

Die Höherentwicklung der Lebewesen und ihre Bedeutung für den Evolutionsvorgang

ULRICH KULL

Biologisches Institut der Universität Stuttgart

Die Evolution der Lebewesen, die im Verlauf von nahezu vier Milliarden Jahren der Erdgeschichte stattgefunden hat, wird aus Gründen der Übersicht in Stammbäumen dargestellt. Ein Stammbaum des Tierreichs zeigt ganz oben die Säugetiere einschließlich des Menschen; an der Basis stehen als kleine Seitenzweige die verschiedenen Einzeller-Gruppen (z. B. Amöben, Wimpertierchen). Dazwischen ist eine große Anzahl von Stämmen wirbelloser Tiere und von Gruppen von Wirbeltieren angeordnet. Ganz offensichtlich sind Säugetiere komplizierter gebaut als Einzeller. Einzeller sind auch – wie man aus den Fossilfunden entnimmt – sehr viel früher in der Erdgeschichte aufgetreten als Wirbeltiere oder gar Säugetiere. Der Stammbaum gibt also im großen Ganzen zugleich einen historischen Vorgang wieder, in dessen Verlauf eine Evolution von einfacheren zu komplexeren Formen stattgefunden hat. Man nennt sie die Höherentwicklung oder Anagenese. Die Evolution der Lebewesen wird naturwissenschaftlich, d. h. kausal, erklärt durch die von DARWIN begründete Evolutionstheorie. Sie geht aus von Mutationen, die sich an Genen abspielen, und von der Selektion, die an den ganzen Lebewesen angreift und dazu führt, daß die Population dieser Individuen sich im Laufe der Zeit verändern und auch aufspalten (vgl. KULL 1977 a, b). Hier interessiert uns die Frage: warum verlaufen etliche dieser Veränderungen so, daß dabei komplexere Formen entstanden sind?

Was ist Höherentwicklung?

Betrachten wir einen Stammbaum des Pflanzenreiches! An seiner Basis stehen einzellige Algen; die höchstentwickelten Pflanzen sind die bedecktsamigen Blütenpflanzen. Die zunehmende Komplexität im Aufbau der Pflanzen ist z. B. zu erkennen an der unterschiedlichen Anzahl verschiedener Zelltypen, die ein Organismus zu bilden vermag; bei sehr einfach gebauten Algen sind es 3–4, bei Farnpflanzen 20–25 und bei den Bedecktsamern 70–80. Warum werden nun diese verschiedenen Zelltypen ausgebildet? Beim Einzeller zeigt eine einzige Zelle alle Funktionen, die zur Erhaltung des Lebens erforderlich sind. Beim Vielzeller erfolgt Arbeitsteilung; die Zellen können durch unterschiedliche Ausgestaltung (fußend auf dem gleichen Grundbauplan) spezifische Aufgaben besser erfüllen. Durch diesen Vorgang der Spezialisierung der Zellen nimmt somit die Leistungsfähigkeit auf einem besonderen Gebiet zu, auf anderen aber ab. Daher ist eine Spezialisierung nur bei enger Zusammenarbeit mit Zellen, die in anderer Weise differenziert sind, sinnvoll. Eine entsprechende Zunahme der Leistungsfähigkeit beobachtet man nicht nur auf der Ebene der Zellen, sondern auch von Geweben und Organen. Die zunehmende Ausdifferenzierung der Lunge der Wirbeltiere von den Lurchen bis hin zu den Vögeln und Säugern ist dafür ebenso ein Beispiel wie die Entwicklung sehr komplexer Augen, die in mehreren Evolutionslinien des Tierreichs stattgefunden hat. So gibt es eine Evolution von Linsenaugen als Zeichen einer Höherentwicklung der Lichtsinnesorgane bei Polychaeten, bei Schnecken, bei Tintenfischen und bei Wirbeltieren.

Ein wichtiger Vorgang der Anagenese ist die Größen- und Komplexitätszunahme des Gehirns in der Wirbeltierreihe, durch die z. B. das Vorderhirn zum Großhirn wird. Die Leistungsfähigkeit dieses Großhirns erreicht ihr Maximum beim Menschen, dem ja

ausschließlich aufgrund der einmaligen Gehirnleistungen seine Sonderstellung gegenüber allen anderen Lebewesen zukommt. Die Zunahme der Leistungsfähigkeit des Zentralnervensystems ist auch an der Evolution der Verhaltensweisen zu erkennen, die bis zum vorausschauenden Denken des Menschen geführt hat (Abb. 1). Anatomisch liegt dieser Evolution eine außerordentliche Zunahme der Zahl der Nervenzellen und der Kompliziertheit ihrer Verschaltungen zugrunde.

Bei allen diesen Vorgängen der Höherentwicklung ist als gemeinsames Prinzip eine Zunahme der Komplexität von Strukturen zu erkennen. Dies bedeutet, daß zur vollständigen Beschreibung dieser Strukturen immer mehr Information erforderlich ist. Die Höherentwicklung äußert sich in all diesen Fällen in einer Informationszunahme. Diese Information muß in den Lebewesen selbst enthalten sein, denn aus einer befruchteten Eizelle eines Wurms entsteht wieder ein Wurm; aus der befruchteten Eizelle des Menschen stets ein Mensch. Die Information ist festgelegt in den Genen, die in jeder Zelle enthalten sind. Die Informationszunahme bei der Anagenese muß also eine Informationszunahme im genetischen Material der Lebewesen sein.

Natürlich nimmt nicht bei jedem Evolutionsprozeß die Information zu. Der Pferdestammbaum führt vom Hyracotherium des Eocän (das damit nahe verwandte Propalaeotherium

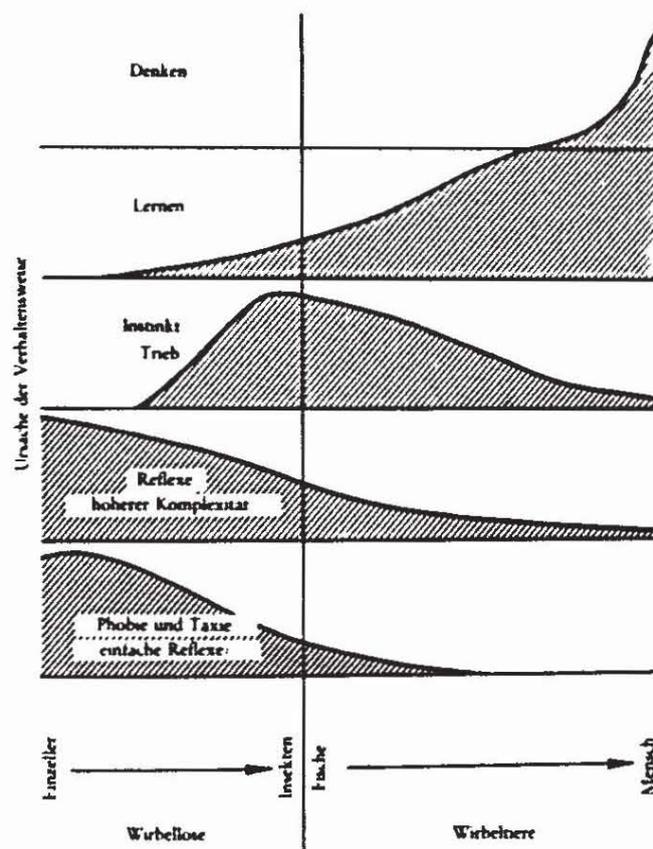


Abb. 1: Zunahme der Leistungsfähigkeit von Zentralnervensystemen, dargestellt durch die Angabe der Beteiligung der einzelnen Verhaltensweisen am Gesamtverhalten. Die Anteile verändern sich im Verlauf der Höherentwicklung so, daß die Informationsaufnahme während des individuellen Lebens sich immer mehr auf das weitere Verhalten auswirken kann. (Aus: U. KULL: Evolution des Menschen; mit frdl. Genehmigung des J. B. Metzler-Verlages).

ist das Urpferdchen von Messel) zum heutigen Pferd. Im Verlauf dieser Entwicklung nimmt die Körpergröße zu, Gebiß und Gliedmaßen werden vereinfacht. Dies steht in engem Zusammenhang mit einer immer besseren Anpassung an den Lebensraum der Grasländer oder Steppen. Einen derartigen Evolutions-Vorgang nennt man Einnischung. Eine Zunahme der Information ist aus den Veränderungen des Körperbaus nicht zu erkennen; sie mag im Rahmen der Gehirngrößenzunahme in gewissem Umfang stattgefunden haben, ist aber sicher für den Evolutionsvorgang hier nicht entscheidend. Viel auffälliger ist eine Rationalisierung bei der Anpassung, erkennbar an der zunehmenden Funktionsspezifität. Man wird in einem solchen Fall auch nicht von einer eigentlichen Anagenese reden.

Bei der Ausdifferenzierung des Wirbeltierskeletts im Verlaufe der Evolution von ursprünglich fischartigen Organismen zu den höheren Landwirbeltieren läßt sich sowohl eine Zunahme der Komplexität (also Informationszunahme) wie auch eine Rationalisierung feststellen. Die Evolution geht aus von der Chorda, die als Festigungselement des Körpers allen Chordaten zukommt. Ein weitgehender Ersatz der Chorda durch ein knöchernes Achsenskelett, das aus einzelnen Wirbeln aufgebaut ist, sowie die Ausbildung von paarigen Extremitäten zur Bewegungs-Steuerung führt zu Wirbeltieren. Später wird dann der Aufbau des Extremitätenskeletts streng festgelegt (Quastenflosser/Uramphibien); noch später (bei Ursäugetern) wird die Zahl der Halswirbel auf 7 fixiert und schließlich werden die beiden ersten Halswirbel in spezifischer Weise als Atlas und Dreher ausdifferenziert. Dieser Evolutionsvorgang ist nicht gleichmäßig abgelaufen, sondern gewissermaßen stufenweise. Zunächst wurden bestimmte Merkmale ausgebildet und im Laufe längerer Zeit stabilisiert, dann wurden neue Merkmale hinzuerworben. Die Rationalisierung ist besonders gut bei der Evolution des Schädels zu erkennen. Ein Vergleich des Schädels eines Quastenflossers mit dem eines Säugers zeigt, daß die Knochenzahl abnimmt und ein gewisses Baumuster stabilisiert wird.

Wir halten fest: Höherentwicklung ist Informationszunahme, in manchen Fällen kombiniert mit Rationalisierung. Sie verläuft häufig erkennbar ruckartig, d. h. innerhalb geologisch kurzer Zeit entsteht ein grundlegendes neues Merkmal, dann aber über längere Zeit kein weiteres.

Ordnungskategorien der Evolution

Wie aus einer vergleichenden Betrachtung hervorgeht, gibt es bei der Komplexitätszunahme und der Rationalisierung einige allgemeine Regeln: Stets bleiben Ordnungszustände bzw. Ordnungsmuster erhalten. RIEDL hat die Kategorien, die uns erlauben, die Ordnungsprinzipien im Evolutionsgeschehen zu erkennen, in vier Begriffe zusammengefaßt: Norm, Hierarchie, Interdependenz, Tradierung.

1. Norm: Es gibt in Lebewesen viele Bauelemente, die immer wieder verwendet werden. Das Haar ist das Bauelement des Haarkleides der Säuger; Knochenzellen (Osteoblasten) und ihre Produkte sind die Bauelemente aller Knochen. Solche Bauteile können auch abgewandelt werden, sind aber dennoch Normelemente mit prinzipiell gleichem Bauplan. Eine solche unterschiedliche Ausbildung nennt man Individualisation. So haben z. B. die Gliedmaßen aller Vierfüßler denselben Grundbauplan; die Normelemente des Gliedmaßenskeletts sind gleich, aber die Gliedmaßen werden dann als Laufbein, Grabbein, Paddel oder Flügel genutzt. Auch in der menschlichen Kultur erfolgt häufig eine Abwandlung von Normteilen: Autos können vielerlei unterschiedliche Kühlerhauben oder Scheinwerfer haben, die dennoch alle einem Normprinzip gehorchen.

2. Hierarchie: In den Lebewesen sind Strukturelemente häufig hierarchisch angeordnet. Auch bei den Organismen-Arten lassen sich stets Hierarchien erkennen. So gehören Tannen, Fichten und Kiefern zur Gruppe der Nadelhölzer, diese zu den Nacktsamern und diese wiederum sind eine Gruppe der Blütenpflanzen. Die Bedeutung der Hierarchie für die Bauelemente in einem Organismus wird leicht verständlich, wenn man die Wirbelsäule betrachtet. Ein einzelner Wirbel wäre ein sinnloses Skelettelement; erst durch die Zusammenschaltung vieler dieser Normteile entsteht eine höhere Organisation in der Wirbelsäule. Auf der Ebene der Zellen mag das Cytoskelett als Beispiel dienen. Nahezu alle Zellen der Eukaryonten besitzen ein Netzwerk von Filamenten, die aus dem Protein Actin aufgebaut sind. Hierzu treten noch andere Filamente; so kommt z. B. die Bewegung von Zellen durch eine Wechselwirkung von Actin- und Myosinfilamenten zustande. Alle diese Strukturen zusammen bilden das Cytoskelett. Bei der Ausdifferenzierung von Muskelzellen wird von dem gleichen Prinzip der Bewegungsmöglichkeit durch Aneinander-Vorbei-Gleiten von Actin- und Myosinfilamenten Gebrauch gemacht. Eine große Zahl solcher Filamente in regelmäßiger Anordnung liefert ein hierarchisches System höherer Ordnung, die Muskelfibrille, die wiederum Bauelement der Muskelzellen bzw. Muskelfasern ist. Diese können unterschiedlich aufgebaut sein; so unterscheidet man z. B. glatte und quergestreifte Muskulatur. Diese Entwicklung hierarchischer Strukturen beschreibt einen Teilprozeß der Höherentwicklung.

3. Interdependenz: Viele Strukturen der Lebewesen stehen in einem funktionellen Abhängigkeitsverhältnis. So sind z. B. Wirbeltiergliedmaßen mit ihrem Knochenbau, ihren Blutgefäßen und ihrer Innervation nur bei Wirbeltieren sinnvoll, deren übrige Körperteile von der Funktion her dazu „passen“. Es ist kaum möglich, einen funktionsfähigen Organismus mit Insektenrumpf und Wirbeltierextremitäten zu „konstruieren“. Es besteht also Interdependenz. Wesen, bei denen diese Interdependenz mehr oder weniger aufgehoben ist, bevölkern Märchen und Sagen und treten uns auf Bildern von Hieronymus Bosch und Pieter Brueghel entgegen.

Die Interdependenz beruht auf den Konstruktionsprinzipien der Lebewesen. Alle Organismen, ausgestorbene wie heutige, müssen den Gesetzmäßigkeiten der Physik entsprechen. Nur Konstruktionen, die den Regeln der Mechanik gehorchen, sind lebensfähig (z. B. GUTMANN, 1980). Bei der Evolution muß jede Generation eine Population lebensfähiger Individuen gebildet haben. Selektion kann nur unter Beachtung dieses Prinzips wirken; sie beeinflusst daher sehr häufig nicht die Frequenz einzelner Gene, sondern ganzer komplexer Gengruppen; es besteht genetische Kohäsion. Dies gilt auch für die Ausbildung neuer Bautypen. Es gibt keine vorübergehende Einstellung der Lebenstätigkeit „wegen Umbaus“. Dies führt uns zur letzten Ordnungskategorie.

4. Tradierung: Infolge der abgelaufenen Evolutionsvorgänge gibt es eine historische Abhängigkeit der späteren Lebewesen von den früheren. Alle heutigen Strukturen der Organismen sind bestimmt durch deren Evolutionsgeschichte. Zu jedem Zeitpunkt kam es durch Wirkung der Selektion zu einer Anpassung an die jeweiligen Umweltverhältnisse und dabei zu einer immer besseren Abstimmung der Strukturen. Sind bestimmte Strukturen aufgrund der genetischen Kohäsion verankert, so werden sie bei einem durch Anpassung an andere Umwelten erforderlichen Umbau nicht verschwinden können, sondern sie werden entweder ihre Funktion ändern (z. B. die Kiemenspalten bzw. -taschen bei Landwirbeltieren) oder sie werden als Relikte (rudimentäre Organe) erkennbar bleiben. Eine neue Verwendung unter Funktionsänderung ist häufig ein Teilvorgang der Höherentwicklung.

Evolution ohne Anagenese

Nachdem wir nun gesehen haben, wie die grundlegenden Ordnungskategorien des Evolutionsprozesses sich bei der Höherentwicklung zu erkennen geben, sollen der Anagenese einige Beispiele von nicht anagenetischen Evolutionsvorgängen gegenübergestellt werden, um deren Abläufe aufzuzeigen.

Innerhalb vieler Familien der Blütenpflanzen finden wir eine Vielzahl von Blattgestalten. Die Ursache dürfte die Variabilität bei sehr geringem Selektionsdruck sein. Das gleiche gilt wohl für manche Blütenabwandlungen, Abwandlungen von Geweihen und Gehörntypen u. ä. Sobald der Selektionsdruck stärker wird, führt er bei verschiedenen Arten einer Gruppe zu Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen. Dadurch wird die Konkurrenz zwischen diesen Arten verringert. Diese Evolution durch Einnischung ist häufig ein Spezialisierungsvorgang und nicht mit einer größeren Informationszunahme verknüpft. Klassische Beispiele einer solchen Adaption sind die Darwin-Finken der Galapagos-Inseln oder die Honigvögel von Hawaii. Auch aus dem Pflanzenreich gibt es entsprechende Beispiele, so z. B. Aeonium-Arten der Kanarischen Inseln (vgl. Abb. 2).

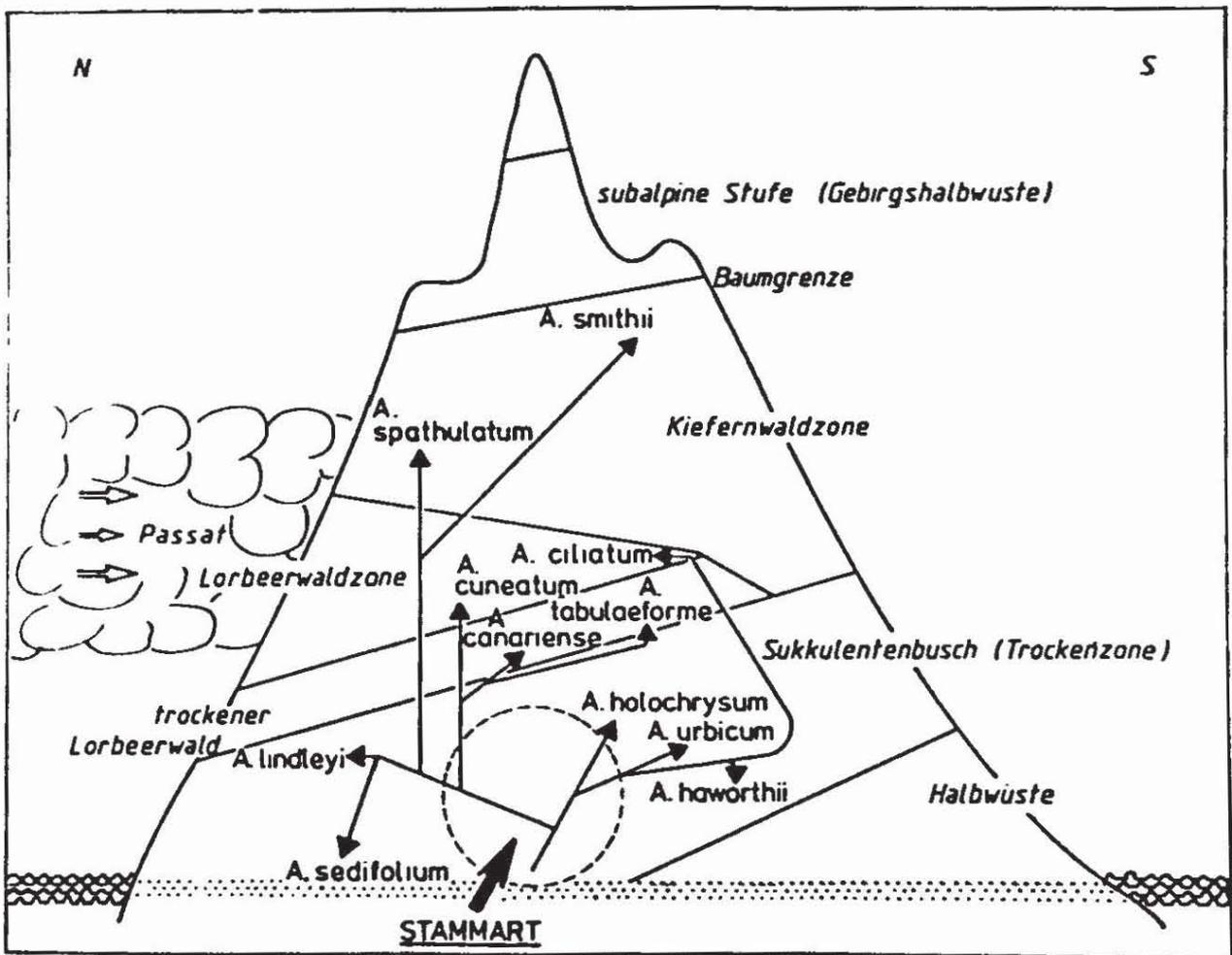


Abb. 2: Adaptive Radiation von Aeonium-Arten auf Teneriffa (unter der vereinfachenden Annahme, daß eine Stammart die Insel erreichte und die Evolution der verschiedenen Arten, die auf Teneriffa vorkommen, ausschließlich dort stattfand). Die Arten haben sich an unterschiedliche Standorte und Vegetationszonen angepaßt. Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Arten (Zugehörigkeit zu verschiedenen Untergattungen) sind durch die Striche mit Pfeilen angegeben.

Der Vorgang der Anpassung an unterschiedliche ökologische Nischen führt zur adaptiven Radiation. Diese ist nicht nur bei Gattungen zu erkennen, sondern ebenso auch in größeren systematischen Einheiten. So kam es nach der Entstehung erster Säugetiere zu einer ausgeprägten adaptiven Radiation etwa seit der Wende Kreide/Tertiär; es entstanden innerhalb eines geologisch kurzen Zeitraumes die verschiedenen Ordnungen von Säugetieren, die alle Abwandlungen des Grundtypus „Säuger“ sind. Innerhalb eines solchen vielfach abgewandelten Typs kann es dann bei einem relativ rasch verlaufenden Evolutionsvorgang – geologisch also „plötzlich“ – wieder zu einer starken Informationszunahme kommen. So entstand in der Säugergruppe der Primaten innerhalb von nur rund 5 Millionen Jahren der Mensch mit seinem außerordentlich komplexen Gehirn.

Die Anpassung der Lebewesen an bestimmte Lebensräume steht oft in engem Zusammenhang mit der Herausbildung von Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen Organismenarten, die im Verlauf der weiteren Einnischung oft noch enger werden. Man spricht von Co-Evolution. Die wechselseitige Anpassung von Blüten und Insekten im Rahmen des Bestäubungsvorganges ist ein bekanntes Beispiel dafür. Dieser Anpassungsprozeß hat erheblich zu der außerordentlichen Artenvielfalt bei insektenbestäubten Blütenpflanzen einerseits und blütenbesuchenden Insekten andererseits beigetragen. Daß die Co-Evolution aber nicht nur zur Einnischung führt, sondern auch ein Faktor der Höherentwicklung im Sinne von Informationszunahme sein kann, wird noch darzulegen sein.

Mechanismus der Höherentwicklung

Da die Information der Lebewesen in deren Genom festgelegt ist, müssen die Informationszunahme und die Rationalisierung eine genetisch bzw. molekularbiologisch faßbare Ursache haben. Informationszunahme ist Zunahme genetischer Information, somit eine Zunahme der Menge an informationstragender DNA. Nun ist die genetische Information nicht irgendeine Information, sondern ihr kommt ein Wert zu, meßbar z. B. als Behauptungsfähigkeit der Träger dieser Information in ihrer Umwelt. Es gibt also bei der biologischen Information wertvollere und weniger wertvolle. Für das Evolutionsgeschehen ist nicht nur die Zunahme der Informationsmenge wichtig, sondern auch die Zunahme des Informationswertes. Rationalisierung kann mit einem solchen Wertzuwachs zu tun haben. Der Mensch bezeichnet für ihn wertvolle Information auch als „Erkenntnis“. Es wird daher auch bei der biologischen Evolution gelegentlich von „erkenntnisgewinnenden Mechanismen“ gesprochen (KASPAR, 1980).

Für die Vermehrung und Verbesserung der genetischen Information in Lebewesen sind eine Anzahl von Mechanismen bekannt geworden oder werden diskutiert. Einige weitgehend gesicherte sollen hier als Beispiel dienen. Eine Vermehrung der Anzahl der Gene kommt vor allem durch Genverdoppelungen zustande. Dafür gibt es mehrere Ursachen; relativ gut untersucht ist das ungleiche Crossover. Crossover-Vorgänge sind bei Reifeteilungen sehr häufig und führen zur Rekombination von Genen. Gelegentlich kommt es zu „falschem“ Crossover (Abb. 3). Dadurch werden in einer Tochterzelle Gene verdoppelt, die dann in der anderen fehlen; letztere geht daher in der Regel zugrunde.

Bei der Paarung homologer Chromosomen erfolgt durch Crossover eine Neukombination von Genen dadurch, daß zwei Chromatiden zerbrechen und „über Kreuz“ verheilen. Die „Bruchstelle“ kann auch innerhalb eines Gens liegen. Die Folge wird sein, daß Genteil 1 vom väterlichen Organismus mit Genteil 2 vom mütterlichen Organismus kombiniert wird. Kommt es nun zu ungleichem Crossover oder zu einer Translokation

eines Chromosomenstücks, so können sogar völlig „neue“ Gene entstehen. Bei den Eukaryonten ist dieser Vorgang durch den Aufbau der Gene aus informationstragenden Teilen (= Exons) und Zwischenstücken (= Introns) erleichtert (Abb. 4). Die Exons enthalten Information für ein Stück des durch das Gen bestimmten Proteins. Werden nun Exons verschiedener Gene neu kombiniert, so kann ein neuartiges Protein entstehen, das in der Zelle möglicherweise eine ganz andere Funktion übernimmt. Dieser Vorgang scheint dadurch erleichtert zu sein, daß die Exons vieler Gene jeweils die Information für ganz bestimmte Eigenschaften der Proteine tragen; eine Neukombination der Exons führt also zu neuen Eigenschaftskombinationen. Das neue Gen muß also nicht erst allmählich im Evolutionsvorgang eine Funktion erhalten, sondern kann diese sofort ausüben. Dies bedeutet, daß auf molekularer Ebene rasch eine Neukombination wertvoller Information und damit eine relativ rasche Optimierung möglich ist.

Im Rahmen der Informationszunahme ist ferner die Verbesserung der Regulation bei der Realisierung von Information sehr wichtig. Höherentwicklung ist stets mit einer Zunahme der Regulationsmöglichkeiten verbunden; dieser muß eine Vermehrung regulatorischer Gene in der Zelle zugrunde liegen. Die Entwicklung vom Einzeller über die Zellkolonie zum echten Vielzeller erfordert eine zunehmende Abstimmung zwischen den Zellen. Sie erfolgt zunächst durch den Kontakt von Zelle zu Zelle. Sobald aber die Differenzierung dazu führt, daß Zellen oder Gewebe verschiedener Funktion nicht mehr direkt aneinander angrenzen, muß ein Informationstransfer über größere Strecken ausgebildet werden. Er wird zunächst durch „Regulationsstoffe“ vermittelt, z. B. durch Induktoren, Wachstumsfaktoren, Gewebshormone. Bei den Tieren entsteht dann weiterhin ein Nervensystem, das während der Höherentwicklung sich immer stärker differenziert. Schon bei der Lebensweise einfacher und mehrzelliger Tiere des Hohltier-Typs wies dieses einen großen Selektionsvorteil auf, weil es ein rasches Reagieren dieser Lebewesen, z. B. beim Beutefang, ermöglichte. Das Nervensystem war nun seinerseits eine wichtige Voraussetzung für die weitere Entwicklung der tierischen Organismen, wobei es sich selbst ebenfalls weiter differenzierte und ein Zentralnervensystem entstand. So kommt es im Evolutionsprozeß zu einer positiven Rückkopplung; die Fähigkeiten des Zentralnervensystems nehmen immer mehr zu bis hin zur Entwicklung des menschlichen

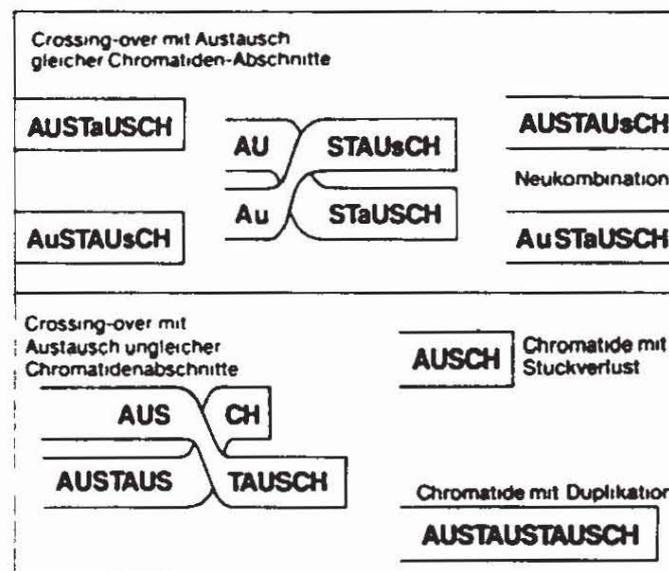
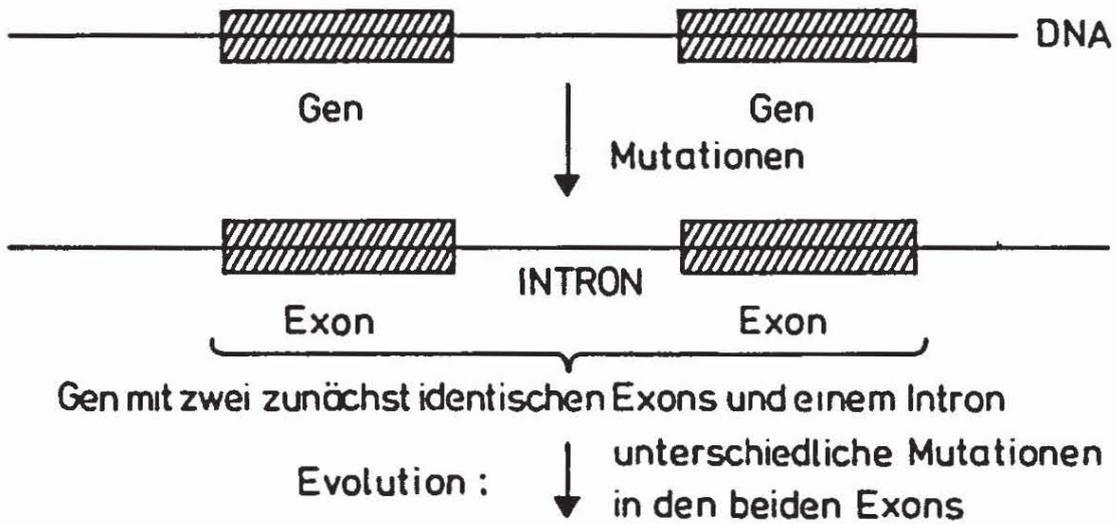
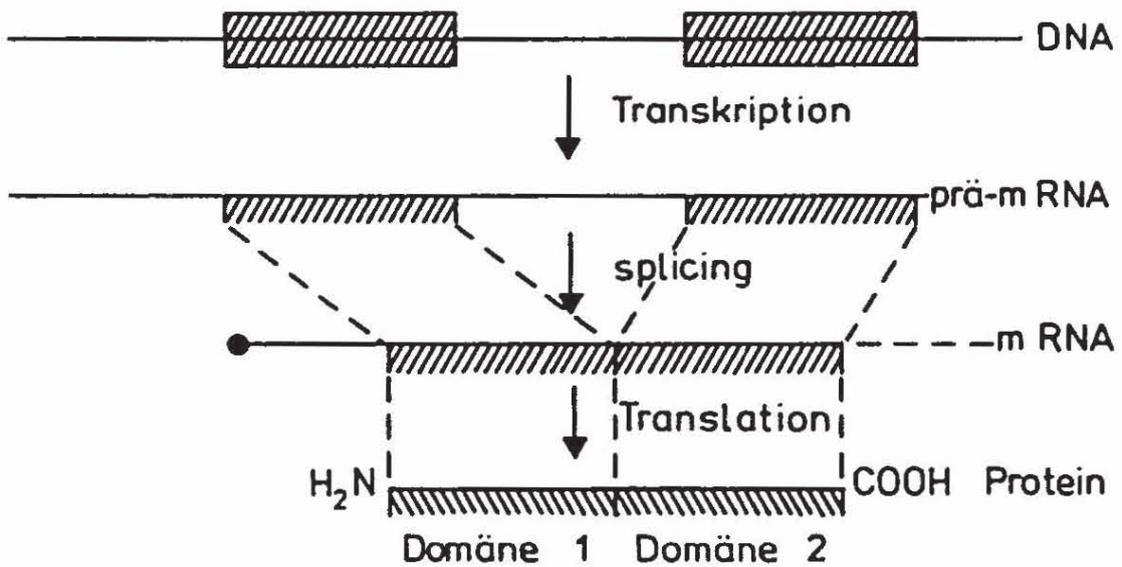


Abb. 3: Verdoppelung eines Chromosomenstücks durch „falsches“ (nichthomologes) Crossover als Modell der Duplikation von Genabschnitten, Genen oder Gengruppen. (Aus U. KULL: Evolution; mit frdl. Genehmigung des J. B. Metzler-Verlages).

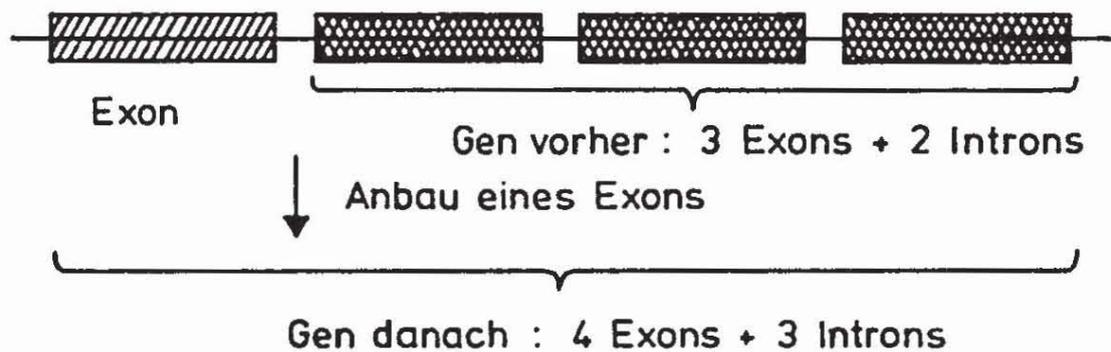
Gen verdoppelt durch ungleiches Crossover :



Realisierung der genetischen Information :



Entstehung eines neuen Gens durch Anbau eines Exons (durch ungleiches Crossover) :



Gehirns. Die Informationsaufnahme in ein hochentwickeltes Zentralnervensystem, die wir als Lernen (von Individuen) bezeichnen, verläuft dann ungleich rascher als der sehr langsame Informationserwerb im Genom durch die Methode von Versuch (Mutation) und Irrtum sowie dessen Beseitigung (Selektionswirkung). So hat die Evolution von Ur-Lebewesen (Protobionten) bis zum Menschen mehr als 3½ Milliarden Jahre gedauert, während der Mensch beispielsweise in wenigen Jahren seiner Kindheit und Jugend mindestens eine Sprache und die Grundelemente seiner Kultur und seines Zivilisationskreises erlernt.

Ursachen der Höherentwicklung

Wir kennen nun einige Prinzipien der Höherentwicklung von Organismen. Die nächste Frage ist: Warum werden die genannten Mechanismen wirksam? Warum wird beispielsweise eine gelegentlich auftretende Genduplikation erhalten? Die Genduplikation setzt voraus, daß eine Nukleinsäure sowie deren Replikationsmöglichkeit (d. h. der molekularbiologische Apparat) vorhanden ist und Rekombination erfolgen kann. Erhalten wird sie aber nur, wenn Mutationen fortlaufend stattfinden und Selektion wirksam ist. Anders formuliert heißt unser Problem also: wie entstanden überhaupt Nukleinsäuren, die Information tragen und sich replizieren, wie kann in diesen Nukleinsäuren die Information zunehmen und wie ist diese Zunahme mit der Selektion verknüpft? Anschließend wird als zweites Problem zu erörtern sein, warum die Selektion gerade in der Weise wirksam geworden ist, wie wir das in der Geschichte des Lebens auf der Erde beobachten.

Molekularbiologische Betrachtung

Die Entstehung des molekularbiologischen Apparates und seiner Funktion im Evolutionsgeschehen können nur indirekt erschlossen werden. Es gibt dazu zwei Ansätze: Eine von der Theorie ausgehende Überlegung von M. EIGEN, die zum Modell des Hyperzyklus führt (vgl. EIGEN, 1981), und eine vorwiegend von Gedankenexperimenten ausgehende Betrachtung von H. KUHN, die vor allem zu den Anfangsschritten anschauliche Modellvorstellungen entwickelt. Inwieweit die beiden Überlegungen in Einzelheiten voneinander abweichen, soll uns hier nicht beschäftigen. Der Hyperzyklus wurde in dieser Zeitschrift bereits früher besprochen (KULL, 1977 a); wir beschränken uns daher hier auf die für unser Problem wichtigen Aspekte.

Am Anfang steht die abiotische Bildung replikationsfähiger Polynukleotide; ihre Möglichkeit ist durch zahlreiche Experimente nachgewiesen. In diesen zeigen die Polynukleotide eine ziemlich große Fehlerrate bei der Replikation, so daß fortgesetzt neue „Mutanten“ entstehen. Manche davon sind stabiler als andere. Die Möglichkeit einer Rückfaltung zu einer haarnadelartigen Struktur mit einem großen Anteil gepaarter Basen führt zu besonders stabilen Formen. Damit wird bereits Selektion wirksam; nicht jede auftretende Mutante hat dieselbe Stabilität. Infolge der fehlerhaften Selbstreplikation der Ribonuk-

- ◀ **Abb. 4: Möglichkeit der Evolution von Genen.** Oben: Nach einer Genverdopplung durch ungleiches Crossover kann durch Mutation ein Abschnitt zwischen den zwei (anfänglich identischen) Genen zum Intron werden; so entsteht ein Gen mit zwei (identischen) Exons und einem Intron. Durch unterschiedliche Mutationen in den beiden Exons kommt es zur weiteren Evolution. Mitte: Die einzelnen Exons eines Gens tragen häufig die Information für bestimmte Eigenschaften des codierten Proteins; sie entsprechen dessen Domänen. Eine Neukombination von Exons (wie im Beispiel unten) kann daher (in einem raschen Evolutionsvorgang) zu neuen Eigenschaftskombinationen führen.

leinsäuren kommt es zur Konkurrenz auf Molekülebene. Dabei schneiden die Nukleotidsequenzen am besten ab, bei denen die Genauigkeit der Replikation, die Stabilität und die Replikationsgeschwindigkeit am günstigsten miteinander kombiniert sind. Da ständig Mutanten entstehen, erfolgt auch fortgesetzt eine Neubewertung der Information, die in den Polynukleotiden enthalten ist. Die – entsprechend den erwähnten Kriterien – vorteilhafteste Form setzt sich durch, bildet aber ihrerseits sofort wieder Mutanten, mit denen sie in Konkurrenz steht. Man erkennt, daß die Selektion als Folge der Selbstreplikation von Molekülen notwendigerweise wirksam werden muß. Zu einem gegebenen Zeitpunkt gibt es immer eine vorteilhafteste Nukleotidsequenz und sie stets begleitende Mutantensequenzen, die infolge der geringen Strukturabweichungen kaum weniger vorteilhaft sind und infolge der nicht fehlerfreien Replikation in gleichem Maße nachgebildet werden, wie sie durch Selektion verschwinden.

EIGEN nennt die Ribonukleinsäure und ihren Mutantenschwarm eine Quasi-Spezies. Da die Zahl der bei der Replikation auftretenden Fehler von der Kettenlänge der Ribonukleinsäure abhängt, kann die Sequenz nicht wesentlich über 100 Nukleotide ansteigen. Bei längeren Ketten wird die Fehlerrate (Mutationsrate) so groß, daß die Quasi-Spezies-Verteilung verloren geht.

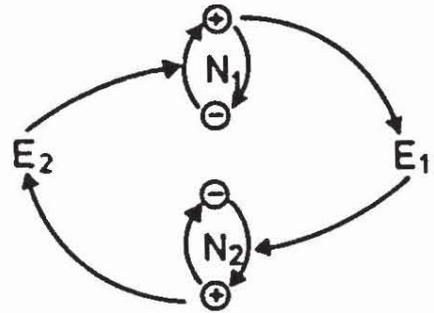
Man kann sich nun vorstellen, daß durch Zusammenlagerung mehrere ähnlicher Polynukleotide Aggregate entstehen. Diese bestehen also aus Nukleinsäuren, die aus einer Quasi-Spezies hervorgegangen sind. Durch die Wechselwirkung zwischen den Polynukleotiden des Aggregats wird die Struktur zusätzlich stabilisiert und die Strukturmöglichkeiten werden eingeschränkt. So kann die Kettenlänge auch über 100 Nukleotide hinaus anwachsen; denn die vielen entstehenden „falschen“ Sequenzen passen nicht ins Aggregat und gehen daher rascher wieder zugrunde. Bestimmte Sequenzen des Mutantenschwarms werden somit bevorzugt. Gedankenexperimente zeigen, daß eine weitere Verbesserung zu erzielen ist, wenn die Aggregation beschleunigt wird. Dies könnte ein längerer ungepaarter Polynukleotidenstrang leisten, den KUHN als „Sammlerstrang“ bezeichnet. Den Ribonukleinsäure-Aggregaten darf man sicher auch primitive katalytische Funktionen zuschreiben. Es könnten beispielsweise Aminosäuren angelagert und dann auch miteinander verknüpft werden, so daß Oligo- und Polypeptide entstehen, die eine Art Schutzhülle um das Aggregat oder Teile davon ausbilden können. Solche Peptide konnten sicherlich auch freigesetzt werden und dann wiederum mit anderen Aggregaten in Wechselwirkung treten. Da die Aggregate oft von einer Quasi-Spezies gebildet werden und unter den daran entstandenen oder aus der Umgebung gebundenen Polypeptiden immer wieder solche mit katalytischen Eigenschaften auftreten, werden zahllose Kombinationen durchprobiert, die dazu führen, daß Peptide mit der Fähigkeit zur Katalyse der Polynukleotidbildung (Nukleotid-Verknüpfung) sich kombinieren mit Polynukleotiden, die besonders gut entsprechende Aminosäuren anlagern und bei ihrer peptidischen Verknüpfung mitwirken. Sicherlich werden die hierzu erforderlichen Polynukleotide mehreren Quasi-Spezies entstammen. Sobald aber die erwähnte rückgekoppelte Kombination auftritt, wird sie sich infolge der möglichen autokatalytischen Verstärkung rasch durchsetzen. Ein solches System ist ein Hyperzyklus. In ihm sind einzelne Selbstreplikationssysteme (die Nukleinsäuren) durch eine gegenseitige katalytische Kopplung, die über Peptide (bzw. Proteine) zustande kommt, miteinander verknüpft (Abb. 5). Die Quasi-Spezies können sich nun auch stärker auseinanderentwickeln, denn im Hyperzyklus können sich mehrere Quasi-Spezies gegenseitig tolerieren, wenn ihre Verknüpfung stabil bleibt. So entsteht eine höhere funktionelle Einheit. Diese Stabilisierung mehrerer Quasi-Spezies nebeneinander im Hyperzyklus ist eine Art von „Symbiose“, die zur Co-Evolution zwingt. Diese erste „Symbiose“ in der Evolution ist Vorausset-

zung dafür, daß mehr Nukleotidsequenzen zu einer Einheit zusammentreten; dadurch aber kann viel mehr Information erfolgreich gespeichert werden. Die Länge der informationstragenden Nukleinsäuren kann im Hyperzyklus mehrere tausend Nukleotide betragen. Damit ist eine Voraussetzung für die Höherentwicklung gegeben. Eine theoretische Analyse zeigt, daß die Steigerung der Informationsspeicherung nur über einen Hyperzyklus zu erreichen ist. Im Hyperzyklus mutieren die beteiligten Nukleinsäuren weiterhin und werden durch Selektion ausgelesen: die Verbesserung geht also weiter. Allerdings kann ein einmal ausgebildeter Hyperzyklus, der sich durchgesetzt hat, dann von einem sich erst ausbildenden Konkurrenten nicht mehr verdrängt werden, selbst wenn dieser leistungsfähiger wäre. Aufgrund der Art der Autokatalyse bestimmt beim Hyperzyklus die Quantität über die Qualität. Außerdem wirkt im Hyperzyklus die Selektion nur auf die Eigenschaften der Nukleinsäuremoleküle, so lange die Proteinmoleküle überhaupt funktionsfähig bleiben – und nur dann besteht der Hyperzyklus. So scheint also die Höherentwicklung gerade dadurch, daß die Voraussetzungen für eine starke Zunahme der Informationsspeicherung entstanden sind, in eine Krise zu geraten: das „Bessere“ kann sich nicht mehr durchsetzen.

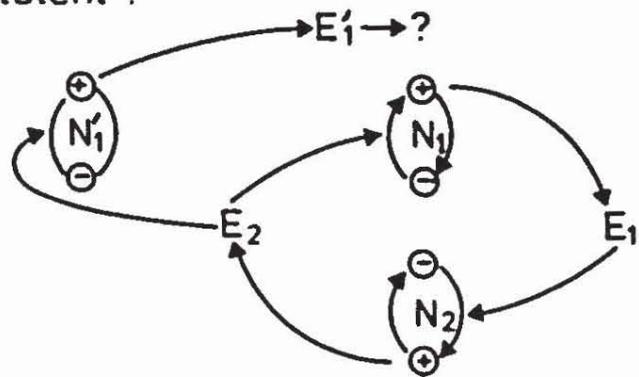
Die Lösung des Problems liegt in der Individualisierung der Hyperzyklen. Werden Hyperzyklen in getrennte Reaktionsräume eingeschlossen, so sind sie räumlich separiert und eine Bewertung der an ihnen beteiligten Proteine bezüglich ihrer Funktion wird möglich. Es entstehen „bessere“ und „schlechtere“ Hyperzyklen aufgrund ihrer unterschiedlichen Proteinausstattung; wobei diese durch die beteiligten Nukleotidsequenzen festgelegt ist. Nun entscheidet also die Qualität, Konkurrenz entwickelt sich und die Selektion kann auf den Hyperzyklus als Ganzes einwirken. Die Mutationen greifen stets nur an der Nukleinsäure an. So kommt es zur Differenzierung in Genotyp (Nukleinsäuren) und Phänotyp (Hyperzyklus im Kompartiment). Damit sind alle Elemente für das Wirksamwerden der biologischen Evolution vorhanden.

Um es nochmals herauszustellen: Voraussetzung für alle Veränderungen sind die Mutationen der Nukleinsäuren. Allerdings muß die Fehlerrate gering bleiben, denn sonst wäre keine hinreichende Erhaltung der Information, also keine Vererbung mehr möglich. Die Mutationsrate darf aber auch nicht auf Null absinken, weil sonst keine Veränderung mehr stattfinden könnte; die Evolution würde stagnieren. Je mehr Information im Organismus enthalten ist, um so kleiner muß die Fehlerrate sein, um seine Erhaltung zu ermöglichen. Die Fehlerraten, die auf jedem Organisationsniveau erlaubt sind (d. h. die erreichte Organisationshöhe nicht zerstören können), kann man grob abschätzen. Jede grundsätzliche Zunahme der Organisationshöhe erfordert zusätzliche Kontrollen zur Verringerung der Fehlerrate. Eine kleinere Mutationsrate bedeutet, daß nur sehr selten eine Verbesserung eintreten kann. Aus diesem Grunde gehen die Evolution und insbesondere die Höherentwicklung oft „ruckartig“ vor sich, wie wir schon gesehen haben. Längere Zeit erfolgt keine wesentliche Änderung; dann kommt es zu einer Neuentwicklung, die als Zunahme wertvoller Information aufzufassen ist. Im Einzelfall ist eine solche Veränderung unwahrscheinlich. Aber bei der riesigen Zahl von Individuen und Arten auf der Erde müssen derartige Ereignisse immer wieder einmal eintreten (vgl. KULL, 1977 a, b). So kommt es zur Informationszunahme. Wichtige Schritte mit Informationszunahme nennt man konvergente Evolutionsschritte, solche, die eher zur verbesserten Einnischung bei gleichem Informationsgehalt des Organismus führen, nennt man divergent (Abb. 6). Wichtige konvergente Evolutionsschritte waren z. B. die Entstehung des Hyperzyklus, der Prokaryonten-Zelle, der Photosynthese, der Eukaryontenzelle, der Sexualität, des Nervensystems, des Gehirns, der Warmblütigkeit, der menschlichen Sprache.

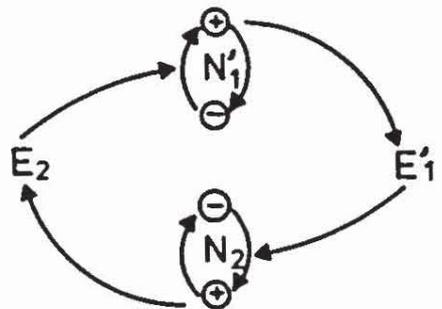
Einfacher Hyperzyklus :



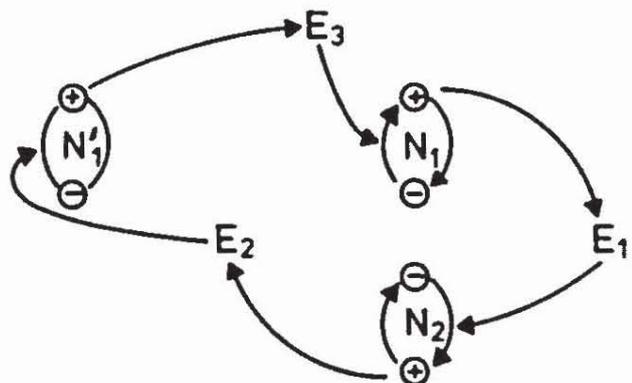
Mutantensequenz N'_1 entsteht :



E'_1 wirkt auf Replikation von N_2 besser als auf Replikation von N_1 :



E'_1 wirkt auf Replikation von N_1 besser als auf Replikation von N_2 :



Wie man aus der Stammesgeschichte der fossil gut dokumentierten Gruppen von Pflanzen und Tieren weiß, gilt es bei solchen Veränderungen, die zu wichtigen Neuentwicklungen führen, in der Regel mehrere „Versuche“. Es finden vielerlei ähnliche Evolutionsvorgänge statt, teils parallel, teils zeitlich nacheinander, bis eine neue Form oder ein neuer Bautypus sich für lange Zeit durchsetzen. Man kann dieses Prinzip beispielsweise an der Entstehung der Säuger erkennen (Abb. 7).

Ökologische Betrachtung

Warum hat die Selektion gerade so gewirkt, daß eine Höherentwicklung zustande kam? Weshalb führt Selektion unter anderem zur Zunahme der Information, also zu physikalisch immer unwahrscheinlicheren Systemen? Die im Grunde sehr einfache Antwort lautet: weil Konkurrenz zwischen Individuen und zwischen Arten besteht und daher jede erbliche Veränderung der Organismen, die den Konkurrenzdruck mindert, von Vorteil ist. Vor allem die zwischenartliche Konkurrenz im Ökosystem ist Ursache der Anagenese. Fehlte die zwischenartliche Konkurrenz, so wäre der Selektionsdruck stark vermindert, die Selektion wirkte dann nur so, daß sie bestehende Bautypen konservierte und mechanisch schlechtere Konstruktionen verhinderte. Dieser Anteil der Selektion ist die stabilisierende Selektion. Bei Merkmalen der Lebewesen, die diesem Selektionsdruck nicht nennenswert unterliegen, ist die Variabilität sehr groß; es kommt zur divergenten Evolution. Wie im vorhergehenden Abschnitt gezeigt wurde, herrschte in der Biosphäre aber schon seit der Entstehung replikationsfähiger Systeme immer Konkurrenz. Evolutionsschritte, die den Konkurrenzdruck herabsetzen, können verschiedener Art sein: durch Verbesserung oder Zunahme der Spezifität der Nutzung eines vorhandenen Lebensraumes erfolgt Einnischung; durch Entstehen einer Symbiose wird ein Konkurrenzverhältnis zumindest teilweise in sein Gegenteil verkehrt und durch Besiedlung eines neuen Lebensraumes oder „Erfindung“ eines neuen Verfahrens zur Nahrung zu gelangen entgehen Organismen der bestehenden Konkurrenz weitgehend. Der letztgenannte Vorgang ist daher die ökologische Basis für die meisten konvergenten Evolutionsschritte (von WAHLERT, 1977).

- ◀ Abb. 5: Evolution eines einfachen Hyperzyklus (nach EIGEN, verändert). Oben: Einfacher Hyperzyklus, bestehend aus den replikationsfähigen Polynukleotiden, N_1 und N_2 und den Proteinen E_1 und E_2 . Die Bildung von E_1 wird durch N_1 katalysiert; E_1 wirkt seinerseits katalytisch auf die Replikation von N_2 . Die Bildung von E_2 wird durch N_2 katalysiert; E_2 wirkt katalytisch auf die Replikation von N_1 . Durch Mutation entsteht nun eine Mutante N'_1 (aus N_1). Sie führt zur Bildung von E'_1 . Wie wirkt sich dies auf den Hyperzyklus aus? Es gibt zwei Möglichkeiten: 1. E'_1 wirkt auf die Replikation von N_2 als besserer Katalysator als das bisherige E_1 , wirkt aber wie das bisherige E_1 nicht oder zumindest schlechter als E_2 auf die Replikation von N_1 . Dann wird E_1 durch E'_1 und N_1 durch N'_1 ersetzt; der Hyperzyklus existiert in der mutierten Form weiter. 2. E'_1 wirkt besser als die Replikation von N_1 als auf die Replikation von N_2 . In diesem Fall bleibt N_1 erhalten und werden N'_1 und E'_1 zusätzlich in den Hyperzyklus aufgenommen, gewissermaßen als Partner eines Symbiosesystems. Durch solche „Symbiosen“ nimmt die Menge an Polynukleotiden („genetische Substanz“), d. h. die Information, im Hyperzyklus zu.

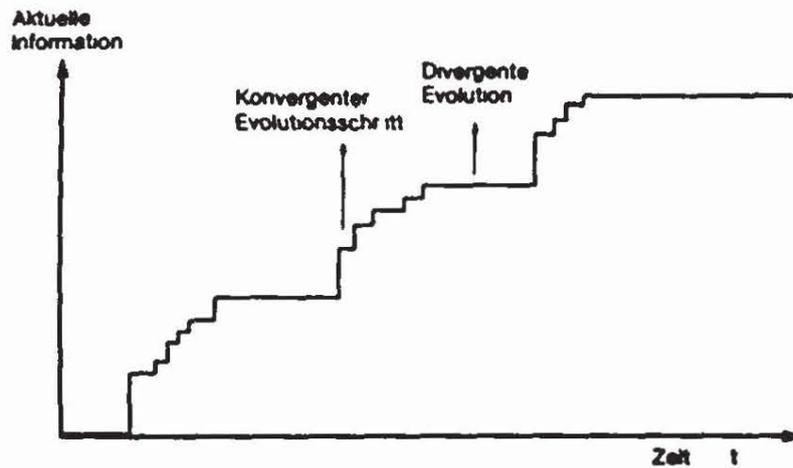


Abb. 6: Konvergente und divergente Evolutionsschritte wechseln in der Evolution miteinander ab. Konvergente Evolutionsvorgänge führen zur Informationszunahme (Aus: U. KULL: Evolution; mit frdl. Genehmigung des J. B. Metzler-Verlages).

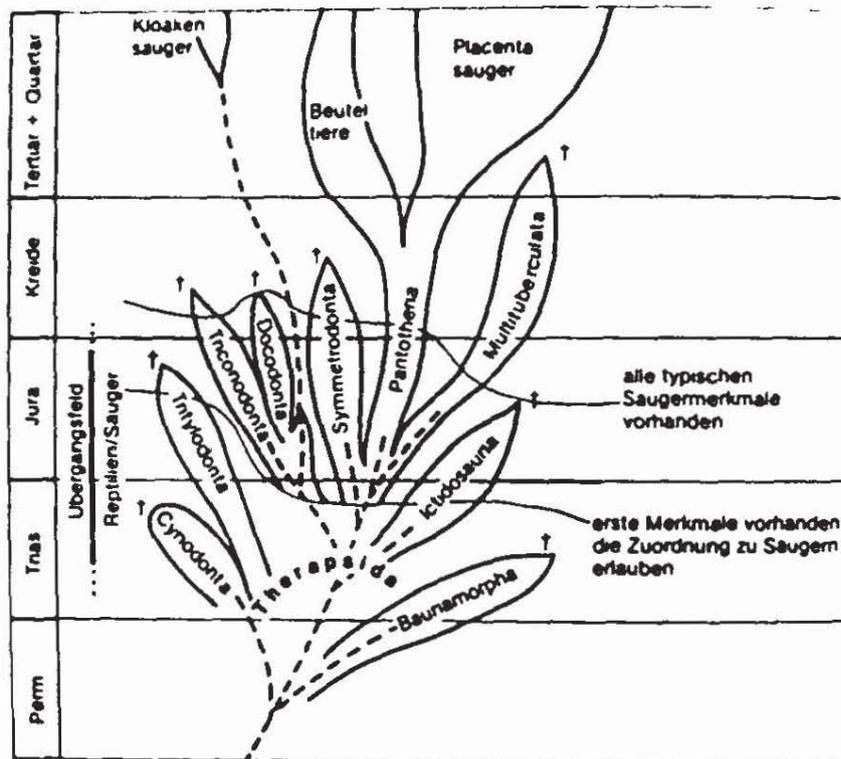


Abb. 7: Evolution der Säuger aus den Reptilien. In mehreren Reptilgruppen entstanden Säugermerkmale („Reptil-Säuger-Übergangsfeld“); einige davon entwickelten getrennt voneinander im Laufe der Zeit alle typischen Säugermerkmale (sowie sie am Skelett erkennbar sind). Die meisten dieser Gruppen starben im Jura oder der Kreide aus; in den heutigen Säugern hat sich eine Gruppe mit dem Bautypus „Säuger“ seit der Kreide durchgesetzt. (Aus: U. KULL: Evolution; mit frdl. Genehmigung des J. B. Metzler-Verlages).

Hierfür einige Beispiele: Pflanzen erwerben „Nahrung“ durch die Photosynthese. Bei den Pflanzen ist es also die Möglichkeit zur hinreichenden Stoffproduktion, die zur Konkurrenz führt und bei konvergenten Evolutionsschritten zur Besiedlung neuer Lebensräume Anlaß gibt. Pflanzen entwickelten sich zunächst im Meer und dann im Süßwasser. Landpflanzen haben dieser Algenvegetation gegenüber einen scheinbaren Nachteil: sie müssen Festigungsgewebe aufbauen, Leitgewebe und ein umfangreiches Wurzelsystem zur Wasseraufnahme ausbilden und ihren Wasserhaushalt regulieren können. Für alle diese Vorgänge muß ein Teil der durch Photosynthese produzierten organischen Stoffe aufgewendet werden. Diese Nachteile werden aber dadurch mehr als ausgeglichen, daß diese Pflanzen eine riesige, vorher von Pflanzen gar nicht genutzte Fläche, eben das Festland, besiedeln konnten und so der Konkurrenz entgingen. Allerdings entwickelte sich im Verlauf der Evolution dann sehr bald wieder Konkurrenz zwischen den landbesiedelten Pflanzen. Daher paßten sich Arten an immer extremere Standorte an und bildeten die verschiedenartigen Wuchsformen aus. Die Entstehung der Bäume scheint wiederum zunächst nachteilig zu sein: ein Baum steckt den größten Teil seiner Stoffproduktion in nicht produktive Pflanzenteile; nur 5–10 Prozent seiner Masse sind Blätter, die als Ernährungsorgane fungieren. Dennoch erweist sich die Wuchsform „Baum“ als vorteilhaft, weil die Bäume damit der Konkurrenz teilweise entgehen. Sie bilden durch ihre Größe viele Aststockwerke mit assimilierenden Blättern und nutzen den Raum besser als niedrige Sträucher (ähnlich Hochhäusern in einer City). Der Raum unter einem Baum kann ferner noch von anderen, an Schatten angepaßten Pflanzenarten, genutzt werden. Dadurch steigt insgesamt die Stoffproduktion, bezogen auf die Bodenfläche, stark an. Die nichtproduktiven Teile des Baumes (z. B. das Holz) bestehen aus organischem Material, das zwar für den Baum selbst kaum mehr Reservestoff ist; aber beim Tode des Baums kommt dieses Material dem ganzen Ökosystem zugute. Derartige produktionsökologische Gesichtspunkte spielen für die Höherentwicklung der Pflanzen eine wichtige Rolle.

Bei Tieren ist die Konkurrenz um Nahrung, also der ernährungsökologische Gesichtspunkt, ein wesentlicher Faktor der Anagenese. Nun gibt es sehr viel mehr Tierarten als Lebensräume. Schon deshalb muß ein bestimmter Lebensraum sehr unterschiedlich genutzt werden; umgekehrt konnten die vielen Tierarten nur entstehen, weil eine so stark unterschiedliche Nutzung möglich ist. Jede tierische Organisationsstufe kann in einem bestimmten Lebensraum Arten ausbilden, die diesen spezifisch nutzen. Daher weisen dann bestimmte Arten oder Gruppen von Arten aus ganz verschiedenen Tierstämmen sehr ähnliche Anpassungen auf. Besonders gut ist dies zu erkennen bei der Untersuchung artenreicher, komplexer Ökosysteme. Als Beispiel mag ein Korallenriff dienen. Jede Korallenart hat im Riffbereich einen bevorzugten Standort, ebenso auch jeder Stachelhäuter, jede Fischart usw. Die an ähnlichen Standorten anzutreffenden Arten nutzen darum beispielsweise den Lebensraum zu unterschiedlichen Zeiten, nachts findet man ganz andere Arten aktiv als tagsüber (Abb. 8).

Als Beispiel für die Bedeutung ernährungsökologischer Gesichtspunkte beim Evolutionsvorgang sei die Evolution im Bereich der Neumünder (Deuterostomier), zu denen die Wirbeltiere gehören, kurz besprochen. Man nimmt an, daß die ursprünglichsten Formen festsitzende Strudler waren, die sich die Nahrung mit Fangarmen zuführten. Bei noch ursprünglichen Gruppen der Stachelhäuter gibt es diese Art des Nahrungserwerbs heute noch. Die Entstehung des Kiemendarms ermöglichte einen anderen Weg der Nahrungsaufnahme, die Ausfilterung. Dieser Evolutionsschritt wirkte also stark konkurrenzvermindernd. Ausfilternde Organismen mit Kiemendarm konnten nun unterschiedli-

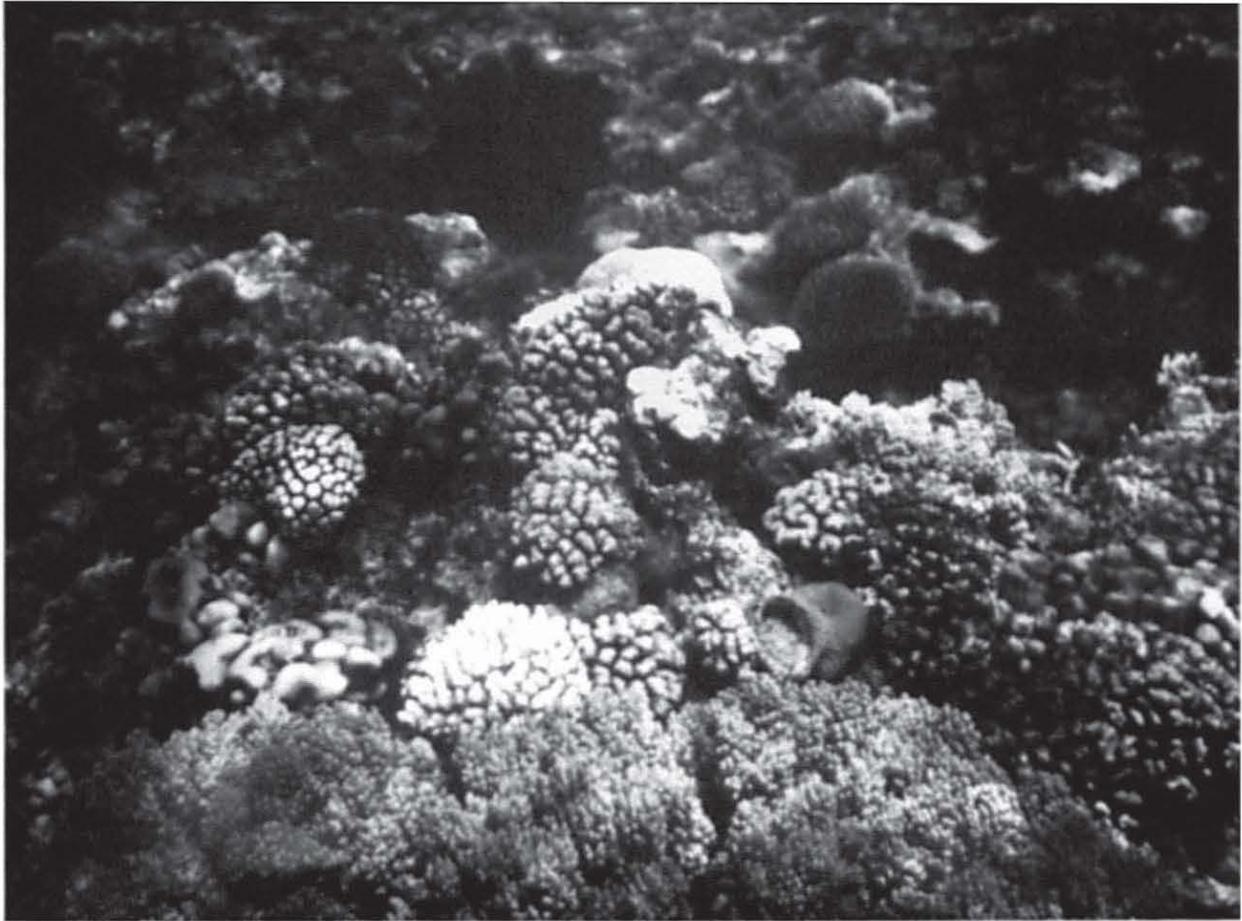


Abb. 8: Blick auf den oberen Riffhang eines Korallenriffs (Rotes Meer, Golf von Akaba). Ganz vorne Weichkorallen; dahinter fast in der Bildmitte auffällig hell die Steinkoralle Acropora; links daneben Porites; über Acropora zahlreiche Exemplare der Steinkoralle Pocillopora. Man erkennt die Zonierung der Korallen: die Weichkorallen besiedeln in dem gezeigten Ausschnitt des Riffhanges den tiefsten Bereich, die Steinkorallengattung Pocillopora hingegen vor allem die oberen Partien. (Foto: H. P. Schmid).

che Lebensräume besiedeln und sich entwickeln: als festsitzende Formen entstanden die Manteltiere, als freischwimmende die Vorstufen der Wirbeltiere. Bei deren Weiterentwicklung entsteht im Zusammenhang mit der Skelettbildung eine muskuläre Kiemenpumpe; diese steigert die Effizienz der Nahrungsaufnahme außerordentlich. Bei fischartigen Wirbeltieren bildet sich dann aus einem vorderen Kiemenbogenpaar ein Kieferapparat, mit dessen Hilfe wiederum neue Nahrungsquellen erschlossen werden.

Betrachtet man solche Vorgänge der Anagenese, so taucht immer wieder die Frage auf, warum die Entstehung höher entwickelter Formen nicht zum Aussterben der einfacheren geführt hat. Auch das ist aus der ökologischen Betrachtung zu verstehen. Die einfacheren Organismen können ja nicht völlig gleiche Anforderungen an die Umwelt stellen; sie besetzen eine andere Nische. Sie haben im Ökosystem eine andere „ökologische Planstelle“ und die auftretende Konkurrenz kann immer nur eine partielle Konkurrenz sein, die in der Regel kein Verschwinden der Art verursachen kann, wohl aber ihre Zurückdrängung in einen begrenzteren Lebensraum, wo sich dann oft die Einnischung verstärkt.

Für die Besiedlung eines ganz neuen Großlebensraumes, die wir als eine wichtige ökologische Basis der Anagenese kennengelernt haben, ist in nicht wenigen Fällen Symbiose eine wichtige Voraussetzung. Schon bei der Entstehung von Hyperzyklen spielen symbioseartige Vorgänge eine Rolle. Die Mehrzahl der hochorganisierten Vielzeller könnte ohne Symbiose mit einfacheren Organismen letztlich nicht existieren. Die Bedeutung der bakteriellen Darmflora des Menschen für das ordnungsgemäße Funktionieren der Verdauung ist jedem bekannt, bei dem sie in irgendeiner Weise geschädigt wurde. Die meisten Waldbäume und viele andere Pflanzen leben in Symbiose mit Pilzen unter Ausbildung einer Mykorrhiza („Pilzwurzel“). Die riffbildenden Korallen, die nur in warmem und klarem Wasser leben, hätten ohne Symbiose mit einzelligen Algen nicht genügend Nahrung und könnten auch nicht hinreichend rasch Kalk abscheiden, um das Riff aufzubauen.

Die Symbiose mehrerer zunächst selbständiger Einheiten (Quasi-Spezies) ist bei der Entstehung des Hyperzyklus Voraussetzung für einen entscheidenden konvergenten Evolutionsschritt gewesen. Bei der Entstehung der Eukaryotenzelle hat wahrscheinlich eine Symbiose von zunächst voneinander unabhängigen Arten (Spezies) die entscheidende Rolle gespielt. Mitochondrien und Plastiden werden als ursprüngliche Endosymbionten angesehen, die in die Zelle integriert worden sind und so einen wichtigen Teil von deren Kompartimentierung und physiologischer Leistungsfähigkeit geliefert haben (vgl. KULL, 1977a und Abb. 9). Die Flechten sind eine Pflanzensymbiose zwischen Pilz und Alge. Sie können aufgrund ihrer physiologischen Sonderstellung Extremlebensräume besiedeln, in denen kein anderes Lebewesen auf die Dauer existieren kann. Blattläuse und andere Pflanzensäfte saugende Insekten besitzen zur Sicherstellung ihrer Ernährung stets Symbiosepartner (Bakterien, Pilze) in sogenannten Mycetomen; die Symbiosepartner gehen häufig auch in der Eizelle auf die nächste Generation über. Aus diesen Beispielen ergibt sich, daß Symbiose ein grundlegendes Prinzip der Evolution ist. Je länger die Symbiose existiert, um so weniger ist sie als solche erkennbar: die Hyperzyklus-Symbiose, die vor rund 4 Milliarden Jahren zustande kam, kann nur noch theoretisch erschlossen werden; die Symbiose, die zur Eukaryotenzelle führte (Alter ca. 2–3 Milliarden Jahre), ist aus molekularbiologischen Daten zu erkennen; die Symbiose der Flechten dürfte etwa 350–400 Millionen Jahre alt sein und wurde bei der mikroskopischen Untersuchung im vorigen Jahrhundert entdeckt. Die Symbiose der Blattläuse mit ihren pflanzlichen Partnern kann nicht älter sein als die Existenz pflanzensaftsaugender Insekten überhaupt (ca. 250 Millionen Jahre).

Die Symbiose kann als Spezialfall der schon oben erwähnten Co-Evolution angesehen werden. Bei jeder Co-Evolution entgehen die beteiligten Organismen partiell der bestehenden Konkurrenz. Zunächst führt dies zu einer immer ausgeprägteren gegenseitigen Anpassung im Rahmen divergenter Evolution. Daß aber auch konvergente Evolutionsschritte auftreten können, zeigen die obigen Symbiose-Beispiele. Generell entsteht durch Co-Evolution ein enges Beziehungsnetz zwischen ganz verschiedenen Organismen, z. B. zwischen Pflanzen und Tieren. Dies sei an einem einfachen Modellbeispiel dargestellt, der Evolution von Alkaloid-Verträglichkeit bei einem pflanzenfressenden Insekt. Eine Pflanzenart besitze ein Alkaloid, das sie zunächst vor dem Gefressenwerden schützt. Entwickelt nun das Insekt eine Alkaloid-Verträglichkeit, so hat es damit einen Nahrungsvorteil. Die Alkaloid-Verträglichkeit ist also für das Insekt von Wert, man kann ihre Entstehung als einen kleinen konvergenten Evolutionsschritt ansehen (der zwar für die Höherentwicklung im ganzen ohne Relevanz ist, aber hier als Modell verwendet werden kann). Die Alkaloid-Verträglichkeit des Insekts führt zu stärkerer Schädigung der

Pflanze; daher hat eine Evolution neuer Alkaloide, die für das Insekt unverträglich sind, einen beträchtlichen Selektionswert für die Pflanze. Andererseits wirkt sich die Nutzung der alkaloidführenden Pflanze durch das Insekt auf andere Pflanzenarten aus, da ja nun eine Futterpflanzenart mehr zur Verfügung steht, also die ursprünglichen Futterpflanzen im Durchschnitt weniger beansprucht werden. Im Lauf der Evolution wird durch Selektion Information über die Pflanzenarten im Erbgut des pflanzenfressenden Insekts angesammelt. Sie wirkt nun durch Wirtswahl, Ernährungsspezialisierung und durch ökologische

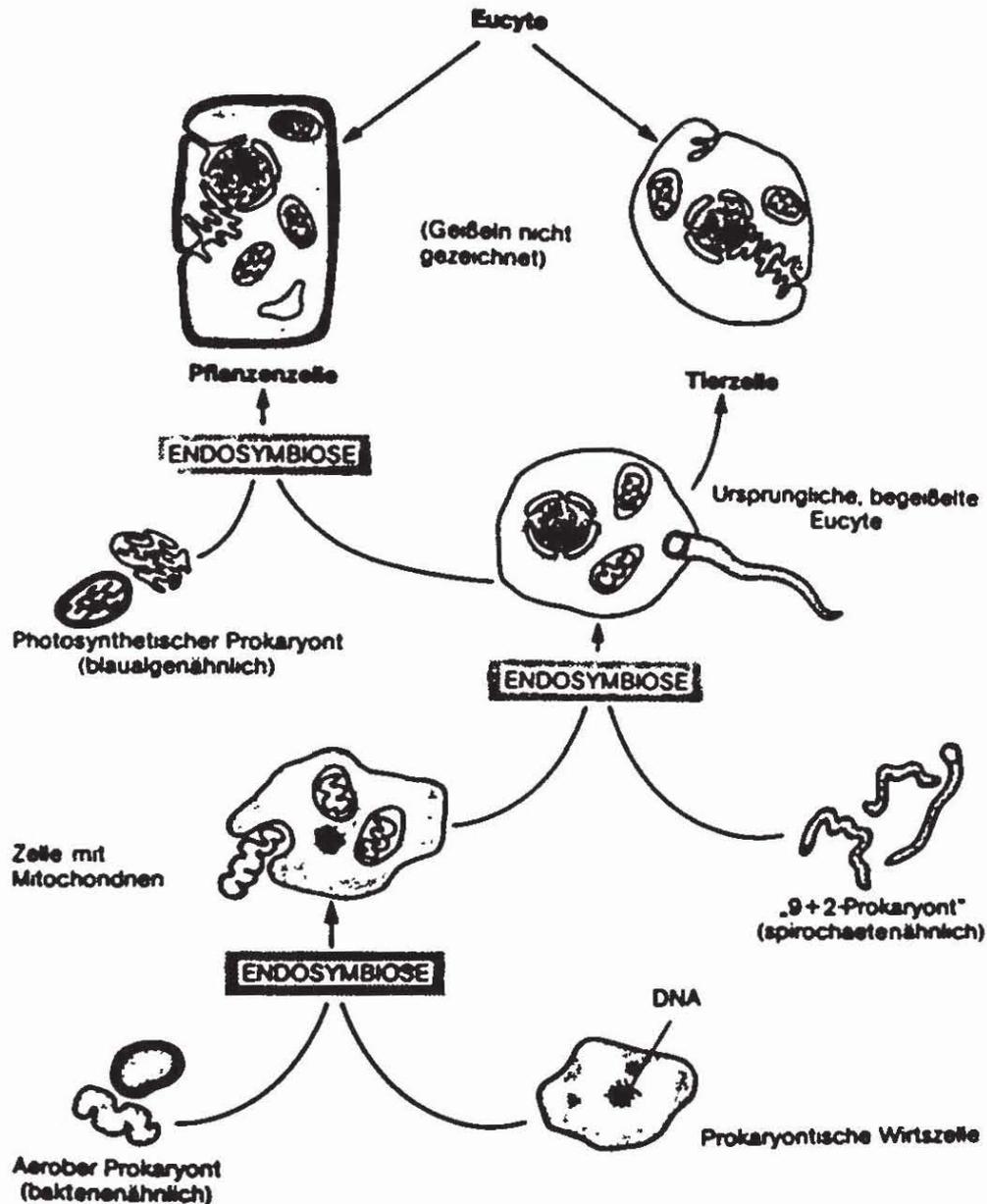


Abb. 9: Endosymbionten-Hypothese der Entstehung von Eukaryonten-Zellen. Die eukaryontische Tier- und Pflanzenzelle entstand durch Aufnahme von Endosymbionten des Prokaryonten-Typus. Dies ist für die Mitochondrien und Plastiden (die nur bei Eukaryonten vorkommen) heute sehr wahrscheinlich geworden. Unklar ist, ob auch die Eukaryonten-Geißel endosymbiontischer Entstehung ist (der „9 + 2 - Prokaryont“ ist völlig hypothetisch). Die anfängliche Wirtszelle war nach neuen Erkenntnissen nicht vom prokaryontischen Typus, sondern stammte wohl aus einer besonderen Entwicklungslinie; man nennt sie die „Ur-Karyonten“. (Aus: U. KULL: Evolution; mit frdl. Genehmigung des J. B. Metzler-Verlages).

Vorgänge wie z. B. Bestäubung auf die Pflanzen zurück. So entsteht ein ökologisches Beziehungsnetz. Die Evolution pflanzenfressender Insekten kann zum Teil mit jener der Blütenpflanzen korreliert werden; die Co-Evolution von Pflanzen und Insekten hat zu der außerordentlichen Artenvielfalt beider Gruppen wesentlich beigetragen (ZWÖLFER).

Infolge der Verknüpfung der Arten in Ökosystemen durch eine Vielzahl ökologischer Beziehungen (Nahrungsbeziehungen, Verbreitung von Samen, Bestäubungsvorgänge usw.) wirkt sich jeder für eine Art wertvolle Evolutionsschritt zunächst auf die Evolution der anderen Arten im gleichen Ökosystem aus. Da aber die Ökosysteme untereinander in Beziehung stehen, ist jeder konvergente Evolutionsschritt bei einer Art für den ganzen Evolutionsvorgang von Bedeutung. So läßt sich z. B. die Evolution der Spinnen oder bestimmter Wirbeltiergruppen nicht ohne die der Insekten als ihrer Hauptbeute erklären (v. WAHLERT). Ohne Insektenbestäubung gäbe es nicht die Vielfalt höherer Pflanzen und damit keine unserer artenreichen Pflanzengesellschaften, somit z. B. keinen tropischen Wald. Damit gäbe es aber auch nicht jene Vögel oder Fledermäuse, die sekundär die Bestäubung tropischer Pflanzenarten übernehmen.

Hat nun eine Art einen konvergenten Evolutionsschritt vollzogen, so müssen andere nachfolgen, um nicht ins Hintertreffen zu geraten. Dieser Vorgang setzt sich endlos fort, nach dem Prinzip „Das Bessere ist des Guten Feind“. Daher kann die Evolution nicht aufhören, so lange es Leben auf der Erde gibt, das nach den geschilderten Prinzipien entstand.

Höherentwicklung und Naturgesetze

Höherentwicklung ist eine Zunahme wertvoller Information, die bei und nach ihrer Realisierung fortgesetzt auf ihren Wert überprüft wird. Eine solche Informationszunahme bedeutet Entstehung von mehr Ordnung, wo vorher weniger war. Es entsteht Ordnung aus „Chaos“ durch einen Optimierungsprozeß. Dieser beruht darauf, daß sich die Individuen mit der augenblicklich wertvollsten Information jeweils am stärksten vermehren. Durch Mutationen wird diese Information ständig etwas abgewandelt, wie schon seit der Zeit der Polynukleotid-Quasi-Spezies. Häufig wird dabei der Informationswert abnehmen, es entsteht also etwas „Schlechteres“, was durch Selektion rasch verschwindet. Gelegentlich nimmt aber der Informationswert zu. Dabei wird jede Änderung und ihr Wert an dem gemessen, was gerade vorhanden ist. Nur gleich gute oder bessere Systeme bleiben erhalten. Ist ein besseres System entstanden, so setzt es jetzt den Maßstab („Das Bessere ist des Guten Feind“), das vorher gute System ist eben nun deshalb weniger wert, weil ein besseres entstand. Dadurch kann der Optimierungsvorgang stets weiterlaufen. Für die Höherentwicklung zählen nur die relativ seltenen, d. h. unwahrscheinlichen, Mutationsergebnisse, bei denen die Information bzw. ihr Wert zunehmen. So kommt es im Laufe der Zeit zu einer Aneinanderreihung von unwahrscheinlichen Vorgängen und damit dem „Turmbau der Unwahrscheinlichkeit“, der in der Höherentwicklung bis zum Menschen vorliegt.

Natürlich wurde das Problem der Entstehung von Ordnung aus Chaos auch von Physikern erkannt und behandelt, da der Vorgang den üblichen physikalischen Gesetzen zuwiderzulaufen scheint. SCHRÖDINGER hat darauf hingewiesen, daß Lebewesen offene Systeme sind, die zur Aufrechterhaltung ihrer Ordnung Energie aus der Umgebung aufnehmen müssen und die Entropie produzieren. SCHRÖDINGER hat dieses Prinzip vor allem auf die Ontogenese angewandt. Bei der Entwicklung einer befruchteten

Eizelle zum fertigen Vielzeller ist die Zunahme der Ordnung augenfällig. In der Phylogenie ist sie nicht direkt zu beobachten, aber indirekt erschlossen (siehe oben) und theoretisch auf prinzipiell gleichartige Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen.

PRIGOGINE hat darauf hingewiesen, daß Lebewesen als Systeme aufzufassen sind, die sich weit entfernt vom energetischen Gleichgewicht befinden und auch weit von ihm entfernt bleiben müssen, da sie sonst durch Erreichen des Gleichgewichts zugrunde gingen. Nach einer Hypothese von PRIGOGINE erreicht bei der Ontogenese die Entropieproduktion je Zeiteinheit ein Minimum im Rahmen des physikalisch Möglichen. Lokal kann es – wie auch die klassische Thermodynamik lehrt – durch statistische Schwankungen zu einer Entropieabnahme kommen; diese wird durch Entropiezunahme in der Umgebung mehr als ausgeglichen. Erfolgt eine solche Entropieabnahme im Lebewesen (im genetischen Apparat und somit in den Proteinen als Funktionsmolekülen), so wird sie gewissermaßen „eingefroren“. Es kommt zu einer „negativen Schwankung“. Sie bedeutet Zunahme der Information und damit ein Komplexerwerden des Systems. Höherentwicklung erscheint hier als eine Abfolge solcher negativer Schwankungen, die den konvergenten Evolutionsschritten entsprechen (Abb. 10).

Schließlich hat HAKEN eine allgemeine physikalische Theorie der Produktion von „Ordnung aus Chaos“ aufgestellt. Diese Synergetik umfaßt alle Vorgänge der Selbstorganisation von Materie, also auch die Entstehung von Leben und die Höherentwicklung der Lebewesen. Die Synergetik zeigt, daß alle diese Vorgänge mit den physikalischen Gesetzen in Einklang stehen und durch solche Gesetze hinreichend beschrieben werden können. Wichtig für eine Beschreibung von Selbstorganisationsvorgängen ist das sogenannte „Versklavungsprinzip“. Es besagt, daß sich die Elemente des Systems bei dessen Selbstorganisation einem übergeordneten Ordnungszustand unterwerfen müssen. Dieser Ordnungszustand ist derjenige, der am raschesten zunehmen bzw. anwachsen kann und dadurch andere Zustände zunehmend unterdrückt. Es erfolgt ein „Überleben der Tüchtigsten“ im System. Elemente eines solchen Systems bei der Entstehung von Leben sind Nukleinsäuren und Proteine. Sie können sich nicht mehr

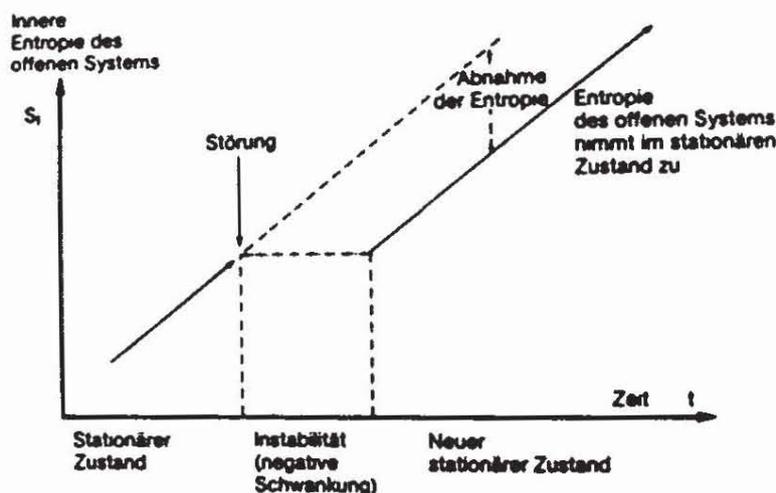


Abb. 10: Zeitliche Veränderung der Entwicklung eines offenen Systems mit Energiedissipation. Während des stationären Zustandes (Fließgleichgewicht) ist die Entropieproduktion je Zeiteinheit im Minimum; die Entropiezunahme also linear. Eine „Störung“ kann zu negativen Schwankungen führen; die Entropie nimmt dadurch ab. (Aus: U. KULL: Evolution; mit frdl. Genehmigung des J. B. Metzler-Verlages).

unabhängig voneinander verhalten, sondern werden durch die selbstgeschaffenen Bedingungen zur Kooperation gezwungen; sie bilden einen Hyperzyklus. Dieser entwickelt sich zu Protobionten. Elemente eines Systems sind später im Evolutionsprozeß Zellen, die einen vielzelligen Organismus aufbauen, der sich dann in Richtung immer komplexerer Baupläne entwickelt. Man kann als Elemente eines solchen Systems aber auch Menschen ansehen, die eine bestimmte Gesellschaft mit Wirtschaftssystem und gesellschaftlicher Ordnung bilden.

Schluß

Die Informationszunahme in der biologischen Anagenese führt bis zur Evolution des menschlichen Gehirns. Durch dessen besondere Fähigkeiten ist die Geschwindigkeit der Zunahme der Information außerordentlich angestiegen. Menschliche Sprache, Schrift und neuerdings EDV-Anlagen sind die Grundlagen dieser Informationssteigerung, die wir als kulturelle Evolution des Menschen bezeichnen. Auch der Inhalt dieses Aufsatzes ist ein kleiner Ausschnitt menschlicher Kulturleistungen. Wie wird nun dem Leser die darin enthaltene Information verständlich? Der Aufsatz, so wie er gedruckt vorliegt, ist materieller Natur: es handelt sich um Partikel von Druckerschwärze, die auf Papier in bestimmter Weise verteilt sind. Die Information steckt in der „bestimmten

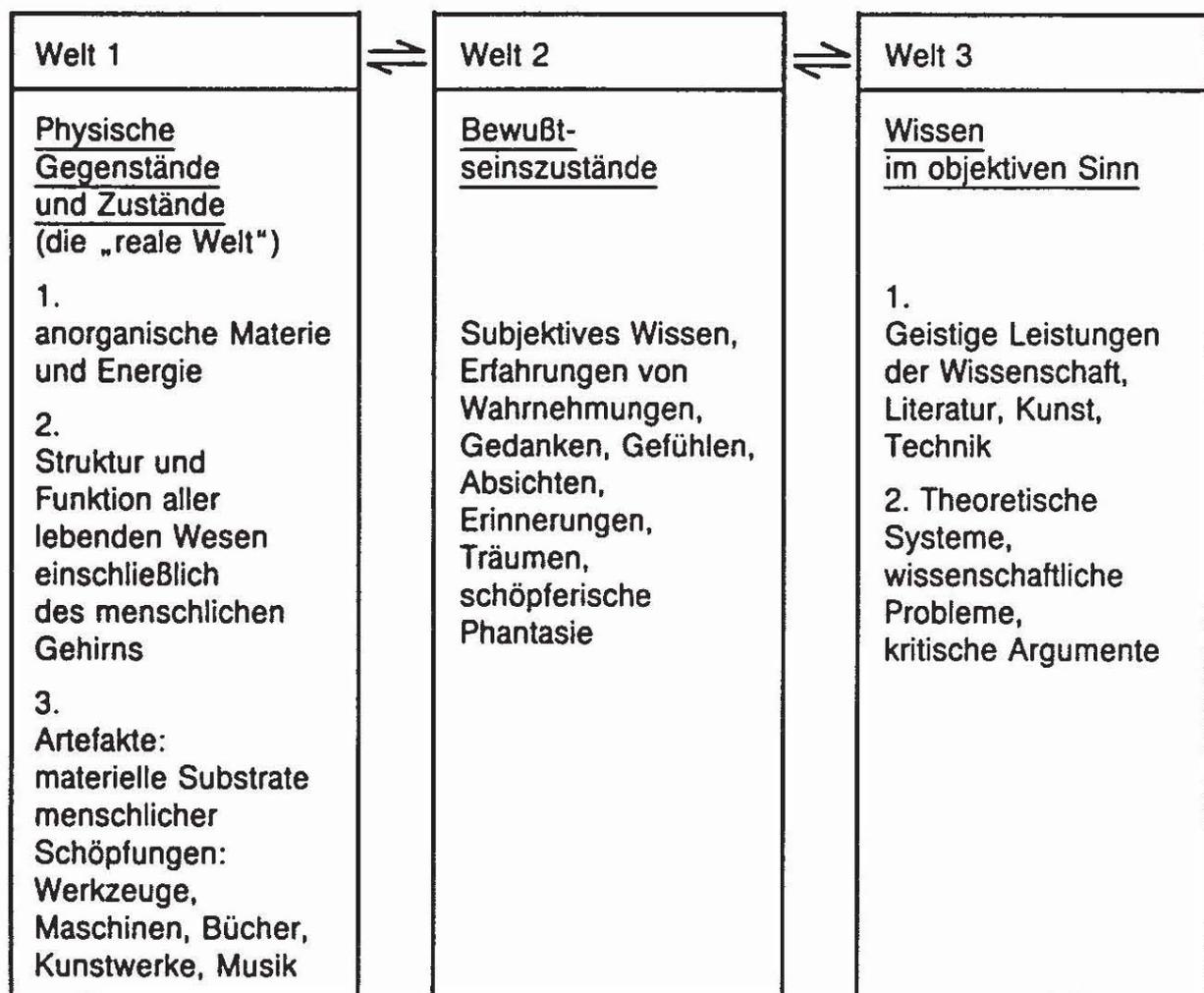


Abb. 11: Modell der drei Welten nach POPPER. (Aus: U. KULL: Evolution des Menschen; mit frdl. Genehmigung des J. B. Metzler-Verlages).

Weise" der Verteilung, die Buchstaben, Wörter und Sätze ergibt. Aber erst im Gehirn des Lesers wird diese Information „verwertet“ und damit zu einer (vielleicht) „wertvollen“ Information. Hierzu muß der Leser Vorkenntnisse mitbringen, Vor-Information also, die in seinem Gedächtnis, somit im Gehirn, gespeichert ist. Solche Vor-Information betrifft Kenntnisse der deutschen Sprache, ihres Satzbaues und ihrer Grammatik, aber auch Kenntnis biologischer Begriffe. Durch die Denktätigkeit des Gehirns des Lesers wird die Information des Aufsatzes zusammen mit der gegebenen Vor-Information verarbeitet. Nicht der Autor erklärt also etwas, sondern der Leser erklärt durch die Fähigkeit seines Gehirns sich etwas. Durch das eigene Bewußtsein erhält der Leser einen Informationszuwachs. Alle Informationsvermittlung im kulturellen Bereich verläuft über materielle Träger, wird aber zu Information erst durch die Tätigkeit menschlicher Gehirne. K. POPPER hat das in seinem Modell der „drei Welten“ klar dargestellt (Abb. 11). Er unterscheidet eine Welt 1 = „Außenwelt“, bestehend aus den materiellen Gegenständen (einschließlich des menschlichen Körpers), eine Welt 2 der Bewußtseinszustände eines Menschen (die jedes Individuum nur von sich selbst kennt) und eine Welt 3 des objektiven Wissens, die in ihrer Gesamtheit die Kultur des Menschen ausmacht, die aber nur festgelegt und vermittelt werden kann mit Hilfe materieller Träger der Welt 1 und unter Mitwirkung eines Bewußtseins, also der Welt 2. Im vorliegenden Fall ist es das Bewußtsein des Lesers. Wenn so der Autor zum Schluß kommt, daß der Leser die ganze Arbeit verrichten muß, so tut er gut daran, den Aufsatz zu beenden, um nicht allzuviel Zeit des Lesers in Anspruch zu nehmen.

Literatur

- EIGEN, M. (1981): Darwin und die Molekularbiologie. *Angew. Chem.* **93**, 221–229.
- EIGEN, M., W. GARDINER, P. SCHUSTER, R. WINKLER-OSWATITSCH (1981): Ursprung der genetischen Information. *Spektrum der Wiss.*, Heft 6, 36–56.
- GUTMANN, W. F., (1980): Wirbeltierevolution. *Medizin in uns. Zeit* **4**, 66–76.
- HAKEN, M. (1978): *Synergetics. An introduction. Second edition* Springer, Berlin.
- KASPAR, R. (1980): Die Evolution erkenntnisgewinnender Mechanismen *Biol. in uns. Zeit* **10**, 17–22.
- KRAUS, O. (Hrsg.) (1978): *Co-Evolution. 20. Phylogenet. Symposium.* Parey, Hamburg.
- KULL, U. (1977, a): Die Entstehung des Lebens. *Naturwiss. Ver. Darmstadt, Berichte N. F.* **1**, 19–36.
- KULL, U. (1977, b): *Evolution, Studienreihe Biologie, Band 3.* Metzler, Stuttgart.
- KULL, U. (1979): *Evolution des Menschen. Biologische, soziale und kulturelle Evolution. Studienreihe Biologie, Band 6.* Metzler, Stuttgart.
- RIEDL, R. (1975): *Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution.* Parey, Hamburg.
- VON WAHLERT, G. u. M. (1977): *Was Darwin noch nicht wissen konnte.* Dva, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Ulrich Kull
Biologisches Institut der Universität Stuttgart
Ulmer Straße 227
7000 Stuttgart 60