

parsec, roughly twice the amount from stars alone and well below all previous determinations – though compatible with all observations of interstellar gas and dust. This result leaves no room for significant dark matter in the Milky Way's disk. A nearly spherical halo of dark matter extending to the galaxy's outer reaches is still needed, however, to explain the high speeds at which the Milky Way's outlying parts rotate.“

Wenn daraus auch kein junges Alter für den

Kosmos ableitbar ist, für eine junge Lokale Gruppe sprechen diese Ergebnisse.

Norbert Pailer

Literatur

- CROSWELL K (1995) *The Alchemy of the Heavens*, Anchor Books, p. 206
PERRYMAN M (1999) *Hipparcos: The Stars in Three Dimensions*. Sky & Telescope 97(6), 44.

Unbeständige molekulare Uhren

Nachdem es möglich geworden war, Aminosäureabfolgen von Proteinen oder Nucleotidsequenzen von DNA zu ermitteln und die Abfolgen homologer Proteine bzw. DNA verschiedener Arten miteinander zu vergleichen, lag der Gedanke nahe, daraus eine molekulare „Evolutionssuhr“ zu „konstruieren“. Je länger zwei Arten auf getrennten Wegen gegangen sind, desto größere Unterschiede in den Sequenzen sind zu erwarten. Kann aus paläontologischen und geologischen Daten der Zeitpunkt der Trennung der Linien beider Arten abgeschätzt werden, so ergibt sich aus den Sequenzunterschieden eine „Ganggeschwindigkeit“ der molekularen Uhr für das betreffende Protein bzw. Gen. Die so bestimmte molekulare Uhr kann dann eingesetzt werden, um den (ungefähren) Trennungszeitpunkt anderer Arten anzugeben, für die es keine fossile Dokumentation gibt.

Voraussetzung für eine brauchbare molekulare Uhr ist allerdings, daß Aminosäure- bzw. Nucleotidaustausche über längere makroevolutionäre Zeiträume hinweg in konstanten Raten erfolgen. Eine theoretische Fundierung der Hypothese der molekularen Uhr lieferte Motoo KIMURA (1987) mit der „Neutralen Theorie der molekularen Evolution“, wonach Mutationen, die zu den Änderungen der Protein- bzw. DNA-Sequenzen führen, meistens selektiv neutral sind und zufällig (unabhängig von u. U. stark schwankenden Selektionsbedingungen) fixiert werden.

AYALA (1999) ging anhand einiger jüngerer Publikationen der Frage nach, ob sich das Konzept

einer molekularen Uhr bewährt. Er listete zunächst fünf Faktoren auf, durch die ein Einfluß auf die Ganggeschwindigkeit vermutet wurde:

1. Generationsdauer. Je kürzer die Generationsdauer ist, desto schneller können Mutationen fixiert werden, was zu einer höheren Ganggeschwindigkeit führt.
2. Populationsgröße. Je größer eine Population ist, desto langsamer sollte die Uhr gehen, wenn nicht alle Mutationen den gleichen Effekt haben. In großen Populationen werden nämlich mehr Mutationen durch Selektion beseitigt, da Selektion einen größeren Bereich von Mutationseffekten erfassen kann (OHTA 1992).
3. Artspezifische Unterschiede in der Genauigkeit der DNA-Replikation.
4. Änderungen in der Funktion eines Proteins im Laufe der Zeit (z. B. nach einer Genduplikation). (Ein grundlegender Funktionswechsel ist allerdings hypothetisch und wird evolutionstheoretisch nur indirekt erschlossen.)
5. Natürliche Selektion. Ändern sich die Selektionsbedingungen häufig und deutlich, sind mehr Fixierungen von Mutationen zu erwarten als bei lange anhaltenden gleichen Auslesebedingungen.

AYALA präsentiert anhand einer Reihe von Beispielen erhebliche Unterschiede in den Ganggeschwindigkeiten (bzw. den Raten der Ersetzung von Aminosäuren bzw. Nucleotiden; ein Beispiel zeigt Tab. 1; die Unterschiede reichen bis zu einem Faktor 5) und diskutiert, ob die o. g. fünf Ursachen für diese Unterschiede in Frage kommen. Er verneint dies in allen Fällen. Beachtenswert ist zudem, daß die Unterschiede bei SOD und GPDH (Tab. 1) deutlich gegenläufig sind. Weitere von AYALA diskutierte Beispiele sind duplizierte Albumin- und Globin-Gene und verschiedene *Drosophila*-Gene. In allen Fällen sind sprunghafte und nicht vorher-sagbare Unterschiede der Evolutionsraten festzustellen, ohne daß eine Ursache dafür ermittelt werden könnte. Einzig unkalkulierbare Änderungen

Tab. 1: Unterschiedliche Raten der Protein-Evolution. Superoxid-Dismutase (SOD) ist ein Enzym, das freie Sauerstoff-Radikale entgiftet; Glycerol-3-Phosphat-Dehydrogenase (GPDH) spielt eine Rolle im tierischen Stoffwechsel. Mit „Trennung“ ist der evolutionstheoretisch ermittelte Zeitpunkt der Trennung der letzten gemeinsamen Vorfahren der verglichenen Arten gemeint (in Millionen Jahren). Die Rate wird bestimmt als Aminosäure-austausch pro Site (Position) und pro Jahr $\times 10^{-10}$ (und nach Korrektur von Mehrfachersetzungen).

Verglichene Arten	Trennung	SOD	GPDH
Zwischen <i>Drosophila</i> -Gruppen	45 ± 10	16,6	0,9
Zwischen Subgenera v. <i>Drosophila</i>	55 ± 10	16,2	1,1
Zwischen Gattungen v. <i>Drosophila</i>	60 ± 10	17,8	2,7
Zwischen Säugetieren	70 ± 15	17,2	5,3
Zwischen Fruchtfliegen-Familien	100 ± 20	15,9	4,7
Zwischen Tierstämmen	650 ± 100	5,3	4,2
Zwischen Vielzellern	1100 ± 200	3,3	4,0

von Auslesebedingungen kämen für die beobachteten Unterschiede in Frage. „We are, then, left ... with no predictive power and no clock proper“ (AYALA 1999, 73). Die im Beitrag von AYALA vorgestellten molekularen Uhren bieten keinerlei Vorhersagemöglichkeit. Damit zeigt sich auch, daß molekulare Evolution nicht als unabhängige Stütze für morphologische Evolution gelten kann, da beides ohne Zusatzannahmen nicht zusammenpaßt.

Die Neutrale Theorie habe sich als theoretische Begründung für die „Uhr“ als unhaltbar erwiesen, meint AYALA am Schluß seines Beitrags. Dennoch sollte seiner Meinung nach das Konzept der molekularen Uhr nicht aufgegeben werden. Ohne theoretische Vorgaben sei es allerdings unmöglich vorherzusagen, wann die molekulare Uhr schwanke

und in welchem Ausmaß sie das tue. AYALA setzt darauf, daß sich unter Zugrundelegung möglichst vieler Uhren ein Trend herauskristallisieren könnte. Dies wird sich zeigen müssen; doch ändert ein solches Vorgehen nichts daran, daß die erheblichen Gangungenauigkeiten der *einzelnen* Uhren evolutionstheoretisch unverstanden sind.

Reinhard Junker

Literatur

- AYALA FJ (1999) Molecular clock mirages. *BioEssays* 21, 71-75.
 KIMURA M (1987) Die Neutralitätstheorie der molekularen Evolution. Berlin.
 OHTA T (1992) The nearly neutral theory of molecular evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23, 263-286.

Schnelle Artbildung ohne geographische Trennung bei Fruchtfliegen und Lachsen

Über welche Mechanismen kann eine Aufspaltung einer Art in zwei Tochterarten erfolgen, ohne daß zuvor Teilpopulationen der Ausgangsart geographisch getrennt wurden? Untersuchungen an Fruchtfliegen (HIGGIE et al. 2000) und an Lachsen (HENDRY et al. 2000) erbrachten kürzlich klare Belege dafür, daß dies durch sexuelle Reproduktionsbarrieren möglich ist (vgl. BARTON 2000). Zudem erfolgte in beiden Fällen die Artbildung bereits nach wenigen Generationen.

Fruchtfliegen. Die von HIGGIE et al. (2000) untersuchten Fruchtfliegenarten *Drosophila birchii* und *Drosophila serrata* sind morphologisch kaum unterscheidbar; ihre artliche Trennung beruht auf unterschiedlichen Sexualpheromonen (Lockstoffen). *D. birchii* lebt an der Nordostküste Australiens, die südliche Grenze ihres Verbreitungsgebietes ist ungefähr der 21. Breitengrad. *D. serrata* dagegen kommt sowohl nördlich als auch südlich des 21. Breitengrades an der australischen Ostküste vor, das heißt es gibt eine mit *D. birchii* sympatrische (im selben Gebiet vorkommende) und eine allopatrische (nicht im selben Gebiet vorkommende) Population von *D. serrata* (Abb. 1). Die innerartliche Erkennung bei der Paarung beruht auf den bereits erwähnten Sexualpheromonen, die in Form eines typischen Musters epidermaler Kohlenwasserstoffe bereitgestellt werden. Die Duftmuster der in geographischer Trennung lebenden beiden Arten ähneln einander. In den Überlappungsgebieten unterscheiden sie sich jedoch, was Paarun-

gen im Freiland verhindert. Das von *D. serrata* abgegebene Duftmuster ändert sich südlich des 21. Breitengrades (wo es keine Überlappungen mit der anderen Art gibt) abrupt.

HIGGIE et al. (2000) züchteten je drei Populationen von *D. serrata* von Orten nördlich und südlich des 21. Breitengrades mit gleichgroßen *D. birchii*-Populationen neun Generationen lang (jeweils mit Männchen und Weibchen beider Arten). Die Männchen von *D. serrata* hatten also die Möglichkeit, sich mit Weibchen ihrer eigenen oder der fremden Fruchtfliegenart zu verpaaren. Die Kohlenwasserstoffmuster der Pheromone der 10. Generation wurden untersucht: es zeigte sich, daß die drei allopatrischen *D. serrata*-Stämme ihr Muster dem der sympatrischen Stämme ihrer Art angenähert hatten; das Muster der drei sympatrischen Stämme war dagegen unverändert.

In einem weiteren Experiment wurde ermittelt, daß allopatrische *D. serrata*-Männchen in Gegenwart von *D. birchii* etwa 50% weniger Weibchen ihrer eigenen Art befruchteten, während sympatrische *D. serrata*-Männchen keinen Unterschied in der Befruchtungsrate in Gegenwart oder Abwesenheit von *D. birchii* zeigten. Erfolgreiche zwischenartliche Befruchtungen sind sehr selten. Die Autoren schließen aus den geschilderten Befunden, daß unter Laborbedingungen die Entstehung eines Unterschieds des Duftmusters in ähnlicher Weise

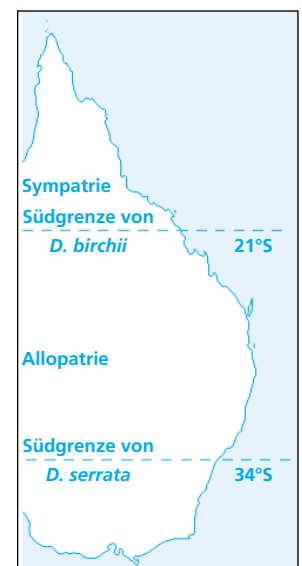


Abb. 1: Geographische Verteilung von *Drosophila birchii* und *D. serrata* in Ostaustralien. Sympatrie: im gleichen Gebiet lebend; Allopatrie: in verschiedenen Gebieten lebend.