

Natürliche Selektion und die Entstehung und Veränderung von Arten

Barbara König (Zürich)

Zusammenfassung

Nach heutiger Lehrmeinung kann als Ursache für die Entstehung der Artenvielfalt auf unserem Planeten der von Charles Darwin erstmals konsequent durchdachte Prozess der Evolution durch natürliche Selektion angesehen werden. Nach einer Zusammenfassung der Erkenntnisse Darwins erläutere ich die Konzepte der natürlichen Selektion, der biologischen Fitness, der Entstehung von Anpassungen und der Bedeutung der Umwelt. Das Beispiel der Grundfinken von den Galapagos-Inseln illustriert das Wirken von natürlicher Selektion als einen Prozess, der jederzeit und unvermeidbar abläuft, sobald sich Organismen innerhalb einer Population in erbliche bedingten Merkmalen unterscheiden, die einen Einfluss auf den Lebensfortpflanzungserfolg des Trägers der Eigenschaft haben.

Natural selection and the origin and diversification of species

Biologists generally agree that the diversity of life on our planet is the product of evolution, mainly through the process of natural selection. Charles Darwin provided a first detailed description and analysis of that theory in his masterpiece «The Origin of Species». Here, I first summarize Darwin's major findings, and further illustrate the concepts of natural selection, biological fitness, adaptation, and the role of the environment. I use the example of the Darwin finches from the Galapagos Islands to demonstrate that the process of natural selection always operates as soon as organisms within a population differ in heritable traits that influence an individual's lifetime reproductive success.

Schlagwörter: Anpassung – biologische Vielfalt – biologische Fitness – egoistische genetische Elemente – Evolution – Darwin – Individualelektion

Key words: adaptation – biodiversity – biological fitness – selfish genetic elements – evolution – Darwin – individual selection

1 DAS PHÄNOMEN DER BIOLOGISCHEN VIELFALT

Bei einem Spaziergang durch einen Park, im eigenen Garten oder auf Reisen fällt auch Nicht-Biologinnen und Nicht-Biologen die unglaubliche Vielfalt an Lebensformen auf, mit der wir umgeben sind. Wir können in unserer Umgebung die unterschiedlichsten Varietäten von Pflanzen und Tieren beobachten – eine Artenvielfalt, die wir bis heute noch nicht einmal auf eine Grössenordnung genau kennen, sondern nur schätzen können. Derzeitige Schätzungen belaufen sich auf 5 bis 80 Millionen Tierarten (KÖNIG und LINSENMAIR, 1996).

Diese Vielfalt zu analysieren, ist das Ziel der Biologie. Biologinnen und Biologen wollen sie jedoch nicht nur beschreiben, sondern sie wollen verstehen, wodurch diese Vielfalt und die Merkmale entstanden sind, warum ein

bestimmtes Merkmal in einer bestimmten Umgebung zu beobachten ist, warum ein bestimmtes Verhalten in einer bestimmten Situation auftritt und nicht in einer anderen. In wissenschaftlicher Hinsicht strebt die Biologie folglich ein übergreifendes Verständnis der Lebensformen an.

Einer der ersten, der eine wissenschaftliche Theorie formulierte, wie diese Lebensvielfalt mit zahllosen Arten und Merkmalsvarianten entstand, war Charles Robert Darwin (geboren am 12. Februar 1809, gestorben am 19. April 1882; für eine Zusammenfassung der Entdeckung der Evolution siehe Young, 1994). Als Erklärung formulierte er das Konzept der Evolution durch natürliche Selektion. Darwin publizierte diese 1859 in der ersten Auflage des Buches «*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*» (Darwin, 1859). Durch die Publikation dieses Werkes (welches in 6 Auflagen erschien) wurde

Darwin sehr schnell berühmt, der Inhalt – und somit auch seine Person – wurde jedoch sehr kontrovers diskutiert.

2 EVOLUTION DURCH DEN PROZESS DER NATÜRLICHEN SELEKTION

Was ist die Grundlage für diesen Prozess der Evolution durch natürliche Selektion? Darwin hat seine Theorie auf drei Beobachtungen begründet:

1. Variation. Vertreter einer Art sehen nicht alle gleich aus, sondern sie unterscheiden sich in bestimmten Merkmalen.
2. Erbllichkeit. Nachkommen sind ihren Eltern ähnlicher als anderen Artgenossen, was den Schluss nahe legt, dass die Eltern Merkmale an ihre Nachkommen weitergeben oder vererben.
3. Differentielle Fortpflanzung. Einige Eltern hinterlassen mehr Nachkommen als andere, aufgrund von erblichen Merkmalen.

2.1 Exponentielle Vermehrung versus Ressourcenlimitierung

Hieraus kann folgender Prozess abgeleitet werden. Organismen haben grundsätzlich die Fähigkeit, sich exponentiell vermehren zu können – der Mensch ist dafür ein sehr gutes Beispiel, er tut dies nämlich seit ziemlich langer Zeit sogar hyperexponentiell. Die auf unserer Erde für die Unterhaltung von Lebensprozessen zur Verfügung stehenden Energiereserven sind jedoch prinzipiell begrenzt. Hier erkennen wir sofort ein Problem, nämlich dass das Populationswachstum von Organismen spätestens dann an eine Grenze stossen muss, wenn sie lebenswichtige Ressourcen erschöpfen, wie beispielsweise Nahrung, Verstecke, Sonnenlicht, bestimmte Mineralien oder dergleichen. Folglich kommt es wegen der Begrenztheit von Ressourcen unter den Organismen zur Konkurrenz um Zugang zu diesen Ressourcen. Derartige Konkurrenz kann direkt sein, wie durch aggressive Interaktionen oder Verteidigung von Territorien, oder indirekt, indem beispielsweise die aufgenommene Nahrung anderen nicht mehr zur Verfügung steht.

2.2 Innerartliche Konkurrenz als Antriebsmotor der Evolution

Organismen konkurrieren am stärksten, wenn sie sich sehr ähnlich sind, und das ist typischerweise der Fall für Vertreter derselben Art. Artgenossen sind sich sehr ähnlich in ihrer genetischen Ausstattung und in ihrer Beeinflussung durch und in Abhängigkeit von bestimmten Umweltfaktoren, sie konkurrieren um hauptsächlich identische Res-

ourcen. Die innerartliche Konkurrenz ist damit ein wichtiger, wenn auch nicht der alleinige Antriebsmotor für die Evolution und beeinflusst die vielfältigsten Aspekte organismischen Lebens, vom individuellen Verhalten, über Interaktionen innerhalb einer Gemeinschaft bis hin zu den Mechanismen der Aufrechterhaltung biologischer Diversität.

Unterscheiden sich nun Individuen genetisch in ihrer Konkurrenzfähigkeit, dann werden diejenigen in der nächsten Generation mehr Nachkommen hinterlassen, die über genetische Anlagen verfügen, welche ihr Überleben, vor allem aber ihre Fortpflanzungsfähigkeit verbessern im Vergleich zu Artgenossen, die eine andere genetische Ausstattung haben. Ihre vergleichsweise zahlreichen Nachkommen erben (mit einer berechenbaren, häufig 50%igen Wahrscheinlichkeit) diese an die Umwelt gut angepasste Eigenschaft, die nun auch ihren Fortpflanzungserfolg verbessert. Als Folge nimmt das betreffende, erbliche Merkmal in der Population an Häufigkeit zu.

2.3 Die Bedeutung des individuellen Fortpflanzungserfolgs

Hier wird verständlich, warum der Fortpflanzungserfolg so wichtig ist. Er ist die Messlatte, die ein Organismus überwinden muss, um im Prozess der Evolution bestehen zu bleiben, indem er Nachkommen mit Kopien eigener genetischer Anlagen (so genannten abstammungsidentischen Anlagen) in die nächste Generation platzieren kann.

Im Überlebensspiel Evolution geht es darum, im Spiel zu bleiben. Das geht nur, solange die genetische Information von Generation zu Generation weitergegeben wird. Natürliche Selektion kanalisiert, fördert, hemmt oder unterbindet diesen Prozess. Ihre entscheidende Wirkung ist, dass sie für Unterschiede im Fortpflanzungserfolg sorgt – und zwar nicht für zufällige, sondern für voraussagbare. In einem gegebenen Augenblick mit gegebenen Randbedingungen haben verschiedene Allelkombinationen unterschiedlichen Wert.

Auch andere Faktoren wie genetische Drift oder Zufall beeinflussen den Prozess der Evolution, dennoch wird typischerweise natürliche Selektion von erblichen Varianten als erste und wichtigste Hypothese herangezogen, um selbst komplexe physiologische, morphologische oder Verhaltensmerkmale von Organismen zu erklären (für neuere Lehrbücher zu diesem Thema siehe Alcock, 2005; Futuyma, 2007; Ridley, 2003).

3 DAS KONZEPT DER ANPASSUNG

Durch natürliche Selektion werden folglich im Laufe der Evolution genetische Anlagen ausgelesen, die unter den herrschenden Umweltbedingungen vorteilhaft für den individuellen Fortpflanzungserfolg sind. Die Folge sind umweltangepasste Verhaltensweisen oder andere Merkmale, welche die biologische Fitness des Trägers einer Eigenschaft fördern (Fitness ist folglich ein relatives Mass und wird jeweils im Vergleich zur biologischen Fitness von gleichzeitig, unter sehr ähnlichen Bedingungen lebenden Artgenossen bewertet).

Die konsequente Anwendung dieses durch natürliche Selektion bedingten Anpassungskonzepts auf individuelle Merkmale hat in den späten 1960er Jahren zu einem sehr einflussreichen und erfolgreichen Paradigmenwechsel in der Biologie geführt und bewirkt, dass seitdem die Beziehungen unter Individuen evolutionsbiologisch analysiert und interpretiert werden können.

4 INDIVIDUALELEKTION UND DIE BEZIEHUNG UNTER INDIVIDUEN

Zwei Wissenschaftler, die diesen Paradigmenwechsel zur Individualelektion mit ihren Theorien beeinflusst haben, sind William Hamilton und Robert Trivers. HAMILTON (1964) verdanken wir die Erkenntnis, dass Verhaltensweisen evolutiv erklärt werden können, die zuvor widersprüchlich zum geschilderten Prozess der Evolution durch natürliche Selektion erschienen. Im Tierreich kann nämlich beobachtet werden, dass einige oder sogar viele Individuen sich nicht selber fortpflanzen, sondern statt dessen anderen Artgenossen bei der Produktion und Aufzucht von Nachkommen helfen. Bei vielen Ameisen, Bienen, Wespen, Termiten, aber auch Wirbeltieren wie den Nacktmullen kann derart altruistisches Verhalten in über lange Zeit stabilen Sozietäten beobachtet werden. Gruppenmitglieder «verzichten» auf eigene Fortpflanzung (erfahren folglich Fitness-Nachteile) und zeigen Verhaltensweisen, die anderen einen Fitness-Vorteil vermitteln. Hamilton hat als Erklärung für altruistisches Verhalten erkannt, dass ein Individuum seine Fitness nicht nur durch die **direkte** Produktion eigener Nachkommen fördern kann, sondern auch dadurch, dass es nahen Verwandten bei der zusätzlichen Produktion und Aufzucht von Jungen hilft. Da diese (verwandten) Nachkommen wiederum Träger abstammungsidentischer Kopien eigener genetischer Anlagen sind, fördert ein Individuum auf diese Weise seine **indirekte** Fitness; dieser

Prozess wurde von MAYNARD SMITH (1964) als Verwandtenselektion bezeichnet. Folglich sollte die Verwandtschaft unter Artgenossen von wichtiger Bedeutung für das Auftreten von altruistischen oder anderen kooperativen Verhaltensweisen sein, was mittlerweile für eine Vielzahl von Arten nachgewiesen wurde (siehe zum Beispiel KREBS und DAVIES, 1984).

Seit den 1970er Jahren hat Robert Trivers in einer Serie von Arbeiten die theoretischen Grundlagen gelegt für das Verständnis der Beziehungen zwischen männlichen und weiblichen Individuen einer Art, zwischen Eltern und Kind, zwischen Geschwistern, zwischen nicht Verwandten, wie auch die Beziehungen einer Person zu sich selbst. Er hat erstmals einen Mechanismus vorgeschlagen, wie Kooperation, die Fitness-Kosten beinhaltet, auch unter nicht verwandten Individuen entstehen kann, nämlich durch das reziproke Erwidern des kooperativen Verhaltens (reziproker Altruismus). Kooperation unter nicht verwandten Artgenossen kann jedoch nur entstehen, wenn die beteiligten Individuen über bestimmte kognitive Fähigkeiten verfügen. Sie müssen andere Individuen erkennen und folglich unterscheiden können, und sie müssen sich erinnern können, was andere gemacht haben (Trivers, 1985).

5 GENETISCHE KONFLIKTE INNERHALB VON INDIVIDUEN

Durch den Prozess der natürlichen Selektion werden jedoch nicht nur genetische Anlagen gefördert, die für die biologische Fitness des Trägers der Eigenschaft vorteilhaft sind. In den letzten 20 Jahren haben sich mit faszinierender Geschwindigkeit die Hinweise vermehrt, dass es innerhalb eines Individuums genetische Konflikte gibt. Gene können in einem Organismus folglich in gegensätzliche Richtungen selektiert werden. Von sehr unterschiedlichen Tier- und Pflanzenarten sind mittlerweile solche so genannte «egoistische genetische Elemente» bekannt, die sich auf Kosten des grösseren Organismus, in dem sie angesiedelt sind, vermehren. In ihrem kürzlich erschienenen Buch zu dieser Thematik weisen BURT und TRIVERS (2006) darauf hin, dass ein wichtiges Problem während der Evolution von genetischen Systemen war, die Ausbreitung derartiger egoistischer genetischer Elemente zu verhindern. Die Beziehung zwischen diesen genetischen Elementen und dem übrigen Organismus ist sehr dynamisch. Genetisch ausgedrückt bedeutet dies, dass alle anderen nicht-gekoppelten Gene in einem Organismus darauf selektiert werden, diese Elemente zu unterdrücken.

6 NATÜRLICHE SELEKTION ERKLÄRT EVOLUTION UND ANPASSUNG

Der Prozess der natürlichen Selektion erklärt sowohl Evolution als auch Anpassungen. Durch diesen Prozess nehmen diejenigen Formen von Organismen in einer Population über mehrere Generationen an Häufigkeit zu, die am besten an die Umweltbedingungen angepasst sind, auf Kosten von weniger gut angepassten Formen oder Typen (RIDELY, 2003).

6.1 Das Beispiel der Grundfinken von den Galapagos-Inseln

Diese Tatsache lässt sich sehr schön anhand von Daten einer Langzeit-Feldstudie einer Gruppe von Finken auf den Galapagos-Inseln illustrieren. Diese Finkenarten wurden als Darwinfinken bekannt, da Charles Darwin sie studierte, als er die Inseln während seiner Reise auf der HMS Beagle (1831–1836) besuchte. Darwin fiel auf, dass die Finkenarten in der Grösse und der Form ihrer Schnäbel variierten. In den 1940er Jahren identifizierte dann David Lack auf Galapagos 14 Finkenarten, die sich im Schnabel, in der Körpergrösse und in männlichen und weiblichen Gefiedermerkmalen unterschieden. Ansonsten ähnelten sich die Finken in ihrem Aussehen und in ihrem Verhalten so sehr, dass er davon überzeugt war, dass alle Arten von einer gemeinsamen Vorfahrenart abstammten, welche die Galapagos-Inseln kolonisiert hatte.

Die meisten der Finkenarten kommen auf mehreren Inseln vor. Die Vertreter derselben Art unterscheiden sich auf verschiedenen Inseln häufig in denselben Merkmalen, wie die unterschiedlichen Arten: in der Schnabelform, der Körpergrösse und dem Gefieder. Daraus schloss Lack, dass neue Arten entstanden waren, nachdem differenzierte Inselformen später im selben Gebiet wieder aufeinandertrafen und verschieden blieben (Lack, 1947). Vertreter der ursprünglichen Gründerart kolonisierten demnach eine Insel nach der anderen. Nachdem sie auf einer Insel angekommen waren, entwickelten sie sich aufgrund von geographischer Isolation von den restlichen Mitgliedern der Gründerpopulation zu eigenständigen Arten. Später haben sie dann wieder die Inseln re-kolonisiert, von denen sie einstmals gekommen waren.

David Lack hat auch erste Hinweise dafür gesammelt, dass die Schnabelunterschiede bei verschiedenen Arten hauptsächlich Anpassungen an unterschiedliche Nahrung sind. Er erkannte nämlich den Zusammenhang zwischen der Schnabelform einer Art und deren Ernährungsweise. Samen fressende Arten haben vergleichsweise starke, fin-

kenähnliche Schnäbel, die an Blüten Nektar trinkenden Arten haben vergleichsweise dünne, lange Schnäbel usw.

Selbst bei nahe verwandten Arten war dieser Zusammenhang mit der Ernährungsweise offensichtlich, wie bei den drei Arten von Samen fressenden Grundfinken der Gattung *Geospiza*. Diese Finken fressen zum Teil dieselben Samen, zeigen aber auch eindeutige Präferenzen für unterschiedlich grosse Samen, jeweils in Abhängigkeit von der eigenen Schnabelgrösse. Eindrückliche und detaillierte Studien von Peter und Rosemarie Grant haben seitdem nicht nur die allgemeinen Schlussfolgerungen von David Lack bestätigt, sondern darüber hinaus gezeigt, dass unterschiedliche Umweltbedingungen zu Änderungen der mittleren Schnabelgrösse in Populationen führen können, und zwar selbst über kurze Zeitspannen von wenigen Generationen (Grant, 1986; Grant und Grant, 1998).

Auf der Insel Daphne nahmen die Populationen des grossen Grundfinken *Geospiza fortis* jeweils während längerer Trockenzeiten drastisch ab. Diese Finken ernähren sich von den Samen der auf der Insel wachsenden Pflanzen, und während Trockenzeiten nimmt die Samenproduktion ab. Im jeweils darauf folgenden Jahr fiel den Wissenschaftlern jedoch eine Zunahme der durchschnittlichen Grösse der Vögel auf – offensichtlich hatten die vergleichsweise grossen Vertreter dieser Finkenart besser überlebt als die eher kleinen. Die Verfügbarkeit von kleinen, weichen Samen, die von den Finken üblicherweise leicht gefressen werden können, erschöpfte sich mit anhaltender Trockenzeit, und die Vögel mussten zu grösseren und härteren Samen übergehen. Grosse Vögel mit vergleichsweise grossen Schnäbeln hatten nun im Umgang mit dieser Nahrung einen Vorteil.

Starke natürliche Selektion zugunsten der grösseren Vögel während längerer Trockenzeiten bedingte eine Zunahme der mittleren Körper- und Schnabelgrösse von einer Brutsaison zur nächsten in der Population von *Geospiza fortis* auf der Insel Daphne. Während vergleichsweise feuchten Jahren, wie beispielsweise den so genannten El-Niño-Jahren, hatten aber aufgrund der Überflussproduktion von kleinen Pflanzensamen die vergleichsweise kleinen Vertreter dieser Finkenart (mit kleinen Schnäbeln) einen Vorteil. Als Folge fluktuiert die natürliche Selektion auf Körper- und Schnabelgrösse bei diesen Grundfinken, in Abhängigkeit von den Klimabedingungen und der Nahrungsverfügbarkeit während einer gegebenen Brutsaison.

Dieses Beispiel ist nur eines von mittlerweile vielen eindrücklichen Belegen für die Wirkung von natürlicher Selektion unter natürlichen Bedingungen. Wie schon von

Charles Darwin betont, wirkt natürliche Selektion sofort, sobald erbliche Merkmalsunterschiede einen Einfluss auf das Überleben, vor allem aber die Fortpflanzung eines Individuums haben. Heute sprechen wir davon, dass natürliche Selektion wirkt, sobald sich Genotypen in ihrem relativen Beitrag zur Nachkommenproduktion in der nächsten Generation unterscheiden. Allgemein ausgedrückt bedeutet dies, dass natürliche Selektion an Unterschieden im individuellen Lebensfortpflanzungserfolg angreift und somit zur Maximierung der biologischen Fitness eines Individuums führt.

7 LITERATUR

- ALCOCK, J. 2005. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. 8th edition. Sinauer, Sunderland Massachusetts, 564 pp.
- BURT, A. & TRIVERS, R.L. 2006. *Genes in Conflict: The Biology of Selfish Genetic Elements*. Belknap Press, 602 pp.
- KÖNIG, B. & LINSSENMAIR, K.E. 1996. *Biologische Vielfalt*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 215 pp.
- DARWIN, C.R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Murray, London, 514 pp.
- FUTUYMA, D.J. 2007. *Evolution. Das Original mit Übersetzungshilfen*. Elsevier, München, 607 pp.
- GRANT, P.R. 1986. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton Univ. Press, Princeton NJ, 459 pp.
- GRANT, R. & GRANT, P.R. 1989. *Evolutionary Dynamics of a Natural Population. The Large Cactus Finch of the Galapagos*. The University of Chicago Press, Chicago, 350 pp.
- HAMILTON, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour (I and II). *Journal of Theoretical Biology* 7, 1–16–52.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. 1984. *Einführung in die Verhaltensökologie*. Thieme Verlag, Stuttgart, 356 pp.
- LACK, D. 1947. *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge, 208 pp.
- MAYNARD SMITH, J. 1964. Group selection and kin selection. *Nature* 201, 1145–1147.
- RIDLEY, M. 2003. *Evolution*. 3rd edition. Blackwell Science, Oxford, 670 pp.
- TRIVERS, R.L. 1985. *Social Evolution*. Benjamin/Cummings, Menlo Park California, 462 pp.
- YOUNG, D. 1994. *Die Entdeckung der Evolution*. Birkhäuser, Basel, 277 pp.

Prof. Dr. Barbara König, Zoologisches Institut, Verhaltensbiologie, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich.
E-Mail: bkoenig@zool.uzh.ch