

Z1 und Z2 bedeuten die Wellenimpedanzen (Dichte $\times$ Geschwindigkeit) oberhalb bzw. unterhalb der Schichtgrenze. Je größer der Impedanzunterschied, desto höher ist die Amplitude der reflektierten Welle. Fällt die Welle schräg zur Grenzfläche ein, ist die Formel komplizierter. Da jedoch die Amplitudenverhältnisse bei schrägem Einfall zusätzliche Hinweise auf Materialeigenschaften (z.B. Porosität) liefern, versucht man oft, ein gewisses Spektrum an Einfallswinkeln abzudecken.

Eine Schicht darf die Dicke von etwa einem Viertel der kleinsten Wellenlänge im Spektrum des Signals nicht unterschreiten, damit man sie klar erkennen kann (entspricht ca. 1 m beim Verfahren, das beim Victoria-See angewendet wurde). Jede Schichtgrenze ergibt dann im Profil eine Reflexionslinie. Auch horizontale Ausdehnungen dürfen ein Minimum nicht unterschreiten (Fresnel-Zone der geometrischen Optik).

Um die Lithologie (Gesteinsbeschaffenheit) zu bestimmen und damit die seismischen Resultate zu eichen, muß man an wichtigen Stellen einen Bohrkern entnehmen und untersuchen. Ohne Korrelation mit solchen Kernen sind die seismischen Profile mehrdeutig. Sind die Verhältnisse, wie in den beiden Seen angetroffen, nicht allzu kompliziert, so kann man die Lithologie anhand der Schichtgrenzenreflexionen von einer Kernentnahme zur anderen durchgehend verfolgen.

Die Gesteinskerne vom Malawi- wie auch vom Victoria-See zeigten, daß die ausgehärtete Schicht der Austrocknungsperiode weniger als 1 m dick ist. Im Profil kann man deren Dicke somit nicht bestimm-

men, was aber nicht weiter tragisch ist; denn die Biologen interessiert nur, ob sich der Austrocknungshorizont über die ganze Seefläche hinzieht, insbesondere auch über die tiefsten Stellen im See. Der Horizont liefert auf jeden Fall eine Reflexion, da hier Z2 viel größer als Z1, der Reflexionskoeffizient R also hoch ist.

Die Methode der Reflexionsseismik erweist sich somit vom Aufwand wie vom Ergebnis her als angemessen, um das Trockenfallen von Seen in früheren Jahrhunderten nachzuweisen.

Dank: Der Autor dankt Herrn Prof. Francois MARILLIER von der Universität Lausanne (Schweiz) für die kritische Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Anregungen.

Literatur

- HOLLER P (1995) Arbeitsmethoden der marinen Geowissenschaften. Stuttgart.
- JOHNSON CT, SCHOLZ CA, TALBOT MR, KELTS K, RICKETTS RD, NGOBI G, BEUNING K, SSEMMANDA I & MCGILL JW (1996) Late pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. *Science* 273, 1091-1093.
- OWEN RB, CROSSLEY R, JOHNSON CT, TWEDDLE D, KORNFIELD I, DAVISON S, ECCLES DH & ENGSTROM DE (1990) Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 240, 519-553.
- SHERIFF RE & GELDART LP (1995) *Exploration Seismology*. Cambridge Univ. Press, 2nd ed.

Mutter Eva in Bewegung

Laurence Loewe & Siegfried Scherer, Technische Universität München, Vöttingerstr. 45, D-85354 Freising-Weihenstephan

Zusammenfassung: Die hypothetische Abstammung der Menschheit von einer „mitochondrialen Mutter Eva“ vor nicht allzu langer Zeit scheint relativ gesichert. Ihre Datierung mittels molekularer Uhren ist aber sehr umstritten. Neue Bestimmungen von Mutationsraten machen die Situation nun noch komplizierter, indem sie auf ein unerhört junges Datum hinzuweisen scheinen. Neben weiteren ähnlichen Hinweisen werden Lösungsvorschläge für den sich daraus ergebenden Konflikt diskutiert.

Seit CANN et al. (1987) die „Mutter-Eva-Hypothese“ aufstellten, ist dieses Modell der Evolution des Menschen immer bekannter geworden. Es besagt, daß alle heute lebenden Menschen von einer kleinen

Population abstammen, die vor etwa 200.000 Jahren in Afrika gelebt haben soll. Deshalb wird dieses Modell oft auch „out of Africa“-Hypothese genannt, obwohl es sich dabei eigentlich um einen ganzen Komplex von Hypothesen handelt (PENNY et al. 1995). Es steht im Gegensatz zum multiregionalen Modell, also der Vorstellung, daß die Menschheit sich an vielen verschiedenen Orten mehr oder weniger gleichzeitig zum modernen Menschen hin entwickelt hat (WOLPOFF 1989) und nie durch einen einschneidenden „Flaschenhals“ in ihrer Populationsgeschichte ging (KLEIN et al. 1994). Wann die „mitochondriale Mutter Eva“ gelebt haben soll, ist immer noch Gegenstand anhaltender Debatten. Während die meisten Untersuchungen zu Altersan-

gaben gelangen, die den ursprünglich vorgeschlagenen 200.000 Jahren erstaunlich nahe liegen (CANN et al. 1987; VIGILANT et al. 1991; PENNY et al. 1995), gibt es auch Forscher, die Obergrenzen von 800.000 Jahren (WILLS 1995) und untere Werte von 70.000 Jahren vorschlagen (ADACHI et al. 1996). Alle diese Werte beruhen u.a. auf Mutationsraten, die mit Hilfe paläontologischer Daten bestimmt wurden. Nun wurde durch eine neue Methode der Bestimmung von Mutationsraten Bewegung in die Diskussion gebracht (PARSONS et al. 1997).

Niemand war dabei...

Typische Untersuchungen zur „mitochondrialen Mutter Eva“ bestehen aus zwei Elementen: Zum einen wird die Sequenz mitochondrialer DNA aus verschiedenen heutigen Populationen bestimmt und verglichen, um herauszufinden, wie weit sich die heute lebenden Menschen auseinander entwickelt haben. Zum anderen werden Substitutionsraten abgeschätzt; sie besagen, wie viele Sequenzunterschiede pro Jahr sich bei der Vererbung der DNA in den Mitochondrien im langfristigen Mittel ansammeln. Da die Mitochondrien („Kraftwerke der Zelle“) ausschließlich mütterlich vererbt werden, kann aus beiden Datensätzen schließlich abgeleitet werden, wann die Frau gelebt hat, von der alle heutigen Mitochondrien abstammen – „Eva“ ist datiert. Dabei wird allerdings eine Art molekulare Uhr vorausgesetzt (Abb. 1), d.h. alle Sequenzen werden in einer bestimmten Zeit immer um eine bestimmte Anzahl von Positionen verändert – eine nicht ganz unproblematische Annahme.

Ebenfalls mit Unsicherheiten behaftet sind die Methoden, nach denen aus den beobachteten Sequenzen ein Stammbaum rekonstruiert wird. Im Laufe der Zeit wurde allerdings eine ganze Reihe von raffinierten Verfahren entwickelt, um diese Unsicherheiten so weit wie möglich einzugrenzen. Dies scheint auch weitgehend gelungen (PENNY et al. 1995).

Um die Substitutionsraten zu bestimmen, benötigt man als Bezugspunkt eine „Außengruppe“. Dies ist eine evolutionäre Linie, die sich von den untersuchten Populationen getrennt hat, bevor diese sich auseinanderentwickelt haben. Um die beobachteten Sequenzunterschiede nun zu einer molekularen Uhr zu machen, muß von diesen Gruppen (untersuchte Populationen und Außengruppe) bekannt sein, wann ihr letzter gemeinsamer Vorfahr gelebt hat (vgl. Abb. 1). Dies wird üblicherweise aus paläontologischen Untersuchungen abgeleitet und ist wegen Datenmangels oft recht unsicher. In typischen Arbeiten zur „mitochondrialen Mutter Eva“ wird z.B. der Schimpanse (*Pan troglodytes*) als Außengruppe für die Menschen gewählt und das Alter seines letzten gemeinsamen Vorfahren mit

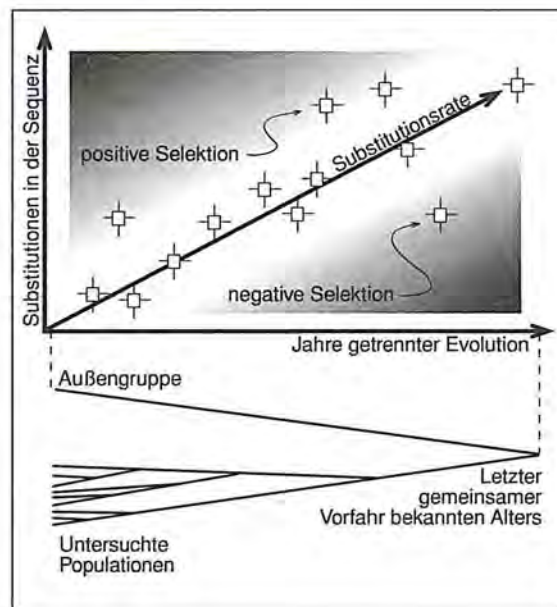
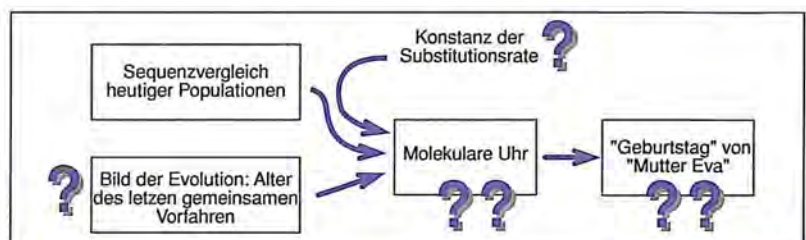


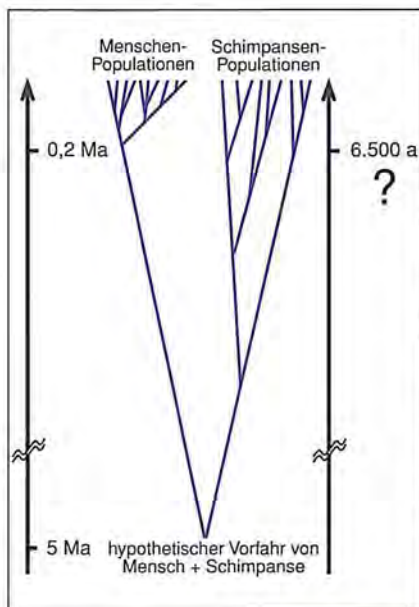
Abb. 1: Prinzipielle Funktionsweise molekularer Uhren. An der Zahl der Unterschiede zwischen der Außengruppe und den untersuchten Populationen sowie an der Zeit, in der sich diese angesammelt haben sollen, wird die Geschwindigkeit der Uhr (Substitutionsrate) eingestellt. Diese ist so zuverlässig wie (i) das Alter des letzten gemeinsamen Vorfahren und (ii) die Annahme, daß Selektion die Ganggeschwindigkeit weder erhöht (Fixieren vorteilhafter Mutationen) noch erniedrigt (Beseitigen schädlicher Mutationen). Da das Verhältnis vorteilhafter zu schädlichen Mutationen für jede Sequenz von ihrer Funktion abhängt, kann die Ganggeschwindigkeit für verschiedene Proteine ziemlich unterschiedlich sein. Nicht zuletzt wird sie natürlich auch von der Mutationsrate beeinflusst, deren Konstanz innerhalb eines Genoms ebenfalls nicht vorausgesetzt werden kann.

dem Menschen mit ca. 5 Millionen Jahren angegeben (vgl. Abb. 3).

Langfristige Substitutionsraten, die auf diese Weise berechnet werden, liegen zwischen ca. 0,025 - 0,26 Substitutionen /Basenpaar /Millionen Jahre und entsprechen einem Alter von etwa 60.000 bis 630.000 Jahren für „Eva“ (PARSONS et al. 1997). Es versteht sich von selbst, daß diese Werte nur so zuverlässig sein können, wie der Zeitpunkt, der für die Trennung der großen Menschenaffen von der menschlichen Linie angenommen wird (Abb. 2). Außerdem müssen diese Substitutionsraten für alle untersuchten Positionen der Sequenz gleich sein und dürfen sich darüber hinaus während des ganzen Untersuchungszeitraums nicht verändern; das besagt die oben erwähnte molekulare Uhr. Schließlich müssen diese Raten auch noch bei so unterschiedlichen Arten wie Affen und Menschen konstant sein, obwohl dies weder nachgewiesen

Abb. 2: Fragezeichen pflanzen sich fort. Unsichere Annahmen, beispielsweise bei der Datierung des letzten gemeinsamen Vorfahren wirken sich über die Substitutionsraten der molekularen Uhr auf das hypothetische Alter von „Mutter Eva“ aus.





wurde noch selbstverständlich ist (ZHANG et al. 1995). Daher setzen typische Untersuchungen zur „mitochondrialen Mutter Eva“ entweder konstante molekulare Uhren voraus, oder sie bemühen sich, die Abweichungen davon zu quantifizieren. Keine dieser Aussagen kann definitiv bewiesen werden, weil schließlich niemand dabei war. Entscheidend weiterhelfen können aber Experimente, in denen die Mutationsraten direkt gemessen werden. An dieser Stelle setzt die bahnbrechende Arbeit von PARSONS et al. (1997) an.

würde eine so hohe Mutationsrate bedeuten, daß „Eva“ vor ca. 6500 Jahren gelebt hätte – eine Vorstellung, die gängigen Modellen zum Ursprung des Menschen widerspricht. Da mit diesen Daten zudem nicht entschieden werden kann, ob unsere „mitochondriale Mutter Eva“ die einzige Frau zu ihren Lebzeiten war, oder die einzige von 10.000 (KLEIN et al. 1994), die zum heutigen Mitochondrien-Genpool beigetragen hat, kann über mögliche Flaschenhälse in der menschlichen Populationsgeschichte noch nicht abschließend geurteilt werden (vgl. Abb. 4). Doch selbst wenn dieses Alter den Tatsachen entsprechen sollte, und es vor 6500 Jahren keinen Flaschenhals gab, dann ist immer noch schwer zu verstehen, wie alle heute bekannten Menschen mit den von ihnen bekannten Genen sich in so kurzer Zeit ausgebreitet haben sollen (PARSONS et al. 1997).

Abb. 3: Konflikte im Stammbaum mitochondrialer DNA von Menschen zwischen herkömmlichen Substitutionsraten und von PARSONS et al. (1997) gemessenen Substitutionsraten. Als Außengruppe für diesen schematischen Stammbaum wurden Schimpansen verwendet, deren genetische Variabilität in der Kontrollregion zum Vergleich angegeben ist (nach WISE et al. 1997). Auffällig ist die erstaunliche Einheitlichkeit der menschlichen mitochondrialen DNA.

Unabhängige Mutationsratenmessungen?

Seit vor einigen Jahren Methoden zur Sequenzierung großer Mengen von DNA entwickelt wurden, werden Sequenzvergleiche auch für kriminologische Fragestellungen eingesetzt (z.B.: Gehört am Tatort gefundenes Haar oder Blut zu einem bestimmten Verdächtigen oder nicht?). In solchen Fällen können einzelne Unterschiede in verglichenen Sequenzen richterliche Urteile beeinflussen oder die Identifikation sterblicher Überreste nach Katastrophen ermöglichen (z.B. IVANOV et al. 1996). Hierbei ist es nicht unwichtig, zu wissen, wie häufig Substitutionen in der Sequenz bei einem bestimmten Mutter-Kind-Paar („Generationenereignis“) vorkommen können.

Vor diesem Hintergrund bestimmten PARSONS et al. (1997) die Mutationsraten der beiden hypervariablen Regionen in der mitochondrialen DNA, den selben Regionen, die für die meisten Studien zur „mitochondrialen Mutter Eva“ benutzt werden. Dazu verglichen sie die Sequenzen einzelner Mutter-Kind-Paare. Aufgrund der bisherigen Untersuchungen vor makroevolutionstheoretischem Hintergrund erwarteten sie etwa eine Mutation in der untersuchten Region auf 600 Generationenereignisse. Erstaunlicherweise entdeckten sie eine etwa 20-fach höhere Mutationsrate, nachdem sie 610 Basenpaare von 357 Personen aus 134 unabhängigen mitochondrialen DNA-Vererbungslinien sequenziert hatten. Nach unabhängigen Bestätigungen der Korrektheit der Sequenzen waren 10 Substitutionen zu finden.¹ Bei Extrapolation auf lange Zeiträume ergibt sich daraus mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% eine Substitutionsrate von zwischen 1,2 und 4,0 Austauschen/Basenpaar/Millionen Jahre bei einer Generationszeit von 20 Jahren (Mittelwert 2,5). Wenn molekulare Evolution an diesen Positionen der Sequenz wirklich neutral ist, d.h. die molekulare Uhr wirklich gelten sollte, dann

Bestätigungen ...

Die Untersuchung von PARSONS et al. ist nicht die einzige, die eine schnelle Evolution von mitochondrialer DNA nahelegt. Bereits ein Jahr zuvor berichteten HOWELL et al. (1996) von 2 Substitutionen in der gleichen nicht für Proteine codierenden Kontrollregion der mitochondrialen DNA pro 80 „Generatio-

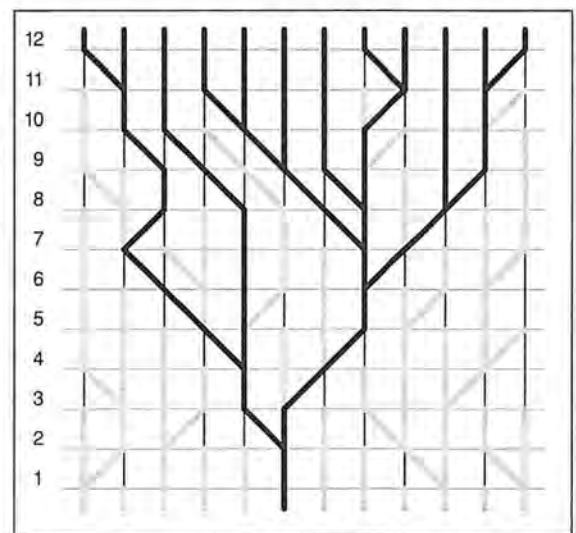


Abb. 4: Schematisierte Abstammung aller Frauen von der „mitochondrialen Mutter Eva“. Aus ihrer bloßen Datierung kann nicht einfach abgeleitet werden, ob sie die einzige Frau ihrer Zeit war oder nicht. Wie leicht zu erkennen, gibt es nämlich in jeder Generation aussterbende, sich erhaltende und sich vermehrende Abstammungslinien. Da mitochondriale DNA ausschließlich von Frauen vererbt wird, entspricht dies Frauen, die keine, eine oder zwei Töchter haben. Durch die begrenzte Populationsgröße bedingt, bewirken zufällige Auswahlprozesse, daß sich nach einer gewissen Zeit eine Linie durchgesetzt hat (schwarze Linien). Dieses von der Neutralen Theorie der Evolution näher beschriebene Phänomen bezeichnet man auch als genetische Drift. (KLEIN et al. 1994; LEWIN 1997)

nenereignissen". Umgerechnet ergibt dies ca. 2 Austausche/Basenpaar/Million Jahre. Die Übereinstimmung zu PARSONS' Werten ist erstaunlich, auch wenn die Stichprobe der „Generationsereignisse“ wesentlich kleiner war. Ebenfalls erstaunlich ist, daß die gleiche Studie von einer ähnlich hohen Mutationsrate auch in für Proteine codierenden Regionen berichtet (HOWELL et al. 1996; PÄÄBO 1996). Inwiefern es sich bei letzteren jedoch um repräsentative Daten handelt, muß noch offen bleiben, da die beobachteten Mutationen bei Personen auftraten, die an einer mitochondrialen Erbkrankheit litten. Es ist also noch nicht auszuschließen, daß die Mutationsraten in diesem Fall abnormal hoch gewesen sind.

... bei Rindern

Studien zur Evolution der mitochondrialen DNA in Hausrindern liefern ein weiteres interessantes Detail

(LOFTUS et al. 1994; BRADLEY et al. 1996). Die mitochondrialen DNA-Sequenzen weisen auf einen letzten gemeinsamen Vorfahren aller Hausrinder hin, der vor mindestens 200.000 Jahren gelebt haben soll (vgl. Abb. 5). Dieses Alter wurde berechnet, indem Substitutionsraten eingesetzt wurden, die zum einen aus Studien zur „mitochondrialen Mutter Eva“ bekannt waren und zum anderen aus paläontologischen Daten zum letzten gemeinsamen Vorfahren von Rind und Bison abgeleitet wurden.

Andererseits gibt es keine archäologischen Hinweise darauf, daß Rinder vor mehr als 10.000 Jahren zu Haustieren gezähmt wurden (EPSTEIN 1971; MASON 1984; LOFTUS et al. 1994). Dies führt zunächst zu einem Konflikt: Wenn alle Hausrinder von dem ersten gezähmten Rind abstammen und sich ihre Sequenzen seither auseinanderentwickelten, dann deuten die beobachteten Sequenzen und die bisherigen Substitutionsraten darauf hin, daß dieses Rind vor mehr als 200.000 Jahren lebte. Dazu müßte man allerdings annehmen, daß diese Rinder mehr als 190.000 Jahre lang keine erkennbaren Spuren hinterließen. Da dies unwahrscheinlich erscheint, kann man auch annehmen, daß Rinder mehrere Male unabhängig voneinander gezähmt wurden, und zwar etwa vor 10.000 Jahren. Damit wäre der

Glossar

codierend: DNA-Abschnitt, der für ein Protein codiert. Nicht-codierende DNA ist nicht notwendigerweise funktionslos.

Fixierung: Eine Mutation oder ein Allel (= Zustandsform eines Gens) ist dann in einer Population fixiert, wenn alle Individuen dieser Fortpflanzungsgemeinschaft das entsprechende Gen tragen.

Flaschenhals: Plötzliche Dezimierung einer Population.

genetische Drift: Zufällige, nicht durch Selektion geförderte Ausbreitung von Genen in der Population.

Genpool: Die Summe aller Gene einer Population.
hypervariable Regionen: Abschnitte auf der DNA, die besonders hohe Mutationsraten besitzen, und sich daher teilweise sogar von einer Generation zur nächsten verändern können. Beispiele: Kontrollregion und Minisatelliten.

Kontrollregion: Ein mehrere hundert Basenpaare langer, nicht-codierender Abschnitt auf der mitochondrialen DNA mit einer relativ hohen Mutationsrate. Wie hoch diese wirklich ist, ist die Kernfrage dieses Artikels.

Locus: Genort, ein Abschnitt des Genoms.

Minisatelliten: Bestimmte Abschnitte auf der DNA des Zellkerns, die sich dadurch auszeichnen, daß eine bestimmte kurze Sequenz sich ziemlich oft wiederholt.

mitochondriale DNA: Die Erbsubstanz der Mitochondrien; sie wird mütterlicherseits vererbt und

besitzt meist höhere Mutationsraten als die DNA des Zellkerns.

mitochondriale Mutter Eva: Die Frau, die die Mitochondrien trug, von denen alle Mitochondrien der heutigen Menschheit abstammen. Mitochondrien sind „Organe“ innerhalb einer Zelle, erzeugen als „Kraftwerke“ Energie und besitzen ein eigenes, kleines Genom (DNA).

Molekulare Uhr: Eine Hypothese, die besagt, daß Sequenzen aus Lebewesen über geologische Zeiträume hinweg so regelmäßig verändert werden, daß man eine Uhr danach stellen kann (vgl. Abb. 1).

Mutationsraten: Die Häufigkeit, mit der Mutationen auftreten (z. B. pro Generation).

neutral, effektiv: Neutrale Mutationen haben keinen Einfluß auf die Funktion des codierten Proteins. Effektiv neutrale Mutationen haben zwar einen Einfluß (meist negativer Art), werden von der Selektion jedoch nicht erfaßt, da der Einfluß zu klein ist.

neutrale Evolution: Evolutionsprozesse, die vor allem von zufälliger Gendrift bestimmt werden.

Substitutionsraten: Bei ungenauem Sprachgebrauch das gleiche wie Mutationsraten. Genaugenommen beziehen sich allerdings letztere auf Häufigkeiten einzelner Mutationen in Individuen, während Substitutionsraten ausdrücken sollen, wie viele Positionen in der „normalen“ Sequenz einer Population während eines längeren Zeitraumes durch evolutive Prozesse ersetzt wurden.

ältere Teil des Rinderstammbaumes einfach nur ein Stammbaum der (noch nicht gezähmten) indischen, afrikanischen und europäischen Ur-Rinder, die nach ihrer Zähmung Vorfahren aller heutigen Rinder wurden. Der wilde Vorfahr dieser ersten gezähmten Vorfahren hätte dann vor mehr als 200.000 Jahren gelebt und natürlich auch keine Spuren einer Zähmung hinterlassen. Diese zweite Interpretation wurde auch vorgeschlagen (LOFTUS et al. 1994; BRADLEY et al. 1996) und erklärt die beobachteten Sequenzunterschiede zwischen indischen, afrikanischen und europäischen Hausrindern zufriedenstellend.

Wenn jedoch der Sequenzstammbaum von LOFTUS et al. richtig ist und Rinder erst vor 10.000 Jahren gezähmt wurden, dann müßten etwa 23 Austausche in der untersuchten 915 Basenpaare langen Region der mitochondrialen DNA in den letzten 10.000 Jahren stattgefunden haben. Dies entspricht 2,5 Austauschen/Basenpaar/Million Jahre – eine erstaunliche Übereinstimmung mit den von PARSONS gemessenen Mutationsraten. Selbst wenn es sehr wahrscheinlich ist, daß die Substitutionsraten in Menschen und Rindern verschieden sind, so sollte es dennoch einen Versuch wert sein, die Geschichte der Zähmung von Rindern noch einmal vor dem Hinter-



grund von PARSONS Mutationsraten zu durchdenken.

Beim direkten Vergleich der von LOFTUS gewonnenen Sequenzen von Rind und Bison fällt auf, daß ein großer Teil der Unterschiede sich auf eine relativ schmale Region innerhalb der hypervariablen Kontrollregion beschränkt², die zudem von einer kurzen Deletion bzw. Insertion³ an der einen Seite begrenzt wird. Dies wirft die Frage auf, welche mutagenen Prozesse hier am Werk waren, da in diesem kurzen Abschnitt die verbliebenen Ähnlichkeiten kleiner als 50% sind, während die Bison-Sequenz im Rest der Kontrollregion denen der Hausrinder erstaunlich ähnlich ist. Sollte hier eine besonders hohe Mutationsrate vorliegen oder dieses Stück gar ausgetauscht worden sein, so hätte dies weitere Auswirkungen auf die von BRADLEY et al. (1996) und LOFTUS et al. (1994) diskutierten Zeithorizonte. Dies würde die

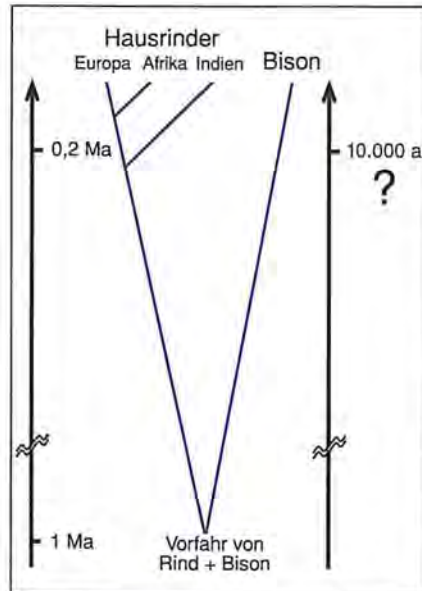


Abb. 5: Konflikte in der Datierung der Zählung der Rinder zwischen dem Stammbaum mitochondrialer DNA mit herkömmlichen Substitutionsraten und archäologischen Befunden (nach LOFTUS et al. 1994, schematisiert). Archäologische Hinweise auf Hausrinder, die älter als 8.000-10.000 Jahre sind, fehlen bisher. LOFTUS et al. (1994) postulieren daher, daß die europäischen, afrikanischen und indischen Rinder unabhängig voneinander vor etwa 10.000 Jahren gezähmt wurden. Oben: Europäisches Hausrind.

Hausrinder noch älter erscheinen lassen, als sie aufgrund der molekularen Daten bisher schon erschienen, wenn man an einem Alter von 1 Million Jahre für die Trennung von Bison und Hausrind festhält. Allerdings würde dieses (paläontologisch begründete) Datum aus molekularbiologischer Sicht immer fraglicher, da die entsprechenden Sequenzen relativ ähnlich sind. Obwohl solche Prozesse für mitochondriale DNA höherer Tiere noch nicht nachgewiesen sind, könnten doch möglicherweise von Retrotransposons induzierte Mutationen (vgl. KNOPP et al. 1996) oder Rekombinationsereignisse (vgl. LUNT et al. 1997) hier eine Rolle spielen.

... bei Hunden

VILÄ et al. (1997), fanden bei ihren Untersuchungen im wesentlichen die gleiche Situation bei Hunden. Sie sequenzierten Teile der mitochondrialen DNA von 140 Haushunden und 162 Wölfen. Der von ihnen erstellte Stammbaum besagt, daß sich die Hunde vor etwa 135.000 Jahren von den Wölfen trennten, wenn Kojoten als Außengruppe verwendet werden (vgl. Abb. 6). Diese unterscheiden sich von den Wölfen an ca. 7,5% der untersuchten Positionen und sollen sich seit etwa einer Million Jahren unabhängig voneinander entwickelt haben. Die größte Gruppe der Hunde dagegen unterscheidet sich voneinander nur an 1% der Positionen, nämlich durch etwa 2,6 Substitutionen in den 261 untersuchten Basenpaaren der Kontrollregion – trotz

ihrer enormen morphologischen Vielfalt.

Aus der Archäologie sind dagegen wiederum keine Hinweise auf Zählungen von Hunden bekannt, die älter als 14.000 Jahre sind (EPSTEIN 1971; MASON 1984; VILÄ et al. 1997). VILÄ et al. (1997) deuten diesen Widerspruch, indem sie vorschlagen, daß die Wölfe schon vor 135.000 Jahren zu „Hunden“ gezähmt wurden, sich dadurch aber morphologisch kaum veränderten. Knochen von Wölfen findet man nämlich zusammen mit denen von Menschen seit dem mittleren Pleistozän bis zu einer Zeit vor 400.000 Jahren nach radiometrischer Datierung. Erst der Übergang von der nomadischen Jäger- und Sammler-Gesellschaft zur eher seßhaften landwirtschaftlichen soll Selektionsdrücke erzeugt haben, die auch die Formen der Hunde entsprechend verändert haben sollen. Angesichts der Tatsache, daß die Schädel von Wölfen, die heute in Gefangenschaft aufwachsen oder gar geboren werden, sich deutlich von Schädeln wirklich wilder Wölfe unterscheiden (EPSTEIN 1971, Vol. 1, S. 85), dürften solche frühen „Zählungen“ das Leben der wilden Wölfe nicht nennenswert verändert haben.

Wenn jedoch Wölfe tatsächlich erst vor etwa 14.000 Jahren zu Hunden gezähmt wurden, dann ergäbe sich daraus eine Substitutionsrate von 0,36 Austausch/Basenpaar/Million Jahre, also etwa 1/3 der von PARSONS et al. gemessenen unteren Schranke.

Wenn – wie CROMPTON (1993) feststellt – alle Canidae zu einem Grundtyp gehören, dann findet in diesem Rahmen ein erstaunlich großes Maß an (Sequenz-)Mikroevolution statt. Die von VILÄ et al. (1997) als Außengruppe verwendeten Kojoten gehören nämlich zu dem gleichen Grundtyp wie Wölfe und Hunde. Ob bekannte Mechanismen und Prozesse ausreichen, um diese zu erklären, bleibt abzuwarten. Da die Messung von Mutationsraten ohne makroevolutiven Rahmen bei Vielzellern noch in den Kinderschuhen steckt, können wir hier sicher noch auf einige Überraschungen gespannt sein.

... und bei Minisatelliten

Schließlich könnten noch weitere molekulare Hinweise auf ein schnelles Tempo in der Evolution des Menschen hinweisen. ARMOUR et al. (1996) untersuchten die Unterschiede, die sich an einem bestimmten Minisatellitenlocus in verschiedenen menschlichen Populationen finden. Diese im Kerngenom vorhandenen Minisatelliten sind aus sich wiederholenden DNA-Sequenzbausteinen aufgebaut und können sehr hohe Mutationsraten besitzen.⁴ Mit Hilfe von Computersimulationen der beobachteten Sequenzmuster fanden ARMOUR et al. (1996) heraus, daß sich afrikanische von den nichtafrikanischen Populationen vor 15.000 Jahren getrennt haben sollen. Die obere Grenze für dieses Alter liegt mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% bei 22.000 Jahren.

Die zugrundegelegten Mutationsraten stammen

aus Vaterschaftsuntersuchungen (ROYLE et al. 1992) und werden damit nicht von den Unsicherheiten beeinträchtigt, die sehr langfristige Extrapolationen in die Vergangenheit mit sich bringen. Um die beobachteten Sequenzmuster mit den gängigen Vorstellungen zur Evolution der „mitochondrialen Mutter Eva“ in Einklang zu bringen, müßte die phylogenetische Mutationsrate mehr als 10 mal kleiner als die gemessene sein (ARMOUR et al. 1996).

Kritische Anfragen:

Neutrale Evolution oder Selektion?

Noch ist nicht klar, was die hohe gemessene Mutationsrate von PARSONS et al. (1997) zu bedeuten hat. Eine mögliche Erklärung wären hypervariable „hot-spots“, also bestimmte wenige Stellen, die aufgrund ihrer Beschaffenheit besonders schnell mutieren. Dies würde kurzfristig viele Änderungen erzeugen⁵, während die benachbarten sehr langsam mutierenden Positionen kaum verändert würden (PÄÄBO 1996). Obwohl dies für einige Positionen zuzutreffen scheint, bezweifeln PARSONS et al. (1997), daß dies für alle 10 von ihnen beobachteten Mutationen gilt. Schließlich finden sich einige dieser Mutationen an Positionen, die sich in bisherigen Sequenzvergleichen als nicht besonders variabel herausgestellt haben.

Um das Problem zu lösen, schlagen PARSONS et al. (1997) vor, daß genetische Drift und/oder Selektion die meisten der neuen Mutationen davon abhalten, in der Population fixiert zu werden. Da sie somit auf lange Sicht nicht erhalten bleiben, wären sie für die meisten phylogenetischen Studien nicht mehr brauchbar.

Drift alleine vermag jedoch die Fixierung von neutralen Mutationen nicht zu verhindern, wie aus der Neutralen Theorie der Evolution (KIMURA 1987, 49f.) leicht abzuleiten ist.⁶

Damit sind wir schon bei der Selektionshypothese. Sie sagt aus, daß die meisten Mutationen, die kurzfristig zu beobachten sind, leicht nachteilige Wirkungen haben und sich daher auf lange Sicht nicht durchsetzen können (PARSONS et al. 1997). Nicht nur die molekularen Uhren im allgemeinen (SCHERER 1990), sondern auch die evolutionäre Neutralität der mitochondrialen DNA-Kontrollregion im Besonderen (BALLARD et al. 1995; PARSONS et al. 1997) wurden bezweifelt. Dafür gibt es auch gute Gründe, da diese Region – wie der Name schon sagt – steuernde Aufgaben übernimmt und somit der Selektion unterliegt. Wenn jedoch die meisten Mutationen geringfügig negativ sind und von der Selektion letztendlich ausgemerzt werden, dann steigt die genetische Bürde der Population ganz erheblich. Dies bedeutet, daß mehr Individuen aufgrund von Erbschäden in der mitochondrialen DNA sterben.

Damit ergibt sich die von HOWELL et al. (1995) völlig zu Recht gestellte Frage, wie denn Organismen genetische Systeme tolerieren können, die so viele Fehler erlauben. Bis jetzt gibt es allerdings keine Hinweise darauf, daß die von PARSONS et al. (1997) beobachteten Mutationen tatsächlich nachteilige Auswirkungen auf ihre Träger haben. Sollten diese Mutationen tatsächlich effektiv neutral sein, dann würden sie gemäß der Neutralen Theorie der Evolution auch an die nächste Generation weitergegeben.

Das sich daraus ergebende Dilemma könnte man auch so formulieren: Wenn die Menschheit nicht jung ist, also unter der Annahme, daß Mutationen neutral sind, dann sollte sie bereits ausgestorben sein, da geringfügig nachteilige Mutationen alle verbleibenden Genome längst verseucht hätten und die daraus resultierende genetische Bürde allem Anschein nach viel zu hoch ist (vgl. KONDRASHOV 1995).

Wie geht es weiter?

Um die aufgeworfenen Fragen zu klären, sind in jedem Fall weitere Studien notwendig. Beispielsweise könnten Populationen, deren Abstammung für einige hundert Jahre zurückverfolgt werden kann, auf Mutationen hin untersucht werden. Manche Familienstammbäume, die ähnlich weit zurückreichen, könnten ebenfalls eine solche Möglichkeit geben, zumal sie nicht nur Generationenereignisse nebeneinander, sondern auch hintereinander beobachtbar machen. Möglicherweise könnten ähnliche Strategien auch auf Tiere angewandt werden, die unter kontrollierten Bedingungen schon seit vielen Generationen gezüchtet werden. Des weiteren könnten Studien (im Stil von LOFTUS et al. 1994; VILÀ et al. 1997) an anderen Haustieren (vgl. EPSTEIN 1971; MASON 1984) zeigen, ob die hier erwähnten Resultate Einzelfälle sind oder einen neuen Trend anzeigen.

Dank: Wir möchten Reinhard JUNKER für viele Anregungen zur Verbesserung der Verständlichkeit sowie für Abb. 5 (oben) danken.

Anmerkungen

¹ Dies bezieht sich auf 'Substitutionen' der hauptsächlich vorhandenen Base an der mutierten Position. Da es pro Zelle jedoch nicht nur eine Kopie des mitochondrialen Genoms gibt, sondern viele Kopien pro

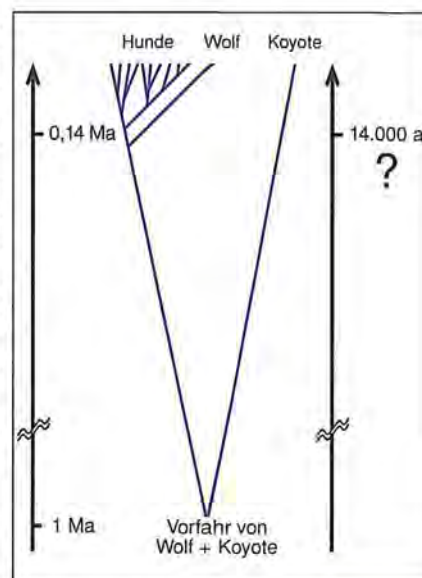


Abb. 6: Konflikte in der Datierung der Zähmung der Hunde zwischen dem Stammbaum mitochondrialer DNA mit herkömmlichen Substitutionsraten und archäologischen Befunden (nach VILÀ et al. 1997, schematisiert). Bisher sind keine archäologischen Funde von Hunden bekannt, die älter als 14.000 Jahre sind. Man beachte, daß nach CROMPTON (1993) die hier als Außengruppe verwendeten Kojoten mit zum gleichen Grundtyp der Canidae gehören.

Mitochondrium und viele Mitochondrien pro Zelle, können auch verschiedene Sequenzen in einer Zelle (und auch Eizelle!) vorkommen (Heteroplasmie). Dies wurde in fünf Individuen aus drei Abstammungslinien dieser Studie entdeckt, womit es einen weiteren Hinweis darauf gibt, daß dies nicht ausgesprochen selten ist, obwohl sinnvolle Abschätzungen der Frequenz noch fehlen (PARSONS et al. 1997). In diesen Fällen konnte die neue Mutation nicht innerhalb eines Mitochondriums fixiert werden, oder das Mitochondrium mit lauter neuen DNA-Molekülen konnte nicht alle anderen Mitochondrien in der befruchteten Eizelle verdrängen, oder die neue Mutation tauchte erst relativ spät in der Individualentwicklung auf und ist daher nur in einem Teil der Zellen des neuen Individuums zu finden. Auf jeder dieser Ebenen können Drift durch Flaschenhälse sowie Selektion eine 'Populationsdynamik' erzeugen, die bisher noch schwer zu durchschauen ist.

2 Beim Vergleich der Sequenzen von *Bison bison* und *Bos taurus* (Genbank Accession U12936 und U51837) sind 15 Punktmutationen und eine 8 Basenpaar-Deletion (in *B. bison*) auf 32 Basenpaare Sequenz konzentriert, während in den restlichen 360 Basenpaaren nur 23 Punktmutationen zu finden sind.

3 Ob eine Deletion in *B. bison* oder eine Insertion in *B. taurus* stattfand, ist durch bloßen Vergleich dieser zwei Sequenzen nicht entscheidbar.

4 Die DNA-Polymerase „verrutscht“ beim Kopieren solcher sich monoton wiederholender kurzer DNA-Bausteine gelegentlich um einen ganzen Baustein. Daher sind die häufigsten Mutationen bei Minisatelliten und den noch kürzeren Mikrosatelliten Insertionen oder Deletionen dieser für den Locus (Genort) charakteristischen, kurzen Grundbausteine.

5 Ist an einem solchen Ort die Mutationsrate sehr hoch, dann werden sich dort zunächst (Hin-)Mutationen ansammeln. Sobald es deren jedoch viele gibt, so steigt die Wahrscheinlichkeit, daß weitere, neue Mutationen an Orten stattfinden, die schon ein erstes Mal mutiert sind. Solche Mutationen können im Nachhinein natürlich nicht mehr nachgewiesen werden, da die ursprüngliche Sequenz ja auch direkt zu der nun vorliegenden hätte mutieren können. Im Falle einer späteren Rückmutation wird gar auf lange Sicht der Eindruck erweckt, daß gar nichts geschehen sei (niedrige evolutionäre Substitutionsrate), obwohl in Wirklichkeit in der gleichen Zeit die selbe Position öfter ausgetauscht wurde (hohe gemessene Mutationsrate). Wenn solche Positionen neben Positionen sehr niedriger Mutationsrate zu liegen kommen und über den ganzen Bereich gemittelt wird, dann erklärt sich die Diskrepanz. Fehlen die schnell mutierenden Positionen, dann ist auch die gemessene Mutationsrate niedrig, fehlen die langsam mutierenden Positionen, dann hält sich die ursprüngliche Ähnlichkeit nicht lange.

6 Die Rate k , mit der neue Mutationen in der Sequenz fixiert werden, ist das Produkt der Anzahl der neuen Mutationen pro Generation ($N \cdot \mu$) und der Fixierungswahrscheinlichkeit P_{fix} :

$$(1) \quad k = N \cdot \mu \cdot P_{\text{fix}}$$

Dabei ist N die Anzahl der haploiden Genome und μ die Mutationsrate zwischen zwei Generationen. Da nun jede Sequenz in einer Population irgendwann

fixiert werden könnte, wird nur ein sehr kleiner Bruchteil der beobachtbaren Mutationen tatsächlich fixiert:

$$(2) \quad P_{\text{fix}} = 1/N$$

Kombiniert man nun (1) und (2), so ergibt sich

$$(3) \quad k = N \cdot \mu \cdot P_{\text{fix}} = \mu$$

Aus diesem Grund handelt es sich bei der von PARSONS gemessenen Mutationsrate μ zwischen zwei Generationen um die evolutionäre Rate k , die auch für das Kalibrieren molekularer Uhren von Bedeutung ist. Dies ist jedoch nur unter zwei Bedingungen richtig: Zum einen dürfen mit μ nur komplette Übergänge gemeint sein, was jedoch nicht bei allen Mutationen der Fall ist (vgl. Anm. 1). Zum anderen müssen diese Mutationen auch effektiv neutral sein.

Literatur

- ADACHI J & HASEGAWA M (1996) Tempo and mode of synonymous substitutions in mitochondrial DNA of primates. *Mol. Biol. Evol.* 13, 200-208.
- ARMOUR JAL, ANTTONEN T, MAY CA, VEGA EE, SAJANTILA A, KIDD JR, KIDD KK, BERTRANPETIT J, PÄÄBO S & JEFFEREYS AJ (1996) Minisatellite diversity supports a recent African origin for modern humans. *Nature Genet.* 13, 154-160.
- BALLARD JWO & KREITMAN M (1995) Is mitochondrial DNA a strictly neutral marker? *Trends Ecol. Evol.* 10, 485-488.
- BRADLEY DG, MACHUGH DE, CUNNINGHAM P & LOFTUS RT (1996) Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 93, 5131-5135.
- CANN RL, STONEKING M & WILSON AC (1987) Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325, 31-36.
- CROMPTON NEA (1993) A review of selected features of the family Canidae with reference to its fundamental taxonomic status. In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens*. Berlin, S. 217-224.
- EPSTEIN H (1971) *The origin of the domestic animals of Africa*. New York.
- HOWELL N, KUBACKA I, HALVORSON S, HOWELL B, MCCULLOUGH DA & MACKEY D (1995) Phylogenetic analysis of the mitochondrial genomes from leber hereditary optic neuropathy pedigrees. *Genetics* 140, 285-302.
- HOWELL N, KUBACKA I & MACKEY DA (1996) How rapidly does the human mitochondrial genome evolve? *Am. J. Hum. Genet.* 59, 501-509.
- IVANOV PL, WADHAMS MJ, ROBY RK, HOLLAND MM, WEEDN VW & PARSONS TJ (1996) Mitochondrial DNA sequence heteroplasmy in the Grand Duke of Russia Georgij Romanov establishes the authenticity of the remains of Tsar Nicholas II. *Nature Genet.* 12, 417-420.
- KIMURA M (1987) *Die Neutralitätstheorie der molekularen Evolution*. Berlin.
- KLEIN J, TAKAHATA N & AYALA FJ (1994) MHC-Polymorphism und Ursprung des Menschen. *Spektrum der Wissenschaft* (Februar), 56-62.
- KNOPP V, UNSELD M, MARIENFELD J, BRANDT P, SÜNKEL S, ULLRICH H & BRENNICKE A (1996) *copia*-, *gypsy*- and LINE-like retrotransposon fragments in the mitochondrial genome of *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 142, 579-585.
- 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.
- LEWIN R (1997) *Patterns in evolution. The new molecular view*. New York.

LOFTUS RT, MACHUGH DE, BRADLEY DG, SHARP PM & CUNNINGHAM P (1994) Evidence for two independent domestications of cattle. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91, 2757-2761.

LUNT DH & HYMAN BC (1997) Animal mitochondrial DNA recombination. *Nature* 387, 247.

MASON IL (Hg) (1984) Evolution of domesticated animals. London.

PÄÄBO S (1996) Mutational hot spots in the mitochondrial microcosm. *Am. J. Hum. Genet.* 59, 493-496.

PARSONS TJ, MUNIEC DS, SULLIVAN K, WOODYATT N, ALLISTON-GREINER R, WILSON MR, BERRY DL, HOLLAND KA, WEEDN VW, GILL P & HOLLAND MM (1997) A high observed substitution rate in the human mitochondrial DNA control region. *Nature Genet.* 15, 363-368.

PENNY D, STEEL M, WADDELL PJ & HENDY MD (1995) Improved analyses of human mtDNA sequences support a recent African origin for *Homo sapiens*. *Mol. Biol. Evol.* 12, 863-882.

ROYLE NJ, ARMOUR JAL, WEBB M, THOMAS A & JEFFREYS AJ (1992) A hypervariable locus D16S309 located at the distal end of 16p. *Nucl. Ac. Res.* 20, 1164.

SCHERER S (1990) The protein molecular clock: time for a

reevaluation. *Evol. Biol.* 24, 83-106.

VIGILANT L, STONEKING M, HARPENDING H, HAWKES K & WILSON AC (1991) African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science* 253, 1503-1507.

VILÄ C, SAVOLAINEN P, MALDONADO JE, AMORIM IR, RICE JE, HONEYCUTT RL, CRANDALL KA, LUNDEBERG J & WAYNE RK (1997) Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 276, 1687-1689.

WILLS C (1995) When did Eve live? An evolutionary detective story. *Evolution* 49, 593-607.

WISE CA, SRAML M, RUBINSZTEIN DC & EASTEAL S (1997) Comparative nuclear and mitochondrial genome diversity in humans and chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.* 14, 707-716.

WOLPOFF MH (1989) Multiregional evolution: the fossil alternative to eden. In: MELLARS P & STRINGER C (eds) *The Human Revolution. Behavioural and biological perspectives on the origin of modern humans*. Edinburgh, pp 62-108.

ZHANG Y & RYDER OA (1995) Different Rates of Mitochondrial DNA Sequence Evolution in Kirk's Dik-dik (*Madoqua kirkii*) Populations. *Mol. Phyl. Evol.* 48, 291-297.

Charles Lyell (1797-1875) und die Uniformität der Natur

Thomas Fritzsche, Bahnhofstr. 2, 37139 Adelebsen

Zusammenfassung: Charles Lyell, Naturalist durch Vererbung und Gelegenheit (BAILEY 1962, S. 2), gilt vielen als der eigentliche Begründer der Geologie. Seine Doktrin des Uniformitarismus, eine Sichtweise, die für die Beschreibung der Vergangenheit nur heutige Prozesse und heutige Raten der Veränderung zulässt, prägte die Geologie für mehr als ein Jahrhundert. Lyell sah sich in dauernder Auseinandersetzung mit dem geologischen Katastrophismus, dem vermeintlich noch die Verwandtschaft zur biblischen Sintflut anzumerken war. Er hatte dem Genesisbericht der Bibel und allen sich daraus ergebenden kirchlichen Eingriffen in die Wissenschaft den Kampf angesagt. Sein erstes Kampfmittel war eine ausgefeilte Geschichtsschreibung in den einleitenden Kapiteln der *Principles of Geology*: nur diejenigen waren dem rechten Weg gefolgt, die seine eigene Interpretation antizipiert hatten. Hingegen wurden die Theorien anderer Forscher nur entstellt wiedergegeben. Sein zweites Kampfmittel und zugleich seine Stärke war die unermüdliche Begeisterung für das Fach. Beharrungsvermögen, fachliches Können und gesellschaftliches Ansehen sicherten ihm Anerkennung. Lyells *Principles* legten den Grundstein für die Selektionstheorie Charles Darwins. Beide Forscher waren eng befreundet, auch wenn Lyell den Evolutionsgedanken in letzter Konsequenz nicht befürwortete. Die von Lyell propagierte beengende Form des Uniformitarismus wurde von vielen Geologen seiner Zeit nicht akzeptiert; oft wurden Lyells Gedanken gar nicht durchschaut. Der moderne Katastrophismus in der

Geologie führte zu einer Neubewertung des Einflusses von Lyell und seiner ursprünglichen Intention.

Einleitung

Als Charles Lyell die Erdgeschichte zu seinem Forschungsgebiet erwählte, war die Geologie bereits institutionalisiert. Die Gründung der Bergakademie in Freiberg 1765 erfolgte primär aus den Erfordernissen des Bergbaus, doch die später entstehenden Organisationen wie die Geological Society of London (1807) oder die Wernerian Natural History Society (1809) pflegten die Geologie um ihrer selbst willen¹. In Frankreich, Deutschland und Großbritannien wurde das neue Forschungsgebiet engagiert vorangetrieben. Die Stellung der Wissenschaftler war in den Ländern verschieden. Französische Forscher übten meist auch politische Funktionen aus, deutsche Forscher standen als Professoren in Staatsdiensten, in England jedoch nahmen sich finanziell unabhängige Leute der Geologie an (MORRELL 1976).

Bereits in den ersten Jahren des 19. Jahrhunderts hatte eine kleine Schar von Enthusiasten die Grundlagen für die geologische Wissenschaft geschaffen. Einer aus diesem Kreis, William Buckland (1784-1856), lehrte in Oxford seit 1813 Mineralogie und



Abb. 1: Charles Lyell (1797-1875) kurz vor seinem Tod (AKG Berlin).