

2 Selektion und Zufall

*Der Krieg ist aller Dinge Vater, aller Dinge König.
Die einen erweist er als Götter, die andern als Menschen,
die einen macht er zu Sklaven, die andern zu Freien.*

Heraklit, Fragment B53

Darum geht es in diesem Kapitel:

- Zunächst frisken wir unsere Abiturkenntnisse über Evolution auf.
- Wir lösen das Haldane-Dilemma: „Entweder ist die Selektion mild und wird kaum neue Strukturen bilden oder sie ist grausam und wird die gesamte Population ausrotten.“
- Wie und warum entsteht der Sexualdimorphismus, oder warum trägt der Pfauhahn lange Schwanzfedern und der Hirsch ein Geweih?
- „Animal's next top model“: Haben Tiere Schönheitsideale?
- Wie kann die Spieltheorie die Evolution bestimmter Eigenschaften erklären?
- Warum kommt die Evolution nicht zum Stillstand?
- Warum kooperieren Tiere (und auch andere Organismen) miteinander?
- Wie kooperieren und beeinflussen sich Gene bei der Bildung eines Phänotyps?
- Können Gene auch außerhalb des eigenen Körpers wirken?
- Wie und warum manipulieren Parasiten ihre Wirte?
- Kann sich ein Geschlecht noch vor der Geburt gegen das andere durchsetzen?
- Was sind Chimären?
- Wir klären die Begriffe „Grünbart“, „Blaubart“, „Rote Königin“, „Renegaten-Gen“, „egoistisches Gen“, „egoistische DNA“, „Wettrüsten“, „Handicap“, „Sexy Son“, „erweiterter Phänotyp“, „zentrales Dogma“.
- Gibt es Evolution ohne DNA?
- Evolution ohne Selektion: Welche Rolle spielt der Zufall in der Evolution?
- Hatte Lamarck vielleicht doch recht?
- Wie hat sich unsere Vorstellung von Evolution in den letzten 60 Jahren weiterentwickelt?

2.1 Neodarwinistisches Repetitorium:

Mutation → Variabilität → Konkurrenz → Selektion

Die allgemeine Evolutionsgeschichte, die wir in der Einleitung rekapituliert haben, lässt sich wissenschaftlich kaum widerlegen. Sie sagt nicht mehr, als dass das überlebt, was überlebt – eine Weisheit, die zwar nicht besonders interessant, aber sicherlich wahr ist. Gleichwohl wendet die Evolutionsbiologie diese „Regel“ auf konkrete Eigenschaften von Organismen an, die während der letzten Milliarden Jahre den Planeten Erde bewohnt haben, und daher müssen wir die Geschichte über die Evolution mit konkreten Darstellern besetzen.

Die Synthese von Populationsgenetik, evolutionär ausgerichteter Systematik und Paläontologie zum **Neodarwinismus**, der seine Blütezeit in den 40er-Jahren des 20. Jahrhunderts erlebte, hat aus der Evolutionsbiologie endlich eine Wissenschaft gemacht, die problemlos naturwissenschaftliche Erkenntnisse eingliedern kann und durch neue Entdeckungen nicht in ihrer Existenz bedroht wird. Auch der etwa 20 Jahre später einsetzende Aufschwung der Molekulargenetik führte nicht notwendigerweise zu einer wesentlichen Änderung des neodarwinistischen Verständnisses der Evolution. Nichtsdestoweniger hat der Neodarwinismus gewisse Modifikationen erfahren. Weil der Neodarwinismus der 40er-Jahre die Zielscheibe der heutigen Antievolutionisten darstellt, werden wir den „alten“ Neodarwinismus als Grundlage nehmen, um bedeutende Änderungen im Evolutionsdenken zu beschreiben. Man muss jedoch betonen, dass dieser „altertümliche“ Neodarwinismus zur Karikatur seiner selbst wird, wenn man noch immer uneingeschränkt an ihn glaubt oder ihn angreift. Um also den Ausgangspunkt für viele antievolutionäre Diskussionen, aber auch um die Forschungsarbeiten der letzten Dekaden kennenzulernen, werden wir zunächst die „Lehrbuchevolution“ rekapitulieren. Das wird uns auch dabei helfen, die sehr spannenden Themen und Konzepte der letzten Jahre besser zu verstehen, die wir in späteren Kapiteln besprechen werden. Beginnen wir also mit dem neodarwinistischen Repetitorium.

Die Antievolutionisten polemisieren gegen den überholten Neodarwinismus der 40er-Jahre

Mutationen führen zu Variabilität innerhalb der Population.

Als Folge von **Mutationen** entsteht **Variabilität** in der Population. Diese Variabilität ist vererblich und liegt primär im Bau der DNA-Stränge, weil in verschiedenen Organismen unterschiedlich mutierte Varianten der ursprünglichen DNA zu finden sind. Jedes Individuum hinterlässt eine unterschiedliche Anzahl an Nachkommen, die alle nahezu identisch mit ihren Eltern sind, aber andererseits Neukombinationen der Elternmerkmale darstellen, da sie im Lauf der sexuellen Fortpflanzung durch Rekombination der elterlichen Allele entstanden sind. In seltenen Fällen unterscheiden sich die Nachkommen auch durch neue Mutationen. Hier beginnt die natürliche Auslese, also die Selektion, zu wirken.

Innerhalb dieser verschiedenartigen Nachkommenschaft haben einige Individuen (also einige Allel-Kombinationen) bessere Überlebenschancen oder pflanzen sich zumindest erfolgreicher fort als andere Individuen. In den folgenden Generationen ändert sich auf diese Weise nichtzufällig der Anteil einiger

Allele in der Population, also deren genetische Zusammensetzung. Steigt die Größe der Population, konkurrieren die Individuen um zugängliche Ressourcen (Raum, Nahrung, Brutplätze). Ganz ähnlich „kämpfen“ verschiedene Allele um die Menge der tatsächlich zur Verfügung stehenden DNA. Eine Mutation, die im Augenblick ihrer Entstehung auf ein einziges DNA-Molekül in einer Einzelzelle beschränkt ist, tritt erst nach und nach – so wie sich dieser Organismus vermehrt – im Kontext der Population in Erscheinung: Sie wird zum Bestandteil des gesamten Allelangebots in der Population bzw. des Genpools, aus dem sich im Verlauf der Fortpflanzung neue Individuen zusammensetzen. Eine erfolgreiche Fortpflanzung der Individuen, die das mutierte Allel tragen, führt zur Verbreitung dieses Allels – und umgekehrt: Die nicht oder weniger erfolgreichen Individuen verbauen ihren Allelen durch ihre Erfolglosigkeit die Zukunft. Das Endergebnis ist entweder die Fixierung des Allels, also ein absolutes Überwiegen eines Allels des gegebenen Gens und das Verschwinden seiner Konkurrenten, oder aber das stabile „Einpendeln“ zweier oder mehrerer Allele (z. B. Blutgruppen, Haarfarben etc.). **Selektion** bedeutet eigentlich eine unterschiedlich erfolgreiche Fortpflanzung von Trägern unterschiedlicher Allele und die daraus folgende nichtzufällige Veränderung der Zusammensetzung des Genpools der Population. Prägen Sie sich bitte gut ein, dass die Selektion keine besondere, die Organismen überwachende Kraft ist, sondern vielmehr eine **Beschreibung der Reproduktionsdynamik**, die dazu führt, dass nur einige Allele in der Population überdauern (⇒ Box 1.4).

Die Organismen sind allerdings nicht unmittelbar deshalb unterschiedlich reproduktiv erfolgreich, weil sie irgendein Allel haben oder nicht haben, sondern weil sie durch verschiedene morphologische (Größe, Farbe, Gestalt), physiologische (Verdauung, Atmung) oder ethologische Eigenschaften (bestimmte Verhaltensweisen) gekennzeichnet sind. Ein Allel wird nur dann selektiert, wenn diese Eigenschaften in irgendeiner Form mit der Existenz des Organismus verknüpft sind. Entscheidend für den Sieg eines Allels im Konkurrenzkampf ist nicht das Allel an sich, sondern der **Phänotyp** (also die Gesamtheit der Eigenschaften des Organismus) – und erst mittelbar auch das hinter diesem Phänotyp verborgene Allel. Die Phänotypen werden allerdings durch die vorhandenen Allele bestimmt: In jeder Körperzelle außer den Keimzellen (also im diploiden Zustand) haben wir zwei Allele an jedem Locus, eines aus der mütterlichen Eizelle, das andere aus dem väterlichen Spermium. Diese beiden Allele können entweder gleich oder aber unterschiedlich sein. Im zweiten Fall kann ein Allel durch seine Aktivität die Wirkung des anderen Allels komplett überdecken, oder es können besondere Phänotypen entstehen, die gerade durch die Anwesenheit von zwei unterschiedlichen Allelen hervorgerufen werden (und eine Zwischenstellung zwischen den elterlichen Phänotypen darstellen). Ein Allel kann sich, überdeckt durch die dominante Wirkung des von dem anderen Elternteil stammenden Allels, „verbergen“: Es ist rezessiv (vom lateinischen *recedere*: zurücktreten).

Selektion kann aber durchaus verschiedenartig sein (⇒ Box 2.1). Stellen wir uns vor, dass das selektierte Merkmal beispielsweise die Körpergröße sei. Sehr häufig kommt es zur **stabilisierenden Selektion**, bei der die beiden Extreme

Träger unterschiedlicher Allele pflanzen sich unterschiedlich erfolgreich fort, wodurch sich die Zusammensetzung des Genpools der Population allmählich verändert. Das bezeichnen wir als Selektion.

Entscheidend für den Sieg eines Allels im Konkurrenzkampf ist der Phänotyp, den es kodiert.

Die stabilisierende Selektion entfernt oder benachteiligt Individuen mit extremen Eigenschaften oder extremen Werten eines Merkmals.

Die disruptive Selektion entfernt oder benachteiligt die Individuen mit durchschnittlichen Werten eines Merkmals

Die gerichtete Selektion entfernt oder benachteiligt nur Individuen an einem Ende des Spektrums.

Die Evolution verläuft graduell.

entfernt oder zumindest benachteiligt werden: zu kleine Individuen etwa dadurch, dass sie auch von kleinen Prädatoren gefressen werden, oder zu große Individuen beispielsweise durch mangelnde Versteckmöglichkeiten. Somit verändert sich die durchschnittliche Körpergröße in der Population kaum, doch der Bereich verschiedener existierender Größen verschmälert sich in Richtung Mittelwert (Abb. 2.1). Im Gegensatz dazu werden bei der **disruptiven Selektion** die Individuen mit durchschnittlichen Werten eines Merkmals aus der Population entfernt (Abb. 2.2). Ein anderer, für uns vielleicht interessanterer Typ ist die **gerichtete Selektion**. Sie entfernt oder benachteiligt nur Individuen an einem Ende des Spektrums, z. B. die kleinen, wohingegen die durchschnittlichen oder großen Individuen unbehelligt bleiben (Abb. 2.3). Das Ergebnis einer solchen Selektion ist die allmähliche Vergrößerung der durchschnittlichen Körpergröße der Individuen in der Population.

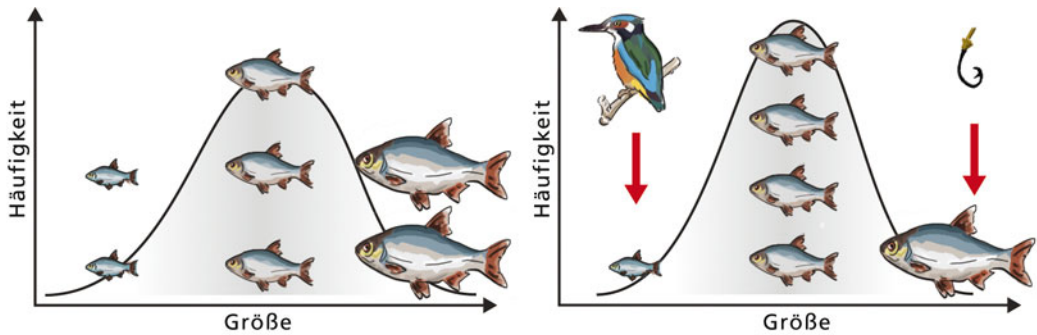
Mutation – Variabilität – Konkurrenz – Selektion: Dieser simple „**darwinistische Algorithmus**“ ist enorm wirksam. Computersimulationen zeigen überzeugend, dass er tatsächlich imstande ist, komplizierte und *zweckmäßige* Formen aus dem Nichts zu bilden, allein durch unterschiedliche Überlebenschancen verschiedener Individuen (⇒ Box 1.2). Damit *zweckmäßige* Eigenschaften von Organismen entstehen, ist es erstaunlicherweise nicht notwendig, die Entstehung der richtigen, „zweckmäßigen“ Mutationen in irgendeiner Art zu organisieren. In zwei Schritten – die zufällige Entstehung von Variabilität und die anschließende nichtzufällige Selektion – entstehen Adaptationen, also das, was in der lebenden Natur am auffälligsten ist, und was wir mit der Evolutionsgeschichte erklären wollen. Durch allmähliche Kumulation dieser winzigen adaptiven Änderungen entstehen große Änderungen: **Evolution** ist also prinzipiell allmählich, **graduell**, ohne große sprunghafte Änderungen. Auch die Entstehung neuer Arten (**Artbildung**, Speziation) beginnt üblicherweise mit zufälligen, de facto nichtbiologischen Prozessen. So kann z. B. das Verbreitungsgebiet einer Art durch die Entstehung eines Gebirges, durch den Zerfall

2.1

Typen der Selektion III

Nach der **Richtung der Selektionswirkung** unterscheidet man:

- **stabilisierende Selektion:** Sie eliminiert aus der Population die Individuen mit extremen Merkmalswerten (z. B. sind zu kleine Neugeborene normalerweise nicht überlebensfähig, zu große sterben infolge von Geburtskomplikationen). mittlerer Flügelfärbung sowohl auf der Birke wie auf der Fichte ihren Prädatoren auffallen). Disruptive Selektion führt z. B. zur Artbildung oder Spezialisierung der Geschlechter.
- **disruptive (aufspaltende) Selektion:** Sie entfernt aus der Population die Individuen mit durchschnittlichen Werten eines Merkmals (z. B. sind bei bestimmten Faltern helle und dunkle Individuen im Vorteil, da sie sich auf der Rinde von Birken bzw. Fichten tarnen können, während Falter mit
- **gerichtete Selektion:** Sie eliminiert aus der Population die Individuen mit Merkmalswerten an einem der beiden Enden der Verteilungskurve (z. B. führt das Vorkommen kleinerer Prädatoren dazu, dass die Beuteindividuen schneller wachsen und größer werden, oder es entstehen Resistenzen gegen Antibiotika bei Bakterien).

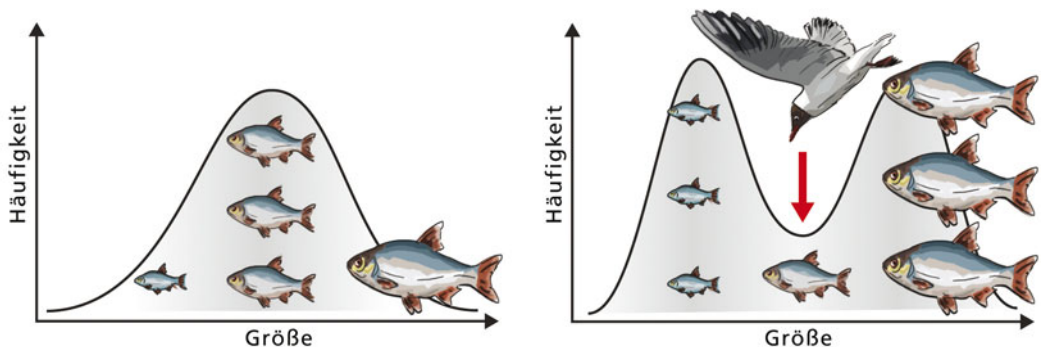


2.1 Stabilisierende Selektion: Besteht ein Prädationsdruck z. B. auf kleine und große Individuen, verändert sich die durchschnittliche Körpergröße in der Population kaum, doch der Bereich verschiedener existierender Größen verschiebt sich in Richtung Mittelwert.

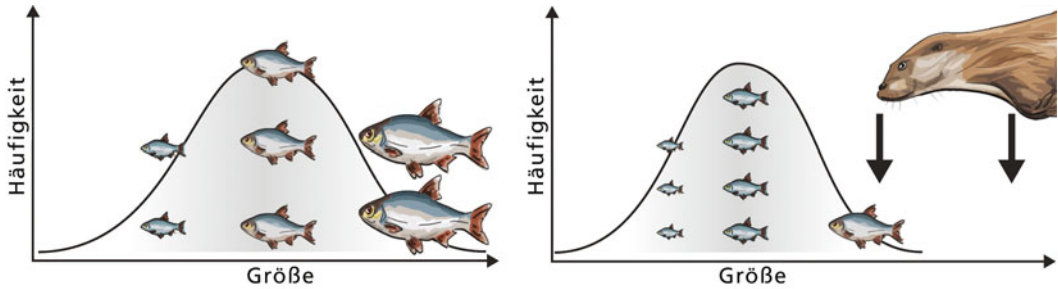
einer Insel oder die Senkung des Seespiegels getrennt werden, und weil in jedem neu entstandenen Areal ein wenig andere Lebensbedingungen herrschen, beginnen die lokalen Populationen sich allmählich in neue Arten zu differenzieren.

Wir betonen, dass das eben Gesagte eine sehr **vereinfachte** (und in einzelnen Details auch schon widerlegte) **Vorstellung der Evolution** ist. In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts kam es zu einer Reihe von bedeutenden Entdeckungen und vor allem gab es viele neue Ideen, die unsere Vorstellung von der Evolution der Organismen veränderten. Von einigen dieser Ideen werden wir in den nächsten Kapiteln mehr hören: von alternativen, nichtadaptiven Möglichkeiten der Entstehung komplizierter und letztendlich auch zweckmäßiger Eigenschaften, von schneller, sprunghafter Evolution, von der Möglichkeit, dass neben der Konkurrenz zwischen Individuen auch ein Wettbewerb der Arten oder ganzer Organismengruppen existiert. Zunächst betrachten wir aber einige wichtige Fragen, die die Regeln des Evolutionsspiels direkt betreffen – denn was sind eigentlich die Kriterien des Evolutionserfolgs eines Organismus?

In der zweiten Hälfte des 20. Jh. bereicherten bedeutende Entdeckungen und neue Ideen die Evolutionstheorie.



2.2 Disruptive Selektion: Spezialisiert sich der Prädator auf mittelgroße Individuen, werden diese aus der Population allmählich verschwinden, wodurch die Extreme begünstigt sind.



2.3 Gerichtete Selektion: Werden jeweils die größten Individuen durch einen spezialisierten Prädator aus der Population entfernt, verkleinert sich die durchschnittliche Körpergröße der Individuen in der Population allmählich.

2.2 Harte und weiche Selektion

Aus Sicht des klassischen Darwinismus führt Selektion zu neuen Merkmalen, die auf Kosten der alten fixiert werden.

Die Population kann eine zu hohe Selektionsbelastung nicht tolerieren.

Für die Entstehung irgendeines komplexen Organs (z. B. des Auges), müssen parallel Allele verschiedener Gene selektiert werden.

Wie wir gesehen haben, nimmt der klassische Darwinismus an, dass die durch Selektion neu entstandenen Merkmale auf Kosten der alten fixiert werden. Natürliche Selektion verläuft sicherlich nicht, ohne Kosten zu verursachen. Damit in der Population eine neue Eigenschaft überwiegt, muss die Selektion die Träger der alten Eigenschaft (früher oder später) eliminieren. Wäre die Selektion zu mild und nachsichtig, würden die Träger alter Eigenschaften nie in ihren Rechten beschnitten, weshalb die neue Eigenschaft nie überwiegen könnte. Die Selektion geht also nicht nur sprichwörtlich über Leichen; **Selektion heißt Beseitigung der Erfolglösen** (und wir wiederholen, dass es vom Standpunkt der Evolution keinen Unterschied zwischen Tod und Unfruchtbarkeit bzw. erhöhter Sterblichkeit und verringerter Fruchtbarkeit gibt). Ein Problem besteht nur darin, dass die Population eine beliebig hohe Selektionsbelastung nicht tolerieren kann. Ist die Selektion zu gnadenlos, wird es zu viele Selektionstote geben und die Population riskiert auszusterben. Wie groß darf die Wirkung der Selektion maximal sein, damit sie für eine Population noch erträglich ist? **John Haldane** (S. 33) hat 1957 eine Simulation dieses Problems durchgeführt, die von einem neu fixierten Allel (also eigentlich einer Mutation) pro 300 Generationen ausgeht. Es ist nicht etwa so, dass der Selektion eine solche Zahl tatsächlich zugrunde liegt, aber die Simulation zeigte, dass Populationen, in denen die Selektion noch stärker wirkte, ausstarben. Selbstverständlich handelt es sich hierbei nur um eine grobe Schätzung, aber unsererseits möge es so sein.

Es sollte uns aber vor allem klar sein, dass diese „Hausnummer“ für Mutationsraten ganz unrealistisch ist. Wollten wir irgendein komplexes Organ bilden, müssten wir parallel neue Allele von mehreren verschiedenen Genen selektionieren. Wenn das Grubenaugen eines primitiven Kopffüßers in das vollkommene Kamerauge eines Kraken oder Tintenfisches verwandelt werden soll (worauf wir später noch näher eingehen werden), müssen sich der Augapfel schließen, die Linse herausbilden, die Form der Netzhaut verändern und so weiter. Die Selektion muss also *gleichzeitig* Individuen mit noch offenem Augapfel wie auch solche ohne Linse oder mit schlecht gestalteter Netzhaut entfernen. Weil es sich

offensichtlich um Produkte verschiedener, voneinander unabhängiger Gene handelt, sind diese Eigenschaften mehr oder weniger unabhängig kombinierbar. So wird sicherlich auch ein Individuum mit geschlossenem Augapfel und neu gestalteter Netzhaut, aber ohne Linse auftreten, sowie eines mit Linse, dafür aber mit einer „primitiven“ Netzhaut – und beide müssen eliminiert werden, damit ein Kameraauge entsteht. Für den Misserfolg genügt es, in nur *einem* der vielen parallel selektierten Eigenschaften erfolglos zu sein; um Erfolg zu haben, müssen die Individuen in all diesen Merkmalen vollkommen sein. Dann ist es allerdings verwunderlich, dass überhaupt jemand überlebt. Wir haben also die Wahl: Entweder ist die Selektion mild und wird kein Auge bilden, oder sie ist grausam und wird die gesamte Population erfolgreich ausrotten. Anders ausgedrückt: Das Kameraauge kann nicht existieren. Haben Sie auch den Eindruck, dass hier etwas nicht stimmt?

Mit der Entfaltung der Molekularbiologie traten noch viele weitere Unstimmigkeiten zu Tage. Bis vor kurzem hatten wir eigentlich keine Ahnung, wie viele Mutationen entstehen und wie viele fixiert werden. Die Genetiker arbeiteten lediglich mit Mendel'schen Methoden, d. h. auf die Existenz eines Allels konnte man nur aus dessen phänotypischer Äußerung schließen. Wenn die Blüten einer Art entweder rot oder weiß sind, muss es auch irgendein „Gen für die Blütenfarbe“ geben, und dieses Gen existiert in zwei Versionen, also zwei Allelen. Es ist so, als ob wir auf den inneren Bau eines Weckers schließen wollten, indem wir die verschiedenen Möglichkeiten eruieren, wie der Wecker kaputtgehen kann. Dies ist zwar kein schlechter Ansatz, doch wird er wahrscheinlich keine Details über das Innenleben eines Weckers liefern, insbesondere solange dieser nicht kaputtgeht. In dem Moment, als wir direkt auf Informationen über die Nucleotidsequenzen der DNA zugreifen konnten, mussten wir feststellen, dass die tatsächliche Zahl der fixierten Mutationen das obere von Haldane errechnete Limit etwa um zwei Größenordnungen übersteigt. Mutationen werden viel schneller fixiert, als wir je gedacht haben, und wäre dafür wirklich die Selektion verantwortlich, wären wir alle sicherlich schon seit langem ausgestorben. An irgendeiner Stelle in diesen Berechnungen gibt es also einen Fehler.

Einer der möglichen Fehler liegt darin, dass Haldane die gesamte **Selektion** für zu **hart** hielt, also für den Typ der Selektion, der die Sterblichkeit all derjenigen Individuen erhöht, die bestimmte Bedingungen nicht erfüllen (⇒ Box 2.2, Abb. 2.4). Auch wenn gerade keine Selektion stattfindet, stirbt immer ein gewisser Prozentsatz der Nachkommen – sei es, dass es sich um die Sterblichkeit der Eier, Embryonen, jungen oder erwachsenen Individuen handelt. Vom Gesichtspunkt der einzelnen Individuen ist diese Grundsterblichkeit ganz zufällig. Wenn in einer solchen Welt irgendeine (weitere) Selektion ausgelöst wird, etwa die Selektion auf die Bildung der Augenlinse, muss sich die Gesamtsterblichkeit nicht unbedingt erhöhen, weil die „Selektionssterblichkeit“ von der ursprünglichen, zufälligen Sterblichkeit abgezogen wird.

Eine solche **Selektion** ist als **weich** zu bezeichnen, da sie einen gewissen stabilen Anteil der Nachkommenschaft entfernt, und die „schlechten“ Individuen, also die ohne Augenlinse, in diesem Anteil einbezogen sind. Wir können dies am Beispiel von Vögeln veranschaulichen, die ihre Reviere verteidigen. Nehmen

Haldane-Dilemma: Ist die Selektion zu mild, wird keine neue Struktur entstehen, ist sie zu hart, wird die gesamte Population ausgerottet.

Mutationen werden viel schneller fixiert, als bislang angenommen.

Die harte Selektion erhöht die Sterblichkeit all jener Individuen, die bestimmte Bedingungen nicht erfüllen.

Die weiche Selektion entfernt konstant einen gewissen Anteil der Nachkommenschaft, der u. a. die „schlechten“ Individuen enthält.

wir an, dass ein Drittel der Individuen nie ein Revier findet und verteidigt, sich daher nicht fortpflanzt und letztendlich stirbt, ohne Nachkommen zu hinterlassen. Wenn in dieser Zeit die Selektion zu wirken beginnt, die z. B. große Schnäbel fördert (also eine Eigenschaft, die u. a. bei der Revierverteidigung hilft), bewirkt sie keine zusätzliche Sterblichkeit: Nur in den erfolgreich verteidigten Revieren werden sich die Individuen mit den größeren Schnäbeln fortpflanzen und im Gegensatz dazu wird es unter den erfolglosen Verlierern auffällig wenig großschnäbelige Individuen geben. Die weiche Selektion kann so das Haldane-Dilemma elegant umgehen. Die Anzahl der Leichen nimmt nicht zu, nur sehen diese nicht mehr zufällig aus, sondern beginnen, bestimmte vorhersagbare Eigenschaften aufzuweisen.

Die weiche Selektion löst das Haldane-Dilemma elegant.

Die harte Selektion verursacht die Anpassungen an die Umwelt; bei der weichen Selektion konkurrieren die Organismen eher miteinander.

Betrachten wir die harte und die weiche Selektion noch etwas näher, dann erkennen wir, dass es sich um grundsätzlich unterschiedliche Selektionsregime handelt. Die harte Selektion eliminiert die Individuen, die eine bestimmte Eigenschaft nicht haben, während die weiche Selektion die schlechtesten Individuen ohne Rücksicht auf ihre konkreten Eigenschaften beseitigt. Der harten Selektion hat man sich in dem Augenblick entzogen, in dem bereits alle Individuen ohne die gegebene Eigenschaft aus der Population verschwunden sind, während die

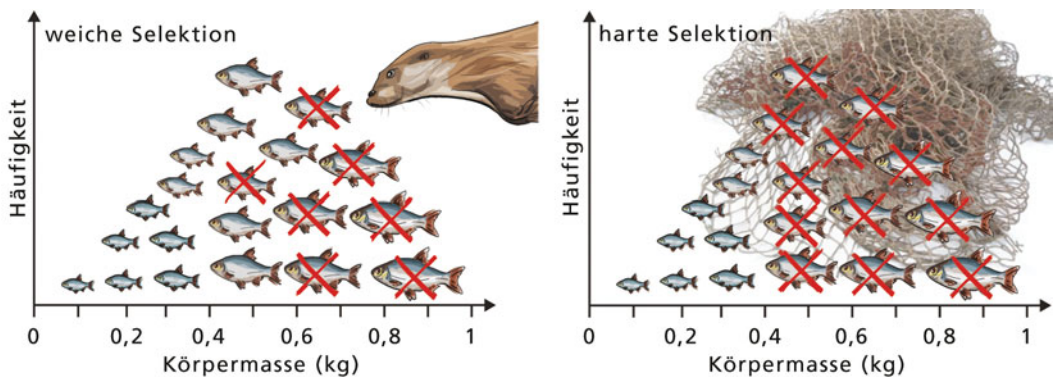
2.2

Typen der Selektion IV

Nach der **Intensität der Selektionswirkung** unterscheidet man:

• **weiche (milde) Selektion:** Hier gibt es keinen absoluten Maßstab; eliminiert werden die Individuen, die im gegebenen Merkmal bestimmte relative Werte nicht erreichen (z. B. wenn die schlechtesten 75 Prozent der Kandidaten, unabhängig von der konkret erreichten Note, nicht zum Studium zugelassen würden).

• **harte Selektion:** Alle Individuen, die ein bestimmtes Kriterium nicht erfüllen oder eine bestimmte Eigenschaft nicht aufweisen, werden eliminiert (z. B. wurden früher beim Numerus clausus alle Kandidaten, die eine bestimmte festgelegte Note nicht erreicht haben, nicht zum Studium zugelassen – egal wie gut sie auch sein mochten).



2.4 Weiche und harte Selektion: Bei der weichen Selektion (links) unterliegt nur ein gewisser prozentualer Anteil der Population dem Selektionsdruck. Bei der harten Selektion (rechts) unterliegen all jene Individuen der Selektion, die bestimmte (Werte ihrer) Merkmale aufweisen bzw. nicht aufweisen.

weiche Selektion fortwährend andauert, da es immer einen schlechtesten gibt. Nicht zuletzt setzen sich bei der harten Selektion die Organismen eher mit der Umwelt auseinander, während sie bei der weichen Selektion miteinander wetteifern: Ob ein Organismus eine Eigenschaft besitzt, ohne die er nicht überlebt (harte Selektion), hängt allein von ihm ab, wohingegen nicht der Schlechteste zu sein (weiche Selektion) bedeutet, dass jemand anderes der Schlechteste ist.

2.3 Sexuelle Selektion I: gute Gene

Die Organismen haben nicht nur Strukturen evolviert, die ihnen helfen, zu überleben und sich fortzupflanzen, sondern auch solche, die auf den ersten Blick offensichtlich ungünstige Merkmale darstellen. Dazu gehören u. a. der „Pfauenschwanz“ (der eigentlich kein Schwanz ist, wie Ornithologen nie vergessen zu betonen), verlängerte und prachtvolle Federn von Fasanen, Paradiesvögeln oder Kolibris, das Hirschgeweih und in gewisser Hinsicht auch der Vogelgesang – das alles dient keineswegs dem unmittelbaren Überleben der Organismen, oft ist es sogar äußerst hinderlich. Schon Darwin erkannte, dass die natürliche Selektion an sich die Entstehung der bizarren, farbigen und auf verschiedenste Art und Weise vergrößerten Strukturen (sogenannter **exzessiver Strukturen**) am Körper der Männchen einiger Arten nicht erklären kann. Als Erklärung schlug er die geschlechtliche Auslese (also **sexuelle Selektion**) vor, bei der die Weibchen die Männchen mit bestimmten besonders ausgeprägten Strukturen wählen und die Männchen diese Eigenschaften im direkten oder indirekten Konkurrenzkampf um die Weibchen einsetzen bzw. damit den Weibchen imponieren. Dass meistens das weibliche Geschlecht wählt und das männliche Geschlecht um die Weibchen kämpft, folgt aus der asymmetrischen Verteilung der elterlichen Investitionen bei der sexuellen Fortpflanzung (⇒ Box 2.3, 2.4). An der Schlüsselbedeutung dieses Mechanismus zweifelt niemand – unklar ist nur, warum es die Weibchen überhaupt machen.

Eine Möglichkeit ist, dass bestimmte Merkmale den künftigen Erfolg der Nachkommen eines bestimmten Männchens anzeigen. Die Größe des Geweihs kann z. B. demonstrieren, über wie viel zusätzliche Energie das Männchen verfügt, wie viel Energie es also in die Bildung einer Struktur investieren kann, die eigentlich nicht einmal Bestandteil seines Körpers ist (das Hirschgeweih wird jährlich abgeworfen und mit einer faszinierenden Geschwindigkeit von 1,8 Zentimeter pro Tag erneuert). Diese Energiemenge dürfte einen Hinweis darauf geben, wie viel Energie die Töchter dieses Männchens in ihre Nachkommen investieren können werden, also in die Enkel des Weibchens, das gerade überlegt, welcher Hirsch der richtige ist. Gerade im Fall der Hirsche entspricht dies der Realität – die Geweihgröße des Vaters korreliert sowohl mit der Menge der Milch-Trockenmasse seiner Töchter als auch mit der Größe von deren Nachkommen bei der Geburt. Kein Wunder also, dass die Weibchen die Männchen mit mächtigeren Geweihen wählen.

Darwin erklärte den sekundären Geschlechtsdimorphismus und die Entstehung von „exzessiven Strukturen“ mit der sexuellen Selektion.

Warum die Weibchen überhaupt Männchen mit exzessiven Merkmalen wählen, blieb unklar.

Bestimmte Merkmale können den künftigen Erfolg der Nachkommen eines bestimmten Männchens anzeigen.

| 2.3 |

Sexuelle und asexuelle Fortpflanzung unter dem Gesichtspunkt der Evolution

Asexuelle (ungeschlechtliche, vegetative) Fortpflanzung beruht ausschließlich auf mitotischen Teilungen der somatischen Zellen eines Elternindividuums. Die Nachkommenschaft ist genetisch identisch mit dem Elternorganismus. Diese Art der Fortpflanzung ist bei Tieren (im Gegenteil zu Pflanzen) eher selten und die meisten Tiere, die sich asexuell fortpflanzen, können sich alternativ auch sexuell reproduzieren. Asexuelle Fortpflanzung ist bei niederen Tieren durch totipotente Zellen (also undifferenzierte Zellen, die die Fähigkeit besitzen, den gesamten Organismus zu formen) möglich. Teilung und Knospung sind mögliche Wege der asexuellen Fortpflanzung.

Sexuelle (geschlechtliche), genauer bisexuelle Fortpflanzung beruht auf der Existenz zweier Typen von Keimzellen (Gameten), Ei(zelle) und Spermium, die bei der Befruchtung verschmelzen. (Das Vorkommen von zwei verschiedenen Keimzelltypen bezeichnet man als Anisogamete.) In der Regel sind Eier relativ große und unbewegliche Zellen, und das sie produzierende Geschlecht wird als „Weibchen“ definiert. Spermien sind üblicherweise kleine, bewegliche Gameten, die von „Männchen“ produziert werden. Die Gameten entstehen durch Gametogenese (Keimzellbildung), die bei Weibchen Oogenese und bei Männchen Spermatogenese genannt wird. Die Keimzellbildung erfolgt in den (meist paarigen) Gonaden (Keimdrüsen): Ovarien (Eierstöcke) bei Weibchen bzw. Testes (Hoden) bei Männchen. Voraussetzung für die sexuelle Fortpflanzung ist der meiotische Kernphasenwechsel während der Gametenbildung. Dabei wird der diploide Chromosomensatz der Ausgangszelle halbiert, wodurch haploide Gameten entstehen. Durch Verschmelzung von zwei haploiden Gameten, also durch Befruchtung, entsteht eine diploide Somazelle, die sogenannte Zygote.

Unisexuelle (eingeschlechtliche) Fortpflanzung (Parthenogenese und Gynogenese) stellt eine sekundär reduzierte Form der sexuellen Fortpflanzung dar, die genetisch einer asexuellen Fortpflanzung ähnelt. Auch hier findet kein Austausch genetischen Materials statt. Auch hier pflanzt sich nur ein Elternteil, das Muttertier, fort. Allerdings werden für diese Form der Fortpflanzung Keimzellen eingeschaltet. Ein Individuum entsteht aus einem unbefruchteten haploiden oder diploiden Ei.

Die **Vorteile der asexuellen Fortpflanzung** sind offensichtlich: Eine sich asexuell fortpflanzende

bzw. aus Hermaphroditen bestehende Population könnte sich doppelt so schnell fortpflanzen wie eine Population von Gonochoristen (also getrenntgeschlechtlichen Organismen). Die bewährten Genkombinationen werden 1:1 weitergegeben. Das parthenogenetische Weibchen übergibt seinen Nachkommen die doppelte Menge seiner Gene. Bei der sexuellen Fortpflanzung dagegen zerfällt die Genkombination, die sich gerade bewährt hat (\Rightarrow Box 1.13). Dazu kommen die **Kosten der sexuellen Fortpflanzung**, welche die scheinbar „unökonomische“ Verteilung der Geschlechter sowie auch die Kosten der Partnersuche umfassen. Bei den meisten Tieren werden ebenso viele Männchen wie Weibchen produziert, wobei jedoch, üblicherweise, die Oogenese langsamer abläuft und weniger ergiebig ist als die Spermatogenese. Daher sind die Weibchen für die Fortpflanzung das limitierende Geschlecht: Ein Männchen kann viele Weibchen erfolgreich befruchten, ein Weibchen kann dagegen nur von einem Männchen erfolgreich befruchtet werden. Scheinbar wird in der Natur viel Energie verschwendet, um mehr Männchen zu produzieren als notwendig. Auch die Partnersuche kostet viel Zeit und Energie und ist mit Gefahren durch Räuber und Ansteckung durch Krankheitserreger (denken wir an Gonorrhö, Syphilis, Hepatitis B, AIDS) verbunden.

Seit Darwins Zeiten haben sich viele bedeutende Evolutionsbiologen mit der Frage auseinandergesetzt, wo die **Vorteile der sexuellen Fortpflanzung** liegen, die ihre Kosten (s. o.) kompensieren und die Geschwindigkeit der asexuellen Fortpflanzung ausgleichen. Genauso gut können wir nach den Nachteilen der asexuellen Fortpflanzung fragen. Es gibt zahlreiche Erklärungen, die nicht unbedingt alternativ zu sehen sind. Ein Problem vieler dieser Modelle ist, dass die Vorteile auf Populationsebene, jedoch nicht auf der Ebene der Individuen bzw. deren Allele liegen. Damit fehlt die Ebene, auf der die Selektion ansetzen kann. Die sexuelle Fortpflanzung stellt eine Art der Mischung von Allelen (Amphimixis) dar, ermöglicht damit den Austausch genetischer Information und führt zur Erhöhung der genetischen Variabilität (es entstehen neue, einmalige Kombinationen der von den Eltern geerbten Allele). Dank dieser Tatsache können sich sexuelle Arten schneller an sich verändernde Umweltbedingungen anpassen oder natürliche Ressourcen effektiver nutzen. Die Umwelt ist hetero-

Evolution

Ein Lese-Lehrbuch

Zrzavý, J.; Burda, H.; Storch, D.; Begall, S.; Mihulka, S.

2013, XVI, 511 S. 126 Abb., Hardcover

ISBN: 978-3-642-39695-3