

- Effektive Populationsgröße (klein = ca. $6,6 \times 10^5$ / groß = ca. $3,3 \times 10^7$)
- Evolutionäre Vorgeschichte (keine Anpassung / 10 000 Generationen Anpassung)

Es zeigte sich, daß eine Erhöhung der Mutationsrate nur dann zu einer schnelleren Evolution führte, wenn keine klonale Interferenz zu erwarten war, die Populationen also den größten Teil der 1000 Generationen evolutionärer Zeit auf neue vorteilhafte Mutationen warteten. Dies konnte entweder durch eine kleine Populationsgröße oder durch weitreichende Anpassungen in der evolutionären Vorgeschichte bedingt sein. Wenn jedoch ein schlecht angepaßter Stamm (= viele vorteilhafte Mutationen möglich) in einer großen Population evolvierte, dann war seine Evolutionsgeschwindigkeit bereits so hoch, daß auch eine weitere Erhöhung der Mutationsrate in diesen zur Rekombination unfähigen Bakterien keinen weiteren Sinn mehr hatte.

Zusammenfassend bekräftigen diese Experimente die entscheidende Bedeutung der Rekombination für die Evolution: Sobald nämlich mehrere vorteilhafte Mutationen zu einem neuen Genotyp kombiniert werden können, brauchen sie nicht mehr miteinander zu konkurrieren, sondern verhelfen sich gegenseitig zum Erfolg (vgl. Abb. 1). Der sortierende Effekt der Rekombination ist aber auch noch aus ganz anderen Gründen wichtig: wenn nachteilige Mutationen sich von vorteilhaften lösen können, ist damit ein weiterer Weg geschaffen, um Mullers Ratsche (vgl. Glossar) zu entkommen (PAMILO et al. 1987, BARTON et al. 1998). Welche Schlußfolgerungen daraus für Lebewesen mit regelmäßiger Rekombination zu ziehen sind, wird sich erst noch zeigen müssen. Einerseits gelten hier mit Sicherheit nicht die gleichen Geschwindigkeitsbegrenzungen wie für asexuelle Bakterien. Andererseits ist auch bei sexueller Fortpflanzung nicht jedes Gen frei von der Selektion, die auf seine Nachbarn wirkt (linkage). Zudem sind auch in sexuellen Lebewesen asexuelle genetische Systeme verbreitet (Y-Chromosomen, mitochondriale DNA). Was schon vor einiger Zeit vorgeschlagen wurde (HALDANE 1937, BARTON 1995, WORDEN 1995), scheint sich immer mehr abzuzeichnen: Es gibt grundsätzliche Geschwindigkeitsbegrenzungen für adaptive Evolution.

Dank: Klaus NEUHAUS und Reinhard JUNKER danke ich für Verbesserungsvorschläge.

Laurence Loewe

Literatur

- BARTON NH (1995) Linkage and the limits to natural selection. *Genetics* 140, 821-841.
 BARTON NH & CHARLESWORTH B (1998) Why sex and recombination? *Science* 281, 1986-1990.

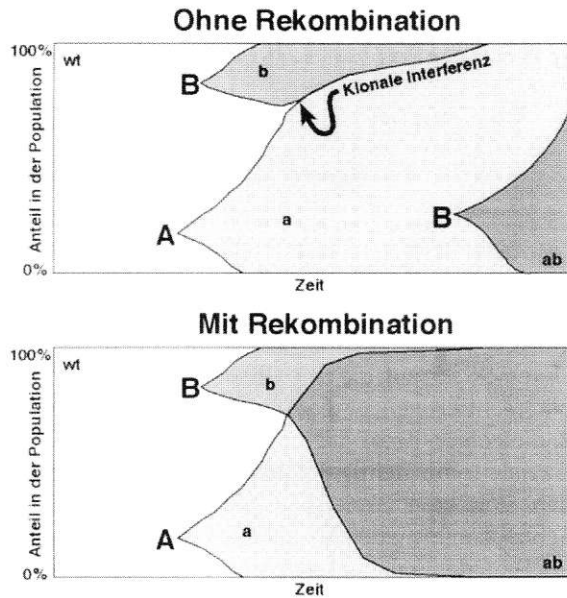


Abb. 1: Klonale Interferenz tritt nur auf, wenn Rekombination fehlt. Dann konkurrieren nämlich der beste (a), der nicht ganz so gute (b) und der ursprüngliche (= schlechteste) Genotyp (wt) um die gleichen Ressourcen, bis der beste (a) sich durchgesetzt hat. Dabei wird nicht nur wt, sondern auch b verdrängt: Die Klone a und b behindern sich (interferieren). Der Pfeil markiert den Beginn der klonalen Interferenz. Um den Genotyp ab zu erzeugen, muß die Population solange „warten“, bis die Mutation B in einem Individuum mit der Mutation A auftritt. Sobald Rekombination möglich ist, kann der Genotyp ab aus den Genotypen a und b erzeugt werden, und die Wartezeit entfällt. wt = Wildtyp = Individuen ohne die Mutationen; A, B = vorteilhafte Mutationen, a, b, ab = Individuen, die diese vorteilhaften Mutationen tragen. Modifiziert nach MAYNARD SMITH (1978).

- CROW JF (1999) The odds of losing at genetic roulette. *Nature* 397, 293-294.
 DE VISSER J, ZEYL CW, GERRISH PJ, BLANCHARD JL & LENSKI RE (1999) Diminishing returns from mutation supply rate in asexual populations. *Science* 283, 404-406.
 DRAKE JW, CHARLESWORTH B, CHARLESWORTH D & CROW JF (1998) Rates of spontaneous mutation. *Genetics* 148, 1667-1686.
 EIGEN M (1993) The origin of genetic information: viruses as models. *Gene* 135, 37-47.
 GERRISH PJ & LENSKI RE (1998) The fate of competing beneficial mutations in an asexual population. *Genetica* 103 (Special Iss. SI), 127-144.
 HALDANE JBS (1937) The effect of variation on fitness. *Am. Nat.* 71, 337-349.
 HARVEY I (1999) Evolution: Creatures from another world. *Nature* 400, 618-619.
 KONDRASHOV AS (1995) Contamination of the Genome by Very Slightly Deleterious Mutations: Why Have We Not Died 100 Times Over? *J. theor. Biol.* 175, 583-594.
 LEClerc JE, LI B, PAYNE WL & CEBULA TA (1996) High mutation frequencies among *Escherichia coli* and *Salmonella pathogens*. *Science* 274, 1208-1211.
 LENSKI RE, OFRIA C, COLLIER TC & ADAMI C (1999) Genome complexity, robustness and genetic interactions in digital organisms. *Nature* 400, 661-664.
 LYNCH M, CONERY J & BURGER R (1995) Mutational meltdowns in sexual populations. *Evolution* 49, 1067-1080.
 MAYNARD SMITH J (1978) *The Evolution of Sex*. New York, Cambridge University Press.
 NICHOL S (1996) RNA Viruses: Life on the edge of catastrophe. *Nature* 384, 218-219.
 OTTO SP & BARTON NH (1997) The evolution of recombination: removing the limits to natural selection. *Genetics* 147, 879-906.
 PAMILO P, NEI M & LI WH (1987) Accumulation of mutations in sexual and asexual populations. *Genet. Res.* 49 (2), 135-146.
 RAINEY PB (1999) Evolutionary genetics: The economics of mutation. *Current Biology* 9, R371-R373.
 ROSENBERG SM (1997) Mutation for survival. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 7, 829-834.
 SNIEGOWSKI PD, GERRISH PJ & LENSKI RE (1997) Evolution of high mutation rates in experimental populations of *E. coli*. *Nature* 387, 703-705.
 WORDEN RP (1995) A Speed Limit for Evolution. *J. theor. Biol.* 176, 137-152.

Ungewöhnliche Krokodilkonstruktionen der Vorzeit:

1. Säugetierähnliche Krokodile

Die 22 heute lebenden Krokodilarten aus den subtropischen und tropischen Regionen unserer Erde gelten gemeinhin als morphologisch uniform. Bei genauerer Untersuchung fallen aber doch diverse Unterschiede auf, die eine Gliederung in drei Gruppen rechtfertigen: 1. die Alligatoren und Kaimane; 2. die echten Krokodile und Sunda-Gaviale; 3. die Gaviale (oder richtiger: Ghariale). Sie unterscheiden sich vom Skelettbau hauptsächlich in der Schnauzenform, der Anzahl und Größe der Zähne, im Bau des Zungenbeinkörpers und in einigen Merkmalen der ersten Halswirbel (WETTSTEIN 1937, TRUTNAU 1994).

Daß im Fossilbericht eine noch wesentlich größere Vielfalt an Arten und Formen repräsentiert ist, ist nur sehr ungenügend bekannt. Die mit diesem Bericht beginnende Serie möchte das ungeheure Spektrum an Formen, Größen und Arten von fossilen Krokodilen vorstellen.

Die Bezeichnung von heutigen Krokodilen erscheint auf den ersten Blick homodont, d.h. die Zahnkronen der Kiefer sind einheitlich gebaut. So denkt man in puncto Krokodilzähne am ehesten an spitzkonische Formen, ähnlich den menschlichen Eckzähnen. Dies ist eine grobe Vereinfachung und nach heutigen Erkenntnissen in dieser Absolutheit

unzulässig. So besitzt z.B. das afrikanische Stumpfkrokodil (*Osteolaemus tetraspis*) in seinem hinteren Kieferteil halbkugelförmige Knackzähne, und auch das gut bekannte Nilkrokodil (*Crocodilus niloticus*) hat im hinteren Kieferteil seitlich komprimierte und in seitlicher Ansicht halbkreisförmige Zahnkronen (TRUTNAU 1994).

Doch staunte ein Team US-amerikanischer Paläontologen nicht schlecht, als sie in den Sedimentschichten der Unteren Kreide von Malawi (Ostafrika) typische Backenzähne eines mutmaßlichen Säugetiers mit Krokodilresten zusammen fanden. CLARK et al. (1989) konnten daraufhin zeigen, daß hier tatsächlich eine erdgeschichtlich frühe Krokodilart spezialisierte, mehrhöckerige Zähne in der hinteren Kieferregion aufwies (Abb. 1).

Spätere Bearbeiter wiesen diese Mischung an Merkmalen auch bei anderen zeitgleichen Formen aus China nach (WU et al. 1995). Letztere vergaben aufgrund der Mixtur an Merkmalen aus den Wirbeltiergruppen Crocodilia und Mammalia (Säugetiere) diesen Funden den Namen *Chimaerasuchus paradoxus*. Auch hier war die herausragende Besonderheit das Vorkommen von mehrhöckerigen „Backenzähnen“ im hinteren Teil der Kieferregion. WU et al. (1995) spekulierten sogar darüber, ob diese Krokodilart nicht gänzlich auf Fleisch als Nahrung verzichtet habe und sich rein pflanzlich ernährte. Diese Folgerung basiert allerdings einzig auf der besonderen Zahnform und ist ohne belegten fossilen Mageninhalt oder ausgeschiedene Nahrungsreste (Koprolithen) nicht schlüssig nachzuvollziehen.

GOMANI (1997) beschrieb die Krokodilreste aus Malawi erneut und benannte sie als *Malawisuchus mwakayungutiensis* im Hinblick auf den Fundort. Die größte Ähnlichkeit mit anderen Krokodilen fand GOMANI im Vergleich mit einer nur fossil bekannten Krokodilfamilie – die Notosuchiden, eine fast ausschließlich auf die Südkontinente beschränkte Gruppe. GOMANI stellte fest, daß *Malawisuchus* mit einer Schädelgröße von maximal 10 cm und einer geschätzten Maximallänge des Körpers von 60 cm ein sehr kleiner Vertreter einer überaus spezialisierten Krokodil-Gruppe war.

Die „Backenzähne“ von *Malawisuchus* sind nach CLARK et al. (1989) und GOMANI (1997) Anzeichen einer beginnenden Zerkleinerung der Nahrung durch das Gebiß, wie man sie in dieser Art und Weise von den heutigen Krokodilen nicht kennt. Weitere Besonderheiten stellten die Autoren mit dem Überbiß (vgl. Abb. 1) und dem Bau des Kiefergelenks fest, welches neben einer scharnier-

Abb. 1: Malawisuchus mwakayungutiensis GOMANI. Schädel mit differenziertem Gebiß. Das Vorkommen von Hautverknöcherungen weist auf das crocodyloide Konstruktionsprinzip hin, welches sich gänzlich von dem der Säugetiere unterscheidet (verändert nach GOMANI 1997).

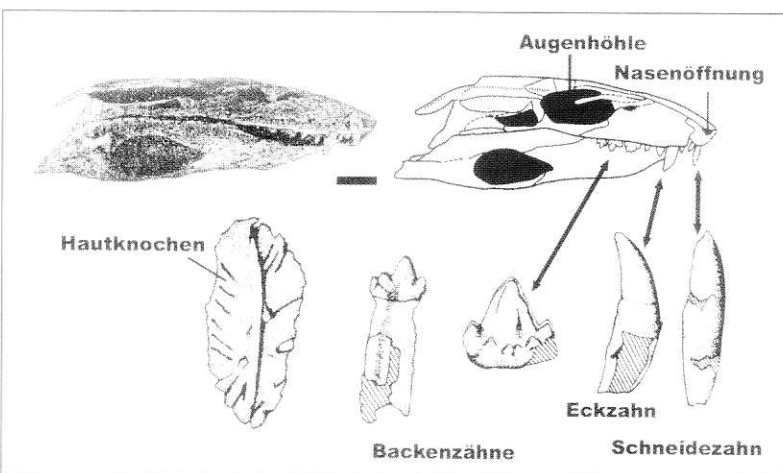
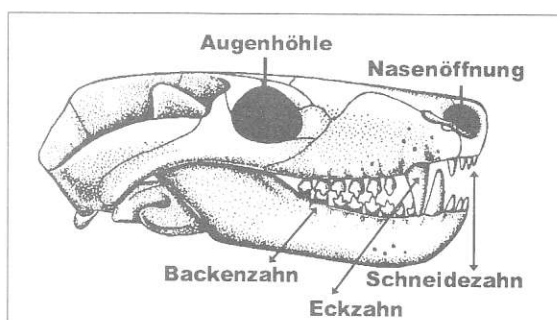


Abb. 2: Schädel von Thrinaxodon. Bei diesem spezialisierten säugetierähnlichem Reptil ist die Gebißspezialisierung ähnlich wie bei echten Säugetieren und Malawisuchus ausgebildet (verändert nach CARROLL 1988).



artigen Auf-und-ab-Bewegung auch eine Bewegungsrichtung nach vorne und hinten zuließ. Daraufhin rekonstruierte GOMANI (1997) die Kiefermuskulatur von *Malawisuchus* derart, daß die Autorin auf ein Beutespektrum aus Insekten, Amphibien und Schnecken folgte.

Weiterhin weist der schlanke Bau der Extremitäten laut GOMANI (1997) auf eine rein terrestrische (landlebende) Lebensart hin, also entgegen vieler heutiger amphibisch lebender Krokodile.

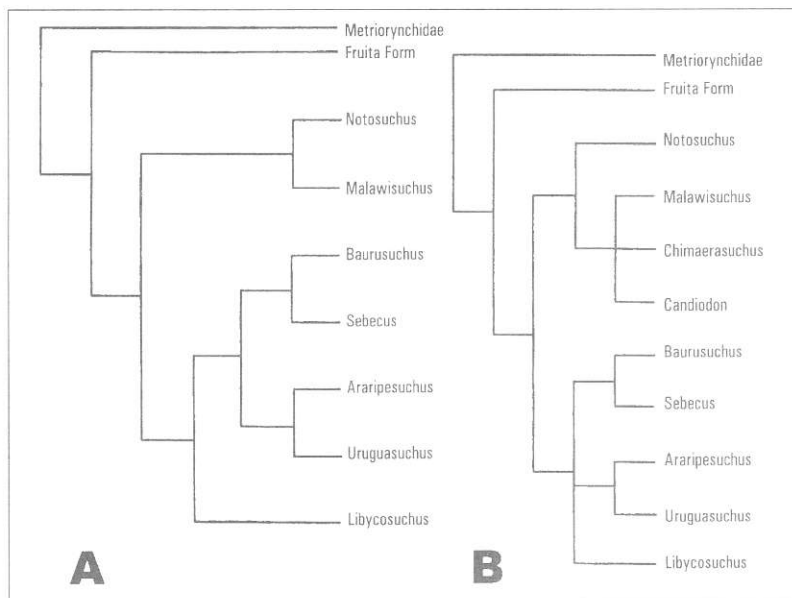
Eine besondere Annahme lieferte GOMANI (1997) mit der Vorstellung, daß *Malawisuchus* eine grabende Lebensweise besessen haben soll. Hinweise dafür sah sie im Bau der Hals- und Schädelregion, welche die Rekonstruktion einer kräftigen Halsmuskulatur zuließ. Außerdem sollen die sedimentären Strukturen der Fundschicht und die Lage der Fossil Exemplare verschüttete Grabgänge belegen. Damit wäre *Malawisuchus* eine kleinwüchsige, kurzschnauzige Krokodilform, die vorwiegend mit dem Kopf vorwärts grabend in der Nähe von Flussläufen lebte. Die Argumentation scheint auf den ersten Blick schlüssig, doch müssen die Ergebnisse durch zukünftige detailliertere Untersuchungen zur Biomechanik dieser Krokodil-Konstruktion noch abgesichert werden.

Malawisuchus erweist sich morphologisch einer anderen fossilen Reptil-Gruppe sehr ähnlich – der säugetierähnlichen Reptilien oder Therapsiden. Mit dem erdgeschichtlich älteren *Thrinaxodon*, einem postulierten Vorläuferstadium der Säugetiere, gibt es einige oberflächliche Gemeinsamkeiten, wie z.B. die Gebißspezialisierung, die geringe Körpergröße und die kurze Schnauze (Abb. 2). Vielleicht weist dies jedoch nur auf eine übereinstimmende Lebensweise hin, die sich in der Morphologie manifestierte, ohne einen Hinweis auf stammesgeschichtliche Zusammenhänge zu liefern.

Wie ist aber zu erklären, daß in einer Krokodilfamilie wie den Notosuchiden, die gemeinhin als ein Zweig der „primitiven“ Vorkrokodile betrachtet wird (BENTON & CLARK 1988, CLARK 1994) so spezialisierte und – nach der Argumentation der Kladisten – fortschrittliche Formen entstanden sind? Die von CLARK et al. 1989, WU et al. 1995 und GOMANI 1997 angefertigten kladistischen Analysen zum Aufzeigen von „Verwandtschaften“ zwischen *Malawisuchus* und ähnlichen Krokodilen verwirren in dieser Hinsicht angesichts der Vielzahl an vorgestellten „Stammbäumen“ (Kladogrammen) nur (Abb. 3). Leider wird methodisch auch in diesen wichtigen Arbeiten der Schwerpunkt auf die phylogenetisch-systematische Interpretation gelegt, wobei stets das Ziel war, Verwandtschaftsbeziehungen zu ermitteln. Nach HERKNER (1999) und ROSSMANN (in Vorbereitung) ist diese Interpretation methodisch stark zu hinterfragen. Die Frage nach den Zusammenhängen zwischen den verschiedenen Krokodiltypen der Kreidezeit bleibt letztlich ungeklärt, wie auch der Grund nach dem offen-

Kladismus: Eine Methode, die aufgrund einer Merkmalsanalyse und einer anschließenden Wertung der Merkmale in „ursprünglich“ und „abgeleitet“ die stammesgeschichtliche Position des untersuchten Naturgegenstandes im System der Organismen herausfinden möchte. Gemein-

hin wird dies mit dem Verwandtschaftsbegriff in Zusammenhang gebracht. Grundannahme ist die Vorstellung, daß sich aus einer Ursprungsart zwei Folgearten entwickeln. Hierbei kann die Ursprungsart aussterben, muß aber nicht.



sichtlichen Verschwinden dieser interessanten Gruppe zum Ende der Unteren Kreide hin.

Torsten Rossmann

Literatur

- BENTON MJ & CLARK JM (1988) Archosaur phylogeny and relationships of the Crocodylia. In: BENTON MJ (ed.) The phylogeny and classification of tetrapods. Vol. 1, pp. 295-338; Oxford (Clarendon Press).
- CARROLL RL (1988) Vertebrate Paleontology and evolution. 698 S.; New York (Freeman & Co.).
- CLARK JM (1994) Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. In: FRASER NC & SUES H-D (eds) In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods, pp. 84-97, Cambridge (Cambridge Univ. Press).
- CLARK JM, JACOBS LL & DOWN WR (1989) Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. Science 244, 1064-1066.
- GOMANI EM (1997) A crocodyliform from the Early Cretaceous Dinosaur Beds, Northern Malawi. J. Vert. Paleont. 17, 280-294.
- HERKNER B (1999) Über die evolutionäre Entstehung des tetrapoden Lokomotionsapparates der Landwirbeltiere. Ein konstruktionsmorphologisches Transformationsmodell auf evolutionstheoretischer Grundlage. Carolina, Beih. 13, 1-353.
- ROSSMANN T (in Vorbereitung) Grundprobleme der Taxonomie, Systematik und Phylogenie aus der Sicht eines paläontologisch arbeitenden Biologen. Studium Integrale Journal 7.

Abb. 3: Zwei kladistische Ordnungsschemata (A, B) zur Einordnung von *Malawisuchus* nach Ähnlichkeiten und Un-Ähnlichkeiten. Gemeinhin verstehen Anwender diese phylogenetisch-systematische (kladistische) Methode als Schlüssel, natürliche Verwandtschaften zwischen Tierarten oder -gruppen feststellen zu können, was de facto nicht möglich ist (ROSSMANN in Vorbereitung). (Verändert nach GOMANI 1997)