosaik der ursprünglichen Versionen. Willem Stemmer veränderte ein Enzym in mehreren Zyklen von DNA-Shuffling so, dass es viel effektiver wurde als das ursprüngliche Enzym.

George Smith baut eine Genfindungs-Maschine

Mit den neuen genetischen Werkzeugen jener Zeit konnte das Gen in Bakterien eingesetzt werden, die mit etwas Glück das zu untersuchende Protein massenhaft produzieren konnten. Der ganze Prozess hieß Genklonierung. George Smith's Idee war dann, dass Forscher, die nach Genen suchen, Bakteriophagen dafür nutzten. Bakteriophagen, Viren, die Bakterien angreifen („Bakterienfresser"), sind einfach aufgebaut. Sie bestehen aus einem kleinen Stück genetischem Material, das in Schutzproteinen verkapselt ist. Wenn sie sich vermehren, injizieren sie ihr genetisches Material in Bakterien und verändern deren Stoffwechsel. Die Bakterien produzieren dann neue Kopien des Erbmaterials des Phagen und seiner aufbauenden Kapselproteine.

Man wollte nun die einfache Konstruktion der Phagen zu nutzen, um ein unbekanntes Gen für ein bekanntes Protein zu finden. Damals standen bereits große molekulare Bibliotheken zur Verfügung, die Massen von Fragmenten verschiedener unbekannter Gene enthielten. George Smith's Idee war, dass diese unbekannten Genfragmente mit dem Gen für eines der Proteine in der Phagenkapsel zusammengesetzt werden könnten. Wenn neue Phagen produziert würden, würden die Proteine aus dem unbekannten Gen als Teil des Kapselproteins auf der Oberfläche des Phagen landen. Man erhielt so eine Mischung von Phagen, die eine Vielzahl von verschiedenen Proteinen auf ihrer Oberfläche trugen (Abbildung 32). Im nächsten Schritt lassen sich Antikörper einsetzen, die verschie-

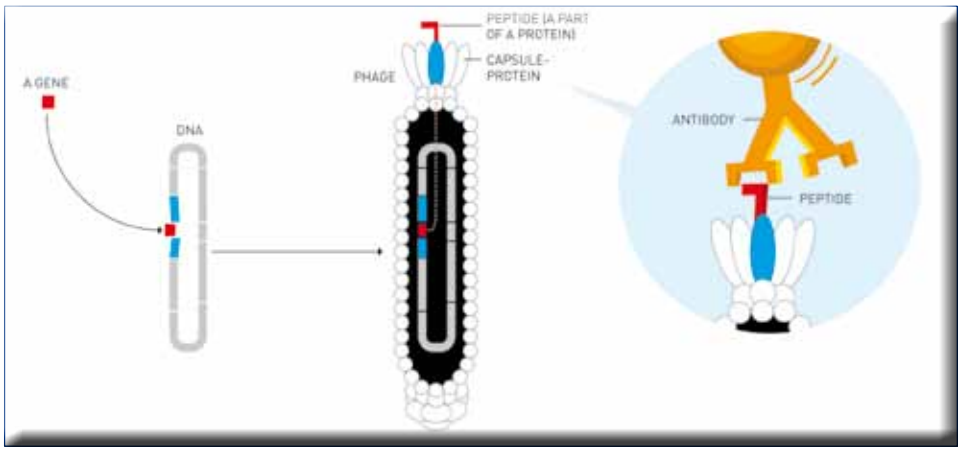


Abbildung 32: Prinzip des Phagen-Display: Zunächst wird ein Gen aus einer Gen-Bibliothek in einen Phagen eingeschleust (links). Der Phage erzeugt daraufhin Peptide, die auf der Kapseloberfläche des Phagen erscheinen (Mitte). Mit Antikörpern lässt sich dann gezielt solch ein Peptid finden – und damit auch das Gen in dem Phagen zur Herstellung des Peptids (Abb.: nobelprize.org).

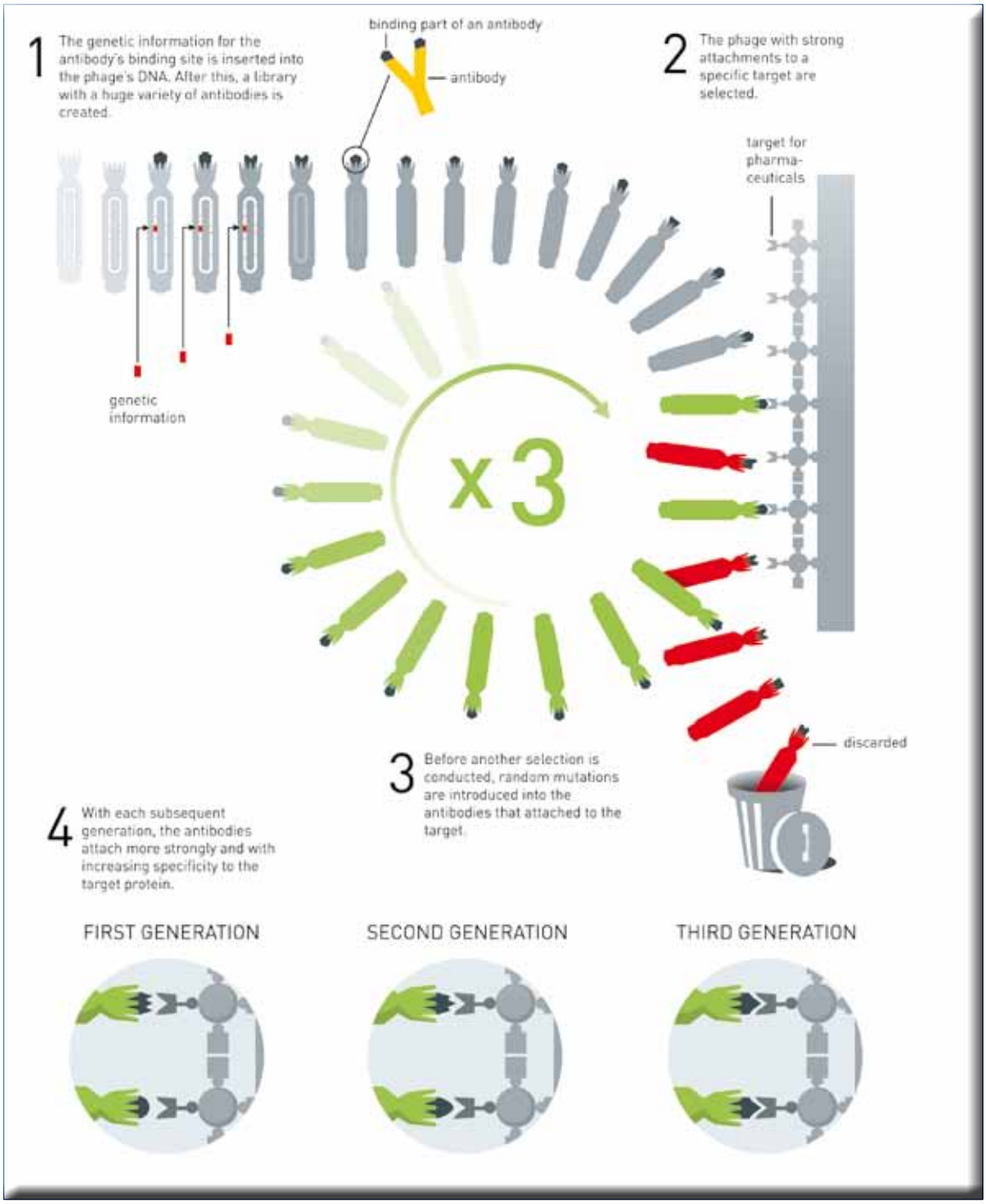


Abbildung 33: Prinzip der gerichteten Evolution von Antikörpern mit Hilfe von Phagen-Display (Abb.: nobelprize.org).

dene bekannte Proteine aus dieser Mischung herausfischen. Antikörper können ein einzelnes Protein unter Zehntausenden von anderen mit höchster Präzision identifizieren und binden. Wenn Forscher etwas in der Phagensuppe mit einem Antikörper fangen, von dem sie wussten, dass er an ein bekanntes Protein gebunden ist, würden sie als Beifang das bisher unbekannte Gen für das Protein erhalten. 1985 zeigte George Smith, dass die Idee funktionieren kann; das Phagen-Display war geboren. Phagen schaffen dabei die Verbindung zwischen Protein und Gen.

Greg Winter: Antikörper im Reagenzglas

Da Antikörper hochselektiv sind und sich unter Zehntausenden von anderen an ein einzelnes Molekül binden können, hatten sich die Forscher seit langem erhofft, dass es möglich sein würde, Antikörper zu entwickeln, die verschiedene Krankheitsprozesse im Körper blockieren und wie Arzneimittel funktionieren. Mit den Antikörpern gab es aber Probleme. Um therapeutische Antikörper zu erhalten, injizierte man in Mäuse beispielsweise Proteine von Krebszellen. In den 1980er Jahren wurde jedoch immer deutlicher, dass diese Methode Einschränkungen hatte; einige Substanzen waren für die Mäuse giftig, und andere führten zu keiner Antikörperproduktion. Zusätzlich wurde festgestellt, dass die erhaltenen Antikörper vom Immunsystem der Patienten als fremd erkannt und angegriffen wurden. Der dritte diesjährige Nobelpreisträger für Chemie, Greg Winter, versuchte daher, den Schritt über die Mäuse zur Erzeugung von Antikörpern zu vermeiden.

Antikörper sind Y-förmige Moleküle; die Enden jedes der beiden Y-Arme können sich an Fremdkörper anlagern. Winter verband die genetische Information für diesen Teil des Antikörpers mit dem Gen für eines der Kapselproteine des Phagen. Er zeigte 1990, dass auf diese Weise die Bindungsstelle des Antikörpers auf der Oberfläche des Phagen landete.

Der von ihm verwendete Antikörper wurde entwickelt, um an ein kleines Molekül namens phOx zu binden. Als Greg Winter phOx als eine Art molekularen Fischhaken einsetzte, gelang es ihm, den Phagen mit dem Antikörper auf seiner Oberfläche aus einer Mischung von vier Millionen anderen Phagen zu ziehen. Danach zeigte Greg Winter, dass er das Phagen-Display in der gerichteten Evolution von Antikörpern einsetzen konnte (Abbildung 33). Er baute eine Bibliothek von Phagen mit Milliarden von Antikörperarten auf ihren Oberflächen auf. Aus dieser Bibliothek hat er Antikörper herausgefiltert, die an verschiedene Zielproteine binden konnten. Dann änderte er per Zufallsprozess diese erste Generation von Antikörpern und schuf eine neue Bibliothek, in der Antikörper mit noch stärkeren Zielbindungen zu finden waren.

Zusammen mit Kollegen gründete Winter eine Firma für das Phagen-Display von Antikörpern. In den 1990er Jahren stellte man den ersten pharmazeutischen Wirkstoff auf Basis menschlicher Antikörper her: Adalimumab. Er wirkte bei Autoimmunkrankheiten wie rheumatischer Arthritis. Auch für die Krebsbekämpfung und gegen Bakteriengifte, die Anthrax hervorrufen, lassen sich so aufgefundene Antiköper einsetzen.

Phagen-Display-Techniken ermöglichten also erstmals die Herstellung und Charakterisierung vieler neuer humaner Antikörper. Auch andere Proteine, z. B. in Form von cDNA-Bibliotheken, lassen sich im Phagen-Display selektieren. Die Affinität der selektierten Antikörper kann durch Mutagenese erhöht werden. In den letzten Jahren hat es viele Verbesserungen der Techniken gegeben, aber Phagen-Display ist noch längst nicht Routine. Mehrere Firmen bieten inzwischen an, aus sehr großen, z. T. semisynthetischen Phagen-Display-Bibliotheken Antikörper gegen nahezu jedes beliebige Antigen zu produzieren. Rekombinante Antikörper machen ca. 30 % aller derzeit in der klinischen Prüfung befindlichen Biopharmazeutika aus; das zeigt, welches Potential für das Wachstum der Biotechnologie in der Produktion dieser Produkte steckt.

Das Nobelpreis-Komitee beleuchtete das Potenzial der Entwicklungen und stellte in der Begründung des Preises am 3. Oktober heraus: „Die Methoden, die die Chemie-Nobelpreisträger 2018 entwickelt haben, werden nun international weiterentwickelt, um eine umweltfreundlichere Chemieindustrie zu fördern, neue Materialien herzustellen, nachhaltige Biokraftstoffe zu erzeugen, Krankheiten zu mildern und Leben zu retten. Die gezielte Evolution der Enzyme und die Phagenanzeige der Antikörper haben es Frances Arnold, George Smith und Greg Winter ermöglicht, der Menschheit großen Nutzen zu bringen und den Grundstein für eine Revolution in der Chemie zu legen.“ ***CLB***

Schwerpunkt Evolution: Mechanismen und Ausblick

Ohne Ziel – dennoch nicht ohne Grenzen

Randbedingungen evolutionärer Mechanismen sollen ein Überschießen von Veränderungen vermeiden, um die Lebensfähigkeit zu erhalten

Rolf Kickuth

Die Evolution lebt von Veränderungen. Es haben sich verschiedene Mechanismen dafür ausgebildet. Fragen dazu betreffen beispielsweise die Geschwindigkeit der Veränderungen; passieren sie durch allmähliche Anpassung, oder gibt es auch spontane Ereignisse diesbezüglich? Welche Bedeutung hat Sex? Das Ziel ist, Organismen gute Anpassungen an sich verändernde Umweltbedingungen zu ermöglichen. Das geschieht durch eine Verbesserung der Fitness.

Wiederholt wurde in den vorangegangenen Artikeln dieses Themenschwerpunkts der Begriff „Fitness“ genannt. Er ist intuitiv verständlich – und dennoch schwer zu definieren.

Fit sein heißt: Optimiert für Nachkommen

Gemeint ist im Zusammenhang mit Evolution nicht die körperliche (medizinische, sportliche) Fitness, sondern die reproduktive Fitness. Diese Bedeutung kommt fälschlicherweise sogar dann oft zum Tragen, wenn man Herbert Spencer (1820-1903) mit seinem „Survival of the fittest“ zitiert. Der englische Philosoph und Soziologe wandte als erster die Evolutionstheorie auf die gesellschaftliche Entwicklung an. Er wird daher von einigen als Begründer des Sozialdarwinismus betrachtet, eine Theorie, die einen biologistischen Determinismus als Weltbild vertritt. Tatsächlich vertrat er eher den Evolutionismus. Dieser nimmt die verschiedene Entwicklungsstufen menschlicher Gesellschaften mit einer Höherentwicklung an. Im 20. Jahrhundert entwickelten sich die Nachfolger Neoevolutionismus und multilineare Evolution; letztere ist eine soziologische Theorie über die Evolution von Gesellschaften und Kulturen.

Überleben der Stärksten ist falsch

Spencer popularisierte den Begriff der Evolution für gesellschaftliche Entwicklung, ebenso wie er (und nicht Charles Darwin) den Begriff des „Survival of the fittest“ prägte, wobei er Darwins „natürliche Auslese“ zum „Kampf ums Dasein“ machte. Der englische Begriff wird immer wieder falsch mit „Überleben der Stärksten“ übersetzt, tatsächlich bedeutet es das „Überleben der Angepasstesten“.

Fitness ist also ein Maß für die Adaptation eines Individuums oder eines Genotyps an seine Umwelt. Der adaptive Wert eines Merkmals zeigt sich darin, wie es sich auf die Anzahl von dessen Nachkommen auswirkt. Eine Anpassung ist besser, wenn sie die Nachkommenzahl steigert. Fitness misst demnach die Summe der Anpassungen anhand der Anzahl fortpflanzungsfähiger Nachkommen. Ein Individuum mit höherer Fitness hat also, unter exakt gleichen Umweltbedingungen, mehr Nachkommen als eines mit geringerer Fitness. Die Gesamtfitness lässt sich oftmals durch den Effekt einzelner Merkmale des Individuums erklären, beispielsweise seiner höheren Resistenz gegenüber Umweltfaktoren wie Trockenheit oder Kälte, seiner höheren Widerstandskraft gegenüber Parasiten oder einfach seiner höheren aktuellen Fortpflanzungsrate. Da die Nachkommen, durch Vererbung, ebenfalls über die günstigen Anpassungen verfügen, können sie sich im Verlaufe der Evolution durchsetzen, bis sich die Umweltbedingungen ändern. Reproduktive Fitness ist immer auf die aktuelle, jeweilige Umwelt des untersuchten Lebenwesens bezogen.

Evolutionäre Anpassung kann grafisch in Fitness-Landschaften dargestellt werden (Abbildung 34). Darin spiegelt sich der Reproduktionserfolg unterschiedlicher Genkombinationen wieder, die sowohl ein bestimmtes phänotypisches Merkmal (z. B. Auge, Kiemen, Außenskelett, Brutpflegeverhalten) als auch den gesamten Phänotyp repräsentieren können. Täler in diesen Landschaften bedeuten geringeren

In Kürze: Mechanismen der Evolution

- Anpassung ist der Schlüssel zum Überleben.
- Mehrere Mechanismen ermöglichen es Organismen, sich veränderten Bedingungen schnell anzupassen.
- Es gilt, ein Gleichgewicht zwischen Stabilität und Variabilität zu aufzustellen.
- Evolution hat kein Ziel, aber die Naturwissenschaft zeigt weitere Entwicklungsmöglichkeiten auf.

Reproduktionserfolg der Genkombinationen, Hügel repräsentieren günstigere Genkombinationen. Die natürliche Selektion verschiebt das Merkmal bzw. den Phänotyp als evolutionäre Anpassung auf die Gipfel der Hügel. Dort ist das Merkmal an seine Umwelt adaptiert. Zufälligen Bewegungen in anderen Richtungen der Fitness-Landschaft werden als genetische Drift bezeichnet. Eine Anpassung, ausgehend von einem lokalen Gipfel auf dem Weg bergab und wieder bergauf zu einem anderen, höheren Gipfel ist evolutionär in der Regel nicht möglich. So kann etwa ein Wal keine Kiemen mehr entwickeln, die er in einer phylogenetisch früheren Phase einmal hatte.

Gesamtfitness erklärt Altruismus

Eine Erweiterung erfuhr der Fitness-Begriff, indem auch der Fortpflanzungserfolg nahe verwandter Individuen in der Berechnung berücksichtigt wurde, da deren Gene zu einem erheblichen Teil identisch sind. Für diese Betrachtung hat sich der Begriff der Gesamtfitness etabliert (auch: „inklusive Fitness“). Durch die Betrachtung der Gesamtfitness lässt sich insbesondere die Entstehung altruistischer Verhaltensweisen erklären.

Altruismus bezeichnet eine absichtliche Verhaltensweise, die einem Individuum zugunsten eines anderen Individuums mehr Kosten als Nutzen einbringt. Die Existenz von altruistischem Verhalten in der Natur stellte ein Problem für die frühe Evolutionstheorie dar, wie bereits Charles Darwin selbst erkannt hatte. Altruismus zeigt sich nicht nur bei Menschen und Tieren; auch bei Pflanzen [38] und Bakterien [39] hat man Mechanismen gefunden, die sich als altruistisch klassifizieren lassen. Auch das zuvor in dem Artikel „Werkzeuge der Evolution“ unter dem Absatz „Synthetische Ökologie“ beschriebene Beispiel fällt in diese Kategorie, die sich emotionsfrei ja auch als kooperatives Verhalten beschreiben lässt.

Übrigens ist Kooperation zwischen Menschen in der Regel für alle Beteiligten vorteilhaft; das zeigt die Spieltheorie – und selbstherrliche, autokratische politische Führer sollten sich das merken. Die Spieltheorie kann darstellen, wie Spieler aus Eigeninteresse dahin kommen, kooperatives Verhalten zu entwickeln und unter welchen Bedingungen Kooperation als Normalverhalten sich etablieren und erhalten kann und unter welchen Bedingungen Kooperation nicht entsteht oder zurückgeht. Der Amerikaner George R. Price hat zudem 1967 die nach ihm benannte Gleichung aufgestellt, die mathematisch Evolution, Selektion und Altruismus in Verbindung bringt.

Mechanismen schneller Anpassung

Die Ausführungen lassen vermuten, dass es eine Vielzahl von Rädern gibt, an denen die Evolution drehen kann. Das kann auch sprunghafte Änderungen zur Folge haben.

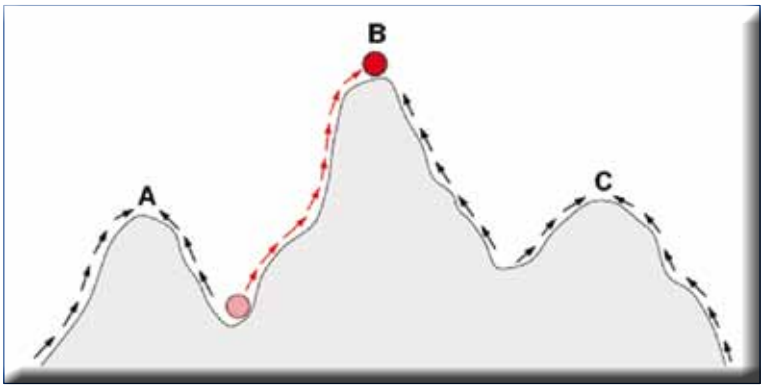


Abbildung 34: Skizze einer Fitness-Landschaft. Die Pfeile bezeichnen den durch Selektion präferierten Weg einer Population in der Landschaft. Die Punkte A, B und C sind lokale Optima. Der rote Ball steht für eine Population, die sich von einem sehr niedrigen Fitnesswert in Richtung eines lokalen Gipfels bewegt.

Die Evolution von Organismen erfolgt in kleinen Schritten – so haben die meisten Menschen es in der Schule gelernt: durch kleine genetische Veränderungen, Punktmutationen genannt. Im Laufe der Generationen treten diese Mutationen in den Kopien der bewährten Gene auf und bringen möglicherweise nützliche neue Eigenschaften mit sich. Dass vollständige neue Gene und somit neue Eigenschaften quasi aus dem Nichts entstehen, galt jahrzehntelang als undenkbar. Erst Studien der jüngsten Zeit gaben vermehrt Hinweise darauf, dass sich neue Gene auch „aus dem Nichts“ in der nicht-codierenden DNA bilden, also in dem Teil des Erbguts, der keine Proteine erzeugt. Eine neue Arbeit untersucht nun erstmals auch die frühesten Stadien der Entstehung dieser „Gene aus dem Nichts“.

Neue Gene „aus dem Nichts“

Die Wissenschafler verglichen mit Computeranalysen Anzahl, Länge, Position und Zusammensetzung (Nukleotid-Sequenz) von „Genen aus dem Nichts“ beim Menschen mit denen von vier anderen Säugetier-Arten: Maus, Ratte, Kängururatte und Opossum. Letzteres gehört zu den Beuteltieren, deren Evolutionslinie sich früh von dem Zweig der Höheren Säugetiere abgespalteten hat. Durch diesen Vergleich warfen die Forscher Schlaglichter auf 160 Millionen Jahre Evolution der Säugetiere. Die Wissenschafter nahmen dabei DNA-Transkripte unter die Lupe, also solche DNA-Abschnitte, die aktiv sind und als RNA-Kopie vorliegen [42]. Genauer gesagt untersuchten die Forscher die Transkripte „offener Leserahmen“. Diese Sequenzen dienen häufig als Bauanleitungen für Proteine.

Man konnte erkennen, dass neue offene Leserahmen, also die Kandidaten für Bauanleitungen für neue Proteine, in nicht-codierenden DNA-Regionen permanent „aus dem Nichts“ entstehen. Sie gehen aber genauso wie ihre Transkripte im Laufe der Evolution auch sehr schnell wieder verloren. Obwohl aus nur sehr wenigen dieser Kandidaten tatsächlich

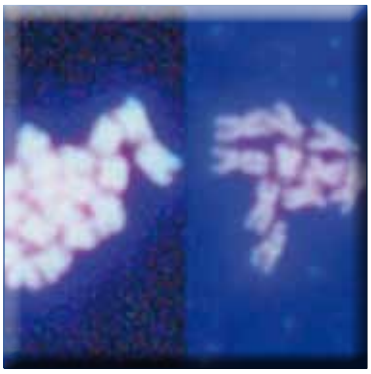


Abbildung 35: Tetraploider (li.) und diploider Chromosomensatz (re.) bei der Ackerschmalwand (Abb.: R. Torres-Ruiz/TUM).

funktionstüchtige Gene entstehen, also solche Gene, die den Bauplan für funktionierende Proteine enthalten, bleiben einige Kandidaten zufällig über längere Zeit erhalten – allein aufgrund der enormen Anzahl an ständig neu erzeugten Transkripten. Diese Transkripte können dann in mehreren Abstammungslinien gefunden werden. Wahrscheinlich können sie über lange Zeiträume hinweg das Repertoire der bestehenden Proteine ergänzen und an das molekulare Wechselspiel mit diesen angepasst werden. Damit hat man auch eine Erklärung dafür, wie grundlegend neue Eigenschaften in einem Organismus entstehen können. Allein durch punktuelle Veränderungen der genetischen Struktur lässt sich das nämlich nicht erklären.

Genverdopplung als Beschleuniger

Ein anderes wichtiges Prinzip, mit dem die Evolution schnelle Änderungen herbeiführen kann, ist offenbar die Genverdopplung. In tierischen Organismen wurde bisher lediglich bei Wirbeltieren eine Verdopplung des Erbguts festgestellt.

Nicht nur bei Vertebraten

Nun hat man hat die Genome einer Spinne und eines Skorpions entschlüsselt und mit denen anderer Tiere verglichen. Als Ergebnis ließ sich damit endlich eine Tiergruppe identifizieren, in denen Genomverdopplungen unabhängig von denen der Wirbeltiere (Vertebraten) entstanden sind [43]. Man konnte am Beispiel von Faktoren, die an der Embryonalentwicklung aller bisher untersuchten Tiere beteiligt sind, eindrucksvoll zeigen, wie die Verdopplung des genetischen Materials im Verlauf der Evolution schrittweise zur Ausprägung neuer Funktionen beitragen kann. Die Evolutionsbiologen vermuten, dass solche Verdopplungen des Erbguts auf einen Schlag reichhaltiges genetisches Material für Neuentwicklungen zur Verfügung stellen. Sie sprechen dabei von einem „Spielplatz für die Evolution“.

Genverdopplung bei Pflanzen

Anders als bei Tieren üblich besitzt ein großer Teil aller Blütenpflanzen ein Vielfaches des doppelten Chromosomensatzes: Die Pflanzen sind polyploid, ihre Zellen beherbergen vier, acht oder noch mehr Erbgutkopien. Im Laufe ihrer Evolutionsgeschichte hatten praktisch alle Blütenpflanzenarten polyploide Vorfahren. Solche Verdopplungen, so vermuten Evolutionsbiologen, führten zu einer Vielzahl neuer Eigenschaften der Pflanzen, die damit neue Lebensräume besiedeln konnten.

Im Gegensatz zu Veränderungen einzelner Gene, deren Vorteile sich erst nach mehreren Generationen zeigen, führt Polyploidie sehr schnell, von einer Generation zur nächsten, zu einer Menge an Veränderungen – zumindest, so die bisher verbreitete Annahme, wenn die Chromosomensätze verschiedener Pflanzenarten miteinander verschmelzen. Diese Form von Polyploidie hat maßgeblich zum Artenreichtum etwa der Familien der Kohlgewächse (*Brassicaceae*), der Nachtschattengewächse (*Solanaceae*, mit Tabak, Kartoffel und Tomate) und der Gräser (*Gramineae*) beigetragen.

Dupliziert sich dagegen der Chromosomensatz ein- und derselben Art, so unterscheiden sich die polyploiden Nachkommen augenscheinlich kaum von ihren Eltern, die nur halb so viele Genkopien besitzen. **Entwicklungssprünge scheinen diese auto-polyploiden Pflanzen nicht zu verheißen**, das Potenzial dieses Verdopplungsweges für die Evolution wurde lange wenig beachtet. Dem ist jedoch nicht so, wie Wissenschaftler vor ein paar Jahren entdeckten [44]. Sie haben dafür tief in die molekularen Strukturen auto-polyploider Pflanzen geblickt, die sie künstlich erzeugten. Dazu sorgten sie bei Pflanzen der Art Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*) dafür, dass der Chromosomensatz in Pollen und Eizellen der Elternpflanzen nicht halbiert wurde, sondern doppelt erhalten blieb (Abbildung 35). Aus der Befruchtung entstanden dann polyploide Pflanzen mit einem vierfachen Chromosomensatz.

Wie erwartet unterschieden sich die polyploiden Nachkommen äußerlich kaum von ihren Eltern. Doch als die Forscher analysierten, welche Gene von den Pflanzen wie stark aktiviert werden, erlebten sie eine Überraschung: Bei einigen Pflanzen fanden sie in mehr als 250 Genen zum Teil deutliche Unterschiede. Die betroffenen Gene waren an so grundlegenden Prozessen wir Photosynthese, Zellwandbau, Stressmanagement, Alterung und pflanzliche Verteidigung beteiligt. Die Unterschiede weisen darauf hin, dass Auto-Polyploidie in der Evolution eine größere Rolle spielen könnte als bisher vermutet. Tendenziell sind die Unterschiede von Auto-Polyploiden zu ihren Elternpflanzen zwar geringer, als wenn Chromosomensätze verschiedener Pflanzen miteinander verschmelzen. Es ist jedoch möglich, dass solche schnellen, subtilen Änderungen zum Beispiel bei allmählichen Umweltveränderungen, die das Klima oder die Bodenbeschaffenheit betreffen, von Vorteil sein könnten.

Jetzt kommt man den Vermutungen auch durch Experimente auf die Schliche [45]. Das Genom vieler polyploiden Arten besteht oftmals aus einem vierfachen Chromosomensatz – je einem doppelten Satz jedes Elternteils – und besitzt damit rund doppelt so viele Gene wie ihre Ursprungsarten. Schon vor 50 Jahren postulierten Evolutionsbiologen, dass dieser Prozess die Evolution vorantreibt und für neue Arten sorgt. Durch die Größe und Komplexität solcher Genome war es bisher schwierig, diese Theorie auf genetischer Ebene nachzuweisen. Die experimentelle Bestätigung konnte kürzlich erbracht werden. Die

Wissenschaftler verwendeten dazu die zur Gattung der Schaumkressen gehörende Pflanzenart *Arabidopsis kamchatica* (Abbildung 36).

Sie sequenzierten das Genom von 25 verschiedenen Individuen der polyploiden Art aus unterschiedlichen Regionen der Welt sowie 18 verschiedene Individuen der Elternarten, um ihre natürliche genetische Diversität zu untersuchen. *Arabidopsis kamchatica* ist vor 65 000 bis 145 000 Jahren durch die natürliche Hybridisierung der zwei Elternarten *A. halleri* und *A. lyrata* entstanden. Ihr Genom ist mit 450 Millionen Basenpaaren für eine polyploide Pflanze eher klein, aber sehr komplex. Mit Hilfe von modernsten Sequenzierungsmethoden sowie Bioinformatiktools ließen sich die Gensequenzen der einzelnen Pflanzenindividuen bestimmen. Das Ergebnis: Die doppelt oder mehrfach vorhandenen Genkopien erlauben es der Pflanze, vorteilhafte Mutationen zu übernehmen und gleichzeitig eine ursprüngliche Kopie wichtiger Gene beizubehalten. Wie nützlich das doppelte Genom für A. kamchatica ist, zeigt sich an ihrer großen Verbreitung – sowohl bezüglich Breitengraden wie auch Höhenlagen – verglichen mit ihren Elternpflanzen.

Lohnt sich Sex als Evolutionsbeschleuniger?

Warum hat die Natur den Sex erfunden? Eine Frage, die Evolutionsbiologen umtreibt, denn Sex bringt einige Nachteile für das Individuum: Bei optimaler Anpassung an die Umwelt ist das Mischen von Genen durch sexuelle Fortpflanzung nämlich von Nachteil, weil unangepasste Gene dazukommen können. Sexuelle Fortpflanzung wird noch kostspieliger, wenn Männchen außer „Genen“ keinen Beitrag zur Aufzucht des Nachwuchses leisten. Weitere Kosten sind das erhöhte Risiko, sich mit sexuell übertragbaren Krankheiten anzustecken oder bei der Paarung einem Räuber zum Opfer zu fallen.

Den Nutzen von sexueller Vermehrung untersuchten Wissenschaftler bei *Brachionus calyciflorus* einem monogononten Rädertierchen; namensgebendes Kennzeichen der Gruppe ist ihre einzige Gonade. Interessant ist die Spezies für die Biologen als Modellorganismus, weil sie die Qual der Wahl hat: Sexuelle oder asexuelle Fortpflanzung. Mit diesem Organismus ließ sich die Evolution von Sex im Experiment zu verfolgen. Man konnte über viele Generationen hinweg verfolgen, wie die Sexrate beziehungsweise die Investition in sexuelle Fortpflanzung evolviert.

Die Wissenschaftler verglichen dafür zwei Populationen: eine unter gleichbleibenden Umweltbedingungen, eine unter wechselnden. Das Ergebnis der Beobachtungen war eindeutig: Bei homogenen Umweltbedingungen zeigten die Probanden wenig Neigung zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Gerade einmal sieben Prozent der Eier wurden bei homogener Umwelt geschlechtlich gezeugt. Anders sah die Situation in einer wechselnden Umgebung aus. Hier fanden die Forscher mehr als doppelt so viele befruchtete Eier. Die Zahl der geschlechtlichen Fortpflanzung sank hier nur leicht, stieg in einem zweiten Teil des Experiments sogar wieder an. Die Biologen sehen die heterogenen Umweltbedingungen als einen der Auslöser sexueller Fortpflanzung an. Hier kann der Nutzen des Sex die Kosten überwiegen.

Stabilität vs. Variabilität

Die aufgeführten Theorien und Arbeiten zeigen: Evolution ist nicht einfach zu fassen. Tatsächlich ist es wohl sogar so, dass die komplexe Ausbildung von biologischen Systemen selbst Einflüsse auf deren weitere Entwicklung hat. Insgesamt ist es für einen Organismus wichtig, eine Balance zu finden in dem Ausmaß seiner Veränderungen. Denn dramatische Erbgutveränderungen bergen immer auch das Risiko, dass die Nachkommen nicht lebens- oder fortpflanzungsfähig sind.

Komplexität als Entwicklungskriterium

Die Evolution wirkt auf Veränderungen im Phänotyp, der Summe der Eigenschaften eines Organismus, ein. Die Veränderungen entstehen, wenn Mutationen den zugrundeliegenden Genotyp verändern. Aber die Bandbreite an Veränderungen des Phänotyps, welche die Mutationen erzeugen können, ist nicht grenzenlos; Ameisen wächst nicht plötzlich ein Rüssel, und auch so groß wie ein Elefant werden können sie nicht. Man hat nun herausgefunden, dass sich in einem genregulatorischen System des Bakteriums *Escherichia coli* das System umso freier entwickeln kann, je mehr Komponenten mutiert werden [47].

Die Forscher untersuchten diese Frage in einem kleinen genregulatorischen System in E. coli, das aus zwei Komponenten besteht: aus einem Transkriptionsfaktor, also einem Protein, das die Rate der Transkription von genetischer Information von DNA zu RNA kontrolliert, und aus dessen Bindungsstelle an der DNA, an der der Transkriptionsfaktor bindet, um die Transkription zu starten. In ihrer Studie untersuchten die Wissenschaftler einerseits was passiert, wenn sie jede einzelne Komponente für sich mutier-

Abbildung 36: Arabidopsis kamchatica (Bild: L. Mohn / UZH).

ten, und andererseits wenn sie beide Komponenten gleichzeitig mutierten. Entgegen ihre Erwartungen fanden sie, dass die Evolution des Systems weniger eingeschränkt ist, wenn mehrere Komponenten mutiert werden.

Die Forscher fanden heraus, dass das System freier evolviert da die Mutationen in den zwei Komponenten miteinander interagieren. Dieses Phänomen nennen sie „intermolekulare Epistase". Genetisch gesprochen verändert eine Punktmutation den Transkriptionsfaktor so, dass sich der Phänotyp des genregulatorischen Systems um X verändert, und die andere Punktmutation ändert die Bindungsstelle so, dass sich der Phänotyp um Y verändert. Wenn jetzt aber beide Mutationen gemeinsam vorkommen, ist der Phänotyp nicht einfach X+Y, sondern er ist anders.

Robust und trotzdem entwicklungsfähig

Überraschungen erlebten Biologen auch bei der Untersuchung der Genexpression. Da selbst die kleinsten Organismen wie Bakterien viele Gene haben, wird die Koordination ihrer Expression durch einen speziellen Satz von Proteinen vorgenommen, die bestimmte Stellen in der DNA binden (Promotoren), um Gene ein- oder auszuschalten. Jede solche Paarung zwischen einem Protein und seinem assoziierten Promotor stellt eine von unzähligen Verbindungen im genregulatorischen Netzwerk des Organismus dar. Genregulatorische Netzwerke sind aufwendig abgestimmt, also wie können sie sich entwickeln und verändern?

Dazu untersuchten die Forscher zwei DNA-bindende Proteine und die dazugehörigen Promotoren [47]. Diese Proteine werden als „Repressoren" bezeichnet, da ihre Bindung an die DNA die Genexpression hemmt.

Die Forscher führten dann Mutationen in die Promotoren ein und beobachteten, wie sich diese Veränderungen auf die Bindung von Repressoren auswirkten. Repressoren können auf Veränderungen auf zwei Arten reagieren. Ein Repressor kann robust sein, was bedeutet, dass Mutationen ihn nicht stark beeinflussen, da er trotz der Mutationen an dem Promotor gebunden bleibt. Alternativ kann ein Repressor evolvierbar sein, was bedeutet, dass er leicht auf Mutationen reagiert, indem er Bindung an neue Promotoren erwirbt. Diese beiden Reaktionen auf Mutationen scheinen sich per Definition gegenseitig auszuschließen – ein Protein, das robuster gegenüber Mutationen ist, sollte weniger auf Mutationen reagieren und daher weniger entwickelbar sein. Überraschung: Im Vergleich zwischen den beiden untersuchten Repressoren fanden die Forscher heraus, dass der robustere Repressor leichter an neue Promotoren band.

Durch die Entwicklung eines biophysikalischen Modells, das auf der Thermodynamik der Protein-DNA-Bindung basiert, konnten die Forscher nicht nur ihre überraschenden Beobachtungen erklären, sondern auch ihre Ergebnisse verallgemeinern: Eine Gruppe von Repressoren, die lokalen, sind sehr spezifisch - sie binden nur an eine Handvoll Promotoren und erwerben nicht leicht eine neue Bindung. Eine weitere Gruppe von Repressoren, die globalen, ist promiskuitiv und bindet auch bei starker Mutation an ihren Promotor, während sie gleichzeitig leicht an neuen Stellen binden.

Gesetzmäßige Veränderung

Offenbar gibt es aber auch Gesetzmäßigkeiten, die vor einer zu großen Veränderung schützen sollen. Eine davon fanden kürzlich Forscher der Medizinischen Hochschule Hannover (MHH) heraus [48].

Proteine bestehen aus Ketten von 20 verschiedenen Aminosäuren. Aus speziellen Genabschnitten von drei bestimmten aufeinander folgenden Basen (Codons) geht jeweils eine bestimmte Aminosäure hervor. Bei einer Punktmutation (der häufigsten Art der Mutationen) ist eine dieser drei Basen im genetischen Code verändert, was zur Folge haben kann, dass eine andere Aminosäure entsteht.

Die Gesetzmäßigkeit, die Wissenschaftler jetzt gefunden haben, lautet: Wenn die erste Base eines Codons ausgetauscht ist, es also eine Mutation an der ersten Codonposition gibt, dann besteht eine sehr hohe Wahrscheinlichkeit, dass auch die benachbarte Mutation an der ersten Position des Codons auftritt. Und wenn eine Mutation an einer zweiten Codonposition auftritt, dann tritt die nächste Mutation sehr häufig auch an zweiter Codonposition auf. Eine Mutation an der dritten Codonposition hat meist zur Folge, dass die nächste Mutation ebenfalls an der nächsten dritten Codonposition auftritt. Mutationen werden offenbar bevorzugt an denselben Codonpositionen zugelassen. Diese bisher unbekannte Auswahlregel der Drei-Basen-Periodizität konnten die Forscher durch den paarweisen Vergleich der Gesamtheit aller Gene von Dutzenden von Stämmen zweier Bakterienarten erkennen. So erhielten sie für jede Art Millionen von Einzeldaten.

Ausblick: Mehr als nur Molekularbiologie

Durch Charles Darwin gab es eine erste Theorie zur (biologischen) Evolution. Die genauere Betrachtung von Pflanzen und Tieren in der Folgezeit wies jedoch auf soviel Bemerkenswertes hin, dass die Evolutionstheorien immer umfangreicher wurden und verfeinert werden mussten; die in diesem Themenschwerpunkt aufgeführten Theorien sind bei weitem nicht alle, aber wohl die Wichtigsten.

Die „erweiterte Synthese der Evolutionstheorie" (Extended Evolutionary Synthesis, EES; siehe Seite 431) versucht, die neuen Erkenntnisse alle zu integrieren, bis hin beispielsweise zur Epigenetik (Abbildung 37). Diese untersucht die Änderungen der Genfunktion, die nicht auf Mutation oder Rekombination beruhen und dennoch an Tochterzellen weitergegeben werden.

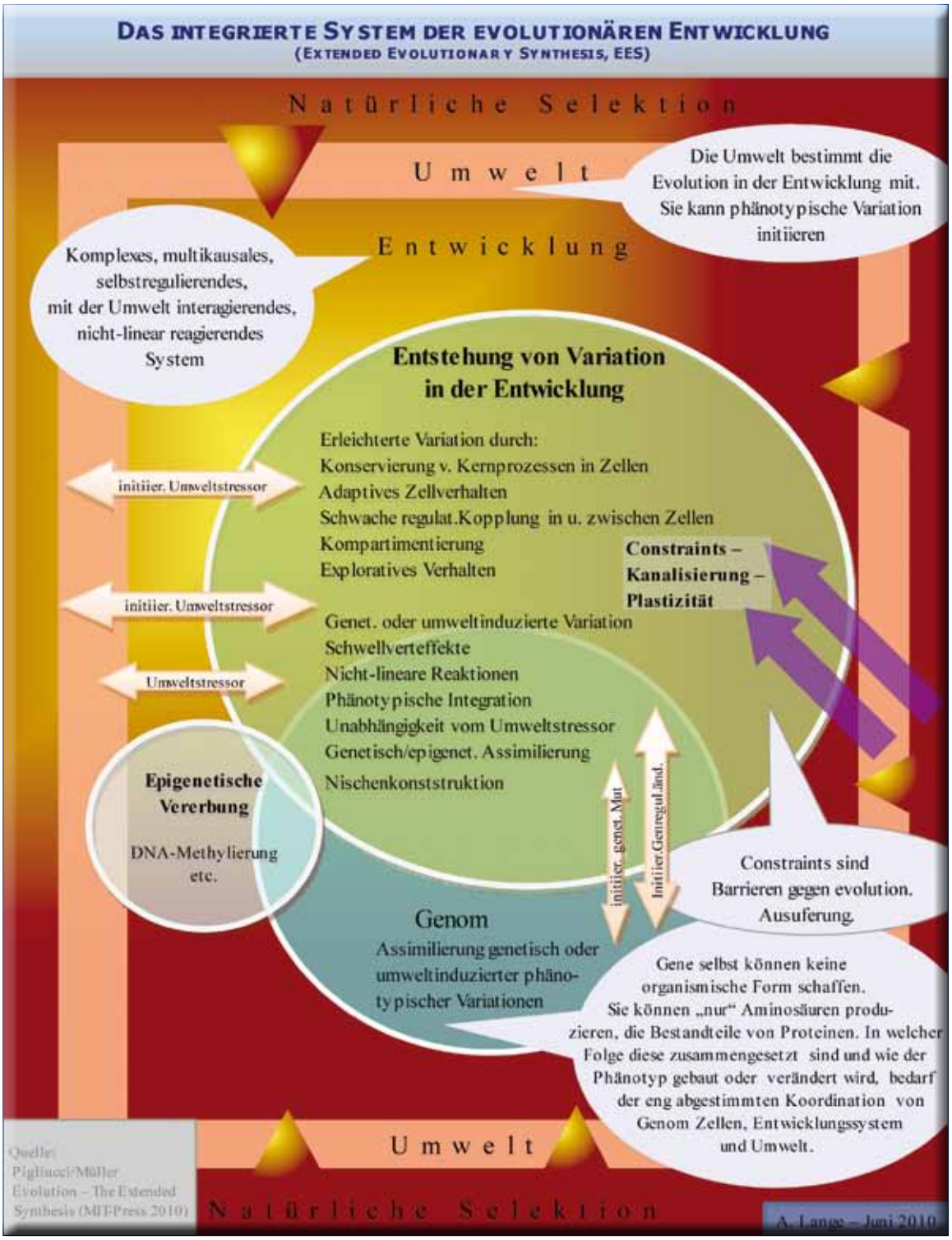


Abbildung 37: Übersicht über die EES.

Aktuelles Forschungsgebiet Epigenetik

Mit früheren Kenntnissen der Evolution lässt sich ihr Mechanismus nicht erklären; erst die Molekularbiologie erlaubte hier Fortschritte. Auf diesem Forschungsgebiet gibt es mehr und mehr Erkenntnisse, von denen hier zwei beispielhaft dargestellt werden.

Traumata über Generationen nachweisbar

Wie weit die Spur des Traumas in den folgenden Generationen reichen kann, zeigen laufende Untersuchungen an Mäusen von der ETH Zürich [49]. Sowohl männliche als auch weibliche Tiere, die in ihrer Kindheit durch eine längere und unvorhersehbare Trennung von der Mutter traumatisiert wurden, haben epigenetische Veränderungen an ihrer Erbsubstanz und geben diese an ihre Nachkommen weiter. Folgen dieser Veränderungen sind ein verändertes Sozialverhalten, depressionsähnliche Symptome, kognitive Defizite, einen gestörten Glukosestoffwechsel und nicht zuletzt auch funktionelle Veränderungen in Haut und Knochen. Die Ergebnisse von vier un-

tersuchten Generationen waren stets gleich: Viele epigenetische Veränderungen der ersten Generation und deren Auswirkungen sind in den folgenden Generationen noch nachweisbar.

Bei epigenetischen Veränderungen der Erbsubstanz werden an einzelne Bausteine der DNA kleine chemische Verbindungen, Methylgruppen, angeheftet. Auch die Histone – Proteine, welche die Erbsubstanz verpacken – sind modifiziert. Dies hat Auswirkungen auf die Genaktivität, verändert aber nicht den genetischen Code. Solche Veränderungen konnten die Forscher bei den Mäusen ebenso nachweisen wie Veränderungen in der Aktivität nicht-kodierender Ribonukleinsäure RNA, die keine Baupläne für Proteine enthalten, aber die Genaktivität beeinflussen.

Beschränkt sind diese Veränderungen indes nicht nur auf die Erbsubstanz in den Zellen des Gehirns. Traumen hinterlassen ihre Spuren vermutlich in allen Körperzellen. In Zusammenarbeit mit anderen Forschergruppen ließen sich epigenetische Veränderungen auch in den Blut-, Ei- und Spermienzellen nachweisen. Dabei waren jeweils spezifische Gene in diesen Zellen betroffen, was vermutlich auch Auswirkungen auf die Funktion der betroffenen Organsysteme haben kann.

Die Untersuchungen der Forscher zeigen aber auch, dass die Spuren des Traumas im Erbgut getilgt werden können. Eine positive und anregende Umgebung führt bei jungen Mäusen mit epigenetischen Traumaspuren dazu, dass die epigenetischen Modifikationen und mit ihnen die stressbedingten Verhaltensänderungen bei den adulten Tieren verschwinden. Auch diese neuerliche Veränderung wird an den Nachwuchs dieser Generation weitergegeben.

Unlängst berichteten Forschergruppen, dass sie spezifische epigenetische Faktoren sowohl bei traumatisierten Mäusen als auch in Spermazellen traumatisierter Männer nachweisen konnten. Die Schweizer Forscher untersuchen derzeit ebenfalls Gruppen von Kindern und Erwachsenen, die traumatische Erfahrungen gemacht haben, auf epigenetische Veränderungen. Sie vergleichen dann die Ergebnisse mit jenen von Kontrollgruppen, die normal aufgewachsen sind.

Verhalten von Haustieren

Die Epigenetik spielt auch bei der Domestizierung von Tieren eine Rolle, wie Untersuchungen von der Universität Linköping (Schweden) zeigen [50]. In einem Zeitraum von nur 10 000 bis 15 000 Jahren haben Tiere, die mit dem Menschen zusammenlebten und zu Haustieren wurden ihr Aussehen, ihre Physiologie und ihr Verhalten so weit verändert, dass z. B. der Hund als neue Art angesehen werden kann. Solche Veränderungen können als Folge von Lebenserfahrungen auftreten und das Verhalten und Stressreaktionen verändern.

Bei Untersuchungen mit Hühnern fanden auch die schwedischen Forscher heraus, dass epigenetische Veränderungen durch belastende Ereignisse hervorgerufen werden können, lange andauern und mit den damit verbundenen Verhaltenseffekten auch an die nächste Generation vererbt werden können. Die Wissenschaftler konnten bei Haus- und Wildhühnern sowie bei Haus- und Wildhunden große Unterschiede im Muster der DNA-Methylierung im Gehirn nachweisen.

Mit Tieren der Stammform des Haushuhns, dem in Südostasien lebenden Bankivahuhn (*Gallus gallus*), simulierten die Wissenschaftler den Prozess der Domestizierung und dessen Folgen. Dazu selektierten sie Tiere, die vor Menschen weniger Angst hatten als ihre Artgenossen und ließen diese sich über fünf Generationen vermehren. Auch bei diesen Tieren konnten die Forscher sowohl spezifische epigenetische Effekte im Gehirn als auch ein verändertes Verhalten über die Generationen hinweg nachweisen.

Universum, Gesellschaft, Technik, Information

Diese beeindruckenden Beispiele aus der Epigenetik machen deutlich, wie notwendig eine erweiterte Sehensweise auf die Evolution notwendig ist, wie sie u. a. mit Selbstorganisationsprozessen, Evo-Devo und gerichteter Entwicklung angegangen und versucht wird, alles unter dem Dach der erweiterten Synthese der Evolutionstheorie zu vereinen. Dabei stellt die biologische Evolution, der sich die Schwerpunktartikel dieser Ausgabe hauptsächlich widmen, ja auch nur einen Teil der Gesamtevolution dar. Letztendlich laufen und liefen bei der Evolution des Universums, der chemischen Elemente, aber auch der Gesellschaft und Ökonomie bis hin zu der Evolution durch die Technik Prozesse ab, die sich mit den eher grunglegenden, aus der Physik ableitbaren Mechanismen (Entropiebegriff, Thermodynamik allgemein, Zeitpfeil) erklären lassen – wie dies ja auch grundlegend in der Biologie der Fall ist. Von daher verwundert es nicht, wenn Werkzeuge der Evolution wie etwa die Selektion auch technisch genutzt werden, etwa durch evolutionäre Algorithmen oder gerichtete Evolution in der Biochemie.

Diese Verwandschaft der Evolution in verschiedenen Gebieten wird wohl immer deutlicher werden, und Werkzeuge daraus gebietsübergreifend nutzbar.

Was wohl noch fehlt (meine Recherche hat nichts aufgefunden) sind Arbeiten, die die Information so in evolutionäre Prozesse einbinden wie es zum Beispiel die Theorie der Dissipations-getriebene Anpassung mit der Energie tut. Nach meinem Dafürhalten sind Parallelen dazu jedoch offensichtlich. Je mehr Zeit vergeht, desto mehr Information kommt in die Welt. Nach dem Urknall war reine Energie vorhanden, dann separierten Energie und Materie, Atome, Elemente, Moleküle formten sich – bis schließlich hin zu Lebensformen, die ihrerseits in mannigfaltigfacher Weise evolvieren.

Und in der Gesellschaft, in der Technik sieht es ähnlich aus. Wurden erst nur Bücher gedruckt, waren es später Tageszeitungen, dann Wochenmagazine bis heute hin zu Special Interest-Titeln, die jedes Interes-

sensgebiet abdecken – und mittlerweile vom schnelleren und billigeren Internet verdrängt werden. Es sieht also so aus, als erfolge die Evolution derart, dass mit der Zeit einerseits die Variantenvielfalt zunimmt, andererseits diese Zunahme die Wege einschlägt, in denen die Information besonders schnell fließt [51]. Genauer formuliert legen diejenigen Prozesse zu, deren Gesamtfluss an Information am schnellesten steigt. Warum stehen insbesondere kommunistische und andere streng reglementierte Diktaturen typischerweise schlechter da als Demokratien oder solche Diktaturen, die der Wirtschaft eine freie Entfaltung ermöglichen? Nun, es geht um die Auffindung von Bedürfnissen, von Marktlücken, und deren Füllung. Die kommunistischen und andere streng reglementierte Diktaturen haben eine zentralistische Struktur. Ihr Informationsfluss funktioniert ebenfalls vorwiegend zentralistisch, von oben nach unten. Das heißt aber auch, überspitzt ausgedrückt: Die Kommunikation geschieht von einem zentralen Element zu den Elementen um diesen herum, nicht jedoch zwischen den einzelnen Elementen untereinander. Anders sieht es bei wirtschaftlich-gesellschaftlich freieren Strukturen aus: Da kommunizieren alle Elemente auch untereinander. Die insgesamt in dem System fließende sinnvolle Information ist höher. Dabei kann viel Unnützes sein, aber sicherlich auch etliches, das das Gesamtsystem voranbringt.

Es gibt auch gegenläufige Mechanismen, Konzentrationen; die Chaostheorie kennt Attraktoren. Das sind jedoch lokale Erscheinungen, die dem Gesamtbild immer weitergehender Differenzierung nicht widersprechen.

Evolution hat kein Ziel

Auch wenn in diesem Schwerpunkt die Rede von „gerichteter Entwicklung“ (Seite 432) oder „gerichteter Evolution“ (Seite 442) die Rede war: Dabei sind evolutionäre Entwicklungen unter bestimmten Randbedingungen bzw. unter Vorgaben des Menschen gemeint. Evolution als solche hat kein Ziel; sie passiert einfach. Zieht man die hier angesprochenen Mechanismen für eine Zukunftsschau in Betracht, wäre es jedoch vorstellbar, dass irgendwann das Universum vorwiegend von informationsverarbeitenden Strukturen durchzogen ist, aufgefüllt mit einiger „Junk“-Materie...

Derweil die Theorien zur Evolution neu gefasst, erweitert, angewandt und teilweise wohl auch wieder verworfen werden, mag man sich an bemerkenswerten Entwicklungen der Evolution erfreuen, die uns im Alltag, im Garten, im weiteren natürlichen Umfeld begegnen – oder auf die wir von den Biologen gestoßen werden. Wer hat schon von der Stöpselkopfameise (*Camponotus truncatus*) gehört? Kolonien der Stöpselkopfameise besitzen neben den gewöhnlichen Minor-Arbeiterinnen auch Major-Arbeiterinnen (Türschließermorphe), die einen stöpselförmigen, vorne auffällig abgestutzten Kopf mit kreisförmigem Querschnitt aufweist (Abbildung 38). Solche Ameisen leben in Bäumen. Ältere Nester findet man ausschließlich im Totholz oder der Borke von Bäumen, seltener von Sträuchern. Die Nestgründung findet in vorhandenen Insekten-Fraßgängen statt, die zu einem Galeriesystem erweitert werden. Dieses Galeriesystem umfasst das gesamte Volumen des Totholzes, weist aber maximal zwei bis drei kleine Eingänge auf. Anfangs wird der kleine Eingang zum Nest von der Ameisenkönigin verschlossen, später übernehmen diese Aufgabe die Türschließermorphen mit ihrem charakteristisch verformten Kopf. Größere Eingänge werden von bis zu drei Arbeiterinnen gleichzeitig verschlossen... ***CLB***

Abbildung 38: Dies ist ein Modell der Ameise *„Camponotus truncatus“*, der Stöpselkopfameise, in ihrem natürlichen Lebensraum: das Holz eines Baums. Eine Arbeiterin zeigt der Türschließermorphe per Betrillern (Kommunikation mit den Fühlern) ihre Koloniezugehörigkeit. Diese versperrt in der dargestellten Szene jedoch noch den sich im Holz befindenden Nesteingang (Modell von Alexis Dworsky).

Quellenangaben zu allen 3 Artikeln des Schwerpunktthemas „Evolution“:

[1] Repeating Patterns of Mimicry. Meyer A, PLoS Biology, Vol. 4/10/2006, e341 doi:10.1371/journal.pbio.0040341

[2] Gregory, Andrew (2017). Anaximander: A Re-assessment. New York City, New York and London, England: Bloomsbury Academic. pp. 34–35. ISBN 978-1-4725-0892-8

[3] Conway Morris, Simon: Aliens wie du und ich. In „Die Zeit“, 19. August 2004

[4] Jonathan B. Losos, Todd R. Jackman, Allan Larson, Kevin de Queiroz, Lourdes Rodrıguez-Schettino (1998): Contingency and Determinism in Replicated Adaptive Radiations of Island Lizards. Science 279: 2115-2118

[5] Małgorzata Ozgo & Michael T. Kinnison (2008): Contingency and determinism during convergent contemporary evolution in the polymorphic land snail, Cepaea nemoralis. Evolutionary Ecology Research 10: 721–733.

[6] M. Travisano, F. Vasi, R.E. Lenski (1995): Long-Term Experimental Evolution in Escherichia coli. III. Variation among the Replicate Populations in Correlated Responses to Novel Environments. Evolution Volume 49 Issue 1: 189-200

[7] M. Pfenninger et al. (2015): Unique Evolutionary Trajectories in Repeated Adaptation to Hydrogen Sulphide-Toxic Habitats of a Neotropical Fish (Poecilia mexicana). Molecular Ecology; doi 10.1111/mec.13397

[8] Alleman, A., Feldmeyer, B. and Foitzik, S. (2018): Comparative analyses of co-evolving host-parasite associations reveal unique gene expression patterns underlying slavemaker raiding and host defensive phenotypes. Scientific Reports, doi:10.1038/s41598-018-20262-y

[9] A. Härer, A. Meyer, J. T.-Dowdall: Convergent phenotypic evolution of the visual system via different molecular routes: How Neotropical cichlid fishes adapt to novel light environments. Evolution Letters. Juli 2018; doi.org/10.1002/evl3.71

[10] A. F. Kautt, G. M.-Schiaffino, A. Meyer: Lessons from a natural experiment: Allopatric morphological divergence and sympatric diversification in the Midas cichlid species complex are largely influenced by ecology in a deterministic way. Evolution Letters, Juni 2018; doi.org/10.1002/evl3.64

[11] M. Roesti et al.: The genomics of ecological vicariance in threespine stickleback fish; Nature Communications (2015), doi: 10.1038/ncomms9767

[12] Ernst Mayr: Das ist Evolution. Goldmann 2005, S. 250ff

[13] Washington et al.: „Linking Human Diseases to Animal Models Using Ontology-Based Phenotype Annotation.“ PLoS Biol 7(11): e1000247; 24. November 2009; doi:10.1371/journal.pbio.1000247

[14] Walter Gehring: Historical perspective on the development and evolution of eyes and photoreceptors. The International Journal of Developmental Biology, 48, S. 707–717, 2004

[15] Joram Piatigorsky: A Genetic Perspective on Eye Evolution: Gene Sharing, Convergence and Parallelism. Evolution: Education and Outreach 1(4): 403-414 (2008)

[16] Luitfried Salvini-Plawen: Photoreception and the Polyphyletic Evolution of Photoreceptors (with Special Reference to Mollusca), American Malacological Bulletin 01/2009; doi:10.4003/006.026.0209

[17] D. Vitali et al.: Independent evolution of functionally exchangeable mitochondrial outer membrane import complexes; eLife, 2018; 7:e34488; doi.org/10.7554/eLife.34488

[18] Adam S Wilkins: Waddington‘s Unfinished Critique of Neo-Darwinian Genetics: Then and Now. In: Biological Theory. 3, Nr. 3, 2008, S. 224–232. doi:10.1162/biot.2008.3.3.224

[19] M. Kimura. The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press, 1983

[20] Gould, Stephen Jay. (1980). Is a New and General Theory of Evolution Emerging? Paleobiology. Vol. 6, No. 1. pp. 119-130

[21] Massimo Pigliucci, Gerd B. Müller (Hrsg.): Evolution – The Extended Synthesis. MIT Press, 2010

[22] J. Richerson, R. Boyd: Not by Genes alone. How culture transformed Human Evolution. University of Chicago Press

[23] Mary Jane West-Eberhard: Development Plasticity and Evolution. Oxford University Press, 2003, S. 29

[24] K. Laland, T. Uller, M. Feldman, K. Sterelny, G. B. Müller, A. Moczek, E. Jablonka, J. Odling-Smee, G. A. Wray, H. E. Hoekstra, D. J. Futuyma, R. E. Lenski, T. F. Mackay, D. Schluter, J. E. Strassmann: Does evolutionary theory need a rethink? In: Nature. Band 514, Nummer 7521, Oktober 2014, ISSN 1476-4687, S. 161–164, doi:10.1038/514161a

[25] K. N. Laland et al.: The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions; Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282(1813). August 2015

[26] S. D. Hueber et al.: Improving Hox Protein Classification across the Major Model Organisms; Plos One, 25. Mai 2010, doi.org/10.1371/journal.pone.0010820

[27] Bejan, Adrian (1997). „Constructal-theory network of conducting paths for cooling a heat generating volume“. International Journal of Heat and Mass Transfer. 40 (4): 799–816

[28] Bejan, Adrian (May 24, 2016). The Physics of Life: The Evolution of Everything. St. Martin‘s Press. ISBN 1250078822

[29] Die Presse“, Print-Ausgabe, 03.03.2009 (https://diepresse.com/home/panorama/religion/457240/Entwicklung_Biologie-befasst-sich-nicht-mit-Gott)

[30] R. D. Schulte et al.: Multiple reciprocal adaptations and rapid genetic change upon experimental coevolution of an animal host and its microbial parasite; PNAS published ahead of print April 5, 2010; doi.org/10.1073/pnas.1003113107

[31] D. Weigel et al.: The rate and molecular spectrum of spontaneous mutations in Arabidopsis thaliana. Science, 1. Januar 2010

[32] R. A. Neher et al.: Predicting evolution from the shape of genealogical trees; eLife, 11. November 2014; doi 10.7554/eLife.03568

[33] A. Kupczok et al.: Rates of mutation and recombination in Siphoviridae phage genome evolution over three decades, Molecular Biology and Evolution; published on February 22, 2018; doi.org/10.1093/molbev/msy027

[34] e. D. Jarvis et al.: Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds; Science 12 Dec 2014, Vol. 346, Issue 6215, pp. 1320-1331

[35] R. Feuda et al.: Improved Modeling of Compositional Heterogeneity Supports Sponges as Sister to All Other Animals; Current Biology 2017; doi.org/10.1016/j.cub.2017.11.008

[36] S. Pande et al. (2015): Privatization of cooperative benefits stabilizes mutualistic cross-feeding interactions in spatially

structured environments. The ISME Journal. doi:10.1038/ismej.2015.212

[37] R. Kickuth: Emergenz: Der Funke der Schöpfung; CLB 11-2010, 480-493

[38] Guillermo P. Murphy, Susan A. Dudley: Kin recognition: Competition and cooperation in Impatiens (Balsaminaceae). In: American Journal of Botany. Band 96, 2009, S. 1990–1996

[39] H. H. Lee et al.: Bacterial charity work leads to population-wide resistance; Nature. Bd. 467, S. 82–85; 2. September 2010

[40] D. L. Kacian, D. R. Mills, F. R. Kramer, S. Spiegelman: „A Replicating RNA Molecule Suitable for a Detailed Analysis of Extracellular Evolution and Replication". Proceedings of the National Academy of Sciences 69 (10): 3038–3042 (1972)

[41] [10] F. Oehlenschläger, Eigen M.: „30 Years Later – a New Approach to Sol Spiegelman's and Leslie Orgel's in vitro Evolutionary Studies, Dedicated to Leslie Orgel on the occasion of his 70th birthday". Origins of Life and Evolution of Biospheres 27 (5/6): 437 (1997)

[42] J. F. Schmitz, K. K. Ullrich, E. Bornberg-Bauer (2018): Incipient de novo genes can evolve from frozen accidents which escaped rapid transcript turnover; Nature Ecology and Evolution; 10 September 2018, doi: 10.1038/s41559-018-0639-7

[43] Evelyn E. Schwager et al. The house spider genome reveals an ancient whole-genome duplication during arachnid evolution. BMC Biology (2017). https://bmcbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12915-017-0399-x

[44] Zheng Yu Z et al.: Impact of natural genetic variation on the transcriptome of autotetraploid Arabidopsis thaliana; PNAS (2010) 107 (41) S. 17809ff; doi: 10.1073/pnas.1000852107

[45] T. Paape et al.: Patterns of polymorphism and selection in the subgenomes of the allopolyploid Arabidopsis kamchatica. Nature Communications. September 25, 2018; doi: 10.1038/s41467-018-06108-1

[46] Becks L., Agrawal A. F.: Higher rates of sex evolve in spatially heterogeneous environments.;Natur 4. November 2010; 468 (7320): 89-92. doi: 10.1038

[47] Mato Lagator et al: Regulatory network structure determines patterns of intermolecular epistasis; elife 2017, doi: 10.7554/eLife.28921

[48] P. M. Losada et al.: Three-base periodicity of sites of sequence variation in Pseudomonas aeruginosa and Staphylococcus aureus core genomes; FEBS Letters, 24 September 2016; doi.org/10.1002/1873-3468.12431

[49] Mansuy Bohacek, J. and Mansuy, I.M. (2015). Emerging insight into non-genetic transgenerational inheritance of acquired behaviors; Nature Rev. Genetics. 16:641-52.

[50] Jensen: Adding 'epi-' to behaviour genetics: implications for animal domestication; Journal of Experimental Biology (2015) doi:10.1242/jeb.106799

[51] R. Kickuth: Evolution und Information: Wachstum ist quasi ein Naturgesetz; CLB 1/2-2014, S. 26-41