

Ernst Mayr

---

Das ist  
Evolution

Mit einem Vorwort  
von Jared Diamond

Aus dem amerikanischen Englisch  
von Sebastian Vogel

**GOLDMANN**

Die Originalausgabe erschien 2001  
unter dem Titel »What Evolution is«  
bei Basic Books, New York.

*Den Naturforschern  
von Aristoteles bis in unsere Zeit,  
die uns so viel über die Welt des Lebendigen  
gelehrt haben.*



Mix

Produktgruppe aus vorbildlich  
bewirtschafteten Wäldern und  
anderen kontrollierten Herkünften

Zert.-Nr. SGS-COC-1940  
[www.fsc.org](http://www.fsc.org)

© 1996 Forest Stewardship Council

Verlagsgruppe Random House FSC-DEU-0100  
Das FSC-zertifizierte Papier München Super für Taschenbücher  
aus dem Goldmann-Verlag liefert Mochenwangen Papier.

3. Auflage

Taschenbuchausgabe September 2005  
Wilhelm Goldmann Verlag, München,  
in der Verlagsgruppe Random House GmbH  
Copyright © der Originalausgabe 2001 by Ernst Mayr  
Copyright © der deutschsprachigen Ausgabe 2003 by  
C. Bertelsmann Verlag, München,  
in der Verlagsgruppe Random House GmbH  
Umschlaggestaltung: Design Team München  
Umschlagfoto: Corbis/Wells (TUR-03RW002-001)

KF · Herstellung: Str.

Druck und Einband: GGP Media GmbH, Pöbneck

Printed in Germany

ISBN: 978-3-442-15349-7

[www.goldmann-verlag.de](http://www.goldmann-verlag.de)

## Kapitel 5

### EVOLUTION DURCH VARIATION

Variation kam sowohl in der Transmutationstheorie als auch in den beiden Transformationstheorien nicht vor. Alle drei Denkschulen hielten sich streng an die Typenlehre. »Evolution« ergibt sich nach der Transmutationstheorie durch die Entstehung neuer Wesensformen, nach den Transformationstheorien dagegen durch ihre allmähliche Wandlung.

#### Variation und Populationsdenken

Darwin wies nach, dass man die Evolution schlicht nicht verstehen kann, solange man an der Typenlehre festhält. Biologische Arten und Populationen sind keine Typen, keine auf Grund ihrer Wesensform definierten Klassen, sondern Biopopulationen, die sich aus genetisch einzigartigen Individuen zusammensetzen. Diese umwälzende Erkenntnis erforderte eine ebenso umwälzende theoretische Erklärung: Darwins Theorie der Variation und Selektion. Zu dieser neuen Vorstellung gelangte Darwin durch Belege aus zwei Quellen: einerseits durch das empirische Studium variabler natürlicher Populationen (insbesondere durch seine Untersuchungen an Rankenfußkrebse) und andererseits durch die Beobachtungen der Tier- und Pflanzenzüchter, dass zwei Individuen ihrer Herden oder Zuchtpflanzungen niemals genau gleich sind. Diese Individuen waren keine Angehörigen typologischer Klassen, und wie heute jeder weiß, sind alle Individuen einer Population, die sich sexuell fortpflanzt, genetisch einzigartig.

Offensichtlich finden es viele schwierig, die große Bedeutung dieser Einzigartigkeit zu begreifen. Sie sollten bedenken, dass es unter den sechs Milliarden Menschen keine zwei gibt, die einan-

der völlig gleichen – das gilt selbst dann, wenn es sich um eineiige Zwillinge handelt. Die Erkenntnis, dass zwischen einer Klasse von Objekten mit gleicher Wesensform und einer lebenden Population einzigartiger Individuen ein grundlegender Unterschied besteht, ist die Grundlage des »Populationsdenkens«, eines der wichtigsten Begriffe in der modernen Biologie.

Die Annahmen des Populationsdenkens sind denen der Typologie diametral entgegengesetzt. Im Populationsdenken liegt der Schwerpunkt auf der Einzigartigkeit jedes Gegenstandes in der Welt des Lebendigen. Was für die menschliche Spezies gilt – dass keine zwei Individuen sich gleichen –, gilt ebenso für alle anderen Tier- und Pflanzenarten. Selbst ein einziges Individuum wandelt sich während seines gesamten Lebens und auch wenn es in eine andere Umwelt gelangt. Alle Lebewesen und Lebensphänomene sind einzigartig und lassen sich zusammenfassend nur in statistischen Begriffen beschreiben. Individuen und alle organischen Gebilde bilden Populationen, für die man ein arithmetisches Mittel und statistische Abweichungen ermitteln kann. Aber Durchschnittswerte sind nur statistische Abstraktionen; Realität haben einzig die Individuen, aus denen die Population besteht. Letztlich gelangen Populationsdenken und Typologie zu genau entgegengesetzten Schlussfolgerungen. In der Typologie ist der Typus (*eidos*) real, und die Variationen sind eine Illusion; im Populationsdenken dagegen stellt der Typus (der Durchschnittswert) eine Abstraktion dar, und nur die Variation ist real. Zwei unterschiedlichere Wege, die Natur zu betrachten, kann man sich nicht vorstellen. (Mayr 1959)

### **Darwins Evolution durch Variation**

Diese neue Denkweise wurde durch Darwin in die Wissenschaft eingeführt. Seine grundlegende Erkenntnis lautete: Die Welt des Lebendigen besteht nicht aus unveränderlichen Wesensformen (platonischen Klassen), sondern aus sehr vielgestaltigen Populationen, und die Veränderung solcher Populationen von Lebewesen macht die Evolution aus. Evolution ist also der Wechsel von Individuen aller Populationen von einer Generation zur nächsten.

Als Darwin sich 1837 zum Evolutionsgedanken bekannte (siehe Kapitel 2), fragte er sich: Wie lässt sich der Ablauf der Evolution

erklären? Konnte er eine der bereits vorhandenen Erklärungen übernehmen? Schließlich erkannte er, dass weder Transmutations- oder Transformationstheorie noch irgendeine andere Theorie, die sich auf die Typenlehre gründete, dafür infrage kam. Und er hatte Recht. Alle typologischen Theorien für die Evolution des Lebendigen haben schwere Fehler – dies wurde durch die Kontroversen in der Zeit nach Darwin überzeugend nachgewiesen.

Um die üppige Formenvielfalt der Natur zu erklären, musste Darwin eine ganz neue Begründung entwickeln. Dabei gelangte er zu seiner Theorie der natürlichen Selektion, die auf dem Populationsdenken beruhte (siehe Kapitel 6). Auf die gleiche Theorie stieß unabhängig davon auch Alfred Russel Wallace.

Obwohl Darwins *Entstehung der Arten* 1859 erschien (eine erste gemeinsame Erklärung hatten Darwin und Wallace sogar schon 1858 veröffentlicht), wurde die Theorie, mit der er die Evolution durch Variation begründete, erst rund 80 Jahre später allgemein anerkannt. Ihre Grundlage ist die Vielgestaltigkeit der Populationen. Zwei Berufsgruppen – die biologischen Systematiker sowie die Tier- und Pflanzenzüchter – wussten diese Vielgestaltigkeit schon seit langem zu schätzen, und Darwin unterhielt zu beiden enge Verbindungen.

Als Darwin ans Sortieren der Sammlungen ging, die er auf seiner Reise mit der *Beagle* zusammengetragen hatte, stieß er immer wieder auf dieselbe Frage: Handelt es sich bei geringfügig unterschiedlichen Fundstücken nur um Abweichungen innerhalb einer Population oder um verschiedene biologische Arten? Als er in den vierziger Jahren des 19. Jahrhunderts seine Werke über die Klassifikation der Rankenfüßer schrieb, gelangte er sogar zu dem Schluss, dass in einer Sammlung, die von einer einzigen Population stammte, niemals zwei Exemplare genau identisch seien. Sie waren ebenso einzigartig und untereinander verschieden wie Menschen. Das Gleiche erfuhr er auch von den Tier- und Pflanzenzüchtern, zu denen er seit seiner Studentenzeit in Cambridge Kontakt hatte. Sie wussten immer, welche Individuen aus ihren Beständen sie für die Zucht der nächsten Generation auswählen mussten, und das war nur wegen der individuellen Unterschiede möglich.

Da die Begriffe »Transmutation« und »Transformation« für diese neue Theorie nicht geeignet waren, bezeichnet man Darwins The-

orie der natürlichen Selektion am besten als Theorie der *Evolution durch Variation*. Danach entsteht in jeder Generation eine ungeheure Fülle genetischer Abweichungen, aber von der Riesenzahl der Nachkommen überleben nur wenige Individuen, die dann die nächste Generation hervorbringen. Die Theorie postuliert, dass die Individuen mit der höchsten Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit auf Grund ihrer besonderen Merkmalskombination am besten angepasst sind. Da diese Merkmale im Wesentlichen von Genen bestimmt werden, ist der Genotyp solcher Individuen in der Selektion begünstigt. Und da immer wieder diejenigen Individuen (Phänotypen) überleben, die auf Grund ihres Genotyps am besten mit Umweltveränderungen fertig werden, ergibt sich ein ständiger Wandel in der genetischen Zusammensetzung aller Populationen. Das unterschiedlich gute Überleben ist zum Teil auf die Konkurrenz zwischen den neu kombinierten Genotypen innerhalb der Population zurückzuführen, zum Teil aber auch auf Zufallsprozesse, die sich auf die Genhäufigkeit auswirken. Die so entstehende Veränderung von Populationen nennt man Evolution. Und da alle Veränderungen sich in Populationen aus genetisch einzigartigen Individuen abspielen, ist die Evolution zwangsläufig ein stetiger, allmählicher Prozess.

### **Darwins Evolutionstheorien**

Darwins Ansichten über die Evolution werden häufig als »Darwinsche Evolutionstheorie« bezeichnet. Eigentlich handelt es sich aber um mehrere verschiedene Theorien, die man am besten versteht, wenn man sie klar voneinander trennt. Darwins wichtigste Evolutionstheorien werden wir im weiteren Verlauf erörtern (siehe

#### **Kasten 5.1 Darwins fünf große Evolutionstheorien**

1. Veränderlichkeit der Arten (die grundlegende Evolutionstheorie)
2. Abstammung aller Lebewesen von gemeinsamen Vorfahren (Evolution durch Verzweigung)
3. Allmählicher Ablauf der Evolution (keine Sprünge, keine Diskontinuitäten)
4. Vermehrung der Arten (Entstehung biologischer Vielfalt)
5. Natürliche Selektion

### Kasten 5.2 Gegenargumente der ersten Evolutionsforscher gegen Darwins Theorien

Die Tabelle gibt einen Überblick über die Ansichten verschiedener Evolutionsforscher zu vier Evolutionstheorien. Die fünfte, die der Evolution im Gegensatz zu einer konstanten, unveränderlichen Welt, wurde von allen diesen Autoren anerkannt. Die Unterschiede betreffen die Haltung zu Darwins übrigen vier Theorien.

	gemeinsame Abstammung	allmäh- licher Ablauf	Artbildungen in Popula- tionen	natürliche Selektion
Lamarck	nein	ja	nein	nein
Darwin	ja	ja	ja	ja
Haeckel	ja	ja	?	teilweise
Neolamar- ckisten	ja	ja	ja	nein
T. H. Huxley	ja	nein	nein	nein
de Vries	ja	nein	nein	nein
T. H. Morgan	ja	nein	nein	unwichtig

Kasten 5.1). Dass es sich tatsächlich um fünf eigenständige Theorien handelt, wird daran deutlich, dass die führenden »Darwinisten« unter Darwins Zeitgenossen einige davon anerkannten, andere aber ablehnten (siehe Kasten 5.2).

Zwei der fünf Theorien, nämlich jene über die Evolution als solche und die gemeinsame Abstammung, hatten sich wenige Jahre nach Erscheinen der *Entstehung der Arten* allgemein durchgesetzt. Das war die *erste darwinistische Revolution*. Ein besonders revolutionärer Schritt war dabei die Erkenntnis, dass der Mensch ein Primat ist und zum Tierreich gehört. Drei andere Theorien – Gradualismus, Artbildung und natürliche Selektion – stießen auf starken Widerstand und waren bis zur Synthese der Evolutionsforschung nicht überall anerkannt. Diese Synthese war die *zweite darwinistische Revolution*. Den von Weismann und Wallace formulierten Darwinismus, in dem eine Vererbung erworbener Merkmale abgelehnt wurde, bezeichnete George John Romanes als *Neodarwinismus*. Die Theorie, die sich seit der Synthese der Evolutionsforschung allgemein durchgesetzt hat, bezeichnet man am besten einfach als *Darwinismus*, denn sie stimmt

in den meisten entscheidenden Aspekten mit dem Darwinismus von 1859 überein; dagegen ist der Glaube an die Vererbung erworbener Merkmale heute völlig überholt, und es ist unnötig, dies durch den Ausdruck Neodarwinismus zu betonen.

Darwins Theorie des Gradualismus passte gut zur Transformationstheorie, aber die Anhänger der sprunghaften Evolution leisteten so viel Widerstand, dass es erst der Synthese der Evolutionsforschung bedurfte, damit die Vorstellung von einer allmählichen Evolution allgemein anerkannt wurde. Darwin stellte sich den allmählichen Wandel allerdings ganz anders vor als die Vertreter der Transformationstheorie. Diese waren überzeugt von dem allmählichen Wandel einer Wesensform, der darwinistische Gradualismus dagegen postuliert die allmähliche Umstrukturierung der Populationen. Daran wird deutlich, warum die Darwinsche Evolution, die ein Phänomen der Populationen ist, immer allmählich ablaufen muss (siehe Kapitel 4). Ein Darwinist muss in der Lage sein, jeden Fall einer scheinbar sprunghaften oder diskontinuierlichen Evolution auf den allmählichen Umbau von Populationen zurückzuführen.

## Variation

Dass Variation zur Verfügung steht, ist eine unverzichtbare Voraussetzung der Evolution, und deshalb ist die Frage nach dem Wesen der Variation ein zentraler Bestandteil der Evolutionsforschung. Wie bereits erwähnt wurde, ist Variation, das heißt die Einzigartigkeit jedes Individuums, charakteristisch für alle biologischen Arten, die sich sexuell fortpflanzen. Auf den ersten Blick mögen alle Individuen einer Schlangen-, Schmetterlings- oder Fischpopulation gleich aussehen, aber bei näherer Betrachtung stößt man auf alle möglichen Unterschiede in Größe, Proportionen, Farbmuster, Schuppen, Borsten oder beliebigen anderen untersuchten Merkmalen. Bei eingehenderer Untersuchung zeigte sich, dass die Variation nicht nur sichtbare Eigenschaften betrifft, sondern auch physiologische Vorgänge, Verhaltensweisen, ökologische Aspekte (zum Beispiel die Anpassung an Klimabedingungen) und molekularbiologische Merkmale. Das alles unterstreicht die Erkenntnis, dass jedes Individuum in dieser oder jener Hin-

sicht einzigartig ist. Nur diese ständig zur Verfügung stehenden Unterschiede machen die natürliche Selektion möglich.

Obwohl die Variabilität des Phänotyps den Naturforschern schon zu Darwins Zeit bekannt war, sahen die ersten Genetiker im Genotyp etwas ziemlich Einheitliches. Als sich durch populationsgenetische Untersuchungen zwischen den zwanziger und sechziger Jahren des 20. Jahrhunderts allmählich herausstellte, dass sich hinter dieser scheinbaren Einheitlichkeit beträchtliche Schwankungen verbergen, wurden diese Befunde von einigen älteren Autoren schlichtweg infrage gestellt. Aber nicht einmal begeisterte Darwinisten hätten wohl mit dem Ausmaß genetischer Variationen gerechnet, das man schließlich mit den Methoden der Molekularbiologie entdeckte. Es wurde nicht nur klar, dass ein großer Teil der DNA aus nicht codierenden Abschnitten (»DNA-Schrott«) besteht, sondern man fand auch heraus, dass viele, ja vielleicht die meisten Allele »neutral« sind, das heißt, ihre Mutation wirkt sich nicht auf die *fitness* des Phänotyps aus (siehe unten). Deshalb weiß man heute, dass sich hinter scheinbar gleichen Phänotypen auf der Ebene der Gene eine beträchtliche Variationsbreite verbergen kann.

### **Polymorphismus**

Manchmal lassen sich die Abweichungen in Klassen einteilen – das bezeichnet man dann als *Polymorphismus*. Unter den Menschen kennen wir Polymorphismen bei Augen- und Haarfarbe, glatten und gelockten Haaren, Blutgruppen und vielen anderen genetischen Varianten unserer Spezies. Die Untersuchung von Polymorphismen hat beträchtlich zu unseren Kenntnissen über Stärke und Richtung der natürlichen Selektion beigetragen, und wir haben dadurch auch etwas über die Ursachen der Variation erfahren. Zwei besonders bekannte derartige Studien sind die von Cain und Sheppard über den Farbpolymorphismus bei der Schnirkelschnecke (*Cepaea*) und die von Dobzhansky über die Chromosomenanordnung bei *Drosophila*. In den meisten Fällen wissen wir nicht, warum ein Polymorphismus in einer Population über lange Zeit hinweg erhalten bleibt. Gewöhnlich unterstellt man ein Gleichgewicht im Selektionsdruck, verstärkend kann sich aber auch eine überlegene Eigenschaft heterozygoter Genträger auswirken, die dafür sorgt, dass das seltenere Gen in der Po-

pulation nicht verschwindet. Wie man an den Schnirkelschnecken erkennt, kann die Selektion in einer sehr vielgestaltigen Umwelt auch einen vielgestaltigen Phänotyp erzeugen.

## Die Ursachen der Variabilität

Wodurch entsteht die Variabilität? Was sind ihre Ursachen? Wie wird sie von Generation zu Generation aufrechterhalten? Mit diesem Rätsel schlug Darwin sich sein Leben lang herum, aber trotz aller Bemühungen fand er die Antwort nie. Das eigentliche Wesen der Variabilität verstand man erst nach 1900, nachdem Genetik und Molekularbiologie große Fortschritte gemacht hatten. Wie die Evolution abläuft, kann man in vollem Umfang nur dann begreifen, wenn man die grundlegenden Tatsachen der Vererbung kennt, denn sie sind die Erklärung für die Variation. Deshalb ist Genetik ein unverzichtbarer Teil der Evolutionsforschung. Nur der erbliche Teil der Variation spielt für die Evolution eine Rolle.

### Genotyp und Phänotyp

Schon in den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts erkannten aufmerksame Biologen, dass das genetische Material (das man damals Keimplasma nannte) etwas anderes ist als der übrige Körper (das Soma) eines Organismus; dieser Unterscheidung trugen die ersten Mendel-Nachfolger Rechnung, als sie die Begriffe *Genotyp* und *Phänotyp* einführten. Allgemein war man aber zu jener Zeit der Ansicht, das genetische Material bestehe ebenso aus Proteinen wie der gesamte Körper. Als Avery 1944 nachwies, dass es sich beim genetischen Material um Nucleinsäuren handelt, war das ein richtiger Schock. Jetzt erlangte die begriffliche Unterscheidung zwischen einem Organismus und seinen Genen eine ganz neue Bedeutung. Das genetische Material selbst ist das (haploide) Genom oder der (diploide) Genotyp, der die Herstellung des Körpers mit allen seinen Eigenschaften – den Phänotyp – steuert. Der Phänotyp ist das Ergebnis der Wechselwirkungen zwischen Genotyp und Umwelt während der Entwicklung. Die Variationsbreite des Phänotyps, den derselbe Genotyp unter unterschiedlichen Umweltbedingungen hervorbringt, nennt man *Reaktionsnorm*. Eine Pflanze wächst beispielsweise bei guter Düngung und

Bewässerung größer und üppiger heran als ohne diese Umweltfaktoren. Blätter des Hahnenfußes *Ranunculus flabellaris*, die unter Wasser wachsen, sind gefiedert und sehen ganz anders aus als die breiten Blätter an den Zweigen über Wasser (siehe Abb. 6.3). Wie wir noch genauer erfahren werden, ist der Phänotyp unmittelbar der natürlichen Selektion ausgesetzt, nicht aber die einzelnen Gene.

Früher wurde hitzig darüber diskutiert, ob eine bestimmte Eigenschaft eines Lebewesens auf seine Gene oder die jeweilige Umwelt (englisch *nature* bzw. *nurture*) zurückzuführen ist. Alle Forschungsergebnisse der letzten 100 Jahre weisen darauf hin, dass die meisten Merkmale eines Organismus von beiden Faktoren beeinflusst werden. Das gilt insbesondere für Eigenschaften, die von mehreren Genen gesteuert werden. In einer Population, die sich sexuell fortpflanzt, gibt es für die Variation zwei einander überlagernde Ursachen: die Abweichungen des Genotyps (weil zwei Individuen bei sexueller Fortpflanzung genetisch nie genau gleich sind) und die Variationen des Phänotyps (weil jeder Genotyp seine eigene Reaktionsnorm hat). Lebewesen mit unterschiedlicher Reaktionsnorm sprechen auf die gleichen Umweltbedingungen unter Umständen unterschiedlich an.

## Die Genetik der Variation

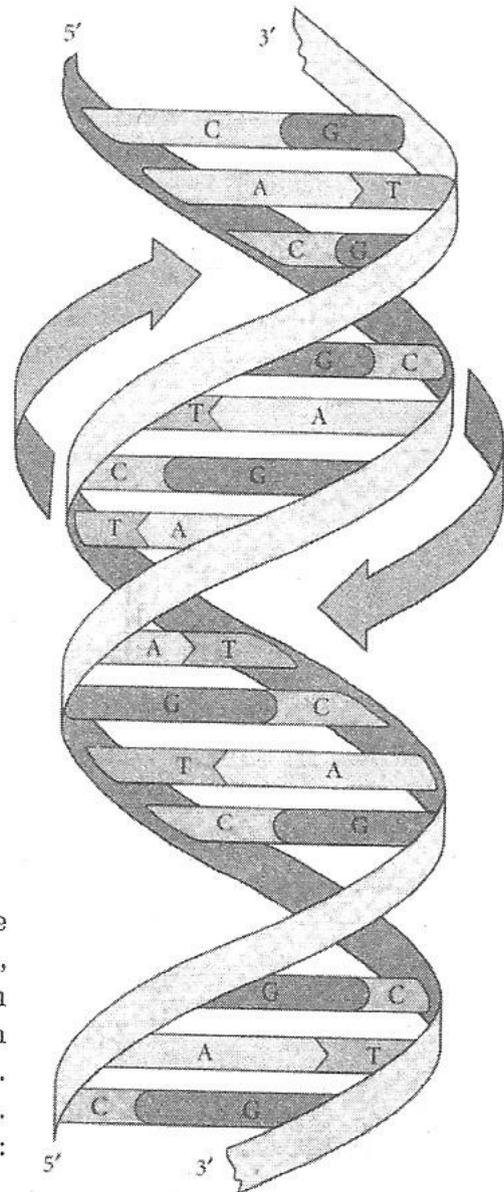
Unsere Kenntnisse über die Variation verdanken wir der Genetik, jenem Teilgebiet der Biologie, das sich mit der Vererbung befasst. Seit diese Wissenschaft im Jahr 1900 begründet wurde, ist sie zu einer der größten biologischen Disziplinen mit einem umfassenden Fakten- und Theorienbestand herangewachsen. Selbst Lehrbücher, die sich ausschließlich auf die Genetik der Evolution beschränken, werden leicht über 300 Seiten lang. In dem vorliegenden Werk über Evolution bin ich gezwungen, mich auf eine Darstellung der grundlegenden genetischen Gesetzmäßigkeiten zu beschränken; eine eingehendere Betrachtung muss speziellen Büchern über das Gebiet vorbehalten bleiben. Wer sich für Einzelheiten interessiert, dem seien die Bücher von Maynard Smith (1992) sowie von Hartl und Jones (1999) empfohlen. Für den Anfang sind auch die Kapitel über Genetik in einem beliebigen Lehr-

buch der Biologie sehr nützlich, beispielsweise dem von Campbell (1999), oder auch die ausführlicheren Abschnitte über Genetik in den Evolutions-Lehrbüchern von Futuyma (1998), Ridley (1996) und Strickberger (1996). Um die Grundprinzipien der Genetik kennen zu lernen, die man für das Verständnis der Evolution braucht, ist es glücklicherweise nicht notwendig, sich alle in diesen Büchern beschriebenen Einzelheiten einzuprägen. Nach meiner Überzeugung reicht es aus, wenn man eine begrenzte Zahl grundlegender Gesetzmäßigkeiten kennt – diese muss man allerdings gründlich verstanden haben. Die wichtigsten sind wohl die 17 Prinzipien, die ich im Folgenden aufführe.

### **17 Grundprinzipien der Vererbung**

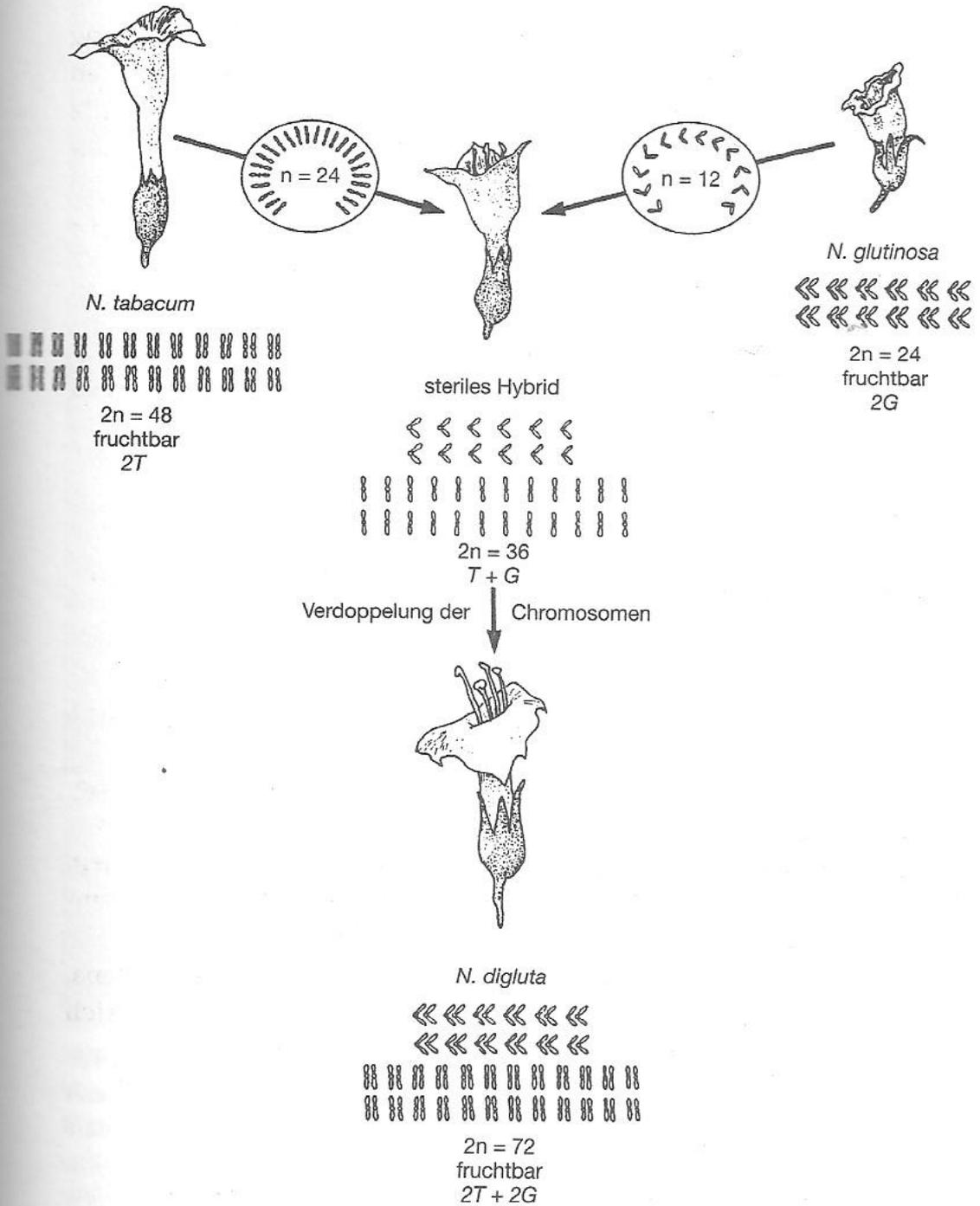
1. Das genetische Material bleibt immer gleich (es ist »hart«); es wird durch die Umwelt oder durch Gebrauch und Nichtgebrauch des Phänotyps nicht verändert. Die Weitergabe dieses unveränderten genetischen Materials wird als »harte Vererbung« bezeichnet. Gene werden durch die Umwelt nicht abgewandelt. Eigenschaften, welche die Proteine des Phänotyps annehmen, werden nicht an die Nucleinsäuren in den Keimzellen übermittelt. Eine Vererbung erworbener Eigenschaften gibt es nicht.
2. Wie Avery 1944 entdeckte, handelt es sich beim genetischen Material um Moleküle der DNA (Desoxyribonucleinsäure), bei manchen Viren auch um RNA. Das DNA-Molekül hat die von Watson und Crick 1953 entdeckte Doppelhelixstruktur (Abb. 5.1).
3. Die in der DNA enthaltene Information ermöglicht die Herstellung der Proteine, die (zusammen mit Fettsubstanzen und anderen Molekülen) den Phänotyp aller Lebewesen bilden. Sie steuert den Zusammenbau der Aminosäuren, durch den mithilfe der Strukturen und Mechanismen der Zelle die Proteine entstehen.
4. Bei Eukaryonten liegt der größte Teil der DNA im Kern jeder einzelnen Zelle. Sie ist dort in mehreren länglichen Körperchen untergebracht, die man als *Chromosomen* bezeichnet (Abb. 5.2). (Kleine DNA- und RNA-Mengen befinden sich auch in den Organellen der Zelle, insbesondere in Mitochondrien und Chloroplasten.)

5. Lebewesen, die sich sexuell fortpflanzen, sind in der Regel *diploid*, das heißt, sie besitzen zwei homologe Chromosomensätze, von denen einer vom Vater ererbt wurde, der andere von der Mutter.
6. Männliche und weibliche Keimzellen enthalten jeweils nur einen Chromosomensatz: Sie sind *haploid*. Mit der Befruchtung der Eizelle wird in dem neu entstehenden Lebewesen (der *Zygote*) der diploide Zustand wiederhergestellt, denn die Chromosomen der Eltern verschmelzen nicht, sondern bleiben getrennt (siehe Prinzip 7).

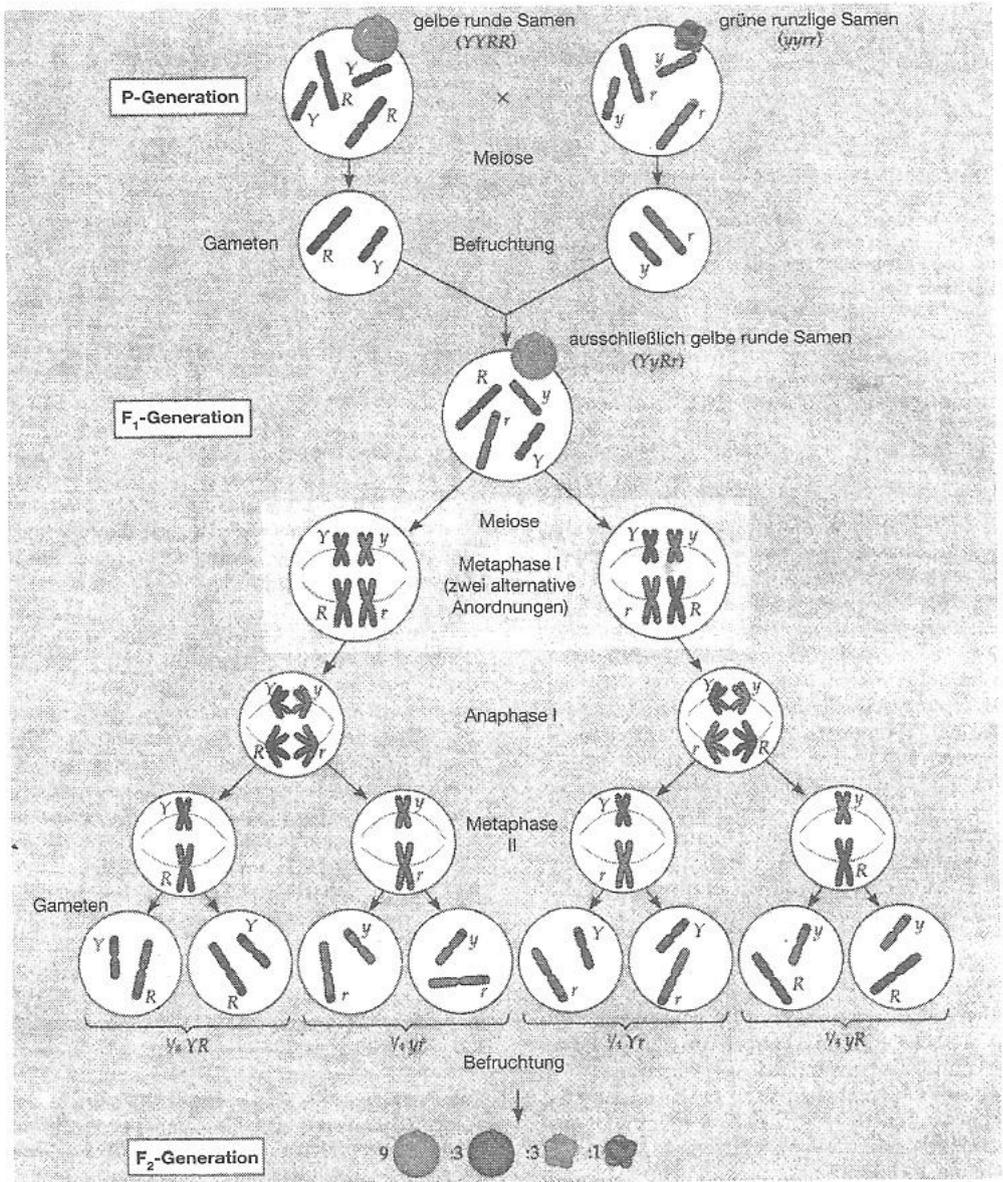


**Abb. 5.1** Die allgemein bekannte DNA-Doppelhelix. Die Basenpaare, jeweils aus einem Purin und einem Pyrimidin, bilden die horizontalen »Stufen« der Helix-Wendeltreppe. *Quelle:* Futuyma, Douglas J. (1998). *Evolutionary Biology*. 3. Aufl. Sinauer: Sunderland, MA.

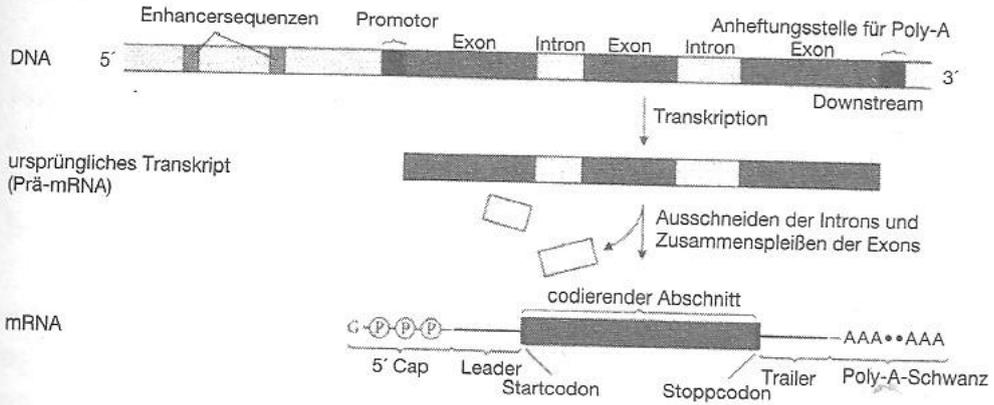
7. Bei der *Befruchtung* einer Eizelle durch die Samenzelle kommt es nicht zu einer Verschmelzung oder Vermischung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen (auf denen die väterlichen und mütterlichen Gene liegen), sondern beide existieren in der befruchteten Eizelle (der Zygote) nebeneinander. Das genetische Material wird also unverändert von Generation zu Generation weitergegeben; eine Ausnahme sind nur die gelegentlich auftretenden Mutationen (siehe Prinzip 11).
8. Über die Eigenschaften eines Lebewesens bestimmen die Gene, die sich auf den Chromosomen befinden.
9. Ein Gen ist eine Abfolge von Basenpaaren in der Nucleinsäure, die ein Programm mit einer ganz bestimmten Funktion codiert.
10. Im Großen und Ganzen enthalten die Zellkerne aller Körperzellen die gleichen Gene.
11. Obwohl ein Gen normalerweise unverändert von einer Generation zur anderen weitergegeben wird, hat es die Fähigkeit, gelegentlich zu »mutieren«. Ein solches mutiertes Gen (Mutant) wird wieder beständig, wenn keine erneute Mutation eintritt.
12. Die Gesamtheit der Gene eines Individuums stellt seinen Genotyp dar.
13. Jedes Gen kann in mehreren Formen vorliegen, den *Allelen*; diese sind für die meisten Unterschiede zwischen den Individuen einer Population verantwortlich (Abb. 5.3).
14. Ein diploider Organismus enthält zwei Exemplare jedes Gens, eines vom Vater, das andere von der Mutter. Handelt es sich bei beiden um das gleiche Allel, ist der Organismus für dieses Gen *homozygot*; sind die Allele unterschiedlich, bezeichnet man ihn als *heterozygot*.
15. Prägt sich bei einem heterozygoten Gen nur eines der beiden Allele im Phänotyp aus, bezeichnet man dieses Allel als dominant; das andere ist dann rezessiv.
16. Gene sind kompliziert gebaut: Sie bestehen aus Exons, Introns und flankierenden Sequenzen (Abb. 5.4).
17. Es gibt mehrere Typen von Genen, darunter auch solche, die die Tätigkeit anderer Gene steuern (siehe unten).



**Abb. 5.2** Die Entstehung der Polyploidie. Durch Kreuzung zwischen zwei Pflanzenarten entsteht häufig ein steriles Hybrid. In manchen Fällen bildet sich aber durch Verdoppelung der Chromosomenzahl eine fruchtbare, allopolyploide Art. *Quelle:* Strickberger, Monroe W., *Evolution*, 1990, Jones and Bartlett, Publishers, Sudbury, MA. [www.jbpun.com](http://www.jbpun.com). Nachdruck mit freundlicher Genehmigung.



**Abb. 5.3** Ein Gen kann verschiedene Formen (Allele) haben. Mendel verwendete für eine seiner Kreuzungen ein Gen Y mit den beiden Allelen Y (dominant, gelbe Samen) und y (rezessiv, grüne Samen) sowie ein Gen R mit den beiden Allelen R (dominant, runde Samen) und r (rezessiv, kantige Samen). Kreuzungen der beiden Allelgruppen führten zu den in der Abbildung dargestellten Ergebnissen. *Quelle:* Abb. 15.1., S. 262 aus *Biology*, 5th edition, von Neil A. Campbell, Jane B. Reece und Lawrence G. Mitchell. Copyright 1999 by Benjamin/Cummings, Imprint von Addison Wesley Longman, Inc. Nachdruck mit Genehmigung von Pearson Education, Inc.



**Abb. 5.4** Aufbau eines Eukaryontengens mit Exons, Introns und flankierenden Sequenzen. *Quelle:* Futuyma, Douglas J. (1998). *Evolutionary Biology*. 3. Aufl. Sinauer: Sunderland, MA.

**Das Alter von Genen.** Zu den vielleicht überraschendsten Erkenntnissen der modernen molekularbiologischen Analyse von Genomen gehörte die Erkenntnis, dass viele Gene sehr alt sind. Die Sequenz der Basenpaare ist oft sehr konstant, und deshalb kann man feststellen, dass beispielsweise ein bestimmtes Gen der Säugetiere auch im Genom der Taufliege *Drosophila* oder des Fadenwurmes *Caenorhabditis* vorkommt. Offensichtlich ist es sogar möglich, für manche Gene den ganzen Weg von Pflanzen oder Tieren bis zurück zu den Bakterien zu verfolgen. Besonders wichtig ist diese Erkenntnis im Zusammenhang mit Genen, die Krankheiten hervorrufen. Man kann beispielsweise in eine Maus ein Gen einschleusen, das beim Menschen eine Krankheit auslöst, und dann die heilende Wirkung aller möglichen Arzneiwirkstoffe untersuchen. Außerdem birgt sie große Möglichkeiten für die Anwendung der Gentechnik. Und selbst wenn es keine solchen praktischen Anwendungsmöglichkeiten gibt, trägt der Vergleich einander entsprechender Gene bei verschiedenen Lebewesen in der Regel erheblich dazu bei, dass wir die Funktion von Genen besser verstehen.

## Genetischer Wandel in einer Population

Nach der Hardy-Weinberg-Regel würde der Genbestand in einer Population über die Generationen hinweg gleich bleiben, wenn es nicht eine Reihe von Vorgängen gäbe, die zum Verlust vorhandener und zur Aufnahme neuer Gene führen. Diese Vorgänge sind die Ursache der Evolution (siehe Kasten 5.3).

Besonders wichtig für die Evolution sind sieben derartige Prozesse: Selektion, Mutation, Genfluss, Gendrift, ungleichmäßige Variation, bewegliche genetische Elemente und nichtzufällige Paarung. Die Selektion ist das Thema des Kapitels 6; mit den anderen wollen wir uns hier genauer befassen.

### Mutation

Der Begriff *Mutation* hat in der Biologie eine wechselvolle Vergangenheit (Mayr 1967, S. 96). Bis 1910 bezeichnete er jede auffällige Veränderung des Typus, insbesondere wenn eine solche Veränderung sofort zur Entstehung einer neuen Spezies führte. Morgan (1910) verwendete ihn ausschließlich für spontane Veränderungen des Genotyps oder, genauer gesagt: für plötzliche Veränderungen eines Gens. Genmutationen entstehen während der Zellteilung durch Kopierfehler. Die Verdoppelung (Replikation) der DNA-Moleküle bei der Zellteilung und der Entstehung der Keimzellen ist zwar ein bemerkenswert präziser Vorgang, aber gelegentlich treten doch Fehler auf. Tritt ein Basenpaar an die Stelle eines anderen, spricht man von einer Gen- oder Punktmutation. Aber auch größere Veränderungen im Genotyp kommen vor, beispielsweise Polyploidie oder eine Umordnung der Gene, wie sie sich durch Chromosomeninversionen ergibt. Solche Vorgänge bezeichnet man als Chromosomenmutationen. Zu den Mutationen rechnet man aber auch Veränderungen in dem Weg von der DNA des Gens über Messenger-RNA und Ribosomen zu den Aminosäuren oder Polypeptiden des Phänotyps. Darüber hinaus können Mutationen durch den Einbau eines transponierbaren Elements in ein Chromosom entstehen. Jede Mutation, die zu einem veränderten Phänotyp führt, wird durch die natürliche Selektion begünstigt oder benachteiligt.

Je nach ihrer Bedeutung für die Evolution kann man drei Typen von Mutationen unterscheiden: nützliche, neutrale und schädli-

### Kasten 5.3 Das Hardy-Weinberg-Gesetz

In der Frühzeit der Genetik herrschte große Verwirrung in der Frage, was die Allelhäufigkeiten in einer Population bestimmt. Im Jahr 1908 konnten G. H. Hardy in England und W. R. Weinberg in Deutschland mit mathematischen Methoden nachweisen, dass die Allelhäufigkeit in Populationen von Generation zu Generation konstant bliebe, wenn sich nicht bestimmte Vorgänge abspielen würden, die zum Verlust vorhandener und zum Zugewinn neuer Gene führen. Dies drückten sie in einer mathematischen Formel aus, die eine neue Anwendung der Binominalgleichung darstellt. Da es sich um eine streng mathematische Lösung handelt, ist sie kein *biologisches* Gesetz.

Zur Verdeutlichung möge ein Beispiel dienen. Angenommen, ein Gen ist in einer Population mit den beiden Allelen A1 und A2 vertreten. A1 hat die Häufigkeit  $p$ , A2 die Häufigkeit  $q$ , und  $p + q = 1$ . Die Häufigkeit der bei der Fortpflanzung vorhandenen Gameten und der daraus entstehenden Genotypen berechnet sich nach folgendem Schema:

		Samenzellen	
		A1( $p$ )	A2( $q$ )
Eizellen	A1( $p$ )	A1A1( $p^2$ )	A1A2( $pq$ )
	A2( $q$ )	A1A2( $pq$ )	A2A2( $q^2$ )

Die Binominalgleichung  $(p+q)(p+q) = p^2+2pq+q^2$  bleibt über die Generationen hinweg erhalten, es sei denn, Gene kommen hinzu oder gehen verloren (siehe Haupttext).

che. Individuen, deren Genotyp eine nützliche neue Mutation enthält, werden von der natürlichen Selektion begünstigt. In einer Population, die sich in einer stabilen Umwelt befindet, wurden allerdings nahezu alle nur denkbaren nützlichen Mutationen bereits in der jüngeren Vergangenheit selektioniert, und deshalb treten nur recht selten neue vorteilhafte Mutationen auf. Häufig sind dagegen so genannte neutrale Mutationen, die sich nicht auf die Eignung des Phänotyps auswirken. Welche Rolle sie in der Evolution spielen, wird später noch genauer erörtert. Schädliche Mu-

tationen schließlich sind in der Selektion benachteiligt und werden früher oder später beseitigt. Sind sie rezessiv, können sie in einer Population in heterozygoter Form erhalten bleiben. Führen sie dazu, dass die betreffenden Lebewesen sofort verschwinden, nennt man sie letal. Ein Gen kann für die Selektion unterschiedlich starkes Gewicht haben, je nachdem, in welchen Wechselbeziehungen es mit dem übrigen Genotyp steht.

Zwar entstehen alle neuen Gene durch Mutationen, aber die phänotypische Variationsbreite natürlicher Populationen ist zum größten Teil auf Rekombination zurückzuführen (später mehr darüber). Bevor man in vollem Umfang begriff, welche Rolle die Selektion spielt, waren viele Evolutionsforscher überzeugt, manche entwicklungsgeschichtlichen Wandlungen seien die Folge eines »Mutationsdruckes«. Diese Vorstellung ist falsch. Die Häufigkeit eines Gens in einer Population wird auf lange Sicht von der natürlichen Selektion und Zufallsprozessen bestimmt, nicht aber durch die Mutationshäufigkeit.

### **Genfluss**

In jeder räumlich begrenzten Population, die nicht sehr stark isoliert ist, wird der Genbestand erheblich durch Zu- und Abwanderung von Genen beeinflusst, das heißt durch den Austausch mit anderen Populationen derselben Spezies. Diesen Genaustausch nennt man *Genfluss*. Er ist ein Stabilitätsfaktor, denn er verhindert, dass nur teilweise isolierte Populationen sich auseinander entwickeln; damit ist er ein Hauptgrund, warum weit verbreitete Arten stabil bleiben und warum Arten mit großer Individuenzahl sich nicht weiterentwickeln. Der Umfang des Genflusses ist von Population zu Population und von einer Spezies zur anderen höchst unterschiedlich. Sehr sesshafte (*philopatrische*) Arten haben einen geringen Genfluss, bei solchen mit starker Ausbreitungstendenz herrscht fast *Panmixie*.

Wichtig ist die Erkenntnis, dass die *Verbreitungsneigung* bei den Individuen einer Population anscheinend sehr unterschiedlich sein kann. In dieser Hinsicht dürfte es sogar einen ausgeprägten Polymorphismus geben. Manche Individuen einer Population sind unter Umständen sehr philopatrisch und pflanzen sich ganz in der Nähe ihres Geburtsortes fort; andere verbreiten sich über relativ kurze Entfernungen, und wenige Individuen entfer-

nen sich weit – manchmal mehrere hundert Kilometer – von der Stelle, an der sie geboren wurden. Für die Evolution sind diese zuletzt genannten Individuen natürlich am bedeutsamsten. Die meisten von ihnen werden in der Regel keinen Erfolg haben, weil sie nicht optimal an ihre neue Umgebung angepasst sind, aber wenn sie über eine große Entfernung gewandert sind, können sie *Gründerpopulationen* hervorbringen und weit außerhalb des bisherigen Verbreitungsgebietes ihrer Spezies ein geeignetes Umfeld ausfindig machen.

Manchen Arten gelingt die Verbreitung so gut, dass man sie auf der ganzen Welt antrifft; das gilt beispielsweise für Sporen bildende Pflanzen oder für Tiere wie Bärtierchen und bestimmte Krebse, deren Eier vom Wind transportiert werden. Aber schon die Verbreitung über relativ kurze Distanzen kann der fortschreitenden Auseinanderentwicklung örtlicher Populationen stark entgegenwirken. Der Genfluss ist in der Evolution ein sehr wirksamer stabilisierender Faktor.

### **Gendrift**

In einer kleinen Population können Allele einfach durch Zufall verloren gehen; diesen Vorgang bezeichnet man als Gendrift. Sogar in recht großen Populationen ist der zufällige Verlust von Allelen möglich. Für weit verbreitete Arten bleibt das in der Regel ohne Folgen, weil solche lokal verschwundenen Gene in den folgenden Generationen durch Genfluss schnell ersetzt werden. Kleine Gründerpopulationen jedoch, die sich weit außerhalb des sonstigen Verbreitungsgebietes ihrer Spezies befinden, besitzen vielfach einen sehr unausgewogenen Zufallsanteil des Genbestandes ihrer Ausgangspopulation. Dies begünstigt die Umstrukturierung des Genotyps solcher Populationen (siehe unten).

### **Ungleichmäßige Variation**

Manche Gene (die man bisher nur von wenigen biologischen Arten kennt) beeinflussen die Trennung (Segregation) der Allele während der Meiose einer heterozygoten Zelle, und zwar so, dass das Allel auf einem der elterlichen Chromosomen in mehr als 50 Prozent der Fälle in die Keimzellen gelangt. Sorgt dieses Allel für einen weniger geeigneten Phänotyp, ist es in der Selektion benachteiligt. Nur selten ist diese ungleichmäßige Variation so stark,

dass sie gegenüber der Beseitigung durch die Selektion die Oberhand behält.

### **Transponierbare Elemente**

Transponierbare Elemente (TEs) sind DNA-Sequenzen (»Gene«), die in den Chromosomen keine festgelegte Stelle besetzen, sondern an einen neuen Ort in demselben oder einem anderen Chromosom wandern können. Es gibt verschiedene Arten transponierbarer Elemente, die sich unterschiedlich auswirken. Werden sie an einem neuen Ort in ein Chromosom eingebaut, können sie in einem benachbarten Gen eine Mutation verursachen. Vielfach lassen sie kurze DNA-Sequenzen entstehen, die sich immer wieder verdoppeln. Eine solche Sequenz, Alu genannt, wiederholt sich vielfach und ist bei vielen Säugetierarten in jedem Individuum mit über 500 000 Exemplaren vertreten. Im Genom des Menschen macht sie etwa fünf Prozent aus. Soweit man weiß, leistet kein transponierbares Element einen Beitrag, der sich in der Selektion als nützlich erweist. Häufig sind die Elemente schädlich, aber die natürliche Selektion ist offensichtlich nicht in der Lage, sie zu beseitigen. Wer Genaueres über die vielfältigen Ausprägungsformen transponierbarer Elemente erfahren möchte, sollte ein Lehrbuch der Genetik zu Rate ziehen.

### **Nichtzufällige Paarung**

Bei allen Arten, bei denen sexuelle Selektion stattfindet, dürfte es Vorlieben für einen bestimmten Phänotyp des Sexualpartners geben. Dies führt dazu, dass bestimmte Genotypen stärker begünstigt werden, als es dem Zufallsprinzip entspricht.

Eine solche nichtzufällige Paarung ist die beste Erklärung für manche Fälle der *sympatrischen Artbildung*. Bei bestimmten Gruppen der Fische, insbesondere bei den Buntbarschen, paaren die Weibchen sich offenbar bevorzugt mit Männchen, die ganz bestimmte ökologische Nischen besetzen. Man stelle sich beispielsweise einen See vor, in dem die Spezies A anfangs sowohl den Boden (Benthos) als auch das offene Wasser besiedelt und sich dort ernährt; wenn nun eine Gruppe der Weibchen sich bevorzugt mit den benthischen Männchen paart, selektionieren diese Weibchen gleichzeitig auch alle charakteristischen sichtbaren Merkmale der Männchen, die sich lieber in der Nische am Boden ernähren. Er-

nahrung und Paarung erfolgen nicht mehr zufällig, und im Laufe der Zeit entwickeln sich zwei Unterpopulationen, deren Angehörige für Fressen und Paarung entweder den bodennahen Bereich oder das offene Wasser bevorzugen. Irgendwann können aus diesen Unterpopulationen dann gänzlich voneinander isolierte, sympatrische Arten werden. In den meisten Gruppen der Fische findet diese Form der sympatrischen Artbildung offenbar nicht statt. Ähnliche Vorgänge können auch bei wirtsspezifischen Insekten zur sympatrischen Artbildung führen, wenn die Paarung bevorzugt auf Pflanzen der Art stattfindet, für die beide Partner die gleiche Vorliebe haben.

### Uniparentale Fortpflanzung und Evolution

Die darwinistische Evolution kann nur dann Erfolg haben, wenn ständig in großem Umfang Variationen zur Verfügung stehen. Diese phänotypischen Varianten entstehen in der Regel zum größten Teil durch die Rekombination der elterlichen Chromosomen, das heißt durch sexuelle Fortpflanzung, einen Vorgang, den erst die Eukaryonten erfunden haben. Bei vielen Lebewesen gibt es jedoch keine Sexualität, sondern sie pflanzen sich uniparental fort. Wie gelingt es ihnen dennoch, die erforderlichen Abweichungen zu erzeugen und so den Veränderungen ihrer Umwelt Rechnung zu tragen?

Bei den meisten Formen der uniparentalen oder »ungeschlechtlichen« Fortpflanzung sind die Nachkommen mit dem Ausgangsorganismus identisch. Eine Abstammungslinie, die durch diese Form der Fortpflanzung entstanden ist, bezeichnet man als *Klon*. Wie können in einem Klon neue genetische Varianten auftreten? Bei höheren Lebewesen geschieht dies meist ausschließlich durch Mutationen: Jede neue Mutation lässt einen neuen Unterklon entstehen. Handelt es sich um eine erfolgreiche Mutation, gedeiht der neue Klon, und wenn dann weitere günstige Mutationen hinzukommen, entfernt er sich genetisch immer weiter vom Ausgangsklon. Wohin dies führt, konnte man an den Bdelloidea beobachten, einer Gruppe der Rädertiere: Zwischen den erfolgreichsten Klonen entwickeln sich ebenso große Unterschiede wie zwischen verschiedenen Arten, die sich sexuell fortpflanzen. Weniger er-

folgreiche Klone sterben aus. Auf diese Weise entstehen die »Lücken« zwischen höheren ungeschlechtlichen Taxa.

Prokaryonten pflanzen sich ungeschlechtlich fort. Genetische Varianten entstehen bei ihnen durch Mutation und die einseitige Übertragung von Genen an andere Klone. Sobald aber bei den Eukaryonten die Sexualität gewissermaßen »erfunden« war, wurde ungeschlechtliche Fortpflanzung in dieser Gruppe zu etwas relativ Seltenem. Oberhalb der Ebene der Gattung gibt es nur drei höhere Gruppen von Tieren, die ausschließlich aus Klonen mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung bestehen. Auch bei Pflanzen ist die streng ungeschlechtliche Fortpflanzung selten, bei einigen Gruppen der Pilze dagegen kommt sie häufig vor.

Da Prokaryonten sich ohne Sexualität fortpflanzen, haben bei ihnen alle Individuen sozusagen das gleiche Geschlecht. Sexuelle Fortpflanzung kennen sie nicht. Bei den Eukaryonten dagegen ist sie die fast allgemein übliche Form der Fortpflanzung. Wenn man bei höheren Tieren oder Pflanzen uniparentale Vermehrung findet, handelt es sich offensichtlich in allen Fällen um eine sekundär abgeleitete Eigenschaft, die sich in der Regel auf eine einzige Spezies innerhalb einer Gattung oder auf eine isolierte Gattung beschränkt. Nur in wenigen Fällen kommt Parthenogenese bei ganzen Familien des Tierreichs vor (siehe unten). Wie man recht leicht erkennen kann, wurde die uniparentale Vermehrung im Tierreich immer wieder neu erfunden, aber jedes Mal starben die ungeschlechtlichen Klone nach relativ kurzer Zeit wieder aus.

### **Sexuelle versus ungeschlechtliche Fortpflanzung**

Welche Schlüsse kann man daraus ziehen, dass ungeschlechtliche Fortpflanzung bei Eukaryonten so selten vorkommt? Es legt die Vermutung nahe, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung, die man heute bei Eukaryonten findet, keine urtümliche Eigenschaft ist, sondern ein abgeleitetes Merkmal. Sie hat sich in nicht näher verwandten Gruppen unabhängig immer wieder entwickelt, ist aber in der Regel schnell ausgestorben. Wie der Vorteil der sexuellen Fortpflanzung auch aussehen mag – dass sie einen solchen Vorteil bieten muss, zeigt sich eindeutig an der Tatsache, dass der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durchgängig kein Erfolg beschieden ist.

Dabei scheint die ungeschlechtliche Fortpflanzung auf den ers-

ten Blick ein viel produktiverer Vorgang zu sein als die Sexualität. Angenommen, in einer Population gibt es zwei Arten von Weibchen; diese bringen gleichermaßen jeweils 100 Nachkommen hervor, deren Zahl sich dann in jeder Generation auf zwei Überlebende reduziert. Die Weibchen des Typs A vermehren sich sexuell, und ihre Nachkommen sind jeweils zur Hälfte Männchen und Weibchen. Die B-Weibchen vermehren sich ungeschlechtlich und bringen zu 100 Prozent Weibchen hervor. Eine einfache Berechnung zeigt, dass die Population schon nach kurzer Zeit fast nur noch aus ungeschlechtlichen Weibchen des Typs B bestehen würde.

Ein Weibchen, das fruchtbare Eizellen ungeschlechtlich durch »Parthenogenese« erzeugen kann, »vergeudet« keine Keimzellen für die Produktion von Männchen und ist deshalb doppelt so fruchtbar wie ein Individuum, das mit sexueller Fortpflanzung Keimzellen beider Typen produziert. Warum begünstigt die natürliche Selektion dann nicht die Parthenogenese, das heißt die Fähigkeit der Weibchen zur Produktion von Eiern, die nicht durch ein Männchen befruchtet werden müssen?

Über den Selektionsvorteil der sexuellen Fortpflanzung wird in der Evolutionsforschung seit den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts gestritten. Bisher gibt es in der Auseinandersetzung keinen eindeutigen Sieger. Wie so oft in derartigen Diskussionen dürften mehrere Antworten richtig sein. Mit anderen Worten: Die sexuelle Fortpflanzung hat mehrere Vorteile, die zusammen gegenüber dem scheinbaren zahlenmäßigen Vorteil der Ungeschlechtlichkeit überwiegen. Zuerst müssen wir den ganzen Ablauf der Sexualität verstehen; erst dann wird deutlich, warum sexuelle Fortpflanzung trotz ihrer geringeren Produktivität auf lange Sicht erfolgreicher ist als die ungeschlechtliche Vermehrung.

### **Meiose und Rekombination**

Mehr als hundert Jahre Forschung waren nötig, bis man Ablauf und Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung in vollem Umfang verstand. Darwin suchte sein ganzes Leben lang vergeblich nach der Ursache der genetischen Variation. Um sie zu finden, musste man über den Vorgang der Keimzellenentstehung ebenso Be-

scheid wissen wie über den Unterschied zwischen Genotyp und Phänotyp, ihre Bedeutung für die natürliche Selektion und die Variation in Populationen.

Die Antwort fanden August Weismann und eine Gruppe von Zytologen. Wie sie nachweisen konnten, gehen der Keimzellenentstehung bei der sexuellen Fortpflanzung zwei besondere Zellteilungen voraus (siehe Kasten 5.4). Bei der ersten dieser Teilungen lagern die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen sich dicht nebeneinander, und dann können sie an einer oder mehreren Stellen brechen. Die derart zerstückelten Chromosomen tauschen Teile untereinander aus, sodass sie am Ende aus einer Mischung väterlicher und mütterlicher Abschnitte bestehen, ein Vorgang, den man als *Crossing-over* bezeichnet. Die so entstandenen Chromosomen stellen eine ganz neue Kombination der Gene von Vater und Mutter dar. Bei der zweiten Zellteilung, die der Bildung der Keimzellen unmittelbar vorausgeht, verdoppeln sich die Chromosomen nicht, sondern aus jedem homologen Paar wandert

#### **Kasten 5.4 Meiose**

Als Meiose bezeichnet man zwei aufeinander folgende Zellteilungen, die der Entstehung der haploiden Keimzellen (Gameten) vorausgehen. Bei der ersten Teilung heften sich die Schwesterchromatiden homologer Chromosomen aneinander. Nun kann das *Crossing-over* stattfinden: Die Chromatiden brechen an Stellen, an denen sie sich überlappen, und verbinden sich über Kreuz mit den Bruchstücken des Schwesterchromatids, sodass ein neu zusammengesetztes Chromosom entsteht. Bei der nachfolgenden zweiten Zellteilung, die man auch Reduktionsteilung nennt, wandern die homologen Chromosomen nach dem Zufallsprinzip zu den beiden Zellpolen, sodass sich dort völlig neu zusammengesetzte Chromosomensätze bilden. Durch das *Crossing-over* und die zufällige Wanderung der Chromosomen zu den Zellpolen bilden sich also in den beiden Schritten der Meiose völlig neue Kombinationen der elterlichen Genotypen.

Die bei der Meiose entstehenden Keimzellen (Ei- und Samenzellen) sind haploid, bei der Befruchtung wird dann aber der diploide Zustand wieder hergestellt. Eine detailliertere Darstellung dieses komplizierten Vorganges findet sich in jedem Lehrbuch der Biologie.

jeweils ein Chromosom nach dem Zufallsprinzip in eine der beiden Tochterzellen. Diese »Reduktionsteilung« hat zur Folge, dass jede Keimzelle eine »haploide« Zahl von Chromosomen enthält, das heißt die Hälfte der »diploiden« Zahl in der Zygote, die bei der Befruchtung der Eizelle entsteht. Diesen Ablauf mit zwei Zellteilungen, auf den dann die Keimzellenentstehung folgt, nennt man *Meiose*.

Dass es während der Meiose zu einer umfassenden *Rekombination* der elterlichen Genotypen kommt, liegt an zwei Vorgängen: erstens an dem Crossing-over bei der ersten Zellteilung und zweitens an der zufälligen Wanderung der homologen Chromosomen in die einzelnen Tochterzellen während der Reduktionsteilung. Das Ergebnis sind völlig neue Kombinationen der elterlichen Gene, die jeweils einen einzigartigen, von allen anderen verschiedenen Genotyp bilden. Diese Genotypen bringen ihrerseits einzigartige Phänotypen hervor, und damit stellen sie in unbegrenzter Menge neues Material für die natürliche Selektion bereit.

Ganz gleich, welchen Selektionsvorteil die sexuelle Fortpflanzung im Einzelnen bietet: dass es einen solchen Vorteil gibt, zeigt sich eindeutig an der Tatsache, dass alle Versuche einer Rückkehr zur Ungeschlechtlichkeit fehlgeschlagen sind. Bei höheren Pflanzen kommt umfassende Ungeschlechtlichkeit überhaupt nicht vor; weit verbreitet ist aber die Agamospermie, das heißt die Samenproduktion ohne Befruchtung (Grant 1981). Häufiger als die sexuelle Vermehrung ist die uniparentale Fortpflanzung aber bei manchen Protisten und Pilzen sowie bei einigen Gruppen gefäßloser Pflanzen. Bei Prokaryonten stellt sie den einzigen Fortpflanzungsmechanismus dar; für genetische Variation sorgt hier die horizontale Genübertragung.

### **Warum wird die Entstehung so stark variabler Genotypen von der natürlichen Selektion begünstigt?**

Gelegentliche ungeschlechtliche Fortpflanzung ist im Tierreich weit verbreitet (bei Vögeln und Säugetieren kommt sie allerdings nicht vor). In fast allen Fällen beschränkt sie sich aber auf eine einzige Spezies aus einer Gattung, die sich ansonsten sexuell ver-

mehrt, oder auf eine einzige Gattung. Im Tierreich bestehen nur drei höhere Taxa (oberhalb der Ebene der Gattung) ausschließlich aus uniparental entstandenen Klonen: die Bdelloidea aus der Gruppe der Rädertiere sowie einige Muschelkrebse und Milben. Wie man leicht erkennt, haben hier einige Arten das Experiment gewagt, sich mit dem Aufgeben der Sexualität die doppelte Fruchtbarkeit zu »erkaufen«, aber die ungeschlechtlichen Klone sterben früher oder später aus.

Schon seit über einem Jahrhundert stellen die Evolutionsforscher Spekulationen über den gewaltigen Vorteil der Sexualität an, aber zu einer einhelligen Meinung sind sie bis heute nicht gelangt. Wenn allerdings eine Population plötzlich in eine sehr unangenehme Lage gerät, gilt als sicher: Je größer ihre genetische Vielfalt ist, desto größer ist ihre Chance, dass sie Genotypen enthält, die mit den Anforderungen der Umwelt besser fertig werden als ein einheitlicher Klon oder eine Gruppe sehr ähnlicher Klone.

Für den Mechanismus, durch den die Selektion die Sexualität (das heißt die Rekombination) begünstigt, wurde eine ganze Reihe von Erklärungen vorgeschlagen. Alle stimmen darin überein, dass vorteilhafte Mutationen in einer Population mit sexueller Fortpflanzung besser überleben können als bei ungeschlechtlicher Vermehrung, während schädliche Veränderungen gleichzeitig auch schneller beseitigt werden. Mit neuen Krankheitserregern wird man beispielsweise am besten fertig, wenn neue, resistente Genotypen entstehen. Der Genotyp – das heißt die Nucleinsäure – ist nicht unmittelbar der natürlichen Selektion ausgesetzt, sondern er wird während der Entwicklung der befruchteten Eizelle in die Proteine und übrigen Bestandteile des Phänotyps übersetzt (siehe Kapitel 6). Der Phänotyp ist das Ergebnis der Wechselwirkungen zwischen Umwelt und Genotyp.

Durch die sexuelle Fortpflanzung stehen der natürlichen Selektion weitaus mehr neue Phänotypen zur Verfügung als durch Mutation oder irgendeinen anderen Mechanismus. Sie ist bei solchen Arten die wichtigste Ursache der Variation. Diese Fähigkeit, viel Variation hervorzubringen, scheint der wichtigste Selektionsvorteil der sexuellen Fortpflanzung zu sein (Näheres in dem Sonderteil »The Evolution of Sex«, *Science* 281(1989):1979–2008). Das Rekombinationspotenzial ist der Grund, warum sexuelle Fortpflanzung für die Evolution eine so überragende Bedeutung hat:

## **Rekombination**

Wenn zwei Mitglieder einer Population, die sich sexuell fortpflanzt, sich paaren und Nachkommen hervorbringen, tragen diese eine ganz neue Kombination der elterlichen Gene. Der Begriff »Genvorrat« oder »Genpool« für die Gesamtheit der Gene in einer Population ist ein wenig irreführend. Die Gene sind kein ungeordneter Haufen und schwimmen auch nicht in einem »Pool«, sondern sie sind hintereinander auf den Chromosomen aufgereiht, und jedes Individuum einer sich sexuell fortpflanzenden, diploiden Spezies trägt auf seinen Chromosomen jeweils einen haploiden Satz der väterlichen und der mütterlichen Gene. Diese Theorie wurde erstmals von Sutton und Boveri Anfang des 20. Jahrhunderts vertreten und später von T. H. Morgan bestätigt. Die diploide Kombination des elterlichen genetischen Materials nennt man Genotyp. Jedes Individuum besitzt eine einzigartige Kombination der elterlichen Genausstattungen, und der von diesem Genotyp (den neu zusammengestellten Genen) erzeugte Phänotyp ist normalerweise das eigentliche Ziel der natürlichen Selektion (siehe unten). Die Rekombination innerhalb einer Population ist die wichtigste Ursache der phänotypischen Variationen, die einer wirksamen natürlichen Selektion zur Verfügung stehen.

## **Horizontale Genübertragung**

Bei Prokaryonten gibt es keine sexuelle Fortpflanzung und damit auch keine stetige Erneuerung der genetischen Variationsbreite durch Rekombination. Stattdessen entstehen neue genetische Varianten bei Bakterien durch einen Vorgang, den man als einseitige horizontale Genübertragung bezeichnet: Ein Bakterium heftet sich an ein anderes an und überträgt ihm einige Gene. Man weiß kaum etwas darüber, um was für Gene es sich dabei handelt. Vermutlich beschränkt sich der Vorgang auf bestimmte Genklassen, denn die Hauptgruppen der Prokaryonten, zum Beispiel gramnegative und grampositive Bakterien oder Cyanobakterien, verschmelzen dabei nicht. Selbst die Archaeobakterien tauschen Gene mit anderen Bakteriengruppen aus.

Was wurde aus der horizontalen Genübertragung, nachdem die sexuelle Fortpflanzung erfunden war? Bis in die vierziger Jahre des 20. Jahrhunderts nahm man an, der Vorgang sei bei Lebewe-

sen, die sich sexuell fortpflanzen, verschwunden. Dann aber entdeckte Barbara McClintock beim Mais die Transposons, Gene, die von einer Position in den Chromosomen an eine andere wandern können. Dieser Befund war so neu und unerwartet, dass bis heute nicht abschließend geklärt wurde, wie weit das Phänomen verbreitet ist. Darüber hinaus gibt es Gebilde aus Nucleinsäuren (zum Beispiel die Plasmide), die von den Chromosomen weitgehend unabhängig sind. Solche genetischen Elemente sind insbesondere bei den Prokaryonten, die sich ungeschlechtlich vermehren, von großer Bedeutung. Sobald sie sich auf den Phänotyp auswirken, unterliegen sie der natürlichen Selektion.

### **Wechselwirkungen zwischen Genen**

Mit der Frage, wie die Gene tätig werden und den Phänotyp erzeugen, befasst sich die Entwicklungsgenetik. Der Einfachheit halber nahm man herkömmlicherweise an, dass jedes Gen unabhängig von allen anderen wirkt. Aber das stimmt nicht: Zwischen den Genen laufen zahlreiche Wechselwirkungen ab. Viele Gene beeinflussen zum Beispiel mehrere Aspekte des Phänotyps, ein Effekt, den man als *Pleiotropie* bezeichnet. Am auffälligsten ist die Pleiotropie bei schädlichen Genen, beispielsweise bei denen für die Sichelzellanämie (siehe Kasten 6.3) oder Cystische Fibrose (Mukoviszidose), sowie bei ähnlichen Mutationen, die eine grundlegende, in vielen Organen ausgeprägte Gewebeaktivität beeinflussen. Umgekehrt hängt ein einziger Aspekt des Phänotyps vielfach auch von mehreren Genen ab. In solchen Fällen spricht man von *polygenen Merkmalen*. Pleiotropie und Polygenie tragen zur Einheitlichkeit des Genotyps bei; zusammenfassend bezeichnet man die vielfältigen Wechselwirkungen der Gene als *Epistase*.

Diese Wechselwirkungen zwischen den Genen sind die am wenigsten erforschte Eigenschaft des Genotyps. Sie werden uns in späteren Kapiteln im Zusammenhang mit Phänomenen wie entwicklungsgeschichtlicher Stasis, Evolutionsschüben und Mosaikvolution wieder begegnen. Ein Aspekt dieser Wechselwirkungen ist der so genannte »Zusammenhalt des Genotyps« (siehe unten). Die Klärung der Frage, welche Struktur der Genotyp hat, ist die schwierigste Zukunftsaufgabe der Evolutionsbiologie.

## Genomgröße

Würde die Entstehung neuer Gene parallel zum Evolutionsfortschritt verlaufen, müsste man damit rechnen, dass die Lebewesen an der Spitze des entwicklungsgeschichtlichen Stammbaumes auch das größte Genom besitzen. Bis zu einem gewissen Grade stimmt das auch. Die Genomgröße misst man in Basenpaaren, aus praktischen Gründen bedient man sich aber häufig auch der Einheit Megabasen, abgekürzt Mb (1 Mb = 1 000 000 Basenpaare). Das Genom des Menschen ist rund 3500 Mb groß, bei Bakterien umfasst es häufig nur etwa 4 Mb. Sehr große Werte fand man aber bei Salamandern und Lungenfischen, und auch bei Pflanzen ist die Spannbreite ähnlich groß.

Warum gibt es ein so enorm breites Größenspektrum, und vor allem: Warum sind die Unterschiede auch bei eng verwandten Lebewesen so groß? Die Antwort resultiert aus der Erkenntnis, dass es zwei Typen von DNA gibt: Die eine (die codierenden Gene)

### Kasten 5.5 Nicht codierende DNA

Ein erstaunlich hoher Anteil der DNA in den Chromosomen erfüllt anscheinend keinerlei Funktion; unter anderem codiert sie weder RNA noch Proteine. Diese DNA, die manchmal – vermutlich zu Unrecht – als »Schrott« (*junk*) bezeichnet wird, macht beim Menschen nach Schätzungen bis zu 97 Prozent der gesamten DNA-Menge aus. Zu diesem Anteil unseres Genoms gehören Introns, Mikrosatelliten-DNA und andere repetitive Sequenzen sowie verschiedene Typen »verstreuter Elemente« (*interspersed elements*), beispielsweise die Alu-Sequenzen. Unter Evolutionsforschern herrscht allgemein die Ansicht, dass die natürliche Selektion diese scheinbar überflüssige DNA schon längst beseitigt hätte, wenn sie nicht doch eine – bis heute nur noch nicht entdeckte – Aufgabe erfüllen würde. Für die Introns kennt man mittlerweile eine solche Funktion: Sie halten die Exons bis zur Aktivierung eines Gens (der »Übersetzung« oder Translation der DNA-Information in Proteine) auf Abstand. Bevor das Gen während der Translation in Protein umgeschrieben wird, werden die Introns herausgeschnitten. Außerdem enthalten die Introns viele Regulationselemente (DNA-Abschnitte, die als Bindungsstellen für die Produkte von Regulationsgenen dienen), und wahrscheinlich tragen sie auch zur genetischen Komplexität der Eukaryonten bei, weil sie alternatives Spleißen durch *cis*- und *trans*-aktive Elemente ermöglichen.

wirkt aktiv an der Entwicklung mit, die andere, nichtcodierende DNA genannt, ist inaktiv (siehe Kasten 5.5). Die großen Unterschiede in der Zahl der Megabasen sind fast ausschließlich auf einen größeren oder kleineren Anteil der nicht codierenden DNA zurückzuführen, die häufig auch als »DNA-Schrott« bezeichnet wird. Für die Entstehung und Vermehrung nichtcodierender DNA gibt es mehrere Mechanismen, insbesondere unter Beteiligung so genannter Retrotransposons. Andere Mechanismen beseitigen aber auch DNA-Schrott, und in der Wirksamkeit dieser Mechanismen gibt es Unterschiede zwischen den biologischen Arten. Die Erforschung der Faktoren, die über die Genomgröße bestimmen, hat bis zur umfassenden Klärung der beteiligten Vorgänge noch einen weiten Weg vor sich. Der aktive Teil des Genoms ist nicht nur viel kleiner, sondern auch viel weniger variabel, als man es auf Grund der Zahlen vermuten würde.

### Die Entstehung neuer Gene

Ein Bakterium besitzt ungefähr 1000 Gene. Beim Menschen sind es vielleicht 30 000, die funktionieren. Woher stammen alle diese Gene? Sie sind durch Genverdoppelung entstanden, wobei das zweite Exemplar jeweils neben seinem »Schwestergen« ins Genom eingebaut wurde. Ein solches neues Gen wird als *paralog* bezeichnet. Anfangs hat es die gleiche Funktion wie das Gen, von dem es stammt. In der Regel macht es aber andere Mutationen und damit eine eigene Evolution durch, und nach einiger Zeit kann es Funktionen übernehmen, die sich von denen seines Nachbargens unterscheiden. Das ursprüngliche Gen entwickelt sich aber ebenfalls weiter; solche unmittelbaren Nachkommen eines Ausgangsgens nennt man *ortholog*. In Homologieuntersuchungen vergleicht man meist nur orthologe Gene.

Das Genom kann sich aber nicht nur durch Verdoppelung einzelner Gene erweitern, sondern auch durch die Verdoppelung ganzer Gengruppen, Chromosomen oder Chromosomensätze. So führt beispielsweise ein besonderer Mechanismus, an dem die Kinetochoren beteiligt sind, bei bestimmten Ordnungen der Säugetiere zur Verdoppelung des Chromosomensatzes, sodass die Chromosomenzahl in diesen Ordnungen stark schwanken kann.

Ein weiterer Weg, auf dem Gene hinzukommen können, ist die horizontale Genübertragung.

### **Gentypen**

Aus der molekularbiologischen Forschung weiß man mittlerweile, dass es viele verschiedene Gentypen gibt. Manche Gene steuern auf dem Weg über Enzyme direkt die Produktion biologischen Materials, andere regulieren die Aktivität der Moleküle, die Gene erzeugen. Mutationen in 8000 der 12000 Gene von *Drosophila* haben offensichtlich keine Auswirkungen auf den Phänotyp. Veränderungen dieser Gene wurden als neutrale Evolution bezeichnet (siehe unten).

Gene, die keine Proteine codieren, galten lange Zeit als »Schrott«. In Wirklichkeit dürften sie aber eine wichtige, bisher nicht geklärte Rolle für die Regulation anderer Gene spielen. Wenn man weiß, welche Aufgaben die nicht codierende DNA erfüllt, erhält man vielleicht auch die Antwort auf einige offene Fragen nach der Struktur des Genotyps. Auch beim nicht codierenden genetischen Material kann man mehrere Typen unterscheiden, zum Beispiel Introns, Pseudogene und hoch repetitive DNA (Li 1997). Zumindest ein Teil der nicht codierenden DNA hat eindeutig eine Funktion: Introns halten die Exons auf Abstand. Besonders schwierig ist zu verstehen, warum die Menge der nicht codierenden DNA so groß ist. Manchen Schätzungen zufolge sind 95 Prozent der menschlichen DNA solcher »Schrott«. Als Darwinist mag man kaum glauben, dass es der natürlichen Selektion nicht gelungen sein soll, sich dieser Menge zu entledigen, wenn sie wirklich nutzlos ist, da die Herstellung von DNA mit erheblichem Aufwand verbunden ist.

### **Homöobox- und Regulationsgene**

Alle heutigen Tiere lassen sich einer begrenzten Zahl von Grundbauplänen zuordnen: Sie sind radialsymmetrisch, zweiseitig-symmetrisch oder segmentiert (metamer) und gehören zu charakteristischen Untergliederungen dieser Hauptgruppen. Das Wort »Bauplan« wurde von deutschen Morphologen geprägt und später – nicht ganz korrekt – als *body plan* ins Englische übersetzt. Während aber der »Plan« im Deutschen schlicht »Blaupause« oder »Landkarte« bedeutet, verbindet sich mit dem englischen *plan* die

Vorstellung von einem Planer, sodass der *body plan* fälschlich für einen metaphysischen Begriff gehalten wurde.

Bis vor wenigen Jahren war es ein völliges Rätsel, wie eine Gruppe von Genen darüber bestimmen kann, welcher Teil einer befruchteten Eizelle zum Vorder- und Hinterende oder zur Rücken- und Bauchseite des Embryos wird und welche Segmente bei segmentierten Tieren die verschiedenen Anhangsgebilde tragen. Mittlerweile hat die Entwicklungsgenetik jedoch viele Erklärungen geliefert. Neben den Substanz produzierenden »Strukturgenen« gibt es Regulationsgene, deren Proteinprodukte über vorne und hinten, Rücken und Bauch und so weiter bestimmen (*Hox*-Gene) oder aber für den Aufbau bestimmter Organe wie der Augen (*Pax*-Gen) sorgen. Schwämme besitzen nur ein einziges *Hox*-Gen, bei Gliederfüßern sind es acht, und Säugetiere haben vier *Hox*-Gengruppen mit insgesamt 38 Genen. Mäuse und Fliegen haben sechs gleiche *Hox*-Gene – diese Gene müssen also bei dem gemeinsamen Vorfahren der Proto- und Deuterostomier bereits vorhanden gewesen sein (siehe Kasten 5.6).

Alle Indizien deuten darauf hin, dass die grundlegenden Regulationssysteme schon sehr alt sind und später für zusätzliche, neu erworbene Funktionen herangezogen wurden (Erwin et al. 1997). Solche spezialisierten Entwicklungsgene sind von den Wirkungen anderer Gene weitgehend unabhängig und ermöglichen die eigenständige Entwicklung verschiedener Teile und Strukturen des Embryos. Bei einer Fledermaus können beispielsweise die Flügel entstehen, ohne dass andere Entwicklungswege nennenswert gestört würden. Das erklärt, warum die so genannte Mosaik-evolution ein so weit verbreitetes Phänomen ist.

### **Das Wesen der Variation**

Zu Darwins Zeit wusste man noch nicht, was eigentlich hinter der Variation in Populationen steht. Dies konnte man erst nach den wissenschaftlichen Entdeckungen am Ende des 19. und Anfang des 20. Jahrhunderts verstehen. Eines aber war dem Naturforscher und biologischen Systematiker Darwin nach seinen Untersuchungen klar: Die Variationsmöglichkeiten in natürlichen Populationen sind praktisch unerschöpflich. Sie liefern bei allen Le-

### Kasten 5.6 Hox-Gene

Wie in der Evolutionsforschung, so bemüht man sich auch in der Entwicklungsbiologie darum, die Evolution komplexer Strukturen und den Ursprung morphologischer Neuerungen besser zu verstehen. Zu diesem Zweck untersucht man unter anderem das Expressionsmuster der *Hox*-Gene während der Ontogenie der Lebewesen. Diese Gene spielen vermutlich eine entscheidende Rolle, wenn es darum geht, die räumliche Aufteilung des Körperbauplanes festzulegen. Die *Hox*-Gene sind im Genom gruppenweise angeordnet und codieren eine Klasse von Transkriptionsfaktoren (das heißt, ihre Produkte steuern die Expression anderer Gene); außerdem – und das ist besonders wichtig – sind sie mit ihrer Expression räumlich und zeitlich aufeinander abgestimmt. Gene am Anfang der *Hox*-Gruppe werden in früheren Entwicklungsstadien und weiter vorn im Embryo exprimiert, weiter hinten gelegene Gene dagegen werden in der Entwicklung später und in den hinteren Körperteilen aktiviert.

Man hat die Vermutung geäußert, dass zwischen der zunehmenden Komplexität der Körperbaupläne während der Evolution und der zunehmenden Komplexität der *Hox*-Genkomplexe ein Kausalzusammenhang bestehen könnte. Wirbellose Tiere besitzen nur eine einzige *Hox*-Gengruppe, und auch bei dem gemeinsamen Vorfahren aller Chordatiere war vermutlich nur ein einziger Komplex aus 13 *Hox*-Genen vorhanden. Während der Evolution der Chordatiere von relativ einfachen, aus Segmenten aufgebauten Lanzettfischchen wie *Amphioxus* zu komplizierteren Formen wie Maus und Mensch mit ihren vier *Hox*-Gruppen kam es wahrscheinlich zweimal zur Verdoppelung der Ausgangsgruppe, sodass insgesamt 52 *Hox*-Gene entstanden, die in vier Gruppen angeordnet sind. Bei diesen Verdoppelungsschritten zu zwei und dann zu vier Gengruppen verdoppelten sich vermutlich keine hintereinander liegenden Gene, sondern ganze Chromosomen, denn die Gruppen liegen auf vier verschiedenen Chromosomen; auch ein ganzes Genom könnte sich verdoppelt haben. Während späterer Evolutionsstadien gingen in bestimmten Abstammungslinien einzelne *Hox*-Gene verloren, aber Menschen und Mäuse besitzen tatsächlich die gleichen 39 *Hox*-Gene, die sich auf vier Gruppen verteilen. Die ursprünglichen 13 Gene sind in keiner der Gruppen mehr vorhanden, sondern jede von ihnen besteht aus einer anderen Genkombination.

Man nimmt heute an, dass Unterschiede in Kombination und Expression von *Hox*-Genen zumindest teilweise für die unterschiedlichen Körperbaupläne der Tierstämme verantwortlich sind. Die Funktion vieler derartiger Gene ist paradoxerweise in der Evolu-

tion sehr konstant geblieben, und das ermöglichte erstaunliche Experimente: Wie man nachweisen konnte, können beispielsweise *Hox*-Gene aus *Amphioxus* die Funktion homologer Gene in Mäusen übernehmen, die man experimentell aus den Tieren entfernt hatte. Wie angesichts oder trotz der entwicklungsgeschichtlich konstanten Struktur und Funktion der *Hox*-Gengruppen neue Körperbaupläne entstehen und sich weiterentwickeln konnten, bleibt eine offene Frage.

bewesen, zumindest aber bei Tier- und Pflanzenarten mit sexueller Fortpflanzung, mehr als genug Material für die natürliche Selektion. Die sichtbaren Merkmale eines Organismus – sein Phänotyp – haben ihre Ursache in Anweisungen der Gene während der Entwicklung und in den Wechselbeziehungen zwischen Genotyp und Umwelt.

### **Die Auswirkungen der molekularbiologischen Revolution**

Die Grundprinzipien der Vererbung wurden zwar zwischen 1900 und 1935 geklärt, aber zu einem echten Verständnis für ihr tieferes Wesen gelangte man erst durch die umwälzenden Erkenntnisse der Molekularbiologie. Es begann 1944, als Avery und Mitarbeiter nachwies, dass das genetische Material nicht aus Proteinen, sondern aus Nucleinsäuren besteht. Im Jahr 1953 klärten Watson und Crick die Molekülstruktur der DNA auf, und von nun an folgte eine wichtige Entdeckung auf die andere. Der Höhepunkt war 1961 erreicht, als Nirenberg und Matthäi den genetischen Code entschlüsselten (Kay 2000). Am Ende kannte man im Prinzip alle Schritte bei der Umsetzung der genetischen Information während der Entwicklung. Überraschenderweise blieben die darwinistischen Vorstellungen von Variation und Selektion dabei völlig unangetastet. Nicht einmal die Tatsache, dass Nucleinsäuren die Proteine als Träger der genetischen Information verdrängt hatten, erforderte eine Abwandlung der Evolutionstheorie. Im Gegenteil: Das Wissen, was genetische Variation eigentlich ist, stärkte den Darwinismus beträchtlich, denn es bestätigte die Erkenntnis der Genetiker, dass eine Vererbung erworbener Eigenschaften unmöglich ist.

Den größten Beitrag zur Evolutionsforschung leistete die Mole-

kularbiologie mit der Schaffung eines neuen Fachgebietes: der Entwicklungs-genetik. In der Entwicklungsbiologie, wo man der Synthese der Evolutionsforschung lange ablehnend gegenüberge-standen hatte, setzte sich jetzt die darwinistische Denkweise durch, und man analysierte die Funktion und Bedeutung des Phä-notyps. Das führte zur Entdeckung der Regulationsgene (*hox*, *pax* usw.) und damit zu einer erheblichen Erweiterung unserer Kennt-nisse über Evolutionsaspekte der Entwicklung.

### **Evolutionsorientierte Entwicklungsbiologie**

Zu den wichtigsten Entdeckungen der Molekularbiologie gehörte die Erkenntnis, dass manche Gene schon sehr alt sind. Mit ande-ren Worten: Das gleiche Gen (mit weitgehend der gleichen Basen-paarsequenz) findet man bei Lebewesen, die nur sehr entfernt mit-einander verwandt sind wie beispielsweise *Drosophila* und die Säugetiere. Zweitens entdeckte man, dass bestimmte Gene, die häufig als Regulationsgene bezeichnet werden, grundlegende Ent-wicklungsvorgänge wie die Festlegung von Vorder- und Hinter-ende oder von Rücken- und Bauchseite steuern. Diese Befunde bringen nicht nur Licht in Entwicklungsprozesse, die zuvor völlig rätselhaft waren, sondern sie liefern auch Aufschlüsse über die Ursachen grundlegender Ereignisse (Verzweigungen) in der Stam-mesgeschichte.

Man hatte immer angenommen, das gleiche Gen werde stets den gleichen phänotypischen Effekt haben, unabhängig davon, wo es sich befindet. Die Entwicklungs-genetik hat jedoch gezeigt, dass diese Annahme nicht unbedingt zutreffen muss. So kann sich das gleiche Gen beispielsweise bei Ringelwürmern (z.B. Borsten-würmern) ganz anders ausprägen als bei Gliederfüßern (z.B. Kreb-sen). Die Selektion kann in neue Entwicklungsvorgänge offenbar auch Gene einbinden, die zuvor eine ganz andere Funktion hat-ten.

Aus der morphologischen Stammesgeschichtsforschung wusste man bereits, dass Lichtsinnesorgane (Augen) sich während der Evolution der Tierwelt mindestens vierzimal unabhängig von-einander entwickelt haben. Dennoch konnte die Entwicklungsge-netik nachweisen, dass alle Tiere, die Augen haben, auch das glei-che Regulationsgen namens *Pax 6* besitzen, das den Aufbau des Auges organisiert. Nun zog man zunächst den Schluss, alle Augen

müssten von einem Ur-Auge abstammen, das von *Pax 6* aufgebaut wird. Dann fand man *Pax 6* aber auch bei Arten ohne Augen, und das führte zu der Vermutung, diese Spezies müsse von einem Vorfahren mit Augen abstammen. Ein solches Szenario erwies sich aber als höchst unplausibel, sodass man die weite Verbreitung von *Pax 6* anders erklären musste. Heute nimmt man an, dass *Pax 6* schon vor der Entstehung der ersten Augen vorhanden war und bei augenlosen Lebewesen eine unbekannt Funktion erfüllte; erst später hätte es demnach seine Aufgabe bei der Augenentwicklung übernommen.

### **Schlussfolgerungen**

In diesem Kapitel wurde dargelegt, dass Darwin eine völlig neue Erklärung für die Evolution fand: Er machte nicht mehr platonische Typen, sondern lebende Populationen zur Grundlage seiner Evolutionstheorie. Nach seiner Vorstellung ist die unerschöpfliche genetische Variation einer Population in Verbindung mit der Selektion (Auslese) der Schlüssel zum entwicklungsgeschichtlichen Wandel. Um die Zusammenhänge zu verstehen, muss man etwas über Vererbung wissen, und ein großer Teil dieses Kapitels war deshalb den genetischen Grundlagen der Variation gewidmet. Das genetische Material bleibt gleich und erlaubt keine Vererbung erworbener Eigenschaften. Der Genotyp tritt mit der Umwelt in Wechselbeziehung und bringt so während der Entwicklung den Phänotyp hervor. Die Vielgestaltigkeit des Genbestandes wird durch Mutationen ständig aufgefrischt. Die Variationen der Phänotypen jedoch, die das Material für die Selektion darstellen, entstehen durch die Rekombination in der Meiose, einen Vorgang, bei dem die Chromosomen umgebaut und neu zusammengestellt werden.