

anderen Rosaceae. Außerdem konnten die Introns (nicht-codierende Abschnitte innerhalb von Genen, die generell sehr viel variabler sind als codierende Sequenzen), nur innerhalb der Maloideen plus *Gillenia* miteinander verglichen („aligned“) werden, nicht aber zwischen diesen und anderen Rosaceen, was für eine gemeinsame Abstammung von Maloideen und *Gillenia* spricht. Sie haben als weitere strukturelle Sequenzmerkmale ein längeres erstes Intron und das Fehlen des sechsten Introns gemeinsam, was schwerlich durch mehrfach unabhängige Entstehung zu erklären ist. Hinzu kommen nicht-molekulare Gemeinsamkeiten, so der Bau der Samenanlagen, Fruchtblätter und deren Verwachsungsgrad sowie das Vorkommen parasitischer Rostpilze aus der Gattung *Phragmidium*, die nur bei den Maloideen, *Vauquelinia* und *Gillenia* beobachtet wurden. Daß auch das Chloroplasten-Gen *ndhF* von *Gillenia* den Maloideen näher steht als den anderen Rosaceen, wurde oben schon erwähnt.

Alle diese Befunde werten die Autoren als starke Indizien dafür, daß die Maloideae durch Polyploidie (= Chromosomenverdopplung) aus *Gillenia*-ähnlichen Pflanzen (bzw. deren Vorfahren) hervorgegangen sind, wobei dann später eines der Chromosomen verloren ging ($9 + 9 - 1 = 17$). Dabei müßten größere morphologische Veränderungen erfolgt sein, da *Gillenia* krautig ist und ihr die typische Apfelfrucht fehlt. Von den konkurrierenden Hypothesen zur Abstammung der Maloideen können EVANS & CAMPBELL (2002) also die sog. „wide-hybridization hypothesis“ ausschließen, nach der diese Pflanzengruppe durch Bastardierung und Polyploidisierung fernstehender Arten (etwa einer Prunoidee und einer Rosoidee) entstanden wäre, und plädieren für eine Abstammung von sehr nahe verwandten Arten.

Die Ergebnisse sind auch für die Grundtypforschung von Interesse, selbst wenn bisher nur ein Gen von vielen betrachtet wurde. Da aber Vorgänge dieser Art, also die Entstehung neuer Sippen durch Auto- oder Allopolyploidie, von mikroevolutiven Prozessen bekannt sind, könnte eine Herkunft der Unterfamilie Maloideae von einem bisher der Unterfamilie Spiraeoideae zugeordneten Vertreter durchaus denkbar sein. Hinweise zur Klärung dieser Hypothese und zu der Frage, ob *Gillenia* zum Grundtyp der Maloideae zu rechnen ist, könnten auch hier entsprechende Kreuzungen liefern. Dabei wären natürlich auch Kreuzungen zwischen *Gillenia* einerseits und den Gattungen *Kageneckia*, *Lindleya* und *Vauquelinia* andererseits aufschlußreich.

Herfried Kutzelnigg

Literatur

- CAMPBELL CS, DONOGHUE MJ, BALDWIN GB & WOJCIECHOWSKI MF (1995) Phylogenetic relationships in Maloideae (Rosaceae): evidence from sequences of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA and its congruence with morphology. *Amer. J. Bot.* 82, 903-918.
- EVANS RC (1999) Molecular, morphological, and ontogenetic evaluation of relationships and evolution in the Rosaceae. Ph.D. thesis, Botany Department, University of Toronto.
- EVANS RC & CAMPBELL CS (2002) The origin of the apple subfamily (Maloideae; Rosaceae) is clarified by DNA sequence data from duplicated GBSSI genes. *Amer. J. Bot.* 89, 1478-1484.
- KUTZELNIGG H (1993) Verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Gattungen und Arten der Kernobstgewächse (Rosaceae, Unterfamilie Maloideae). In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 113-127.
- MORGAN DR, SOLTIS DE & ROBERTSON KR (1994) Systematic and evolutionary implications of *rbcl* sequence variation in Rosaceae. *Amer. J. Bot.* 81, 890-903.

„Evo-Devo“: Bisher keine Lösung für Makroevolution

Neuer Trend in Richtung mikroevolutive Forschung

Seit etwas über einem Jahrzehnt hat sich durch die Entdeckung von sogenannten Genschaltern (Homoöboxgene) ein neues biologisches Arbeitsfeld entwickelt, das Evolutions- und Entwicklungsbiologie vereinigt: Evolution & Development, kurz „evo-devo“ genannt. Die seit DARWIN immer wieder gestellte Frage, ob Evolution in Sprüngen – vielleicht durch plötzliche, große genetische Veränderungen – abläuft oder durch graduelle Anhäufung kleiner genetischer Unterschiede, schien sich endlich der Bearbeitung zu stellen. Die Existenz von ähnlichen „Schalter-Genen“ in der ontogenetischen

(individuellen) Entwicklung, die in den unterschiedlichsten Organismen gefunden wurden, schien nahelegen, daß die Baupläne der Organismen wesentlich konservierter waren als man zuvor angenommen hatte. Es schien Hoffnung zu bestehen, daß durch geringfügige Änderungen bei den Schaltergenen makroevolutionäre Schritte möglich sein könnten. Würde Makroevolution nun endlich erklär- und mechanistisch nachvollziehbar werden? Oder würde es sich (wieder) nach Abebben der ersten Euphorie und dem Eintritt in gründliche Detailarbeit herausstellen, daß sich auch diese

Ansätze nur im mikroevolutiven Rahmen (d.h. im Rahmen von Grundtypen) bewegen und darüber nicht hinausgehen? Oder liegen beiden Typen von Evolution etwa die gleichen Mechanismen zugrunde? Können Mikro- und Makroevolution miteinander versöhnt werden, falls kleine Variationen in Genen, die die Entwicklung des Organismus steuern, in beiden Fällen als Sprungbrett dienen? Um es vorweg zu nehmen: das letzte Wort darüber ist sicherlich noch lange nicht gesprochen, aber augenblicklich zeichnet sich ein Trend ab, den Elizabeth PENNISI (2002) gerade in einem der weltweit führenden Journale vorstellte und der hier zusammengefaßt werden soll.

Offenbar bewegt sich das Interesse vieler Forscher weg von den dramatischen evolutionären Ereignissen und wendet sich bodenständigeren Problemen zu. Die Hauptursache ist wohl, daß es nicht möglich war, aus einer Liste von entwicklungsrelevanten Genen, die außerordentliche Ähnlichkeit bei den unterschiedlichsten Kreaturen (!) aufwiesen, auf Mechanismen der Evolution zu schließen. Makroevolution ist in der Sackgasse, da es keine Erklärung dafür gibt, wieso Organismen mit den gleichen (Schalter-)Genen jemals so unterschiedlich werden konnten. Es gibt außerdem keinen experimentellen Ansatz, der eine mechanistische Studie der Funktion dieser Gene beispielsweise bei Hai und Fruchtfliege gleichzeitig ermöglicht. Daher jetzt das vermehrte Interesse an genetisch basierten Unterschieden in der Entwicklung *nahe verwandter* Organismen, also die Rückkehr zum mikroevolutiven Ansatz. Darin begegnen sich wiederum Forscher, die verschiedenen Ursprungskonzepten anhängen: es ist grundsätzlich möglich

**Makroevolution ist in der Sackgasse,
da es keine Erklärung dafür gibt,
wieso Organismen mit den gleichen
(Schalter-)Genen jemals so
unterschiedlich werden konnten.**

geworden, die genetische Basis von morphologischer Veränderung und Anpassung an verschiedene Umweltbedingungen – was auch im Grundtypkonzept erklärt werden muß – zu analysieren: wie können subtile genetische Änderungen den Anschein evolutionärer (kleinerer) „Sprünge“ erwecken? Die fundamentale Frage ist, ob Mutationen, die wirkliche „Neuheiten“ darstellen, quasi täglich passieren oder nur sehr selten, gemessen an geologischen Zeitskalen. In der Suche nach Antworten präsentiert PENNISI drei Arbeiten, die sich mit der Variation von Genschaltern nahe der Artenebene beschäftigen:

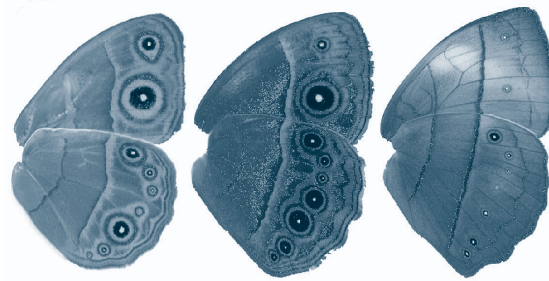


Abb. 1: Augenflecke auf Schmetterlingen können in wenigen Generationen stark variieren. Von links: *Bicyclus procorus*, *Bicyclus safitza*, *Bicyclus italus*. Abgebildet sind die Unterseiten der Flügel. (© Antonia MONTEIRO, University at Buffalo; Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

Augenflecke auf Schmetterlingsflügeln. Man schreibt augenartigen Flecken auf den Flügeln von Schmetterlingen (Abb. 1) allgemein die Funktion zu, Freßfeinde zu verwirren, wodurch sie eine evolutionäre Bedeutung erhalten. Nun versuchte Antonia MONTEIRO die Evolution dieser Flecke zu beschleunigen und deren Ursachen zu erforschen. In Selektionsexperimenten gelang es innerhalb von nur sechs Generationen, nicht nur dramatische Verschiebungen in der Häufigkeit von Individuen mit besonders großen oder besonders kleinen Augenflecken zu erzielen – darauf war selektiert worden –, sondern auch Muster zu erzeugen, die in keiner Generation vorher aufgetreten waren, z.B. gab es plötzlich Tiere, die gar keine Flecke mehr hatten. Hätte in der Natur ein ähnlicher Selektionsprozeß stattgefunden, wäre in sehr kurzer Zeit aus einer Art eine andere geworden. Eines der Ziele von MONTEIROs Studie war übrigens, festzustellen, wieviel genetische Variation bereits im Repertoire der Schmetterlinge vorhanden war – ganz im Sinne der Annahme genetisch polyvalenter Stammformen als Ausgangsbasis im Grundtypkonzept. Transplantationsversuche an Puppenflügeln, bei denen signalgebende Zellen zwischen Individuen unterschiedlicher Augenfleck-Größen übertragen wurden, resultierten in einem sehr großen Fleck bei einer „klein-fleckigen“ Linie. MONTEIRO plant, die ganze Kaskade von Genen, die das Aussehen der Augenflecke beeinflussen, zu erforschen – Mikroevolution der Entwicklung im klassischen Sinn.

Fortpflanzung bei Fadenwürmern. Ein Lieblingskind der Genetiker und Entwicklungsbiologen ist der Nematode (Fadenwurm) *Caenorhabditis elegans*, dessen Embryonalentwicklung Zelle für Zelle bekannt und dessen Genom mittlerweile sequenziert ist. Eine besonders erfreuliche Eigenschaft war bisher die Konstanz, mit der jede embryonale Zelle ihre genaue Bestimmung verfolgte und in jedem Individuum dieselbe Anzahl, Art von Zellen und Zelllinien erzeugte. Nun zeigten aber LEROI, BAIRD und andere, daß die Zelllinien von 13 nahe verwandten Arten recht variabel waren. In Organen, die für eine erfolgreiche Paarung essentiell sind, variierten die sie bildenden Zelllinien – sogar innerhalb derselben Art. Die Variabilität scheint einerseits die Entwicklung der Würmer in keiner Weise zu behindern, andererseits aber auch nicht

Abb. 2: Der Blinde Höhlensalmter *Astyanax*. Der Augenverlust ist mit einer Vergrößerung der Kiefer gekoppelt. (Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe)



zu Artbildung zu führen, zumindest nicht im derzeitigen Augenblick, obwohl man annehmen könnte, daß gerade Änderungen in Reproduktionsorganen recht rasch zu reproduktiver Isolation und zu Artbildung führen sollten. Die Variation, die vorhanden ist, ist demnach nicht voll ausgenutzt. Liegt hier ein bereits existierendes genetisches Potential auf Abruf bereit?

Eine andere Art von Variation fand BAIRD in seiner Studie über die Festlegung des Geschlechts bei Würmern. Er kreuzte zwei Arten – eine hermaphroditische (zwitterige) und eine, die beide Geschlechter ausbildet. Die Nachkommen zeigten unerwartete Eigenschaften, die auf winzige Veränderungen in den beteiligten Genen zurückgehen: Bei Kreuzungen innerhalb der Art schienen diese kleinen Unterschiede keine Rolle zu spielen, bei Hybriden aber störten offenbar leichte Unverträglichkeiten der beiden Genome die normale Festlegung des Geschlechts im Nachwuchs. Das Studium von Hybriden soll nun genutzt werden, um Entwicklungswege aufzuspüren, an die man anders nicht herankäme. BAIRDS Vorstellung ist, daß es ein verborgenes Potential an individuellen Unterschieden gibt, das es den Arten ermöglicht, sich an Umweltveränderungen anzupassen. Solche Vorstellungen kommen der Annahme polyvalenter Grundtypen entgegen.

Augen von Höhlenfischen. Es ist ein seit langem bekanntes Lehrbuchbeispiel für Mikroevolution,

daß manche Höhlenfische reduzierte oder gar keine Augen mehr aufweisen (vgl. z. B. CULVER 1982; JUNKER 2002, Abschnitt 7.2). JEFFREY untersuchte den Fall eines mexikanischen Höhlenfisches (*Astyanax mexicanus*), über den wir bereits berichteten (Stud. Int. J. 8(1), 43 (2001)). Einige Populationen leben unterirdisch und entwickeln keine funktionsfähigen Augen (Abb. 2); andere können normal sehen und leben an der Oberfläche. Der blinde Höhlenfisch hat größere Kiefer und mehr Zähne als der an der Oberfläche lebende. Nun zeigt die Analyse der genetischen und entwicklungsbiologischen Ursachen Erstaunliches: Die Entwicklung dieser beiden Merkmalskomplexe (Augen – Kiefer/Zähne) scheint an dieselben Gene gekoppelt zu sein. Möglicherweise verlor der Höhlenfisch sein Augenlicht, weil größere Zähne und Kiefer in seiner neuen Umgebung vorteilhafter waren. Offenbar sind die genetischen Veränderungen, die es braucht, um die Entwicklung des Phänotyps in die ein oder andere Richtung zu kippen, minimal. Kleine Ursache, große Wirkung!

Diese Beispiele geben einen Eindruck von dem großen, hochinteressanten Arbeitsfeld, das sich vor den Forschern auftut. Offenbar herrscht mittlerweile Einigkeit darüber, daß es wenig Sinn macht, nur das Endprodukt – die physikalische und physiologische Erscheinung eines Organismus – zu untersuchen. Mindestens ebenso wichtig sind die konkreten ontogenetischen Wege, auf denen die Strukturen erzeugt werden. Die Hoffnung der Mehrzahl aller Forscher ist dabei allerdings immer noch, das verbindende Glied zwischen Mikro- und Makroevolution zu finden...

Judith Fehrer

Literatur

- CULVER DC (1982) Cave Life. Cambridge, London.
JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten – Rudimente – Atavismen. Studium Integrale. Holzgerlingen.
PENNISI E (2002) Evo-Devon Enthusiasts Get Down to Details. Science 298, 953-933.

Merkmalsmosaik bei Wasservögeln

Morphologische und molekulare Ähnlichkeiten passen nicht immer zusammen

Moderne Hypothesen zur Evolution der Vögel beruhen in erster Linie auf Erkenntnissen über ihre Verbreitung (Biogeographie) und der Variation äußerer Merkmale (Morphologie) bzw. ihre genetischen Merkmale (genotypische Verwandtschaft),

nur selten werden auch Verhaltensmerkmale herangezogen (z.B. Brutbiologie, Gesang). Während biogeographische Aspekte vor allem bei der Verwandtschaftsanalyse von Arten innerhalb von Gattungen (und damit innerhalb von Grundtypen) eine