

müssen einige theoretische Modelle modifiziert oder gar verworfen werden.

Warum noch kein Fitnessmaximum erreicht wurde, ist unklar.

Die hervorgehobene Rolle der Hypermutatoren ist auch eine besondere Betrachtung wert. Da die meisten Mutationen der Fitness abträglich sind, war man früher davon ausgegangen, dass die natürliche Selektion die Mutationsrate so gering wie möglich halten würde. Daher mussten, als 1997 im LTEE die Hypermutatoren beschrieben wurden, die sich gegen Nicht-Mutatoren durchsetzen konnten, neue evolutionsbiologische Modelle zum Einfluss der Mutationsrate entwickelt werden (SNIEGOWSKI et al. 1997). Der Biochemiker Michael BEHE macht außerdem darauf aufmerksam, dass einige der Hypermutatoren-Stämme ihren Phänotyp durch die Ausschaltung zweier Enzyme erlangten. Somit wäre diese evolutionär vorteilhafte Entwicklung eine Rückentwicklung – „ein schlechtes Omen für jegliche Theorie der Evolution, die sich allein auf blinde, ungerichtete Prozesse verlässt“, wie er sich ausdrückt (BEHE 2013, übersetzt vom Autor). Ob zudem Hypermutatoren makroevolutionäre Änderungen erleichtern oder ermöglichen, ist offen und durch die bisher vorliegenden Befunde aus dem LTEE nicht entscheidbar.

Das LTEE bleibt auch nach 25 Jahren ein faszinierendes Experiment, das viele wertvolle Daten liefert. Vielleicht führen einige davon dazu, dass momentan anerkannte Hypothesen

revidiert werden müssen – das ist der Gang der Wissenschaft. Ob nun die natürliche Selektion tatsächlich unendlich weiterläuft, wie LENSKI vermutet, oder ob sie doch in einem Plateau mündet müssen zukünftige Untersuchungen zeigen.

Literatur

- BERTSCH E & WALDMINGHAUS T (2005) Evolution virtueller Lebewesen. *Stud. Integr. J.* 12, 34–35.
- BINDER H (2012) Von der Citrat-Verwertung zur Entstehung des Auges? *Genesisnet News* vom 23.10.2012, http://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n187.php
- BEHE M (2013) „Lenski's Long-Term Evolution Experiment: 25 Years and Counting“, *Evolution News* http://www.evolutionnews.org/2013/11/richard_lenskis079401.html
- BLOUNT ZD, BORLAND CZ & LENSKI RE (2008) Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 7899–7906.
- LENSKI RE (2011) Evolution in Action – a 50,000 Generation Salute to Charles Darwin. *Microbe* 6, 30–33.
- LENSKI RE & TRAVISANO M (1994) Dynamics of adaptation and diversification: a 10,000-generation experiment with bacterial populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 91, 6808–6814.
- LÖNNIG WE (2005) Mutation Breeding, Evolution and the Law of Recurrent Variation. *Recent Research Developments in Genetics and Breeding* 2, 45–70.
- PENNISI E (2013) The man who bottled evolution. *Science* 342, 790–793.
- SNIEGOWSKI PD, GERRIS PJ & LENSKI RE (1997) Evolution of high mutation rates in experimental populations of *E. coli*. *Nature* 387, 703–705.
- VEDDER D (2012) Gründereffekt bei Eidechsen: ein Freilandexperiment auf Inseln. *Stud. Integr. J.* 19, 107–109.
- WISER MJ, RIBECK N & LENSKI R (2013) Long-term dynamics of adaption in asexual populations. *Science* 342, 1364–1367.

Kambrische Explosion: Darwins Dilemma gelöst?

Als „Darwins Dilemma“ wird das plötzliche fossile Erscheinen verschiedenster Tiergruppen im Kambrium bezeichnet („kambrische Explosion“). Die Ergebnisse einer Studie über die Geschwindigkeit der Evolution der Gliederfüßer zur Zeit des Kambriums sollen Darwins Dilemma auflösen. Diese Behauptung ist jedoch durch die präsentierten Daten aus verschiedenen Gründen nicht gedeckt, vor allem da die Entstehung der Tierstämme gar nicht Gegenstand der Untersuchung war.

Reinhard Junker

Das plötzliche fossile Erscheinen verschiedenster Tierstämme zu Beginn des Kambriums wird bis heute als „kambrische Explosion“ bezeichnet (ERWIN & VALENTINE 2013). Für Charles DARWIN war dieser Befund ein Problem, es wurde

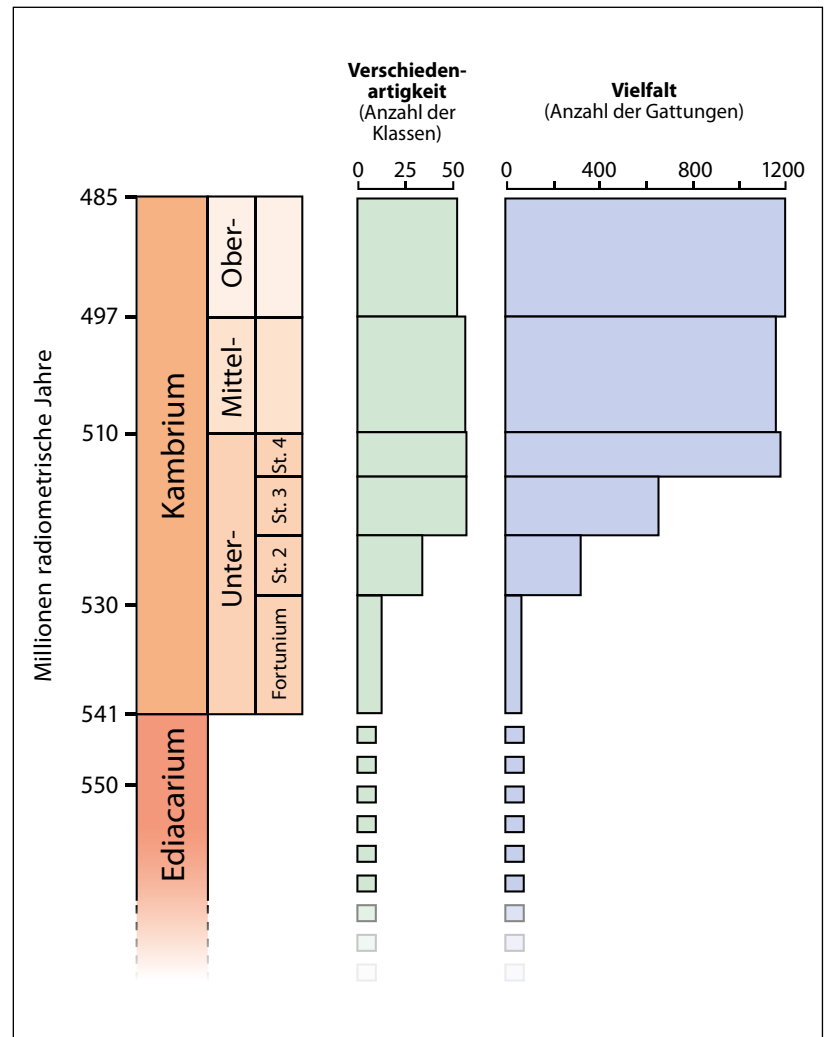
auch bekannt als „Darwins Dilemma“, denn ein abruptes Auftreten ganz verschiedener Baupläne passte nicht zu seinen Vorstellungen einer graduellen Evolution. Es gibt viele Versuche, dieses Problem zu lösen oder wenigstens zu entschärfen

– ohne befriedigendes Ergebnis (MEYER 2013). Nun behaupten LEE et al. (2013), dass die Resultate einer von ihnen durchgeführten Studie über die Geschwindigkeit der Evolution zur Zeit des Kambriums Darwins Dilemma auflösen könnten. Sie ermittelten, unter Voraussetzung von Evolution, evolutionäre Veränderungsrate beim größten Tierstamm, den Gliederfüßern (Arthropoda; dazu gehören vor allem Insekten, Spinnentiere und Krebse). Es wurden Evolutionsraten von verschiedenen Merkmalen ermittelt: Sowohl von morphologisch-anatomischen (gestaltlichen, phänotypischen) als auch molekularen (genetischen). Die Änderungsrate dieser Merkmale während des Kambriums verglichen sie mit den Raten in nachfolgenden Zeiträumen und gelangten zum Ergebnis, dass es im Kambrium eine ca. 4-fach schnellere phänotypische und ca. 5,5-fach schnellere molekulare Evolution gab, verglichen mit Veränderungen in jüngeren Abschnitten des Phanerozoikums¹. Für manche Tiergruppen innerhalb der Gliederfüßer ermittelten sie eine bis zu 10-fach erhöhte molekulare und bis zu 16-fach höhere morphologische Änderungsrate im Kambrium.

Die Ergebnisse basieren auf 395 morphologischen und 62 molekularen Merkmalen der *heute lebenden* Gliederfüßer. Die zeitliche Einordnung der mutmaßlichen Gabelungspunkte der jeweiligen Gruppen erfolgte anhand von Fossilfunden. Mit dieser Datenbasis konnten unter Voraussetzung von Evolution die Evolutionsraten in den verschiedenen Zeiträumen abgeleitet werden.

Die Autoren kommen zum Schluss, dass auch noch die höchsten Evolutionsraten im Einklang mit der Entstehung durch natürliche Selektion stünden, womit Darwins Dilemma letztlich gelöst sei. Diese Einschätzung ist insofern überraschend, als ihre Untersuchungen überhaupt nichts zu den *Mechanismen* der Entstehung der kambrischen Baupläne aussagen, unabhängig davon, wie schnell die Veränderungen abgelaufen sind. Welche Rolle natürliche Selektion hatte, kann aus den Daten nicht abgeleitet werden. Allenfalls kann eventuell aus den Daten gefolgert werden, dass die kambrische Explosion nicht so markant ist wie oft dargestellt.

Aber auch diese Schlussfolgerung ist durch die von LEE et al. präsentierten Daten nicht gedeckt – aus mehreren Gründen (LUSKIN 2013a): Zunächst betrifft die Untersuchung gar nicht den zentralen Aspekt der kambrischen Explosion, nämlich den Ursprung der Tierstämme und vieler Tierklassen. Vielmehr geht es in ihrer Untersuchung um Veränderungen innerhalb eines einzigen Tierstamms (der Gliederfüßer), nachdem dieser bereits entstanden ist. Die *Entstehung der Stämme* und die Geschwindigkeit *dieser* Evolution sind jedoch nicht der Gegenstand der Analysen von LEE et al. Die Unterschiede inner-



halb von Tierstämmen sind aber deutlich geringer als zwischen verschiedenen Tierstämmen. Die Evolutionsraten innerhalb der Gliederfüßer wurden zudem durch Vergleiche heutiger Arten und mittels Eichung durch Fossilfunde erschlossen (s. u.). Raten innerhalb nur fossil bekannter Formen (wie z. B. Trilobiten) wurden nicht bestimmt, was z. B. vom Paläontologen Douglas ERWIN kritisiert wird, denn diese Daten könnten Einfluss auf die ermittelten Evolutionsraten haben (SERVICK 2013).

Im Übrigen tauchen die Gliederfüßer fossil abrupt im Unterkambrium auf; dieser Sachverhalt wird durch die Studie von LEE et al. nicht berührt. Sie nehmen zwar an, dass die Gliederfüßer im Ediacarium, dem letzten geologischen System vor dem Kambrium entstanden sind, eindeutige fossile Belege dafür gibt es jedoch nicht. Unklar ist, welchen Zeitraum die Autoren genau unter „frühes Kambrium“ und „kambrische Explosion“ fassen, es scheint ein Zeitraum von etwa 40 Millionen Jahren zu sein (LEE et al. 2013, 1890). Die meisten Experten sind jedoch der Auffassung, dass sich die eigentliche „Explosion“ während nur 5-10 Millionen Jahren ereignete (Belege bei LUSKIN 2013b), was die von LEE et al. ermittelten Evolutionsraten entsprechend vervielfachen würde.

Abb. 1 Kambrische Explosion, dargestellt anhand der Anzahl der Klassen (Verschiedenartigkeit, disparity) und der Anzahl der Gattungen (Vielfalt, diversity). Im oberen Teil des Unterkambriums erfolgt eine rasante Zunahme. St. = Stufe. (Nach MARSHALL 2006, vereinfacht).



Abb. 2 *Waptia fieldensis*, ein Gliederfüßer aus dem mittelmkambrischen Burgess-Shale Kanadas. (GNU Freie Dokumentations-Lizenz)

LEE et al. verwendeten für ihre Untersuchung denkbar ungeeignete Gene.

Es gibt noch einen ganz anderen Kritikpunkt an den Schlussfolgerungen, die aus den Ergebnissen von LEE et al. gezogen werden, nämlich die Auswahl der zugrundeliegenden Gene. Die Autoren haben die Datenbasis aus einer anderen Untersuchung entnommen, deren Ziel es war, die Abstammungs- bzw. Verwandtschaftsverhältnisse unter den sehr unterschiedlichen Gliederfüßern aufzuklären. Zu diesem Zweck sind (unter evolutionstheoretischen Vorgaben) solche Gene besonders geeignet, deren Änderungsraten möglichst klein sind, und das trifft auf Gene zu, die wichtige Grundfunktionen im Zellgeschehen haben (sog. „housekeeping genes“). Bei solchen Genen sammeln sich nur (nahezu) neutrale Mutationen an, die wenig Einfluss auf die Funktion haben, und dies geschieht relativ konstant während der Evolutiongeschichte (sofern sich die Unterschiede überhaupt auf evolutivem Wege etabliert haben). Nun sind aber gerade solche Gene mit großer Wahrscheinlichkeit von der Entstehung neuer morphologischer Baupläne, wie sie während der kambrischen Explosion entstanden sind, kaum oder gar nicht beeinflusst. Viel wichtiger sind laut Evolutionstheoretikern vor allem Regulationsgene, um neue Baupläne zu erzeugen (vgl. ERWIN & VALENTINE 2013, 252²). Daraus folgt, dass die Untersuchung von Evolutionsraten-Änderungen im Zuge der kambrischen Explosion mittels der von LEE et al. verwendeten 62 Gene denkbar ungeeignet ist.

Fazit

Die Studie von LEE et al. (2013) bietet weder Klärungen noch Hinweise auf die Ursachen der kambrischen Explosion; daher ist die Behauptung, die erhöhten Evolutionsraten im Kambrium und damit auch die kambrische Explosion sei mittels natürlicher Selektion erklärbar, durch die präsentierten Daten nicht gedeckt. Die Untersuchung legt den Fokus nicht auf die Entstehung der Stämme (die eigentliche „Explosion“), sondern auf Untergruppen innerhalb des Stamms der Gliederfüßer. Daher haben die Ergebnisse eine nur sehr eingeschränkte Aussagekraft zur kambrischen Explosion der Tierstämme.

Anmerkungen

- ¹ Das Phanerozoikum umfasst alle geologischen Systeme, die in nennenswertem Umfang Vielzeller-Fossilien bergen, das sind alle Systeme vom Kambrium bis heute. „Phanerozoikum“ bedeutet „das Leben erscheint“ (in fossil erhaltener Form). Mittlerweile ist auch im jüngeren Präkambrium eine Reihe von Vielzellergruppen entdeckt worden; diese zeigen im Großen und Ganzen jedoch wenige Ähnlichkeiten mit den Fossilien seit dem Kambrium.
- ² „When it comes to understanding the genetic bases of the morphological richness and disparity of the Cambrian explosion, our primary interest is in the genes involved in specifying the development of body plans and other morphological features. That is to say, it is not the genes that control basic cellular functions (so-called housekeeping genes) that are of interest, but the genes that regulate the development of morphology from egg to adult.“

Literatur

- ERWIN DH & VALENTINE JW (2013) The Cambrian explosion. The construction of animal biodiversity. Greenwood Village, Colorado.
- LEE MSY, SOUBRIER J & EDGEcombe GD (2013) Rates of Phenotypic and Genomic Evolution during the Cambrian Explosion. *Curr. Biol.* 23, 1889–1895.
- LUSKIN C (2013a) *Current Biology* Paper's Assumptions and Methodology Dramatically Underestimate “Rates of Change” in the Cambrian Explosion. http://www.evolutionnews.org/2013/10/current_biology078581.html
- LUSKIN C (2013b) How “Sudden” Was the Cambrian Explosion? Nick Matzke Misreads Stephen Meyer and the Paleontological Literature; *New Yorker* Recycles Misrepresentation. http://www.evolutionnews.org/2013/07/how_sudden_was_074511.html
- MARSHALL CR (2006) Explaining the Cambrian ‘explosion’ of animals. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 34, 355–384.
- MEYER SC (2013) Darwin's Doubt. The explosive origin of animal life and the case for intelligent design. New York.
- SERVICK K (2013) Evolution's clock ticked faster at the dawn of modern animals. *Science NOW*, <http://news.sciencemag.org/evolution/2013/09/evolution%E2%80%99s-clock-ticked-faster-dawn-modern-animals>