

Inhalt

Vorwort	V
1 Einleitung	1
1.1 Themen der Evolutionsforschung	1
1.2 Geschichte der Evolutionsforschung	2
1.2.1 Entwicklung vor Darwin	3
1.2.2 Darwin und Darwinismus	4
1.2.3 Evolution der Evolutionstheorie	6
1.2.4 Kreationismus	7
2 Evolutionstheorie	9
2.1 Grundlagen	9
2.2 Artbegriff	11
2.3 Grundlagen der Populationsgenetik	13
2.4 Evolutionsfaktoren	15
2.4.1 Mutationen	15
2.4.2 Populationsbiologie der Mutationen	19
2.4.3 Rekombination	20
2.4.4 Selektion	21
2.4.4.1 Formen der Selektion	23
2.4.4.2 Populationsbiologie der Selektion	26
2.4.4.3 r- und K-Selektion	30
2.4.4.4 Ebenen und Komponenten der Selektion	32
2.4.5 Genfluss	35
2.4.6 Gendrift (Allelendrift)	37
2.4.7 Genetische Separation	39
2.5 Auswirkungen der Selektion und Zusammenwirken mit anderen Faktoren	40
2.5.1 Genetische Last (Bürde)	40
2.5.2 Polymorphismen	41
2.5.2.1 Balancierter Polymorphismus (Heterosis)	43
2.5.2.2 Adaptiver Polymorphismus	44
2.5.2.3 Frequenzabhängiger Polymorphismus	44
2.5.3 Neutrale Evolution	45
2.5.4 Fitness und adaptive Landschaft	46
2.5.4.1 Modelle adaptiver Landschaften	46
2.5.4.2 Theorie der Gleichgewichtsverlagerung	48
2.5.4.3 Populationsbiologie der Fitness-Landschaft	48
2.5.5 Abhängigkeit der Evolution von Populationsgröße und -aufbau	50
2.5.6 Haplotypen, Genkopplung und Quantitative Trait Loci (QTL)	51
2.5.7 Genetische Assimilation; Phänokopien	52
2.5.8 Anpassungen	53

2.5.8.1	Einnischung	54
2.5.8.2	Analogie und Konvergenz	55
2.5.8.3	Regression und Rudimentation	56
2.5.8.4	Tarn- und Warntrachten	58
2.5.9	Selektion und Fortpflanzung	62
2.5.9.1	Sexuelle Selektion	62
2.5.9.2	Evolution der Fortpflanzungsformen	64
2.5.9.3	Genomischer Konflikt; Meiotic drive	66
2.6	Artbildung	67
2.6.1	Rassenbildung	68
2.6.2	Möglichkeiten und Formen der Artbildung (Speziation)	70
2.6.2.1	Isolationsmechanismen	75
2.6.2.2	Klassifikationen der Artbildung	77
2.6.2.3	Allopatrische Artbildung	77
2.6.2.4	Parapatrische Artbildung	80
2.6.2.5	Sympatrische Artbildung	80
2.6.2.6	Artbildungsraten	84
2.6.3	Introgression	86
2.7	Regeln und Rahmenbedingungen der Evolution	88
2.7.1	Beschränkungen (Randbedingungen) und Interdependenz	89
2.7.2	Rekapitulation und Biogenetische Regel	90
2.7.3	Unumkehrbarkeit: Dollosche Regel	91
2.7.4	Größenveränderungen und Allometrie	93
2.7.5	Heterochronie	95
2.7.6	Coevolution	96
2.8	Transspezifische Evolution	99
2.8.1	Belege für die transspezifische Evolution	99
2.8.2	Ursachen der transspezifischen Evolution	107
2.8.3	Evolutive Trends	108
2.8.4	Faktoren der transspezifischen Evolution	109
2.8.4.1	Präadaptation	109
2.8.4.2	Mehrfachfunktionen und Funktionswechsel	112
2.8.4.3	Zwischenartliche Kooperation (Symbiose, Mutualismus)	114
2.8.4.4	Integration	116
2.8.5	Adaptive Radiation	117
2.8.6	Grenzen der transspezifischen Evolution	125
2.8.7	Evolutionsökologie	126
2.9	Soziobiologie	128
2.9.1	Verwandtschaftsselektion und Gesamtfitness	129
2.9.2	Geschlechterbeziehungen und Paarungssysteme	130
2.9.3	Eltern-Kind-Konflikt	131
2.9.4	Evolutionsstabile Strategien (ESS)	132
3	Molekulare Evolution	135
3.1	Molekularbiologische Grundlagen	135

3.1.1	DNA	136
3.1.2	Transkription; RNA	136
3.1.3	Genetischer Code; RNA-Editierung	138
3.1.4	Translation	139
3.1.5	Genregulation	139
3.2	Organisation des Genoms	140
3.2.1	Menschliches Genom als Beispiel eines Eukaryoten-Genoms	140
3.2.2	Genfamilien	141
3.2.3	Homologie auf molekularer Ebene	144
3.2.4	Mutationen; Zunahme der DNA-Menge	145
3.2.4.1	Genmutationen	145
3.2.4.2	Genduplikationen	146
3.2.4.3	Genkonversion	148
3.2.4.4	Umlagerungen und Indels	148
3.2.5	Horizontaler (lateraler) Gentransfer	148
3.2.6	Komponenten des Genoms und ihre Bedeutung in der Evolution	150
3.2.6.1	Codierende DNA	150
3.2.6.2	Nichtcodierende DNA	153
3.3	Regulatorische RNA	155
3.4	Prinzipien der molekularen Evolution	156
3.4.1	Sequenzübereinstimmungen	156
3.4.2	Molekularbiologie der neutralen Evolution	158
3.4.3	Evolution der Regulationsmuster	159
3.4.4	Genome und Stoffwechselnetze	160
3.4.5	Genetische Pufferung	161
3.5	Protein-Evolution	161
3.5.1	Proteindomänen, Proteinfamilien, Proteinfaltungsgruppen	161
3.5.2	Evolutionsrate und Evolutionsverlauf bei Proteinen	163
3.6	Molekulare Uhr	164
3.6.1	Untersuchungen an Proteinen	164
3.6.2	Molekulare Evolutionsraten	165
4	Stammesgeschichte	168
4.1	Stammesgeschichtsforschung als Homologieforschung	168
4.1.1	Homologien in Anatomie und Morphologie	169
4.1.2	Homologie von Parasiten	171
4.1.3	Homologien in der Ontogenese	172
4.1.4	Homologien im Verhalten	173
4.1.5	Biochemische Homologien	173
4.1.6	Homologien von Nucleinsäuren und Proteinen	174
4.1.7	Morphodynamik	175
4.2	Altersdatierung	176
4.2.1	Relative Altersdatierung	177
4.2.1.1	Chrono- und Biostratigraphie	177
4.2.1.2	Eventstratigraphie	178

4.2.1.3	Isotopenstratigraphie	178
4.2.2	Absolute Altersdatierung	179
4.2.2.1	Radiometrie	179
4.2.2.2	Dendrochronologie	181
4.2.2.3	Magnetostratigraphie	181
4.2.2.4	Weitere Verfahren	181
4.3	Aufstellung von Stammbäumen	182
4.3.1	Verfahren der Systematik	184
4.3.2	Cladistik	186
4.3.3	Probleme der Cladistik	187
4.3.4	Evolutionsbiologische Systematik	189
4.3.5	Ranghöhe von Taxa	189
4.3.6	Molekularbiologische Stammbaumforschung	189
4.3.6.1	Übersicht über die Methoden	189
4.3.6.2	Gewinnung eines molekularen Cladogramms	192
4.3.6.3	Beispiele für die verschiedenen Verfahren der molekularen Stammbaumanalyse	194
4.3.6.4	Untersuchung von DNA aus Fossilien	198
4.3.6.5	Ergebnisse molekularer Evolutionsforschung (an Beispielen)	198
4.3.6.6	Phylogeographie	202
4.3.6.7	Regulationssysteme	204
4.3.6.8	Evolutionsexperimente	205
4.3.7	Tree of Life	206
4.3.7.1	Prokaryota	206
4.3.7.2	Eukaryota (außer Metazoa)	207
4.3.7.3	Metazoa	214
4.4.	Folgerungen aus der Stammbaumforschung	218
4.4.1	Verlaufsmuster der Evolution	218
4.4.2	Geschwindigkeit der Evolution	219
4.4.2.1	Evolutionsraten	219
4.4.2.2	Ursachen der Veränderungen der Evolutionsgeschwindigkeit	222
4.4.3	Gradualismus und Punktualismus	223
4.4.4	Lebende Fossilien	227
4.4.5	Extinktion (Aussterbe-Ereignisse)	229
4.4.5.1	Gewöhnliche Extinktionsereignisse (Hintergrund-Extinktion)	229
4.4.5.2	Massenextinktion	230
4.4.6	Höherentwicklung	233
4.4.7	Evolution und Optimierung	235
4.4.7.1	Optimierung als Aufwandsminimierung	236
4.4.7.2	Optimierung und Anpassung	237
4.4.7.3	Evolutionsstrategien	238
4.4.8	Evolutionäre Entwicklungsbiologie („Evo-Devo“)	239
4.4.8.1	Homöotische Gene, insbesondere Hox-Gen-Cluster	240
4.4.8.2	Dorsiventralität bei Metazoen	244
4.4.8.3	Augenentwicklung	244

4.4.8.4	Segmentierung	245
4.4.8.5	Netzwerke der Entwicklungsgene	245
4.4.8.6	Homologie-Problem	247
5	Entstehung und Gang des Lebens auf der Erde	249
5.1	Physikalische (kosmische) Evolution	249
5.1.1	Entstehung von Weltall und Materie	249
5.1.1.1	Elementarteilchen und Universum	249
5.1.1.2	Frühe Evolution des Weltalls	253
5.1.2	Entstehung der Galaxien, Sterne und der chemischen Elemente	255
5.1.3	Entstehung des Sonnensystems und der Erde	258
5.1.3.1	Sonnensystem	258
5.1.3.2	Entwicklung der Planeten	259
5.1.3.3	Erde und Erdmond	260
5.1.3.4	Impaktereignisse	262
5.1.4	Entwicklung der Erdkruste	262
5.1.5	Entstehung und Evolution der Erdatmosphäre	264
5.1.6	Faktoren der globalen Klimaentwicklung	266
5.1.6.1	Langfristig wirksame Faktoren	266
5.1.6.2	Verhältnisse im Ozean	267
5.1.6.3	Mittel- und kurzfristig wirksame Faktoren	268
5.2	Chemische Evolution	268
5.2.1	Organische Verbindungen im Universum	269
5.2.2	Organische Verbindungen in der frühen Entwicklung der Erde	270
5.2.3	Bildung biologisch wichtiger Moleküle auf der Erde	271
5.2.3.1	Entstehung kleinmolekularer Verbindungen	271
5.2.3.2	Entstehung der Stereoospezifität (Homochiralität)	274
5.2.3.3	Entstehung und Evolution des Stoffwechsels	275
5.2.3.4	Entstehung von Makromolekülen	278
5.2.4	Von der RNA-Welt zum Cenancestor	279
5.2.4.1	Hypothese der RNA-Welt	279
5.2.4.2	RNA-Protein-Welt	282
5.2.4.3	Entstehung des genetischen Codes	284
5.2.4.4	DNA und der Cenancestor	285
5.2.4.5	Entstehung von Gestalt	286
5.3	Biologische Evolution	287
5.3.1	Archaikum: Entstehung von Lebewesen und Evolution von Prokaryoten	287
5.3.1.1	Umweltbedingungen und Lebewesen im Archaikum	287
5.3.1.2	Fossilien im Archaikum	289
5.3.2	Proterozoikum: Entstehung von Eukaryoten und von Vielzellern	291
5.3.2.1	Altproterozoikum	291
5.3.2.2	Mittelproterozoikum: Zeitraum der Entstehung der Eukaryoten	292
5.3.2.3	Entstehung der Eukaryoten durch Cytosymbiose	292
5.3.2.4	Jungproterozoikum, Übersicht	297
5.3.2.5	Frühe Evolution der Vielzeller	298

5.3.2.6	Ursachen und Abläufe der Vielzeller-Entstehung	300
5.3.2.7	Radiation der Metazoen	303
5.3.3	Paläozoikum	304
5.3.3.1	Kambrium (543–488 Mio. J.); Evolution der Deuterostomier	304
5.3.3.2	Ordovizium (488–443 Mio. J.); Evolution der kieferlosen Wirbeltiere	308
5.3.3.3	Silur (443–416 Mio. J.); Evolution der Landpflanzen	310
5.3.3.4	Devon (416–359 Mio. J.); Evolution der Farnpflanzen und der Fische	314
5.3.3.5	Jungpaläozoikum: Karbon (359–299 Mio. J.) und Perm (299–251 Mio. J.); Evolution der Tetrapoden	321
5.3.4	Mesozoikum	328
5.3.4.1	Trias (251–200 Mio. J.); Evolution der Flugsaurier und der frühen Säuger	328
5.3.4.2	Jura (200–145 Mio. J.); Evolution der Dinosaurier (einschl. Vögel)	332
5.3.4.3	Kreide (145–65 Mio. J.); Evolution der Angiospermen	337
5.3.5	Känozoikum: Tertiär und Quartär (65 Mio. J. bis heute); Evolution der Plazenta-Säuger	342
6	Evolution des Menschen	354
6.1	Mensch im System der Primaten	354
6.2	Stammesgeschichte	356
6.2.1	Stammesgeschichte der Primaten	356
6.2.2	Menschliche Evolutionslinie	359
6.2.2.1	Vormenschen	360
6.2.2.2	Frühe Menschen	365
6.2.2.3	Neandertaler (<i>Homo neanderthalensis</i>)	372
6.2.2.4	Jetztmensch (<i>Homo sapiens</i>)	373
6.2.3	Genetische Evolution und Variabilität des Menschen	374
6.3	Kulturelle Evolution	377
6.3.1	Materielle Kulturentwicklung	377
6.3.1.1	Alt- und Mittelsteinzeit	377
6.3.1.2	Jungsteinzeit und Metallkulturen	379
6.3.2	Menschliche Sprache	381
6.3.2.1	Charakterisierung der Symbolsprache	381
6.3.2.2	Evolution der Sprachen	382
6.3.3	Analogien von biologischer und kultureller Evolution	384
6.3.4	Biologische und kulturelle Aspekte des Verhaltens	385
Literatur		389
Sachregister		395