

Gottfried Hofbauer

Evolutionstheorie und Erdgeschichtsforschung – Kritische Überlegungen zu einem schwierigen Verhältnis

Zusammenfassung

Im Folgenden wird die Struktur der Evolutionstheorie näher betrachtet. Dabei wird gezeigt, dass sie in vieler Hinsicht Gemeinsamkeiten mit der Geologie hat, indem sie ihre methodologischen Grundlagen, aber auch viele ihrer Probleme teilt. Merkwürdigerweise wird mit einigen dieser Probleme in der Evolutionstheorie anders umgegangen als in der Erdgeschichtsforschung, die den Spagat zwischen erdgeschichtlicher Makroperspektive und gegenwartsbezogener Mikroperspektive in produktiverer Weise zu bewältigen scheint.

Die Erdgeschichtsforschung hat seit Darwin viele Aspekte herausgearbeitet, die von der Evolutionstheorie nicht immer zufriedenstellend erklärt werden können oder gar zu wichtigen Aussagen in Widerspruch stehen. So wird häufig die morphologische Stabilität von Arten beobachtet, ganze Organismengruppen können in kürzester Zeit durch Massensterben ausgelöscht werden, und Bakterien – als die allgegenwärtige, schon von Beginn des Lebens an dominierende Lebensform – bilden durch gegenseitigen Austausch von Genen neue Arten.

Die Evolutionstheorie wird, so die Folgerung aus dieser Betrachtung, nicht zu einer Theorie mit umfassender Erklärungskraft werden können, ohne solche in der Erdgeschichte (und natürlich der Mikrobiologie!) dokumentierten Zeugnisse zu berücksichtigen. Die bisher als ausreichend dargestellten Wirkungsprinzipien „Adaption durch Natürliche Selektion“

müssten möglicherweise ergänzt oder zumindest in ihrer Bedeutung differenzierter gefasst werden. Es kann aber nicht ausgeschlossen werden, dass erweiterte Erklärungsansprüche – sei es in molekularbiologischer Hinsicht, sei es in der Verknüpfung der Evolution mit der Umweltentwicklung der Erde – zu neuen theoretischen Ansätzen führen.

Die anhaltende Ausgestaltung der erdgeschichtlichen Perspektive verstärkt das Bild von der Evolution als komplexe Geschichte. Sollte die Evolution als Theorie – gerade wegen der vielen Fortschritte und neuen Einblicken in ihre Wirkungsweise – nicht mehr in überzeugender Weise auf nur wenige Wirkungsprinzipien reduziert werden können, dann würde die Evolution noch immer ihren Zusammenhang wahren können, wenn sie einfach als Naturgeschichte erzählt wird.

1. Die Evolutionstheorie ist kein abgeschlossenes Erklärungssystem

Vornweg gilt es klarzustellen, dass die **Evolution** als entwicklungsgeschichtlicher Prozess eine nicht zuletzt auch von der Erdgeschichtsforschung zuverlässig bestätigte Tatsache ist. Die Zeugnisse, die die Paläontologie in zeitlich geordneter Reihenfolge dafür vorlegen kann, waren schon zu Darwins Zeit so eindeutig, dass sie als eine der wesentlichen Erfahrungsgrundlagen für seine Theorie der Evolution dienten: das Aussterben und Erscheinen nicht nur verschiedener Spezies, sondern ganzer Tiergruppen war als Bild von der Entwicklungsgeschichte im Verlauf der ersten Hälfte

des 19. Jahrhunderts immer deutlicher geworden.

Es ist ebenso eine Tatsache, dass DARWIN selbst seine Vorstellungen über die Wirkungsmechanismen der Evolution als „Theorie“ bezeichnet hat, und der Begriff **Evolutionstheorie** seit jener Zeit aus Wissenschaft wie auch Kulturgeschichte nicht mehr wegzudenken ist. Dennoch folgt aus dem allgegenwärtigen Gebrauch des Begriffes Evolutionstheorie nicht, dass die damit verbundenen Aussagen tatsächlich die Qualität einer Theorie haben oder die Evolution damit in hinreichender Weise erklärt werden kann (zu den Bedeutungen des Begriffes „Theorie“ siehe SEIFFERT & RADINSKY 1989; speziell für die Geowissenschaften ENGELHARDT & ZIMMERMANN 1982).

Man kann beobachten, dass der Begriff „Evolutionstheorie“ im alltäglichen Sprachgebrauch unterschiedliche Bedeutungen hat. Viele verstehen darunter in sehr allgemeiner Weise nur, dass Evolution als natürlicher Entwicklungsprozess stattgefunden hat, ohne dass ein Schöpfer oder andere metaphysische Aspekte hinzu gedacht werden müssen. In dieser Perspektive bedeutet die Bezeichnung „Evolutionstheorie“ einfach das gleiche wie „Evolution“ oder „natürliche Entwicklungsgeschichte des Lebens“.

Jene, die sich in wissenschaftlicher Weise mit der Evolutionstheorie auseinandersetzen, verbinden damit eine konkrete Vorstellung von bestimmten Erklärungsansätzen. Ausgehend von DARWIN, wird die **Anpassung** (Adaption) der Organismen durch **Natürliche Selektion** als wesentliches Element der Theorie angesehen. Damit aus Ausgangsformen neue Arten

entstehen können, ist eine Variation in den Merkmalen der Individuen allerdings notwendige Voraussetzung. Diese Variation soll im Laufe der Zeit dazu führen, dass sich nicht nur neue Arten bilden können, die ihren Bauplan im Wesentlichen mit dem Vorgänger teilen (wie z.B. Menschen aus anderen Primaten), sondern – über entsprechend längere Zeiträume – auch solche, die im Laufe der weiteren Entwicklung neue, von den Vorgängern wesentlich abweichende Baupläne aufweisen. Wenn wir im Folgenden von der Evolutionstheorie sprechen, ist damit die eng an DARWIN anschließende **Synthetische Evolutionstheorie** gemeint, wie sie um die Mitte des 20. Jahrhunderts formuliert und in Lehrbüchern bis heute Standard ist. Als jüngere Darstellung kann z.B. die Zusammenfassung von ERNST MAYR (*Das ist Evolution*, 2005) gelten¹.

Genauer betrachtet, gibt es aber zu vielen wichtigen Aspekten der Evolution keinen wissenschaftlichen Konsens. Dazu kommt, dass gerade in den letzten drei Jahrzehnten viele grundlegende neue Aspekte herausgearbeitet wurden, die das Arsenal möglicher Evolutionsmechanismen in nachhaltiger Weise erweitern und auch verändern könnten (GOLDENFIELD & WOESE 2007, CARROLL 2008, LAWTON 2009). Warum auch sollten ausgerechnet die Vorstellungen zur Evolution von dem im Lauf der Wissenschaften allgegenwärtigen Prozess der Erweiterung, der Korrektur oder gegebenenfalls auch der radikalen Neuformulierung verschont bleiben?

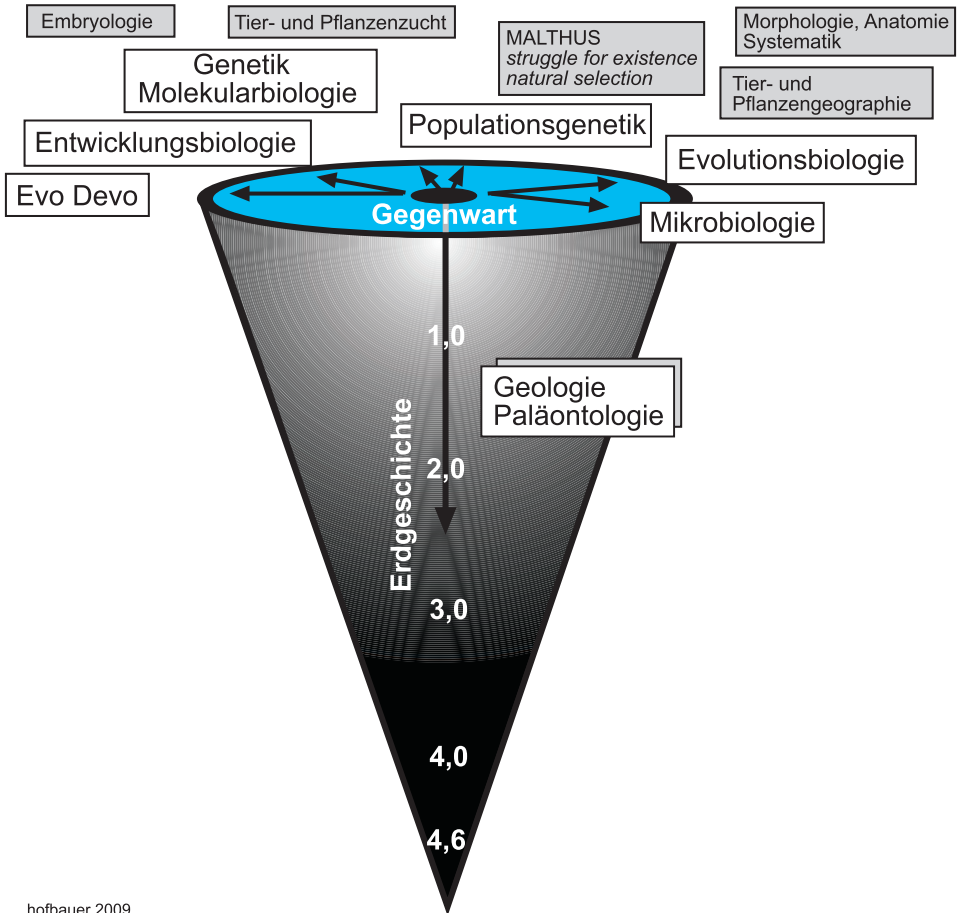
2. Die Position der Erdgeschichtsforschung in der Evolutionstheorie

Die Evolutionstheorie hat viele Wurzeln. Eine

¹ Die **Synthetische Evolutionstheorie** verdankt diese Bezeichnung der Erweiterung der Theorie Darwins durch Erkenntnisse der Genetik. DARWIN brauchte zwar die Variation, um der Natürlichen Selektion eine sinnvolle Auswahl zu ermöglichen, doch hatte er keine präzise Vorstellung, wodurch diese Variationen von der Eltern- zur Kindergeneration verursacht wurden. DARWIN dachte an die Möglichkeit von Umwelteinflüssen, die bei der Entwicklung der Eltern- und Kindergeneration ja niemals völlig identisch sein können. Erst mit der wissenschaftlichen Genetik – und natürlich auch der Prägung des Begriffes „Gen“ – wurden in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts die Gründe für die Variation deutlich: bei der Rekombination der Geschlechtszellen kommt es stets zu neuen Variationen.

wesentliche Charakteristik der Forschungen zur Evolution ist der Umstand, dass sie schon von Beginn an aus mehreren wissenschaftlichen Perspektiven betrieben wurde (Abb. 1).

Dies ist Ausdruck der Komplexität des Gegenstandes, aber zugleich auch Grund dafür, dass im Ringen um eine Evolutionstheorie nicht generell in einer Sprache und mit gleicher Ge-



hofbauer 2009

Abb.1: Die Evolutionstheorie hat viele Wurzeln und Perspektiven

Schon DARWIN hat in seinem *Origin of Species* (1859) Argumente aus verschiedensten Bereichen herangezogen (siehe die dunkel hinterlegten Felder), sowie in umfangreicher Weise auch aus der **Geologie** und **Paläontologie** (heute auch **Paläobiologie** genannt). Letztere beschäftigen sich als Einzige mit den konkreten, aus der Erdgeschichte überlieferten Zeugnissen der Evolutionstheorie. Gerade in den letzten Jahren und Jahrzehnten haben sich völlig neue Wissensfelder entwickelt. So hat die **Mikrobiologie** mit Erforschung der Bakterien in Hinblick auf die Evolutionstheorie eine völlig neue Dimension erschlossen. Die **Molekularbiologie**, die in einer ersten Phase (etwa bis zur Entschlüsselung der DNA durch WATSON & CRICK 1953) die genetischen Grundlagen der modernen Synthetischen Evolutionstheorie mit entwickelt hat, ist in einer zweiten, gegenwärtig hoch produktiven Phase dabei, die ehemalige Embryologie unter dem neuen Titel **Evolutionäre Entwicklungsbiologie (Evo Devo)** zur neuen Schlüsseldisziplin der Evolutionstheorie zu machen.

wichtung gesprochen wird. In der Forschungsgeschichte lässt sich unter diesen Disziplinen nicht selten auch polemische Konkurrenz beobachten.

Eine besondere Rolle unter den an der Evolution arbeitenden Wissenschaften spielt die Erdgeschichtsforschung, denn sie ist die einzige Disziplin, die sich mit dem tatsächlichen Verlauf der Evolution, also der in den Sedimentgesteinen dokumentierten Entwicklungsgeschichte des Lebens befasst. Bestimmte Aspekte der Evolution lassen sich allein aus ihrer Perspektive erfassen: die **Geschwindigkeit** wie auch das **Muster** der natürlichen Entwicklungsgeschichte, auch die **konkrete Existenz** heute ausgestorbener Gruppen (wie etwa der Ammoniten, Trilobiten oder Saurier) wäre uns ohne die Erdgeschichtsforschung verborgen (GOULD 1994).

Ein weiterer, in der Diskussion um die Evolutionstheorie meist vernachlässigter Aspekt besteht darin, dass die Entwicklungsgeschichte des Lebens nicht nur als „Evolutionstheorie“ in ihren wesentlichen Mechanismen erklärt, sondern auch als Geschichte erzählt werden kann. **Die konkrete Entwicklung des Lebens als Geschichte lässt sich nicht durch die Evolutionstheorie ersetzen**, welche ja auf die Darstellung der allgemeinen Wirkungsmechanismen zielt. Mit der Kenntnis dieser Mechanismen lässt sich der Weg der Evolution nur „an sich“ – als ein natürlicher, weil durch natürliche Selektion gesteuerter Prozess – erklären, aber nicht als der verschlungene wie vielfach differenzierte Weg, wie er aus dem Blickwinkel der Erdgeschichtsforschung tatsächlich eingeschlagen wurde.

Anders gesagt: aus den von der Evolutionstheorie genannten Wirkungsprinzipien ergibt sich keinesfalls mit Notwendigkeit, dass die organische Welt so geworden ist, wie sie heute aussieht, dass es zur Entwicklung von Schnabeltieren, Ameisenlöwen, Sauriern, Vögeln oder auch Menschen kommen musste. Angesichts der Kraft der historischen Tatsache verblasst bekanntlich jede Theorie.

Die Position der Erdgeschichtsforschung sollte deshalb – so könnte man denken – unter den an der Evolutionstheorie arbeitenden Disziplinen eine starke sein: sie allein liefert die Fakten zur Evolution, wie sie tatsächlich stattgefunden hat. Aber die **Erdgeschichtsforschung leidet an einigen schwerwiegenden methodologischen Schwächen**: Seit DARWIN wird ihr nur bedingte Aussagekraft zugesprochen, denn die Fossilfunde seien zu lückenhaft; außerdem sei die zeitliche Auflösung der Funde zu unpräzise, um daraus zuverlässige Folgerungen für die Mechanismen der Evolution gewinnen zu können. In Anschluss an DARWIN wurde die **Evolutionstheorie** deshalb vor allem von der **Evolutionstheorie** formuliert, wobei im Laufe der letzten Jahrzehnte die **Molekular- und Mikrobiologie** als Laborwissenschaften zunehmend Gewicht erhielten und inzwischen die Führung übernommen haben.

Im Hinblick auf die Evolution dominieren in den Wissenschaftsjournalen Beiträge aus der Mikrobiologie, Evolutionären Entwicklungsbiologie (Evo Devo) und Molekularbiologie. Die Evolutionstheoretiker, traditionell aus dem Metier der biologischen Feldforschung kommend (wie etwa der Ornithologe Ernst MAYR oder der Zoologe Richard DAWKINS), versuchen in dieser Entwicklung die dominante Rolle der Evolutionstheorie weiter zu behalten, indem sie diese neuen Ergebnisse in ihre Bücher einarbeiten und dabei betonen, dass die natürliche Selektion als erklärendes Wirkungsprinzip unverändert ihr Erklärungspotential bewahrt (MAYR 2005, DAWKINS 2008).

In jüngerer Zeit greift die Molekularbiologie insofern in den Gegenstandsbereich der Erdgeschichtsforschung ein, als sie mit Hilfe einer **molekularen Uhr** konkrete Zeitangaben über die Ursprünge bestimmter Entwicklungslinien versucht. Diese Zeitangaben stützen sich auf relative Unterschiede, die im Genom oder in Zellbausteinen verwandter Arten feststellbar sind. Setzt man voraus, dass die genetischen Veränderungen gleichförmig erfolgt sind, dann

kann man ein Maß für die Geschwindigkeit dieser Veränderungen abschätzen. Mit Hilfe dieser „molekularen Uhr“ ist es daher möglich, numerische Zeitangaben zur Abspaltung von gemeinsamen Vorfahren zu machen.

Die molekulare Uhr baut jedoch auf die Annahme einer gleichförmigen Veränderung des Genoms oder molekularer Gruppen auf. Dies kann aber nicht als selbstverständlich vorausgesetzt werden. Es hat sich außerdem gezeigt, dass die Ergebnisse der molekularen Zeitbestimmung eine beträchtliche Abhängigkeit von der jeweiligen Methodik zeigen: Welche Genabschnitte, welche molekularen Bausteine bilden die geeignetste Grundlage? Erdgeschichtliche Zeugnisse als Mindestdatum für das Erscheinen bestimmter Formen sind daher eine unverzichtbare Orientierung, mit denen allein sich die Methoden der molekularen Zeitbestimmung selektieren, optimieren und kalibrieren lassen (BENTON & DONOGHUE 2007, HUG & ROGER 2007).

Indem molekulare Daten auf der einen und fossile Zeugnisse auf der anderen Seite nicht zu völlig voneinander abweichenden Bildern von der Entwicklungsgeschichte des Lebens kommen, stützen sie sich aber auch zugleich gegenseitig (BENTON & DONOGHUE 2007). Damit wird nicht nur die Methodik der „molekularen Uhr“ als ein im Prinzip brauchbarer Ansatz bestätigt, sondern auch die weitgehende Zuverlässigkeit der Fossilfunde, die von manchen Skeptikern nach wie vor in Zweifel gezogen wird (PETERS 2005). Aus dem gegenseitigen Abgleich molekularbiologischer Methoden mit den Fossilien wird die molekulare Uhr möglicherweise weiter an Präzision gewinnen und mit stärkerem Vertrauen auch für Arten oder Gruppen herangezogen werden können, bei denen mangels ausreichender fossiler Zeugnisse keine Kalibrierung möglich ist.

3. „Aussterben“ mit oder ohne Nachkommen

RICHARD DAWKINS, ein aus der Evolutionsbiologie (konkret aus der Zoologie) kommender, intelligenter Provokateur, formuliert deren Vorrang gegenüber der Fossildokumentation besonders zugespitzt: *„Obwohl Fossilien so faszinierend sind, wissen wir auch ohne sie erstaunlich viel über unsere Evolutionsvergangenheit. Angenommen, alle Fossilien würden plötzlich wie durch Zauberhand verschwinden. Selbst dann würde die vergleichende Untersuchung der heutigen Lebewesen zweifelsfrei belegen, dass wir eine Evolutionsvergangenheit haben und dass alle Lebewesen verwandt sind. Die Art und Weise, wie ähnliche Muster – insbesondere bei den Gensequenzen – unter den biologischen Arten verteilt sind, spricht dafür, aber auch die Verteilung dieser Arten auf den Kontinenten und Inseln. Die Fossilien sind eine Zugabe. Eine sehr willkommene Zugabe, natürlich, aber unentbehrlich sind sie nicht“* (2008, S. 30).

Ohne diese „willkommenen Zugaben“ könnte DAWKINS aber nicht dicke Bücher wie „Geschichten vom Ursprung des Lebens“ schreiben, denn er wüsste dann nichts von Sauriern, Ammoniten, Trilobiten und anderen ausgestorbenen Entwicklungslinien, ohne die sein Evolutionsbericht nicht nur bedeutend weniger Umfang, sondern auch wesentliche substantielle Lücken hätte.

Fossilien sind nämlich nicht nur Illustration der Entwicklungsgeschichte, sondern auch Zeugnisse von Prozessen oder Ereignissen, die sich **nicht** aus den Wirkungsprinzipien der Evolutionstheorie ableiten lassen.

So lassen sich auch bestimmte Formen des Aussterbens nur aus den erdgeschichtlichen Zeugnissen rekonstruieren. Dass eine Art aus der anderen durch graduelle Veränderung der Merkmale hervorgeht und so Züge annimmt, dass sie als neue Art bezeichnet werden kann, ist elementarer Gedanke der Evolutionstheorie: demnach haben alle lebenden Arten Vorläuferarten, aus denen sie durch graduelle

Entwicklung hervorgegangen sind. Diese Vorläuferarten sind aber nur in dem Sinn „ausgestorben“, als sie sich im Laufe der Zeit in Populationen mit deutlich anderen Merkmalen fortentwickelt haben (phyletische Evolution, Abb. 2 links).

Aber wenn in der Gegenwart keine Nachfolger von Vorläuferarten zu finden sind, dann kann man auch nicht auf solche Vorläufer zurückschließen. Eine bestimmte Form von Aussterben lässt sich deshalb nur aus Fossilien nachweisen: jene Arten, die keine Nachfolger haben, sind in weit radikalerer Weise ausgestorben als jene, die ihr Erbgut an heute lebende Arten weitergeben konnten. Stellen wir uns vor, in der weiteren Entwicklung der Gruppe der „Katzen“ (Luchs, Puma, Löwe, Tiger etc.) entwickelt sich aus einer Population der Art „Puma“ nach geografischer Trennung von den anderen Puma-Populationen ein neuer Morphotypus, den wir „Langohr-Puma“ nennen. Aber was geschieht mit der Ausgangsart „Puma“? Sie kann (a) bald nach der Abspaltung des Langohr-Pumas aussterben, sie kann (b) ohne wesentliche morphologische Veränderung weiter bestehen, sie kann (c) eine bestimmte Zeit weiter bestehen und dann aussterben, sie kann sich (d) morphologisch zu einem Typus entwickeln, den man als neue Art bezeichnen kann, und schließlich (e) könnte diese neue Art dennoch irgendwann aussterben. Von den Fällen (c) und (e) kann nur die Erdgeschichte berichten: allein dieser Bericht würde eine Information über das Muster der Evolution der Entwicklungslinie der Pumas enthalten und darüber hinaus auch eine allgemeine Information über den tatsächlichen Mechanismus der Evolution.

Es gibt aber noch eine dritte Art von „Aussterben“. Stellen wir uns vor, dass nicht nur Puma und Langohr-Puma, und mit diesen beiden zugleich die ganze Linie der Pumas ausstirbt, sondern auch alle anderen „Katzen“. Wäre dies im Verlauf der Erdgeschichte geschehen, dann wüssten wir ohne Fossilien nicht nur gar nichts

von der ehemaligen Existenz der Katzen, sondern auch nicht, dass sogar ganze Tiergruppen aussterben können. Wenn wir nun für „Katzen“ die ausgestorbenen Gruppen der Dinosaurier, Ammoniten oder Trilobiten einsetzen, dann wird deutlich, dass diese umfassende Art von Aussterben tatsächlich möglich war (siehe Abschnitt 7.3: Massensterben).

Das Verschwinden ganzer Gruppen ist von der Evolutionstheorie aber nicht nur nicht vorhersagbar, sondern auch nicht plausibel zu erklären. Die Wirkungsprinzipien der Adaptation durch Natürliche Selektion geben uns keine Vorstellung davon, wie es möglich sein soll, dass ganze Organismen-Gruppen verschwinden: hat die Anpassung durch Natürliche Selektion so versagt, dass es tatsächlich keiner der vielen Arten einer Gruppe gelingen konnte, Nachfolger-Populationen zu hinterlassen?

4. Evolutionstheorie und Geologie sind von ähnlicher Struktur

Das Thema dieses Abschnitts mag auf den ersten Blick abwegig klingen, ist aber gut fundiert und für das Verständnis der Evolutionstheorie wesentlich. Die Analogie besteht im Kern darin, dass beide Wissenschaften aus der Erforschung gegenwärtiger Prozesse – sei es in der Natur oder im Experiment – erklären möchten, wie sich das gegenwärtige Bild der Erde bzw. ihrer Bewohner im Laufe der Erdgeschichte herausgebildet hat (ENGELHARDT & ZIMMERMANN 1982, HOFBAUER 2001, KÖTTER 2001, 2009).

Genauer betrachtet besteht in diesem Zusammenhang das Problem, dass in der Gegenwart nur solche Prozesse und Wirkungsmechanismen *direkt* beobachtbar sind, die auch in einer gegenwärtig wahrnehmbaren Geschwindigkeit verlaufen. Langsame Prozesse wie Abtragung, Landhebung oder -senkung, die Bewegung der tektonischen Platten, und natürlich auch die Evolution des Lebens, sind daher in der Gegenwart gleichsam nur hypothetisch oder in Teilaspekten zu fassen und werden als Prozess insgesamt erst vorstellbar, wenn man

sie aus der Zeitperspektive der Erdgeschichte in ihrer Wirkung einzuschätzen versucht.

Dabei entstehen Fragen wie: ein tiefangeschnittenes, breites Tal mit einem kleinen Bach – lässt sich dessen Entstehung durch die gegenwärtig beobachtbare Arbeit des Baches erklären? Vielleicht ja, aber reichen die gegenwärtig beobachtbaren Abflussraten? Und wenn es doch ein anderer Wirkungsmechanismus gewesen war? Erst Jahre, nachdem die Frage nach der Entstehung der Täler in dieser Weise gestellt wurde, wurde deutlich, dass auch Gletscher die mögliche Ursache sein könnten. Uns zeigt dieses einfache Beispiel, dass die Struktur erdgeschichtlicher wie evolutionstheoretischer Erklärungen grundsätzlich problematisch ist und man sich eher nur selten richtig sicher sein kann.

Lässt sich die in der Erdgeschichte beobachtete Evolution bis hin zu der heute erhaltenen Vielfalt durch gegenwärtig aufzeigbare Prozesse erklären? Diese Frage hat Darwin sich gestellt und eine positive Antwort versucht. Indem er die künstliche Selektion der Tierzüchter als eindeutig zu beobachtende Tatsache vorgestellt hat, überträgt er diesen Mechanismus in die Natur. Die Natürliche Selektion ist aber in ihrer Bedeutung für die Evolution nur sehr eingeschränkt direkt zu beobachten, so dass die Übertragung auf die ganze Entwicklungsgeschichte des Lebens den hypothetischen Charakter hat, wie er oben an dem geologischen Beispiel der Talbildung demonstriert wurde. Das Verfahren, Gegenwart und Erdgeschichte in dieser Weise in einen Erklärungszusammenhang zu setzen, wurde allerdings schon vor Darwin durch die Geologie entwickelt und erprobt, wobei es nach James HUTTON (1795) und John PLAYFAIR (1802) schließlich Charles LYELL gelang, das dadurch gewonnene Erklärungspotential überzeugend zu demonstrieren. Seine *Principles of Geology*, erstmals in drei Bänden in den Jahren 1830-33 erschienen, sind daher ein Markstein für die Methodik der Geologie.

Diese Analogie zwischen Evolutionstheorie und Geologie ist von DARWIN erkannt und genutzt worden – DARWIN war, vor allem in seinen jungen Jahren und während der Beagle-Reise, auch Geologe (HERBERT 2005). Schon bevor Darwin überhaupt an eine Evolutionstheorie dachte, musste sich die Geologie mit dem Problem beschäftigen, das ihr die Erdgeschichte in unmissverständlichen Zeugnissen hinterlassen hat: das Aussterben wie auch Neuerscheinen von Arten war bereits in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts zur wissenschaftlichen Tatsache geworden.

Die Fossilfunde, wie sie der berühmte Anatom Georges CUVIER zu Beginn des 19. Jahrhunderts im Pariser Becken vorfand, sprachen allerdings nicht für eine zusammenhängende Entwicklung der Tierwelt. Arten erschienen und verschwanden von einer Sedimentschicht zur anderen, so dass CUVIER, der ohnehin ein Gegner jeglicher Evolutions- und Transmutationsvorstellungen war, die abrupten Faunenwechsel in entsprechend abrupt wirkende Prozesse übersetzte: die Faunen wurden aus seiner Sicht durch eine plötzliche Umweltveränderung vernichtet, neue Faunen erschienen ebenso rasch (CUVIER & BRONGNIART 1811, CUVIER 1812).

CUVIER hat diese Art der Interpretation als konsequente, empirisch solide Schlussfolgerung aus den beobachtbaren Tatsachen verstanden. Die Plötzlichkeit konnte allerdings seiner Ansicht nach nur durch erdgeschichtliche Katastrophen verursacht worden sein. Was jeweils genau geschehen sein mochte, dafür konnte CUVIER aber keine Zeugnisse finden: er zog es daher vor, sich dazu nicht näher zu äußern. Da es keine Beobachtungsgrundlage für diese Faunenwechsel gibt, kann man auch nichts darüber aussagen: „Der Faden der Tätigkeiten ist zerrissen“, so schrieb er im 6. Abschnitt seines berühmten, äußerst einflussreichen *Discours* (1812 und zahlreiche folgende Auflagen), der den Katastrophentheorien in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine wissenschaftliche Grundlage gab.

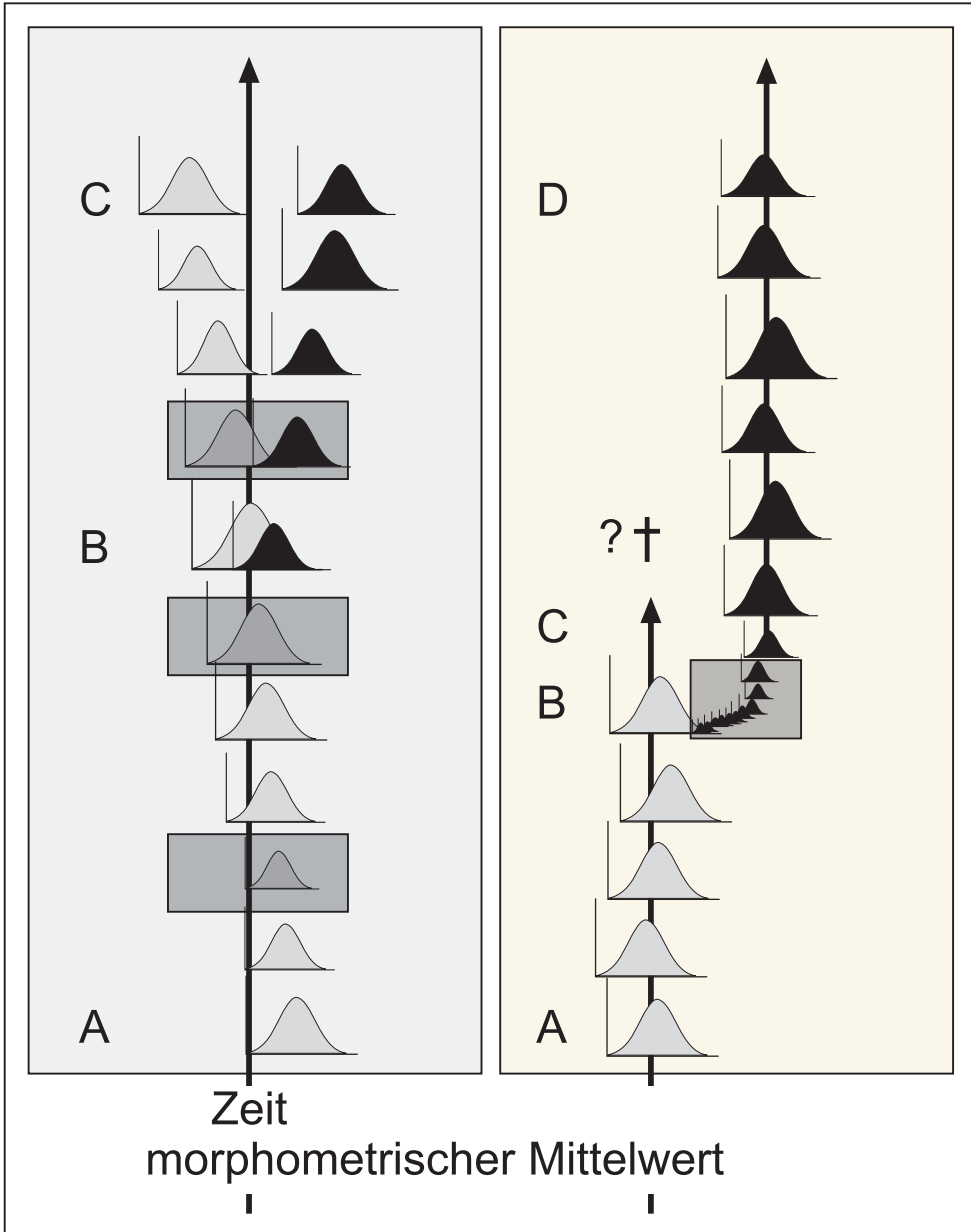


Abb. 2: Verschiedene Vorstellungen zum Mechanismus und Verlauf der Evolution

Gradualistische phyletische Evolution (links) und Evolution durch geografisch bedingte Aufspaltung im Sinne des *punctuated equilibrium* von ELDREDGE & GOULD 1972 ff. (rechts). Die unterschiedlichen Formate der Glockenkurven geben Schwankungen der Populationsgröße wieder.

Links: Kein Individuum einer Art gleicht dem anderen. Nimmt man bestimmte morphologische Merkmale, ist dennoch keine beliebige Verteilung, sondern eine Häufung entlang eines Mittelwertes zu erwarten. Im Laufe der Entwicklung kann dieser Mittelwert zufällig in verschiedene Richtung schwanken, oder sich, wie von der Evolutionstheorie vorausgesagt, durch **Selektion von Individuen** in gleichförmig-gradualistischer Weise in eine bestimmte morphologische Richtung entwickeln (A-B).

Der Standpunkt CUVIERS nährte auf der einen Seite einen spekulativen erdgeschichtlichen Katastrophismus, zum anderen konnte der wissenschaftliche Verzicht auf die Erklärung der Faunenwechsel nicht jeden zufrieden stellen. CHARLES LYELL hat, gute zwanzig Jahre nach CUVIERS *Discours*, genau diesen Punkt als wesentliches Problem einer wissenschaftlichen Geologie gesehen. Seine methodologische Antwort bestand darin, dass die Geologie als Wissenschaft dem Grundsatz folgen sollte, dass der Verlauf der Natur gleichförmig sei (*principle of uniformity*). Unter dieser Voraussetzung war es denkbar, dass die großen, in den Gesteinen oder in der Landschaft dokumentierten Erscheinungen aus der Summierung kleiner Effekte entstanden, wie sie auch in der Gegenwart zu finden seien – vorausgesetzt, die Erdgeschichte gewährt einen entsprechend umfangreichen Zeitrahmen.

LYELL hat in seinen *Principles of Geology* einen umfassenden und in vieler Hinsicht überzeugenden Versuch unternommen, die erdgeschichtlichen Zeugnisse, und mit ihnen auch die Veränderung von Fauna und Flora, als Resultat langsamer, aber gegenwärtig nachweisbarer Prozesse zu erklären. Im Hinblick auf die Veränderungen der organischen Welt hat LYELL in evolutionsgeschichtlicher Perspektive allerdings wenig mehr behauptet, als dass sie langsam und gleichförmig verlaufen und als Reaktion auf veränderte Umweltverhältnisse gesehen werden müssten.

Allerdings hat er selbst einen – in der wissenschaftsgeschichtlichen Darstellung der Evolu-

tionstheorie weithin unterschätzten – Beitrag geliefert, der die graduelle Entwicklung des Lebens über lange erdgeschichtliche Zeiträume in eindrucksvoller Weise empirisch untermauerte. Im dritten Band der Erstauflage seiner *Principles* (1833) stellte er die auf umfangreiches paläontologisches Material (v.a. Mollusken) gestützte Gliederung des Tertiärs vor. Indem er diese Abschnitte mit den Begriffen Eozän, Miozän und Pliozän benannte, versuchte er zum Ausdruck zu bringen, wie sich das gegenwärtige Faunenspektrum langsam und kontinuierlich aus der Erdgeschichte heraus zum heutigen, vollständigen Bild entwickelt ².

Die Wirkung der *Principles* auf DARWIN war in vieler Hinsicht prägend. LYELL, der später zu seinen besten Freunden zählte, gab ihm den methodologischen Grundsatz vor, auf die gleichförmige Wirkung der Natur zu bauen – entsprechend häufig kann man in DARWIN'S *Origin of Species* den Satz *natura non facit saltum* (die Natur macht keine Sprünge) finden. Wie die erdgeschichtlichen Wirkungen summieren sich auch die Variationen der Spezies gleichförmig über lange Zeit, um zu der gegenwärtig beobachtbaren Vielzahl und Verwandtschaftsbeziehungen der Arten zu führen. Und nicht zuletzt war es auch LYELL, der DARWIN die schiere Endlosigkeit des erdgeschichtlichen Zeitraumes vorgab (1859, S. 282):

„Unabhängig davon, dass wir die unendlich zahlreichen verbindenden Glieder (*connecting links*) nicht als fossile Überreste finden, mag eingewendet werden, dass die Zeit für eine sol-

Im Verlauf einer solchen **phyletischen Evolution** oder **Anagenesis** ist die Entstehung neuer Arten, und damit auch der Artenvielfalt, durch Verzweigung denkbar (**B-C**). Die Synthetische Evolutionstheorie sieht in der geografischen Trennung von Populationen ein wesentliches Moment für die Entstehung neuer Arten. Lücken in der Fossilüberlieferung (schattierte Bereiche) würden in diesem Fall eine sprunghafte Veränderung des Morphotypus vortäuschen. – In der Situation **B** ist die Aufspaltung erst im Kern angelegt und durch eine bimodale Verteilung der Merkmale charakterisiert.

Rechts: Der Entwicklungsabschnitt **A-B** wird durch morphologische Stasis charakterisiert: weder Populationsgröße noch deren morphometrischer Durchschnitt verändern sich in bedeutender Weise. – Zur Zeit von **B** kommt es zu einer peripatrischen oder allopatrischen Aufspaltung. Eine kleine, von der Ausgangspopulation isolierte Population verändert sich so rasch, dass diese Entwicklung in der Fossilüberlieferung nicht auflösbar ist (schattierter Bereich) und deshalb als „plötzliches“ Auftreten einer neuen Art erscheint. Diese neue Art kann zeitgleich mit dem Aussterben einer konkurrierenden Art bzw. der Ausgangsart verknüpft sein (**C**). – Mit Anwachsen der Population stellt sich morphologische Stasis ein (**B-D**).

che große Veränderung der organischen Welt nicht ausgereicht haben könnte, wenn alle Veränderungen durch die Natürliche Selektion nur sehr langsam hervorgerufen werden. Es ist für mich kaum möglich den Leser, der keine geologische Erfahrung hat, an die Tatsachen zu erinnern, die den Verstand wenigstens in schwacher Weise zum Verständnis der vergangenen Zeiträume führen. Jener, der Sir Charles Lyells großes Werk über die Prinzipien der Geologie lesen kann – welches zukünftige Historiker als eine Revolution in der Naturwissenschaft wahrnehmen werden – und doch nicht zugesteht, wie unfassbar weit die vergangenen Zeiträume sind, sollte diesen Band [*Origin of Species*, G.H.] gleich zuschlagen“³.

Eine historische Pointe ist, dass es nicht der Geologe LYELL, sondern der „Evolutionstheoretiker“ DARWIN war, der sich entschloss, eine konkrete Kalkulation zum erdgeschichtlichen Zeitmaßstab vorzulegen. In der Erstauflage der *Origin of Species* (1859, S. 286f.) präsentiert DARWIN eine Überlegung, in der er die Freilegung der südlich London gelegenen, aus unterkretazischen Gesteinen aufgebauten Wealden-Senke von ihrer einst darüber gelegenen Schreibkreide-Bedeckung kalkuliert. Um die Schreibkreide in einer Breite von ca. 50 englischen Meilen zu entfernen, hätte es nach DARWIN mehr als 300 Millionen Jahre

bedurft. Dabei ist zu bedenken, dass dieser Zeitraum als ein Minimum alleine für den erdgeschichtlichen Abschnitt nach der Schreibkreide, also Tertiär und Quartär, zu verstehen ist. DARWINs Kalkulation ist aus heutiger Sicht gewaltig überzogen: die postkretazische Erdgeschichte umfasst lediglich 65 Ma. Deutlich ist zu erkennen, wie diese Überziehung von dem Bedürfnis angeleitet wurde, dem Wirkungsprinzip „Adaption durch Selektion“ so viel Zeit wie nur möglich einzuräumen, um die Evolutionstheorie nicht schon daran scheitern zu lassen⁴.

Die analoge Argumentationsstruktur von LYELLS *Principles* und DARWINs *Origin* bringt es mit sich, dass beide ähnliche Probleme teilen: die Evolution verläuft wie viele geologische Prozesse in einer Geschwindigkeit, die die menschliche Beobachtungsperspektive übersteigt. Die Frage, wie Evolution gegenwärtig tatsächlich funktioniert, ist deshalb nur sehr eingeschränkt direkt beobachtbar. Damit ist ein grundsätzliches, nicht in eindeutiger Weise auflösbares Problem geschaffen: lassen sich die entwicklungsgeschichtlichen Zeugnisse tatsächlich hinreichend durch die Sicht auf gegenwärtig erkennbare Mechanismen der Evolution erklären?

Ein zusätzliches Problem besteht in der **Geschichtlichkeit der Evolution**. So wie sich

² Eozän: die Morgenröte der gegenwärtigen Fauna (in der griechischen Mythologie wurde die Morgenröte von der Göttin Eos repräsentiert). Miozän: „kleiner Teil“ der ganzen heutigen Fauna. Pliozän: „mehr“ oder „viel“ von der gegenwärtigen Fauna.

³ Im Original: „Independently of our not finding fossil remains of such infinitely numerous connecting links, it may be objected, that time will not have sufficed for so great an amount of organic change, all changes having been effected very slowly through natural selection. It is hardly possible for me even to recall to the reader, who may not be a practical geologist, the facts leading the mind feebly to comprehend the lapse of time. He who can read Sir Charles Lyell's grand work on the *Principles of Geology*, which the future historian will recognise as having produced a revolution in natural science, yet does not admit how incomprehensibly vast have been the past periods of time, may at once close this volume.“ (Übersetzung G.H.).

⁴ Selbst die Kalkulation zur Denudation des Wealden geht im Kern auf LYELL zurück, der in seinen *Principles* (Bd. 3, 1833, Kap. 21-22) die Wirkung der Abtragung ausführlich anhand der Entstehung dieser Landschaft zu erklären versuchte. LYELL, und später mit ihm DARWIN, gingen jedoch davon aus, dass die die Wealden-Senke begrenzende Schichtstufe der Schreibkreide fossile Kliffs wären, die beim Auftauchen der Schreibkreide aus dem Meer durch Kliff-Rückwanderung geschaffen worden wären. Ausgangspunkt für Darwins Kalkulation war deshalb eine Kliffrückversetzungs-Rate, wie sie aufgrund von Beobachtungen an der englischen Kreideküste geschätzt wurde. Diese erheblich zu hoch angesetzte Rate ist der numerische Grund für die Fehlkalkulation.

auch die Erdgeschichte in vieler Hinsicht nur als eine Abfolge von Zustandsbildern erzählen lässt, ist auch die Evolution – wie oben bereits hervorgehoben – vor allem auch ein komplexer historischer Prozess. Die Entwicklung des Lebens lässt sich nicht von der Entwicklung der Atmosphäre, der Konstellation der Kontinente, der Zirkulation der Ozeane und vielen anderen Aspekten trennen. Die Entwicklungsgeschichte des Lebens erscheint deshalb sogar komplexer als die Erdgeschichte, die man – zumindest in bestimmten Perspektiven – allein auf anorganisch-physikalischer Grundlage erzählen kann.

Aus einem komplexen entwicklungsgeschichtlichen Prozess lassen sich allgemeine, also zeitlich unveränderliche Wirkungsmechanismen im Sinne einer Evolutionstheorie aber nur gewinnen, wenn es häufig wiederkehrende Erscheinungen gäbe, die möglichst unabhängig von den historischen Randbedingungen funktionieren (ENGELHARDT & ZIMMERMANN; nur wenige Autoren der Evolutionstheorie wie etwa GOULD (2002) befassen sich mit dieser Frage).

Nun kann die Entstehung neuer Arten als eine solche wiederkehrende Erscheinung gesehen werden, so dass die Frage nach einem in allen Fällen wirksamen Mechanismus der Artbildung durchaus in einer methodologisch sinnvollen Weise gestellt werden kann. So haben es auch DARWIN und die später an ihn anschließende *Synthetische Evolutionstheorie* gesehen und daraus einen Erklärungsansatz entwickelt, der sich unabhängig von den konkreten Wechselfällen und Verläufen in der Erdgeschichte behandeln ließ.

Indem die Konzentration dem Mechanismus der Artbildung gilt und die Evolutionstheorie so aus den Besonderheiten der historischen Umstände als wiederkehrender kausaler Prozess herauszulösen war, gewann man mit dem von DARWIN formulierten Prinzip „Adaption durch Natürliche Selektion“ weitere Unabhängigkeit. Denn damit wurde die wiederkehrende Artbildung in die Perspektive des zeitlich

rascheren Rhythmus der Generationenfolge gerückt. Der entscheidende Motor der Evolution besteht ja darin, dass die Natürliche Selektion nur jene Individuen in den Genuss der Fortpflanzung kommen lässt, die aufgrund ihrer *fitness* bis zur Geschlechtsreife überleben. So soll es am Ende möglich sein, dass sich die durchschnittliche Verteilung der Merkmale aller Individuen in einer Population von Generation zu Generation – hin zu einer neuen Art – verschieben kann (Abb. 2).

Diese skizzenhafte Analyse sollte zeigen, wie sich die Evolutionstheorie aus den komplexen Beziehungen mit der Erdgeschichte herausgelöst hat. Dieser Weg wurde dadurch unterstützt, dass die von ihr genannten Wirkungsprinzipien keine reinen biologischen Mechanismen darstellen, sondern eher als statistische Faktoren behandelt werden können: aufgrund quantifizierbarer Größen wie Populationsstärke, Variationsbreite, Generationsdauer u.a. kann die Evolution von Populationsgenetikern „hochgerechnet“ werden. Die Wirkungsprinzipien werden zum Teil als so abstrakt angesehen, dass sie sich dem Charakter logischer Notwendigkeiten annähern: ohne Variation kann es selbstverständlich keine sinnvolle Selektion geben. So wird auch der Begriff der „Natürlichen Selektion“ keineswegs immer gleichbedeutend gebraucht. Im biologischen Sinn genommen entfaltet er mitunter weniger Kraft als im statistischen, weil er sich – wie unten noch gezeigt wird – in konkreten Fällen oft der klaren empirischen Demonstration entzieht.

Die Herauslösung der Evolutionstheorie aus der Erdgeschichte wurde von dem Umstand begleitet, dass die Entstehung neuer Arten in das Zentrum des Interesses gestellt wurde, während das Aussterben merkwürdigerweise wesentlich weniger Aufmerksamkeit gefunden hat. Sind es aber nicht die Lücken, die das Bild dessen bestimmen, was bis in die Gegenwart übrig geblieben ist? Schließlich wird angenommen, dass ca. 99% aller jemals existierenden Arten ausgestorben sind!

5. Makroevolution und Mikroevolution: Unvereinbare Perspektiven?

Die unterschiedlichen Perspektiven von Erdgeschichtsforschung und konventioneller Evolutionstheorie können durch die Gegenüberstellung der Begriffe **Mikroevolution** und **Makroevolution** treffend zum Ausdruck gebracht werden.

Die Unterscheidung Mikro-/Makroevolution stammt aus der Genetik der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts (KUTSCHERA 2006) und bezog sich in erster Linie darauf, **Veränderungen innerhalb einer Art von denen zu unterscheiden, die die Entwicklung von einer Art zu einer anderen kennzeichnen**. Im Prinzip ging es dabei um die Frage, ob die genetischen Veränderungen, wie sie etwa Mendel beschrieben hat, zur Bildung neuer Arten oder gar neuer Baupläne führen können. Unter den Genetikern gab es damals zwei Lager: das eine sprach dafür, dass Makroevolution auch besonderer Prozesse bedürfe (Makromutationen), während das andere Lager Makroevolution nur als eine gesonderte, zeitlich weiter ausgreifende Betrachtungsebene ansah. Mit der in der Folgezeit formulierten **Synthetischen Evolutionstheorie** wurde die Makroevolution, wenn überhaupt, nur als beschreibender Begriff akzeptiert, denn die Prinzipien Variation/Adaption/Natürliche Selektion wurden als ausreichende Erklärung für alle evolutionären Erscheinungen angesehen.

Von Makroevolution ist deshalb in der Evolutionsbiologie wie der Synthetischen Evolutionstheorie wenig zu hören. Indem sie die in der Gegenwart beobachtbaren Prozesse der kleinen Schritte zur Grundlage ihrer Theorie macht, versucht sie, aus der **Mikroevolution** genannten Veränderung im morphologischen Profil von Populationen auch die Entstehung neuer Arten und der großen, in der Erdgeschichte erkennbaren makroevolutionären Muster zu erklären. In der Erdgeschichtsforschung hingegen hat der ursprünglich in der Genetik entwickelte Begriff der **Makroevolution** einen festen Platz gefunden: hier ist der

Blick eher auf die großen Züge der Evolution gerichtet. Diese großen Strukturen sollen weiter unten skizziert werden – hier werden zuerst einige grundsätzliche, aus dem Gegensatz der beiden Sichtweisen rührende Probleme angesprochen.

Wenn Evolutionstheorie und Erdgeschichtsforschung – wie oben dargestellt – ähnliche Struktur haben, **gibt es dann auch in der Erdgeschichtsforschung Kontroversen zwischen Mikro- und Makroperspektiven?** Tatsächlich existieren diese beiden Perspektiven in der Geologie, aber sie werden dort nicht mit diesen Begriffen thematisiert. Oben wurde an der Gegenüberstellung von CUVIER und LYELL deutlich, dass die Makroperspektive der Erdgeschichte unterschiedlich interpretiert werden konnte. CUVIER hat die erdgeschichtlichen Zeugnisse (den abrupt erscheinenden Wechsel von Gesteinen und Fossilien) als besondere Makroprozesse angesehen, während LYELL versuchte, sie in Korrelation mit der Mikroperspektive zu bringen, indem er die Akkumulation kleiner Wirkungen über lange Zeiträume annahm.

Das Verhältnis zwischen den beiden Perspektiven ist in der Geschichte der Geologie also nicht immer konfliktfrei verlaufen. **Der erste wichtige Unterschied zur Evolutionstheorie besteht jedoch darin, dass Makro- wie Mikroperspektive innerhalb der gleichen Wissenschaft bearbeitet werden.** Für Geologen ist der Abgleich zwischen Mikro- und Makroperspektive in vieler Hinsicht sogar selbstverständlicher Teil der Arbeit, und die Überwindung der Differenz, wie sie in grundsätzlicher Weise von LYELL erschlossen wurde, wesentlicher Teil der Disziplinentwicklung. Auch wenn LYELL diese Differenz in allgemeiner Weise methodologisch überwunden hat, so ist sie, bezogen auf konkrete Sachfragen, immer wieder aufs Neue abzugleichen. Es gehört zu den Eigenarten der Erdgeschichtsforschung, dass sie immer wieder Zeugnisse ans Licht bringt, deren Erklärung aus dem Wissen der Gegenwart nicht selbstverständlich ist, weil sie so in

Art oder Ausmaß nicht bekannt waren. Durch den oben skizzierten Abgleich zwischen gegenwärtiger Mikro- und erdgeschichtlicher Makroperspektive ist es der Geologie aber immer wieder gelungen, solche Prozesse und Ereignisse als erdgeschichtliche Tatsachen zu etablieren.

Eine aus der erdgeschichtlichen Makroperspektive entwickelte Hypothese darf natürlich nicht im Widerspruch zu empirischen Grundsätzen der Geologie, und dazu gehören auch die der Physik, stehen – ist das der Fall, dann brechen auch hier Konflikte auf. Ein klassisches Beispiel ist Alfred WEGENERS Kontinentaldrift, die trotz vieler guter erdgeschichtlicher Zeugnisse unter anderem auch daran scheiterte, dass man zu seiner Zeit keine empirisch begründete Möglichkeit sah, wie sich Kontinente tatsächlich über die Erdoberfläche bewegen können. Wenn die Zeugnisse aus der Erdgeschichte aber empirisch plausibel begründet waren, fanden Makroperspektiven, auch wenn es manchmal erst große Widerstände gab, Eingang in den geologischen Kanon. Die Möglichkeit großer Meteoriteneinschläge wurde durch den Nachweis eines Ereignisses an der Kreide-Tertiär Grenze, des sog. K/T-Impacts, wissenschaftlich akzeptiertes Thema. Der Nachweis intensiver vulkanischer Phasen in der Erdgeschichte (die Bildung der großen magmatischen Provinzen, LIPs: *Large Igneous Provinces*), die Ausbrüche von Supercalderen (wie Yellowstone), die Öffnung und Schließung von Ozeanen, Phasen der Gebirgsbildung, die Plattentektonik – das sind alles Ereignisse und Prozesse, die den unmittelbaren Erfahrungshorizont der Gegenwart übersteigen, aber als erdgeschichtliche Tatsache akzeptiert wurden.

Man kann somit feststellen, dass die Geologie bzw. Erdgeschichtsforschung in produktiver Weise erdgeschichtliche Makrophänomene und gegenwärtig beobachtbare Mikrophänomene in Beziehung zu bringen vermag, und dies sogar ein wesentliches Element der geologischen Methodik ist. Für

die Forschungen an der Evolutionstheorie lässt sich ein solches Fazit hingegen nicht ziehen. **Zwar hat DARWIN seine Theorie unter diesem Abgleich von Mikro- und Makroperspektive in unmittelbarer Bezugnahme auf LYELL entwickelt, doch hat die Evolutionstheorie in ihrer weiteren Entwicklung nach DARWIN diese Ausgangssituation gleichsam eingefroren.**

Das makroevolutionäre Muster war zu Darwins Zeit in vielen Aspekten nur unscharf entwickelt: das Aussterben von Arten und Gruppen war belegt, der Zeitrahmen für den Evolutionsprozess in großzügigster Weise aufgespannt, viele Vorgänger heute lebender Arten und Gruppen waren bekannt. Die Lückenhaftigkeit der Fossilfunde war zu jener Zeit eine nicht zu bestreitende Tatsache. Alle diese Makro-Aspekte wurden von DARWIN in Abgleich mit den Mikroaspekten gestellt. Hundertfünfzig Jahre nach Darwin hat die Erdgeschichtsforschung nicht nur die Lückenhaftigkeit der Fossilfunde in manchen Punkten beseitigt, sondern auch neue, makroevolutionäre Muster herausgearbeitet. Diese Daten werden aber von der heutigen Evolutionstheorie nicht als theoretische Herausforderung aufgenommen, sondern weitgehend ausgeblendet.

6. Die Unvollständigkeit der Fossilüberlieferung

Aus der Sicht der Evolutionstheorie wird die Unvollständigkeit der Fossilaufzeichnung seit DARWIN als prinzipielles Problem der Erdgeschichtsforschung angesehen (1859, S: 464):

„[...] die geologische Aufzeichnung ist sehr viel unvollständiger wie die meisten Geologen glauben. Es kann nicht eingewandt werden, dass nicht genügend Zeit für hinreichende organische Veränderungen zur Verfügung stand; denn die vergangenen Zeiträume sind so groß, dass sie dem menschlichen Verstand völlig unvorstellbar sind. Die Zahl der Exemplare in all unseren Museen sind absolut gar nichts im Vergleich mit den zahllosen Generationen

zahlloser Spezies, die mit Sicherheit existiert haben“⁵.

Die Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung war für DARWIN allerdings weniger ein Manko als ein Glücksfall. So ließ sich seine Evolutionstheorie (!) – nämlich graduelle Verschiebung des durchschnittlichen Morphotypus einer Population durch Variation und Selektion – zwar aus der erdgeschichtlichen Perspektive nicht beweisen. Noch wichtiger war aber, dass sie sich daraus auch nicht widerlegen ließ! **Die graduelle Entwicklung, beim Erscheinen wie beim Aussterben von Arten, war wesentlicher Aspekt seiner Evolutionstheorie, weil die Natürliche Selektion als statistisches Prinzip nur ein solches Muster zuließ** (es werden ja immer nur Individuen von Populationen selektiert, und deshalb wachsen oder schrumpfen diese nur allmählich von Generation zu Generation, vgl. Abb. 2).

Der Möglichkeit, die Fossilfunde in ihrem sprunghaften Erscheinungsbild als Argument gegen die Evolutionstheorie anzuführen, galt es durch den Hinweis auf die Lückenhaftigkeit der Fossilfunde entgegen zu wirken. Die Lückenhaftigkeit der Fossilfunde war nicht nur für DARWIN ein wesentliches Element, sondern ist es auch für die moderne Synthetische Evolutionstheorie, die ja ebenfalls auf die Natürliche Selektion baut und deshalb genau so ein durchweg graduelles Evolutionsmuster fordern muss.

Der Erdgeschichtsforschung **in pauschaler Weise** die Lückenhaftigkeit der Fossilzeichnung vorzuwerfen, geht allerdings schon seit Jahrzehnten an der Realität vorbei. Die Überlieferung von Organismen hängt von verschiedenen Faktoren ab: der Größe der Population, der Art des Lebensraumes, der Verbreitung, den Erhaltungsbedingungen im Sediment. **Unter günstigen Umständen sind für bestimmte Entwicklungslinien durchaus weitgehend vollständige Ausschnitte aus der Erdgeschichte zu finden.** Auch wenn so nicht die Entwicklungslinien aller Lebewesen gleichermaßen zu verfolgen sind, gibt es doch hinreichend Mate-

rial, um einige Entwicklungslinien über Zeiten zu verfolgen, die lang genug sind, um für die Evolutionstheorie relevant zu sein.

Schlechteste Bedingungen sind in der Regel für auf dem Festland lebende Organismen gegeben, denn alle festländischen Bereiche sind tendenziell Abtragungsgebiete. Dennoch gibt es auch dort – allerdings meist nur kleinräumige – Ablagerungsbereiche, die, zumindest im Hinblick auf bestimmte Lebensformen, weitgehend vollständige Entwicklungsabschnitte repräsentieren können. Isolierte Seen wie der Meteoritenkrater des Steinheimer Beckens, um ein bekanntes Beispiel zu nennen, sind solche günstigen Orte. Sehr schlechte Aussicht auf Überlieferung haben hingegen kleine Populationen von Landwirbeltieren.

Marine Ablagerungsräume sind für die Überlieferung von Fossilien allgemein günstiger. Dennoch gibt es gerade aus dem marinen Bereich auch ein spektakuläres Beispiel für die Lückenhaftigkeit der Fossilfunde. Die letzten bekannten Fossilien aus der Gruppe der Quastenflosser stammen aus der mittleren Kreidezeit (THENIUS 2000). An ihrem Aussterben gab es deshalb kaum Zweifel, bis man im Jahr 1938 vor den Komoren-Inseln ein lebendes Exemplar der Gattung *Latimeria* in den Fischnetzen fand. **Die Überlieferungslücke liegt in diesem Fall in der Größenordnung von 100 Millionen Jahren!**

Der Fall des Quastenflossers zeigt aber auch, wie die Größe einer Population wesentlicher Faktor für die fossile Überlieferung ist. Gegenwärtig wird die Quastenflosser-Population auf weniger als 1000 Individuen geschätzt (THENIUS 2000), und möglicherweise hat sie schon bald nach dem letzten Fossilfund in der Kreidezeit stark abgenommen und sich irgendwann nur noch auf einen einzigen kleinen Lebensraum konzentriert. Aus dieser Perspektive ist das Überleben des Quastenflossers – schon allein über alle extremen Klimawechsel des Pleistozäns hinweg – tatsächlich ein großer, sehr glücklicher Zufall: denn kleine Populationen haben auch das größte Aussterberisiko!

Die bevorzugten Objekte der Paläontologie sind die Organismen der Meere. Neben den Einzellern sind auch hoch entwickelte Tiere, vor allem Mollusken (Muscheln, Ammoniten) häufige Funde. Populationsstarke marine Organismen mit großem Lebensraum haben die besten Überlieferungschancen. Marines Plankton ist deshalb mit Abstand der am präzisesten erfasste Lebensbereich, denn Karbonat- wie auch Kieselschlämme der Tiefsee werden im Wesentlichen fast nur aus den Schalen dieser Organismen aufgebaut. Die weitgehende Kontinuität dieser Ablagerung hat es ermöglicht, aus den Sauerstoff-Isotopenverhältnissen der Kalkschaler für die letzten 2,5 Mill. Jahre ca. 100 Klimawechsel zu rekonstruieren, was einer Auflösung von ca. 25 000 Jahren entspricht! Mit Hilfe der astronomischen Zeitskala, die sich als klimatisch gesteuerte sedimentologische Muster in den Gesteinen nachweisen lässt, ist man dabei, die Auflösung in die Dimension von 10 000 Jahren zu bringen (OGG et al. 2008, S. 143). Diese Auflösung ist zur Zeit bis zurück in das Miozän möglich, so dass man in der Lage ist, die Grenze Miozän/Oligozän auf die zweite Stelle hinter dem Komma zu datieren (23,02 Ma).

Die zunehmende Auflösung von fossilführenden Sedimenten hat die Erdgeschichtsforschung in der jüngeren Vergangenheit selbstbewusster werden lassen, wenn es um die Bedeutung von Mustern für die Evolutionstheorie geht. Dabei haben sich Vorstellungen entwickelt, die in mancher Hinsicht von der Synthetischen Evolutionstheorie abweichen. Eine davon betrifft das Konzept der Art, die aus der Perspektive der Evolutionstheorie in ständiger Veränderung sein sollte. Wenn nun

aber die Fossilzeichnung über längere Zeit weitgehend konstante Morphologien zeigt, dann ist das ein sehr starkes Argument dafür, dass Spezies über bestimmte Zeitabschnitte konstant bleiben können. Dieses Argument kann auch nicht durch die Unterstellung von Lückenhaftigkeit geschwächt werden, denn diese kann nur morphologische Sprünge, aber nicht Konstanz vortäuschen.

7. Makroevolutionäre Aspekte der Evolution

7.1. Lebende Fossilien

Ein schon lange bekanntes, aber immer noch nicht gut verstandenes Problem der Makroevolution ist die Existenz „lebender Fossilien“. Wir haben zuvor schon den Quastenflosser erwähnt, der sich nicht nur seit der Kreidezeit, in der bisher der letzte fossile Fund gemacht wurde, sondern im Prinzip schon seit dem Paläozoikum in seinen wesentlichen Zügen unverändert erhalten hat.

Wie aber ist die Formkonstanz lebender Fossilien erklärbar, wenn nach DARWIN und der Synthetischen Evolutionstheorie die Dynamik der Natürlichen Selektion für einen ständigen Formenwandel sorgt (1859: S. 314 f.)?

„Wenn viele Bewohner eines Gebietes verändert und verbessert wurden, kann man verstehen, dass aufgrund des Konkurrenzprinzips, und wegen der vielen, allseits wichtigen Beziehungen von Organismus zu Organismus, eine Form, die nicht in einem bestimmten Grad verändert und verbessert wird, dem Aussterben zum Opfer fallen wird. So können wir verstehen, warum alle Arten einer Region schließlich verändert werden, wenn wir einen genügend weiten Zeitraum überblicken; denn jene, die sich nicht verändern, werden aussterben.“⁶

⁵ Im Original: „[...] that the geological record is far more imperfect than most geologists believe. It cannot be objected that there has not been time sufficient for any amount of organic change; for the lapse of time has been so great as to be utterly inappreciable by the human intellect. The number of specimens in all our museums is absolutely as nothing compared with the countless generations of countless species which certainly have existed.“ (Übersetzung G.H.).

⁶ Im Original: „When many of the inhabitants of a country have become modified and improved, we can understand, on the principle of competition, and on that of the many all-important relations of organism to organism, that any form which does not become in some degree modified and improved, will be liable to be exterminated. Hence we can see why all the species in the same region do at last, if we look to wide enough intervals of time, become modified; for those which do not change will become extinct.“ (Übersetzung G.H.).

Angesichts der als allgemein angenommenen Wirkung der Natürlichen Selektion sind lebende Fossilien offenkundig ein Problem der Evolutionstheorie. Selbst aus der Sicht neuer Ansätze der Makroevolution, in der Formstabilität über gewisse Zeiten angenommen wird (siehe 7.4), sprengen lebende Fossilien die durchschnittliche Lebensdauer für Spezies und Gattungen um Dimensionen. Ein für seine Formbeständigkeit bekanntes „lebendes Fossil“, der Brachiopode *Lingula*, war schon DARWIN bekannt. Nicht ohne Widerspruch zu dem von ihm betonten ständigen Wirken der Natürlichen Selektion sieht DARWIN den Grund für die Formbeständigkeit in einer für alle Zeiten optimierten Anpassung (1872, 6. Aufl., S. 307 f.):

*„Wenn Spezies zu einem bestimmten Punkt fortgeschritten sind, dann gibt es nach der Theorie der Natürlichen Selektion keine Notwendigkeit, dass sie weiteren Fortschritt erfahren; gleichwohl werden sie, durch die folgenden Zeiten, leicht verändert werden müssen, um ihren Platz in Bezug zu den leichten Veränderungen der Umwelt halten zu können.“*⁷

Die Annahme, *Lingula* hätte für einen bestimmten Lebensraum eine optimale Langzeitanpassung erhalten, ist allerdings eine Erklärung, die aus dem Bau des Brachiopoden in keinster Weise zu belegen ist. Auch für andere lebende Fossilien ist ein solcher Nachweis schon aus methodologischen Gründen nicht möglich: optimale Anpassung – wie soll man das überhaupt nachweisen können? Genau so wenig ist klar, worin – oder auf welche Merkmale – die Selektion gewirkt haben soll. Im nächsten Abschnitt wird gezeigt, dass die Forderung der Evolutionstheorie, die Natürliche Selektion müsse ständig am Wirken sein, zu erheblichen Erklärungsproblemen führen kann. **Die Natürliche Selektion als wesentliches Wirkungsprinzip der Evolution kann**

stets nur als Hypothese unterstellt werden. Aus den Zeugnissen der Erdgeschichte ist sie nicht eindeutig zu belegen oder gar zwingend nachweisbar.

7.2. Freie Auswahl der Selektionskriterien

Zu den spannendsten Aspekten der Evolution gehören jene Phasen, in denen Entwicklungslinien neue Richtungen eingeschlagen haben: die Besiedelung des Landes, die Entwicklung der Feder, der Vogelflug, der aufrechte Gang, das Wachstum des menschlichen Gehirns, usw. Auf solche Schlüsselszenen der Entwicklungsgeschichte richtet sich der Blick gerade aus der Perspektive der Makroevolution. Während die Entstehung neuer Arten in der Gegenwart aus der Entwicklung variierender Populationen wenigstens im ersten Ansatz wahrgenommen werden kann, gibt es keine Möglichkeit, die Entstehung von Entwicklungslinien, die zu neuen Typen führen, in der Gegenwart greifen zu können. Dies ist schon deshalb nicht möglich, weil das Urteil, ob eine Art das Glied zur Entwicklung eines neuen Typus ist, nur im Nachhinein aus der erdgeschichtlichen Retrospektive zu treffen ist: schließlich bedarf es einer langen Generationenkette, bevor sich diese neuen Merkmale überhaupt in der für den Typus schließlich deutlichen Weise zeigen können.

Bei der Entstehung neuer Baelemente stellt sich ein besonderes Problem: Wie kann ein Merkmal durch Natürliche Selektion verstärkt und fortentwickelt werden, wenn es sich für den Träger in der ersten, noch unvollkommenen Ausprägung noch nicht als Vorteil erweisen kann? Ein nicht funktionsfähiger Flügel oder ein Gehirn, das zu viel nachdenkt, kann sogar ein lebenspraktisches Hindernis sein. In diesem Punkt zeigt sich bei vielen Anhängern der Evolutionstheorie eine Art Zwanghaftigkeit: gleichsam um jeden Preis muss irgend-

⁷ Im Original: *„When advanced up to any given point, there is no necessity, on the theory of natural selection, for their further continued progress; though they will, during each successive age, have to be slightly modified, so as to hold their places in relation to slight changes in their conditions.“* (Übersetzung G.H.).

eine Erklärung für den selektiven Vorteil des neuen Merkmals gefunden werden. Die Praxis, die Evolutionstheorie durch den Nachweis eines positiven Selektionsprozesses belegen zu wollen, hat in vielen Fällen zu abenteuerlichen Hypothesen geführt, deren *ad hoc*-Charakter diesen Schwachpunkt der Evolutionstheorie offenbart (Abb. 3).

Angesichts dieser Schwierigkeiten haben viele der an der Evolutionstheorie arbeitenden Wissenschaftler die Natürliche Selektion für die Entstehung dieser Merkmale zeitweise ausgesetzt. Der Standard-Kniff ist dabei: nicht alle Merkmale müssen andauernd der Selektion unterworfen sein. Merkmale können sich gleichsam passiv mit anderen, aktiv

der Selektion unterworfenen „mitentwickeln“ (*Mosaik evolution* oder *Präadaptation* der Synthetischen Evolutionstheorie). Damit bleibt die Selektion zwar dauernd am Wirken, wechselt aber erst an einem bestimmten Punkt der Entwicklung des zu erklärenden Merkmals zu diesem Merkmal. Offen bleibt dabei, wie dieses Merkmal sich ohne Natürliche Selektion überhaupt bis zu dem Punkt entwickeln kann, an dem es dann doch von der Selektion erfasst und in positiver Weise weiter optimiert werden kann.

In dieser Frage haben besonders die Erforscher der Makroevolution die konventionelle Evolutionstheorie kritisiert. Diese sind, wie GOULD (2002), eher geneigt, in der Evolution

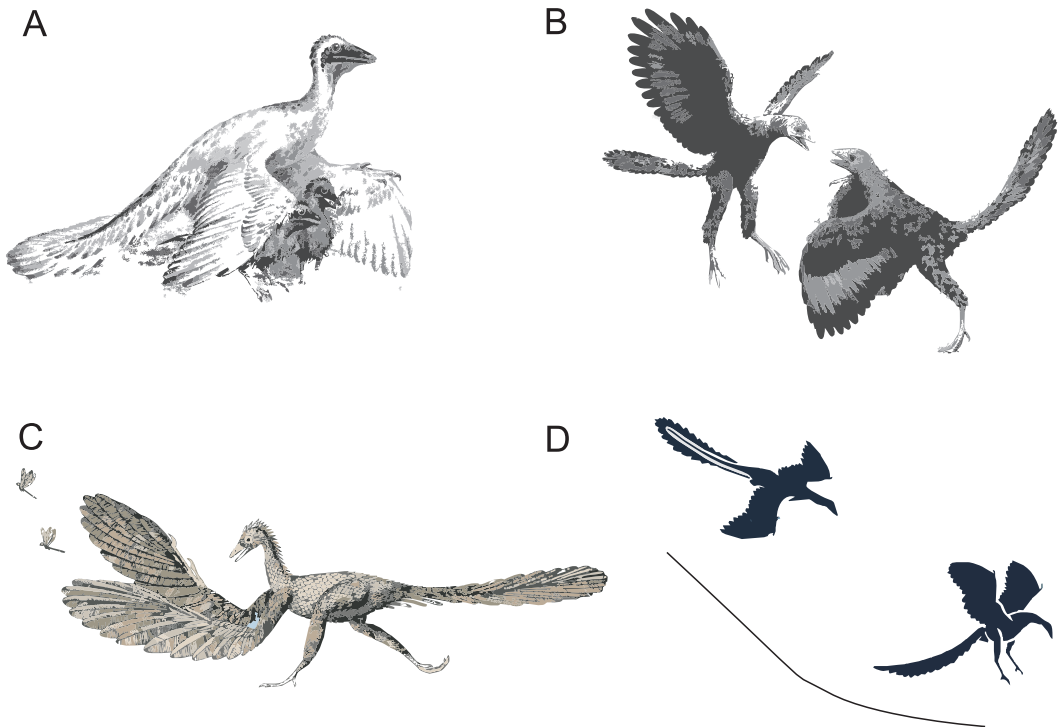


Abb. 3: Am Beispiel des *Archaeopteryx* lässt sich das Problem, im Nachhinein für die Entstehung neuer Merkmale unbedingt eine positive Selektion nachweisen zu müssen, treffend veranschaulichen. (A) deutet den Flügeln einen Vorteil bei der Nachwuchspflege an (HOPP & ORSEN 2004), in (B) wird eine Drohfunktion bei der Auseinandersetzung rivalisierender Männchen angenommen (WELLNHOFER 2008, Grafik von Wenzel Balat), in (C) wird an eine Unterstützung beim spekulativen (!) Insektenfang gedacht (OSTROM 1979), (D) sieht einen Selektionsvorteil durch federtragende Flügel schon beim Hüpfen und Gleitflug (nach PETERS 1994).

auch **nicht-adaptive Situationen** oder Phasen zuzulassen. Doch im Kern ist der Kniff gleich dem oben erwähnten, auch wenn die Begriffe andere sind: bei GOULD entwickeln sich nicht-adaptive Merkmale wie **Gewölbezwickel** (*spandrels*) zwischen den – für die Selektion – tragenden Elementen, wobei ein **hoch zufälliger, „launiger“ Funktionswechsel** (*quirky functional shift*) schließlich dazu führen kann, dass der Gewölbezwickel dann in der weiteren Entwicklung doch ein tragender Teil des Organismus werden kann. Im Gegensatz zu der Mosaikrevolution der Synthetischen Evolutionstheorie scheint dem **Zufall** aus dieser Perspektive aber eine bedeutendere Rolle eingeräumt zu werden.

7.3. Massensterben, Krisen und Spezies-Wechsel

Umfangreiche wie rasche Aussterbe-Ereignisse in der Erdgeschichte waren schon DARWIN bekannt (1859, S. 317f.): „*In einigen Fällen, wie auch immer, ist die Auslöschung ganzer Gruppen von Lebewesen, wie die der Ammoniten am Ende des Mesozoikums, in wundervoller Weise plötzlich erfolgt.*“

An DARWIN ist bemerkenswert, dass er seine Evolutionstheorie selbst in vieler Hinsicht weniger streng verstanden hat als viele seiner Nachfolger. Er war – aus der eigenen, intensiven Auseinandersetzung mit den Erscheinungen der Naturgeschichte – zu vertraut mit der möglichen Vielfalt und Komplexität, so dass er sich gehütet hat, sein Wirkungsprinzip der Natürlichen Selektion sogleich dogmatisch über alle problematischen Fälle zu stützen. Wie ein Blick in sein *Origin of Species* schnell offenbart, war er ohnehin nicht jemand, der Begriffe wie Theorie, Hypothese, Prinzip in strenger und gleich bleibender Weise zu handhaben pflegte.

In einem besonderen Fall, nämlich den Plattfischen, hat er offenbar keinen anderen Ausweg gesehen, als die Wanderung des unteren Auges nach oben durch die anhaltende Anstrengung des Tieres zu erklären, auch mit dem unteren

Augen nach oben blicken zu wollen (die Plattfische liegen auf der Seite, „unten“ ist die Seite, mit der sie dem Boden zugewandt sind). Eine solche Erklärung ist von der Art, wie sie Jahrzehnte davor LAMARCK vertreten hat: das bekannte Beispiel von den Giraffen, die deshalb lange Hälse bekommen hätten, weil sie sich ständig nach oben nach den Blättern streckten, unterscheidet sich im Ansatz nicht von der von Darwin für die Plattfische vorgeschlagenen Lösung (FRIEDMAN 2008).

Diese Anmerkungen zu DARWINs wenig strenger Anwendung seiner Theorie sollen unterstreichen, dass ihr Schöpfer mit vielen schwierigen Fällen zu kämpfen hatte. Aber indem Darwin die Natürliche Selektion nicht im Sinne eines allgemein gültigen „Gesetzes“ in dogmatischer Weise anwandte, konnte er eventuelle Widersprüche – zumindest vorläufig – zulassen. Dazu gehört auch das Aussterben an der Kreide/Tertiär-Grenze, einem auch aus heutiger Sicht besonders spektakulären Fall eines Massensterbens. Wir erinnern daran, dass Plötzlichkeit deshalb in Widerspruch zum Prinzip der Natürlichen Selektion steht, weil diese über langsame statistische Effekte funktionieren soll. **Massensterben sind deshalb Erscheinungen, die das „normale“ Wirkungsgefüge der Evolutionstheorie empfindlich stören oder gar außer Kraft setzen.**

Trotz der schon frühen Wahrnehmung solcher Aussterbephasen sind Massensterben erst in den letzten Jahrzehnten als erdgeschichtliche Tatsache herausgearbeitet worden. Nur auf der Grundlage umfangreichen paläontologischen Materials konnten diese Ereignisse in ihrer Schärfe statistisch zuverlässig herausgestellt werden (RAUP & SEPKOSKI 1982, Zusammenfassung aus neuerer Sicht bei TAYLOR 2004, JABLONSKI 2005). Obwohl nur ein Bruchteil der jemals lebenden Organismen bekannt ist, können plötzliche Einbrüche in der Artenvielfalt belegt und von einer Rate des normalen Hintergrundausterbens unterschieden werden.

In den 80er Jahren erfuhr die Diskussion um

Biodiversität im Phanerozoikum

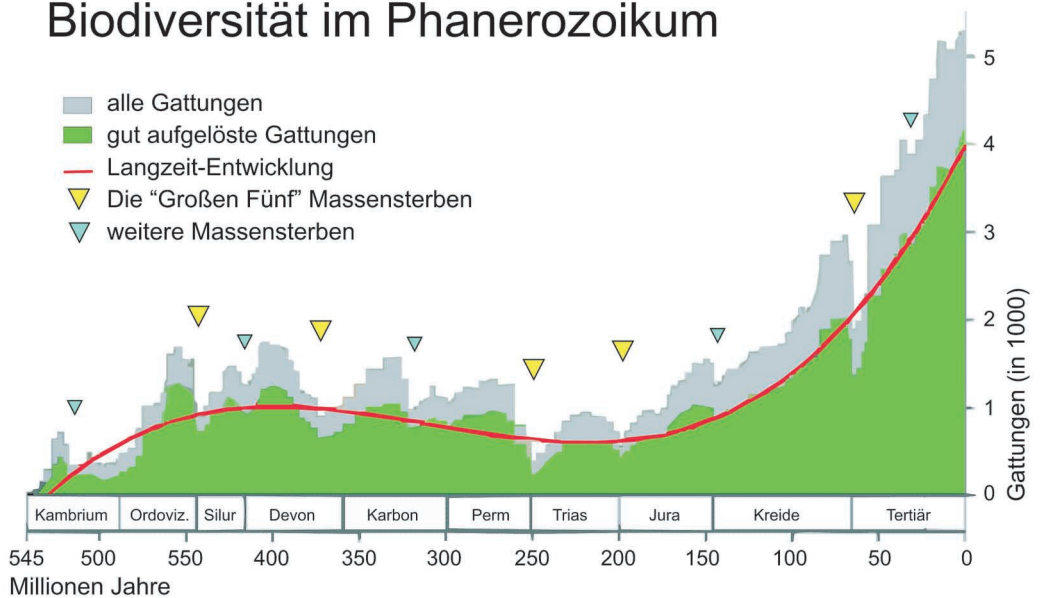


Abb. 4: Biodiversität und Massensterben im Phanerozoikum. Die „großen fünf Massensterben (*The big five*) sind deutlich hervorgehoben. Grafik verändert nach: http://en.wikipedia.org/wiki/Extinction_event – nach ROHDE and MULLER (2005).

Massensterben durch den spektakulären Nachweis eines Asteroideneinschlages an der Kreide-Tertiär-Wende zusätzliche Brisanz. Der von ALVAREZ et al. (1980) anhand von Iridium-Anomalien rekonstruierte Einschlag erweiterte das Bild möglicher erdgeschichtlicher Katastrophen um ein besonders drastisches, hinsichtlich Zufälligkeit, Plötzlichkeit und Wirkung extremes Szenario. Auch wenn die genauen Prozesse, die zur Auslöschung vieler Gruppen geführt haben, nicht klar sind, kann die ursächliche Bedeutung des Asteroideneinschlages heute kaum mehr bezweifelt werden. Für andere Massensterben ist der Nachweis eines Impacts nicht gelungen. Wahrscheinlich gibt es eine Reihe von Möglichkeiten für schwere Krisen oder ökologischen Kollaps auch innerhalb der normalen irdischen Stoffkreisläufe: intensive vulkanische Phasen; ökologisches Umkippen der Ozeane, wie es von Schwarzschiefern angezeit wird; rasche Kli-

maveränderungen (wie wir sie auch aus der jüngsten geologischen Vergangenheit kennen); auch Veränderungen des Meeresspiegels (PETERS 2008) sind Szenarien, die man als Ursache für Massensterben annehmen kann.

Massensterben sind in besonderer Weise zufällige Ereignisse der Evolution. Sie scheinen nicht beliebig Arten aller Stämme zu betreffen, sondern oft nur bestimmte Abschnitte eines Entwicklungszweiges zu erfassen. Wenn alle Arten eines Zweiges aussterben, dann verschwinden zugleich auch die Gattungen, Familien oder Ordnungen, unter denen diese in der Systematik zusammengefasst wurden. Massensterben, so könnte man deshalb sagen, selektieren im Gegensatz zur Mikroevolution der Synthetischen Evolutionstheorie nicht Individuen, sondern Baupläne (JABLONSKI 2005).

Die Selektion durch Massensterben ist deshalb auch **nicht-kumulativ** – d.h. die Selektions-

Die Vielfalt des Lebens war nicht von Beginn an vorhanden

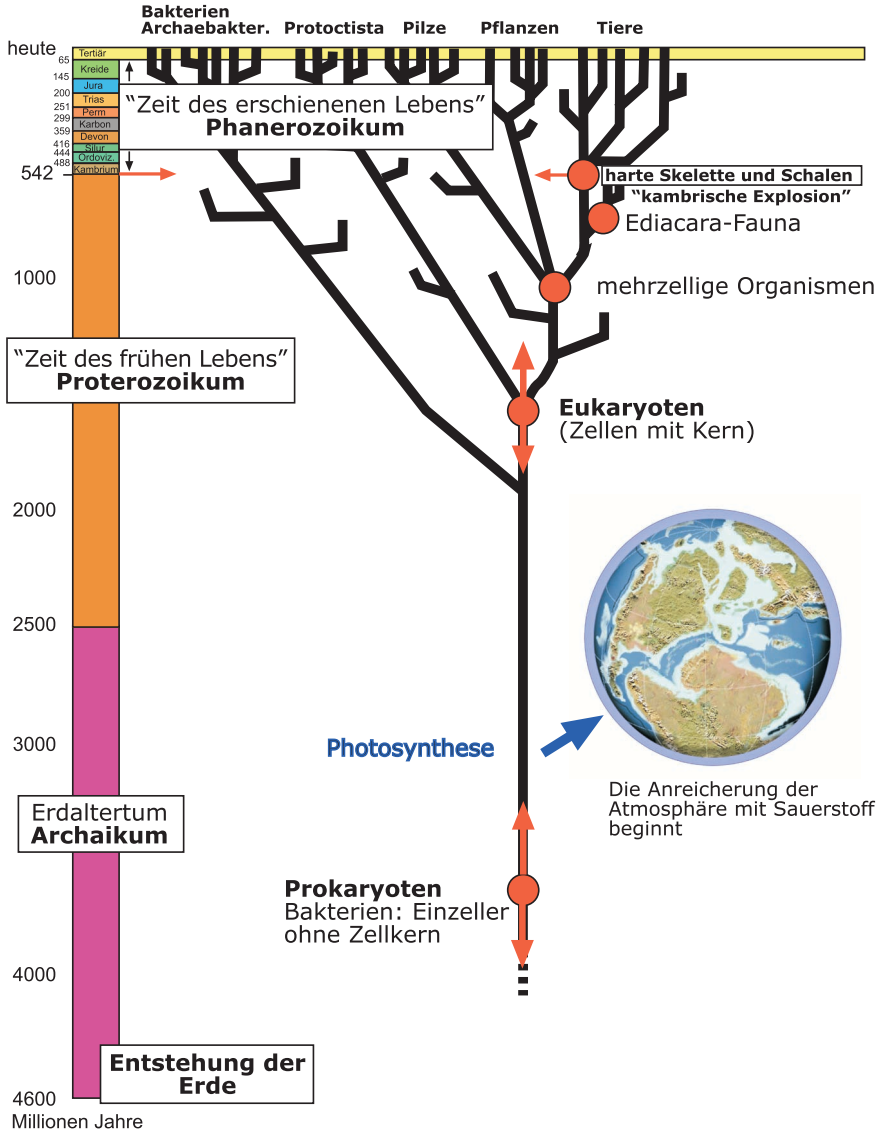


Abb. 5: Wichtige Evolutionsschritte vor dem Hintergrund der Erdgeschichte: Die Vielfalt des Lebens war nicht von Beginn an vorhanden, ebensowenig der Sauerstoff unserer Atmosphäre. Diese Darstellung ist sehr schematisch und hat zudem einen deutlich zoozentrischen Charakter: Die großen wie vielfältig differenzierten Gruppen der *Archaea* und *Bacteria* sind grafisch in einer Linie zusammengefasst (vgl. dazu Abb. 6, in denen diese Vielfalt berücksichtigt wird und dafür die höheren Organismen an den Rand gerückt werden). Kompilation aus verschiedenen Quellen, wobei versucht wurde, das „Fünf-Reiche-Konzept“ von MARGULIS & SCHWARTZ (1989) beizubehalten.

effekte addieren sich nicht zu verbesserter Fitness gegenüber solchen Ereignissen. Die „Aussterbe-Selektivität“ (*extinction selectivity*) ist deshalb eine „nicht-konstruktive Selektivität“ (*non-constructive selectivity*), die eine zufällige und die Zufälligkeit weiterer Entwicklungen fördern kann (JABLONSKI 2005). In der dem Massensterben folgenden Erholung können in nicht vorhersagbarer Weise zuvor nur wenig verbreitete Linien zu weiter Verbreitung und Artenvielfalt kommen.

Massensterben können daher als eigener Selektionstyp gesehen werden, der seine Wirkung gerade bei der Steuerung der Makroevolution entfaltet. Dabei wird das von der Evolutionstheorie als grundlegend betrachtete Prinzip der Adaption durch Natürliche Selektion außer Kraft gesetzt (GOULD 2002, JABLONSKI 2005).

Wie auch immer, Massensterben sind nicht nur destruktiv, sondern – wie man es im Grunde auch von Waldbränden kennt – konstruktiv: Es scheint, als funktionieren sie als wichtiger Schrittmacher der Makroevolution, indem sie den Raum für die Entwicklung neuer Lebensformen schaffen. Die Ablösung der Saurier durch die Säugetiere wird dafür als Musterbeispiel angesehen.

In den letzten Jahren hat sich das Augenmerk auch auf kleiner dimensionierte Wechsel von Arten und Gattungen gerichtet. Die paläontologischen Befunde deuten darauf hin, dass diese Wechsel oft nicht kontinuierlich in Art eines breiten Stromes erfolgten (zu einem bestimmten Zeitpunkt in dieser Linie, zu einem anderen in einer anderen Linie), sondern neue Spezies die alten in einer Art Gleichschritt ablösen. Diese als **Spezies-Wechsel** oder **-Umbruch** (*species turnover*) bezeichneten Phasen lassen sich, so scheint es zumindest in einigen gut dokumentierten Fällen, mit Umweltfaktoren korrelieren.

Besonders astronomisch gesteuerte Klimazyklen (Milankovic-Zyklen) oder Meeresspiegelschwankungen werden als geeignete Ursachen für Spezies-Wechsel angesehen (z.B. VRBA

2005, DAM et al. 2006, PETERS 2008). Die Arbeit von DAM et al. umfasst eine eng aufgelöste Dokumentation von Kleinsäugetern aus dem ungewöhnlich langen Zeitraum von 24,5-2,5 Mill. Jahren, wobei die hier diagnostizierte durchschnittliche Spezies-Lebensdauer (als morphologische Stabilität) von ca. 2,5 Millionen Jahren als klimatisch gesteuert angesehen wird.

Die zuletzt erwähnten Forschungen rücken die Evolution in einen globalen ökologischen Zusammenhang, in welchem die Natürliche Selektion nicht ausgesetzt, aber als Wirkungsprinzip den für das Leben und seine Evolution wechselnden Einschränkungen (*constraints*) untergeordnet wird. Solche Studien werden inzwischen für den ganzen Zeitraum der Evolution unternommen, wobei besonders der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre als ein wichtiger, evolutionäre Schritte begrenzender Faktor angesehen wird (z.B. ACQUISTI et al. 2007, FIKE et al. 2006; FLÜCK et al. 2007).

Die Natürliche Selektion ist schon seit DARWIN der Mechanismus, der Umweltveränderung auf die Entwicklung der Arten wirksam werden lässt. Doch bei ihm wie in der Synthetischen Evolutionstheorie hat die Umwelt kein Gesicht: die Selektion wird von einer unspezifizierten, abstrakten Veränderung angeregt. Die Erdgeschichtsforschung ist nun in der Lage, auch Aussagen über die Entwicklung der Atmosphäre, des Klimas, des Meeresspiegels und der Lage der Kontinente zu machen. Dies ermöglicht wiederum, Korrelationen zwischen makroevolutionären Mustern und der Veränderung dieser äußeren Bedingungen zu versuchen. Die Entwicklungsgeschichte des Lebens wird so zunehmend in die Umweltgeschichte der Erde eingebettet, woraus sich möglicherweise auch neue evolutionstheoretische Ansätze ergeben können. Denkbar wäre zum Beispiel, dass die Evolution sich vielleicht in ferner Zukunft besser durch Begriffe und Mechanismen aus dem Bereich komplexer Systeme beschreiben lässt, als durch die Reduktion auf das Prinzip der Natürlichen Selektion.

7.4. Punctuated equilibria / Unterbrochenes Gleichgewicht

Die Erdgeschichtsforschung hat das Bild der gleichförmigen Entwicklung der Spezies schon früh mit Skepsis betrachtet. Wir haben oben gesehen, wie Darwin die Lückenhaftigkeit der Fossilaufzeichnung gerade auch gegen eine zu naive Blickrichtung der Geologie zu stellen versuchte. Auch Simpson, der viele paläontologische Fragestellungen in die Perspektive der Synthetischen Evolutionstheorie gerückt hat, sah es trotz dieses Schulterschlusses als wenig wahrscheinlich an, dass die Evolution ausschließlich in der geforderten langsamgleichförmigen Weise verlief. Sein Begriff der *quantum*-Evolution soll die relativ beschleunigte Entwicklung bei der Herausbildung neuer Gruppen zum Ausdruck bringen (SIMPSON 1944, 1953).

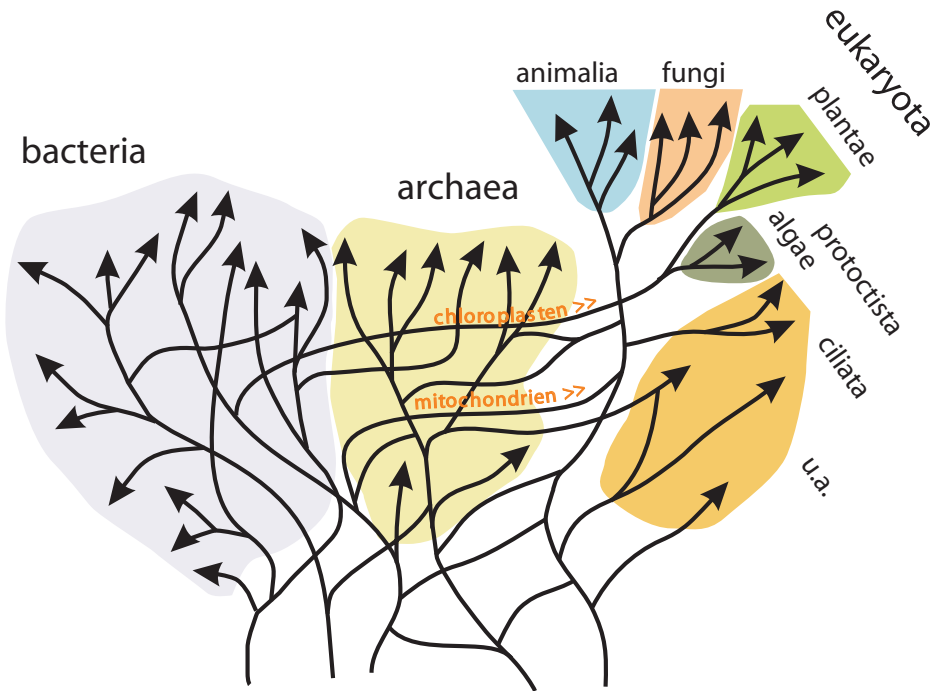
Ein massiver Versuch, die Evolutionstheorie aus der Entwicklungsgeschichte des Lebens heraus zu gestalten, wurde von SCHINDEWOLF unternommen und in seinem Hauptwerk *Grundfragen der Paläontologie* (1950) ausführlich auch dem breiteren Publikum vorgestellt. Sein **Typostrophen**-Modell gliederte die Lebenszeit einer Art in die Phase der Entstehung (*Typogenese*), einer nachfolgend relativ langen Zeit ohne große Veränderungen (*Typostase*) und eine, von aberranten Formen geprägte Phase der Auflösung (*Typolyse*). Dieses Muster wurde aber allgemein als zu schematisch empfunden und vor allem im Hinblick auf die Typolyse in Frage gestellt. Zugleich konnte SCHINDEWOLF keine empirisch plausible Begründung für dieses Muster vorlegen, so dass das Typostrophen-Modell die evolutionstheoretischen Vorstellungen nicht nachhaltig zu formen vermochte.

Auf den ersten Blick scheint das *punctuated equilibria*-Modell von ELDREDGE & GOULD (1972) einem ähnlichen Muster zu folgen (*punctuated equilibria* im Folgenden: **PE**). Arten erscheinen plötzlich, bleiben für eine bestimmte Zeit ohne bedeutende morphologische Veränderungen, um am Ende wieder

plötzlich zu verschwinden. Die Pointe ist aber, dass die Autoren sie als konsequente Umsetzung eines Argumentes der Synthetischen Evolutionstheorie präsentieren: neue Arten entstehen vermutlich weniger durch phyletische Entwicklung (sympatrisch, innerhalb des Verbreitungsgebietes einer Art), sondern durch geografische Abspaltung (peripatrisch, am Rand der Ausgangspopulation; oder allopatrisch, räumlich völlig getrennt; siehe dazu auch Abb. 2 sowie MAYR 2005).

Wenn nun eine neue Art von einer kleinen, von der wesentlich größeren Ausgangspopulation geografisch getrennten Population ausgeht, dann ist die Überlieferung von Fossilien aus dieser kleinen, abgespaltenen Gruppe besonders unwahrscheinlich. Diese Unwahrscheinlichkeit nimmt weiter zu, wenn sie auch nur kurze Zeit besteht, bevor sie in nun veränderter Form als neue Art mit großer Verbreitung dokumentiert werden kann. Was die Autoren des PE hier nicht ohne Raffinesse machen, ist, die „Lückenhaftigkeit der Fossilaufzeichnung“, die der Erdgeschichtsforschung wie ein Bleigewicht angehängt wurde, in fruchtbarer Weise für das eigene Modell einzusetzen: je kleiner eine Population ist und je kürzer sie als morphologisch sich rasch verändernde Übergangsform existiert, um so unwahrscheinlicher ist es tatsächlich auch, diese Übergangsformen fossil finden zu können.

PE versucht, eine evolutionstheoretische Erklärung für das vielfach vermittelte makroevolutionäre Bild zu geben – ein Bild, das sich auch bei hoch aufgelösten Linien finden lässt. Die Plötzlichkeit wird dabei als Folge der Lückenhaftigkeit der Fossilaufzeichnung gesehen, aber diese Lückenhaftigkeit ist jetzt nicht mehr die allgemeine, schon von Darwin behauptete, sondern eine Form von „Rest-Lückenhaftigkeit“, die nur kurzzeitig kleine Populationen betrifft. So plausibel diese Argumentation klingen mag, ein methodologischer Nachteil ist nicht von der Hand zu weisen: die kleinen, sich morphologisch rasch entwickelnden Populationen sind im PE-Modell die wich-



erste Zellen ? / LUCA?

Abb. 6: Der Stammbaum des Lebens unter angemessener Berücksichtigung der Bakterien (in vieler Hinsicht ebenfalls nur schematisch dargestellt). Zwischen den beiden Domänen der *Archaea* und *Bacteria* kam es zu erheblichem horizontalem Genaustausch, ohne dass die grundsätzlichen Unterschiede hinsichtlich bestimmter Eiweißformen verwischt wurden. Der horizontale Gentransfer könnte ein Hindernis sein, einen ersten gemeinsamen Vorfahren des Lebens (*Last Universal Common Ancestor, LUCA*) bestimmen zu können. Möglicherweise endet die Suche nach dem ersten Vorfahren bei einem Genpool, den Bakterien durch horizontalen Austausch miteinander geteilt haben. Zellorganellen von Eukaryoten sind durch Symbiose mit aufgenommenen Bakterien entstanden (umgezeichnet nach „v43n2-teske_edwards1en_8591.gif“, woods hole oceanographic institute, <http://www.whoi.edu/oceanus/viewImage.do?id=8591&aid=3807>).

tigen Elemente der Evolution, des Artwechsels oder *species turnover* – gerade sie werden nun in den Bereich empirischer Unzugänglichkeit geschoben.

Doch auch ELDREDGE & GOULD bauen als solide Naturwissenschaftler auf den Grundsatz *natura non facit saltum*. Die Diskrepanz zwischen dem durch die Fossilien gegebenen Anschein der Plötzlichkeit und der Notwendigkeit kontinuierlicher Entwicklung wird durch rasche Bildung neuer Merkmalsprofile in kleinen, geografisch isolierten Populationen aufgelöst. Einmal als Morphotypus stabi-

lisiert, kann die Art dann lange unverändert bleiben (*stasis, equilibrium*), um dann in einer nächsten Unterbrechung (*punctuation*) dieses Gleichgewichtes von einer anderen, wiederum rasch gebildeten Population abgelöst zu werden.

Das PE-Modell ist bewusst als Arbeitshypothese vorgestellt worden, deren prognostiziertes Muster erst noch durch aufwendige Bestandsaufnahme von Faunenentwicklungen empirisch nachzuweisen wäre. GOULD (2002) und ELDREDGE et al. (2005) vermögen eine inzwischen umfangreiche Sammlung von Un-

tersuchungen vorzulegen, in denen das Muster des PE in vielen Fällen doch recht zuverlässig nachgewiesen werden konnte, wobei aber umgekehrt auch klare Fälle langsamer, gradueller Entwicklung zu finden waren.

Das PE-Modell versucht eine Antwort für das in den Fossilfunden plötzliche Erscheinen neuer Spezies zu geben, schafft jedoch im gleichen Zug zwei neue Fragen: Wie ist die schnelle Entwicklung von neuen Morphotypen zu erklären, und wie die geringe morphologische Veränderung (*equilibrium, stasis*) über die viel längere, restliche Lebensdauer der Art? Die Erklärung von Stasis wird durch ein populationsstatistisches Gleichgewicht unter sich nur wenig verändernden Umweltbedingungen angesehen (ELDREDGE et al. 2005); die rasche Entstehung neuer Spezies kann hingegen nicht im konventionellen Wirkungsgefüge der Natürlichen Selektion verortet werden, da diese für solche schnellen Entwicklungen als zu träge angesehen wird.

GOULD selbst hat in der Frage nach der raschen Entstehung neuer Spezies den Blick auf die Ontogenese gerichtet (*Ontogeny and Phylogeny*, 1977). Diese in der frühen biologischen Forschung wie auch im Kontext der Evolutionstheorie meist als Embryologie bezeichnete Wissenschaft versucht, die Entwicklung des Embryos zur erwachsenen, geschlechtsreifen Form zu erforschen. Der für die Evolutionstheorie interessante Aspekt der Ontogenese liegt darin, dass der Embryo auf dem Weg zur erwachsenen Form eine morphologische Entwicklung durchmacht, die den Unterschied zwischen den erwachsenen Formen verschiedener Spezies gewaltig übertrifft. Nur kleine Verschiebungen im zeitlichen Muster dieser Entwicklung (z.B. Beibehaltung kindlicher Formen bis zur Geschlechtsreife) würden, wenn sie häufiger und in wiederkehrender Weise auftreten, das Erscheinungsbild einer Art in kurzer Zeit stark verändern können.

Nur kurze Zeit nach GOULDS *Ontogeny and Phylogeny* hat die Evolutionäre Entwicklungsbiologie, die moderne, molekularbiologische

Form der Embryologie, mit spektakulären Experimenten die Möglichkeiten der Ontogenese für die Bildung neuer Arten in den Blickpunkt gerückt. Auf diese oft salopp als **Evo Devo** bezeichneten Forschungen wollen wir gesondert im nächsten Abschnitt eingehen.

Im Zusammenhang mit PE bleibt noch zu erwähnen, dass sich die von ihr vertretene Artneubildung aus abgespaltenen kleinen Populationen nur bedingt durch die Natürliche Selektion im Sinne der Synthetischen Evolutionstheorie erklären lässt. Die Frage, ob sich aus einer abgespaltenen, kleinen Population eine neue Art entwickelt, die schließlich sogar die Ausgangspopulation verdrängen kann, ist am Ende eine Entweder-Oder-Frage auf der Ebene der Spezies: entweder die kleine Gründerpopulation stabilisiert sich, oder nicht. Und wenn sie in Konkurrenz mit der Ausgangspopulation tritt: entweder sie verdrängt diese, oder stirbt selbst aus.

Diese besondere Art einer **Spezies-Selektion** ist zwar bisher nicht ausdrücklich in die Synthetische Evolutionstheorie eingearbeitet worden, aber Ernst MAYR (1992) weist darauf hin, dass dieser Mechanismus wichtig und der Hinweis darauf ein Verdienst der PE wäre, auch wenn er selbst diesen Aspekt der Evolution schon in früherer Zeit vorgestellt habe.

7.5. Evo-Devo als Zauberstab

Keine Entwicklung der neueren Zeit hat die Sicht auf die Evolution möglicherweise so verändert wie die **Evolutionäre Entwicklungsbiologie (Evo-Devo)**. Im Rahmen dieses Themas kann hier nur auf die wichtigen Aspekte hingewiesen werden, die für die Wahrung der in diesem Beitrag entwickelten Argumentationsstruktur nötig sind. Eine ausführliche, aktuelle wie allgemein verständliche Darstellung in deutscher Sprache gibt CARROLL (2008).

Ein Jahr nach GOULDS *Phylogeny and Ontogeny* hat die Entdeckung der **Hox-Gene** durch LEWIS (1978) als eine Art Initialzündung für diese Forschungsrichtung gewirkt. LEWIS konnte auf die Arbeiten von Christiane NÜSS-



Abb. 7: Die auf der Hochfläche der Frankenalb häufig zu findenden fossilen Schwämme sind in dieser Form – als Gebilde aus Kalk – beim bakteriellen Abbau der organischen Substanz entstanden. Erst durch das von den Bakterien abgeschiedene Karbonat konnte die Gestalt vieler Schwämme in fossiler Form überliefert werden – ein Beispiel für die Bedeutung von Bakterien im Kreislauf der Gesteine.

LEIN-VOLHARD und Eric F. WIESCHAUS bauen, die in *Drosophila melanogaster* bereits fünfzehn für die Entwicklung des Bauplans wichtige Gene bestimmt hatten. Der von ihm vollzogene nächste Schritt war dann, die genauere raum-zeitliche Umsetzung dieser Gene in der Ontogenese herauszufinden. Alle drei haben für diese Forschungen 1995 den Nobelpreis für Medizin erhalten.

Die die Struktur des Körperbaus gliedernden Gene werden als Hox-Gene bezeichnet (eine Abkürzung für Homeobox-Gene, wobei als Homeobox ein Abschnitt des Genoms bezeichnet wird, in dem solche struktursteuernden Gene lokalisiert sind). Die Hox-Gene codieren bestimmte Proteine, die selbst wiederum als Transkriptionsfaktor wirken, indem sie sich – im Zuge der Übersetzung des genetischen Codes – wiederum an einen ganz bestimmten anderen Abschnitt der DNA setzen und dort „Realisator“-Gene an- oder ausschalten.

Welche für die Evolutionstheorie wichtigen Aspekte lassen sich mit den Hox-Genen verbinden? Es kommt bei der Entwicklung neuer Formen/Arten offenbar nicht nur auf das Vorhandensein bestimmter Gene oder Verände-

rungen im Genom an, sondern auch darauf, ob und in welcher Weise struktursteuernde Gene aktiviert oder unterdrückt werden.

Alle Tiere, und zwar über alle Stämme hinweg, teilen im Wesentlichen die gleichen Hox-Gene. Das heißt, die Entwicklung des Embryos zur erwachsenen Form wird bei Säugetieren, Insekten wie auch Weichtieren (um einige wichtige Stämme der *animalia* zu nennen), was die Ausbildung der Körpersegmente und wichtiger morphologischer Elemente (wie Augen) betrifft, von den gleichen Genen angestoßen. Die allgegenwärtige Verbreitung der Hox-Gene

bringt eine **tiefe Homologie** im Körperbau der *animalia* zum Ausdruck: die einzelnen Stämme und Arten sind in Bezug auf für den Körperbau wichtige Gene viel ähnlicher, als das bis dahin überhaupt auch nur vermutet werden konnte!

Zugleich wird durch die Wirkungsweise der Hox-Gene unterstrichen, dass neue morphologische Typen weniger durch langsame, über lange Zeit sich akkumulierende graduelle Veränderungen des Genoms bewirkt werden müssen, sondern durch Variationen im Aktivierungsmuster der Hox-Gene wesentlich effizienter angelegt werden können. Bestimmte Entwicklungen, wie z.B. Verringerungen oder Vermehrung von Körpersegmenten, können zudem durch einfache Mutationen – Reduktion oder Verdoppelung von Hox-Genen – verursacht werden, und damit gleich „perfekt“ im neuen Bauplan erscheinen, ohne dass er langsam durch die Natürliche Selektion herausgearbeitet werden muss. Manche der zuvor erwähnten Probleme, besonders jene, die nach der Evolutionstheorie eine positive Selektion im Anfangsstadium der Entwicklung eines Merkmals betreffen, lassen sich, zumindest im

Prinzip, durch die Wirkung von Hox-Genen vermeiden.

Mit der Evo Devo hat die Erdgeschichtsforschung im letzten Jahrzehnt nahezu schlagartig völlig neue Interpretationsspielräume gewonnen. Langsame wie schnelle Entwicklungen können nun vor dem Hintergrund empirisch plausibler Erklärungsgrundlagen in das Bild der Makroevolution eingebaut werden. Rasche makroevolutionäre Entwicklungsschritte, wie die als **kambrische Explosion** bezeichnete Entstehung der Tierstämme, waren im Lichte der konventionellen Evolutionstheorie nur schwer verständlich. Die neuen Lehrbücher, vorerst nur auf dem englischsprachigen Markt, haben die Ergebnisse der Evolutionären Entwicklungsbiologie schon eingebaut (z.B. VALENTINE 2004).

7.6. Bakterien sind die dominierende irdische Lebensform

Eine weitere gravierende Neuigkeit der Biologie kommt aus der Beschäftigung mit den Bakterien. Möglich wurde dies durch die Entwicklung von instrumentell aufwendigen Beobachtungs- und Bestimmungstechniken, wie sie den Biologen des 19. Jahrhunderts noch nicht zur Verfügung standen. Mit diesen modernen Techniken gelang es überhaupt erst in der jüngeren Vergangenheit, die Vielzahl der von Bakterien besiedelten Lebensräume zu entdecken – oft Bereiche, die bis dahin für unbewohnbar gehalten worden waren. Zu den Entdeckungen allein der letzten Zeit gehören die Verbreitung von Bakterien in der ozeanischen Kruste (SANTELLI et al. 2008), in den in den Meeren abgelagerten Sedimenten (LIPP et al. 2008), in denen sie in mehreren hundert Metern Tiefe nachweisbar sind, und – in ganz anderer Richtung – als Symbionten des Menschen (die Zahl der Bakterien im menschlichen Körper, v.a. dem Darm, aber auch auf anderen Schleimhäuten, übertrifft die der eigentlich menschlichen Zellen um eine ganze Größenordnung, MULLARD 2008).

Neben Bakterien wird auch den Viren zuneh-

mende Aufmerksamkeit zuteil. Inzwischen wird ihnen sogar Bedeutung in den globalen Stoffkreisläufen zugesprochen (DONAVARO et al. 2008).

Ohne Zweifel repräsentieren Bakterien die einfachsten Lebensformen; zugleich zeigen sie aber auch die größte Vielfalt an Stoffwechsel-Optionen. In ihrer Rolle als Primärproduzenten übertreffen sie die Pflanzen, wobei Bakterien nicht nur durch Photosynthese autotroph existieren können, sondern auch an lichtfernen Orten von magmatischen Gasen (z.B. Methan, Schwefelwasserstoff) oder hydrothermal korrodierten Gesteinen zu leben vermögen. Bakterien bilden so die wesentliche Schnittstelle zwischen anorganischer und organischer Welt. Bakterien sind aufgrund dieser Eigenschaften an den globalen Stoffkreisläufen, an der Begrenzung oder auch Ausweitung der Möglichkeiten der Makroevolution maßgeblich beteiligt. Die Anreicherung der Erdatmosphäre mit Sauerstoff ist das Werk der Cyanobakterien in der Zeit vor ca. 2 Mrd. Jahren, und indem es Bakterien gibt, die einerseits Methan erzeugen, sowie andererseits auch solche, die Methan abbauen, sind sie auch an der globalen Regulation der Treibhausgase beteiligt.

Aus der Perspektive der Makroevolution ist die Rolle der Bakterien also in vieler Hinsicht bemerkenswert. Als früheste Lebensformen besiedeln sie die Erde seit vermutlich mehr als 3,5 Mrd. Jahren. Der Schritt zu Zellen mit Zellkern (Eukaryoten) erfolgte erst vor ca. 1,5 Mrd. Jahren, der zu vielzelligen Tieren erst vor ca. 0,7 Mrd. J. (PETERSON et al. 2005). Ohne als esoterisch gelten zu müssen, kann behauptet werden, dass die Sicht der bisherigen Evolutionstheorie auf das Leben ganz eindeutig zoozentrisch, also auf die Tiere konzentriert war.

Eine einfache Aufnahme der Bakterien in die Evolutionstheorie ist jedoch problematisch, weil sie (1) nicht unter den biologischen Artbegriff fallen, (2) Vielfalt unabhängig von der Zellteilung durch horizontalen Gentransfer entwickeln können und (3) das Prinzip „Adaption durch Natürliche Selektion“ in

wesentlicher Weise durch Symbiose ergänzt oder ersetzt wird.

Das Prinzip der Symbiose und die Möglichkeit des horizontalen Gentransfers – also der Austausch von DNA-Segmenten von Bakterie zu Bakterie, zum Teil auch unter der Beteiligung von Viren – lässt sich nicht nur bei Bakterien finden, sondern auch bei komplexen, eukaryotischen Zellen, und eingeschränkt bei höheren Organismen (HARTMANN 2004). Die Eukaryoten, also Zellen, deren DNA von einer Membran umgeben ist, werden heute im Sinne des von Lynn MARGULIS zur Geltung verholten **Endosymbionten-Modells** als Einzeller gedeutet, die durch Symbiose mit Bakterien entstanden sind. Zellbausteine wie Chloroplasten und Mitochondrien (letztere sind in den Zellen aller höher entwickelten Lebewesen vorhanden) werden als gefressene, aber nicht verdaute und zu Zellorganellen umfunktionierte Bakterien angesehen (MARGULIS 1993, 1998, MARGULIS, DOLAN & WHITESIDE 2005, MARGULIS & SAGAN 1986). Zwischen dem Wirt und den aufgenommenen Bakterien kann es zum horizontalen Genfluss kommen, und beide können sich so unmittelbar zusammen als neue Art etablieren, wenn ihnen die Bewahrung dieser symbiotischen Struktur durch die (nicht-sexuelle) Vermehrung möglich ist.

Eukaryoten, die im Gegensatz zu Bakterien einen Zellkern aufweisen, sind zum Teil ebenfalls für globale Stoffkreisläufe bedeutend. Die für die Entstehung der ersten Eukaryoten postulierte Symbiose hat sich in jüngerer Zeit auch für die Entstehung einer planktonischen Dinoflagellaten-Art nachweisen lassen: diese hat Rotalgen als dauerhafte Symbionten aufgenommen (YOON et al. 2005). Eine neue Entdeckung ist auch der „Zellkern-Diebstahl“, wobei Eukaryoten die Kerne assimilierter Bakterien nicht verdauen, sondern für die Optimierung ihres Stoffwechsels benutzen (JOHNSON et al. 2007).

In vielen Darstellungen zur Makroevolution wird die Erfindung der Sexualität durch die Eukaryoten (noch immer) als einer der gro-

ßen Fortschritte der Evolution gepriesen (z.B. SCHOPF 2004); denn die bei der sexuellen Vermehrung im Zuge der Rekombination auftretenden Merkmalsverschiebungen schaffen die Variationen, aus denen die Natürliche Selektion auswählen und so die morphologische Entwicklung beschleunigen kann. Bakterien, die sich durch Zellteilung genetisch identisch duplizieren, wurde aus dieser Sicht daher wenig Entwicklungspotential zugeschrieben. Dem widerspricht aber nicht nur die tatsächlich existierende Vielfalt an Bakterientypen, v.a. hinsichtlich der Lebensräume und des Stoffwechsels, sondern auch der in jüngerer Zeit verstärkt beachtete horizontale Genaustausch. Aus der Perspektive der Bakterien, wie sie etwa MARGULIS gerne einnimmt, erscheint Sexualität als umständliche wie äußerst langsame Weise, genetische Vielfalt zu erzeugen (MARGULIS & SAGAN 1991).

8. Auf dem Weg zu einer neuen Evolutionstheorie?

Das Auseinanderfallen einer mikro- und makroevolutionären Perspektive ist Folge der Struktur der Evolutionstheorie. Der Vergleich mit der Geologie hat gezeigt, dass die beiden Betrachtungsräume zwar aus strukturellen Gründen unterschiedlich sind, aber vorneweg kein Grund dafür besteht, diese beiden Perspektiven nicht in ein dynamisches und für die Entwicklung theoretischer Konzepte produktives Verhältnis zu setzen.

Die Erdgeschichtsforschung hat seit DARWIN beträchtliche Fortschritte gemacht. Auch wenn sie das Problem der Lückenhaftigkeit der Fossilaufzeichnung nicht grundsätzlich ausräumen kann, so wurden im Laufe der Zeit doch die Methoden verfeinert und viele erdgeschichtliche Ausschnitte gefunden, in denen sich evolutionäre Entwicklungsreihen auch über längere, evolutionstheoretisch relevante Zeiträume weitgehend lückenlos verfolgen lassen. Im Laufe dieser Fortschritte konnte aber weder die von der Evolutionstheorie geforderte Gleichförmigkeit der Entwicklung,

noch die prognostizierte Bedeutung der Natürlichen Selektion in besonderer Weise gestärkt werden.

Die Natürliche Selektion als wesentlicher Motor der Evolution kann an den erdgeschichtlichen Zeugnissen in der Regel nicht aufgezeigt werden; in bestimmten Situationen steht sie sogar im Widerspruch zu den zu erklärenden Situationen. Nicht-adaptive Phasen oder Merkmale könnten in der Evolution erhebliche Bedeutung haben. Hinsichtlich der fraglichen Gleichförmigkeit bei der Entwicklung von Spezies gibt es gut dokumentierte Hinweise, die über längere erdgeschichtliche Zeiträume stabile Formen belegen. Die Entwicklung neuer Typen kann hingegen offenbar relativ rasch erfolgen.

Im Zuge dieser makroevolutionären Betrachtungen zeichnet sich zunehmend eine Beziehung mit der erdgeschichtlichen Umweltentwicklung ab, besonders im Hinblick auf Massensterben und die wesentlich häufigeren, kleineren Spezies-Umwälzungen. Von besonderer Bedeutung ist die Rolle der Bakterien, nicht nur in erdgeschichtlicher Hinsicht, sondern auch für die gegenwärtigen globalen Kreisläufe. Entsprechende Ergebnisse aus der Mikrobiologie wie den Geowissenschaften erweitern das Bild von der Makroevolution in tief gehender Weise.

Wagt man ein Gedankenspiel, wie eine zukünftige Evolutionstheorie aussehen könnte, dann müsste sie Folgendes leisten:

(a) In methodologischer Hinsicht müssten Makro- und Mikroperspektive (wieder) in eine fruchtbare Interaktion gebracht werden. Eine Evolutionstheorie müsste beide Perspektiven vereinheitlichen können.

(b) Die Welt der Bakterien und der Eukaryoten müsste nicht nur wegen ihrer Bedeutung für die Makroevolution und die globalen Stoffkreisläufe, sondern auch im Hinblick auf die besonderen Fähigkeiten zum Horizontalen Gentransfer wie zur Symbiose enthalten sein.

(c) Die Evolution muss in Zusammenhang mit der Umweltgeschichte der Erde gesetzt sein.

Wesentliche neue Einblicke in die Funktion der Evolution sind weiterhin vor allem von der Evolutionären Entwicklungsbiologie (Evo Devo) zu erwarten. Mit zunehmender Kenntnis der konkreten genetischen Prozesse, des multi-hierarchischen Wirkungssystems (Epigenese) bei der Ontogenese, und möglicherweise sogar der Anregung durch Umweltfaktoren (PRAY 2004, VRBA 2005), wachsen nicht nur die Erklärungsmöglichkeiten dazu, wie Evolution im Prinzip funktionieren kann, sondern auch die Erklärungsansprüche. In diesem Zusammenhang kann nicht ausgeschlossen werden, dass genetische Variation und Natürliche Selektion an theoretischer Bedeutung verlieren und stattdessen Modelle entwickelt werden, die das komplexe System „Evolution“ treffender zu beschreiben vermögen.

Mikrobiologie, Evo Devo und Erdgeschichtsforschung haben die Vorstellungen von der Evolution seit Darwin durch eine Fülle neuer Zeugnisse und Ideen um Dimensionen erweitert. Konnte man zu seiner Zeit die Entwicklungsgeschichte des Lebens nur sehr unscharf strukturiert, ohne Vorstellung von der Komplexität der globalen Kreisläufe und mit nur wenigen, über die Fossilien hinausgehenden erdgeschichtlichen Zusatzinformationen beschreiben, erscheint die Entwicklung des Lebens und der Erde heute viel reichhaltiger und zugleich komplexer. Der Wunsch, diese gesamte Komplexität auf einige wenige einfache Prinzipien reduzieren zu können, wird damit nicht kleiner werden; die Wahrscheinlichkeit, dass dies auch gelingen könnte, vermutlich schon.

Wenn sich die Evolution zukünftig vielleicht nicht mehr mit den bekannten einfachen Prinzipien, sondern nur mit komplexeren Erklärungsansätzen durchdringen lässt, wird der bis jetzt sehr straff erscheinende theoretische Zusammenhang in der Entwicklungsgeschichte vielfältiger und damit möglicherweise auch lockerer. Sollte die Theorie in dieser Weise an vereinheitlichender Kraft verlieren, dann betrifft das nicht die Geschichte der Evolution,

wie sie in der Erdgeschichte und der Gegenwart dokumentiert ist. Die Geschichte des Lebens und der Erde, daran kann kaum gezweifelt werden, wird immer vielfältiger und bunter, und dabei sicher nicht an Faszination verlieren.

Literatur

- ALVAREZ, L. W.; ALVAREZ, W.; ASARO, F.; MICHEL, H. V. (1980): Extraterrestrial cause for the cretaceous-tertiary extinction. - *Science* 208 (6. Juni 1980), 1095-1108.
- ACQUISTI, C.; KLEFFE, J.; COLLINS, S. (2007): Oxygen content of transmembrane proteins over macroevolutionary time scales. - *Nature* 445 (4. Jan. 2007), 47-52.
- BENTON, M. J.; DONOGHUE, P. C. J. (2007): Paleontological evidence to date the tree of life. - *Mol. Biol. Evol.* 24, 26-53.
- CARROLL, S. B. (2008): *Evo Devo: Das neue Bild der Evolution* [dt. Übersetzg. von: *Endless forms most beautiful. The New Science of Evo Devo and the making of the animal kingdom*; London 2006]. - Berlin: Berlin University Press.
- CUVIER, G. (1812): *Recherches sur les ossements fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions ont détruit les espèces.* - Paris: Deterville. (Enthält als Einleitung den Discours préliminaire)
- CUVIER, G. & BRONGNIART, A. (1811): *Essai sur la géographie mineralogique des environs de Paris, avec une carte géognostique, et des coupes de terrain.* - Paris.
- DAM, J.A. VAN; HAYFA, A.A.; SIERRA, M.A.A.; HIKGEN, F.; HOEK OSTENDE, W. VAN DEN; LOURENS, L. J.; MEIN, P.; MEULEN, A.J. VAN DER; PALAEZ-CAMPOMANES, P. (2006): Long-period astronomical forcing of mammal turnover. - *Nature* 443 (12. Okt. 2006), 687-691.
- DARWIN, C. (1859): *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* - London: Watts & Co.
- DARWIN, C. (1872): *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* - London: John Murray [6. Aufl. „with additions and corrections“].
- DAWKINS, R. (2008): *Geschichten vom Ursprung des Lebens: Eine Zeitreise auf Darwins Spuren.* [dt. Übersetzung von: *The Ancestor's Tale*, London 2004]. - Berlin: Ullstein (928 S.)
- DONAVARO, R.; DELL'ANNO, A.; CORINALDESI, CI.; MARGAGNINI, M.; NOBLE, R.; TAMBURINI, C.; WEINBAUER, M. (2008): Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems. - *Nature* 454 (28. Aug. 2008), 1084-1087.
- ELDRIDGE, N. & GOULD, S.J. (1972): Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. - In: SCHOPF, T.J.M. (ed.): *Models in paleobiology*, San Francisco (Freeman, Cooper & Co.), 82-115.
- ELDRIDGE, N.; THOMPSON, J. N.; BRAKEFIELD, P.; GAVRILETS, S.; JABLONSKI, D.; JACKSON, J.; LENSKI, R. E.; LIEBERMAN, B.S.; MCPEEK, M. A.; MILLER, W. (2005): The dynamics of evolutionary stasis. - In: VRBA, E. & ELDRIDGE, N. (eds.): *Macroevolution: diversity, disparity, contingency. Essays in honor of Stephen Jay Gould*; Suppl. *Paleobiology* 31, ii, 133-145.
- ENGELHARDT, W. v. & ZIMMERMANN, J. (1982): *Theorie der Geowissenschaft.* - Paderborn und München: Schöningh.
- FIKE, D.A.; GROTZINGER, J.P.; PRATT, L.M.; SUMMONS, R.E. (2006): Oxidation of the Ediacarian ocean. - *Nature* 444 (7. Dez. 2006), 744-747.
- FLÜCK, M.; WEBSTER, K. A.; GRAHAM, J.; GIOMI, F.; GERLACH, F.; SCHMITZ, A. (2007): Coping with cyclic oxygen availability: evolutionary aspects. - *Integrative and Comparative Biology* 47, 524-531.
- FRIEDMAN, M. (2008): The evolutionary origin of flatfish. - *Nature* 454 (10. Juli 2008), 209-212.
- GOLDENFIELD, N.; WOESE, C. (2007): Biology's next revolution. - *Nature* 445 (25. Jan. 2007), 369.
- GOULD, S. J. (1977): *Ontogeny and Phylogeny.* - Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press.
- GOULD, S. J. (1994): Tempo and mode in the macroevolutionary reconstruction of darwinism. - *PNAS (Proc. Natl. Acad. Sci. USA)* 91, 6764-6771.
- GOULD, S. J. (2002): *The structure of evolutionary theory.* - Cambridge: Harvard University Press.
- HARTMANN, A. (2004-2005): *Horizontaler Gentransfer - ein natürlicher Prozess.* - *mensch + umwelt spezial* 17, 59-64.
- HERBERT, S. (2005): *Charles Darwin, Geologist.* - Ithaca: Cornell University Press.
- HOFBAUER, G. (2001): Aktualismus und die Prinzipien erdgeschichtlicher Forschung. - *Z. dt. geol. Ges.* 152, 109-127.
- HOPP, T.P.; ORSEN, M.J. (2004): Dinosaurier brooding behaviour and the origin of flight feathers. - In: CURIE, P.J. et al. (eds.), *Feathered Dragons*, Indiana Univ. Press, 234-250.
- HUG, L. A.; ROGER, A. J. (2007): The impact of fossils and taxon sampling on ancient molecular dating analyses. - *Mol. Biol. Evol.* 24, 1889-1897.
- HUTTON, J. (1795): *Theory of the earth, with proofs and illustrations.* - 2 Bde., Edinburgh: Messrs. Cadell, junior, and Davies, London; William Creech, Edinburgh.
- JABLONSKI, D. (1986): Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. - *Science* 231, 129-133.

- JABLONSKI, D. (2005): Mass extinctions and macroevolution. - In: VRBA, E. & ELDREDGE, N. (eds.): *Macroevolution: diversity, disparity, contingency. Essays in honor of Stephen Jay Gould*; Suppl. *Paleobiology* 31, ii, 192-210.
- JOHNSON, M. D.; OLDACH, D.; DELWICHE, C. F.; STOECKER, D. K. (2007): Retention of transcriptionally active cryptophyte nuclei by the ciliate *Myrionecta rubra*. - *Nature* 445 (25. Jan. 2007), 426-428.
- KÖTTER, R. (2001): Zur methodologischen Struktur des Aktualismusprinzips. - *Z. dt. geol. Ges.* 152, 129-141..
- KÖTTER, R. (2009): Ist der Kreationismus eine ernstzunehmende Alternative zu Evolutionstheorie und Kosmologie? - *ARCHE. Journal of Philosophy* 10 [im Druck].
- KUTSCHERA, U. (2006): Makroevolution. - *Naturwissenschaftliche Rundschau* 59, 289-290.
- LAWTON, G. (2009): Uprooting Darwin's tree. - *NewScientist* 24. Jan. 2009, 34-39.
- LEWIS, E.B. (1978): A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*. - *Nature* 276, 565-570.
- LIPP, J. S.; MORONO, Y.; INAGAKI, F.; HINRICHS, K.-U. (2008): Significant contribution of Archaea to extant biomass in marine subsurface sediments. - *Nature* 454 (21. Aug. 2008), 991-993.
- LYELL, C. (1830-1833): *Principles of Geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation.* - London: Murray. [Bd. I (1830): 511 S., Bd. II (1832): 350 S., Bd. III (1833): 398 S. + Appendix 109 S.]
- MARGULIS, L. (1993): *Symbiosis in cell evolution* [2. Aufl.]. - New York: Freeman.
- MARGULIS, L. (1998): *Symbiotic planet: A new look at evolution.* - New York: Basis Books.
- MARGULIS, L.; DOLAN, M. F.; WHITESIDE, J. H. (2005): „Imperfections and oddities“ in the origin of the nucleus. - In: VRBA, E. & ELDREDGE, N. (eds.): *Macroevolution: diversity, disparity, contingency. Essays in honor of Stephen Jay Gould*; Suppl. *Paleobiology* 31, ii, 175-191.
- MARGULIS, L.; SAGAN, D. (1986): *Microcosmos: Four billion years of evolution from our microbial ancestors.* - Berkeley: Univ. of California Press.
- MARGULIS, L.; SAGAN, D. (1991): *Origins of sex: three billion years of genetic recombination.* - New Haven, Conn.: Yale Univ. Press.
- MARGULIS, L.; SCHWARTZ, K. V. (1989): *Die fünf Reiche der Organismen.* - Heidelberg: Spektrum.
- MAYR, E. (1984): *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt: Vielfalt, Evolution und Vererbung* [dt. Version von: *The growth of biological thought*, Cambridge 1982]. - Berlin: Springer.
- MAYR, E. (1991): *Eine neue Philosophie der Biologie* [dt. Ausgabe von: *Towards a new philosophy of biology*; Cambridge 1988]. - München: Piper.
- MAYR, E. (1992): *Speciational evolution and punctuated equilibria.* - In: A. Somit & S. A. Peterson (eds.): *The Dynamics of Evolution.* Ithaca NY: Cornell Univ. Press, 21-53.
- MAYR, E. (2005): *Das ist Evolution* [dt. Version von: *What evolution is*, New York 2001]. - 2. Aufl., München: Goldmann.
- MULLARD, A. (2008): *The inside story.* - *Nature* 453 (29. Mai 2008), 578-582.
- OGG, J. G.; OGG, G.; GRADSTEIN, F. M. (2008): *The concise geologic time scale.* - Cambridge: Cambridge University Press.
- OSTROM, J.H. (1979): *Bird flight. How did it begin.* - *American Scientist* 67, 45-56.
- PETERS, D.S. (1994): *Die Entstehung der Vögel. Verändern die neuesten Fossilfunde das Modell?* - In: Gutmann, W.F.; Mollenhauer, D.; Peters, D.S. (eds.), *Morphologie und Evolution* (Frankfurt M.: Kramer), 243-249.
- PETERS, S. E. (2005): *Geological constraints on the macroevolutionary history of the marine animals.* - *PNAS (Proc. Natl. Acad. Sci. USA)* 102, 12326-12331.
- PETERS, S. E. (2008): *Environmental determinants of extinction selectivity in the fossil record.* - *Nature* 454 (31. Juli 2008), 626-629.
- PETERSON, K. J.; MCPEEK, M. A.; EVANS, D. A. D. (2005): *Tempo and mode of early animal evolution: inferences from rocks, Hox, and molecular clocks.* - In: Vrba, E. & Eldredge, N. (eds.): *Macroevolution: diversity, disparity, contingency. Essays in honor of Stephen Jay Gould*; Suppl. *Paleobiology* 31, ii, 36-55.
- PLAYFAIR, J. (1802): *Illustrations of the Huttonian Theory of the Earth.* - Edinburgh.
- PRAY, L. A. (2004): *Epigenetics: Genome, meet your environment. As the evidence accumulates for epigenetics, researches require a taste for Lamarckism.* - *The Scientist* 18, iss. 13/14, www.the-scientist.com.
- RAUP, D.M.; SEPKOSKI, J.J. (1982): *Mass extinctions in the marine fossil record.* - *Science* 215, 1501-1503.
- ROHDE, R.A., and MULLER, R.A. (March 2005). „Cycles in fossil diversity“. *Nature* 434: 208-210. <http://muller.lbl.gov/papers/Rohde-Muller-Nature.pdf>.
- SANTELLI, C. M.; ORCUTT, B. N.; BANNING, E.; BACH, W.; MOYER, C. L.; SOGIN, M. L.; STAUDIGEL, H.; EDWARDS, K. J. (2008): *Abundance and diversity of microbial life in ocean crust.* - *Nature* 453 (29. Mai 2008), 452-456.
- SCHINDEWOLF, O. (1950): *Grundfragen der Paläontologie.* - Stuttgart: Schweizerbart.
- SCHOPF, W. J. (1999): *Deep divisions in the tree of life - What does the fossil record reveal.* - *Biol. Bull.* 196, 351-355.

- SCHOPF, W. J. (2004): Extinctions in life's earliest history. - In: P.D.Taylor (ed.), Extinctions in the history of life, Cambridge: Cambridge Univ. Press, 35-60.
- SEIFFERT, H.; RADINSKY, G. (Hrsg.) (1989): Handlexikon zur Wissenschaftstheorie. - München: Ehrenwirth.
- SIMPSON, G.G. (1944): Tempo and mode in evolution. - New York: Columbia Univ. Press.
- SIMPSON, G.G. (1953): The major features of evolution. - New York: Columbia Univ. Press.
- TAYLOR, P. D. (Hrsg.) (2004): Extinctions in the history of life. - Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- THENIUS, E. (2000): Lebende Fossilien: Oldtimer der Tier- und Pflanzenwelt; Zeugen der Vorzeit. - München: Pfeil.
- VALENTINE, J. W. (2004): On the origin of phyla. - Chicago: Univ. of Chicago Press.
- VRBA, E. S. (2005): Mass turnover and heterochrony events in response to physical change. - In: Vrba, E. & Eldredge, N. (eds.): Macroevolution: diversity, disparity, contingency. Essays in honor of Stephen Jay Gould; Suppl. Paleobiology 31, ii, 157-174.
- VRBA, E. S.; ELDREDGE, N. (Hrsg.) (2005): Macroevolution: Diversity, Disparity, Contingency. Essays in honor of Stephen Jay Gould. - Supplement to Paleobiology, vol. 31 (ii).
- WELLNHOFER, P. (2008): Archaeopteryx: Der Urvogel von Solnhofen. - München: Pfeil.
- YOON, H. S.; HACKETT, J. D.; VAN DOLAH, F. M.; NOSENKO, T.; LIDIE, K. L.; BHATTACHARYA, D. (2005): Tertiary endosymbiosis driven genome evolution in dinoflagellate algae. - Mol. Biol. Evol. 22, 1299-1308.

Im Internet:

The Complete Work of CHARLES DARWIN Online:
<http://darwin-online.org.uk/>
 The Unofficial Stephen Jay Gould Archive:
<http://www.stephenjaygould.org/>

WWW:

- darwin.org
 - sjg inofficial
 - Waschke, Thomas: 2000 Makroevolution

woods hole oceanografic institute

http://www.whoi.edu/oceanus/viewImage.do?id=8591&aid=3807v43n2-teske_edwards1en_8591.gif

http://en.wikipedia.org/wiki/Extinction_event

Reference:

ROHDE, R.A., AND MULLER, R.A. (March 2005). „Cycles in fossil diversity“. Nature 434: 208-210. <http://muller.lbl.gov/papers/Rohde-Muller-Nature.pdf>.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Gottfried Hofbauer

Anzengruberweg 2

D - 91056 Erlangen

E-Mail: geoldoku@gdgh.de