

Abb. 1-11. Ernst Haeckel (1834–1919), Gemälde von F. Lenbach

sachlichen und diffamierenden Angriffen ausgesetzt war (die z. T. auch heute noch andauern, insbesondere im angelsächsischen Bereich). Er selber neigte zu kämpferischer Polemik, was ihm auch unter Kollegen und seinen hervorragenden Schülern Feindschaften einbrachte. In Preußen wurden die Schriften von Haeckel und Darwin an höheren Schulen verboten, weil man sie für staatsgefährdend hielt. Diesem Verbot war 1879 eine dreitägige Debatte im preußischen Abgeordnetenhaus vorausgegangen. Ab 1882 wurde Haeckels wegen sogar der Biologieunterricht in den höheren Schulklassen in Preußen verboten. Mit welcher Intensität hier gestritten wurde, geht aus Abb. 1-12 hervor, die Haeckel für eine „Bierzeitung“ angefertigt hatte. Hier wird der preußische Kultusminister v. Zedlitz-Trützschler verspottet, den Haeckel schon früher wegen seines „ultramontan gefärbten Volksschulgesetz-Entwurfes“ bekämpft hatte: Er widmet ihm eine neue entdeckte Tierart, für die eine neue Familie errichtet wird, die Coelocephala (Hohlköpfe).

Haeckels „Kunstformen der Natur“ (Abb. 1-13) hat Hunderttausenden die Augen für die Schönheit der belebten Natur geöffnet und hatte Auswirkungen auf den Jugendstil.

Haeckel hat über 90 größere Reisen bis nach Java und Sumatra unternommen. Er hat dabei zahlreiche Anregungen erhalten und zumeist auch wissenschaftlich gearbeitet. Sein primäres Interesse galt immer der Meeresbiologie. Auf Haeckel gehen wichtige Begriffe wie Ökologie, Natürliches System der Organismen, Ontogenie und Phylogenie zurück, und er regte viele wissenschaftliche Arbeiten an. Sein „Biogenetisches Grundgesetz“ (s. unten) erwies sich bis heute als besonders fruchtbar und betrifft eine zentrale Frage der Evolutionsbiologie; sich damit auseinander zu setzen, ist heute so wichtig wie damals.

Haeckel schuf in der „Generellen Morphologie“ (1866) die Begriffe **Ontogenie** und **Phylogenie** und wies nachdrücklich auf den Kausalzusammenhang zwischen beiden hin. Ontogenie ist die „Entwicklungsgeschichte der organischen Individuen“; also die Entwicklung von der befruchteten Eizelle bis zum erwachsenen Organismus. Phylogenie ist „die Entwicklungsgeschichte der Stämme“. Er betonte nachdrücklich Parallelen zwischen Onto- und Phylogenie und formulierte das „**Biogenetische Grundgesetz**“ folgendermaßen: „Die Ontogenie ist die kurze und schnelle Rekapitulation der Phylogenie, bedingt durch die physiologischen Funktionen der Ver-

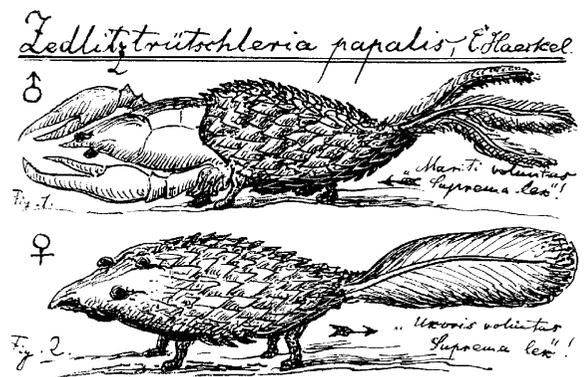
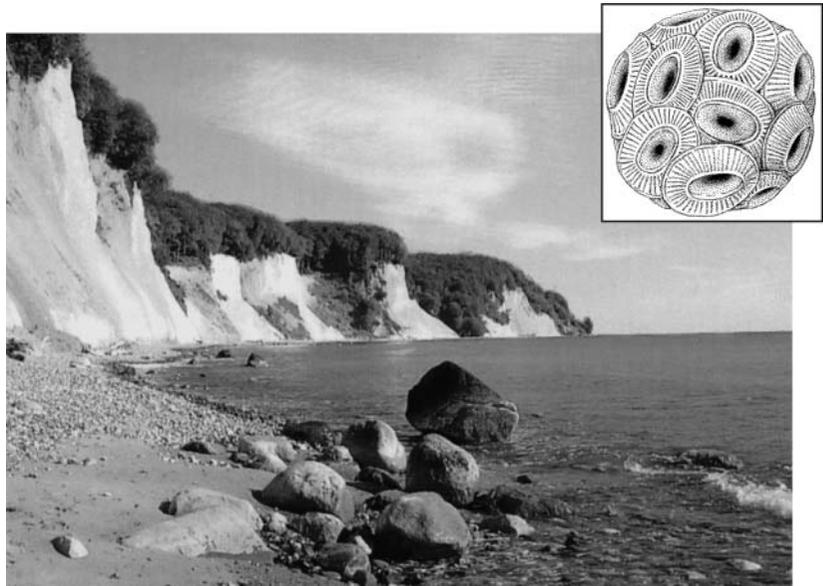


Abb. 1-12. *Zedlitztrützschleria papalis* E. Haeckel. Darstellung aus einer Bierzeitung, die von Haeckel an Studenten ausgegeben wurde. In der Diagnose heißt es unter anderem: cerebrum minimum, sanguis coeruleus, gonades maximae, penis permagnus duplex. Die neue Tierart soll von einem Jesuiten-Pater in einem Sumpf einer preußischen Provinz auf einem einsamen Waldspaziergang mit der frommen Helene entdeckt worden sein

Abb. 2-65. Kreideküste Rügens, zu einem erheblichen Teil aus den Schalenplatten (Coccolithen) einzelner Algen (Coccolithophorida, Inset) aufgebaut



heute noch wesentlichen Anteil an der Sedimentbildung warmer Meere.

Speziell während der Oberkreide spielte auch das kalkige Nannoplankton eine wichtige Rolle. Die Platten, mit denen die Zellen der nannoplanktischen Coccolithophorida gepanzert waren, sammelten sich zu mächtigen Sedimenten (Schreibkreide, Abb. 2-65). Solche Ablagerungen kennen wir beispielweise von der Südostküste Englands bei Dover und den Ostseeinseln Rügen

und Mön. In großer Gleichförmigkeit erstreckt sich die Schreibkreide von Süd-England bis zur Krim. In manchen Gebieten sind auch Schwämme an ihrem Aufbau beteiligt (Maastrichter Kreide). Unter den schon vorher erwähnten Lithistida sind die propellerförmige *Verruculina*, die birnenförmige *Siphonia* und unter den Hexactinelliden die trichterförmige Gattung *Ventriculites* sowie das schirmförmige *Coeloptychium* erwähnenswert.

EXKURS 2.3.4.1

Die Schreibkreide von Rügen: Reste spätmesozoischen Lebens

Die bis 120 m aus der Ostsee ragenden weißen Steilufer der Insel Rügen gehen auf marine Sedimente der Oberkreide zurück und sind etwa 68–70 Mio. Jahre alt. Die Schreibkreide hat sich am Grund eines etwa 100–200 m tiefen Schelfmeeres gebildet, dessen Nordküste in Südschweden und dessen Südküste im Bereich des Harzes lag. Im

Westen stand dieser umfangreiche Sedimentationsraum mit dem Kreidemeer Englands und Frankreichs, im Osten mit dem Kreidemeer Russlands in Verbindung. Man schätzt, dass etwa 1 m Sediment in 2000 Jahren entstand.

Eine besondere Bedeutung besaßen im Kreidemeer die planktischen Coccolithopho-



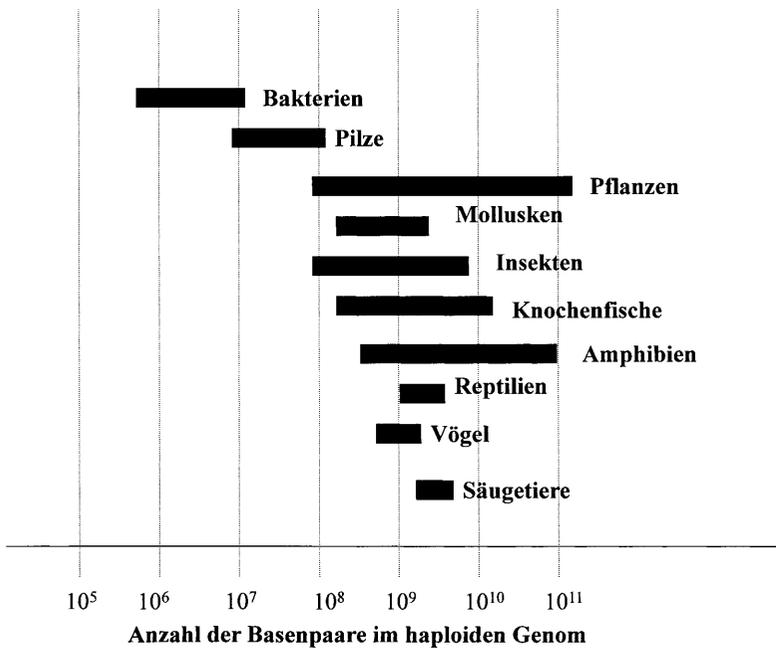


Abb. 3-12. Größe des haploiden Genoms bei den wichtigsten Organismengruppen

EXKURS 3.1

Symbiogenese in der Zell- und Lebens evolution

Peter Sitte (Freiburg)

*Das Periodensystem der Biologie:
Zwei Zelltypen, drei Domänen*

Zellen sind die kleinsten lebensfähigen Systeme. Sie sind enorm vielgestaltig – man denke nur an Bakterien oder die größeren, sehr verschiedenen Einzellerformen, schließlich an die ganz unterschiedlichen Zellen unseres Körpers. Dennoch lassen sie sich zwei Grundtypen zuordnen: Proto- und Eucyten. Die meist sehr kleinen **Protocyten** der Bakterien und Archaeen enthalten keinen von Membranen umhüllten Zellkern, ihre DNA-haltigen Nukleotide liegen ohne Membrangrenzung in der Zelle. Dagegen verfügen die viel größeren **Eucyten** aller übrigen Organismen über einen ‚echten‘, d.h. von einer Membranhülle umschlossenen Zellkern.

Auch sonst gibt es eine Reihe fundamentaler Unterschiede (Tabelle 3-6). Nach ihrem Zellbau werden dementsprechend die beiden Großreiche der **Prokaryota** (der Monera im Sinne Ernst Haeckels; ihre Zellen entsprechen Protocyten) und der **Eukaryota** (mit Eucyten) unterschieden.

Inzwischen haben neben anderen Merkmalen vor allem Sequenzvergleiche ribosomaler RNAs bei den Prokaryoten eine tiefe Kluft deutlich werden lassen zwischen Bakterien und Archaeen (Tabelle 3-7; die Bakterien waren zunächst als Eubakterien, die Archaeen als Archaeobakterien bezeichnet worden). Daher wird heute das Gesamtreich aller zellulär gebauten Organismen in drei Domänen gegliedert: Bacteria, Archaea und Eucarya (Abb. 3-13; Kap. 4.2). Diese Gliederung ent-

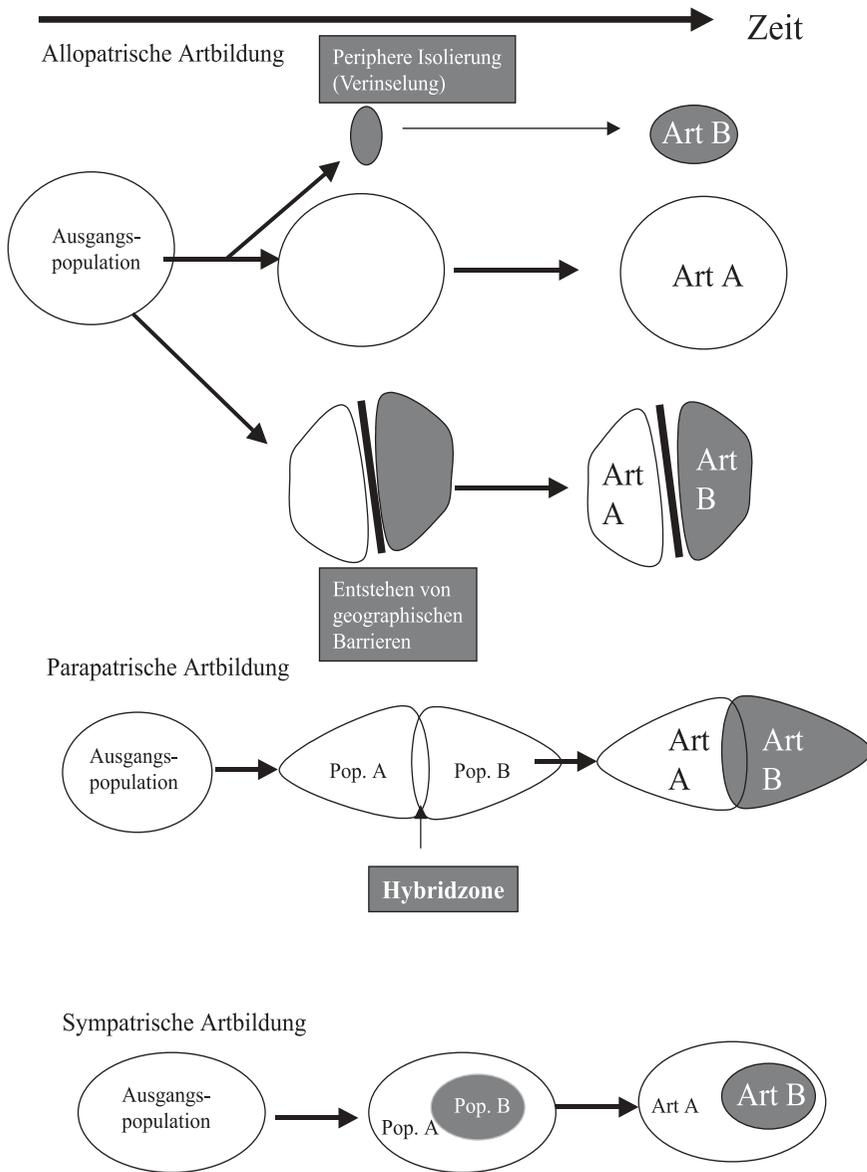


Abb. 3-34. Schematische Darstellung der verschiedenen Speziationsmodelle

Isolationsmechanismen und Hybridisierungsschranken folgen später. Ein Beispiel aus der heimischen Fauna ist das Auftreten von Aaskrähen, die in Raben- und Nebelkrähe (*Corvus corone corone* und *C. c. cornix*) unterschieden werden. In Westdeutschland treten Rabenkrähen auf, während östlich der Elbe die Nebelkrähen überwiegen. Wo beide Taxa aneinander stoßen, bilden

sich Hybridzonen aus. Auf der Ebene von DNA-Sequenzen des mitochondrialen Cytochrom-b-Gens unterscheiden sich beide Taxa noch nicht, ein Hinweis darauf, dass immer noch ein Genfluss stattfindet und dass die Trennung erst vor erdgeschichtlich kurzer Zeit erfolgte. Sympatrische Artbildung ist schwerer nachzuweisen, aber bei Arten mit stabilen Polymorphismen denkbar,

bestimmen. Dabei werden von dem ursprünglichen Datensatz sehr viele (100 bis 10 000) zufällig erzeugte Pseudodatasets gleicher Größe erstellt, in denen Basenpositionen des ursprünglichen Datensatzes entfernt werden; andere Positionen treten daher mehrfach auf. *Bootstrap*-Analysen lassen sich für MP und NJ leicht durchführen: In einem Konsensusbaum wird für jede Verzweigung angezeigt, wie oft sie gefunden wurde (Angabe meist in Prozent). Je höher der jeweilige *Bootstrap*-Wert, desto sicherer soll eine

bestimmte Verzweigung sein. In der Praxis werden vielfach schon *Bootstrap*-Werte größer als 70% als ausreichend sicher angesehen. Eine *Bootstrap*-Analyse sollte jedoch nicht überbewertet werden, denn auch phylogenetisch falsche Verzweigungen lassen sich manchmal durch hohe Werte sichern, während sichere Verzweigungen, die auf wenigen Merkmalen beruhen, oft als unsicher bezeichnet werden. Bei der Interpretation sollte das Kongruenzargument ebenso in Betracht gezogen werden wie *Bootstrap*-Werte.

EXKURS 4.2

Methoden der Stammbaumrekonstruktion

Für die Stammbaumerstellung stehen heute eine Reihe brauchbarer Phylogenieprogramme zur Verfügung, wie z.B. PAUP (Swofford 1993/1999), PHYLIP (Felsenstein 1993) oder MEGA (Kumar et al. 1993). Diese Programme sind im Internet erhältlich:

PAUP:

<http://onyx.si.edu/PAUP/>

PHYLIP:

<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html>

Hennig86:

<http://www.vimsedu/~mes/hennig/software.html>

MEGA:

<http://www.bio.psu.edu/imeg>

MacClade:

<http://phylogeny.arizona.edu/macclade/macclade.html>

Maximum Parsimony (MP)

MP-Methoden liegt das Prinzip der größten Sparsamkeit (englisch: *parsimony*) zugrunde, d.h. sie halten die Lösung, die mit der geringsten Anzahl evolutiver Schritte (hier Nucleotidsubstitutionen oder Merkmalsänderungen) auskommt, für die wahrscheinlichste Va-

riante. Ob die Evolution in jedem Falle nach diesem Prinzip verläuft ist fraglich, doch sprechen viele Beobachtungen und Erfahrungen aus der Biologie und den Naturwissenschaften dafür, dass einfache Lösungswege wahrscheinlicher sind als komplexe.

Im MP-Verfahren wird derjenige Stammbaum als der wahrscheinlichste angesehen, der am kürzesten ist und auf der geringsten Anzahl an Merkmalsänderungen beruht. Zu beachten ist, dass bei MP nur informative Merkmale gewertet werden, die im *Alignment* bei mindestens zwei Taxa auftreten und diese von anderen abgrenzen (sog. **Synapomorphien**). **Autapomorphien**, die nur bei einem einzigen Taxon auftreten, haben dagegen keine Bedeutung, obwohl diese Merkmale für die Berechnung der genetischen Distanz und damit der Divergenzzeit wichtig sind. Solche autapomorphen Merkmale können real sein oder aber auch auf Sequenzierfehlern beruhen, d.h. eine schlechte Sequenzierung führt automatisch zu hohen Distanzen. Eine gründliche Kontrolle der Sequenzierungsergebnisse, insbesondere wenn sie über automatische DNA-Sequenzier-Geräte erhalten wurden, ist absolut notwendig, um falsche Aussagen zu vermeiden. Für jedes informative Merkmal wird ein eigenes Verzweigungsschema berechnet, für jedes Schema die Minimalzahl

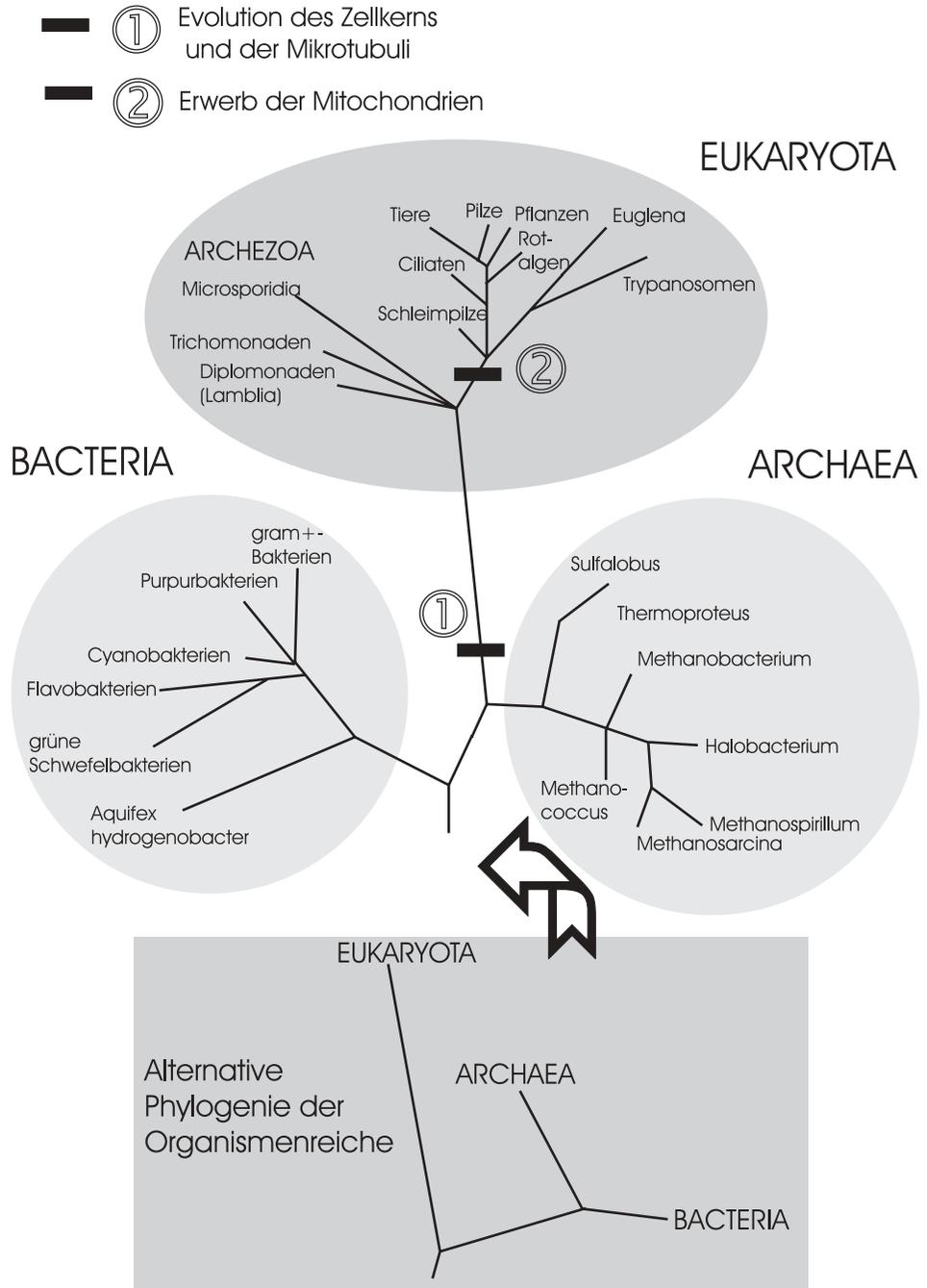


Abb. 4-21. Phylogenetische Beziehungen zwischen den Organismenreichen Archaea, Bacteria und Eukaryota, rekonstruiert über Nucleotidsequenzen der 16S rRNA. Die Sequenzierung der kompletten Genome einiger Vertreter der großen

Organismenreiche impliziert, dass die Verzweigung an der Basis des Stammbaumes des Lebens alternativ verläuft, in dem Archaea und Bacteria Schwestergruppen darstellen und mit den Eukaryota einen gemeinsamen Vorfahren teilen

Abb. 5-24. Höhlenmalerei mit Löwen aus der Höhle Chauvet (Tal der Ardèche, Südfrankreich), Oberes Paläolithikum, ca. 30 000 Jahre alt



den Beginn der Sesshaftigkeit begünstigte. Nahrungssammler und Jäger wie die Menschen im oberen Paläolithikum und im Mesolithikum sind bis in unsere Zeit hinein Inuit, Feuerländer, australische Ureinwohner, Veddas (Südin Indien, Sri Lanka), Negritos (Ozeanien, Südostasien). Vergleichbar leben auch die Pygmäen (Zentralafrika) und Buschmänner (westliches Südafrika). Erst in unserer Zeit gehen diese Lebensformen infolge der rücksichtslosen Ausbreitung der modernen Zivilisation zu Grunde.

5.8.3 Neolithicum

Mit dem Übergang vom Meso- zum Neolithicum (Jungsteinzeit) erfolgte eine wichtige Veränderung, der Mensch gab vielfach sein Nomaden-sein auf, wurde sesshaft und betrieb Ackerbau und Viehzucht. Dieser Übergang erfolgte wohl unabhängig an verschiedenen Stellen auf der Erde; zuerst wahrscheinlich in großen Flussebenen, z. B. an Euphrat und Tigris in Mesopotamien, am Unterlauf des Nils (Ägypten), am Indus (Indien, Pakistan) und am Hoangho und Yangtsekiang (China). Die kulturelle Wende des Neolithi-

cums brachte viele neue soziale Strukturen mit sich, und die schriftlichen Urkunden dokumentieren auch die Schattenseiten der Zivilisation, wie Genozid und Drogenabhängigkeit.

5.8.3.1 Haustiere

Die Überführung von Tieren in den Hausstand (Domestikation) war ein wichtiger Schritt in der Geschichte des Menschen und gehört eng verbunden mit Landbau und Sesshaftwerden zu den wesentlichen Merkmalen des Neolithicums.

ÜBERSICHT

Nicht alle Tiere lassen sich gleich gut domestizieren, Hund (Abb. 5-25), Schaf, Rind, Pferd, Schwein, Lama u. a. gehören zu den wenigen geeigneten Arten. Das Vorkommen der Wildformen dieser Haustiere vorwiegend in den eher gemäßigten Zonen der Alten Welt, z. B. in der Türkei, im Irak, in Indien und auch in Ost- und Südostasien verlieh