

Eine Erde voller Arten

Darwins Vermächtnis in der heutigen Evolutionsbiologie

von **Bruno Streit,**
Markus Pfenninger
und **Klaus**
Schwenk

Das Besondere am Planeten Erde sind seine Belebtheit und sein großer Artenreichtum. Viele Phänomene, die Charles Darwin bereits vor 150 Jahren beschäftigten, geben auch heutigen Evolutionsforschern noch Rätsel auf. Hier bringt die Anwendung molekulargenetischer Techniken zunehmend Licht in das Dunkel.

Die zur Zeit Darwins beherrschende Frage war, ob biologische Arten – also die Kategorien, in die wir Menschen unsere belebte Umwelt intuitiv einteilen – veränderlich sind, oder ob sie unverändert so fortbestehen, wie sie von einem Schöpfer geschaffen wurden. Die Naturforscher jener Zeit waren sich bereits weitgehend darin einig, dass Arten sich verändern; lediglich über den Mechanismus, der diesen Prozess antreibt, war man sich nicht im Klaren.

Es ist das große Verdienst Darwins, im Prinzip der natürlichen Selektion den grundlegenden Evolutionsmechanismus erkannt zu haben, der seither in un-

Bei der in Europa verbreiteten und schon Darwin bekannten Flussmützenschnecke herrschte immer wieder Uneinigkeit über die Einteilung der Art. Zeitweise wurde sie als eine einzige, sehr formenreiche Sammelart *Ancylus fluviatilis* betrachtet, zeitweise aber auch als eine große Zahl unterschiedlicher Arten. Unsere molekulargenetischen Analysen zeigten, dass wir mindestens vier sehr distinkte Arten innerhalb Europas unterscheiden können, die seit Langem verwandtschaftlich getrennt sind (Pfenninger et al. 2003). Die mützenförmige Schalenform ist in der Evolution verschiedener Schnecken-gruppen im Übrigen unabhängig mehrfach entstanden (Albrecht et al. 2004).



zähligen Beobachtungen und Experimenten bestätigt wurde. Die Evolutionstheorie erklärt aber nicht nur die Artenvielfalt, sondern sie ist für die gesamte Biologie von grundlegender Bedeutung. In fast allen biologischen Disziplinen – zum Beispiel der Ökologie, Ethologie und Biodiversitätsforschung – stehen Arten im Mittelpunkt der Betrachtung (Streit & Städler 1997). Dies ist Grund genug, sich näher mit dem Begriff der Art zu befassen.

Streit um die Definition der Art

Im Gegensatz zu höheren systematischen Kategorien wie Gattung, Familie oder Ordnung, die eher das menschliche Bedürfnis nach übersichtlichen Kategorien widerspiegeln, stellt die Art nach überwiegender Meinung eine fundamentale biologische Kategorie dar. Man sollte also meinen, dass unter Biologen Einigkeit darüber herrscht, was unter einer Art zu verstehen ist und wie man sie von anderen Arten abgrenzt. Kurioserweise gibt es aber kaum einen Streit in der Geschichte der Biologie, der so lange und heftig tobt wie der um das »richtige« Artkonzept. Selbst Darwin war sich offenbar der Schwierigkeiten eines universellen Artbegriffs bewusst, denn er drückte sich sogar in seinem Hauptwerk »Von der Entstehung der Arten« um die Definition seines zentralen Untersuchungsgegenstandes.

Wie kommt es zu solchen Schwierigkeiten bei der Artabgrenzung? Ein Grund dafür ist, dass Arten – im Gegensatz zu übersichtlichen fundamentalen Einheiten wie Genen, Zellen oder Individuen – von einem menschlichen Beobachter praktisch nie als Ganzes zu erfassen sind. Denn eine Art besteht aus meist sehr vielen Individuen, die oft über große geografische Gebiete verteilt vorkommen und deren verbindende Eigenschaft nicht offensichtlich ist. Außerdem gehört zur Abgrenzung der Arten auch die zeitliche Dimension: Durch ökologische und evolutionäre Prozesse entstehen Arten, verändern sich und sterben aus. Und das in Zeiträumen, die normalerweise die Lebensspanne der

Charles Darwin und die Evolutionstheorie

Charles Robert Darwin (1809–1882) gilt zusammen mit Alfred Russel Wallace (1823–1913) als Begründer der modernen Evolutionstheorie und ist damit einer derjenigen Wissenschaftler, die Naturwissenschaft und Gesellschaft nachhaltig beeinflussten.

Seine Hypothesen bilden die Grundlage der Theorie, die Wallace später als Darwinismus bezeichnete. Sie fußen auf der Erkenntnis, dass die Veränderungen der organismischen Welt im Laufe der Erdgeschichte allmählich vor sich gegangen sind und dass wir die Prozesse der Veränderung auch heute noch erkennen können. Er war vom Prinzip des Aktualismus überzeugt, das seit dem Erscheinen des modernen Geologie-Lehrbuchs von Charles Lyell (1830/33) auch in den Erdwissenschaften Einzug gehalten hatte.

Darwin beobachtete, dass bei allen Arten grundsätzlich mehr Nachkommen produziert wurden, als später zur Fortpflanzung gelangten, und dass eine erhebliche biologische Variation in den Nachkommen auftreten konnte. Er folgerte, dass ein Ausleseprozess (eine Selektion) in der Weise wirkte, dass die jeweils erfolg-

reichsten Individuen (diejenigen mit der größten biologischen Fitness) die größte Wahrscheinlichkeit haben, ihre Erbinformation an die Folgegeneration weiterzugeben. Heutige biologische Arten waren demzufolge auch alle Abkömmlinge früherer Arten, was auch die Grundlage der Deszendenztheorie war.

Viele Fragen waren zur Zeit Darwins noch nicht zu beantworten. Die genetischen Experimente eines Gregor Mendel waren noch nicht gemacht worden, und die stoffliche Grundlage der Vererbung war erst recht unbekannt. Dennoch konnte Darwin aufgrund seiner konsequenten Beobachtung und seiner Schlussfolgerungen die prinzipiell richtigen Schlüsse ziehen. Sie bilden die Grundlage zu den heutigen spezifischen Fragestellungen und Forschungsthemen der Evolutionsbiologie.



menschlichen Beobachter um ein Vielfaches übersteigen. Es liegt demnach in der schon von Darwin erkannten Natur der Arten, dass sie keine unveränderlichen, jederzeit und überall klar erkennbaren kategorischen Einheiten sind, sondern räumlich und zeitlich variabel mit gegebenenfalls unscharfen Rändern.

Einen Evolutionsbiologen verwundert es also nicht, dass die Abgrenzung von Arten manchmal problematisch ist und nicht immer die klaren Antworten liefert, die von Ökologen, Taxonomen, Naturschützern und anderen gewünscht werden. Andererseits werfen oft genau diese umstrittenen Fälle ein Licht auf jene evolutionären Prozesse, welche für die beobachtete biologische Vielfalt verantwortlich sind. Daher sind sie für Evolutionsbiologen wichtige Forschungsobjekte.

Anders als im Bestimmungsbuch

Ein weiterer Grund, weshalb es schwierig ist, Arten voneinander zu unterscheiden, ist, dass wir dazu tendieren, optische Unterschiede (oder deren Fehlen) bei der Arteinteilung übermäßig stark zu bewerten. Das wird besonders bei den sogenannten »kryptischen Arten« deutlich, bei denen es sich um zwei oder mehr eigentlich gut voneinander abgegrenzte Arten handelt, die aber aufgrund ihres ähnlichen oder identischen Erscheinungsbildes als eine einzige Art klassifiziert worden sind. Auch Darwin beschäftigte sich in seinen Arbeiten über die Entenmuscheln (eine Gruppe der Krebstiere) mit diesem Phänomen. Wie wir kürzlich in einer Literaturstudie zeigen konnten, sind kryptische Arten entgegen aller Erwartungen in allen Tiergruppen und Lebensräumen etwa gleich häufig (Pfenninger & Schwenk 2007).

Wie können wir Arten und die Artbildung erforschen, obwohl es keine allgemein akzeptierte Definition dafür gibt? Da wir insbesondere am Verständnis der evolutionären und ökologischen Prozesse interessiert sind, die zur Entstehung und Verbreitung von Biodiversität führen, verfolgen wir einen integrierten, pragmatischen Ansatz. Dazu sammeln wir viele Individuen der fraglichen Art(en) über das gesamte Verbreitungsgebiet und charakterisieren sie genetisch, morphologisch und anatomisch. Je nach Fall erheben wir relevante ökologische, klimatische und/oder edaphische (den Boden betreffende) Informationen über die Fundorte und führen gegebenenfalls ökologische und Fortpflanzungsexperimente durch.

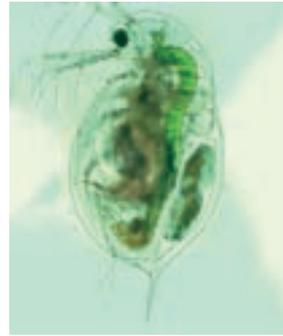
Nach einer komplexen statistischen und populationsgenetischen Auswertung der Daten werden für ge-

Crustaceenarten der Gattung *Daphnia* (Wasserfloh) hybridisieren häufig untereinander, und deren Nachkommen sind unter bestimmten Umweltbedingungen den Elternarten überlegen (höhere Überlebens- und Reproduktionsraten). Darüber hinaus sind die Hybriden fruchtbar, wodurch sich die Arten teilweise vermischen. Dieser Prozess kann zum Genfluss zwischen Arten führen (Introgression) und neue evolutionäre Linien hervorbringen (Schwenk et al. 2008).

wöhnlich die Grenzen zwischen den unabhängig voneinander evoluiierenden Arten deutlich. Zum Leidwesen der Taxonomen stimmen diese aber vielfach nicht mit den traditionellen Einteilungen überein, die auch in Bestimmungswerken zu finden sind. Dafür erlauben die umfassenden Untersuchungen aber unter Umständen, dass wir auf die evolutionären und ökologischen Prozesse schließen können, die zur Aufspaltung der Art geführt haben. Zusätzlich können wir abschätzen, wann und wo sich die Artbildung abgespielt hat. Auf diese Weise haben wir die Artgrenzen bei mehreren systematisch umstrittenen Gruppen von Land- und Süßwasserschnecken, Muscheln, Wasserflöhen, Zuckmücken und Süßwasserkrabben fundiert erfasst.

Schnelle Arterkennung

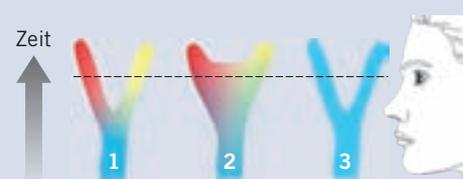
Doch nicht immer ist es möglich, derart aufwendige Untersuchungen durchzuführen. In vielen Bereichen wie der Ökologie, der Klimafolgenforschung oder im angewandten Bereich, beispielsweise beim Zoll, wo es um die schnelle Erkennung geschützter Arten geht, ist eine einfache und auch von Nicht-Spezialisten an-



Artenbildung

Schematische Darstellung verschiedener Artbildungen in Form stammesgeschichtlicher Bäume. Die Farben repräsentieren das Ausmaß der morphologischen Unterschiede. Die gestrichelte Linie deutet die Beobachtung der genetischen und morphologischen Unterschiede zu einem bestimmten Zeitpunkt an. Der erste Stammbaum zeigt die gleichzeitige Vergrößerung der genetischen und morphologischen Unterschiede. Im zweiten Stammbaum gibt es eine Hybrid-

sierung zwischen den auseinanderdriftenden Arten, so dass sie genetisch nicht vollständig voneinander isoliert sind. Der dritte Stammbaum stellt kryptische Arten dar. Sie sind zwar genetisch verschieden, aber morphologisch gleich.



Ausgewählte Literatur

Albrecht, C., Wilke, T., Kuhn, K., Streit, B. (2004) <i>Convergent evolution of shell shape in freshwater limpets: the African genus Burnupia</i> Zoological Journal of the Linnean Society 140: 577–588.	driven range dynamics in the freshwater limpet <i>Ancylus fluviatilis</i> (<i>Pulmonata</i> , <i>Basommatophora</i>) Journal of Biogeography 35: 1580–1592.	taxonomy and barcoding for the inference of larval community structure in morphologically cryptic <i>Chironomus</i> (<i>Diptera</i>) species Molecular Ecology 16: 1957–1968.	homogeneously distributed among biogeographical regions BMC Evolutionary Biology 7: 121.	among cryptic evolutionary lineages in freshwater limpets of the nominal form-group <i>Ancylus fluviatilis</i> (<i>O. F. Müller</i> , 1774) Molecular Ecology 12: 2731–2745.	hybridization in <i>Daphnia</i> Hydrobiologia 442: 67–73.	ciety B. Vol. 363: 2805–2961.
Cordellier, M., Pfenninger, M. (2008) <i>Climate-</i>	Pfenninger, M., Nowak, C., Kley, C., Steinke, D., Streit, B. (2007) <i>Utility of DNA</i>	Pfenninger, M., Schwenk, K. (2007) <i>Cryptic animal species are</i>	Pfenninger, M., Staubach, S., Albrecht, C., Streit, B., Schwenk, K. (2003) <i>Ecological and morphological differentiation</i>	Schwenk, K., Bijl, M., Menken, S. B. J. (2001) <i>Experimental interspecific</i>	Schwenk, K., Brede, N., Streit, B. (2008, Guest Editors) <i>Hybridization in Animals – Extent, Processes and Evolutionary Impact</i> Philosophical Transactions of the Royal So-	Streit, B., Städler, T., Lively, C. M. (1997), Eds. <i>Evolutionary Ecology of Freshwater Animals. Concepts and Case Studies</i> Experientia Supplementum Vol. 82; Birkhäuser, Basel & Boston.

Die Süßwasserschnecke *Radix balthica* hat ihr Verbreitungsgebiet im Laufe der Erdgeschichte immer wieder den klimatischen Gegebenheiten, insbesondere den Eis- und Zwischeneiszeiten, angepasst. Orte, an denen die Art von uns durch DNA-Barcoding nachgewiesen wurde, sind auf der Karte durch schwarze Punkte markiert. Dar- aus wurde eine Abschätzung der heutigen Artverbreitung (dunkelgrün) durch Umwelt- nischenmodellierung erstellt. Momentan ist *Radix balthica* im Zuge des Klimawandels dabei, den Norden Skandinaviens zu erobern. Auf welche Weise dies geschieht, un- tersuchen wir im Rahmen des neu- en LOEWE-For- schungszentrums »Biodiversität und Klima«.



wendbare Methode gefragt. Deshalb beschäftigen wir uns auch mit der Entwicklung der automatischen molekularen Identifikation durch das »DNA-Barcoding«, das ähnlich den Strichcodes im Supermarkt eine »Art-Identifikation« erlaubt. Diese Methode ermöglicht es, ein Individuum aus einer biologischen Probe, zum Beispiel aus dem Schlamm eines Gewässers, aufgrund einer oder weniger kurzer Gen-Sequenzen (den »Barcodes«) zuverlässig und vom Beobachter unabhängig einer Art zuzuordnen (Pfenninger et al. 2007). Dieser Ansatz hat sich bewährt, denn die Zahl der Proben in der Biodiversitätsforschung nimmt ständig zu, während die Zahl taxonomisch geschulter Fachleute rückläufig ist. Auch kryptische Arten kann man so »enttarnen«.

Die natürliche Vermischung der Arten

Trotz der Verwendung von hochauflösenden molekulargenetischen Methoden finden sich immer wieder Pflanzen und Tiere, die sich nicht eindeutig einer Art zuordnen lassen. Dies resultiert aber nicht aus einer Unzulänglichkeit der Methode, sondern diese Organismen sind häufig das Ergebnis einer Verpaarung von verschiedenen Arten, sogenannte »zwischenartliche Hybride«. Beispiele hierfür hat schon Darwin ausführlich besprochen. Allerdings maß er diesem Phänomen keine große Bedeutung bei, da die meisten Wirbeltierhybride, etwa die Mehrzahl der Maultiere, steril sind. Unsere Literaturstudie über Veröffentlichungen

der letzten 25 Jahre zeigt jedoch, dass Hybriden, ähnlich den kryptischen Arten, häufiger vorkommen als vermutet und in allen Tiergruppen ungefähr gleich häufig auftreten. Darüber hinaus sind viele Hybride nicht oder nicht generell steril und können so zur Entstehung neuer evolutionärer Linien beitragen. Da dies in wenigen Generationen abläuft, können evolutionäre Prozesse, wie Selektion und Anpassung, experimentell besonders gut untersucht werden. Aus diesem Grund wurde die Erforschung natürlicher Hybride ein zentrales Arbeitsgebiet der Evolutionsbiologie (Schwenk et al. 2008). Wir sind insbesondere im Bereich der Wasserflöhe, aber auch der Muscheln und Schnecken tätig.

Evolutionäre Reise durch Zeit und Raum

Zu den entscheidenden Anstößen für Darwins Theorie gehörte die Beobachtung, dass Individuen einer Art in verschiedenen Regionen ihres Verbreitungsgebietes unterschiedlich sein können. Heute können wir aufgrund der geografischen Verteilung von genetischer Variabilität die Geschichte einer Art mit erstaunlicher Präzision rekonstruieren. Unsere Arbeitsgruppe ist führend, wenn es um das Problem geht, mit dieser Methode herauszufinden, wie Arten auf Klimaveränderungen reagieren. Auch die Vorhersage künftiger Entwicklungen ist möglich (Cordellier & Pfenninger 2008).

Arten sind aber nicht nur geografisch, sondern auch zeitlich veränderlich. So können manche im Süßwas-

Die Autoren

Prof. Dr. Bruno Streit, 60, ist seit 1985 an der Goethe-Universität und lehrt und forscht am Institut für Ökologie, Evolution und Diversität. Schwerpunkte seiner Arbeiten sind Aspekte der Ökologie, insbesondere der Gewässerökologie und der Evolutionsökologie, eine Ausrichtung, die evolutionsbiologische Prinzipien zur Erklärung ökologischer Phänomene zu Hilfe nimmt. Früh entwickelte er mit seiner Gruppe das hierzu benötigte molekulargenetische Rüstzeug für Analysen an Tierpopulationen. Er arbeitete schon in den 1990er Jahren über die in Süßwassertieren verbreitete Hybridisierung zwischen Arten und deren mögliche Bedeutung für die Evolution von Wasserschnecken. Ebenfalls schon damals verwies er auf die grundlegende Bedeutung tierischer Invasoren in Mitteleuropa.

Beide Aspekte finden in der aktuellen Biodiversitätsdiskussionen breite Beachtung.

Privatdozent Dr. Klaus Schwenk, 45, ist Evolutionsbiologe am Institut für Ökologie, Evolution und Diversität. Er entwickelt genetische Methoden zur Identifikation von kryptischen und hybridisierenden Tierarten. Zentrale Themen seiner Arbeiten sind zum einen die ökologische Genetik und zum anderen der Schutz der biologischen Vielfalt. Er beschäftigt sich hierbei mit den Auswirkungen anthropogen bedingter Umweltveränderungen auf lokale Populationen. Aktuelle Projekte – im Rahmen des neuen Forschungszentrums »Biodiversität und Klima« – zielen darauf, die Anpassung an die globale Erderwärmung zu rekonstruieren.

Privatdozent Dr. Markus Pfenninger, 41, ebenfalls am Institut für Ökologie, Evolution und Diversität, ist seit 1. August 2008 Leiter des molekular-ökologischen Labors am LOEWE-Forschungszentrum »Biodiversität und Klima«. Ihn interessieren Prozesse, die Biodiversität in Raum und Zeit strukturieren, wobei klimatische Veränderungen und deren Auswirkungen auf Arten und Gemeinschaften im Zentrum der Arbeit stehen. Zu diesem Zweck arbeitet er hauptsächlich auf den Gebieten der Abgrenzung und molekularen Identifikation von Arten sowie der statistischen Phylogeografie. Die Fragestellungen untersucht er an so diversen Taxa wie Land- und Süßwasserschnecken, Insekten und Krebsen.

streit@bio.uni-frankfurt.de
<http://www.bio.uni-frankfurt.de/ee>

k.schwenk@bio.uni-frankfurt.de
<http://user.uni-frankfurt.de/~kschwenk/>

pfenninger@bio.uni-frankfurt.de
<http://user.uni-frankfurt.de/~markusp/>

serplankton lebende Kleinkrebse Dauereier produzieren, die auf den Boden von Seen herabsinken, um ungünstige Zeiten zu überdauern. Wir nutzen diese biologischen Archive, indem wir Dauereier von Wasserflößen aus verschiedenen Zeitpunkten des letzten Jahrhunderts »wiedererwecken« und sie mit deren heute vorkommenden Nachkommen genetisch und biologisch vergleichen. Durch solche Arbeiten haben wir dokumentiert, wie sich durch den Einfluss des Menschen – etwa durch Phasen der Überdüngung von Gewässern im 20. Jahrhundert – die Zusammensetzung der Arten verändert hat und wie sich die Genome der Organismen evoluiert haben (Schwenk et al. 2001). Laufende Projekte in Kooperation mit dem neu gegründeten Frankfurter Forschungszentrum »Biodiversity and Climate« werden sich natürliche und museale Archive zu nutzemachen, um die Auswirkungen des globalen Klimawandels auf die Tier- und Pflanzenwelt zu erforschen.

Wo stehen wir heute?

Wie zu Zeiten von Charles Darwin steht auch für die heutige Evolutionsbiologie das Verständnis der evolutionären Veränderung von Arten im Zentrum des Interesses. Da sich unsere Umwelt durch die Invasion »fremder« Arten (Neobiota) und den globalen Klimawandel rapide verändert, sind Erkenntnisse über die Entstehung und Verbreitung von Biodiversität von akuter Bedeutung. Dabei sind kryptische Arten und Hybridarten, obwohl lange Zeit lediglich als »taxonomische Probleme« und Sonderfälle betrachtet, für die Forschung von besonderer Bedeutung, denn diese »Seiteneffekte« der Evolution ermöglichen es, den »Regelfall« zu verstehen. Diese »Problemfälle« sind somit weder das Ergebnis unserer unvollkommenen Wahrnehmung noch ein biologisches Randphänomen, sondern ein Beweis für die stetige evolutionäre Veränderung unserer Umwelt. ♦

Wo wächst die Palmyrapalme?

Mit Satellitendaten praxistaugliche Verbreitungskarten erstellen



Die äthiopische Palmyrapalme (*Borassus aethiopum*) mit einer Wuchshöhe von bis zu 30 Metern gehört zu den größten afrikanischen Palmenarten. ■ Ihr Erhalt ist für die Menschen in Benin und Burkina Faso von großer Bedeutung, denn sie stellen aus den Blättern der Palme Matten, Körbe und Hüte her. Die melonengroßen, glänzend orangen Früchte sind essbar. ■ Inzwischen geht das Verbreitungsgebiet dieser wichtigen Nutzpflanze stark zurück. Ursache ist die Zerstörung flussbegleitender Galeriewälder, in denen die Palme heimisch ist. Die Palmyrapalme ist kein Einzelfall: Weltweit ist die Biodiversität inzwischen durch menschliche Eingriffe bedroht. Um besonders schützenswerte Gebie-

■ Abendstimmung am Rand eines westafrikanischen Feuchtwaldes. Im Gegenlicht die äthiopische Palmyrapalme (*Borassus aethiopum*), deren Blätter zur Herstellung von Matten, Körben und Hüten dienen. Das Verbreitungsgebiet dieser wichtigen Nutzpflanze geht zurück. Hochauflösende Verbreitungsmodelle können dabei helfen, diese Art langfristig zu erhalten und nachhaltig zu nutzen.

te auffinden zu können, bedarf es zunächst einer detaillierten Erfassung der verschiedenen Tier- und Pflanzenarten und ihrer Lebensräume in Verbreitungskarten. Hier können Satellitendaten wertvolle Hilfe leisten.

Traditionell zeichnen Biodiversitätsforscher auf, wo sie eine Art finden und welche Bedingungen dort herr-