

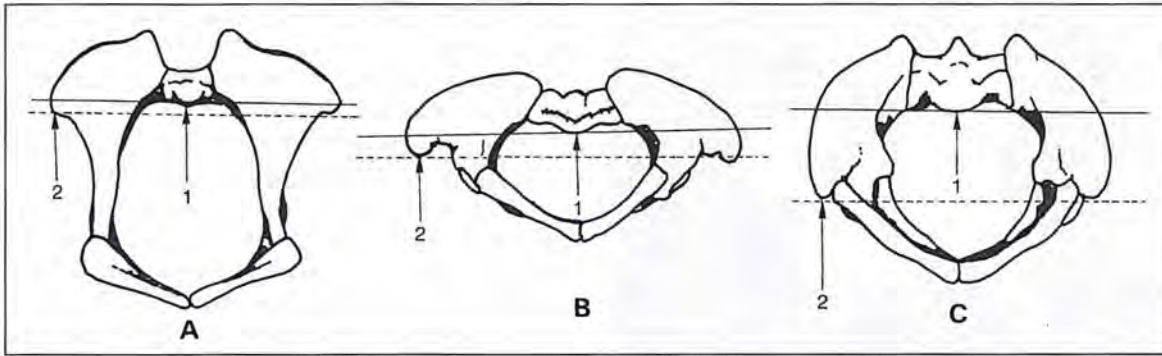


Abb. 3: Das Becken von (A) Großaffe, (B) AL 288-1 („Lucy“) und (C) Mensch aus der Perspektive von oben (nach ABITBOL 1995). Bei den Großaffen sind das Promontorium und die oberen vorderen Darmbeinstachel nahezu in gleicher Höhe gelegen und ein Bestandteil der hinteren Bauchwand. Beim Menschen ist das Promontorium Bestandteil der hinteren und die vorderen oberen Darmbeinstachel Teil der vorderen Bauchwand. Bei „Lucy“ sind die vorderen oberen Darmbeinstachel nur gering weiter vor dem Promontorium als bei den Pongiden lokalisiert. In aufrechter Körperhaltung sind die vorderen oberen Darmbeinstachel Bestandteil der vorderen Bauchwand und das Promontorium unmittelbar hinter der vorderen Bauchwand lokalisiert. Solche Verhältnisse werden beim Menschen unter normalen Bedingungen nicht beobachtet. Abkürzungen: (1) Promontorium des Kreuzbeins, (2) vorderer oberer Darmbeinstachel (Spina iliaca anterior superior)

sind Becken und Wirbelsäule nicht aufrecht (Abb. 2B).

In der mehr vertikalen Ausrichtung der Kreuzbeinbasis ist AL 288-1 den Quadrapeden sehr ähnlich und deutlich von *Homo sapiens* verschieden.

Zu schon bestehenden Argumenten gegen eine menschliche Körperhaltung und Fortbewegung der Australopithecinen (Übersicht siehe BRANDT 1995) hat ABITBOL (1995) ein weiteres wichtiges hinzugefügt.

**Dank:** Dr. Reinhard JUNKER danke ich für die Anfertigung der drei Abbildungen.

Michael Brandt

## Literatur

- ABITBOL MM (1995) Lateral view of *Australopithecus afarensis*: Primitive aspects of bipedal positional behavior in the earliest hominids. *J. Hum. Evol.* 28, 211-229.
- BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Neuhausen-Stuttgart, Edition Pascal.
- GROLLE J (1995) Siegeszug aus der Sackgasse. Neue Knochenfunde vom Urmenschen und die Entstehung des *Homo sapiens* (I). *Spiegel* 42/95, 218-239.
- LOVEJOY CO (1988) Evolution of human walking. *Sci. Am.* 259, 118-125.
- WEAVER KL, BRILL DL & MATTERNES JH (1985) The search of our ancestors. *Nat. Geog.* 168, 560-623.

## Schnelle Artbildung bei der Gauklerblume (*Mimulus*) durch Variation von Blütenmerkmalen?

Nach gängiger Vorstellung entstehen neue Arten dadurch, daß geographisch getrennte Populationen über einen langen Zeitraum hinweg so lange durch Mutationen entstandene genetische Veränderungen erfahren, bis sie schließlich reproduktiv isoliert sind. Dabei ist es eine alte Streitfrage unter Evolutionsbiologen, ob die notwendigen Veränderungen auf eine Vielzahl von kleinen Mutationsschritten zurückgehen (Gradualismus) oder ob sie das Ergebnis weniger Mutationereignisse von entsprechend großer Tragweite sind. Die Vorstellung der Kleinmutationen ist die klassische, weithin akzeptierte, wie sie auch von DARWIN vertreten wurde: „Natura non facit saltus“ = „Die Natur macht keine Sprünge“. Die Vorstellung der Großmutatio-

nen (sprunghafte Evolution) hat hingegen vergleichsweise wenige Anhänger.

In der anhaltenden Diskussion über diese wichtige Frage der Evolution kommt einer im August 1995 in *Nature* erschienenen Arbeit über die Gauklerblume (*Mimulus*) eine besondere Bedeutung zu. BRADSHAW und Mitarbeiter von der University of Washington in Seattle konnten durch Verwendung moderner genetischer Methoden erstmals in umfassender Form Ergebnisse vorlegen, die im Sinne schneller Artbildung interpretiert werden können. Ob dieses Beispiel repräsentativ ist, wird sich zeigen müssen. Immerhin dürften die Ergebnisse für viele Biologen sehr überraschend sein, da sie für Großmutationen und damit



Abb. 1: Ein einheimischer Vertreter der Gauklerblume: *Mimulus guttatus*.

sprunghafte Evolution sprechen und nahelegen, daß Artbildung grundsätzlich aufgrund weniger Mutationsschritte möglich ist. Die weitreichende Bedeutung der Publikation ist wohl auch der Grund dafür, daß diese im gleichen Band von *Nature* in der Rubrik „News and Views“ durch J. A. COYNE ausführlich besprochen wurde. Dabei ist bemerkenswert, daß COYNE sowohl die von den Autoren formulierte Annahme einer schnellen Artbildung als auch die von ihnen vorgeschlagenen mutmaßlichen Schritte der Evolution mit Fragezeichen versieht.

Untersucht wurden zwei Arten von Gauklerblumen („monkeyflowers“), die in Teilen Nordamerikas nebeneinander (sympatrisch) vorkommen. *Mimulus lewisii* wird von Hummeln, *Mimulus cardinalis* von Kolibris bestäubt. Die Unterschiede in der Bestäubung reichen offenbar aus, die beiden Arten reproduktiv vollständig zu trennen. Denn es wurden trotz intensiver Suche und obwohl beide Arten über Monate hinweg gleichzeitig blühen, bisher keine Hybriden in der Natur gefunden. Bei künstlicher Bestäubung erweisen sich die beiden Arten jedoch als absolut kreuzungsverträglich. Die  $F_1$  (1. Tochtergeneration) ist vital und fertil und liefert eine  $F_2$  von erstaunlicher Diversität hinsichtlich ihrer Blütenmerkmale.

Die Blüten der beiden Arten unterscheiden sich durch 8 Merkmalspaare, die typische Anpassungen an den jeweiligen Bestäuber darstellen:

Die Blütenfarbe ist bei *M. lewisii* (L) blaßrosa, bei *M. cardinalis* (C) vor allem aufgrund höherer Anthocyankonzentration intensiv rot. Leuchtendes Rot ist für Vogelblumen typisch. Bienen und Hummeln nehmen die Farbe nur als Graustufung wahr.

Saftmale, das sind hier zwei durch Karotinoide bedingte, auf der Unterlippe bis in die Kronröhre hinein verlaufende gelbe Streifen, besitzt nur L. Der Farbkontrast kann gut von Bienen und Hummeln erkannt werden, die dadurch gleichzeitig optisch zum Nektar geleitet werden. Bei C fehlen die Saftmale, hier sind die Karotinoide diffus verteilt und tragen damit zur Intensivierung der Rotfärbung bei.

Die Kronröhre ist bei L weit geöffnet, bei C ist sie in Anpassung an den dünnen Kolibri schnabel als enge Röhre ausgebildet.

Die Kronblattzipfel sind bei L vorwärts gerichtet

und stellen in Verbindung mit der weiten Kronröhre einen geeigneten Landeplatz für Hummeln dar, bei C stehen sie in Verlängerung der Kronröhre.

Nektar wird bei L nur wenig produziert, dafür ist er dort hoch konzentriert, bei C findet sich die 80fache Menge mit niedriger Konzentration.

Staubbeutel und Narben sind bei L in die Kronröhre eingeschlossen, wo sie durch die einkriechenden Hummeln berührt werden, bei C sind Staubfäden und Griffel so verlängert, daß sie aus der Röhre herausragen und so die Stirn der Kolibris berühren können.

Die genetische Analyse der beteiligten Gene wurde durch die Anwendung molekularbiologischer Methoden möglich, indem die Kopplungsgruppen durch die Zufallsvervielfachung von 153 polymorphen DNA-Abschnitten markiert wurden (RAPD = randomly amplified polymorphic DNA). Untersucht wurden die Individuen der  $F_2$  nach Selbstbestäubung des Bastards zwischen *Mimulus lewisii* und *cardinalis*. Die Frage war nun, würden es viele oder nur wenige Gene sein, die an der Ausprägung eines Merkmals beteiligt sind? Die Ergebnisse sprachen eindeutig für letzteres. In einem Fall, nämlich bei den Saftmalen, erwies sich der Erbgang sogar als monogen (d. h. nur von einem Gen bedingt; die Situation bei L dominant über C), bei den anderen Merkmalspaaren kommt je einem einzigen Gen ein größerer Anteil der Merkmalsausprägungen zu. Bei der Weite der Kronröhre und Blütenbreite sind es z.B. je zwei additiv wirkende Gene. Einschränkend muß allerdings gesagt werden, daß nicht einzelne Gene, sondern Chromosomenabschnitte kartiert wurden und so die Möglichkeit bestehen könnte, daß eng benachbarte Gene gemeinsam an der phänotypischen Ausprägung beteiligt sind. Dies wird aber nicht für wahrscheinlich gehalten.

Somit sind die auffälligen Blütenunterschiede von *Mimulus* durch nur wenige Gene/Chromosomenabschnitte mit jeweils weitreichender Wirkung bedingt. Dies steht im Gegensatz zu früheren Vermutungen und zeigt, daß die Ausbildung von reproduktiven Isolationsmechanismen und damit die Entstehung biologischer Arten als Folge nur weniger Mutationsschritte, also innerhalb sehr kurzer Zeit denkbar ist. Darüber hinaus zeigt dieses Beispiel, daß auffällige morphologische Veränderungen durch wenige Mutationen verursacht werden können. Eine ähnliche, wenn auch nicht so dramatische Situation ist bei den Blütenfarben der Gattung *Geum* (Nelkenwurz, Familie Rosaceae) anzutreffen (GAJEWSKI 1957).

BRADSHAW und Mitarbeiter machen Vorschläge, wie ausgehend von der von Hummeln bestäubten *Mimulus lewisii* durch drei aufeinanderfolgende Mutationsschritte die vogelblütige *Mimulus cardinalis* entstanden sein könnte. 1. Die Karotinoide werden nicht auf die Saftmale beschränkt, sondern auf die gesamte Blüte verteilt. Dadurch wird die

Attraktivität für Bestäuber zugunsten der Kolibris verschoben. 2. Die Nektarmenge wird erhöht und bietet somit eine bessere Belohnung für die Vögel. 3. Der Griffel wird verlängert und bewirkt so eine bessere Effektivität der Bestäubung.

Großer Vorteil der Methode ist, daß die grundsätzliche Möglichkeit besteht, experimentell zu testen, inwieweit die mutmaßlichen Stadien der Mikroevolution von den fraglichen Bestäubern angenommen werden und entsprechend überlebensfähig sind.

Man darf wohl davon ausgehen, daß diese unauffällig erscheinenden, aber in ihrer Aussagekraft für die Evolutionsforschung bedeutungsvollen Untersuchungen weitere nach sich ziehen werden. Die Anwendung der neuen genetischen Kartierungsmethode macht dies möglich, und die partielle Testbarkeit vermuteter Abläufe ist ein gewaltiger Vorteil. Vogelbestäubung gibt es übrigens in der nordamerikanischen Flora bei 18 Familien und 39 Gattungen, und man nimmt jeweils an, daß dieser Bestäubungstyp von Bienen/Hummel-Bestäubung abzuleiten ist.

Für die Grundtypenbiologie sind die Untersuchungen an *Mimulus* und die hoffentlich bald folgenden Arbeiten mit ähnlicher Methodik ebenfalls von größter Bedeutung. Aus Sicht des Grundtypmodells sind die vorgelegten Ergebnisse und ihre Interpretationen durch BRADSHAW et al. geradezu zu erwarten. Denn im Rahmen dieses Modells wird davon ausgegangen, daß die ursprünglichen Populationen genetisch polyvalent waren, das heißt über ein Potential von Allelen mit deutlich unterschiedlichen Wirkungen verfügten. Diese könnten dann durch entsprechende Auswahl und Umkombination

innerhalb weniger Generationen völlig verschiedene Phänotypen liefern. Genauso kann man die *Mimulus*-Ergebnisse sehen, wobei als Quelle für die unterschiedlichen Phänotypen nicht an neu entstehende Mutationen, sondern an bereits vorhandene Allele zu denken wäre. Tatsächlich können ja im geschilderten Beispiel der beiden *Mimulus*-Arten alle Unterschiede im Blütenbau durch allele Zustände von Genen erklärt werden. Allerdings muß auch im Rahmen des Grundtypmodells die Frage vorerst offenbleiben, ob bei 8 verschiedenen Merkmalspaaren und eventuell teilweise niedrigen Allelfrequenzen eine schnelle Umkombination möglich ist. Andernfalls müßte man Zwischenformen postulieren, die überlebensfähig waren, obwohl sie nicht optimal an einen der beiden möglichen Bestäuber angepaßt waren. Auch aus dieser Sicht ist mit Spannung zu erwarten, welche Überlebensfähigkeit die von BRADSHAW und Mitarbeitern im Rahmen ihres Modells angenommenen Zwischenstufen haben werden.

Herfried Kutzelnigg

## Literatur

- BRADSHAW Jr HD, WILBERT SM, OTTO KG & SCHEMSKE DW (1995) Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). *Nature* 376, 762-765.
- COYNE JA (1995) Speciation in monkeyflowers. *Nature* 376, 726-727.
- GAJEWSKI W (1957) A cytogenetic study in the genus *Geum* L. *Monogr. Bot.* 4, 1-416.

# Komplexe Symbiose zwischen Pilz und Landpflanze im Unterdevon

Die meisten heutigen Bedecktsamer (Angiospermen), einige Nacktsamer (Gymnospermen) sowie einige Farne, Moose und Schachtelhalme leben in einer hochspezialisierten Symbiose mit Pilzen aus der Ordnung der Endogonales (Zygomyceten). Sie wird als „vesikulär-arbuskuläre Mycorrhiza“ (kurz: VAM) bezeichnet (Übersicht in WERNER 1987). Es handelt sich um eine intrazelluläre Symbiose (Abb. 1). Dabei dringen Hyphen (Zellfäden) des Pilzes (Mikrosymbiont) durch die Zellwand der Wurzelzellen der Wirtspflanze (Makrosymbiont) hindurch und bilden innerhalb der Wirtszelle Vesikel (geschwollene Pilzhypen) und Arbuskeln (bäumchenartige, feine Verzweigungen von Hyphen) aus. Dabei wird aber die Zellmembran der

Wirtszelle nicht zerstört. Durch solche Bildungen wird die Fläche der Wirtszellmembran um etwa das Dreifache erhöht.

Symbiosen sind durch Vorteile für beide Partner gekennzeichnet. Der auf eine organische Kohlenstoffquelle angewiesene („heterotrophe“) Mikrosymbiont nimmt bei der VAM-Symbiose photosynthetisch gebildete Kohlenhydrate aus der Pflanze auf. Für die Pflanze ist das in aller Regel unproblematisch, weil Lichtenergie und CO<sub>2</sub> im Überschuß vorhanden sind. Pflanzen sind eher durch die Aufnahme von Mineralstoffen (Phosphate, Stickstoff, Spurenelemente) im Wachstum limitiert. Durch die außerordentlich große Fläche der Zellmembran der Mikrosymbionten-Zellfäden, welche außerhalb