

Der evolutionäre Hintergrund der Ökologie

- 2.1 Evolution durch natürliche Selektion – 36
- 2.2 Evolution innerhalb von Arten – 39
- 2.3 Die Ökologie der Artbildung – 50
- 2.4 Die Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Evolution und Verbreitung von Arten – 59
- 2.5 Kontinentaldrift, parallele und konvergente Evolution – 61
- 2.6 Fazit – 65

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- darlegen können, dass Darwin und Wallace, die Begründer der Theorie der Evolution durch natürliche Selektion, beide letztlich Ökologen waren.
- verstehen, dass die natürliche Selektion sehr rasch auf erbliche Variabilität einwirken kann und dass wir sie in Aktion erforschen und experimentell steuern können.
- erkannt haben, welche Voraussetzungen für die Entstehung neuer Arten erforderlich sind.
- erklären können, dass die Möglichkeiten der Selektion in der Zukunft durch die bisherige Entwicklungsgeschichte eingeschränkt werden.
- konvergente und parallele Evolution vergleichen und einander gegenüberstellen können.
- erläutern können, dass die natürliche Selektion Organismen an ihre Vergangenheit anpasst und nicht vorausschauend an ihre Zukunft.

Der bedeutende russisch-amerikanische Biologe Theodosius Dobzhansky hat einmal gesagt: „Nichts in der Biologie ergibt einen Sinn, außer im Licht der Evolution.“ Genauso gilt aber auch, dass in der Evolution nur wenige Dinge sinnvoll erscheinen, sofern man sie nicht im Licht der Ökologie betrachtet. Die Ökologie liefert die Regieanweisungen, nach denen das „Schauspiel Evolution“ gespielt wird. Ökologen und Evolutionsbiologen benötigen grundlegende Kenntnisse der jeweils anderen Disziplin, um die entscheidenden Muster und Prozesse zu verstehen.

2.1 Evolution durch natürliche Selektion

Die Erde ist von vielen verschiedenen Organismenformen bewohnt, die weder nach dem Zufallsprinzip noch gleichmäßig über die Erdoberfläche verteilt sind. Jedes im Rahmen einer Bestandserhebung untersuchte Gebiet enthält nur einen kleinen Teil der auf der Erde vorkommenden Artenvielfalt. Warum gibt es eine solche Vielfalt von Organismen?

Warum sind viele davon in ihrer Verbreitung so eingeschränkt? Um diese ökologischen Fragen beantworten zu können, müssen wir die Prozesse der Evolution verstehen, die zu dem heutigen Muster der Diversität und Verbreitung geführt haben.

➤ **Alle Arten sind so sehr spezialisiert, dass sie fast nirgendwo vorkommen können**

Bis vor gar nicht allzu langer Zeit galt das Hauptinteresse an der biologischen Vielfalt von Organismen ihrer Nutzung (z.B. der Verwendung von produzierten Stoffen als Arzneimittel), ihrer Zurschaustellung in Zoos und botanischen Gärten oder ihrer Katalogisierung in Museen (► **Exkurs 2.1**). Solange wir jedoch nicht verstehen, wie sich diese Diversität entwickelt oder welchen Einfluss sie auf das Funktionieren natürlicher Abläufe hat, ähneln solche Kataloge mehr Briefmarkensammlungen als echter Wissenschaft. Charles Darwin und Alfred Russell Wallace lieferten den Ökologen im 19. Jahrhundert die erforderliche wissenschaftliche Grundlage für dieses Verständnis.

Exkurs 2.1 Historische Meilensteine

Eine kurze Geschichte der Erforschung der Diversität

Sich der Diversität lebender Organismen bewusst zu sein und zu wissen, welcher wo lebt, gehört zu den Erkenntnissen, die die menschliche Spezies erwirbt und an spätere Generationen weitergibt. Jäger und Sammler benötigten (und brauchen auch heute noch) detaillierte Kenntnisse über die Biologie der Pflanzen und Tiere ihrer unmittelbaren Umgebung, wenn sie sich erfolgreich Nahrung beschaffen und gleichzeitig den Gefahren entgehen möchten, vergiftet oder selbst gefressen zu werden. Vor mehr als 4000 Jahren stellte der chinesische Kaiser Shennong das vielleicht erste schriftlich verfasste „Kräuterbuch“ über nützliche Pflanzen zusammen; und vor rund 2000 Jahren beschrieb der griechische Arzt Dioskorides 500 Arten medizinisch nützlicher Pflanzen und illustrierte viele davon

in seinem Werk *De materia medica*, das die folgenden 1500 Jahre in Gebrauch blieb. Sammlungen lebender Exemplare in Zoos und botanischen Gärten haben ebenfalls eine lange Tradition und reichen sicherlich zurück in das Griechenland vor 3000 Jahren. Im 17. Jahrhundert entwickelte sich dann im Westen das Bedürfnis, die Vielfalt der Natur zu sammeln, sodass einzelne Menschen sogar ihren Lebensunterhalt damit verdienen konnten, interessante Exemplare für die Sammlungen anderer Leute zu finden. So verbrachten beispielsweise John Tradescant senior (verstorben 1638) und John Tradescant junior (1608–1662) fast ihr gesamtes Leben damit, in anderen Ländern Pflanzen für die Gärten des britischen Adels zusammenzutragen. Der Vater besuchte 1618 als erster englischer Botaniker Russland und brachte von

dort zahlreiche lebende Pflanzen mit. Sein Sohn unternahm drei Reisen in die amerikanischen Kolonien, um dort Arten zu sammeln. Wohlhabende Leute bauten sich riesige Sammlungen in persönlichen Museen auf und reisten selbst bzw. schickten Reisende in neu entdeckte und kolonisierte Gebiete, um dort nach Neuheiten zu suchen. Naturforscher und Künstler (oft in einer Person) wurden ausgesandt, die großen Forschungsreisen zu begleiten. Sie sollten Bericht erstatten und von der Vielfalt an Organismen und Artefakten, die sie vorgefunden hatten, tote oder lebende Exemplare mit nach Hause bringen. Die Taxonomie – die Benennung der verschiedenen Formen von Organismen – und die Systematik – ihre Ordnung und Klassifizierung – entstanden und blühten.

Als die großen nationalen Museen gegründet wurden (das British Museum in London 1759, das Smithsonian in Washington 1846), bestanden ihre Exponate überwiegend aus Geschenken von privaten Sammlungen. Wie bei Zoos und botanischen Gärten lag die Hauptaufgabe der Museen darin, die Vielfalt der Natur öffentlich auszustellen, insbesondere Neues, Ungewöhnliches und Seltenes.

Es bestand kein Bedarf, die Vielfalt zu erklären – dafür genügte die biblische Darstellung der Schöpfungsgeschichte in sieben Tagen. Dennoch wurde gegen Ende des 18. Jahrhunderts erstmals die Vorstellung diskutiert, dass die Vielfalt der Natur im Laufe der Zeit durch fortschreitende Auseinanderentwicklung bereits existierender Organismen evolviert sei. Im Jahr 1844 veröffentlichte dann

der schottische Autor und Literat Robert Chambers sein Werk *Vestiges of the natural history of creation* – zu jener Zeit allerdings anonym: eine allgemeinverständliche Darstellung der Idee, dass Tierarten von anderen Tierarten abstammen. Dies ebnete den Weg für eine breitere Akzeptanz von Darwins 15 Jahre später publiziertem Werk *On the origin of species*.

➤ Darwin und Wallace waren beide Ökologen

Darwin und Wallace (▣ Abb. 2.1) kamen beide mit der Vielfalt der ursprünglichen Natur in Kontakt und waren praktisch Ökologen – gleichwohl ihre wegweisenden Werke entstanden, bevor dieser Begriff geprägt wurde. Darwin umsegelte fünf Jahre lang (1831–1836) als Naturforscher auf der H. M. S. Beagle die Welt. Dabei begegnete er zahlreichen unterschiedlichen Lebensräumen, erkundete diese, machte Aufzeichnungen und sammelte Belege. Nach und nach erwuchs in ihm die Ansicht, dass die Vielfalt der Natur das Resultat eines Evolutionsprozesses war, bei dem die natürliche Selektion (Zuchtwahl) einige Varianten innerhalb von Arten im „Kampf ums Dasein“ begünstigte. Diese Grundidee entwickelte er in den folgenden 20 Jahren durch detaillierte Studien und einen umfangreichen Schriftwechsel mit seinen Freunden weiter und stellte all die Belege sorgfältig zusammen, da er ein großes Werk zur Publikation vorbereitete. Allerdings hatte er es nicht eilig mit der Veröffentlichung.

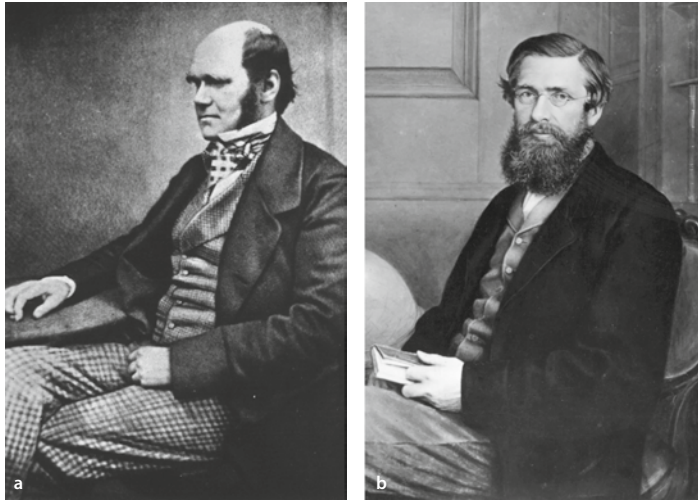
Im Jahr 1858 verfasste Wallace, der Darwins Tagebuch der Reise mit der Beagle gelesen hatte, ein Schreiben an Darwin und legte darin eine in allen wesentlichen Punkten gleichlautende Theorie der Evolution dar. Als Naturforscher war Wallace passionierter Laie. Von 1847–1852 erforschte und besammelte er zusammen mit seinem Freund H. W. Bates die Flussgebiete von Amazonas und Rio Negro und unternahm von 1854–1862 eine ausgedehnte Expedition in den Malaiischen Archipel. Er erinnerte sich, wie er 1858 in seinem Bett lag, „auf dem Höhepunkt eines Malariaanfalls, als mir plötzlich die Idee [der natürlichen Selektion] kam. Ich durchdachte noch

einmal alles, bis der Anfall vorüber war, und ... habe, glaube ich, die erste Fassung noch am nächsten Tag fertiggestellt“.

Heutzutage würde die Konkurrenz um Ruhm und finanzielle Unterstützung zweifellos zu einem erbitterten Streit um die Urheberschaft führen – wer hatte die Idee als Erster? Stattdessen wurden damals die Grundzüge der Ideen von Darwin und Wallace auf einer Tagung der Linnean Society of London (wo heute noch Porträts der beiden hängen) gemeinsam vorgestellt – ein herausragendes Beispiel für Selbstlosigkeit in der Wissenschaft. Daraufhin stellte Darwin eilig sein Werk *On the origin of species* fertig und veröffentlichte es 1859. Es kann als erstes großes Lehrbuch der Ökologie gelten. Angehende Ökologen täten gut daran, zumindest das dritte Kapitel daraus zu lesen.

➤ Der Einfluss von Malthus' Abhandlung auf Darwin und Wallace

Sowohl Darwin als auch Wallace hatten das von Thomas Malthus 1798 veröffentlichte Werk *An essay on the principle of population* gelesen. Malthus' Abhandlung befasste sich mit dem Wachstum der menschlichen Bevölkerung, die bei unkontrolliertem weiterem Anwachsen leicht zu einer Übervölkerung des Planeten führen könnte. Er erkannte jedoch, dass die begrenzten Ressourcen ebenso wie Krankheiten, Kriege und andere Katastrophen das Bevölkerungswachstum verlangsamen – dass nur ein geringer Anteil der Nachkommen wirklich überlebt. Als erfahrene Feldforscher erkannten Darwin und Wallace, dass sich die Argumente von Malthus gleichermaßen auf das gesamte Pflanzen- und Tierreich anwenden ließen.



■ **Abb. 2.1** Fotografien von Charles Darwin (a) (© National Library of Medicine/NIH) und Alfred Russel Wallace (b) (© Hulton Archice/Getty Images)

Darwin fiel die enorme Fruchtbarkeit einiger Arten auf – ein einziges Individuum der Nacktkiemerschnecke *Doris* kann 600.000 Eier produzieren, der parasitische Spulwurm *Ascaris* sogar 64 Mio. Eier. Er bemerkte aber ebenso: „Jedes Wesen ... muss während einer Periode seines Lebens oder zu einer gewissen Jahreszeit oder gelegentlich einmal in einem Jahre eine Zerstörung erfahren, sonst würde seine Zahl zufolge der geometrischen Zunahme rasch zu so ausserordentlicher Grösse anwachsen, dass kein Land das Erzeugte zu ernähren im Stande wäre.“ Und er überprüfte seine Ideen: Darwin zählte auf einem gut 0,5 m² (2 × 3 Fuß) großen Stück kultivierten Landes alle aufgegangenen Keimlinge – eines der ersten Beispiele für Populationsökologie. „Von 357 wurden nicht weniger als 295 hauptsächlich durch Schnecken und Insekten zerstört.“ Weiterhin betonten Darwin und Wallace, dass die meisten Individuen sterben, bevor sie sich fortpflanzen können, und damit nichts zu künftigen Generationen beitragen. Beide übersahen jedoch eine wichtige Tatsache, nämlich dass die in einer Population überlebenden Individuen durchaus eine unterschiedliche Zahl von Nachkommen hinterlassen.

➤ Grundlegende Wahrheiten der Evolutionstheorie

Die Theorie der **Evolution durch natürliche Selektion** (engl. *evolution by natural selection*), die wir Darwin und Wallace verdanken, beruht auf einer Reihe nachgewiesener Tatsachen:

- Die Individuen, die eine Population einer Art bilden, sind nicht identisch.
- Zum Teil ist die Variabilität unter den Individuen erblich – das heißt, sie hat eine genetische Grundlage und kann daher an die Nachkommen weitergegeben werden.
- Alle Populationen könnten potenziell mit einer Rate anwachsen, die zu einer Übervölkerung des Lebensraums führen könnte. In Wirklichkeit sterben aber die meisten Individuen, bevor sie sich fortpflanzen, und die meisten (gewöhnlich alle) erreichen nicht die maximale Fortpflanzungsrate. Daher sind die Individuen einer Population in jeder Generation nur eine Teilmenge dessen, was die vorhergehende Generation hätte hervorbringen können.
- Verschiedene Vorfahren hinterlassen eine unterschiedliche Zahl von Nachkommen (damit sind wirklich Nachfahren gemeint, nicht nur der eigene Nachwuchs): Sie tragen also nicht alle in gleichem Umfang zu künftigen Generationen bei. Daher haben diejenigen mit dem größten Beitrag auch den größten Einfluss auf die erblichen Merkmale nachfolgender Generationen.

Unter **Evolution** versteht man den Wandel der erblichen Merkmale einer Population oder Art im Laufe der Zeit. Angesichts der vier zuvor genannten Tatsachen werden sich die erblichen Eigenschaften, die eine Population definieren, unweigerlich ändern. Evolution ist unvermeidlich.

➤ **Survival of the fittest?**

Welche Individuen aber sind es, die einen unverhältnismäßig großen Beitrag zu nachfolgenden Generationen leisten und somit die Richtung der Evolution bestimmen? Die Antwort lautet: Diejenigen, die am besten in der Lage waren, die Risiken und Gefahren der Umgebung, in der sie geboren wurden und aufwuchsen, zu überleben, und diejenigen der Überlebenden, die sich am erfolgreichsten fortpflanzen konnten. Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt – der Stoff der Ökologie – spielen somit eine zentrale Rolle beim Evolutionsprozess durch natürliche Selektion.

Der Philosoph Herbert Spencer beschrieb diesen Prozess als *survival of the fittest* („Überleben des am besten Angepassten“) – ein Ausdruck der – bedauerlicherweise – in die Umgangssprache Eingang gefunden hat. Wir wissen allerdings nun, dass das Überleben nur ein Teil der Geschichte ist; die unterschiedliche Fortpflanzung ist häufig ebenso wichtig. Was aber noch bedenklicher ist: Selbst wenn wir uns auf das Überleben beschränken, bringt uns dieser Ausdruck nicht weiter. Welches sind die am besten Angepassten? – Jene, die überleben. Und wer überlebt? – Die am besten Angepassten. Dennoch wird der Begriff „Fitness“ (oder biologische Fitness) häufig dazu verwendet, den Erfolg von Individuen im Prozess der natürlichen Selektion zu beschreiben. Ein bestimmtes Individuum wird in einigen Lebensräumen besser überleben, sich häufiger fortpflanzen und mehr Nachkommen hinterlassen – es wird fitter sein – als in anderen. In einem bestimmten Lebensraum werden einige Individuen fitter sein als andere.

➤ **Natürliche Selektion wirkt nicht zielgerichtet in die Zukunft**

Die Leistungen der Pflanzen- und Tierzucht übten einen großen Einfluss auf Darwin aus – beispielsweise die Vielfalt an Tauben-, Hunde- und

Nutztierrassen, die durch die gezielte Auswahl von Elternindividuen mit besonders auffälligen Merkmalen ganz bewusst gezüchtet wurden. Seiner und Wallace' Ansicht nach passiert in der Natur genau dasselbe: Es werden diejenigen Individuen selektiert, die aus den sich exzessiv vermehrenden Populationen überleben – daher auch der Ausdruck „natürliche Selektion“ bzw. „natürliche Zuchtwahl“. Aber auch dieser Begriff kann den falschen Eindruck vermitteln. Es besteht nämlich ein großer Unterschied zwischen der Selektion durch den Menschen und der natürlichen Selektion. Der Mensch setzt sich bei seiner Auslese ein Ziel für die Zukunft – etwa ein Getreide mit höherem Ertrag zu züchten, einen hübscheren Schoßhund oder eine Kuh, die mehr Milch produziert. Die Natur hat aber kein Ziel. Evolution erfolgt, weil einige Individuen in der Vergangenheit Tod und Zerstörung überlebt und sich erfolgreicher fortgepflanzt haben, und nicht, weil sie auf irgendeine Weise als Verbesserungen für die Zukunft ausgewählt oder selektiert wurden.

Man könnte also sagen, die Umweltbedingungen in der Vergangenheit haben bei den Individuen bestimmte Merkmale selektiert, die wir in den heutigen Populationen sehen. Diese Merkmale sind aber nur deshalb an die heutigen Lebensräume angepasst, weil Lebensräume tendenziell unverändert bleiben oder sich zumindest nur sehr langsam verändern. Später in diesem Kapitel werden wir sehen, dass bei rascheren Veränderungen der Lebensräume – wie es häufig durch den Einfluss des Menschen der Fall ist – Organismen von den Erfahrungen ihrer Vorfahren eine gewisse Zeit „im Stich gelassen“ werden.

2.2 Evolution innerhalb von Arten

➤ **Um die Evolution von Arten zu verstehen, müssen wir zunächst die Evolution innerhalb von Arten verstehen**

Die Natur besteht nicht aus einem Kontinuum von Organismen, die allmählich ineinander übergehen. Wir erkennen Grenzen zwischen verschiedenen Formen von Organismen. Das von dem Schweden Carl von Linné (Carl Linnaeus) 1758 erdachte Ordnungssystem zur Benennung verschiedener Formen gehört zu den bahnbrechenden Leistungen der

2 Biologie. Seine Genialität zeigte sich unter anderem darin, dass er erkannte, dass sowohl Pflanzen als auch Tiere Merkmale aufweisen, die nicht einfach durch die unmittelbare Umwelt der Organismen modifiziert werden, und dass genau diese konservierten Merkmale es erlauben, die Organismen zu klassifizieren. Bei Blütenpflanzen ist beispielsweise die Form der Blüten besonders wenig veränderlich. Trotzdem finden wir innerhalb dessen, was wir als eine Art erkennen, oft eine erhebliche Variabilität, und ein Teil davon ist erblich. Genau diese innerartliche Variabilität ist es letztendlich, die sich Pflanzen- und Tierzüchter zunutze machen. In der Natur ist ein Teil dieser intraspezifischen Variabilität deutlich mit der Variabilität der Umwelt korreliert und stellt eine lokale Spezialisierung dar.

Darwin nannte sein Buch *On the origin of species by means of natural selection* (*Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl*), aber die natürliche Selektion bewirkt weitaus mehr, als nur neue Arten hervorzubringen. Natürliche Selektion und Evolution erfolgen auch *innerhalb* von Arten, und wir wissen inzwischen, dass wir diese Prozesse im Rahmen unserer Lebensspanne in Aktion untersuchen können. Überdies müssen wir erforschen, wie Evolution innerhalb von Arten stattfindet, wenn wir die Entstehung neuer Arten verstehen möchten.

Geografische Variationen innerhalb von Arten

➤ Die Merkmale einer Art können innerhalb ihres geografischen Verbreitungsgebiets variieren

Da die Lebensräume für eine Art in verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebiets ebenfalls unterschiedlich sind (zumindest in gewissem Umfang), wäre zu erwarten, dass die natürliche Selektion an verschiedenen Orten jeweils andere Varianten der Art begünstigt hat. Die Merkmale von Populationen divergieren aber nur dann voneinander, wenn erstens genügend erbliche Variabilität vorliegt, auf die die Selektion einwirken kann, und wenn zweitens die Kräfte der Selektion, welche eine Auseinanderentwicklung begünstigen, stark genug sind, der Vermischung und Hybridisierung von Individuen

aus verschiedenen Gebieten entgegenzuwirken. Zwei Populationen werden sich nicht vollständig auseinanderentwickeln, sofern ihre Mitglieder (oder, im Falle von Pflanzen, ihre Pollen) ständig zwischen ihnen hin und herwandern, sich paaren und dabei ihre Gene vermischen.

Die Kreuzblütlerart *Boecheira* (*Arabis*) *fecunda* ist ein seltenes, perennierendes Kraut, das nur auf kalkhaltigen Böden im Westen des US-Bundesstaats Montana wächst. Die Art ist so selten, dass lediglich 19 Populationen existieren, die sich auf zwei Gruppen im Abstand von rund 100 km aufteilen, eine wächst im Hochland, die andere im Tiefland. Ob hier eine lokale Anpassung vorliegt, ist von praktischer Bedeutung: Vier der Populationen aus dem Tiefland sind durch die Ausbreitung urbaner Siedlungen bedroht; daher könnte es sein, dass von woanders her Exemplare angesiedelt werden müssen, um den Bestand zu erhalten. Die Standorte im Tiefland neigen jedoch eher zur Austrocknung – sowohl die Luft als auch der Boden waren hier wärmer und trockener. Bei einer zu ausgeprägten lokalen Anpassung könnte daher eine Wiederansiedlung scheitern. Die Pflanzen in ihren jeweiligen Habitaten zu beobachten und auf Unterschiede zu untersuchen, würde uns keine Information darüber liefern, ob eine lokale Anpassung im evolutionären Sinn vorliegt. Die Unterschiede könnten auch ganz einfach das Resultat unmittelbarer Reaktionen von im Wesentlichen gleichen Pflanzen auf gegensätzliche Umweltbedingungen sein. Deshalb pflanzte man Pflanzen aus höheren und tieferen Lagen zusammen in einem „Gemeinschaftsgarten“ (sog. Common-Garden-Experiment) an, um so jegliche Einflüsse der unterschiedlichen unmittelbaren Umgebungen zu eliminieren. Die Pflanzen aus den tiefen Lagen erwiesen sich in dem Versuchsgarten tatsächlich als signifikant toleranter gegenüber Trockenheit (■ Abb. 2.2). Sie zeigten eine signifikant höhere Effizienz der Wassernutzung: Ihr Wasserverlust über die Blätter war im Vergleich zur Rate der Kohlendioxidaufnahme geringer.

➤ Countergradient variation bei Fröschen in Skandinavien

Eine zweite Studie, ebenfalls mit einem Common-Garden-Experiment, veranschaulicht das bedeutende Phänomen der **countergradient variation**.

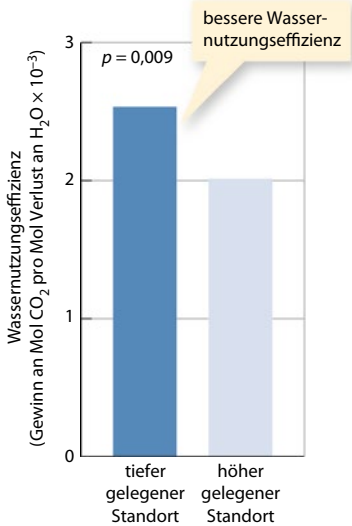
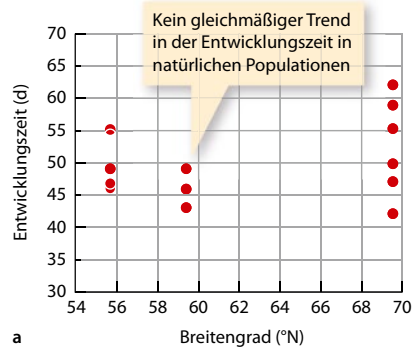
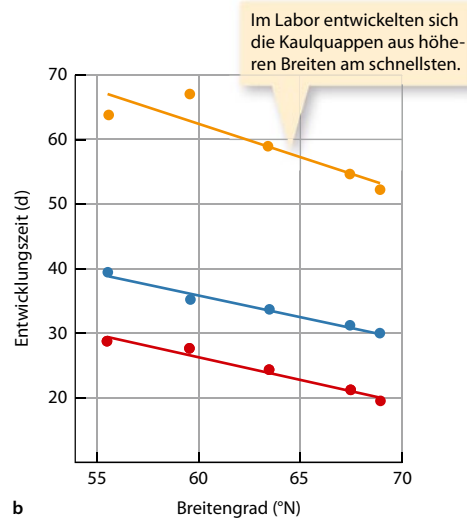


Abb. 2.2 Als man Pflanzen der seltenen Art *Boechea* (*Arabis fecunda*) aus tieferen (oft Trockenheit ausgesetzten) Lagen und von höher gelegenen Standorten gemeinsam in einem Versuchsgarten anpflanzte, wurde die lokale Anpassung offensichtlich: Die Pflanzen aus den tieferen Lagen zeigten eine signifikant höhere Effizienz der Wassernutzung (nach McKay et al. 2001)

Bei der *countergradient variation* ist phänotypische Expression von Merkmalen bei Individuen unterschiedlicher Populationen trotz verschiedener Umweltbedingungen relativ ähnlich, wodurch phänotypische Unterschiede von Populationen verringert werden. Sie ist zu erwarten, wenn eine stabilisierende Selektion trotz unterschiedlicher Umweltbedingungen ähnliche Phänotypen begünstigt, und zeigt sich häufig als Adaptation an längen- oder breitengradabhängige Gradienten wie Temperaturgradienten oder die Länge von Wachstums- und Fortpflanzungsperiode. Wie sich im Rahmen einer Untersuchung an Grasfröschen (*Rana temporaria*) von verschiedenen Stellen entlang eines über viele Breitengrade reichenden Gradienten in Schweden und Finnland ergab, zeigten die Frösche erhebliche Unterschiede in ihrer Entwicklungszeit (vom Zeitpunkt der vollständigen Absorption der Kiemen der Kaulquappe bis zum Erscheinen des ersten Vorderbeins), aber es ließ sich keine mit dem Breitengrad übereinstimmende Tendenz feststellen (Abb. 2.3a). Als man jedoch Kaulquappen von dieser und anderen Stellen entlang des Gradienten



a



b

Abb. 2.3 **a** An Grasfroschkaulquappen (*Rana temporaria*) von Teichen (einzelne Punkte) aus zwei Gebieten in Schweden (weiter südlich) und Finnland (weiter nördlich) zeigte sich eine unterschiedliche Entwicklungszeit, aber kein breitengradabhängiger Trend. **b** Als man jedoch Kaulquappen aus diesen Gebieten und aus mittleren Breiten in Schweden gemeinsam im Labor aufzog, entwickelten sich die aus den höchsten Breiten stets am schnellsten, unabhängig von der Temperatur (orangefarbene Punkte: Aufzucht bei 14 °C; blaue Punkte: Aufzucht bei 18 °C; rote Punkte: Aufzucht bei 22 °C; [breitengradabhängiger] Populationseffekt: $F = 208,7$, $p < 0,001$) (nach Laugen et al. 2003)

in der gleichen Umgebung bei unterschiedlichen Temperaturen aufzog, trat ein eindeutiger, gleichmäßiger Trend zutage: Frösche aus höheren Breiten entwickelten sich signifikant schneller (Abb. 2.3b). Mit anderen Worten, es lag tatsächlich eine lokale Anpassung vor. Frösche, die ständig den kältesten Temperaturen (in höheren Breiten) ausgesetzt

waren, zeichneten sich zur Kompensation durch eine beschleunigte Entwicklung aus – daher spricht man von *countergradient variation*. In der Natur ließ sich dies unmöglich beobachten, resultierte letztendlich aber darin, dass die Entwicklungszeiten in allen Breiten ähnlich waren.

➤ Variabilität über sehr geringe Entfernungen

Eine Differenzierung in viel kleinerem räumlichen Maßstab konnte bei der Evolution einer Toleranz gegenüber Zink in ansonsten toxischen Konzentrationen beim Gewöhnlichen Ruchgras (*Anthoxanthum odoratum*) festgestellt werden, und zwar in einem 90 m breiten Transsekt an der Grenze zwischen ehemals bergbaulich genutzten und Weidböden an der früheren Zink- und Bleimine von Trellogan in Wales. Die Forschungsarbeiten begannen in den 1960er-Jahren. Man verwendete dazu Pflanzen von verschiedenen Standorten entlang des Transsekts und versetzte sie in einen Common Garden. Nach fast zweijähriger Wuchszeit wurden sie untersucht. Am verblüffendsten war die Zunahme der Toleranz über eine Entfernung von nur 3 m am Übergang von der Weide zu den bergbaulichen Böden (▣ Abb. 2.4a) – Zeugnis für die Wirkung der Selektionskräfte, die die Entwicklung einer Toleranz bei den Pflanzen auf kontaminierten Böden begünstigen. Wie bereits angemerkt, kann eine solche Evolution allerdings nur erfolgt sein, wenn dieser eine Hybridisierung von Pflanzen von beiden Seiten der Übergangszone nicht entgegenwirken konnte. **Hybridisierung** bedeutet, dass genetisches Material zwischen den betreffenden Pflanzen ausgetauscht werden muss, was wiederum voraussetzt, dass diese Pflanzen zur gleichen Zeit blühen. Nur so können Nachkommen produziert werden, die Merkmale beider Elternteile aufweisen. Im vorliegenden Fall gab es jedoch eine fast perfekte Parallele zwischen der Blütezeit und dem Muster der Toleranz, und eben dieses Muster blieb über 40 Jahre lang, seit der ersten Untersuchung des Standortes, erhalten (▣ Abb. 2.4b). Auf den kontaminierten Minenböden wachsende Pflanzen blühten später als jene auf dem Weideland. Selbst als man die Pflanzen gründlich durchmischte (und nicht wie entlang des Transsekts in einer Reihe positionierte), fanden Verpaarungen zwischen toleranten und nicht toleranten Pflanzen mit mehr als

40 % geringerer Wahrscheinlichkeit statt, als bei einem synchronen Blühen der Fall gewesen wäre. Das ist natürlich keine vollständige reproduktive Isolation, reicht aber aus, dass sich die vererbte Variabilität in der Zinktoleranz innerhalb dieser Art etablierte und über erstaunlich kurze Entfernungen aufrechterhalten blieb.

Andererseits wäre es falsch, davon auszugehen, dass eine lokale Selektion stets eine Hybridisierung ausschließt – also, dass es von allen Arten geografisch unterschiedliche Varianten auf genetischer Basis gibt. Beispielsweise wurde im Rahmen einer Studie an dem annuellen Hülsenfrüchtler (Fam. Fabaceae) *Chamaecrista fasciculata* aus gestörten Lebensräumen in den zentralen Great Plains von Nordamerika ebenfalls ein Common-Garden-Experiment durchgeführt. Dazu pflanzte man Pflanzen vom Heimatstandort zusammen mit anderen aus Entfernungen von 0,1, 1, 10, 100, 1000 und 2000 km gemeinsam in einem Versuchsgarten an. Fünf Eigenschaften der Pflanzen wurden ermittelt: Keimung, Überleben, vegetative Biomasse, Fruchtbildung und die Zahl der Früchte. Für alle Merkmale ergaben sich bei sämtlichen Wiederholungsversuchen kaum oder gar keine Hinweise auf eine Differenzierung – mit Ausnahme der Pflanzen, deren Heimatstandort am weitesten vom Common Garden entfernt lag (▣ Abb. 2.5). Es gibt also eine lokale Anpassung – aber sie ist eindeutig nicht so stark ausgeprägt.

➤ Durch reziproke Transplantation lässt sich die Anpassung von Organismen an ihre Umwelt überprüfen – zum Beispiel an Seeanemonen, die in das Habitat der jeweils anderen Kolonie umgesetzt wurden

Durch **reziproke Transplantationsexperimente** (engl. *reciprocal transplant experiment*) lässt sich ebenfalls überprüfen, ob sich Organismen durch Evolution an die Bedingungen in ihrer lokalen Umgebung angepasst haben. Dabei wird verglichen, wie sie an ihrem Heimatstandort (d.h. in ihrem ursprünglichen Lebensraum) und an einem weiter davon entfernten Standort (z.B. im Lebensraum anderer) gedeihen.

Lokale Spezialisierungen von Tieren durch Umsiedlung in ein jeweils anderes Habitat festzustellen, kann schwierig sein: Die meisten Arten

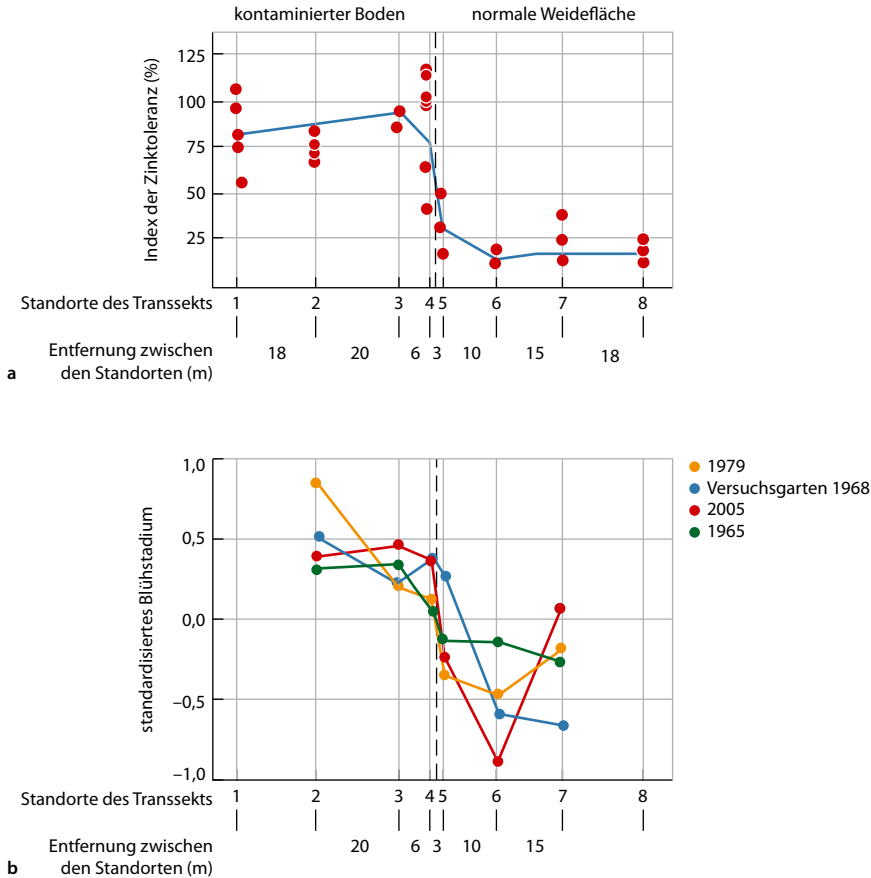


Abb. 2.4 **a** Zinktoleranz bei *Anthoxanthum odoratum* von verschiedenen Stellen entlang eines Transsekts an der ehemaligen Zink-Blei-Mine von Trelogan (Wales), ermittelt durch Anpflanzung in einem Common-Garden-Experiment. Die Punkte stehen für Mittelwerte der replizierten Messungen an den ursprünglich versetzten Pflanzen. Die Linien verbinden die Mittelwerte dieser Mittelwerte. Gemessen wurde die Toleranz als mittlere Wurzellänge in einem Boden mit zugesetzten Zink als Prozentsatz der Wurzellänge auf einer zinkfreien Kontrollfläche (nach McNeilly et al. 1970). **b** Standortspezifisches mittleres Blühstadium entlang der Mitte des Transsekts (Standorte 2–7), ermittelt 2005 und verglichen mit früher erhobenen Daten von diesen Standorten aus dem Jahr 1965, mit Daten aus einem Common-Garden-Experiment von 1966 (siehe a) und ebenfalls aus dem Freiland von 1979. Das Blühstadium ist angegeben als Abweichung vom mittleren Blühstadium, ermittelt jeweils über den gesamten Transsekt, in einer Skala von 1–5, wobei eine Differenz von 1 ungefähr sieben bis acht Tagen Unterschied in der Blütezeit entspricht (nach Antonovics 2006)

bleiben dort einfach nicht, wenn ihnen das Habitat nicht zusagt. Unter den Wirbellosen gibt es jedoch einige sesshafte Formen wie Korallen und Seeanemonen, die sich zum Teil von ihrer Unterlage ablösen und anderswo wieder ansiedeln lassen. Die Seeanemone *Actinia tenebrosa* lebt in Gezeitentümpeln und auf großen Steinen entlang der Küste von New South Wales, Australien. Mit dieser Art wurde an den beiden Orten Cape Banks und Bass Point ein reziprokes Transplantationsexperiment

durchgeführt. Dabei setzte man Seeanemonen reziprok zwischen den Habitaten Tümpel und Stein um. An beiden Stellen wurden sämtliche Seeanemonen entnommen – zwischen 50 und 85 Individuen – und diese dann alle gemeinsam nach dem Zufallsprinzip in eines der anderen Habitate des jeweiligen Standortes umgesetzt. Folglich gab es nun an beiden Orten Steinhabitate mit Gezeitentümpelanemonen, Steinhabitate mit (umgesetzten) Steinanemonen, Gezeitentümpel mit Steinanemonen und Gezeitentümpel

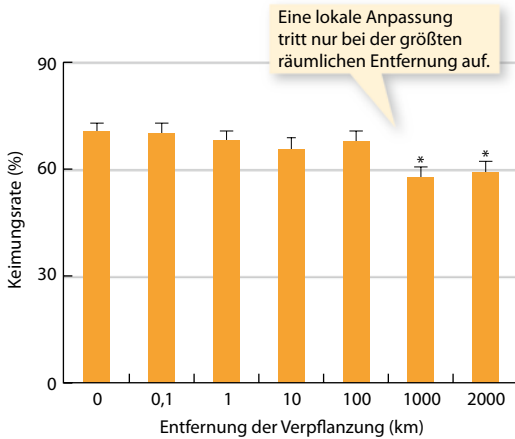


Abb. 2.5 Prozentuale Keimung lokaler (Entfernung der Verpflanzung = 0) und aus weiterer Entfernung verpflanzter Populationen von *Chamaecrista fasciculata* in einem Versuchsgarten. Überprüft werden sollte damit die lokale Anpassung entlang eines Transsektiv im US-Bundesstaat Kansas. Die Daten für 1995 und 1996 wurden zusammengefasst, weil sie nicht signifikant voneinander abwichen. Populationen, die sich von der örtlichen (Heimat-) Population mit $p < 0,05$ unterscheiden, sind mit Sternchen (*) gekennzeichnet (nach Galloway und Fenster 2000)

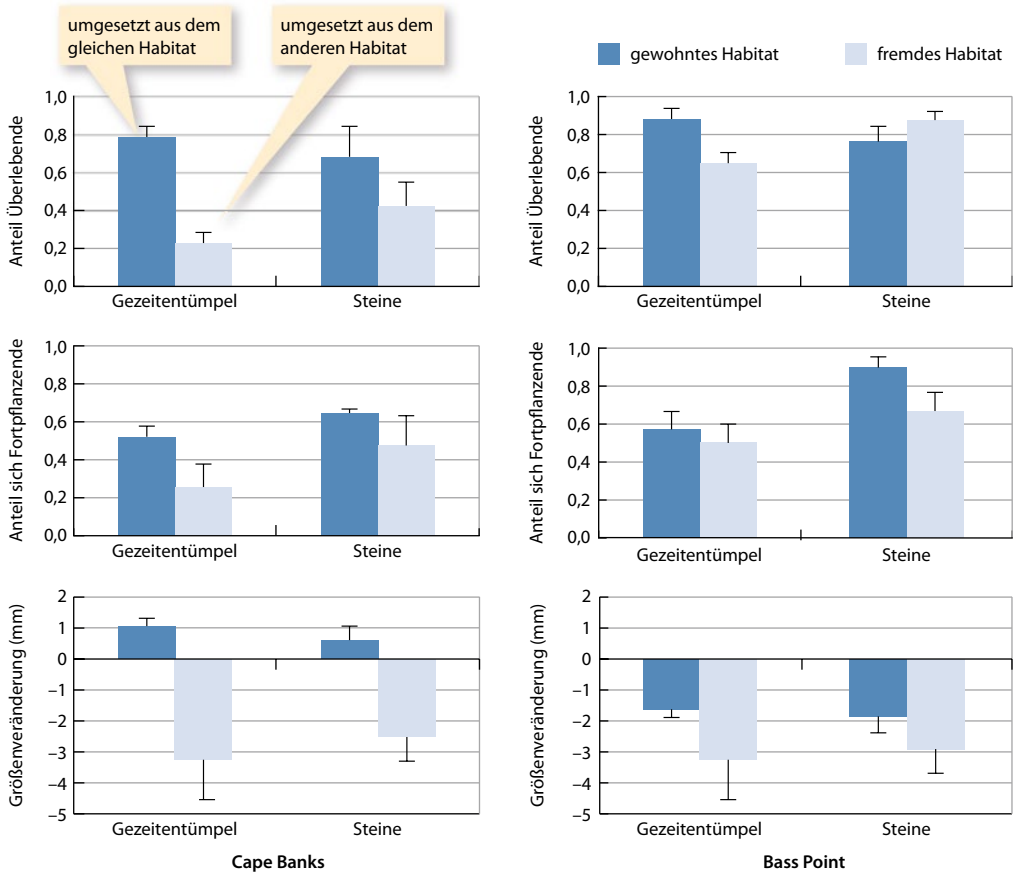
mit (umgesetzten) Gezeitentümpelanemonen. Dieser Versuchsansatz ist ganz entscheidend: Erst wenn man Tiere nicht nur in ein ganz anderes, sondern auch in ein anderes gleichartiges Habitat umsetzt, kann man letztendlich die Auswirkungen lokaler Anpassung von jeglichen Auswirkungen der Umsetzung an sich unterscheiden. Die umgesetzten Individuen wurden dann in ihren neuen Habitaten zwei Jahre lang überwacht. Zur Überprüfung ihrer Fitness wurde eine Reihe von Messungen durchgeführt: Ermittelt wurden der Prozentsatz der Überlebenden, der Anteil, der sich fortpflanzte, sowie das Wachstum (die Größenveränderung) der überlebenden Tiere (Abb. 2.6). In fast allen Fällen – und in sämtlichen statistisch signifikanten Fällen – zeigten sich lokale Anpassungen: Die Individuen gediehen besser in ihrem angestammten als in dem alternativen Habitat. Sie hatten dort bessere Überlebenschancen, brachten eher eigene Nachkommen hervor und sie wuchsen stärker (oder schrumpften zumindest weniger).

➤ Bei reziproker Transplantation zeigt sich oft – aber nicht immer – eine Anpassung

Erneut sollte man sich allerdings unbedingt gegenwärtig: Reziproke Transplantationsexperimente werden zwar gewöhnlich durchgeführt, um lokale Anpassungen festzustellen, aber dass sich solche lokalen Anpassungen dadurch bestätigen lassen, ist gewiss nicht die Regel. Dies veranschaulicht eine Übersicht über Untersuchungen mit reziproken Transplantationsexperimenten, die bis zum Jahr 2005 durchgeführt wurden (Hereford 2009). Die Studie beschränkte sich auf Untersuchungen, die in natürlicher Umgebung im Freiland erfolgten und bei denen die Fitness direkt gemessen wurde: durch Auswirkungen auf das Überleben und/oder die Fruchtbarkeit. Sie umfasste insgesamt 74 Untersuchungen, 50 davon an Pflanzen, 21 an Tieren und drei an Pilzen bzw. Protisten. Dadurch ergaben sich 360 Fälle, in denen man nach reziproker lokaler Anpassung suchen konnte (weil häufig mehrere Messwerte für Überleben und Fruchtbarkeit erhoben und einige Populationen zweimal untersucht wurden). Von diesen konnten aber nur etwa die Hälfte das Muster lokaler Anpassung bestätigen und die Effektstärke war nicht immer groß (Abb. 2.7). In fast ebenso vielen Fällen erwies sich eine der Populationen einfach als fitter als die andere, und zwar sowohl in ihrem gewohnten als auch im fremden Habitat. Reziproke Transplantationsexperimente stellen eine gute Möglichkeit dar, lokale Anpassungen festzustellen. Das sollte uns allerdings nicht zu der Folgerung verleiten, alle Populationen seien perfekt an ihre lokalen Umgebungen angepasst. Ein Mangel an genetischer Variabilität, auf welche die natürliche Selektion einwirken kann, die Kräfte der Hybridisierung sowie Verzögerungen zwischen den Veränderungen der Umwelt und evolvierten, adaptiven Veränderungen der Population tragen alle ihren Teil dazu bei, dass dies keineswegs zwangsläufig der Fall ist.

➤ Natürliche Selektion durch Prädation – ein kontrollierter Freilandversuch zur Evolution bei Fischen

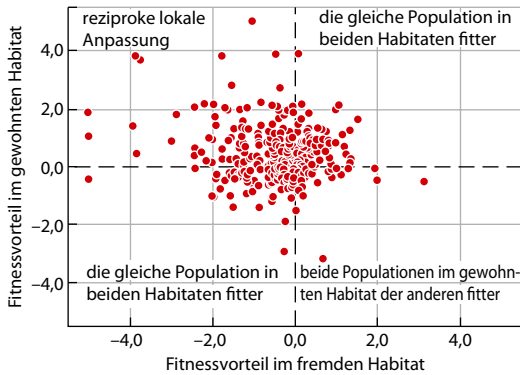
In vielen der bisherigen Beispiele konnten zwar geografische Varianten von Arten identifiziert werden, aber nicht die selektiven Kräfte, welche sie begünstigt haben. Für das folgende Beispiel trifft dies nicht zu. Hierbei geht es um den Guppy (*Poecilia reticulata*), einen kleinen Süßwasserfisch aus Trinidad. Auf dieser



■ **Abb. 2.6** Ein reziprokes Transplantationsexperiment mit der Seeanemone *Actinia tenebrosa* an den beiden Standorten Cape Banks und Bass Point in Australien. In allen Fällen wurden jeweils Tiere zwischen verschiedenen Habitaten (hellblaue Balken) – Gezeitentümpeln und Steinen – und zwischen gleichen Habitaten (dunkelblaue Balken) umgesetzt. Die Fehlerbalken stehen für $\pm$ SE. Für alle drei ermittelten Werte zur Fitness der Individuen erwiesen sich die Anemonen im gewohnten Habitat (dunkelblaue Balken) als signifikant fitter als die Artgenossen im Fremdhabitat (hellblaue Balken). Im Einzelnen: Prozentsatz der Überlebenden ($p = 0,032$, mit signifikanter Auswirkung des Ortes, aber ohne Einfluss des Habitats oder irgendwelcher Wechselwirkungen zwischen Habitat und Behandlung), Anteil derjenigen, die Nachkommen hervorbrachten ($p = 0,029$, ohne signifikante Auswirkungen des Ortes, des Habitats oder von Wechselwirkungen zwischen Habitat und Behandlung) und Größenveränderung ($p = 0,001$, mit signifikanter Auswirkung des Ortes, aber ohne Einfluss von Habitat oder Wechselwirkungen zwischen Habitat und Behandlung) (nach Sherman und Ayre 2008)

Insel sind zahlreiche Flüsse durch Wasserfälle unterteilt, welche die Fischpopulationen oberhalb und unterhalb der Fälle voneinander isolieren. In vielen dieser Gewässer leben Guppys, in tiefer gelegenen Flussregionen zusammen mit verschiedenen Raubfischarten, die in den höher gelegenen Flussbereichen nicht vorkommen. Die Populationen der Guppys in Trinidad unterscheiden sich untereinander in fast allen Merkmalen, die Biologen untersucht haben. Von

diesen Merkmalen variieren 47 quasi im Gleichschritt (man spricht von **Covarianz**) und mit der zunehmenden Bedrohung durch Räuber. Diese Korrelation legt nahe, dass die Guppypopulationen der natürlichen Selektion durch die Prädatoren unterlagen. Allerdings belegt die Tatsache, dass zwei Phänomene miteinander korreliert sind, nicht, dass das eine das andere bedingt. Nur durch kontrollierte Experimente lassen sich Ursache und Wirkung aufklären.



■ **Abb. 2.7** Zusammenfassung der Ergebnisse einer Übersichtsuntersuchung zu 74 reziproken Transplantationsexperimenten, deren Resultate bis 2005 publiziert wurden. Dabei ergaben sich 360 Schätzwerte für lokale Anpassungen. In 48 % der Fälle war eine reziproke lokale Anpassung zu verzeichnen, wenn beide Populationen in ihrem ursprünglichen Lebensraum eine höhere Fitness aufwiesen. Diese tauchen in dem Quadranten oben links auf. In 43 % der Fälle erwies sich eine Population in ihrem gewohnten Habitat wie auch in dem der anderen Population als fitter; diese erscheinen in den Quadranten oben links und unten rechts. Somit zeigten in nur 9 % der Fälle beide Populationen eine höhere Fitness im Habitat der anderen Population. Die Werte für die Fitness sind relativ zur mittleren Fitness an jedem Standort angegeben. Lokale Anpassungen waren also häufig, aber lagen nicht zwangsläufig vor (nach Hereford 2009)

Wann immer wir natürliche Selektion in Aktion beobachten, wird deutlich, dass dabei Kompromisse eingegangen werden. Zu jedem Selektionsdruck, der eine Veränderung begünstigt, gibt es eine gegenläufig wirkende, sich den Veränderungen widersetzt. Ein anschauliches Beispiel hierfür ist die Färbung männlicher Guppys. Wo Guppys nicht oder kaum von Raubfischen umgeben sind, sind die Männchen leuchtend mit farbigen Flecken in unterschiedlicher Zahl und Größe geschmückt (■ **Abb. 2.8**). Weibliche Guppys verpaaren sich am liebsten mit den farbenprächtigsten Männchen, aber weil diese auffälliger sind, fallen sie eher Räubern zum Opfer.

Das schafft optimale Voraussetzungen für einige aufschlussreiche Experimente zur Ökologie der Evolution. Dazu wurden Guppypopulationen in Versuchsteichen in einem Gewächshaus gehalten und unterschiedlich starker Prädation ausgesetzt. Wenn die Population unter starker Prädation litt, ging die



■ **Abb. 2.8** Männliche und weibliche Guppys (*Poecilia reticulata*). Zwei farbenprächtige Männchen werben um ein typisches, unscheinbar gefärbtes Weibchen (mit freundlicher Genehmigung von Anne Magurran)

Zahl der farbigen Flecken pro Guppy im Laufe der Generationen rasch drastisch zurück (■ **Abb. 2.9a**). Anschließend wurden in einem Feldexperiment 200 Guppys von einer Stelle weit flussabwärts im Aripo River, wo zahlreiche Raubfische lebten, entnommen und an einer höher gelegenen Stelle flussaufwärts, an der weder Guppys noch Räuber vorkamen, wieder ausgesetzt. Die umgesetzten Guppys gediehen gut in ihrer neuen Umgebung und schon innerhalb von nur zwei Jahren wiesen die Männchen mehr und größere Flecken in größerer Farbvariation auf als kurz nach der Umsiedlung (■ **Abb. 2.9b**). Die Tatsache, dass die Weibchen die farbenprächtigeren Männchen als Partner wählten, wirkte sich einschneidend auf die Auffälligkeit der Zeichnung ihrer Nachkommen aus – aber nur, weil hier keine Raubfische vorhanden waren, die für eine Umkehr der Selektionsrichtung hätten sorgen können.

Die Geschwindigkeit der evolutionären Veränderung war in diesem Freilandexperiment ebenso hoch wie in den künstlichen Selektionsversuchen im Labor. Es wurden sehr viel mehr Fische geboren, als letztendlich überlebten (in den 23 Monaten, in denen das Experiment durchgeführt wurde, traten nicht weniger als 14 Fischgenerationen auf), und die Population zeichnete sich durch eine erhebliche genetische Variabilität aus, auf welche die natürliche Selektion einwirken konnte.

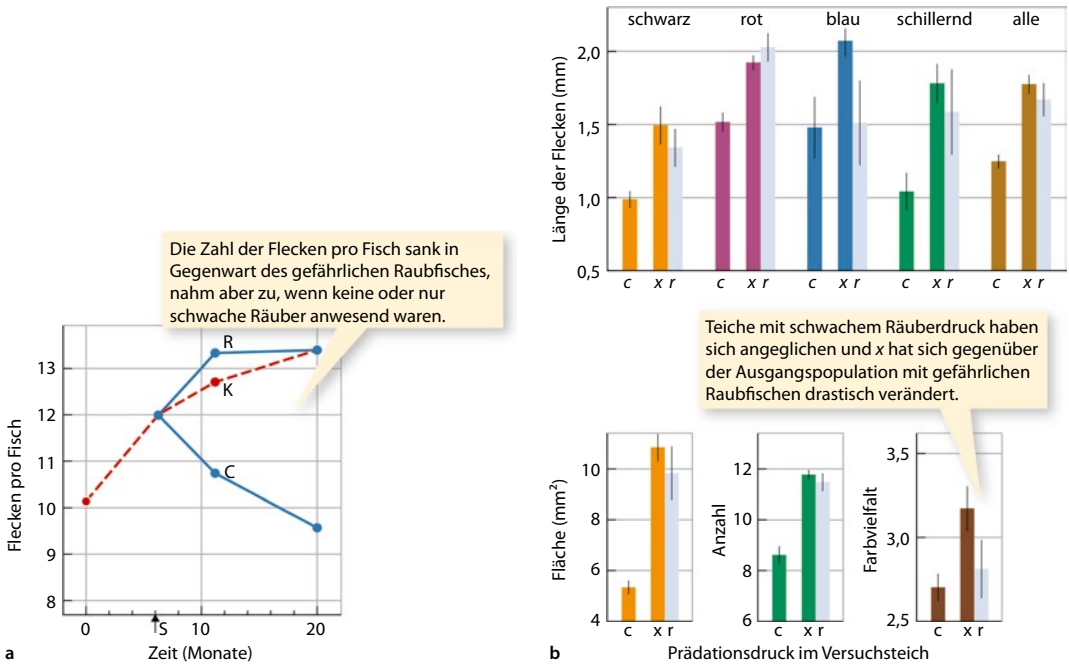


Abb. 2.9 **a** Ein Experiment, das Veränderungen in den Populationen von Guppys (*Poecilia reticulata*) in Versuchsteichen mit Raubfischen zeigt. Grafisch dargestellt sind Veränderungen der Anzahl, Größe und Diversität der Farbflecke pro Fisch in Teichen mit unterschiedlichen Populationen von Raubfischen. Die Ausgangspopulation wurde wohlüberlegt von mehreren verschiedenen Orten zusammengestellt, um eine hohe Variabilität der Merkmale sicherzustellen, und wurde zum Zeitpunkt 0 in die Teiche eingesetzt. Zum Zeitpunkt 5 wurden schwache Räuber (*Rivulus hartii*, ein Bachling) in die R-Teiche eingesetzt. In den C-Teichen sorgte der gefährliche Raubfisch *Crenicichla alta* (ein Hechtbuntbarsch) für einen hohen Prädationsdruck, während die K-Teiche weiterhin keine Raubfische enthielten (die senkrechten Linien zeigen ± 2 SE an). **b** Ergebnisse eines Freilandexperiments. Eine Population von Guppys aus einem Habitat mit gefährlichen Raubfischen (c) wurde in einen Fluss umgesetzt, in dem nur der sehr schwache Räuber *Rivulus hartii* vorkam und bis zum Einsetzen der Tiere auch keine Guppys lebten (x). Als Kontrolle diente ein anderer Fluss in der Nähe mit Guppys und *R. hartii* (r). Die dargestellten Resultate stammen von Guppys, die zwei Jahre nach dem Einsetzen der Fische an drei Stellen gefangen wurden. In Abwesenheit eines gefährlichen Räubers nahmen Größe, Anzahl und Farbieltheit der Flecken innerhalb von zwei Jahren signifikant zu (nach Endler 1980)

Variabilität innerhalb einer Art durch anthropogenen Selektionsdruck

➤ Natürliche Selektion durch Umweltverschmutzung – die Evolution eines melanistischen Nachtfalters

Einige der eindrucklichsten Beispiele für natürliche Selektion in Aktion wurden durch Umweltverschmutzung hervorgerufen. Erstaunlich ist das nicht, denn durch die raschen Veränderungen der Umwelt in jüngster Zeit können diese wirkenden Kräfte einen

erheblichen Selektionsdruck ausüben. Am Beispiel des Gewöhnlichen Ruchgrases auf kontaminierten Böden einer ehemaligen Zink-Blei-Mine haben wir das bereits anschaulich dargestellt (Abb. 2.4). Auch die Verschmutzung der Atmosphäre während und nach der industriellen Revolution hat ihre evolutionären Spuren hinterlassen. Ein solches Phänomen ist der **Industriemelanismus**: In Populationen in Industriegebieten gewannen schwarze oder schwärzliche Formen von Nachtfaltern oder anderen Organismen die Oberhand. Bei den dunklen Individuen ist ein dominantes Allel eines Gens dafür verantwortlich,

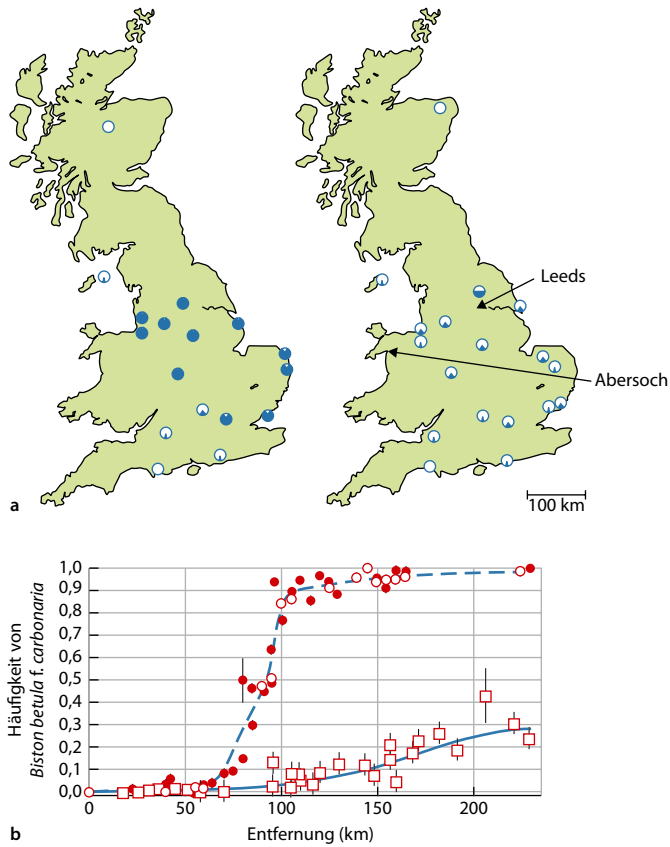


Abb. 2.10 a Die Verbreitung der melanistischen (*Biston betularia* f. *carbonaria*) und der hellen Form (blaue und weiße Anteile der Tortendiagramme) des Birkenspanners (*Biston betularia*) für die Jahre 1952–1956 (links) und 1996 (rechts), beschränkt auf Fundstellen, an denen sich die beiden Zeiträume vernünftig vergleichen ließen. Die beiden Pfeile zeigen die Lage der Gemeinde Abersoch im Westen und der Stadt Leeds im Osten an den beiden Enden des in (b) untersuchten Transsekts (nach Grant et al. 1998). b Gefälle der Häufigkeit melanistischer Formen entlang eines von WSW nach NSO verlaufenden Transsekts zwischen Abersoch und Leeds (vgl. [a]) für die Jahre 1964–1969 (ausgefüllte Kreise), 1970–1975 (nicht ausgefüllte Kreise) und 2002 (Quadrate); die senkrechten Linien zeigen Standardfehler an (nach Saccheri et al. 2008)

dass das schwarze Pigment Melanin im Überschuss produziert wird. Industriemelanismus ist aus den meisten industrialisierten Ländern bekannt, darunter einige Teile der Vereinigten Staaten (z.B. in der Umgebung von Detroit oder Pittsburgh). Bei über hundert Nachfalterarten haben sich in Industriegebieten melanistische Formen entwickelt.

Erstmals belegt wurde diese Form der Evolution beim Birkenspanner (*Biston betularia*). Das erste schwarze Exemplar (*Biston betularia* f. *carbonaria*) wurde 1848 im englischen Manchester gefangen. Im Jahr 1895 waren bereits etwa 98 % der Birkenspanner population in der Gegend um

Manchester melanistisch. Nach jahrzehntelanger weiterer Umweltverschmutzung wurden bei einer Bestandsaufnahme heller und melanistischer Formen in den 1950er-Jahren viele Tausend dunkle Exemplare nachgewiesen (Abb. 2.10a). In Großbritannien herrschen überwiegend Westwinde vor und verteilen die Industrieabgase (vor allem Rauch und Smog) ostwärts. Die melanistischen Formen der Falter fanden sich in höherer Dichte nach Osten hin, fehlten hingegen fast völlig in den westlichen Teilen von England, Wales und Nordschottland. Darüber hinaus zeigte sich entlang eines von Westen nach Osten verlaufenden Transsekts, in dem die Spanner

am eingehendsten untersucht wurden, dass der Übergang von nichtmelanistischen zu melanistischen Formen ausgesprochen abrupt sein konnte (■ Abb. 2.10b). Angesichts der Tatsache, dass die Spanner in einer einzigen Nacht bis zu 2 km weit fliegen können, erwies sich die Anpassung als bemerkenswert lokal.

Die Birkenspanner werden von insektenfressenden Vögeln erbeutet, die sich bei der Jagd optisch orientieren. Für ein Freilandexperiment wurden melanistische und helle („typische“) Spanner gezüchtet und in jeweils gleicher Anzahl in einer ländlichen, weitgehend von Umweltverschmutzung verschonten Gegend im Süden Englands freigelassen. Von den 190 Spannern, die von Vögeln erbeutet wurden, waren 164 melanistisch und 26 typisch hell gefärbt. Eine vergleichbare Untersuchung wurde in einem Industriegebiet nahe der Stadt Birmingham durchgeführt. Hier konnten doppelt so viele melanistische wie typische helle Spanner wiedergefangen werden. Dies zeigt, dass von der Prädation durch Vögel ein signifikanter Selektionsdruck ausgeht und dass die Spanner mit der typischen Färbung in der verschmutzten Industrieumgebung, wo ihre helle Farbe in der rußgeschwärzten Umgebung sehr auffällig ist, deutlich im Nachteil sind. Die melanistischen Formen waren hingegen in der nicht verschmutzten ländlichen Gegend im Nachteil (Kettlewell 1955).

In den 1960er-Jahren wandelten sich jedoch die Industrielandschaften in Westeuropa und den Vereinigten Staaten, als die Kohle nach und nach durch Erdöl und Elektrizität ersetzt wurde und zudem durch entsprechende Gesetzgebung die Luftverschmutzung erheblich verringert wurde (► Kap. 12). Ab dieser Zeit ging die Häufigkeit melanistischer Formen rapide zurück und erreichte fast wieder das Niveau vor der Industrialisierung, und zwar nicht nur entlang des eingehend erforschten Transsekt, sondern landesweit (■ Abb. 2.10).

Der Selektionsdruck hat zunächst die melanistische Formen begünstigt und ihnen dann entgegenwirkt, stand also eindeutig in Zusammenhang mit der industriellen Umweltverschmutzung. Die Vorstellung, die melanistischen Formen seien einfach aufgrund ihrer besseren Tarnung auf dem rußgeschwärzten Untergrund begünstigt gewesen, erklärt die Angelegenheit aber wohl nur teilweise. Die Spanner verbringen den Tag ruhend an

Baumstämmen, wo die nichtmelanistischen Tiere auf dem Untergrund aus Moosen und Flechten gut getarnt sind. Die industrielle Umweltverschmutzung sorgte jedoch nicht nur dafür, dass der Untergrund, auf dem die Spanner sitzen, rußgeschwärzt wurde; durch die Luftverschmutzung, vor allem durch SO_2 , wurden auch die meisten der Moose und Flechten auf den Baumstämmen vernichtet. Tatsächlich stimmt die Verbreitung der melanistischen Formen in ■ Abb. 2.10a ziemlich genau mit den Gegenden überein, in denen die Baumstämme wahrscheinlich aufgrund der Schwefeldioxidbelastung ihren Flechtenbewuchs verloren hatten und somit den nichtmelanistischen Spannern keine wirkungsvolle Tarnung mehr boten. Daher könnte die Verschmutzung durch SO_2 für die Selektion melanistischer Formen ebenso bedeutend sein wie die Rauchbelastung – und ihre Verminderung ebenso sehr die Rückkehr der typisch gefärbten, hellen Formen begünstigt haben.

Evolution und Coevolution

Es ist unschwer zu erkennen, dass eine Pflanzenpopulation, die wiederholt Trockenheit ausgesetzt ist, wahrscheinlich eine Toleranz gegenüber Wassermangel entwickelt, und dass ein Tier, das mehrere kalte Winter erlebt, Formen von Winterschlaf oder einen dicken schützenden Pelz entwickelt. Aber Trockenzeiten werden in der Folge nicht weniger schlimm und Winter nicht milder. Ganz anders stellt sich die Situation dar, wenn zwei Arten interagieren: Räuber und Beute, Parasit und Wirt, konkurrierende Nachbarn. Die natürliche Selektion kann aus einer Population von Parasiten diejenigen auswählen, die ihren Wirt am effizientesten befallen. Dies bringt aber unverzüglich andere Kräfte der natürlichen Selektion ins Spiel, die widerstandsfähigere Wirtsorganismen begünstigen. Im Laufe ihrer Evolution üben diese weiteren Druck auf die Fähigkeit der Parasiten aus, ihre Wirte zu infizieren. Wirt und Parasit sind damit in einer nie endenden Spirale wechselseitiger Selektion gefangen: Man spricht von einer **Coevolution**. In vielen anderen ökologischen Wechselbeziehungen sind die daran beteiligten beiden Parteien keine Antagonisten, sondern nützlich füreinander: also **Mutualisten** oder **Symbionten**. Bekannte Beispiele hierfür sind Bestäuber und ihre Pflanzen oder

Leguminosen und ihre stickstofffixierenden Bakterien. Wenn wir in ► **Kap. 8** auf weitere evolutionäre Aspekte der Ökologie zu sprechen kommen, werden wir uns noch eingehender mit Coevolution befassen.

2.3 Die Ökologie der Artbildung

Wie wir gesehen haben, kann die natürliche Selektion bewirken, dass Populationen von Pflanzen oder Tieren ihre Merkmale verändern – dass sie evolvieren. Aber keines der bislang betrachteten Beispiele hat zur Evolution einer neuen Art geführt. Darwins Werk *On the origin of species* handelt tatsächlich von natürlicher Selektion und Evolution, aber eigentlich geht es nicht um die Entstehung von Arten. Die schwarzen und die typisch hell gefärbten Spanner sind jeweils Formen innerhalb einer Art, keine verschiedenen Spezies. Ähnlich handelt es sich bei den zinktoleranten und zinksensitiven Formen der Gräser bei der ehemaligen Mine von Trelogan sowie bei den unscheinbaren und farbenprächtigen Guppys lediglich um lokale genetische Gruppierungen. Keine davon erreicht den Status einer eigenständigen Art. Welche Kriterien rechtfertigen es dann, zwei Populationen als unterschiedliche Arten zu bezeichnen?

Nachkommen hervorbringen können. Auf diese Weise überprüfte und definierte Arten – von Ihnen **Biospezies** (engl. *biospecies*) genannt – entsprechen dem **biologischen Artbegriff**. Von den bislang in diesem Kapitel besprochenen Beispielen wissen wir, dass die melanistisch und normal gefärbten Birken-spanner sich verpaaren können und ihre Nachkommen uneingeschränkt fruchtbar sind. Das trifft auch auf die farbenprächtigen und unscheinbaren Guppys oder die zinktoleranten und zinksensitiven Gräser zu. Sie alle sind Variationen innerhalb einer Art – keine eigenständigen Spezies.

In der Praxis wenden Biologen jedoch nicht bei jeder Art den Mayr-Dobzhansky-Test an, bevor sie diese als solche ansprechen: Dazu fehlen ganz einfach die Zeit und die entsprechenden Mittel. Viel wichtiger ist allerdings, dass dieser Test ein ganz entscheidendes Element im Evolutionsprozess erkennt. Zwei Gruppen einer Population können sich nur dann zu getrennten Arten entwickeln, wenn irgendeine Form von Barriere den Genfluss zwischen ihnen verhindert. Wenn sich die Mitglieder zweier Populationen untereinander kreuzen können und ihre Gene in den Nachkommen neu kombiniert werden, dann kann die natürliche Selektion in keinem Fall dafür sorgen, dass daraus wirklich eigenständige Arten entstehen.

Was verstehen wir unter einer Art?

► Biologische Arten tauschen keine Gene untereinander aus

Zyniker sagen, eine Art sei das, was ein kompetenter Taxonom als Art betrachtet – da ist durchaus etwas Wahres dran. Darwin selbst sah Arten ebenso wie viele andere taxonomische Gruppen als lediglich künstliche Gruppierungen, die aus Bequemlichkeit geschaffen wurden. In den 1930er-Jahren schlugen dann jedoch die beiden amerikanischen Biologen Ernst Mayr und Theodosius Dobzhansky einen mittlerweile weithin akzeptierten empirischen Test vor, mit dessen Hilfe man die Entscheidung treffen konnte, ob zwei Populationen zu einer oder zwei unterschiedlichen Spezies gehören. Sie betrachteten Organismen dann als einer einzigen **Spezies** oder **Art** zugehörig, wenn sie sich – zumindest potenziell – in der Natur miteinander verpaaren und fruchtbare

► Ökologische Artbildung

Somit zeichnet sich die **ökologische Artbildung** (engl. *ecological speciation*) durch zwei entscheidende Komponenten aus: Bei dieser Form der Artbildung oder **Speziation** (engl. *speciation*) gibt es zum einen einen ökologischen Faktor für eine divergierende Selektion und zum anderen einen Mechanismus der reproduktiven Isolation (Rundle und Nosil 2005). (Damit unterscheidet sich die ökologische Artbildung von der Artbildung aufgrund von Zufallsereignissen, beispielsweise durch eine plötzliche Verdopplung der Chromosomenzahl, wie sie gelegentlich bei einer anormalen Zellteilung vorkommt.) Der Faktor der **divergierenden Selektion** (engl. *divergent selection*) ist wahrscheinlich entweder ein Unterschied im Lebensraum einer anderen Subpopulation oder ein Unterschied in den Wechselbeziehungen mit anderen Arten. Das orthodoxeste Szenario für eine Artbildung verläuft über eine Reihe von Stufen

(Abb. 2.11). Zunächst werden zwei Subpopulationen geografisch voneinander isoliert, dann sorgt die natürliche Selektion für eine genetische Anpassung an die jeweilige lokale Umwelt. Als Nächstes entsteht – parallel zur dieser genetischen Differenzierung, aber nicht durch diese verursacht – nach und nach eine **reproduktive Isolation** zwischen den beiden Subpopulationen. Das kann beispielsweise ein unterschiedliches Balzritual sein, wodurch die Wahrscheinlichkeit einer Paarung und somit der Produktion von Nachkommen verhindert wird (daher spricht man auch von **präzygotischer Isolation**). Oder die Nachkommen aus der Kreuzung zeichnen sich durch eine verringerte biologische Fitness aus, weil sie weder der einen noch der anderen Form zugehören (**postzygotische Isolation**). Schließlich kommt es in einer zweiten Kontaktphase zu einem erneuten Zusammentreffen der beiden Subpopulationen. Dann begünstigt die natürliche Selektion jegliche Merkmale in einer der Subpopulationen, die eine reproduktive Isolation verstärken, insbesondere präzygotische Mechanismen, welche die Produktion von Hybridnachkommen mit verringerter Fitness verhindern. Diese Fortpflanzungsbarrieren zementieren schließlich die Unterschiede zwischen den mittlerweile eigenständigen Arten.

➤ Allopatrische und sympatrische Artbildung

Es wäre jedoch falsch anzunehmen, dass alle Beispiele für Artbildung nach diesem konventionellen Schema ablaufen. In Abb. 2.11 gibt es eine Trennlinie zwischen der **allopatrischen Phase** (in der sich die Subpopulationen an *verschiedenen* Orten befinden; engl. *allopatric phase*) und der **sympatrischen Phase** der Artbildung (in der sich die Subpopulationen am *gleichen* Ort aufhalten; engl. *sympatric phase*). Allerdings kann diese Trennlinie bisweilen auch ganz weit rechts verlaufen, sodass es nie zu einem zweiten Kontakt der Populationen kommt. Diese rein allopatrische Artbildung ist besonders wahrscheinlich für Arten auf Inseln, wie Sie gleich erfahren werden. Alternativ kann die Trennlinie aber auch ganz weit links verlaufen und die Populationen entwickeln sich ohne räumliche Trennung auseinander; dann liegt sympatrische Artbildung vor (s.u.).

Man sollte aber stets daran denken, dass es sich bei der Entstehung einer Art, ob allopatrisch oder

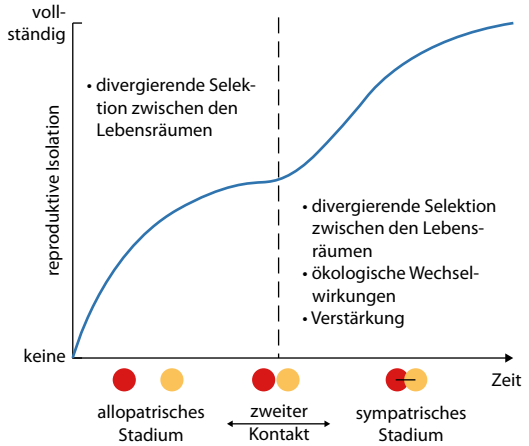


Abb. 2.11 Der Prozess der ökologischen Artbildung. Im Laufe der Zeit kommt es zu einer geografischen Trennung von ursprünglich zwei Populationen einer einzigen Art, die sich weder ökologisch unterscheiden noch reproduktiv voneinander isoliert sind. Das ist der Beginn der allopatrischen Phase der Artbildung. In ihren nun getrennten Lebensräumen entwickeln sich die Populationen durch unabhängige natürliche Selektion auseinander (dargestellt durch die verschiedenfarbigen Kreise) und nach und nach entsteht eine reproduktive Isolation. In der Folge kommt es dann zu einem zweiten Kontakt zwischen den beiden Populationen – das ist der Beginn der sympatrischen Phase der Artbildung. Hierbei begünstigt die natürliche Selektion eine Verstärkung der reproduktiven Isolation, weil die Hybridnachkommen eine erheblich verringerte biologische Fitness aufweisen. Die Trennlinie zwischen dem allopatrischen und dem sympatrischen Stadium kann allerdings auch ganz weit rechts verlaufen (kein zweiter Kontakt: kein sympatrisches Stadium) oder – wahrscheinlich viel seltener – ganz weit links (kein anfängliches allopatrisches Stadium, aber die neu entstehenden Arten leben in Coexistenz, allerdings in unterschiedlichen Mikrohabitaten oder sie sind an anderen ökologischen Wechselbeziehungen beteiligt) (nach Rundle und Nosil 2005)

sympatrisch, um einen Vorgang, nicht um ein Ereignis handelt. Wie wir bereits am Beispiel der Gräser nahe der ehemaligen Mine von Trelogan gesehen haben, ging die dortige lokale Anpassung – obschon dabei keine neuen Arten entstanden – mit einer unterschiedlichen Blühzeit einher und damit in begrenztem Umfang mit einer reproduktiven Isolation, welche die lokale Anpassung ermöglichte. Weiter unten werden wir sehen, dass selbst nach der Bildung neuer Arten noch ein gewisser Austausch von Genen untereinander erfolgen kann. Für die Bildung einer neuen Art gilt – ähnlich wie

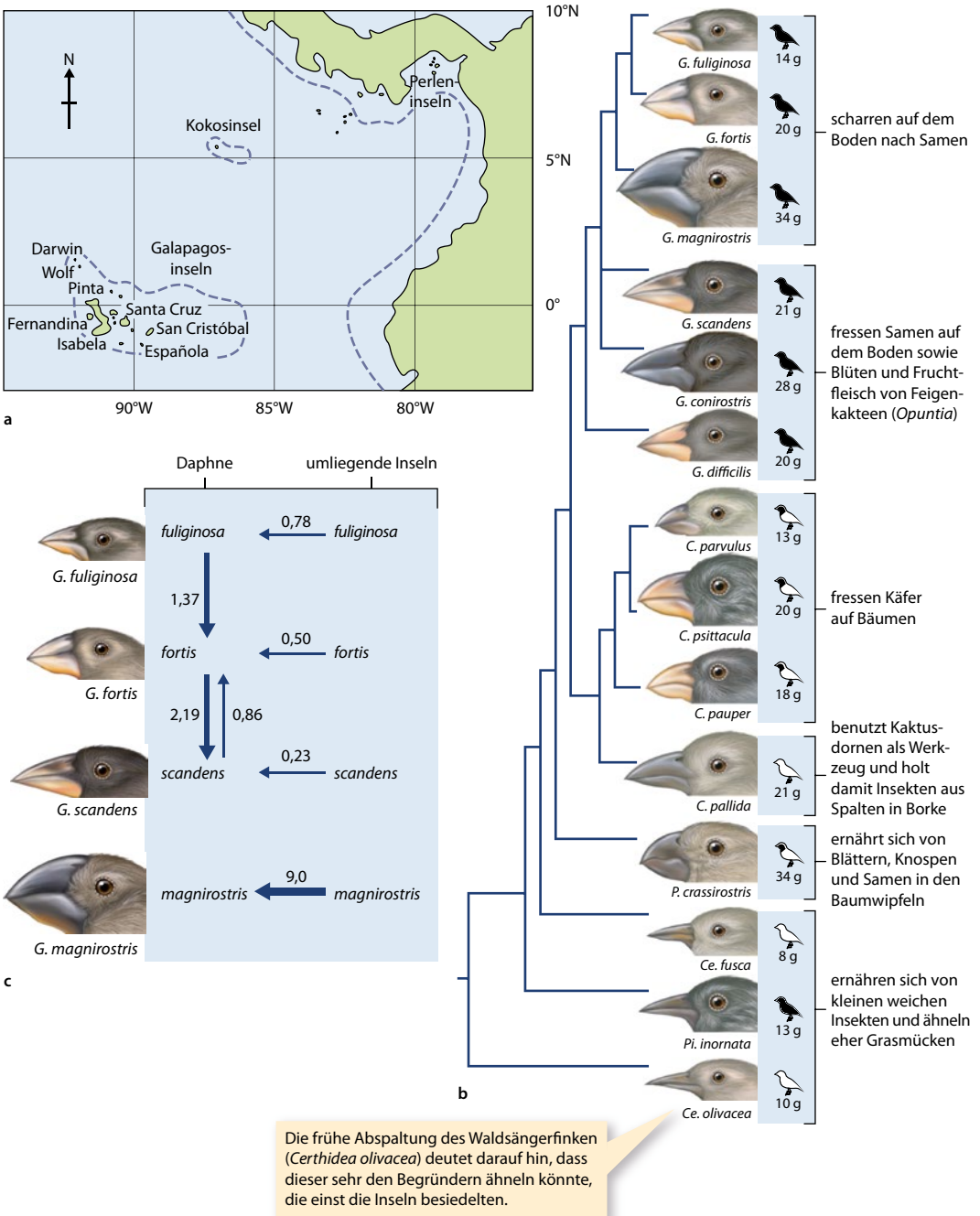


Abb. 2.12 **a** Die Karte zeigt die Lage der Galapagosinseln in Bezug zur mittelamerikanischen Küste; am Äquator entsprechen 5° etwa 560 km. **b** Rekonstruktion der Entwicklungsgeschichte der Galapagos- oder Darwinfinken, basierend auf Variationen der Länge der Mikrosatelliten-DNA. Die Länge der horizontalen Linien zeigt die genetische Distanz als Maß für die genetischen Unterschiede zwischen den Arten. Ebenfalls dargestellt ist die unterschiedliche Ernährungsweise der verschiedenen Arten. Die Köpfe der Vögel sind proportional zu deren tatsächlicher Körpergröße dargestellt. Für jede Art sind zudem der maximale Anteil an schwarzer Färbung im Gefieder der Männchen und das durchschnittliche Körpergewicht

beim Eierkochen: Es gibt etwas Spielraum bei der Entscheidung, wann der Vorgang abgeschlossen ist.

Allopatrische Artbildung

➤ Inseln und Artbildung – das Beispiel der Darwinfinken

Wie bereits angemerkt, entwickeln sich eigenständige Arten am ehesten dann, wenn eine Population in vollständig voneinander isolierte Unterpopulationen aufspalten wird, insbesondere bei der Verteilung auf verschiedene Inseln. Das berühmteste Beispiel für eine Artbildung auf Inseln bilden die Darwinfinken auf den Galapagosinseln. Die Galapagosinseln sind vulkanischen Ursprungs und liegen isoliert im Pazifik etwa 1000 km westlich der Küste von Ecuador, 750 km von der Kokosinsel entfernt, die selbst wiederum 500 km vor der mittelamerikanischen Küste liegt. Oberhalb einer Höhe von 500 m besteht die Vegetation aus offenem Grasland, darunter schließt sich eine feuchte Waldzone an und schließlich ein Küstenstreifen aus Wüstenvegetation mit einigen endemischen Arten von Feigenkakteen oder Opuntien (*Opuntia* sp.). Daher gibt es auf den Inseln viele unterschiedliche Habitate, in denen 14 verschiedene Finkenarten leben (■ Abb. 2.12).

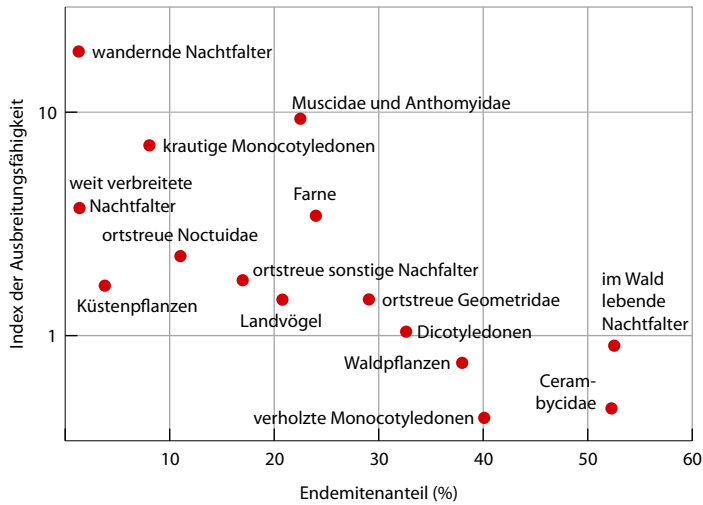
Die Vertreter der einen Gruppe, zu der *Geospiza fuliginosa* und *G. fortis* gehören, besitzen kräftige Schnäbel und suchen auf dem Boden hüpfend und scharrend nach Samen. *G. scandens* frisst mit seinem schmäleren, etwas längeren Schnabel nicht nur Samen, sondern auch Blüten und Fruchtfleisch der Feigenkakteen. Finken einer dritten Gruppe zeichnen sich durch papageienähnliche Schnäbel aus und ernähren sich von Blättern,

Knospen, Blüten und Früchten. Vertreter einer vierten Gruppe, ebenfalls mit papageienähnlichem Schnabel (*Camarhynchus psittacula*), haben sich zu Insektenfressern entwickelt und erbeuten in den Baumwipfeln Käfer und andere Kerbtiere. Der Spechtfink (*Camarhynchus* [*Cactospiza*] *pallida*) holt Insekten aus Spalten. Dazu benutzt er als Werkzeug einen Kaktusdorn, den er geschickt im Schnabel hält. Eine weitere Gruppe bildet die Art *Certhidea olivacea*, die ähnlich wie Grasmücken lebhaft umherschwirrt und in den Baumwipfeln oder in der Luft kleine Insekten fängt.

Es gibt gute Gründe anzunehmen, dass diese Galapagosfinken alle aus einer einzigen Ursprungsart hervorgingen, die einst vom mittelamerikanischen Festland auf die Inseln gelangte. Trotz ihrer unterschiedlichen Anpassungen bestehen unter ihnen starke morphologische Ähnlichkeiten. Tatsächlich hat sich mittels exakter moderner Analysemethoden – mit denen sich die evolutionären Verwandtschaftsbeziehungen zurückverfolgen lassen, indem man Variationen der Mikrosatelliten-DNA (► Kap. 8) analysiert – die schon lange herrschende Ansicht bestätigt, dass der Familienstammbaum der Galapagosfinken ausgehend von einem einzigen Stamm durch Radiation die heutigen Äste hervorgebracht hat (■ Abb. 2.12b). Darüber hinaus liefern sie stichhaltige Hinweise dafür, dass sich der Waldsängerfink (*Certhidea olivacea*) als Erster von der Gründergruppe abgespalten hat und den Vorfahren, welche die Inseln ursprünglich besiedelten, wahrscheinlich am ähnlichsten ist. Der gesamte Prozess der evolutionären Auseinanderentwicklung dieser Arten hat sich offenbar in weniger als 3 Mio. Jahren vollzogen.

Populationen der Ursprungsart wurden irgendwann reproduktiv voneinander isoliert, am

angegeben. *G.*, *Geospiza*; *C.*, *Camarhynchus*; *Ce.*, *Certhidea*; *P.*, *Platyspiza*; *Pi.*, *Pinaroloxias* (verändert nach Petren et al. 1999). c Genfluss zwischen den vier Arten auf der Insel Daphne Major durch Kreuzung mit anderen Arten dieser Insel und mit Zuwanderern derselben Art und anderer Spezies von umliegenden Inseln. Gemessen wurde der Genfluss als effektive Zahl der Individuen pro Generation. Damit ein Genfluss erfolgt, müssen sich die Hybridnachkommen der ersten Generation mit einem Individuum der Elternart paaren. Ein Genfluss von *G. fortis* zu *G. scandens* findet statt, wenn die Hybriden den *G. scandens*-Gesang singen (wie ihr Vater), das gleiche gilt umgekehrt für den Genfluss von *G. scandens* zu *G. fortis*. Die Population von *G. fuliginosa* auf Daphne ist sehr klein, daher kommt der Genfluss zu *G. fortis* durch Zuwanderer von anderen Inseln zustande (nach Grant und Grant 2010)



■ **Abb. 2.13** Die Evolution endemischer Arten auf Inseln als Folge ihrer Isolation von Individuen einer Ursprungsart, mit der sie sich kreuzen könnten. Organismengruppen mit geringer Ausbreitungsfähigkeit (die dadurch stärker isoliert sind) weisen auf der Norfolkinsel einen höheren Anteil endemischer Arten auf und enthalten zudem eher aus Neukaledonien oder Neuseeland stammende Arten als solche aus Australien, das viel weiter entfernt liegt (nach Holloway 1977)

wahrscheinlichsten nach einer zufälligen Besiedlung verschiedener Inseln des Archipels, und evolvierten von diesem Zeitpunkt an getrennt weiter. In der Folge kam es zu Wanderungen zwischen den Inseln, wodurch nicht hybridisierende Biospezies aufeinandertrafen, die durch entsprechende Evolution unterschiedliche Nischen besetzten. Allerdings sind die Biospezies nicht „hermetisch abgeriegelt“, wie eine Studie an vier Arten auf der kleinen Insel Daphne Major ergab. Wiederum anhand der Mikrosatelliten-DNA wurden mögliche Kreuzungen mit Vögeln von umliegenden größeren Inseln untersucht (die Ergebnisse sind in ■ **Abb. 2.12c** zusammengefasst). Wie die Abbildung zeigt, unterlagen die beiden häufigsten Arten der Insel, *Geospiza fortis* und *G. scandens*, einem stärkeren Genfluss untereinander als mit Zuwanderern ihrer eigenen Art von anderen Inseln. Tatsächlich erfolgte im Fall von *G. fortis* sogar ein nicht unerheblicher Fluss der Gene von *G. fuliginosa*-Individuen, die von anderen Inseln zugewandert waren. Erneut wird also der „Idealfall“ eines Genflusses innerhalb einer Art, aber nicht zwischen den Arten, durch die Daten nicht bekräftigt. Die Tatsache, dass es im Laufe des Vorgangs teilweise Grauzonen gibt, schmälert jedoch weder die Bedeutung des Artbildungsprozesses noch das Konzept der Biospezies.

➤ Inselendemiten

Flora und Fauna vieler anderer Archipele zeigen ähnliche Beispiele für großen Artenreichtum mit zahlreichen lokalen **Endemiten** (engl. *endemics*) oder **endemischen Arten**, also Spezies, die ausschließlich auf einer einzigen Insel oder in einem bestimmten Gebiet vorkommen. Saumfingereichen der Gattung *Anolis* haben auf den Karibischen Inseln eine kaleidoskopähnliche Artenvielfalt entwickelt. Und isolierte Inselgruppen wie die Kanaren vor der Küste Nordafrikas sind wahre Schatzkammern endemischer Pflanzenarten. Endemische Arten entstehen, weil sie von Individuen der Ursprungsart und anderer Spezies, mit denen sie sich vielleicht kreuzen könnten, isoliert werden. Gut veranschaulichen lässt sich die Bedeutung der Isolation an den Tieren und Pflanzen der Norfolkinsel. Diese nur 70 km² kleine Insel liegt rund 700 km von Neuseeland und Neukaledonien, aber etwa 1200 km von Australien entfernt. Daher kann man das Verhältnis australischer zu neuseeländischen und neukaledonischen Arten innerhalb einer Organismengruppe als Maß für die Ausbreitungsfähigkeit dieser Gruppe verwenden. Natürlich sind Gruppen mit geringerer Ausbreitungsfähigkeit letztendlich stärker isoliert. Wie ■ **Abb. 2.13** zeigt, ist der Anteil an Endemiten auf

Exkurs 2.2 Aktueller ÖKOnflikt

Lebensgemeinschaften der Tiefseeschlote in Gefahr?

Die als Tiefseeschlote bekannten hydrothermalen Quellen (engl. *hot vents*) im Meer stellen Inseln mit besonders hoher Verfügbarkeit von Nährstoffen dar, denn hier wird die chemische Energie der Schlote durch spezielle frei lebende und symbiontische „chemosynthetische“ Bakterien gebunden und dem Nahrungsnetz zugeführt. Infolgedessen beherbergen diese Quellen einzigartige Lebensgemeinschaften, die reich an endemischen Arten sind. Eine der jüngsten Kontroversen zwischen Umweltschützern und der Industrie betrifft diese Tiefseeschlote, die auch als potenziell mineralreiche Standorte bekannt sind. Der vollständige Artikel von Alok Jha erschien am 28. Dezember 2011

auf der Webseite der Zeitung *The Guardian*.

Von Alok Jha, *The Guardian* vom 28. Dezember 2011¹

Exotische Kreaturen an Tiefseeschlotten im Indischen Ozean entdeckt

An einer der unwirtlichsten Stellen der Tiefsee haben britische Wissenschaftler ein bemerkenswertes Spektrum an Organismen entdeckt, von denen einige der Wissenschaft vorher völlig unbekannt waren. Im Rahmen der ersten Expedition zur Erforschung und Probennahme vom sogenannten Dragon Vent im südwestlichen Indischen Ozean entdeckten die Forscher mithilfe von ferngesteuerten Tiefseekameras in der Umgebung der kochend heißen

Säulen aus mineralreichem Wasser, das dort aus dem Meeresboden strömt, Yeti-Krabben, Seegurken und Schnecken.

Der Meeresbiologe Dr. Jon Copley von der University of Southampton, der die Forschungen am Dragon Vent leitete, erklärte hierzu: „Wir haben eine neue Art der Yeti-Krabben [Abb. unten] entdeckt. Yeti-Krabben sind von Hydrothermalschlotten im östlichen Pazifik bekannt. Bislang wurden zwei Arten beschrieben, aber diese haben sehr lange, behaarte Arme – unsere besitzen kurze, unterseits mit Borsten besetzte Arme. Sie sehen also ganz anders aus als diejenigen, die wir vom Pazifik kennen“, erläuterte Copley. „Damit wurde zum ersten Mal eine Yeti-Krabbe im Indischen Ozean nachgewiesen.“



(© A. Filis/ASSOCIATED PRESS/AP Images/picture alliance)

Sein Forschungsteam fand auch Seegurken, spezielle Garnelen und gepanzerte Schnecken. Seegurken waren zuvor nur an Tiefseeschlotten im Ostpazifik nachgewiesen worden. „Zum ersten Mal haben wir sie an Schlotten im Indischen Ozean beobachtet; von den Schlotten im zentralen Indischen Ozean oder Atlantik sind sie bislang nicht bekannt“, erklärte er.

Copley zufolge gleicht es einem Wettlauf mit der Zeit, die Lebewesen an den Hydrothermalquellen weltweit zu beschreiben.

„Anfang des Jahres erhielt China von der International Seabed Authority der Vereinten Nationen die Genehmigung zu Probebohrungen nach Mineralien an den Tiefseeschlotten des Südwestindischen Ozeanrückens“, so

Copley. „Diese Schlote sind sehr reich an Kupfer, Zink, Gold und Uran. Aber wir haben noch keinerlei Vorstellung, was dort unten so alles lebt.“

„Genau wie die Naturforscher im 19. Jahrhundert die Galapagosinseln und andere Inseln aufsuchten, um dort Arten zu finden, die es sonst nirgendwo gibt, und anhand dieser Funde Gesetzmäßigkeiten

1 Gesamter Inhalt © *The Guardian*. Kein Nachdruck ohne vorherige Genehmigung.

der Verbreitung und Evolution zu verstehen, können wir uns die Tiefseeschlote zunutze machen, um das gleiche unter Wasser zu tun“, meinte er.

Betrachten Sie die folgenden Optionen und diskutieren Sie ihre relativen Vorzüge:

- Die Bergbauindustrie erhält freien Zugang zu sämtlichen Tiefseeschloten, weil von dem

zu erwartenden Vermögen viele Menschen profitieren.

- Bergbauliche Nutzung und jegliche sonstigen Störungen der Lebensgemeinschaften an den Tiefseeschloten werden verboten, weil bekannt ist, dass sie einzigartige biologische und evolutionäre Merkmale aufweisen.
- Es wird eine Bestandsaufnahme der biologischen Vielfalt der

Lebensgemeinschaften an den bekannten Tiefseeschloten durchgeführt und anschließend eine Prioritätenliste entsprechend ihrer Schutzwürdigkeit erstellt. Eine bergbauliche Nutzung wird lediglich an Stellen erlaubt, an denen die Zerstörung der jeweiligen Lebensgemeinschaftskategorie nur minimal ins Gewicht fällt.

der Norfolkinsel in den Gruppen mit der geringsten Ausbreitungsfähigkeit am höchsten. Mit zunehmender Isolation steigt auch der Anteil endemischer Arten.

Ungewöhnliche und oft sehr artenreiche Lebensgemeinschaften von Endemiten können in der angewandten Ökologie ebenfalls Probleme bereiten (► Exkurs 2.2).

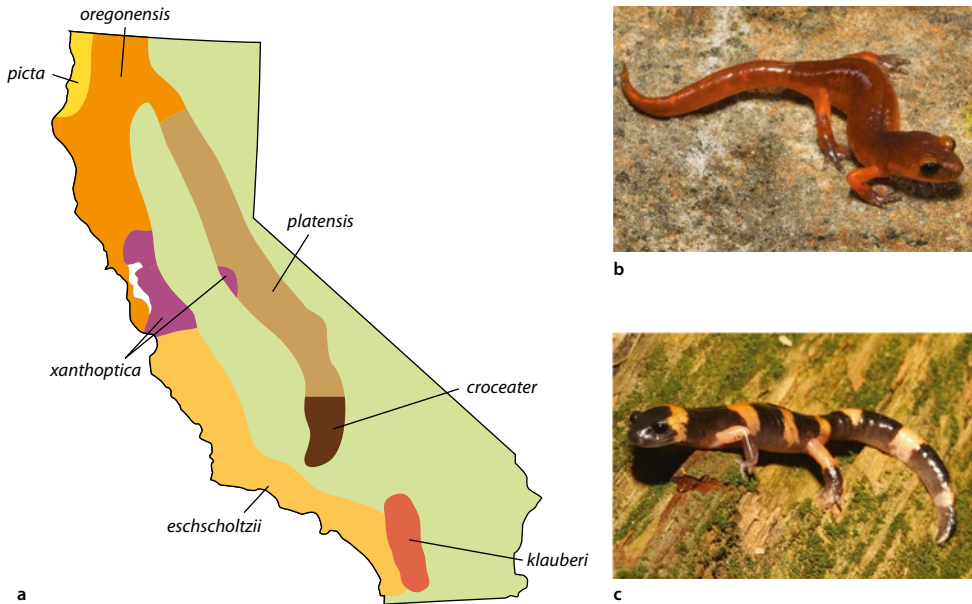
➤ Evolution bei kalifornischen Salamandern: Ringspezies

Auch durch den außergewöhnlichen Fall sogenannter **Ringspezies** (oder auch Rassenkreis) wird die Tatsache, dass es sich bei der Artbildung nicht um ein Ereignis, sondern um einen Vorgang handelt, gut veranschaulicht. Bei Ringspezies sind Rassen oder Unterarten einer Art, die selbst keine eigenständigen Arten sind (also zwar unterschiedliche Formen, die aber dennoch in der Lage sind, fruchtbare Nachkommen miteinander hervorzubringen), entlang eines geografischen Gradienten verbreitet, aber in der speziellen Form, dass sich die beiden Enden dieses Gradienten treffen und somit einen Ring bilden. An der Stelle des Aufeinandertreffens verhalten sich beide Formen wie echte Arten – ungeachtet dessen, dass sie entlang des Ringes über sich kreuzende Rassen miteinander verbunden sind. Auf diese Weise wird eine normale zeitliche Abfolge von Ereignissen, von der wir nur vermuten können, dass sie so stattgefunden haben, quasi im Raum eingefroren und wir können sie im Hier und Jetzt beobachten. Die Lungenlosen Salamander des Artenkomplexes *Ensatina eschscholtzii* in

Kalifornien bilden hierfür ein anschauliches Beispiel (Irwin et al. 2011). Im Allgemeinen werden sie in sieben Unterarten unterteilt (► Abb. 2.14a), die sich nach anfänglicher Zuwanderung aus dem Norden entlang der vom Central Valley unterbrochenen Bergrücken südwärts ausgebreitet haben. Dies hat im Wesentlichen zu zwei genetischen Linien geführt: *E. eschscholtzii oregonensis* (Bezeichnung für die Unterart *oregonensis*), *E. e. picta*, *E. e. xanthopica*, *E. e. eschscholtzii* und nördliche Populationen von *E. e. platensis* einerseits, andererseits südliche Populationen von *E. e. platensis*, *E. e. croceator* und *E. e. klauberi*. Zwischen benachbarten bzw. im Areal überlappenden Unterarten finden in weiten Teilen problemlos Kreuzungen statt: *E. e. oregonensis* hybridisiert in Nordwestkalifornien mit *E. e. picta* und weiter östlich mit *E. e. platensis* usw. In Südkalifornien coexistieren die Subspezies *E. e. eschscholtzii* und *E. e. klauberi* aber als eigenständige Arten, zwischen denen es nur äußerst selten zu Kreuzungen kommt. Sie sehen auch völlig unterschiedlich aus (► Abb. 2.14b, c), obwohl sie über den Ring aus Unterarten miteinander in Verbindung stehen.

Sympatrische Artbildung?

Wie weiter oben bereits angemerkt (► Abb. 2.11), kann eine Artbildung prinzipiell auch sympatrisch erfolgen, ohne dass die Populationen zuvor durch eine geografische Barriere voneinander getrennt werden. Überzeugende Beispiele hierfür bleiben aber Mangelware. Ein gutes Beispiel liefern jedoch zwei Arten von Buntbarschen (Cichliden) in Nicaragua:



■ **Abb. 2.14** a Die Verbreitung der Unterarten des Salamanders *Ensatina eschscholtzii* in Kalifornien. Sie bilden eine Ringspezies: Benachbarte Unterarten kreuzen sich ohne Weiteres – mit Ausnahme von *E. e. eschscholtzii* und *E. e. klauberi*, die sich wie eigenständige Arten verhalten (nach Irwin et al. 2001). b *Ensatina eschscholtzii eschscholtzii* (© Andreas Kettenburg). c *Ensatina eschscholtzii klauberi* (© Gary Nafis)

Amphiphilus citrinellus (Zitronenbuntbarsch) und *A. zaliosus* (Barluenga et al. 2006). Beide Arten kommen gemeinsam in dem isolierten Kratersee Apoyo vor (■ **Abb. 2.15a**). Dieser See ist relativ klein (nur ca. 5 km Durchmesser), relativ homogen, was die Habitate anbelangt, und erst in jüngerer Zeit (vor weniger als 23.000 Jahren) entstanden. *A. zaliosus* ist endemisch für den Apoyosee (kommt also nirgendwo sonst vor), *A. citrinellus* lebt in vielen verschiedenen Gewässern der Region, auch im größten See. Zunächst deuteten genetische Hinweise aus der mitochondrialen DNA, die nur von Müttern über die Eier an ihren Nachkommen weitergegeben wird (► **Kap. 8**), darauf hin, dass beide Arten von Buntbarschen im Apoyosee von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, der aus dem sehr viel weiter verbreiteten Bestand von *A. citrinellus* hervorging (■ **Abb. 2.15b**).

Dann aber ließ eine Reihe weiterer Belege, darunter auch Analysen der Mikrosatelliten-DNA (Definition in ► **Kap. 8**), darauf schließen, dass die beiden Arten im Apoyosee reproduktiv voneinander isoliert sind und ebenso von *A. citrinellus*

in anderen Seen (■ **Abb. 2.15**). Zusätzlich gestützt wurde diese vermutete reproduktive Isolation durch Partnerwahlexperimente mit den beiden Arten aus dem Apoyosee. Und schließlich unterscheiden sich *A. citrinellus* und *A. zaliosus* im Apoyosee morphologisch voneinander und zeichnen sich durch eine ziemlich voneinander abweichende Ernährung aus: *A. citrinellus* findet seine Nahrung offenbar mehr am Grund des Sees, *A. zaliosus* dagegen überwiegend im offenen Wasser (■ **Abb. 2.15d**). Somit haben wir es hier mit zwei eigenständigen Arten zu tun, die in einem kleinen, isolierten, relativ homogenen Habitat vor nicht allzu langer Zeit aus einem gemeinsamen Vorfahren hervorgingen. Damit scheint außer Zweifel zu stehen, dass diese Artbildung sympatrisch erfolgt sein muss, vermutlich angetrieben durch eine divergierende Selektion, die zu zwei Spezialisierungen der Ernährung führte: in einem Fall am Gewässergrund, im anderen Fall im offenen Wasser. Interessanterweise liefern Buntbarsche auch eines der erstaunlichsten Beispiele für **Endemismus** (engl. *endemism*): Das gemeinsame Vorkommen zahlreicher endemischer Arten

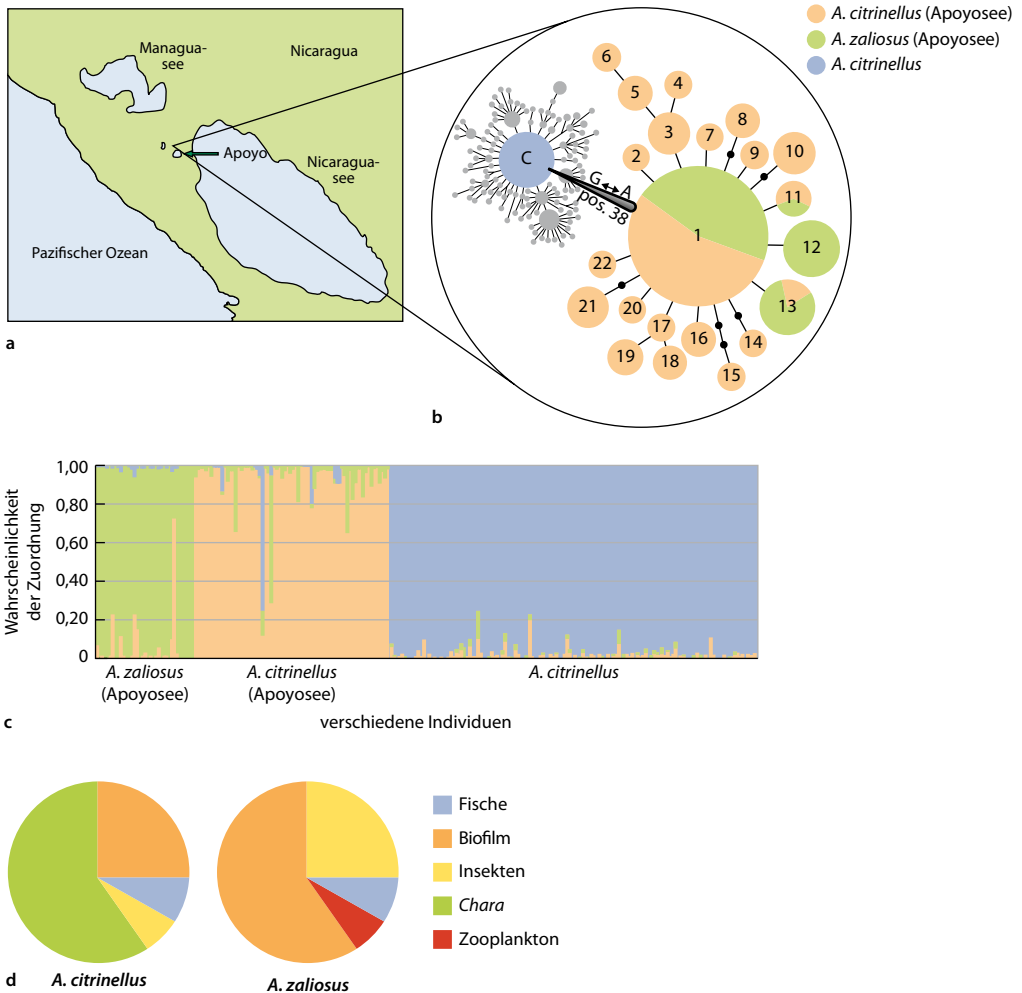


Abb. 2.15 Sympatrische Artbildung bei den Buntbarschen *Amphilophus citrinellus* und *A. zaliosus*. **a** Die Lage des Apoyosees, an dem die Untersuchung stattfand, in der Nähe der Pazifikküste Nicaraguas. **b** Das Verwandtschaftsnetzwerk von 637 Haplotypen mitochondrialer DNA-Sequenzen einzelner Fische. *A. zaliosus* ist grün, *A. citrinellus* aus dem Apoyosee orange und *A. citrinellus* aus anderen Seen blau dargestellt. Die grauen Kreise um den blauen herum entsprechen Haplotypen vom Apoyosee (oben rechts vergrößert). Die Größe eines Kreises zeigt an, mit welcher Häufigkeit ein bestimmter Haplotyp gefunden wurde. Der häufigste Haplotyp im Apoyosee (1) unterscheidet sich von dem häufigsten *A. citrinellus*-Haplotyp (C) durch eine einzige Mutation (eine Basensubstitution G → A an Position 38). Da aber sämtliche Haplotypen vom Apoyosee – von beiden Arten – diese Mutation aufweisen, ist davon auszugehen, dass sie alle von einem einzigen gemeinsamen Vorfahren abstammen. **c** Die Zuordnung der Individuen zu Populationen – die Farbcodierung entspricht der in (b) –, basierend auf der Variabilität an zehn Loci von Mikrosatelliten-DNA. Die eindeutige Auftrennung der Farben deutet auf eine partielle oder vollständige reproduktive Isolation zwischen den Populationen hin. **d** Analysen des Mageninhalts der beiden Arten im Apoyosee (*Chara* ist eine Algenart) (nach Barluenga et al. 2006)

in den großen Seen in Ostafrika mit über 1500 endemischen Spezies. Es bleibt noch nachzuweisen, ob auch in diesem Fall sympatrische Artbildung eine

entscheidende Rolle gespielt hat und ob eine divergierende Selektion für unterschiedliche Nischen die wichtigste treibende Kraft hierfür war.

2.4 Die Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Evolution und Verbreitung von Arten

Aufgrund der überzeugenden Wirkung der natürlichen Selektion liegt es nahe anzunehmen, jede Art stelle die bestmögliche Anpassung an den jeweiligen Lebensraum dar, in dem sie vorkommt. Dieser Verlockung sollten wir widerstehen. Die Techniken zur Analyse und Datierung biologischer Überreste aus früheren Zeiten (insbesondere überlieferter Pollenkörner) versetzen uns zunehmend in die Lage festzustellen, inwieweit sich die gegenwärtige Verbreitung von Organismen als präzise lokale Anpassung an die heutigen Umweltbedingungen entwickelt hat oder sie ein Fingerabdruck dessen ist, was historisch vorhanden war. Zu einem erheblichen Teil sind Veränderungen des Klimas, vor allem während der Eiszeiten des Pleistozäns (in den vergangenen 2–3 Mio. Jahren), für die gegenwärtigen Verbreitungsmuster von Pflanzen und Tieren verantwortlich. Im Laufe der Klimaänderungen haben sich Populationen von Arten ausgebreitet und wieder zurückgezogen, wurden in isolierte Fragmente aufgeteilt und haben sich dann vielleicht wieder vereinigt. Vieles von dem, was wir in der derzeitigen Verbreitung von Arten erkennen, stellt eine Phase der Erholung von klimatischen Veränderungen in der Vergangenheit dar.

➤ **Zyklen der Vereisung sind wiederholt aufgetreten**

In den vergangenen 2–3 Mio. Jahren ist es auf der Erde überwiegend sehr kalt gewesen. Nachweise der Verteilung von Sauerstoffisotopen in Bohrkerne vom Meeresboden zeigen, dass es im Pleistozän wahrscheinlich nicht weniger als 16 eiszeitliche Zyklen gab, von denen jeder bis zu 125.000 Jahre dauerte (Abb. 2.16a). Jede Kaltzeit (glaziale Phase) dauerte vermutlich 50.000–100.000 Jahre, mit kurzen Intervallen von nur 10.000–20.000 Jahren, in denen die Temperaturen auf heutige Werte oder darüber anstiegen. Aus dieser Sicht sind die gegenwärtigen Floren und Faunen ungewöhnlich, weil sie sich in der warmen Endphase einer Reihe von ungewöhnlich katastrophalen Warmzeiten entwickelt haben.

➤ **Die Verbreitung von Bäumen hat sich seit der letzten Vereisung allmählich geändert**

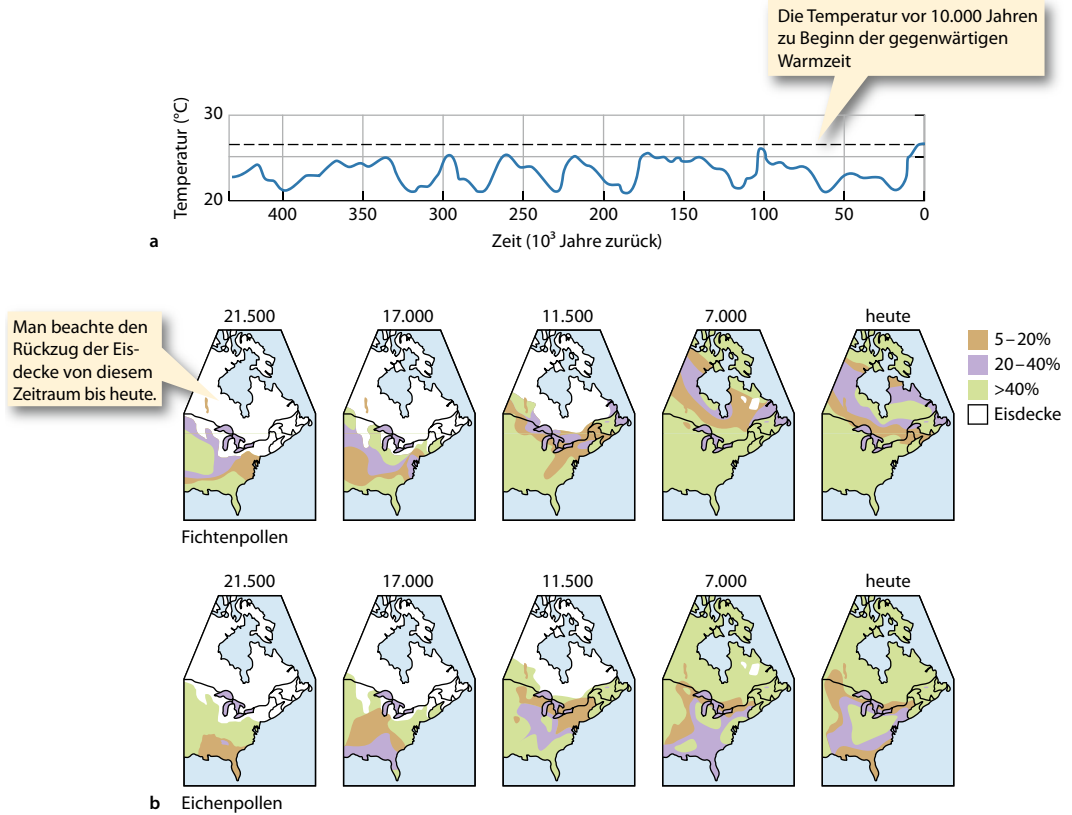
Während der 20.000 Jahre seit dem Höhepunkt der letzten Vereisung sind die globalen Durchschnittstemperaturen um ungefähr 8 °C angestiegen. Durch die Analyse von Pollen – besonders von verholzten Arten, welche den Hauptanteil an Pollen produzieren – lässt sich aufzeigen, wie sich die Vegetation während dieser Zeit verändert hat (Abb. 2.16b). Als sich das Eis immer mehr zurückzog, haben sich die verschiedenen Waldarten auf unterschiedliche Weise und mit unterschiedlicher Geschwindigkeit ausgebreitet. Für einige wie die Fichten im Osten Nordamerikas bedeutete dies eine Verdrängung in neue Breitengrade; bei anderen wie den Eichen kam es eher zu einer Ausbreitung.

Für die postglaziale Ausbreitung der Tiere, die in den sich verändernden Wäldern lebten, liegen uns keine so stichhaltigen Nachweise vor. Es gilt aber zumindest als sicher, dass viele Arten sich nicht schneller ausbreiten konnten als die Bäume, die ihre Nahrungsgrundlage darstellten. Manche der Tiere sind wohl immer noch dabei, zu ihren Nahrungspflanzen aufzuschließen, und ebenso kehren Baumarten nach wie vor in Gebiete zurück, in denen sie vor der letzten Vereisung vorkamen. Es ist eine irriige Annahme, unsere gegenwärtige Vegetation befinde sich in einer Art Gleichgewicht mit dem gegenwärtigen Klima (bzw. sei an dieses angepasst).

Selbst in Regionen, die nie vergletschert waren, lassen Pollenablagerungen komplexe Veränderungen in der Verbreitung erkennen. So zeigen beispielsweise in den Bergen des Sheep Range in Nevada verschiedene Gehölzarten unterschiedliche Muster der Höhenverschiebung ihrer Lebensräume bei verändertem Klima (Abb. 2.17). Die Artenzusammensetzung der Vegetation hat sich kontinuierlich gewandelt und ändert sich mit ziemlicher Sicherheit auch weiterhin.

➤ **Artenreiche Waldrefugien in den Tropen?**

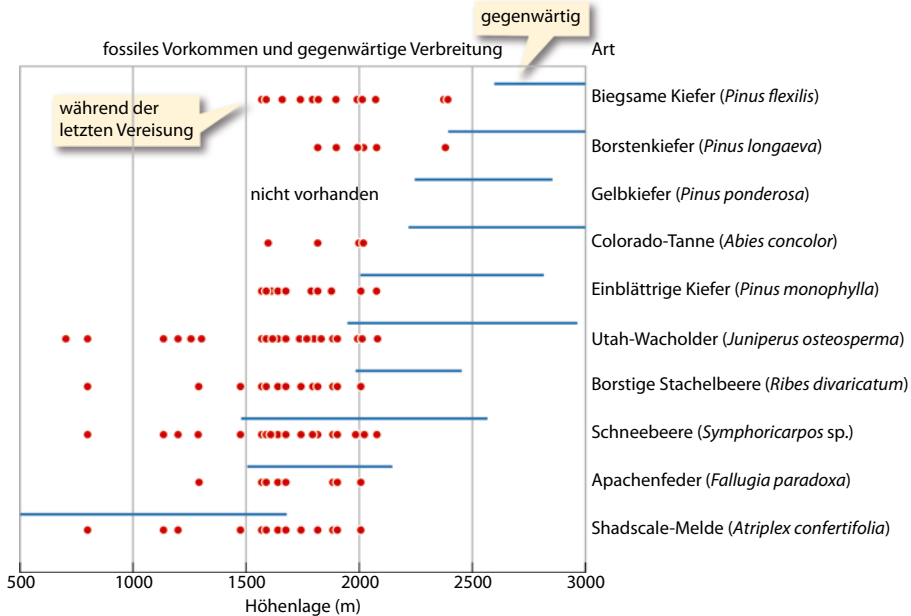
Für die Tropen sind die Aufzeichnungen der Klimaänderungen weitaus unvollständiger als für die gemäßigte Zone. Es wurde aber postuliert, dass sich die tropischen Wälder während kälterer, trockenerer glazialer Perioden auf kleinere Flecken zurückgezogen haben, umgeben von einem Meer aus Savannen. Hier



■ **Abb. 2.16** a Schätzungen der Temperaturschwankungen während der glazialen Zyklen im Laufe der letzten 400.000 Jahre. Die Schätzungen beruhen auf dem Vergleich von Sauerstoffisotopenverhältnissen in Fossilien aus ozeanischen Bohrkernen in der Karibik. So warme Perioden wie derzeit waren selten, während der letzten 400.000 Jahre herrschte überwiegend ein glaziales Klima (nach Emiliani 1966, Davis 1976). b Verbreitungsgebiete von Fichtenarten (oben) und Eichenarten (unten) in Nordamerika von vor 21.500 Jahren bis heute, rekonstruiert anhand der prozentualen Anteile der Pollen in Sedimenten. Man beachte, wie sich die Eisdecke in diesem Zeitraum zurückgezogen hat (nach Davis und Shaw 2001)

kam es dann zu verstärkter Artbildung und so entstanden die heutigen Hotspots des Endemismus. Für den Amazonasregenwald scheint diese Vorstellung mittlerweile weniger akzeptiert zu sein als früher, aber für andere Regionen ist sie allgemein anerkannt. Für die feuchten Tropen von Queensland im Nordosten Australiens ist es gelungen, anhand der heutigen Verbreitung von Wäldern die Verbreitung zu verschiedenen Zeiten zu rekonstruieren: (i) während des trocken-kühlen Klimas auf dem Höhepunkt der letzten Vereisung, als sich die Wälder am weitesten zurückgezogen hatten, (ii) während der feucht-kühlen Periode vor rund 7000 Jahren, als eine massive Ausdehnung der Wälder wahrscheinlich war, sowie (iii) für die feucht-warme Periode vor ungefähr 4000 Jahren,

als sich die Wälder vermutlich erneut zurückzogen (■ [Abb. 2.18a](#); Graham et al. 2006). Betrachtet man diese Verbreitungen, so kann man jeder Subregion des Waldes eine Stabilität zuordnen (■ [Abb. 2.18b](#)). Die stabilste ist jene, in der fast durchgehend Wald vorhanden war. Diese Stabilitäten kann man dann wiederum mit dem Artenreichtum (an Säugetieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien) in jeder Subregion vergleichen. Der Artenreichtum schien eindeutig dort am größten zu sein, wo die höchste Stabilität herrschte (■ [Abb. 2.18c](#)) – also dort, wo sich in der Vergangenheit Waldrefugien befanden. Nach dieser Interpretation kann man die heutige Verbreitung von Arten wiederum größtenteils eher als Zufälle der Geschichte ansehen (wo sich die Refugien befanden),



■ **Abb. 2.17** Die Verteilung von zehn Gehölzarten auf verschiedene Höhenlagen in den Bergen des Sheep Range in Nevada. Die roten Punkte stehen für fossile Nachweise, die blauen Linien für die gegenwärtige Verbreitung (nach Davis und Shaw 2001)

denn als präzise Anpassung der Arten an ihre sich verändernden Lebensräume.

➤ Die anthropogene globale Erwärmung durch den Treibhauseffekt vollzieht sich etwa hundertmal schneller als die postglaziale Erwärmung

Belege für Veränderungen der Vegetation nach dem letzten Rückzug der Vereisung lassen erahnen, welche Konsequenzen die globale Erwärmung (um 0,7 °C zwischen 1970 und 2010 sowie vermutlich weitere 3 °C in den nächsten 100 Jahren, sofern die Menschheit nicht bald drastisch dagegensteuert) aufgrund des kontinuierlichen Anstiegs der Treibhausgase in der Atmosphäre (► Kap. 12) wahrscheinlich haben wird. Allerdings sind die Größenordnungen sehr unterschiedlich. Die postglaziale Erwärmung um etwa 8 °C erfolgte über einen Zeitraum von rund 20.000 Jahren – betrug also 0,04 °C pro Jahrhundert, im Gegensatz zur gegenwärtigen Rate der globalen Erwärmung von 1,75 °C pro Jahrhundert. Die Veränderungen der Vegetation konnten nicht einmal mit der niedrigeren Rate Schritt halten. Nach heutigen Hochrechnungen für das 21. Jahrhundert müssten

Bäume ihr Areal pro Jahrhundert um 300–500 km verschieben – die typischen Raten in der Vergangenheit lagen dagegen bei 20–40 km pro Jahrhundert (in Ausnahmefällen bei 100–150 km). Auffällig ist, dass das einzige exakt datierte Aussterben einer Baumart im Quartär, nämlich der Fichte *Picea critchfeldii* vor rund 15.000 Jahren, in eine Zeit besonders rascher postglazialer Erwärmung fiel (Jackson und Weng 1999). Sicherlich könnten noch raschere Veränderungen zukünftig zum Aussterben zahlreicher weiterer Arten führen (Davis und Shaw 2001).

2.5 Kontinentaldrift, parallele und konvergente Evolution

➤ Die Landmassen der Erde haben sich verschoben ...

Die Muster der Artbildung, wie sie auf Inseln auftreten, zeigen sich in noch größerem Maßstab bei der Verbreitung von Arten und höheren taxonomischen Kategorien über ganze Kontinente hinweg. Biologen, besonders Alfred Wegener (1915), ernteten Hohn und Spott von Geologen und Geografen,

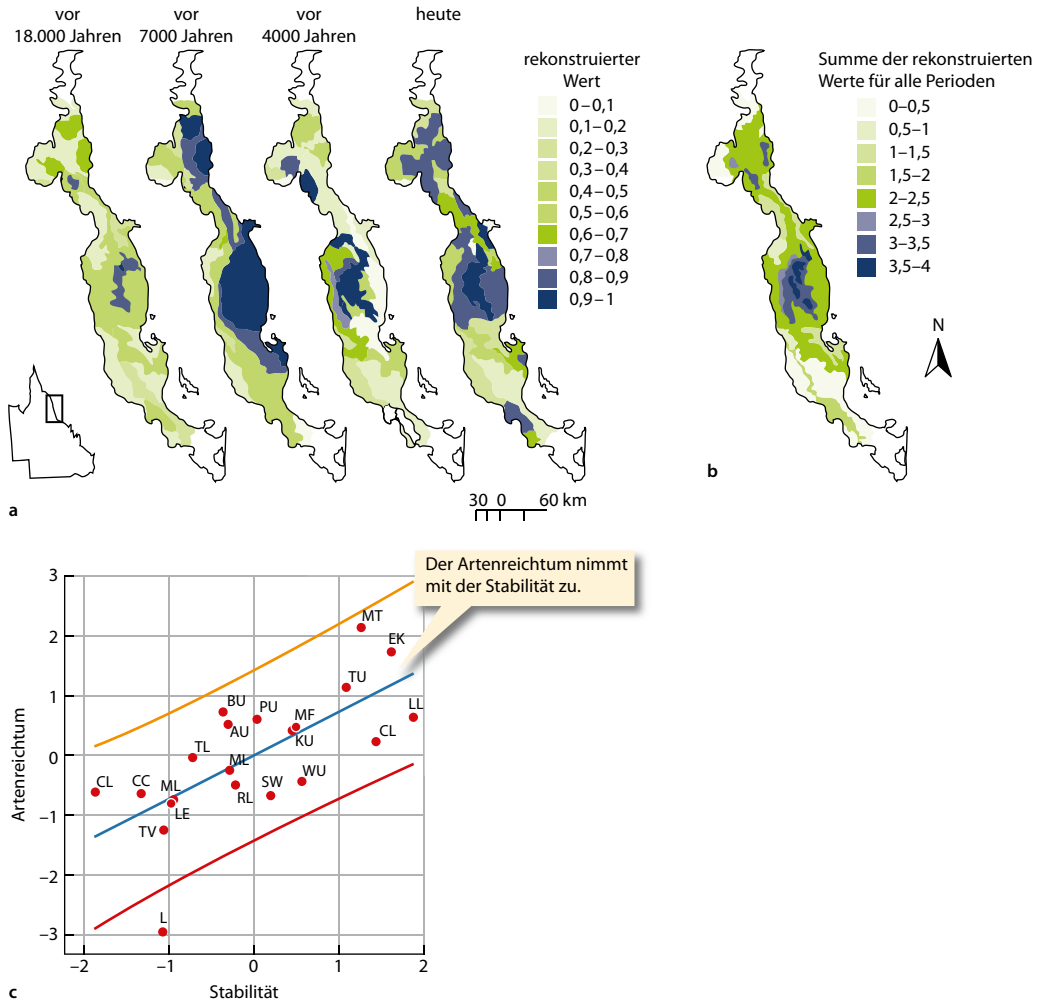


Abb. 2.18 **a** Anhand der klimatischen Bedingungen an 2000 zufällig ausgewählten Stellen in den heutigen bewaldeten Gebieten der feuchten Tropen von Queensland in Nordostaustralien (s. kleine Abbildung unten links) rekonstruierte man die Gesamtverteilung von Wäldern in der Region unter (von links nach rechts) trocken-kühlen (vor 18.000 Jahren), feucht-kühlen (vor 7000 Jahren), feucht-warmen (vor 4000 Jahren) und den gegenwärtigen klimatischen Bedingungen. Werte zwischen 0 und 1 zeigen an, mit welcher Wahrscheinlichkeit dem Modell zufolge an einer bestimmten Stelle Wald zu finden war. **b** Stabilität der Wälder, einfach berechnet als Summe der Werte in den vier Abbildungen von (a). **c** Der Artenreichtum an Säugetieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien einer bewaldeten Subregion nimmt mit der Stabilität zu. Der Nullpunkt bildet jeweils die Mitte der Achsen, weil sowohl die Stabilität als auch der Artenreichtum standardisiert wurden. Damit soll die Tatsache berücksichtigt werden, dass beide mit der Fläche der Subregion ansteigen. Die Beschriftungen der Punkte beziehen sich auf spezifische Subregionen, deren Namen und Lage dem Originalartikel zu entnehmen sind (nach Graham et al. 2006)

als sie vor einem Jahrhundert behaupteten, die Kontinente müssten sich verschoben haben und nicht die Organismen bei ihrer Ausbreitung. Letztendlich jedoch verlangten Messungen der Richtung der Magnetfelder der Erde genau dieselbe, auf den ersten Blick völlig unwahrscheinliche Erklärung, sodass die

Kritiker schließlich kapitulierten. Die Entdeckung, dass sich die tektonischen Platten der Erdkruste bewegen und damit Kontinente verschieben, versöhnte Geologen und Biologen wieder (**Abb. 2.19**). Während im Pflanzen- und Tierreich bedeutende evolutionäre Entwicklungen stattfanden, wurden

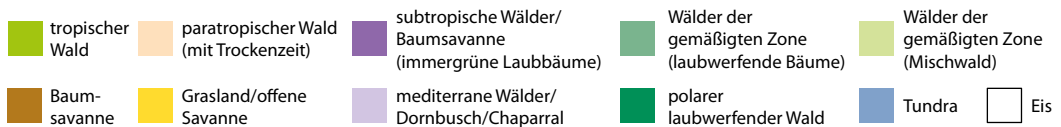
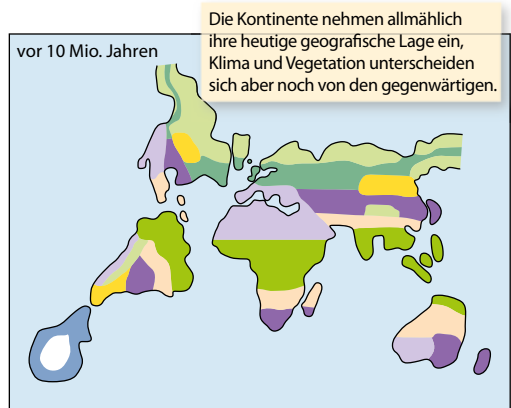
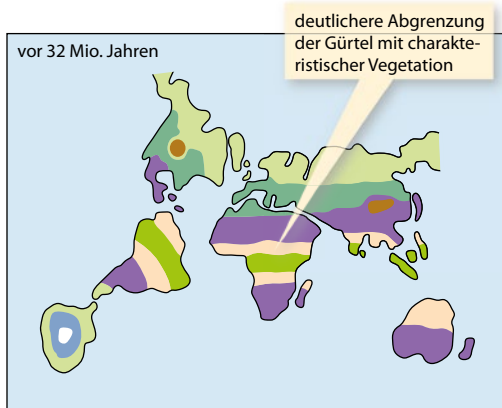
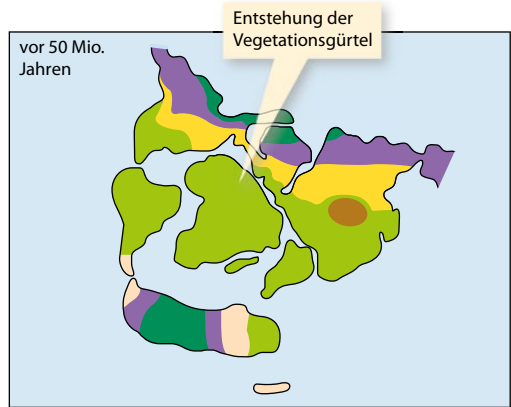
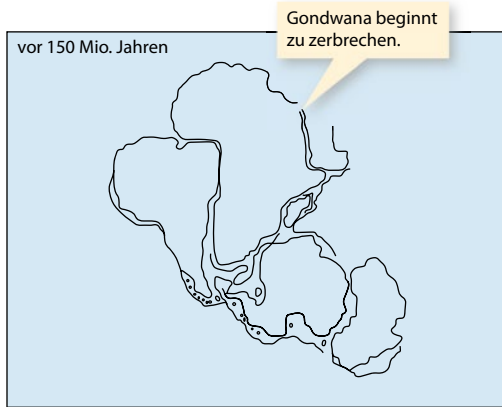
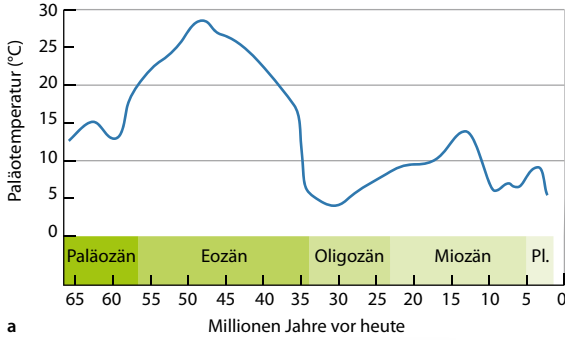
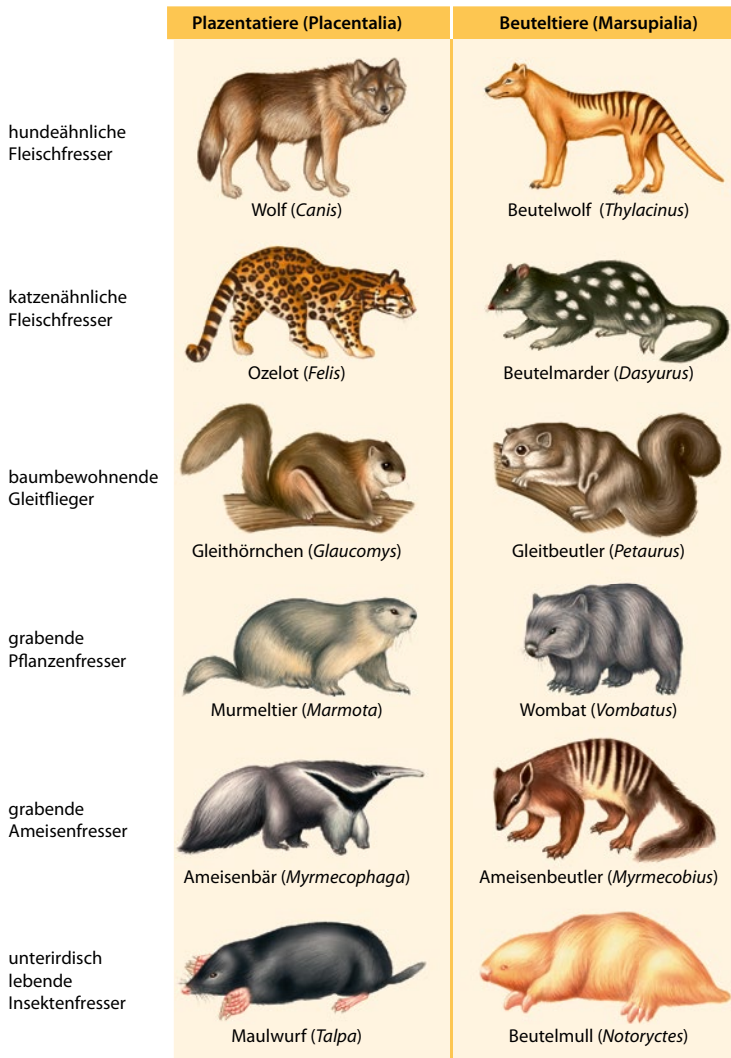


Abb. 2.19 a Temperaturveränderungen in der Nordsee im Laufe der letzten 60 Mio. Jahre. In diesem Zeitraum schwankte der Meeresspiegel erheblich und ermöglichte sowohl Pflanzen als auch Tieren, sich zwischen den Landmassen auszubreiten. Pl., Pleistozän. b–e Kontinentaldrift. b Vor etwa 150 Mio. Jahren begann der alte Superkontinent Gondwana zu zerbrechen. c Vor rund 50 Mio. Jahren (im frühen mittleren Eozän) hatten sich erkennbar unterschiedliche Gürtel mit charakteristischer Vegetation herausgebildet. d Vor 32 Mio. Jahren (im frühen Oligozän) waren diese dann deutlich voneinander abgegrenzt. e Vor 10 Mio. Jahren (im frühen Miozän) hatten die Kontinente schon weitgehend ihre heutige geografische Lage eingenommen, zeichneten sich aber im Vergleich zu heute durch völlig andere Klimabedingungen und Vegetation aus. Die Lage der antarktischen Eiskappe ist stark schematisiert (verändert nach Janis 1993, Norton und Sclater 1979 und anderen Quellen)

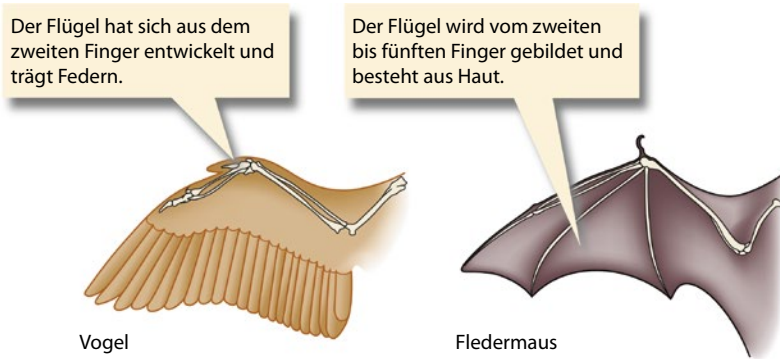


■ **Abb. 2.20** Parallele Evolution von Beuteltieren und plazentalen Säugetieren. Die Artenpaare ähneln sich in Aussehen und Körperbau und gewöhnlich (aber nicht immer) auch in ihrer Lebensweise

ihre Populationen aufgespalten und getrennt und die Landmassen verschoben sich durch verschiedene Klimazonen. Währenddessen kam es zu Temperaturveränderungen in weitaus größerem Ausmaß als bei den eiszeitlichen Zyklen im Pleistozän.

➤ **... und zur Aufspaltung von Populationen geführt, die sich dann unabhängig voneinander in paralleler Evolution entwickelt haben**

Die belegte Verschiebung der großen Landmassen auf der Erdoberfläche erklärt viele Muster in der Verbreitung von Arten, die ansonsten nur schwer nachvollziehbar wären. Ein klassisches Beispiel hierfür liefern Plazentatiere und Beuteltiere. Die Beuteltiere erreichten das Gebiet des heutigen australischen Kontinents in der Kreidezeit (vor rund 90 Mio. Jahren; s. ■ [Abb. 2.19](#)). Damals waren die einzigen anderen dort vorkommenden Säugetiere die seltsamen, eierlegenden Kloakentiere (heute nur noch durch die Schnabeligel



■ **Abb. 2.21** Konvergente Evolution: Die Flügel von Fledermäusen und Vögeln sind analog, nicht homolog. Sie haben einen unterschiedlichen Bau, wie die Beschriftung verdeutlicht (nach Ridley 1993)

und das Schnabeltier vertreten). Die anschließende Abspaltung von Australien verhinderte, dass später die auf den anderen, inzwischen recht deutlich voneinander getrennten Kontinenten entstandenen höheren plazentalen Säugetiere hierher einwanderten. Unter den australischen Beuteltieren vollzog sich dann der evolutionäre Prozess der Radiation – in vieler Hinsicht verlief diese parallel zu derjenigen, die unter den Plazentatieren auf anderen Kontinenten stattfand (■ **Abb. 2.20**). Man kann sich kaum der Vorstellung entziehen, dass die geografisch voneinander getrennten Lebensräume der Plazentatiere und der Beuteltiere ähnliche ökologische Nischen bereithielten, in welche die Evolution die ökologischen Äquivalente genau einpasste. Da die Diversifizierung der beiden Gruppen von einer gemeinsamen Ahnenlinie ausging und beide die gleiche Ausstattung an Möglichkeiten und Einschränkungen erbten, sprechen wir in diesem Fall von **paralleler Evolution**. Nochmals zur Betonung: Diese Arten leben in ihren heutigen Habitaten nicht einfach nur, weil sie an diese bestimmten Umweltbedingungen am besten angepasst sind, sondern auch aufgrund von zufälligen Ereignissen in der Erdgeschichte.

➤ Konvergente Evolution

Es gibt jedoch auch viele Beispiele für Organismen, die isoliert voneinander evolvierten und anschließend bemerkenswert ähnliche Formen, Verhaltensweisen oder Funktionen entwickelten. Solche Ähnlichkeiten sind besonders verblüffend, wenn Strukturen mit ganz unterschiedlichem

evolutionärem Ursprung vergleichbare Aufgaben übernehmen – das heißt, wenn diese Strukturen *analog* sind (ähnlich in der äußeren Form und Funktion), aber nicht *homolog* (also von äquivalenten Strukturen eines gemeinsamen Vorfahren abgeleitet). Wenn dies der Fall ist, spricht man von **Konvergenz** oder **konvergenter Evolution** (engl. *convergent evolution*). Ein klassisches Beispiel hierfür bilden die Flügel von Vögeln und Fledermäusen (■ **Abb. 2.21**).

2.6 Fazit

➤ Interpretation der Anpassung von Organismen an ihre Umwelt

Wenn wir bewundernd die Vielfalt komplexer Spezialisierungen betrachten, durch die Organismen an ihre verschiedenen Lebensräume angepasst sind, geraten wir leicht in Versuchung, jeden einzelnen Fall als Beispiel für evolvierte Perfektion anzusehen. Aber am Prozess der Evolution durch natürliche Selektion gibt es nichts, was Perfektion impliziert. Der Evolutionsprozess wirkt lediglich auf die vorhandene genetische Variabilität ein. Er begünstigt jene Formen der vorhandenen Vielfalt, die die größte biologische Fitness aufweisen, und diese Auswahl kann sehr eingeschränkt sein. Das Entscheidende an der natürlichen Selektion ist, dass Organismen sich an ihren Lebensraum anpassen, da sie „die am besten angepassten Verfügbaren“ sind oder „die bislang am besten Angepassten“ – sie sind nicht „die besten, die man sich vorstellen kann“.

Es ist besonders wichtig zu erkennen, dass sich auf der Erde Ereignisse in der Vergangenheit nachdrücklich auf die Gegenwart auswirken können. Unsere Welt wurde nicht so geschaffen, dass für jeden Lebensraum der Reihe nach alle Organismen getestet und dann so geformt wurden, dass jedes Lebewesen seinen festen Platz fand. Es ist eine Welt, in der Organismen oft aus Gründen, die zumindest teilweise historische Zufälle sind, in ihren jeweiligen Lebensräumen leben. Außerdem lebten die Vorfahren der Organismen, die heute um uns herum existieren, in völlig anderen Lebensräumen, als gegenwärtig vorhanden sind. Organismen sind in ihrer Evolution nicht frei und ungebunden – einige Eigenschaften ihrer Vorfahren sind ihnen eher wie ein Klotz am Bein und limitieren sie in der Wahl ihres heutigen Lebensraums oder in ihren Möglichkeiten. Es fällt nicht schwer, zu bewundern und zu bestaunen, wie fabelhaft Fische durch ihre Eigenschaften dazu geeignet sind, im Wasser zu leben. Aber genauso wichtig ist es zu betonen, dass gerade diese Eigenschaften es verhindern, dass Fische an Land leben.

Nachdem wir in diesem Kapitel den evolutionären Hintergrund für die gesamte Ökologie skizziert haben, werden wir in ► [Kap. 8](#) noch einmal auf bestimmte Themen der evolutionären Ökologie zurückkommen, insbesondere auf Aspekte der Coevolution, bei der interagierende Arten eine zentrale Rolle für die Evolution der jeweils anderen Art spielen. Da die Evolution aber den Hintergrund sämtlicher ökologischen Aspekte bildet, wird ihr Einfluss im gesamten Buch immer wieder erkennbar.

Zusammenfassung

Evolution durch natürliche Selektion

Charles Darwin und Alfred Russell Wallace stellten unabhängig voneinander die Hypothese auf, dass die natürliche Selektion die Kraft darstellt, welche einen Evolutionsprozess antreibt. Die Theorie der natürlichen Selektion ist eine ökologische Theorie. Das Fortpflanzungspotenzial lebender Organismen führt unausweichlich dazu, dass sie um die begrenzten Ressourcen konkurrieren müssen. Erfolg in dieser Konkurrenz wird daran

gemessen, ob ein Individuum in folgenden Generationen mehr Nachkommen hinterlässt als andere. Wenn sich diese Vorfahren in erblichen Merkmalen unterscheiden, dann verändern sich zwangsläufig die Eigenschaften von Populationen im Laufe der Zeit und es kommt zur Evolution. Die natürliche Selektion ist das Ergebnis von Ereignissen in der Vergangenheit – sie verfolgt weder Absichten noch Ziele.

Evolution innerhalb von Arten

Wir können natürliche Selektion innerhalb von Arten ablaufen sehen, wenn wir die innerartliche Variabilität über das geografische Verbreitungsgebiet der Spezies betrachten. Und selbst über sehr geringe Entfernungen können wir starke Selektionskräfte in Aktion beobachten und ökologisch spezialisierte Rassen oder Unterarten erkennen. Die evolutionären Reaktionen von Tieren und Pflanzen auf die Verschmutzung der Umwelt veranschaulichen, mit welcher Geschwindigkeit entwicklungsgeschichtliche Veränderungen ablaufen können. Das Gleiche gilt für Experimente zu Auswirkungen von Prädatoren auf die Evolution ihrer Beuteorganismen.

Die Ökologie der Artbildung

Natürliche Selektion führt normalerweise nicht zur Entstehung von Arten, es sei denn, sie ist mit einer reproduktiven Isolation von Populationen gekoppelt, wie sie beispielsweise auf Inseln vorkommt und durch die Darwinfinken auf den Galapagosinseln veranschaulicht wird. Von Biospezies oder biologischen Arten spricht man, wenn sich Populationen so weit auseinanderentwickelt haben, dass sie keine fruchtbaren Hybriden hervorbringen können, sofern sie aufeinandertreffen.

Die Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Evolution und Verbreitung von Arten

Vieles von dem, was wir in der heutigen Verbreitung von Organismen erkennen, ist weniger eine präzise, lokal evolvierte Anpassung

an die gegenwärtigen Lebensräume, als vielmehr ein Fingerabdruck erdgeschichtlicher Ereignisse. Verantwortlich für das gegenwärtige Verbreitungsmuster von Pflanzen und Tieren sind in erster Linie Klimaveränderungen, vor allem während der Kaltzeiten des Pleistozäns.

Kontinentaldrift, parallele und konvergente Evolution

Über größere erdgeschichtliche Zeiträume hinweg betrachtet ergeben viele Verbreitungen nur dann einen Sinn, wenn wir erkennen, dass während großer evolutionärer Entwicklungen die Populationen aufgespalten und getrennt wurden und die Landmassen sich über die Klimazonen hinweg verschoben haben. Nachweise dafür, mit welcher Mächtigkeit ökologische Kräfte die Evolutionsrichtung beeinflussen können, liefern Fälle von paralleler Evolution, bei der über lange Zeit von ihren gemeinsamen Vorfahren isolierte Populationen einem ähnlichen Muster der Diversifizierung folgten, sowie von konvergenter Evolution, bei der Populationen, die von ganz unterschiedlichen Vorfahren abstammen, ganz ähnliche Gestalten und Verhaltensweisen entwickelten.

6. Was hat die Darwinfinken von Galapagos zu so idealen Studienobjekten für die Erforschung der Evolution gemacht?
7. Worin besteht der Unterschied zwischen konvergenter und paralleler Evolution?

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Was ist Ihrer Meinung nach der wesentliche Unterschied zwischen natürlicher Selektion und Evolution?
2. Überprüfen Sie die Nützlichkeit und Anwendbarkeit des biologischen Artkonzepts für eine Reihe von Organismengruppen, darunter eine häufige Pflanzenart, eine seltene, für den Artenschutz interessante Tierart und ein Bodenbakterium.
3. Der Prozess der Evolution kann zum einen interpretiert werden als Optimierung der Anpassung zwischen Organismen und ihrer Umwelt, zum anderen als Einengung und Beschränkung ihrer Möglichkeiten. Erörtern Sie, ob diese beiden Interpretationen im Widerspruch zueinander stehen.

? Aufgaben zur Wiederholung

1. Welchen Beitrag leistete Thomas Malthus zu Darwins und Wallace' Ideen zur Evolution?
2. Warum stellt das „Überleben des Stärksten“ (*survival of the fittest*) nur eine sehr unbefriedigende Beschreibung der natürlichen Selektion dar?
3. Worin liegen die wesentlichen Unterschiede zwischen natürlicher Selektion und der Selektion, wie sie Pflanzen- und Tierzüchter betreiben?
4. Was versteht man unter reziproken Transplantationen? Warum sind sie für ökologische Untersuchungen so wertvoll?
5. Ist die sexuelle Selektion, wie man sie bei Guppys beobachtet, etwas anderes als die natürliche Selektion oder nur ein Teil davon?

Ökologie

Begon, M.; Howarth, R.W.; Townsend, C.R.

2017, XIV, 599 S. 432 Abb., 424 Abb. in Farbe.,

Softcover

ISBN: 978-3-662-49905-4