

---

V. Storch · U. Welsch · M. Wink

# Evolution- biologie

Mit einem Beitrag von P. Sitte, Freiburg

Mit 242 Abbildungen  
und 25 Tabellen



Springer

---

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Evolutionsbiologie: Geschichte und Fundament</b> . . . . .	<b>1</b>
<b>1.1</b>	<b>Geschichte der Naturerkenntnis und der Evolutionstheorie</b> . . . . .	<b>1</b>
1.1.1	Die Antike: Griechenland und Rom . . . . .	1
1.1.2	Das Mittelalter . . . . .	3
1.1.3	Die Renaissance . . . . .	3
1.1.4	Systematische Biologie . . . . .	6
1.1.5	Die Evolutionsvorstellung entsteht . . . . .	7
1.1.6	Das Zeitalter der Aufklärung . . . . .	8
1.1.7	Ein Kapitel für sich: Charles Darwin . . . . .	12
<b>1.1.8</b>	<b>EXKURS: Darwins Weltreise</b> . . . . .	<b>14</b>
1.1.9	Ernst Haeckel und die Auseinandersetzungen im deutschen Sprachraum . . . . .	21
1.1.10	Die Bedeutung der Genetik . . . . .	25
1.1.11	Denkansätze im 20. Jahrhundert . . . . .	25
<b>1.2</b>	<b>Wissenschaften, die zum Fundament der Evolutionstheorie beigetragen haben</b> . . . . .	<b>28</b>
1.2.1	Biogeografie . . . . .	28
1.2.1.1	Adventivorganismen . . . . .	29
1.2.1.2	Inseln – Endemiten . . . . .	31
1.2.1.3	Plattentektonik – Relikte . . . . .	31
1.2.2	Paläontologie . . . . .	33
1.2.2.1	Methoden der Altersbestimmung . . . . .	34
<b>1.2.2.2</b>	<b>EXKURS: Fossilien in der Menschheitsgeschichte – Interpretation und Verwendung</b> . . . . .	<b>36</b>
1.2.2.3	Kontinuierliche Veränderungen in der Erdgeschichte . . . . .	41
1.2.2.4	Umwandlungsreihen . . . . .	41
1.2.2.5	Fossile Übergangsformen . . . . .	42
1.2.3	Systematik . . . . .	43
1.2.3.1	Homologie-Kriterien . . . . .	47
1.2.3.2	Analogie/Konvergenz . . . . .	49
1.2.4	Entwicklungsbiologie . . . . .	50

1.2.5	Biochemie/Molekularbiologie .....	54
1.2.5.1	Aufbau der Makromoleküle und der Biomembran .....	55
1.2.5.2	Organisation der Grundstoffwechselwege .....	56
1.2.5.3	Sekundärstoffe .....	56
1.2.5.4	Aufbau der Zellen .....	57
1.2.6	Verhaltensbiologie .....	57
1.2.7	<b>Literatur</b> .....	60
2	<b>Entfaltung der Organismen in der Erdgeschichte</b> .....	61
2.1	<b>Präkambrium</b> .....	62
2.1.1	Ediacara-Fauna: präkambrische Vielzeller .....	62
2.2	<b>Paläozoikum (Erdaltertum)</b> .....	65
2.2.1	Kambrium .....	65
2.2.1.1	<b>EXKURS: Karbonatminerale: von Organismen hervorgebracht und landschaftsgestaltend</b> .....	67
2.2.1.2	Burgess Shale, Chengjiang-Fauna, Kambrische Explosion .....	68
2.2.1.3	Trilobita: dominierende Fossilien des Kambriums .....	71
2.2.1.4	Brachiopoda: Nr. 2 der kambrischen Fossilien .....	72
2.2.1.5	Archaeocyathida, Nr. 3 der kambrischen Fossilien – Riffbildner ..	73
2.2.1.6	Weitere Wirbellose der kambrischen Meere .....	75
2.2.1.7	Conodonta .....	78
2.2.1.8	Kambrische Wirbeltiere .....	79
2.2.2	Ordovizium .....	80
2.2.2.1	<b>EXKURS: Plattentektonik – Gebirgsbildung (Orogenese)</b> .....	81
2.2.2.2	Riffbildner des Paläozoikums .....	83
2.2.2.3	Weitere Meeresorganismen im Ordovizium .....	84
2.2.2.4	<b>EXKURS: Massenaussterben</b> .....	88
2.2.3	Silur .....	91
2.2.3.1	Agnatha .....	94
2.2.3.2	Pflanzen ragen in die Luft .....	96
2.2.3.3	<b>EXKURS: Eiszeitliche Geschiebe – Fenster in die Vergangenheit der nordischen Länder</b> .....	97
2.2.4	Devon .....	98
2.2.4.1	<b>EXKURS: Hunsrückschiefermeer: Das Röntgengerät ermöglicht Einblicke in die Lebenswelt vor fast 400 Mio. Jahren</b> .....	99

2.2.4.2	<b>EXKURS: Devonische Riffe in der Eifel</b> .....	101
2.2.4.3	Ammonoida .....	102
2.2.4.4	Gnathostomata und Landgang der Wirbeltiere .....	105
2.2.4.5	Pflanzen erobern das Land .....	107
2.2.5	Karbon .....	110
2.2.5.1	Der Steinkohlenwald .....	114
2.2.6	Perm .....	117
2.2.6.1	<b>EXKURS: Vor 290 Mio. Jahren: Haie und Lungenfische in der Pfalz</b>	118
2.2.6.2	Die Tierwelt des Perm .....	120
2.2.6.3	Die Pflanzenwelt des Perm .....	121
2.2.6.4	<b>EXKURS: Der Versteinerte Wald von Chemnitz</b> .....	123
2.2.6.5	Massenaussterben im Perm .....	123
2.3	<b>Mesozoikum (Erdmittelalter)</b> .....	124
2.3.1	Trias .....	125
2.3.1.1	<b>EXKURS: Mitteleuropa zu Beginn des Mesozoikums: Meerestiere im Germanischen Becken</b> .....	127
2.3.1.2	Theropsida (Säugetierähnliche Reptilien), Mammalia (Säugetiere) .....	132
2.3.1.3	Pterosauria (Flugsaurier) .....	133
2.3.1.4	Dinosauria .....	134
2.3.1.5	Ichthyosauria (Fischsaurier) .....	143
2.3.1.6	Die Pflanzenwelt der Trias .....	144
2.3.1.7	Massenaussterben Ende der Trias .....	145
2.3.2	Jura .....	145
2.3.2.1	<b>EXKURS: Die Schwäbische Alb: vor 150 Mio. Jahren der Boden des Jurameeres</b> .....	146
2.3.2.2	<b>EXKURS: Solnhofen (Fränkische Alb): Autofahrer werden auf <i>Archaeopteryx</i> hingewiesen</b> .....	149
2.3.2.3	Die Fauna des Jura .....	150
2.3.2.4	<b>EXKURS: Evolution der Vögel</b> .....	152
2.3.4	Kreide .....	154

2.3.4.1	<b>EXKURS: Die Schreibkreide von Rügen: Reste spätmesozoischen Lebens</b> .....	155
2.3.4.2	Organismenwelt der Kreide .....	157
2.3.4.3	Massenaussterben an der Kreide-Tertiär-Grenze .....	161
2.4	<b>Känozoikum (Erdneuzeit)</b> .....	161
2.4.1	Tertiär .....	161
2.4.1.1	<b>EXKURS: Messel: Von der geplanten Mülldeponie zum UNESCO-Weltnaturerbe – ein Blick in die Welt vor 50 Mio. Jahren</b>	163
2.4.1.2	<b>EXKURS: Das Geiseltal bei Halle: Braunkohleabbau ermöglicht einen Blick ins Eozän</b> .....	166
2.4.1.3	Die Säugetiere entfalten sich .....	167
2.4.1.4	<b>EXKURS: Die jungtertiäre Tier- und Pflanzenwelt zur Zeit der Auffaltung der Alpen: Öhningen und Höwenegg</b> .....	168
2.4.1.5	<b>EXKURS: Zeuge einer der größten Katastrophen unseres Planeten: das Steinheimer Becken, wo man die Evolution „beobachten“ kann</b>	169
2.4.2	Quartär .....	170
2.4.2.1	Durchläufer der Evolution: Lebende Fossilien .....	176
	Literatur .....	180
3	<b>Mechanismen und Ursachen der Evolution</b> .....	183
3.1	<b>Einführung</b> .....	183
3.2	<b>Grundlagen der Molekularbiologie und Genetik</b> .....	185
3.2.1	Aufbau der DNA .....	185
3.2.2	Replikation .....	188
3.2.3	Vom Gen zum Protein .....	189
3.2.4	Transcription und Mosaikstruktur der Eukaryotengene .....	189
3.2.5	Genetischer Code .....	190
3.2.6	Proteinbiosynthese (Translation) .....	191
3.2.7	Kerngenom, Mitochondrien-DNA und Chloroplasten-DNA .....	193
3.2.7.1	Genomgröße .....	194
3.2.7.2	Mitochondrien und Chloroplasten enthalten DNA .....	195
3.1	<b>EXKURS: Symbiogenese in der Zell- und Lebens evolution</b> .....	196

<b>3.3</b>	<b>Veränderlichkeit und Vererbung der genetischen Information . . .</b>	<b>211</b>
3.3.1	Mutationen . . . . .	211
3.3.2	Mitose und Meiose . . . . .	218
<hr/>		
<b>3.2</b>	<b>EXKURS: Mitose und Meiose . . . . .</b>	<b>221</b>
<hr/>		
3.3.3	Rekombination . . . . .	223
3.3.4	Polyploidisierung . . . . .	223
3.3.5	Allel- und Genotypenfrequenz und Vererbungsregeln . . . . .	225
3.3.5.1	Mendelsche Vererbungsregeln . . . . .	226
3.3.5.2	Grundlagen der Populationsgenetik . . . . .	227
<hr/>		
<b>3.3</b>	<b>EXKURS: Populationsgenetik . . . . .</b>	<b>228</b>
<hr/>		
3.3.6	Selektion . . . . .	231
3.3.7	Genfluss und genetische Drift . . . . .	233
3.3.8	Artbildung (Speziation) . . . . .	235
<hr/>		
<b>3.4</b>	<b>Veränderung des Genoms während der Evolution . . . . .</b>	<b>238</b>
3.4.1	Eukaryotengene mit regulatorischen Sequenzabschnitten und Intron/Exon-Struktur . . . . .	239
3.4.1.1	Bedeutung der Exon/Intron-Struktur der Eukaryotengene . . . . .	239
3.4.1.2	Bedeutung regulierbarer Genaktivitäten . . . . .	242
3.4.2	Evolution von Multigenfamilien . . . . .	244
3.4.3	Nichtcodierende repetitive DNA . . . . .	247
3.4.3.1	Pseudogene . . . . .	247
3.4.3.2	Repetitive DNA . . . . .	247
3.4.4	Horizontaler Gentransfer . . . . .	249
<hr/>		
<b>3.5</b>	<b>Evolution auf der Ebene von Nucleotidsequenzen . . . . .</b>	<b>250</b>
3.5.1	Sequenzevolution . . . . .	250
3.5.2	Molekulare Uhren . . . . .	252
3.5.2.1	Aminosäuresubstitutionen . . . . .	252
<hr/>		
<b>3.4</b>	<b>EXKURS: Relative rate-Test . . . . .</b>	<b>254</b>
<hr/>		
3.5.2.2	Nucleotidsubstitutionen . . . . .	254
3.5.3	Adaptive Merkmale unterliegen keiner konstanten molekularen Uhr . . . . .	257
<hr/>		
<b>3.5</b>	<b>EXKURS: Lebende Fossilien . . . . .</b>	<b>258</b>
<hr/>		
3.5.4	Neutrale Evolution versus natürliche Selektion . . . . .	258
<hr/>		
<b>3.6</b>	<b>Literatur . . . . .</b>	<b>260</b>

<b>4</b>	<b>Molekulare Evolutionsforschung</b> .....	<b>261</b>
<b>4.1</b>	<b>Methoden der molekularen Evolutionsforschung</b> .....	<b>261</b>
4.1.1	Ein kurzer historischer Rückblick .....	261
4.1.2	Methoden der molekularen Evolutionsforschung .....	263
4.1.2.1	Allozymanalyse .....	263
4.1.2.2	Analyse der DNA-Variabilität .....	266
4.1.2.2.1	DNA-Fingerprinting (genetischer Fingerabdruck) .....	268
4.1.2.2.2	PCR-Methoden .....	271
4.1.2.2.3	Analyse der Nucleotidsequenzen von Markergenen .....	273
<hr/>		
<b>4.1</b>	<b>EXKURS: Amplifizierung und Sequenzierung von Markergenen</b> ..	<b>276</b>
<hr/>		
4.1.2.2.4	Evolutionäre Distanzen .....	281
4.1.2.2.5	Stammbaumrekonstruktion .....	281
<hr/>		
<b>4.2</b>	<b>EXKURS: Methoden der Stammbaumrekonstruktion</b> .....	<b>284</b>
<hr/>		
<b>4.2</b>	<b>Molekulare Systematik und Phylogenie</b> .....	<b>287</b>
4.2.1	Die Art als Basiseinheit der Systematik .....	288
4.2.2	Phylogeniekonzepte .....	289
<hr/>		
<b>4.3</b>	<b>EXKURS: Erkennung von Artniveau</b> .....	<b>290</b>
<hr/>		
<b>4.4</b>	<b>EXKURS: Erkennung von mono-, para- und polyphyletischen Gruppen</b> .....	<b>293</b>
<hr/>		
4.2.3	Molekulare Phylogenie ausgewählter Organismengruppen .....	297
4.2.3.1	Evolution der Organismenreiche .....	297
4.2.3.2	Evolution der Prokaryoten, Einzeller und Pilze .....	297
4.2.3.3	Evolution der Pflanzen .....	300
4.2.3.4	Evolution der Tiere .....	300
<b>4.3</b>	<b>Merkmalsevolution: Erkennung konvergenter Evolutionsprozesse</b>	<b>306</b>
4.3.1	Blütenmorphologie und Systematik .....	306
4.3.2	Morphologie, Verhalten und Systematik .....	306
4.3.2.1	Konvergenzen bei Geiern und Adlern .....	306
4.3.2.2	Evolution der Brutbiologie bei Baum-, Eleonoren- und Rotfußfalken .....	309
4.3.2.3	Genetik von Paarungssystemen .....	311
4.3.2.4	Primäres Geschlechtsverhältnis .....	315
4.3.3	Sekundärstoffe und Systematik .....	317
4.3.3.1	Sekundärstoffe bei höheren Pflanzen – Funktion der Sekundärstoffe .....	317
4.3.3.2	Evolution von Wirkstoffen .....	321
4.3.3.3	Sekundärstoffe als taxonomische Marker .....	324

4.5	EXKURS: Molekulare Phylogenie versus Chemotaxonomie . . . . .	326
4.3.3.4	Co-Evolution zwischen Insekten und Pflanzen . . . . .	330
4.6	EXKURS: Chinolizidin-Alkaloide (QA) . . . . .	331
4.7	EXKURS: Pyrrolizidin-Alkaloide (PA) . . . . .	333
4.8	EXKURS: Herzglykoside (HG) . . . . .	337
4.4	<b>Molekulare Phylogeographie</b> . . . . .	340
4.4.1	Grundlagen der Phylogeographie . . . . .	340
4.4.2	Disjunktion zwischen Alter und Neuer Welt . . . . .	341
4.4.2.1	Evolution der Lupinen . . . . .	341
4.4.2.2	Evolution der Rüsseltiere (Proboscidea) . . . . .	343
4.4.2.3	Evolution der Ratiten (Strauße, Nandus und Verwandte) . . . . .	344
4.4.2.4	Einfluss der Eiszeiten in Europa . . . . .	346
4.5	<b>Literatur</b> . . . . .	347
5	<b>Evolution des Menschen und seiner nächsten Verwandten, der nicht-humanen Primaten</b> . . . . .	349
5.1	<b>Allgemeine Einführung – Was ist der Mensch?</b> . . . . .	349
	EXKURS: Kreationismus . . . . .	350
	EXKURS: Soziobiologie . . . . .	351
5.2	<b>Primaten</b> . . . . .	352
5.2.1	Strukturelle und funktionelle Kennzeichen der Primaten . . . . .	352
	EXKURS: Intelligenz . . . . .	354
5.2.2	Sozialsysteme der Primaten . . . . .	356
5.2.3	Fortpflanzungsstrategien männlicher Primaten . . . . .	357
	EXKURS: Infantizid . . . . .	358
5.2.4	Fortpflanzungsstrategien weiblicher Primaten . . . . .	358
5.2.5	Systematische Gliederung der Primaten . . . . .	359
5.2.6	Verwandtschaftsforschung in der Ordnung der Primaten mit Hilfe von Biochemie und Molekularbiologie . . . . .	365



<b>5.3</b>	<b>Menschenaffen und Mensch (Hominoidea)</b> .....	367
5.3.1	Gibbons .....	368
5.3.2	Höhere Menschenaffen .....	369
5.3.2.1	Orang Utan .....	369
5.3.2.2	Gorilla .....	370
5.3.2.3	Schimpanse .....	371
5.3.2.4	Bonobo .....	372
5.3.3	Mensch .....	372
5.3.3.1	Bewegungsapparat, Reproduktion .....	372
5.3.3.2	Gehirn .....	373

<b>EXKURS: Asymmetrie des Gehirns</b> .....	<b>375</b>
---	------------

5.3.3.3	Sprache und Sprechapparat .....	377
5.3.3.3.1	Laute und Rufe bei Affen .....	380
5.3.3.4	Zähne und Gebiss .....	381
<b>5.4</b>	<b>Fossilgeschichte der Tierprimaten</b> .....	<b>382</b>
<b>5.5</b>	<b>Fossilgeschichte des Menschen</b> .....	<b>385</b>

<b>EXKURS: Phasen der Menschwerdung</b> .....	<b>387</b>
---	------------

<b>EXKURS: Fundstellen fossiler Menschen</b> .....	<b>388</b>
--	------------

<b>5.6</b>	<b>Fossile Menschenformen</b> .....	<b>391</b>
5.6.1	<i>Adriapithecus ramidus</i> .....	393
5.6.2	<i>Australopithecus</i> .....	393
5.6.2.1	<i>Australopithecus anamensis</i> .....	393
5.6.2.2	<i>Australopithecus afarensis</i> .....	393
5.6.2.3	<i>Australopithecus gahri</i> .....	394
5.6.2.4	<i>Australopithecus africanus</i> .....	395
5.6.2.5	<i>Australopithecus robustus</i> .....	395
5.6.2.6	<i>Australopithecus aethiopicus</i> und <i>Australopithecus boisei</i> .....	395
5.6.3	<i>Kenyanthropus platyops</i> .....	396
5.6.4	<i>Homo</i> .....	396
5.6.4.1	<i>Homo rudolfensis</i> .....	396
5.6.4.2	<i>Homo habilis</i> .....	398
5.6.4.3	<i>Homo ergaster</i> .....	398
5.6.4.4	<i>Homo erectus</i> .....	399

<b>EXKURS: Multiregionale- und Out-of-Africa-Theorie</b> .....	<b>400</b>
--	------------

5.6.4.5	<i>Homo antecessor</i> .....	402
5.6.4.6	<i>Homo heidelbergensis</i> und <i>Homo rhodesiensis</i> .....	403
5.6.4.7	<i>Homo neanderthalensis</i> .....	405
5.6.4.8	<i>Homo sapiens</i> .....	407

5.7	<b>Die Menschheit heute</b> .....	411
	<b>EXKURS: Ethnien und Krankheit</b> .....	412
	<b>EXKURS: Die Eidechse <i>Lipinia</i></b> .....	414
5.7.1	Die Besiedlung Amerikas .....	414
5.8	<b>Die Entwicklung der Werkzeugkultur und der Zivilisation des Menschen</b> .....	416
5.8.1	Paläolithicum .....	416
5.8.2	Mesolithicum .....	418
5.8.3	Neolithicum .....	419
5.8.3.1	Haustiere .....	419
5.8.3.2	Neolithicum im Nahen Osten und in Europa .....	422
5.8.3.3	Neolithicum in Ost- und Südostasien .....	423
5.8.3.4	Neolithicum in Lateinamerika .....	423
5.8.3.5	Neolithicum in Afrika .....	424
5.8.4	Kupferzeit .....	425
5.8.5	Bronzezeit .....	425
5.8.6	Eisenzeit .....	427
	<b>EXKURS: Technik</b> .....	428
5.9	<b>Die biologisch-ökologische Sonderstellung des Menschen</b> .....	429
5.10	<b>Die geistig kulturelle Sonderstellung des Menschen</b> .....	431
5.10.1	Lernen, Intellekt, Erinnerung .....	431
5.10.2	Evolutionäre Erkenntnistheorie .....	432
5.10.3	Moral .....	433
5.11	<b>Literatur</b> .....	436
	<b>Sachverzeichnis</b> .....	439