

Evolution in ökologischen Zeitskalen

In einem zukunftsorientierten Artikel befaßt sich John N. THOMPSON (1998) mit Überlegungen zu einer „ökologischen Evolution“. Der Autor beklagt, daß evolutionäre und ökologische Prozesse üblicherweise von vornherein in verschiedenen Zeitrahmen gedacht werden, nämlich in „ökologischer Zeit“ einerseits bzw. in „evolutionärer Zeit“ andererseits. „Ökologische Zeit“ meint dabei einen Zeitrahmen der Größenordnung von etwa 100 Jahren, in dem sich beobachtbare Prozesse in Ökosystemen abspielen. „Evolutionäre Zeit“ bezieht sich auf länger zurückliegende, nur indirekt (z.B. anhand von Fossilien) erschließbare Prozesse, die Zeitskalen mehrerer Größenordnungen überspannen und üblicherweise in Jahrtausenden angegeben werden. Zwar mag es Zeitskalen geben, bei denen von „ökologischer Zeit“ nicht mehr die Rede sein kann, z.B. bei der Aufspaltung von Gattungen oder höheren Taxa, jedoch häufen sich seit Jahrzehnten die Befunde darüber, daß sich die Zeitskalen dieser Prozesse für viele Fragestellungen überlappen.

Deshalb wurde vom National Center for Ecological Analysis and Synthesis in Santa Barbara, Kalifornien, ein Workshop veranstaltet, der sich mit dieser Schnittstelle beschäftigte, speziell mit den Verknüpfungen zwischen Ökologie und Evolution über einen Zeitraum von etwa 100 Jahren und darunter. Offenbar hing die Kenntnis der Teilnehmer, was Beispiele für natürliche Selektion im Freiland anbelangt, stark von ihren jeweiligen Erwartungen ab: die Bandbreite reichte von der Kenntnis sehr weniger Beispiele bis zur Kenntnis beeindruckender Mengen. Darin läßt sich das allgemeine Phänomen erkennen, daß, sobald die Aufmerksamkeit der Forscher auf einen bestimmten Punkt gelenkt wird, die Liste der Beobachtungen kontinuierlich ansteigt. Das heißt: Man sieht schnelle (Mikro-)Evolution, wenn man darauf gefaßt ist.

Schnelle Mikroevolution. Langzeit-Feldstudien natürlicher Populationen sowie Beobachtungen von Populationen unter wechselnden Umweltbedingungen zeigen, daß ökologisch bedeutsame evolutionäre Veränderungen rasch auftreten können. Beispiele sind neuere Untersuchungen über Darwinfinken (GRANT & GRANT 1995) und Birkenspanner (CLARKE et al. 1990), die Paradebeispiele gängiger Lehrbücher, sowie über *Anolis*-Leguane (LOSOS et al. 1997) und Guppys (REZNICK et al. 1997). Hinzu kommen künstliche Selektionsexperimente, die zeigen, wie schnell die Raten für evolutionäre Veränderungen sein können. Wenn rasche evolutionäre Veränderungen in den Beziehungen zwischen Arten der Standard sind (z.B. in Nahrungsnetzen), dann muß rasche Evolution als

Ökosystem-modellierender Faktor wesentlich genauer unter die Lupe genommen werden als bisher. Die Kernfrage ist, wie groß die ökologische Bedeutung schneller Evolution wirklich ist. Wird die Stabilität von ökologischen Gesellschaften vor allem durch Evolution im Rahmen von einigen Generationen oder eher durch andere Faktoren bestimmt? Die Antwort prägt unser Bild der Spezialisierung von Räubern auf bestimmte Beute, von Parasiten auf Wirte oder von Bestäubern auf bestimmte Formen von Blüten.

Beobachtungen bei Bakterien. Schnelle Evolution ist auch von Bakterien schon seit längerem bekannt. Neuere Evolutionsexperimente von RAINEY & TRAVISANO (1998) stellten nun den vorläufigen Geschwindigkeitsrekord auf: Innerhalb von nur drei Tagen konnte eine kleine adaptive Radiation bei *Pseudomonas fluorescens* beobachtet werden.

Auf festem Nährboden bildeten diese Bakterien „ursprüngliche“ Kolonien mit einer glatten Oberfläche. Wurden diese nun in einem nicht geschüttelten Gefäß mit 6 ml Nährflüssigkeit angezüchtet, dann bildeten sich schon nach drei Tagen spezielle Anpassungen heraus, die offensichtlich für das Wachstum an der Oberfläche, in der Mitte oder am Boden dieses Gefäßes besonders geeignet waren. Daß diese Veränderungen genetisch codiert sein mußten, war daran zu erkennen, daß Bakterien aus diesen Nischen auf festem Nährboden runzelige, glatte oder verschwommene Kolonieformen ausbildeten. Beimpfte man wiederum Nährflüssigkeit in drei nicht geschüttelten Gefäßen mit je einer dieser Kolonieformen, so bevorzugte jede ihre entsprechende Nische. So schnell sich diese Vielfalt in ruhenden Nährflüssigkeiten bilden konnte, so schnell wurde sie durch Schütteln auch wieder zerstört. Das legt hohe Mutationsraten und Selektionsdrücke für die betreffenden Eigenschaften nahe.

Auch wenn drei Tage aus Sicht von Wirbeltieren vernachlässigbar erscheinen, so sind das für dieses schnell evolvierende Bakterium immerhin deutlich mehr als ein Dutzend Generationen. In einer solchen Zeitspanne können starke Selektionsdrücke (z. B. 80%) durchaus drastische Änderungen der Zusammensetzung einer Population bewirken, während schwache Selektionsdrücke hier noch nicht viel verändert haben. (Ein Selektionskoeffizient von 80% besagt z. B., daß 80% der nicht angepaßten Individuen einer Generation keine Nachkommen für die nächste hinterlassen.) Starke Selektionsdrücke wie sie in den obigen Beispielen vorkommen, sind für reale ökologische Situationen schon seit längerem als nicht ungewöhnlich bekannt (FORD 1975). Dies bedeutet, daß

schnelle Evolution einen nicht geringen Einfluß auf die Kurzzeiddynamik der Ökologie von Artengemeinschaften ausüben kann.

Grenzen rascher Veränderung. Es gibt jedoch auch Grenzen rascher Veränderung, die in der (phylogenetischen) Geschichte der beteiligten Arten begründet sind und daher bestimmten Struktur-Funktions-Zwängen unterliegen. Dies trifft z.B. auf Spezialisierungen zu, die sich auch unter veränderten Umweltbedingungen nicht mehr „zurückdrehen“ lassen bzw. nur noch bestimmte Freiheitsgrade weiterer Anpassungen eröffnen. Es wäre nun interessant zu sehen, wie hoch die maximal mögliche Evolutionsgeschwindigkeit im Rahmen solcher phylogenetischer Schranken überhaupt sein kann. Studien, die sich solchen Fragen widmen, sind jedoch nicht nur von rein akademischem Interesse. Sie könnten vielmehr dazu beitragen, die Voraussagekraft für die Dynamik von ökologischen Gesellschaften in erheblichem Maß zu verbessern.

Die Möglichkeit rascher Änderungen verdient aufgrund der vorliegenden Datenfülle größere Beachtung.

Viele der am besten untersuchten Beispiele rascher, gerichteter Evolution bei interspezifischen Aktionen befassen sich mit eingeschleppten Arten. Veränderungen im historischen Artenmix erhöhen das Potential zur Bildung neuer, interspezifischer Hybride und polyploider Arten (speziell bei Pflanzen), die wiederum eine ganze Anzahl weiterer Interaktionsmöglichkeiten liefern. Von besonderem Interesse ist dabei die zusätzliche historische Komponente ökologischer Sukzessionen. Bisher haben sich aber noch wenige Studien dieser Herausforderung gestellt, da in ökologisch orientierten Untersuchungen der evolutionäre Aspekt meistens nicht betrachtet wird. Nach THOMPSONS Meinung verdient die Möglichkeit rascher Änderungen aufgrund der inzwischen vorliegenden Datenfülle dringend größere Beachtung und sollte öfter als Arbeitshypothese dienen.

Probleme der Betrachtungsweise. Hinter der hartnäckigen Sicht, daß ökologische und evolutionäre Zeit sich irgendwie fundamental unterscheiden, steckt vermutlich ein Problem der Betrachtung von Fossildaten. Auf den ersten Blick scheint nämlich die Rate morphologischer Evolution umgekehrt proportional zum betrachteten Zeitraum zu sein. Anders ausgedrückt: Man findet rasche Evolution über kurze Zeitskalen und langsame über viele Jahrtausende. Dies liegt jedoch u.a. in der Art der Betrachtungsweise begründet. GINGERICH (1983) zeigte mehrere systematische Fehler auf, die wenigstens einen Teil der Befunde als Artefakt einer verzerrten Datenbetrachtung

entlarven. Fehler treten demnach beim Mitteln von Zeit über verschiedene Zeitskalen oder auch beim Vergleich einer kleinen Bandbreite morphologischer Variablen über eine große Spanne von Zeitskalen hinweg auf. Eine weitere Verzerrung entsteht dadurch, daß rasche Evolution über tausende von Jahren im Fossilbericht nicht auftaucht. So rasch evolvierende Organismen würde man in verschiedenen geologischen Schichten gar nicht als zur selben Art gehörig erkennen.

Folgerungen. THOMPSON schließt mit dem Aufruf, rasche Evolution als ökologischen Prozeß ins Blickfeld zu nehmen, um zu einem mechanistischen anstelle eines lediglich phänomenologischen Verständnisses darüber zu gelangen, wie ökologische Artengemeinschaften auf verschiedene Einflüsse reagieren. Da die Dynamik solcher Gesellschaften von vielen Faktoren abhängt, wird das Problem darin bestehen, festzustellen, in welchem Maß rasche Evolution diese Dynamiken verursacht, oder ob sie lediglich deren Ergebnis ist. Der Versuch, diese Frage zu beantworten, dürfte die evolutionäre Ökologie zu einer der zentralen angewandten Wissenschaften machen.

Vielleicht ergibt sich aus THOMPSONS Aufruf und ähnlich gelagerten Publikationen allmählich eine Überwindung des starren, vom Denken in Jahrtausenden geprägten Paradigmas der langen Zeiträume, in denen sich Evolution abspielt, hin zu einer Sicht, die kurze Zeiträume und rasche Prozesse mit größerer Selbstverständlichkeit als Arbeitshypothese in Betracht zieht. Seit jeher sind aus dem Aufgeben ehemals selbstverständlicher Leitvorstellungen befruchtende Impulse für die Wissenschaft erfolgt. Der Evolutionsbiologie wäre dieser Effekt ebenfalls zu wünschen.

Judith Fehrer & Laurence Loewe

Literatur

- CLARKE CA, CLARKE FM & DAWKINS HC (1990) *Biston betularia* (the peppered moth) in West Kirby, Wirral, 1959-1989: updating the decline in *f. carbonaria*. Biol. J. Linn. Soc. 39, 323-326.
- GINGERICH PD (1983) Rates of evolution: effects of time and temporal scaling. Science 222, 159-161.
- GRANT PR & GRANT BR (1995) Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. Evolution 49, 241-251.
- FORD EB (1975) Ecological Genetics. London, Chapman and Hall.
- LOSOS JB, WARHEIT KI & SCHOENER TW (1997) Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards. Nature 387, 70-73.
- RAINEY PB & TRAVISANO M (1998) Adaptive radiation in a heterogeneous environment. Nature 394, 69-72.
- REZNICK DN, SHAW FH, RODD FH & SHAW RG (1997) Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). Science 275, 1934-1936.
- THOMPSON JN (1998) Rapid evolution as an ecological process. Trends Ecol. Evol. 13, 329-332.