

Evolution*

Patrick Bucher

20. August 2011

Inhaltsverzeichnis

1 Grundlagen der Evolution	1
1.1 Die Entwicklung des Evolutionsgedankens	2
1.1.1 Charles Darwins Evolutionstheorie	3
1.2 Populationen und ihre genetische Struktur	3
2 Selektion	4
2.1 Selektionsfaktoren	5
2.2 Isolation	5
2.3 Gendrift	6
3 Die Evolution des Menschen	6
3.1 Die Merkmale der Primaten	6
3.2 Die Eroberung der Baumkronen	7
3.3 Der Übergang zur Lebensweise am Boden	7
3.3.1 Die Unterschiede zwischen Mensch und Schimpanse	8
3.4 Die Entwicklungsstufen des Menschen	9
3.4.1 Der Ursprung des modernen Menschen	10
4 Die Hauptschritte der Evolution	10
4.1 Die Entfaltung des Lebens	11
4.2 Pflanzen besiedeln das Land	12
4.3 Die Evolution der Wirbeltiere	13

1 Grundlagen der Evolution

Die Artenvielfalt auf der Erde kann mit der *Evolution* erklärt werden. Der Begriff der Evolution umfasst die Veränderungen, durch die das Leben zu seiner heutigen Form und Vielfalt gelangt ist.

*Cornelsen Biologie Oberstufe (Gesamtband), ISBN-13: 978-3-464-04279-3

Die Evolution ist also die Lehre der Bildung, Umwandlung und Weiterentwicklung der Arten. Sie beruht auf biologischen Informationen und deren Weitergabe zwischen den Generationen – der Genetik, wie wir heute wissen. Neue Varietäten entstehen zufällig und können sich besser oder schlechter durchsetzen. Ist einer neuen Varietät Erfolg beschieden, kann daraus eine neue Art entstehen.

Die Vielfalt der Arten wird als *Biodiversität* oder *biologische Vielfalt* bezeichnet. Sie basiert auf der genetischen Verschiedenheit der Organismen, aber auch auf der Vielfalt der Ökosysteme und deren Wechselwirkungen mit den Arten. Die Untersuchung der Biodiversität ist also Gegenstand der Ökologie und der Evolution.

Bisher wurden ungefähr 1.5 Millionen Arten wissenschaftlich untersucht, wobei es gemäss Schätzungen insgesamt 5 bis 100 Millionen Arten geben soll. Die Evolution erklärt diese Vielfalt mit zwei Mechanismen: der *zufälligen Mutation* und der *Selektion* durch die Umwelt. Die Artenvielfalt ist jedoch auch durch verschiedene Faktoren bedroht, z.B. durch Klimaänderungen, kosmische Katastrophen oder die *antropogene* (menschgemachte) Zerstörung der Lebensräume. Die Millionen heute lebenden Arten entsprechen wohl weniger als 1% der Arten, die seit dem Beginn des Lebens vor 3.5 Milliarden Jahren jemals auf der Erde lebten.

1.1 Die Entwicklung des Evolutionsgedankens

Bis ins 18. Jahrhundert glaubten die meisten Europäer dem *biblischen Schöpfungsbericht*. Dieser geht davon aus, dass alle Lebensformen in einer Woche von Gott geschaffen wurden. Da im Laufe eines Menschenlebens keine Veränderungen der Lebewesen feststellbar sind, wurde die Unveränderlichkeit der Arten (*Artkonstanz*) weitgehend akzeptiert. Der biblische Schöpfungsbericht sollte aber von Wissenschaftlern Schritt für Schritt demontiert werden.

- *Carl von Linné* war ein Vertreter der Artkonstanz. Er führte eine binäre Nomenklatur (Doppelbenennung) für die Arten ein und bezeichnete sie mit jeweils einem lateinischen *Gattungs-* und einem *Artennamen*. Damit gilt Carl von Linné als der Begründer der *Systematik*.
- *Georges de Cuvier* erkannte in den unterschiedlichen Artenspektren verschiedener geologischer Schichten die allmähliche Entwicklung der Lebewesen. Dennoch war er ein Verfechter der Artkonstanz. Den Widerspruch zwischen unterschiedlich entwickelten Lebewesen und Artkonstanz versuchte er mit seiner *Katastrophentheorie* aufzulösen: Das Leben wurde im Laufe der Geschichte an gewissen Orten immer wieder durch Katastrophen vernichtet, kehrte aber durch Neuschöpfung und Zuwanderung an den Ort der Katastrophe zurück.
- *Jean Baptiste de Lamarck* erkannte abgestufte Ähnlichkeiten und Verwandtschaften zwischen den Lebewesen. Damit entwickelte er Linnés Systematik weiter zu einem *natürlichen System* und leitete daraus die Idee der *Veränderlichkeit der Arten* ab. Die Ursache der fortschreitenden Änderung der Arten sah de Lamarck in den Umweltveränderungen, die ständig neue Bedürfnisse und Gewohnheiten der Lebewesen hervorriefen. Die Lebewesen verfügten, so de Lamarck, über einen ihnen *innewohnenden Trieb zur Vollkommenheit*, der schliesslich zur Umwandlung von Organen und Körperteilen führe. Für de La-

Lamarck erfolgte die Veränderung der Arten nicht zufällig, sondern mit dem Ziel, möglichst vollkommene, immer bessere Lebewesen hervorzubringen. De Lamarck begründete diese Entwicklung mit zwei Mechanismen:

- I. *Gebrauch und Nichtgebrauch*: Viel gebrauchte Körperteile entwickeln sich weiter, wenig gebrauchte Körperteile verkümmern.
- II. *Vererbung erworbener Eigenschaften*: Die Lebewesen vererben ihre zu Lebzeiten erworbenen Eigenschaften an ihre Nachkommen. Oder mit der Genetik gesprochen: *Die Phäne beeinflussen die Gene*. (De Lamarck wusste noch nichts von der Genetik. Heute wissen wir, dass die Phäne keinen Einfluss auf die Gene haben, sondern dass die Gene die Phäne bestimmen.)

1.1.1 Charles Darwins Evolutionstheorie

Im Jahre 1859 veröffentlichte Charles Darwin sein folgenschweres Werk *Die Entstehung der Arten*. Darin postulierte er die *Abstammung heutiger Lebewesen von früheren, einfacheren Formen* und die *Selektion* (die natürliche Auslese). Die Selektionsidee basiert auf den folgenden Grundlagen:

- I. Die Lebewesen erzeugen mehr Nachkommen, als zur Erhaltung ihrer Art notwendig ist. Dadurch ergibt sich trotz saisonaler Schwankungen eine stabile Populationsgrösse. Schlussfolgerung: *struggle for life* – die einzelnen Individuen stehen untereinander in einem Kampf ums Dasein.
- II. Die Ressourcen im Lebensraum der Arten sind beschränkt. Schlussfolgerung: *survival of the fittest* – nur die am besten an die Lebensumstände *angepassten* (das englische «to fit» bedeutet auf Deutsch: «passen») können überleben.
- III. Innerhalb einer Art gibt es eine *Variationsbreite*: Jedes Individuum ist einzigartig. Schlussfolgerung: *natural selection* – die sich ändernden Lebensumstände der Natur führen zu einer Auswahl der am besten angepassten Lebensformen. Im Laufe vieler Generationen verändern sich dadurch die Arten.

Darwins Thesen wurden durch die Genetik bestätigt. Die Veränderung der Arten erfolgt durch die rein zufällige *Mutation* und *Rekombination* der Gene.

1.2 Populationen und ihre genetische Struktur

Als *Population* bezeichnet man eine Gruppe artgleicher Individuen, die zur gleichen Zeit in einem begrenzten Verbreitungsgebiet leben, sich ohne Einschränkungen untereinander fortpflanzen, und somit ihre Gene untereinander austauschen können.

Die Gesamtheit aller Gene einer Population bezeichnet man als deren *Genpool*. Jedes Individuum trägt einen Anteil der Allele des gesamten Genpools. Die *Allelfrequenz* beschreibt die Häufigkeit der Verbreitung bestimmter Allele in einer Population. Sie beeinflusst das Auftreten bestimmter Geno- und somit Phänotypen in der Population. Die *Genotypenfrequenz* beschreibt

die Gesamtheit aller Genotypen in einer Population und gibt somit die genetische Struktur der Population wieder.

Die Variation der Individuen innerhalb einer Population basiert auf zwei Faktoren: auf der *genetischen Variation der Erbanlagen* und auf der *phänotypischen Variation durch Umwelteinflüsse*. Das Vorkommen verschiedener Individuen in einer Population wird als *Polymorphismus* bezeichnet. Polymorphismus ist die Grundlage für die evolutive Anpassung einer Art an die sich wandelnden Umweltbedingungen. *Mutation* entsteht bei der fehlerhaften Verdopplung der Erbinformation während der Zellteilung. Dadurch ergeben sich neue genetische Informationen, was zu einer Vergrößerung des Genpools und der genetischen Variabilität führt. Die Mutation ist somit die Grundlage zur Entstehung neuer Merkmale in der Evolution. Zur *Rekombination* der Erbinformation bestehen verschiedene Möglichkeiten:

- Allele werden bei der geschlechtlichen Fortpflanzung neu kombiniert.
- Bei der Meiose werden die homologen Chromosomen getrennt und zufällig auf die neu entstehenden Keimzellen verteilt. *Crossing-Over* ermöglicht weitere Kombinationen.
- Bei der Fortpflanzung wird mütterliches und väterliches Erbgut zufällig gemischt.

Pro Elternpaar ergeben sich ungefähr 70 Billionen (7×10^{13}) Kombinationsmöglichkeiten. Die Rekombination führt zur Hervorbringung besser oder schlechter an die Umwelt angepasster Lebewesen.

2 Selektion

Mutation und Rekombination sind zufällig wirkende Mechanismen, die den Genpool *richtungslos* vergrößern. Erst der Mechanismus der Selektion gibt dem evolutiven Prozess eine Richtung. Die Selektion setzt am Phänotyp an: Individuen einer Art verfügen über unterschiedliche Ausprägungen, die zu einer besseren oder schlechteren Anpassung an die Umwelt führen, und die somit mehr oder weniger Nachkommen zeugen können. Der Genpool verändert sich also in Richtung der Genotypen mit dem grösseren Fortpflanzungserfolg.

Der Beitrag, den ein Individuum an den Genpool seiner Population beisteuert, wird als dessen *Fitness* (Tauglichkeit) bezeichnet und anhand seiner Fähigkeit gemessen, fortpflanzungsfähige Nachkommen zu zeugen. Die Fitness eines Individuums ist abhängig von dessen Lebenserwartung, Fortpflanzungsrate und Fähigkeit, Geschlechtspartner zu finden. Die *genetische Bürde* beschreibt die Abweichung der mittleren Fitness einer Population vom Genotyp mit der besten Fitness. Die Selektion kann auf verschiedene Arten verlaufen:

- *stabilisierende Selektion*: In einer Population mit hoher Fitness verfügen abweichende Individuen (Mutanten) über eine relativ geringere Fitness. Der Anteil der Mutanten am Genpool bleibt äusserst gering. Die Selektion sorgt für die *Konstanz der Art*.
- *gerichtete Selektion*: Eine Änderung der Ökofaktoren bzw. eine bisher mangelnde Anpassung einer Art an die gegebenen Ökofaktoren kann zu einer Bevorzugung bestimmter Mutationen führen. Der Genpool ändert sich zugunsten der mutierten Genotypen. Die Selektion führt zu einer *allmählichen Artumwandlung* – Evolution findet statt!

- *aufspaltende Selektion*: Extreme Merkmalsausprägungen können sich bei gewissen Bedingungen als vorteilhaft gegenüber weit verbreiteten, eher durchschnittlich stark ausgeprägten Merkmalen erweisen. Die Selektion sorgt für eine *Trennung der Populationen*, die Teilpopulationen können sich unterschiedlich weiter entwickeln und neue Arten bilden.

Änderungen der Ökofaktoren können zu einer Neugewichtung des Genotyps führen, indem ein Allel aufgrund der veränderten Umgebung an Wirkung gewinnt. Ein solches Allel bezeichnet man als *prädispositiv*. Das Allel kann dem Träger dadurch Vorteile oder Nachteile bereiten. Bei rezessiven Allelen wirkt sich die Veränderung der Ökofaktoren nur auf die homozygoten Träger des jeweiligen Allels aus.

2.1 Selektionsfaktoren

Die Selektion wird durch unterschiedliche Faktoren beeinflusst. Neben der Selektion durch biotische und abiotische Ökofaktoren kann auch eine *sexuelle Selektion* stattfinden. So können sich sekundäre Geschlechtsmerkmale innerhalb einer Art und eines Geschlechts in ihrer Grösse und Ausprägung voneinander unterscheiden, was den Erfolg bei der Partnerwahl beeinflusst. Dies spielt besonders bei Arten mit *Sexualdimorphismus* eine Rolle, also bei Arten, bei denen Männchen und Weibchen unterschiedliche Körpergrössen, Färbungen und Signale aufweisen. Bei der *künstlichen Zuchtwahl* findet die Selektion anhand willkürlich gewählter Phäne statt (grosser Nährwert einer Pflanze, besondere Färbung des Fells oder des Federkleids usw.).

2.2 Isolation

Die *Isolation* beschreibt die Unterbindung der Paarung der Individuen innerhalb einer Art. Der ungehinderte Genaustausch der Population wird dadurch verunmöglicht. Es bilden sich neue Fortpflanzungsgemeinschaften, bei denen Mutation und Selektion unterschiedlich wirken. Eine spätere Rekombination zwischen den Fortpflanzungsgemeinschaften ist nicht mehr möglich – die evolutiven Wege trennen sich. Bei der *Separation* wird eine Population aufgrund geologischer oder klimatischer Gründe räumlich voneinander getrennt. Dies kann zu einer längerfristigen Isolation führen. Bei der *ökologischen Isolation* besetzen Tochterarten einer Stammart unterschiedliche ökologische Nischen. Neue Arten entstehen, sobald sich die Individuen der verschiedenen Tochterarten nicht mehr untereinander fortpflanzen können.

Isolationsmechanismen sind Faktoren, die Individuen unterschiedlicher Arten an der Hervorbringung gemeinsamer Nachkommen hindern. *Präzygotische Fortpflanzungsbarrieren* verhindern die artfremde Befruchtung, *postzygotische Fortpflanzungsbarrieren* führen zur Entstehung steriler, d.h. nicht-fortpflanzungsfähiger Bastarde. Die Isolationsmechanismen lassen sich folgendermassen einteilen:

- *zeitlich*: Die Fortpflanzungsvorgänge, besonders die Paarung verschiedener Arten, finden zu unterschiedlichen Tages- oder Jahreszeiten statt. Arten, die sich in der freien Natur nicht paaren, können teilweise bei Laborbedingungen gekreuzt werden.
- *ethologisch*: Die Individuen verschiedener Arten unterscheiden sich durch ihr Balz- und Paarungsverhalten und sprechen nur auf artspezifische Verhaltensweisen an.

- *mechanisch*: Manche Arten verfügen über derart kompliziert gebaute Fortpflanzungsorgane, dass sie ähnlich wie ein Schlüssel zum Schloss nur bei Männchen und Weibchen der gleichen Art zusammenpassen. Bei den Pflanzen ist es möglich, dass eine Insektenart sich *blütenstet* verhält, also über längere Zeit eine bestimmte Blütenart bevorzugt und nur Blüten derselben Art besucht.
- *polyploid*: Arten mit mehr als zwei Chromosomensätzen bezeichnet man als polyploid. Individuen von Arten mit einer unterschiedlichen Anzahl Chromosomensätze können sich untereinander nicht fortpflanzen bzw. nur sterile Bastarde hervorbringen, da bei diesen keine sinnvolle Reduktionsteilung (Meiose) mehr möglich ist.

2.3 Gendrift

Zufällig auftretenden Katastrophenereignisse (wetterbedingte, klimatische, kosmische) können zu einer jähen Reduktion des Genpools der betroffenen Population(en) führen. Dadurch können bisher benachteiligte Phänotypen durch das Fehlen von Konkurrenten mit besserer Fitness relativ bevorteilt werden. Der Genpool verändert sich also zugunsten der bisher benachteiligten Genotypen – ein *Gendrift* findet statt. Je kleiner die Population, desto stärker fällt der Effekt aus.

Das *Gründerprinzip* beschreibt den Gendrift bei der Besiedlung eines Gebiets durch eine (kleine) Gründerpopulation einer Art. Der kleine Genpool der Gründerpopulation führt zu einer geringen Variabilität innerhalb der Population. Vergrössert sich diese Population, findet bezogen auf alle Populationen dieser Art ein Gendrift statt. Bei sehr kleinen Populationen kann es zu Inzucht und dadurch zu verstärkter Reinerbigkeit kommen. Dadurch verstärkt sich der Effekt des Gendriffs.

3 Die Evolution des Menschen

Die unvergleichliche Lernfähigkeit des Menschen ist das herausragendste Merkmal seiner Art. Die Weitergabe des Gelernten an Mitmenschen, aber auch über Generationen hinweg, führt zu Tradition, die wiederum Grundlage der Kultur ist. Die Kultur ist das Alleinstellungsmerkmal der menschlichen Art: Der Mensch durchlebt neben der biologischen auch eine kulturelle Evolution. Dadurch passt sich der Mensch nicht mehr in erster Linie an die Umwelt an, sondern verändert die Umwelt gemäss seinen Bedürfnissen. Die Kulturfähigkeit des Menschen ist jedoch evolutiv begründet. Seine universell einsetzbaren Greifhände und sein äusserst leistungsfähiges Gehirn haben sich über Jahrmillionen entwickelt.

3.1 Die Merkmale der Primaten

Der Mensch gehört zu der Ordnung der *Primaten*, der Herrentiere, und zur Familie der *Hominiden*, der Menschenartigen. Zu den Hominiden zählen neben dem jetzt lebenden Menschen auch alle ausgestorbenen Vor- und Frühmenschen. Nächster noch lebender genetischer Verwandte des Menschen ist der Schimpanse. Für die Primaten ist nicht ein bestimmtes Merkmal kennzeichnend, sondern eine mehr oder weniger stark ausgebildete Merkmalskombination. Wichtigste Merkmale sind:

- wenig spezialisierte Gliedmassen mit fünf Fingern
- ein kaum differenziertes Gebiss
- ein gut ausgebildeter und farbtüchtiger Gesichtssinn mit nach vorne gerichteten Augen
- ein im Verhältnis zum Körper grosses Gehirn

3.2 Die Eroberung der Baumkronen

Für die Eroberung der Baumkronen passten die bodenbewohnenden, schlecht sehenden und kleinwüchsigen Vorfahren der Primaten ihre Sinnesorgane, ihre geistigen Fähigkeiten und ihre Fortbewegungsorgane stark an. Diese Anpassungen erwiesen sich als entscheidend prädispositiv für die *Hominidenevolution*.

- Die *Greifhände* mit abspreibbarem Daumen und Plattnägeln als Widerlager verbessern die Griffsicherheit an den Ästen.
- Die *nach vorne gerichteten Augen* ermöglichen räumliches Sehen und dadurch die Einschätzung von Entfernungen. Das Farbsehen erleichtert den Nahrungserwerb der zumeist tagaktiven Primaten. Der Gesichtssinn ist bei den Hominiden dominant.
- Das *vergrösserte und verfeinerte Gehirn* erlaubt eine schnelle Bewegungskoordination, sowie eine umfangreiche Speicherung und Verarbeitung von Informationen. Das Denken als Grundlage der Kulturevolution macht den Menschen einzigartig.
- Primaten bringen trotz einer langen Schwangerschaft nur sehr *unselbständige Säuglinge* hervor. Die Erlangung der Selbständigkeit erfordert einen langen körperlichen und sozialen Kontakt zur Mutter, was das Lernen durch Nachahmung und somit die Herausbildung gruppenspezifischer Traditionen ermöglicht.
- Die *Unspezialisiertheit* der Primaten ermöglicht ihnen eine hohe Flexibilität, erfordert aber auch eine hohe Intelligenz. Die Intelligenz ist wiederum eine notwendige Bedingung für die kulturelle Evolution.

3.3 Der Übergang zur Lebensweise am Boden

Die Ursprünge der *Hominoiden*, der Menschenähnlichen, gehen auf 24-38 Millionen Jahre zurück. Doch erst gegen Ende des *Tertiärs*, vor etwa fünf bis sechs Millionen Jahren, fand der Übergang der Primaten zum Bodenleben statt. Damals führte eine klimatische Abkühlung in Afrika zu einem Rückgang der tropischen Regenwälder. Zusammen mit tektonischen Erhebungen führte dies zu einer Ausbildung inselartiger Savannen. Primaten, die sich schnell über weite Strecken auf den Boden fortbewegen konnten, hatten dadurch einen Selektionsvorteil. Der *aufrechte Gang* der Australopithecinen führte zu einer ganzen Reihe an Selektionsvorteilen:

- Die *Befreiung der vorderen Gliedmassen* vom Zweck der Fortbewegung erlaubte das Tragen grösserer Nahrungsmengen oder von Kindern. Zudem benötigt der zweibeinige Gang weniger Energie als die Fortbewegung mit vier Beinen.

- Das *Aufrichten* ermöglicht eine weiträumige Beobachtung und somit eine verbesserte Gefahrenerkennung und Nahrungssuche. Das Ausstrecken und Zusammenkauern erleichtert die Regulierung der Körpertemperatur.
- Der aufrechte Gang führte zu einer *Umformung des ganzen Skeletts*. Die *doppelt s-förmig gebogene Wirbelsäule* trägt Kopf und Rumpf federnd. Der *Körperschwerpunkt* liegt im Beckenbereich und verläuft nahe der Körperlängsachse. Das *schüsselförmige Becken* trägt die Eingeweide. Die daran ansetzenden *starken Hüft- und Gesäßmuskeln* balancieren den Rumpf beim Gehen. Die Knie liegen genau unterhalb des Körperschwerpunkts. Aus dem Greiffuss mit opponierbarer Zehe wurde ein *gewölbter Standfuss*, der beim Gehen federnd wirkt. Die *Unterstützung des Schädels durch die Wirbelsäule* an dessen Schwerpunkt erübrigt eine starke Nackenmuskulatur. Der *breite statt tiefe Brustkorb* erleichtert die Atmung.
- Die *Befreiung der Hand von ihrer Fortbewegungsfunktion* lässt sie zum perfekten *Greifwerkzeug* werden. Sie eignet sich sogar zur Herstellung und Handhabung von Werkzeugen und Waffen, wodurch auch das Gebiss von seiner Funktion als Waffe befreit wird. Es bildet sich ein *vielseitig einsetzbares, wenig differenziertes Gebiss* mit geschlossener Zahnreihe aus. Der Kiefer wird kürzer, der *Gesichtsschädel* kleiner. Dafür bietet der steil nach oben gewölbte *Gehirnschädel* Platz für die Entwicklung eines Grosshirns.
- Der *Spracherwerb* erfordert einige anatomische Besonderheiten, wie einen *Luftraum zwischen Kehlkopfdeckel und Gaumensegel*, einen *hochgewölbten Mundraum* mit ausreichend Platz für eine *bewegliche Zunge* und geschlossener Zahnreihe, und die Möglichkeit zur Ausbildung eines Sprachzentrums (*Broca-Zentrum*) im Grosshirn.
- Primaten im allgemeinen und Menschen im speziellen haben eine sehr *kleine Beckenöffnung*. Dadurch kommen Säuglinge relativ früh und sehr unselbständig zur Welt. Ihre lange Unselbständigkeit erfordert ein *intensives Lernen durch Nachahmung*. Die Lebenserwartung der Hominiden ist wesentlich höher als ihr Fortpflanzungsalter. Dadurch leben mehrere Generationen zusammen, was die *Weitergabe von Tradition* erleichtert und somit die kulturelle Entwicklung beschleunigt.
- Der im Gegensatz zu den Affen *kaum behaarte Körper* erleichtert die Thermoregulation in den Tropen. Die aktiven Schweißdrüsen erlauben eine rasche Ableitung überschüssiger Wärme bei Anstrengung.

3.3.1 Die Unterschiede zwischen Mensch und Schimpanse

Um sich die Hominidenevolution besser vorstellen zu können, ist der Vergleich zum Schimpansen, dem genetisch nächsten noch lebenden Verwandten des Menschen, hilfreich.

- Der Mensch verfügt über eine geschlossene Zahnreihe, der Schimpanse hat ein Gebiss mit Eckzahn als Waffe.
- Das Becken des Menschen ist schüsselförmig, das Becken des Schimpansen ist eher länglich gebaut.

- Der Gang des Menschen ist aufrecht, sein Körperschwerpunkt liegt ungefähr beim Wirbelsäulenansatz des Beckens. Der Schimpanse geht gebeugt, sein Körperschwerpunkt liegt eher im Bauchbereich.
- Der Mensch hat einen gewölbten Standfuss zum Laufen, der Schimpanse hat einen Greiffuss mit opponierbarer grosser Zehe zum Klettern.
- Der Schädel des Menschen hat einen grossen Gehirn- und einen kleinen Gesichtsbereich mit markantem Kinn, der Schädel des Schimpansen hat einen grossen Gesichtsbereich und einen kleinen Gehirnbereich mit einem abgerundeten Kinn.

3.4 Die Entwicklungsstufen des Menschen

Fossilien sind versteinerte Reste von Lebewesen aus der Urzeit. Sie geben uns Rückschluss auf die Evolution – auch auf die kulturelle Evolution des Menschen. Die verschiedenen Entwicklungsstufen des Menschen konnten nur aufgrund verschiedener Fossilienfunde rekonstruiert werden. Aufgrund der Seltenheit gut erhaltener Fossilfunde ist jedoch die Rekonstruktion eines lückenlosen Stammbaums des Menschen nicht möglich, sodass man sich mit einer relativ groben Einteilung begnügen muss:

- Die Stammgruppe der Hominiden, die *Dryopithecinen*, lebten vor ungefähr 25 bis 9 Millionen Jahren. Fossilfunde dieser Entwicklungsstufe weisen sowohl Merkmale von Tieraffen als auch von Menschenaffen auf. Zu dieser Zeit hat sich wohl die Gabelung in Menschenaffen und Hominide vollzogen. Der Mensch stammt nicht etwa vom Affen ab, sondern hat die gleichen Vorfahren wie der Affe.
- Die *Prähomininen* (Vormenschen), als deren erste Vertreter die Australopithecinen gelten, hatten noch nicht alle Merkmale von Menschen. Sie lebten vor 4 bis 1.3 Millionen Jahren, bearbeiteten noch keine Werkzeuge, gingen aber bereits aufrecht. Ihr Gehirn hatte ungefähr die gleiche Grösse wie dasjenige eines Schimpansen. Ihre Eckzähne waren bereits auf die heutige Grösse zurückgebildet.
- Die *Euhomininen*, die Frühmenschen, gelten als erste Vertreter der Gattung *homo* und somit als die ersten Menschen. Die Arten *homo habilis* und *homo rudolfensis* lebten vor 2.5 bis 1.8 Millionen Jahren. Ihr Gehirn war grösser als dasjenige der Prähomininen. Sie bearbeiteten einfache Steine zu scharfkantigen Werkzeugen, was die Zerlegung von Beutetieren erlaubte und sie als *Fleischfresser* eine neue ökologische Nische besetzen liess. Der *homo erectus* lebte vor 1.8 Millionen bis 300'000 Jahren und hatte ein noch grösseres Gehirn. Er stellte einfache Werkzeuge aus Feuerstein her. Die Umstellung auf Fleischnahrung erforderte grössere Streifgebiete. Dies könnte der Grund für die «Auswanderung» des *homo erectus* aus Afrika und seine Besiedlung der bisher von Menschen unbewohnten Kontinente Europa und Asien sein.
- Der *homo sapiens* entstand durch Artumbildung aus dem *homo erectus*. Der *homo sapiens neanderthalensis*, der Neandertaler, lebte vor 200'000 bis 30'000 Jahren. Er wurde

bis zu 1.60 Meter gross und bis 80 Kilogramm schwer. Sein Gehirn war wohl noch grösser als das des modernen Menschen. Das Aussterben des Neandertalers ist nicht restlos geklärt. Man vermutet aber, dass seine beschränkte Fortpflanzungsfähigkeit und die damit einhergehende geringe Populationsgrösse zu seiner Ausrottung führte. Der *homo sapiens sapiens* wanderte gegen Ende der Eiszeit, also vor etwa 40'000 Jahren nach Europa ein. Die ältesten Fossilien dieser Art sind in Ostafrika zu finden. Im Gegensatz zu früheren Menschenarten waren seine Zähne kleiner, sein Gehirnschädel hochgewölbter, sein Körperbau graziler und sein Kinn hervorstehender. Neben feinsten Steinwerkzeugen fertigte er die ersten Kunstwerke (Höhlenmalereien und Skulpturen) an.

Die verschiedenen Merkmale des modernen Menschen (sein aufrechter Gang, sein grosses Gehirn, seine Fähigkeit, Werkzeuge herzustellen) entwickelten sich nicht gleichzeitig, sondern zu unterschiedlichen Zeiten. Man bezeichnet diese Entwicklung als *Mosaikrevolution*.

3.4.1 Der Ursprung des modernen Menschen

Heute kann mit grosser Sicherheit nachgewiesen werden, dass die Hominidenevolution ihren Ausgang in Afrika nahm. Für die weitere Entwicklung des Menschen bis zur Besiedlung der ganzen Welt durch den heutigen modernen Menschen stehen sich zwei Hypothesen gegenüber:

- I. Das *multiregionale Modell* setzt die Entstehung der Vielfalt der heutigen Menschen relativ früh, vor 1-2 Millionen Jahren, an. Der *homo erectus* besiedelte zu dieser Zeit den ganzen Planeten Erde, aus ihm bildeten sich verschiedene Rassen des *homo sapiens*. Die genetische Ähnlichkeit der heutigen Menschen wird damit erklärt, dass sich benachbarte Populationen untereinander fortpflanzten und es dadurch zu einem Genfluss über das gesamte Verbreitungsgebiet der Menschen gekommen sei.
- II. Das *Arche-Noah-Modell* (oder *Out-of-Africa-Modell*) basiert auf der Annahme, dass sich eine einzige Population von *homo erectus* vor 200'000 bis 150'000 Jahren in Afrika zum *homo sapiens* weiterentwickelt habe. Von dieser Population aus wurde dann die ganze Welt besiedelt. Die *homo erectus* starben aus, ohne einen weiteren Beitrag an den Genpool der *homo sapiens* geleistet zu haben. Dieses Modell geht also von einer sehr langen gemeinsamen Entwicklung aller Menschen aus.

Die moderne DNA-Forschung stützt das Arche-Noah-Modell. Durch Selektion, Gendrift und Isolation passten sich die Menschen an ihre jeweilige Region an. Dunkle Hautfarbe schützt etwa vor starker Sonneneinstrahlung, unterschiedliche Blutgruppen können bei bestimmten Infektionskrankheiten von Vorteil sein.

4 Die Hauptschritte der Evolution

Die Erde entstand vor ungefähr 4.5 Milliarden Jahren. Sie war zunächst glutflüssig, kühlte aber dann allmählich ab, sodass sich vor ungefähr 4.4 Milliarden Jahren die Erdkruste bildete. Die Temperatur der Uratmosphäre senkte sich langsam unter 100°C ab. Dadurch kondensierte der Wasserdampf, der Urozean bildete sich. Die Atmosphäre bestand vor allem aus Wasserdampf

(H_2O), Kohlendioxid (CO_2), Methan (CH_4), Ammoniak (NH_3), Schwefelwasserstoff (H_2S), Stickstoff (N_2) und Wasserstoff (H_2).

Die Uratmosphäre war eine *reduzierende Atmosphäre*, d.h. sie war frei von Sauerstoff. Darum konnte sich auch kein Ozon (O_3) bilden. Die UV-Strahlen gelangten ungehindert auf die Erdoberfläche und lieferten Energie für chemische Reaktionen. Weitere Energie stammte von elektrischen Impulsen (durch Gewitter), der Hitze von Vulkanen und der radioaktiven Strahlung. Es entstanden zahlreiche organische Verbindungen, die sich in der *Ursuppe* ansammelten und sich zu Makromolekülen polymerisierten. Diese Makromoleküle sind wiederum die Grundlage für die Bildung komplexer organischer Strukturen, wie Membrane, Enzyme und Informationsträger.

Die *Protobianten* gelten als die ersten Vorläufer der heutigen Lebewesen. Sie verfügten bereits über einige wichtige Merkmale der heutigen Lebewesen, wie etwa Stoffwechsel, Wachstum, Selbstregulierung, Reproduktion und Vererbung inklusive Mutation. Aus ihnen entwickelten sich die *Eukaryoten* und *Prokaryoten*. Mit der Zeit verknüpften sich die organischen Stoffe in der Ursuppe. Die Lebewesen gingen zu einer *autotrophen* Lebensweise über und entwickelten die Fähigkeit zur *Chemosynthese* und später zur *Fotosynthese*. Durch diese Reaktionen wurde Sauerstoff freigesetzt, was die Entstehung *aerober* Lebewesen ermöglichte – Lebewesen, die nur Zellatmung betreiben.

Damit waren die drei Grundbedingungen für lebende Systeme geschaffen:

1. Lebewesen benötigen Substanzen (Biomoleküle) vier verschiedener Klassen: Aminosäuren, Zucker, Nucleotidbasen und Fettsäuren.
2. Der Stoffwechsel muss in einem abgegrenzten Raum stattfinden können, es soll aber ein Stoffaustausch mit der Umgebung (Einverleibung von Nährstoffen, Ausscheidung von Abfallstoffen) möglich sein.
3. Wichtige Biomoleküle müssen mithilfe von Informationsträgern vererbungsähnlich vermehrt werden können.

4.1 Die Entfaltung des Lebens

Die heutigen Lebewesen gehen alle auf Vorfahren zurück, die sich vor 3.8 Milliarden Jahren entwickelt haben. Die Geschichte der Erde lässt sich grob in vier Abschnitte unterteilen:

- I. Im *Präkambrium*, der Erdfrühzeit, vor 3.8 Milliarden bis 570 Millionen Jahren bildeten sich die ersten Lebewesen. Von dieser Zeit gibt es kaum Fossilien, da beständige Skelettstrukturen wie Knochen, Zähne und Schalen noch nicht ausgebildet waren oder weil die Fossilien aus dieser Zeit aufgrund tektonischer Prozesse wieder zerstört wurden.
- II. Im *Paläozoikum*, dem Erdaltertum, vor 570 bis 245 Millionen Jahren fand eine beinahe explosive Entwicklung neuer Lebensformen statt. Die ersten räuberischen Arten erzeugten einen Selektionsdruck, der neue anatomische Merkmale hervorbrachte: Beutetiere verteidigten sich mit Schalen und harten Körperteilen, Raubtiere zogen mit starken Gebissen nach. Die ersten Wirbeltiere waren kieferlose Panzerfische. Die ersten Landpflanzen waren Nacktfarne, Moose und Flechten. Zu ihnen gesellten sich bald die ersten Landtiere wie

Skorpione und Tausendfüßler. Die Ausbreitung von Samenpflanzen führte zu einer Reduktion des CO_2 -Gehalts der Atmosphäre. Das Landleben erforderte eine Spezialisierung der Fortpflanzungs- und Fortbewegungsweisen, neue ökologische Lizenzen wurden erteilt. Es entstanden die ersten Bäume und Nadelwälder. Reptilien eigneten sich die Landlebensweise an und es entstanden die ersten geflügelten Insekten. Am Ende des Paläozoikum entstanden zahlreiche neue Gruppen von Reptilien: die Dinosaurier.

- III. Das *Mesozoikum*, das Erdmittelalter, vor 245 bis 65 Millionen Jahren war das Zeitalter der Dinosaurier. Sie eroberten sämtliche Lebensräume zu Luft, Land und Wasser. Zudem entstanden die ersten Eier legenden Säugetiere und Vögel. Neben den Dinosauriern erlebten auch die Kopffüßer im Mesozoikum ihre Blütezeit. Die Ausbreitung der Blütenpflanzen führte zur Ausbildung neuer Insektenformen, sodass die Insekten schon bald die formenreichste Tiergruppe ausmachten. Das Ende des Mesozoikum wird durch ein Massenaussterben markiert: die meisten Reptilienarten, also Dinosaurier, sowie die meisten Kopffüßerarten starben aus.
- IV. Das *Känozoikum*, die Erdneuzeit, ist die Phase der letzten 65 Millionen Jahre bis heute. Blütenpflanzen breiteten sich praktisch über die ganze Erde aus. Es entstanden neue Vogelarten, höhere Säugetiere und die ersten Menschenformen. In der letzten Eiszeit starben viele Pflanzenarten, aber auch grosse Tierformen wie das Mammut aus. Der Mensch überlebte und entwickelte sich zur dominierenden Art auf der Erde.

4.2 Pflanzen besiedeln das Land

Die Landpflanzen stammen wahrscheinlich von der wasserlebenden Grünalge ab. Das Leben an Land erfordert einige Anpassungen gegenüber der Lebensweise im Wasser. An Land wird die Pflanze nicht durch das umgebende Wasser gestützt. Stabilität erhält sie durch die Ausbildung eines *Festigungsgewebes*. Kleinere Pflanzen stabilisieren ihren Körper durch den *Turgodruck*, also mit Flüssigkeit innerhalb der Zellen; grössere Pflanzen wie Sträucher und Bäume lagern den *Holzstoff Lignin* in ihre Zellwände ein.

Im Wasser hat die ganze Pflanze Zugang zu Wasser und Mineralstoffen und betreibt Photosynthese am ganzen Pflanzenkörper. An Land sind die lebensnotwendigen Faktoren räumlich voneinander getrennt. Die Landpflanze entnimmt mit einem *Wurzelsystem* Wasser und Mineralstoffe aus dem Boden. Der oberirdische *Vegetationskörper*, bestehend aus Blättern und Stängel bzw. Stamm, versorgt die Pflanze mit Licht für die Fotosynthese und dient dem Gasaustausch mit der Umgebung (CO_2 , O_2). Die Landpflanze verfügt über ein Wasserleitungssystem, das Wasser von der Wurzel zum Vegetationskörper führt.

Die Fortpflanzung von Landpflanzen ist nur durch die Entwicklung von *Pollen* (die männlichen Keimzellen) und *Blüten* (die weiblichen Keimzellen) möglich. Da Pollen an Land nicht über das Wasser transportiert werden können, müssen sie mit dem Wind oder von Tieren (z.B. Bienen) zur Blüte transportiert werden. Aus der befruchteten Blüte bildet sich dann ein Samen. Dieser ist mit Reservestoffen ausgestattet und von einer Hülle umgeben, welche den Samen resistent gegen Trockenheit, Kälte, Verdauung durch Tiere und andere Umwelteinflüsse macht.

4.3 Die Evolution der Wirbeltiere

Die heutigen Wirbeltiere stammen von wasserlebenden Tieren ab, welche über einen knorpeligen Stab (*chorda dorsalis*) zur Stützung des Rumpfes verfügten. Es bildeten sich zahlreiche Fischarten, darunter der *Quastenflosser*, dessen Eigenschaften (paarige Fischlungen, innere Nasenöffnungen, muskulöse Fleischflossen) sich als entscheidend prädispositiv für die Lebensweise an Land erweisen sollten. Das Leben an Land erforderte aber noch einige weitere Strukturänderungen, etwa die Stabilisierung des Skeletts, einen Schutz vor Austrocknung und UV-Strahlung, sowie die Ausbildung neuer Mechanismen zur Atmung, Ausscheidung und Fortpflanzung.

Die heutigen Lurche sind die Nachfahren der ältesten Landwirbeltiere. Sie sind nicht komplett an die Lebensweise an Land angepasst und benötigen auch feuchte Lebensräume. Ihre Haut darf nicht austrocknen. Für die Fortpflanzung müssen sie sich ins Wasser begeben.

Die Reptilien sind die ersten Wirbeltiere, die voll an das Leben an Land angepasst waren. Sie eroberten Land- und Luftlebensräume, die Fische begaben sich sogar zurück ins Wasser. Reptilien sind mit Hornschuppen bedeckt, was ihre Haut vor dem Austrocknen schützt. Ihr Ei verfügt über eine feste Aussenschale, die Atmungsgase durchlässt, Feuchtigkeit aber zurückhält. Die Ausscheidung von Stickstoffverbindungen erfolgt nicht wie beim Fisch stetig mit einem ständigen Wasserverlust, sondern als konzentrierte Ausscheidung von Harnstoff oder Harnsäure.

Im Gegensatz zu den wechselwarmen Reptilien halten Säugetiere und Vögel ihre Körpertemperatur immer in einem konstanten Bereich. Dies verleiht ihnen Unabhängigkeit von wechselnden Lebensbedingungen der Umwelt.