

# Evolution

von Christina Ifrim, Miriam Haidle, Oliver Schlaudt und Michael Wink

Dieser Text ist die herausgeberisch und redaktionell bearbeitete, aber noch nicht abschließend lektorierte und ungesetzte **Vorabveröffentlichung** eines Kapitels, das im Band

**Umwelt interdisziplinär  
Grundlagen – Konzepte – Handlungsfelder**

**herausgegeben von Thomas Meier, Frank Keppler, Ute Mager,  
Ulrich Platt und Friederike Reents**

bei Heidelberg University Publishing (heiUP; <https://heiup.uni-heidelberg.de/>) Open Access und in gedruckter Form erscheinen wird.

Text © die Autoren 2022



Dieser Text ist unter der Creative-Commons-Lizenz CC BY-SA 4.0 veröffentlicht.

**DOI: <https://doi.org/10.11588/heidok.00031285>**



# Evolution

Christina Ifrim<sup>1</sup>, Miriam Haidle<sup>2</sup>, Oliver Schlaudt<sup>2, 3</sup> und Michael Wink<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Staatliche Naturwissenschaftliche Sammlungen Bayern (SNSB) Jura-Museum, Willibaldsburg, Eichstätt

<sup>2</sup> Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Forschungsprojekt „The Role of Culture in Early Expansions of Humans (ROCEEH)“ an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen und am Senckenberg Forschungsinstitut, Frankfurt/Main

<sup>3</sup> Philosophisches Seminar, Universität Heidelberg

<sup>4</sup> Institut für Pharmazie und Molekulare Biotechnologie, Universität Heidelberg

**Zusammenfassung:** Die Evolution des Lebens, also biologische Evolution, wird in diesem Kapitel aus verschiedenen Perspektiven behandelt. Dieser Artikel bietet einen Überblick über den Stand des Wissens um die drei gültigen Artkonzepte, die Entstehung von Arten, Meilensteine der Evolution des Lebens in der Erdgeschichte, unterschiedliche Geschwindigkeiten von Evolution und verschiedene evolutionstreibende Mechanismen. Die aufkommende Krise auf der Erde wird viele Organismen zu beschleunigter Evolution zwingen. Evolution ist aber nicht auf biologische Arten beschränkt. Als Beispiel für viele andere Prozesse, die in Eigendynamik zunehmende Komplexität erlangen, wird in diesem Kapitel auch die Evolution der menschlichen Kultur behandelt. Ein kurzer Exkurs zeigt auf, wie die Debatte um Darwins Evolutionstheorie anfangs von der Idee des *intelligent designs* befeuert wurde, die sich in den USA im Lauf der Zeit verfassungsbedingt zu einem die Gesellschaft polarisierenden Faktor entwickelte. Evolution liegt durchweg ein komplexer Mechanismus zugrunde, der zu einem Wechselspiel zwischen zunehmender Komplexität und zunehmendem Wettbewerb führt.

**Schlüsselbegriffe:** Systematik, Taxonomie, Biodiversität, Selektion, Erdgeschichte, Kulturelle Evolution

## Der Begriff Evolution

Das Wort „Evolution“ bedeutet „Entwicklung“, und zwar „allmählich fortschreitende Entwicklung von Zusammenhängen im geschichtlichen Ablauf“. Die Entlehnung folgt lateinisch *ēvolūtio* (Genitiv *ēvolūtiōnis*) „das Auseinanderwickeln (der Schriftrolle), das Lesen“, einem Verbalabstraktum zu lateinisch *ēvolvere* „hinauswälzen, enthüllen, auseinanderrollen, entwickeln“, das sich aus lateinisch *ex-* „aus-, heraus-“ (siehe <https://www.dwds.de/wb/ex->) und lateinisch *volvere* „rollen, wälzen, abspulen“ zusammensetzt. Dieses Substantiv gelangt zunächst über französisch *évolution* „Exerzierbewegung eines Truppenteils, Veränderung des Truppenkörpers in Form und Ausdehnung“ um 1700 als militärisches Fachwort ins Deutsche. Im 18. Jahrhundert findet es als Übernahme aus der lateinischen Wissenschaftssprache vielfache terminologische Verwendung (Mathematik, Musikwissenschaft, Biologie). Besondere Bedeutung für die

philosophische Diskussion seit dem 18. Jahrhundert gewinnt der (von der 2. Hälfte des 18. Jahrhunderts an eingedeutscht vorkommende) naturwissenschaftliche Terminus „Evolution“, der anfangs unter dem Einfluss der Präformationslehre steht („Auswicklung, Entfaltung der bereits seit der Schöpfung vorhandenen Organismen“), im 19. Jahrhundert aber (im Deutschen besonders seit Mitte der 1970er-Jahre) durch Darwins Abstammungslehre den Sinn „ständige Höherentwicklung durch allmähliche Veränderungen“ erhält (Pfeifer 2019).

Der Begriff „Evolution“ hat etymologisch selbst eine beachtliche Evolution erfahren. Wenn in diesem Kapitel von Evolution die Rede ist, dann ist ganz überwiegend ein Spezialfall, nämlich die Evolution des Lebens, also biologische Evolution, gemeint, heute und über lange Zeiträume. Evolution ist allerdings nicht auf biologische Arten beschränkt. Als Beispiel für viele andere Prozesse, die in Eigendynamik zunehmende Komplexität erlangen, wird in diesem Kapitel auch die Evolution der menschlichen Kultur behandelt.

## **Das Konzept der Evolution**

### **Darwins Entdeckung**

Die Frage, wie die große Vielfalt von Organismen auf der Erde entstanden war, beschäftigte die Menschheit seit ihrem Entstehen. Im 6. Jahrhundert v. Chr. postulierte Thales von Milet (um 624–547 v. Chr.), das Wasser sei der Ursprung aller Dinge. Er versuchte so, eine nicht-mythologische Erklärung für die Vielfalt der Natur zu geben. Sein Schüler Anaximander (um 610–546 v. Chr.) entwickelte diese Idee weiter zur „Urzeugung“, in der die ersten Tiere und der Mensch in der Feuchtigkeit entstanden und später auf das trockene Land gegangen seien, wobei sie sich ontogenetisch (im Lauf ihres Körperwachstums) durch eine Metamorphose aus fischähnlichen Formen entwickelt hätten. Empedokles (um 495–435 v. Chr.) postulierte im 5. Jh. v. Chr. in Sizilien, dass die Pflanzen vor den Tieren aus Teilen entstanden wären, die miteinander zufällig zusammenwachsen wären, wobei überlebensfähige Kombinationen am Leben blieben und andere zugrunde gegangen wären (Capelle 1968). Aristoteles (384–322 v. Chr.) leitete aus Beobachtungen an Insektenbrut her, dass sich alle Lebewesen in Spontanzeugung aus Schmutz und Schlamm entwickeln würden (Capelle 1955). Er erkannte bereits auffällige Ähnlichkeiten verwandter Arten.

Nach der biblischen Schöpfungsgeschichte schuf Gott Himmel und Erde und alle Lebewesen einzeln (Gen. 1.1). Auf dieser Basis vertrat das antike Christentum ebenso wie das Judentum und der Islam die Lehre von der Konstanz der Arten und stellte zudem das Dogma auf, dass die Arten nicht auf natürliche Weise entstanden seien, sondern in einem Schöpfungsakt durch Gott. Eine wissenschaftliche Systematik oder gar der Gedanke an eine kontinuierliche Fortentwicklung der Arten fehlt in dieser theologisch fundierten Naturphilosophie und beinhaltet die Annahme, die Schöpfung sei abgeschlossen.

Carl von Linné (1707–1778) erkannte die auffälligen Ähnlichkeiten zwischen nah verwandten Arten. Er schlug als erster ein einfaches und einheitliches System der Bezeichnung von Pflanzen- und Tierarten vor, das die Grundlage der heute gültigen

Bezeichnung von Tier- und Pflanzenarten ist: die binäre Nomenklatur mit Gattungs- und Artnamen. Neben der Benennung führte er ein hierarchisches System ein, das Tier- und Pflanzenarten zu Gruppen abnehmender Ähnlichkeit gliedert. Dieses System war für die Entwicklung des Evolutionsgedankens von Bedeutung, da es die Erfassung der ungeheuren biologischen Artenvielfalt ermöglichte, die besonders ab dem 19. Jahrhundert bekannt wurde. Des Weiteren wurden damit systematische Ansätze zu Gruppierung und Tiergeografie erstmals möglich (Wikipedia 2020). Vermutlich ging schon Linné nicht mehr davon aus, dass jede Art einzeln geschaffen wurde. Er erkannte zum Beispiel klar, dass wir Menschen nah mit den Schimpansen verwandt sein und einen gemeinsamen Vorfahren haben müssten; wagte aber nicht, dies öffentlich zu sagen. Auch Johann Wolfgang von Goethe (1749–1832) beschäftigte sich mit der Frage, wie Leben entstand. Er ging schon von einer Ursuppe aus, aus der alle Formen hervorgingen. Den Begriff „Evolution“ verwendete er in diesem Zusammenhang, wenn auch in einem anderen Sinn als wir es heute tun. Die Suche nach der Urpflanze macht deutlich, dass schon Goethe von einer Abfolge, also Evolution des Lebens ausging (Storch, Welsch und Wink 2013).

Georges Cuvier (1769–1832), Begründer der zoologischen Paläontologie, entdeckte durch den Vergleich der Anatomie der Knochen fossiler und rezenter Tiere einen systematischen Zusammenhang zwischen verschiedenen Knochen unterschiedlicher Körperregionen. Er konnte so auch Fossilfunde rekonstruieren oder Gruppen zuordnen, wenn nur Teile des Fossils erhalten waren. Cuvier legte die Grundlagen zur zoologischen Systematik und stellte durch vergleichende Anatomie bereits ein System der Tiere mit vier Hauptgruppen auf (Wikipedia 2020).

Jean-Baptiste de Lamarck (1744–1829) publizierte als erster eine klare Evolutionstheorie. Für die Weiterentwicklung der Arten ging er von einer Vererbung von erworbenen Eigenschaften aus (Lamarckismus). Als Mechanismus des Artwandels stellte er 1809 die Theorie der *Vererbung erworbener Eigenschaften* auf: Durch Gebrauch oder Nichtgebrauch modifizierten sich Gestalt und Funktion der Organe eines Lebewesens in Anpassung an die Erfordernisse der Umwelt, wobei diese individuell erworbenen Veränderungen an die Nachkommen vererbt werden könnten. Auch wenn diese Idee seit ein paar Jahren im Gebiet der Epigenetik wieder an Gewicht gewinnt, kann sie die Stammesgeschichte (Phylogenie), Differenzierungen und Anpassungen der Lebewesen nicht allein erklären.

Es ist das Verdienst von Charles Darwin (1809–1882), eine Evolutionstheorie aufgestellt zu haben, die umfassendere Erklärungen lieferte und bis heute grundsätzlich gilt. Er formulierte sie in seinem Werk *On the Origin of Species by means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (Darwin 1859). Darwin ging davon aus, dass alle heute lebenden Arten von gemeinsamen Vorfahren abstammen, d. h. aus sehr ursprünglichen Arten entstanden immer neue und häufig besser angepasste neue Arten. Darwin ging selbstverständlich von der Vererbbarkeit von Merkmalen aus, nur hatte er keine genauere Vorstellung über den Vererbungsprozess. Er wusste aber, dass die Individuen in einer großen Population nicht alle identisch sind, sondern sich durch vielfältige Variationen unterscheiden. Er postulierte das Prinzip der „natürlichen Auslese“: Nicht alle Individuen

einer Population besitzen dieselben Fortpflanzungs- und Überlebenschancen, sondern dass einige Individuen besser angepasst an die Umweltbedingungen sind als andere. Diese haben dann bessere Chancen, ihr Erbgut weiterzugeben. Wenn dieser Prozess nur lange genug verläuft, entstehen daraus neue Arten mit eigenen Formen und Anpassungen. Zeitgleich kam auch der Naturforscher Alfred Russel Wallace (1823–1913), der viele Jahre in Südostasien forschte, zu einer fast identischen Evolutionstheorie (Darwin und Wallace 1858). Darwin schlug auch vor, die Stammesgeschichte in Form eines Stammbaums darzustellen. Diese Idee wurde von Ernst Haeckel (1834–1919) in Jena aufgegriffen; er publizierte in jungen Jahren umfassende Stammbäume des Lebens (Storch, Welsch und Wink 2013), eine im Kern bis heute übliche Konvention.

Nur kurz zuvor, im Jahr 1855, stellte der Mediziner Rudolf Virchow (1821–1902) die Zellulartheorie *omnis cellula ex cellula* auf, nach der eine Zelle nur aus einer anderen Zelle hervorgehen kann. Er schließt eine Spontanzeugung von Zellen aus. Diese unabhängig formulierte These war eine wichtige Stütze für Darwins Vorstellung, dass sich alle lebenden Formen in einer kontinuierlichen Reihe von früheren und einfacheren Formen ableiten lassen (Storch, Welsch und Wink 2013). Die klassische Evolutionstheorie hat sich bewährt und wurde durch die Zell- und Vererbungslehre und seit 50 Jahren durch die Erforschung der DNA erweitert und verfeinert.

### **Von der klassischen Morphologie zur Genetik**

Der Augustinermönch Gregor Mendel (1822–1884) fand bei Erbsen und Wunderblumen heraus, dass morphologische Merkmale nach festen Regeln vererbt werden. Daraus leitete er bis heute gültige Vererbungsregeln ab (Mendelsche Regeln) (Mendel 1866). Diese Arbeit wurde anfangs kaum beachtet und erst 1900 durch die Botaniker Hugo de Vries (1848–1935), Carl Correns (1864–1933) und Erich Tschermak-Seysenegg (1871–1962) wiederentdeckt, die mit anderen Organismen zu ähnlichen Ergebnissen gelangten (De Vries 1900).

Den Mikroskopikern waren bereits im 19. Jahrhundert das Vorkommen von Chromosomen in Zellen aufgefallen. August Weismann (1834–1914) stellte in den 1880er-Jahren die Keimplasmatheorie auf, nach der das Erbmaterial ausschließlich in den Chromosomen vorkommt (Storch, Welsch und Wink 2013). Der Genetiker Thomas Hunt Morgan (1866–1945) konnte 1910 bei der Taufliege *Drosophila melanogaster* nachweisen, dass die Chromosomen Träger der Gene sein müssen (Morgan 1910). Es dauerte wenige Jahrzehnte bis zur Klärung der chemischen Struktur der Erbmoleküle: Es waren nicht Proteine, wie man anfangs annahm, sondern Nucleinsäuren. Oswald Avery (1877–1955) wies 1944 nach, dass die DNA als Träger der Erbsubstanz anzusehen ist. 1953 waren es Francis Crick (1916–2004) und James Watson (\*1928), welche aus kristallographischen Analysen eine Doppelhelix-Struktur für die DNA vorschlugen (Übersicht in Storch, Welsch und Wink 2013).

# Arten, Ordnungen, Reiche – die Basis der Systematik und Evolutionsforschung

Biologische Evolution ist die Entwicklung von einer Art zu einer oder mehreren neuen Arten. Die Art ist die kleinste taxonomische Einheit. Zu einer Art gehören alle Individuen mit gleichen Merkmalen. Welche das genau sind, darüber gehen die Meinungen auseinander. Obwohl jede Naturbeobachterin und jeder Naturbeobachter eine Vorstellung davon hat, was eine Art ist, fällt es Biologen und Biologinnen schwer, eine Artdefinition zu finden, die auf alle Organismen zutrifft (z. B. Storch, Welsch und Wink 2013).

## Was ist eine Art?

Bei sich geschlechtlich vermehrenden Organismen wie Wirbeltieren ist das klassische, *biologische Artkonzept* weit verbreitet, das von dem berühmten Evolutionsbiologen Ernst Mayr (1904–2005) propagiert wurde: „Eine Art ist eine Gruppe natürlicher Populationen, die sich untereinander kreuzen können und von anderen Gruppen reproduktiv isoliert sind“ (1967). Dieses Konzept stößt dann an seine Grenzen, wenn in der Natur außerhalb der Wirbeltiere Reproduktion nicht oder nur teilweise auf geschlechtlicher Fortpflanzung basiert, oder wenn sich einzelne Populationen von Unterarten in manchen Regionen gemeinsam reproduzieren, in anderen getrennt voneinander, sodass nicht geklärt werden kann, ob sie sich noch untereinander fortpflanzen könnten.

Organismen, die zu einer Art gehören, sehen bis auf individuelle, entwicklungsabhängige oder geschlechtliche Unterschiede gleich aus. Vergleicht man zwei Organismen mit der gleichen Anatomie und Morphologie, gehören sie zu einer Art. Bei vielen gemeinsamen Merkmalen und geringen Unterschieden ordnet man zwei Organismen zwei Arten zu, die einer gemeinsamen Gattung angehören. Wenn Arten durch diese Methode bestimmt werden, spricht man von *Morphospezies*. Eine Artbestimmung auf der Basis von Morphospezies versucht, natürliche Formen in Bezug auf ihre differenzielle Ähnlichkeit zu beschreiben und zu ordnen, es ist also ein inhärent vergleichender Ansatz. Fossilien ausgestorbener Organismen, die keine heutigen Verwandten haben wie zum Beispiel Trilobiten oder Ammonoiten, können nur auf diese Weise zu Arten zugeordnet werden.

Allerdings können sich Organismen auch aus anderen Gründen ähneln:

1. Gemeinsame Vorfahren sind der hauptsächliche Maßstab unserer Standardklassifikation, sie sind zumindest bei höheren Organismen anhand gemeinsamer morphologischer Grundprinzipien erkennbar. In Bezug auf Arten und höhere Taxa kann die Kladistik (eine computergestützte Methode zur Klassifikation von Organismen anhand gemeinsamer Merkmale) eine ausgefeilte Terminologie und Entscheidungshilfe bereitstellen. In Bezug auf Organe oder ähnliche Merkmale sprechen wir von *Homologie*. Die zwei Arme der Menschen entsprechen z. B. den beiden Vorderbeinen anderer Säugetiere.
2. Gemeinsame Funktion kann Ähnlichkeit in ursprünglich unterschiedlichen Strukturen verursachen. Diese Ähnlichkeit ist sekundär, und man bezeichnet sie als

*funktionale Konvergenz*. Beispiel: Flügel von Vögeln, Fledermäusen und Flugsauriern. Auch bei Schnäbeln von Vögeln findet man solche Konvergenzen. Vor allem in Skelettstrukturen wird sie als *Analogie* bezeichnet, z. B. Flossen und torpedoartige Körperform bei Delphinen und Ichthyosauriern („Fischsaurier“, die sich im Knochenbau allerdings dann doch wieder deutlich unterscheiden). Viele Pflanzen, die an heißen und trockenen Standorten leben, speichern Wasser in ihren Stängeln oder Blättern. Dies wird als Sukkulenz bezeichnet. Das Merkmal Sukkulenz tritt bei vielen nicht verwandten Pflanzenfamilien auf und ist daher ein weiteres Beispiel für konvergente Evolution.

Zwischen Morphospezies muss also beachtet werden, dass eine morphologische Ähnlichkeit nicht notwendigerweise ein Anzeichen von Verwandtschaft ist. Einzig die Gemeinsamkeit von Merkmalen, zum Beispiel eine Flügelanatomie, in der die gleichen Knochen gleich angeordnet sind, wie innerhalb der Vögel oder der Fledermäuse oder der Flugsaurier, kann zu einer validen Einordnung führen.

Heute werden DNA-Daten auch für die Erkennung und Abgrenzung von Arten verwendet. Nach dem *phylogenetischen oder evolutionären Artkonzept* besteht eine Art aus einer Gruppe von Individuen, die von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen und die sich durch charakteristische Merkmale, zum Beispiel DNA-Unterschiede und Morphologie, von anderen Arten abgrenzen (z. B. in Storch, Welsch und Wink 2013; Wink 2014).

Diese unterschiedlichen Ansätze zur Artbestimmung erfordern eine formale Basis. Diese liefert der *International Code on Zoological Nomenclature* (International Commission on Zoological Nomenclature 2019), dem alle Artbeschreibungen unterliegen, ungeachtet, ob sie auf DNA-Analysen, Morphologie von lebenden Tieren oder Morphologie von Fossilien basieren.

Jede Methode zur Artbestimmung hat ihre Vor- und Nachteile. Wenn sich zwei Formen in ihrer DNA-Sequenz unterscheiden, stellen sie unterschiedliche genetische Linien dar, die sich seit einiger Zeit reproduktiv getrennt entwickelt haben. Konvergenzen, die die Bestimmung von Morphospezies vor Herausforderungen stellen, gibt es dabei so gut wie nicht. Zur Interpretation der Daten rezenter Organismen wird heute vielfach das phylogenetische Artkonzept verwendet. Häufig führt dies bei biologischen Arten zu einer Aufspaltung in mehrere phylogenetische Arten: Nach DNA-Analysen erhöhte sich die Zahl der Vogelarten von rund 9.300 auf inzwischen über 10.500 Arten (Wink 2014). Man schätzt, dass es letztendlich 18.000 Arten werden könnten, wenn alle Arten genetisch untersucht wurden. Andererseits sind DNA-Analysen nicht auf den Fossilbericht anwendbar, in dem nur Morphospezies bestimmt werden können.

Die Anzahl der Tier- und Pflanzenarten, die taxonomisch klar definiert ist, liegt bei rund zwei Millionen Arten. Da vermutlich viele Pilze, Einzeller und Evertebraten noch nicht entdeckt sind, gehen viele Biologinnen und Biologen von einer Artenzahl von zehn Millionen und mehr aus. Wenn im Bericht der Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES 2019) gesagt wird, dass eine Million Arten vom

Aussterben bedroht sind, so bezieht sich dies auf eine geschätzte Zahl von zehn Millionen Arten.

## **Höhere Taxonomie**

Basierend auf gemeinsamen Merkmalen und Unterschieden, werden Organismen auch in höhere taxonomische Stufen gruppiert: Gattung, Familie, Ordnung, Klasse, Stamm, Reich und Domäne. Bereits Linné und Cuvier fassten ähnliche Arten zu einer Gattung, ähnliche Gattungen zu einer Familie und diese in Ordnungen zusammen. Prinzipiell und im Fall einiger höherer Taxa ganz konkret ist ihre Taxonomie bis heute gültig.

Die Taxonomie und Systematik der heutigen Bakterien, Viren, Pflanzen und Tieren beruht zunehmend auf DNA-Daten und versucht den evolutionären und phylogenetischen Hintergrund zu berücksichtigen. Durch die Sequenzierung von Markergenen oder ganzen Genomen können wir heute die Phylogenie vieler Organismen rekonstruieren und als Stammbäume darstellen. Im Unterschied zu morphologischen Daten, die Konvergenzen aufweisen können, bilden DNA-Daten die evolutionäre Vergangenheit verlässlich ab. Genetik hat die höhere Systematik somit entscheidend beeinflusst, aufgrund der Ähnlichkeiten und Differenzen im Genom wurden zum Beispiel die Reiche der Lebewelt vor allem für Einzeller in den letzten 30 Jahren neu geordnet und der Hierarchie wurde eine neue, übergeordnete Stufe hinzugefügt, die Domäne.

Biologen und Biologinnen unterscheiden heute drei große Domänen: Bakterien und Archaeen, die zu Prokaryoten, also Organismen ohne Zellkern zusammengefasst werden und Eukaryoten mit einem Zellkern. Zu den Eukaryoten zählen die mehrzelligen Organismen, dazu gehören die Reiche der Pilze, Pflanzen und Tiere, daneben auch die Protozoen (eine genetisch heterogene Gruppe von Einzellern) und diverse Gruppen der Algen. Aus den Grünalgen entwickelten sich die Pflanzen, aus den Choanoflagellaten die Metazoa, also die diversen tierischen Entwicklungslinien (wie Protostomia, Deuterostomia). Artenzahlen sind ständig in Bewegung, da durch DNA-Untersuchungen etliche Arten gesplittet werden, sodass die apparente Artenzahl zunimmt. Außerdem gibt es im Bereich der Prokaryoten, Einzeller und Evertebraten (also alle wirbellosen Tiere) noch sehr viele bisher unbekannte und unbeschriebene Arten.

## **Genetik und Evolution**

Desoxyribonukleinsäure (DNA) ist ein Makromolekül, das aus linear gekoppelten Nucleotiden aufgebaut ist. Die Pyrimidinbasen Cytosin (C) und Thymin (T) weisen zwei N-Atome auf, die Purinbasen Adenin (A) und Guanin (G) jeweils vier N-Atome. Außerdem gehören Desoxyribose (ein Zucker, der als Pentose bezeichnet wird) und eine Phosphatgruppe zu einem Nucleotidbaustein. Im Unterschied zur DNA findet man in der Ribonucleinsäure (RNA) Uracil (U) anstelle von Thymin und Ribose (der die Hydroxylgruppe in 2-Position fehlt) anstelle von Desoxyribose. DNA enthält also die Basen A, T, G und C, RNA die Basen

A, U, G und C.

Die DNA-Doppelhelix liegt im Zellkern als lineares, also fadenförmiges Makromolekül vor (Abb. 1). Je nach Art wird das Kerngenom, d. h. die Gesamtheit der DNA im Zellkern, auf eine unterschiedliche Anzahl von Chromosomen aufgeteilt. Bis auf die Keimzellen haben alle Wirbeltierzellen einen doppelten (diploiden) Chromosomensatz. Alle Nachkommen erhalten mit den Gameten (Keimzellen, die sich bei der Befruchtung vereinen) einen ähnlichen, aber nicht 100 % identischen, haploiden (einfachen) Chromosomensatz jeweils von der Mutter und vom Vater, was zur genetischen Variabilität der Individuen beiträgt. Das Genom von Vertebraten weist vermutlich 21.000 Gene auf, die für Proteine codieren, und weitere 9.000 Gene, die diverse RNAs codieren. Die Gesamtheit der Gene entspricht dem Genotyp eines Individuums. Da nicht alle Gene gleichzeitig aktiv sind, sondern zell- und entwicklungspezifisch reguliert werden, wird die Ausprägung der jeweils aktiven Gene als Phänotyp bezeichnet. Für die Ausbildung des Phänotyps und phänotypische Variabilität spielen epigenetische Prozesse eine Rolle.

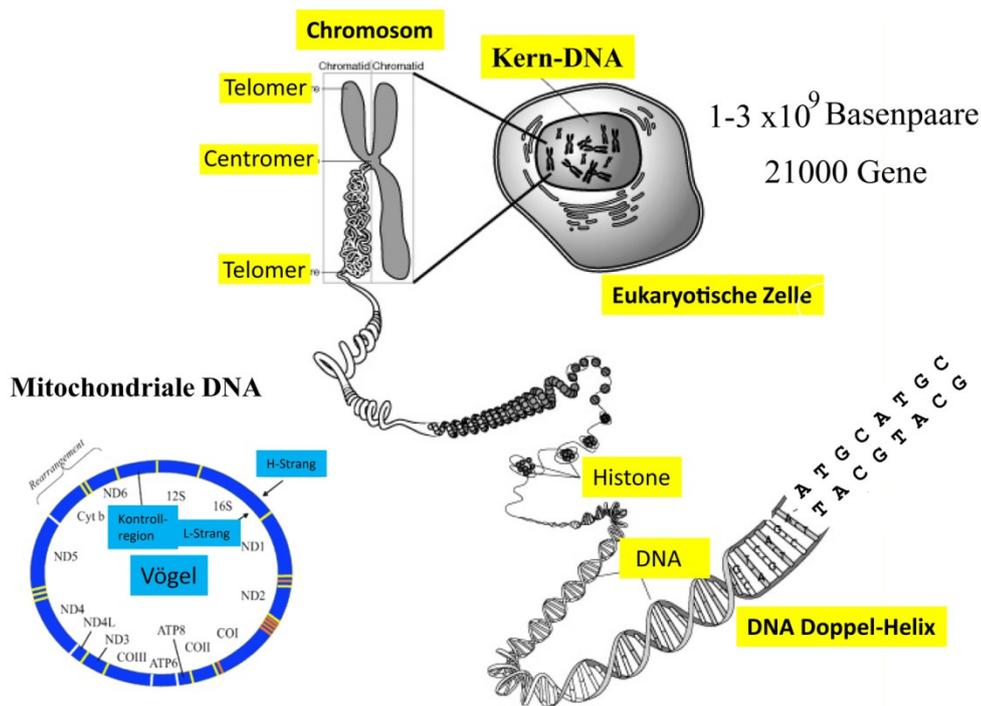


Abb. 1: Schematische Darstellung der DNA. A) DNA-Doppelhelix in Chromosomen des Zellkerns. B) Ringförmige DNA der Mitochondrien

Neben dem Kerngenom haben alle Tiere zusätzliche DNA in den Mitochondrien (mtDNA), Zellorganellen, die ursprünglich durch Symbiose aus Bakterien entstanden sind und deren Hauptfunktion die Bereitstellung von ATP, dem Treibstoff der Zelle, ist. Die mtDNA liegt ähnlich wie bei Bakterien als ringförmiges Chromosom vor und besteht bei Wirbeltieren aus circa 16.000 bis 19.000 Basenpaaren. Sie enthält 13 Gene, die Enzyme oder andere am Elektronentransport beteiligte Proteine codieren, 22 Gene für tRNAs (tRNA ist die

Abkürzung für Transfer-RNA, die bei der Proteinbiosynthese benötigt werden) und zwei für rRNAs (rRNA ist die Abkürzung für ribosomale RNA, die für die Struktur und Funktion von Ribosomen wichtig ist) (Abb. 2). Da jede tierische Zelle mehrere 100 bis 1.000 Mitochondrien und jedes der Mitochondrien fünf bis zehn mtDNA-Kopien enthält, liegt die Gesamtzahl der identischen mtDNA-Kopien bei mehreren Tausend pro Zelle. Die mtDNA macht etwa 1 % der Gesamt-DNA einer Zelle aus und ist besonders geeignet für die molekulare Evolutionsforschung. Im Unterschied zur Kern-DNA wird die mtDNA fast ausschließlich mütterlicherseits (maternal) vererbt.

Sequenzunterschiede in der DNA, also ein Austausch der vier DNA-Basen A, T, G und C, gehen auf Punktmutationen zurück. Auslöser für Punktmutationen sind interne Mechanismen, die spontan und regelmäßig auftreten. Dazu gehören biochemische Veränderungen der DNA-Basen (Depurinierung, Desaminierung, Dimerisierung und Oxidation) sowie der Einbau tautomerer Basen. Externe Faktoren für Punktmutationen umfassen energiereiche Strahlung wie UV, Röntgen und energiereiche, ionisierende Strahlung infolge von Radioaktivität oder kosmischer Strahlung, und Mutagene, also mutationsauslösende Substanzen. Die meisten Mutationen werden vor der Verdoppelung der Chromosomen bei der Zellteilung durch Reparaturenzyme rückgängig gemacht. Hier liegt der große Vorteil der Doppelhelix: Selbst wenn Information auf einem DNA-Strang durch Mutation verändert wurde, ist sie noch auf dem komplementären Strang korrekt vorhanden und kann von den Reparaturenzymen genutzt werden.

Die meisten Mutationen beobachtet man in somatischen Zellen (Körperzellen), die nicht an Nachkommen weitergegeben werden und mit dem Tod des Individuums untergehen (somatische Mutationen). Nur Mutationen in Keimbahnzellen (Gameten oder Geschlechtszellen) können vererbt werden. Die meisten Mutationen haben keine oder negative Konsequenzen. Nur in seltenen Fällen vermag ein mutiertes Gen oder Allel, einen Träger besser an seine Umwelt anzupassen und dadurch den Fortpflanzungserfolg seiner Nachkommen zu steigern. Wenn wir DNA-Sequenzen oder Genomstrukturen der heute lebenden Organismen analysieren, so sehen wir im Wesentlichen nur Mutationen, die entweder neutral waren oder einen positiven Selektionswert hatten. Mutationen mit negativen Konsequenzen haben logischerweise dem Selektionsdruck nicht standgehalten – ihre Träger hatten keinen oder geringen Fortpflanzungserfolg. Aber natürlich gibt es Mutationen, die ihrem Träger zu Selektionsvorteilen verhelfen, denn sonst hätte es keine Evolution geben können.

Neben diesem adaptiven Wert eines neuen Phänotyps wird in der Literatur und dem Namen der Exaptation auch der komplementäre Mechanismus erwähnt, dass ein bereits existierender Phänotyp, gegebenenfalls unter veränderten Umweltbedingungen, eine neue Funktion übernimmt. So sollen zum Beispiel die Federn des Archaeopteryx erst der Theormoregulation gedient haben und erst später dem Fliegen (Gould und Vrba 1982), wobei inzwischen gerade für Archaeopteryx mehr Funktionen der Federn diskutiert werden (Longrich, Tischlinger und Foth 2020).

Darwin nahm als Voraussetzung für die natürliche Selektion eine Variabilität innerhalb

von Populationen an. Wir wissen heute, dass für die Variabilität die diversen Mutationen in proteinkodierenden Genen und in Genen für Transkriptionsfaktoren zugrunde liegen. Mutationen in Regulatorgenen führen manchmal zu stärkeren morphologischen Änderungen. Dies nutzt man zum Beispiel bei der künstlichen Selektion bei Tier- und Pflanzenzüchtungen. Schon Darwin erkannte die hohe Plastizität unserer Genome, aus denen eine Züchterin oder ein Züchter in wenigen Generationen neue Formen generieren kann, wie beispielsweise die verschiedenen Kohlgemüse, die aus der wilden Kohlpflanze gezüchtet wurden (siehe z. B. Storch, Welsch und Wink 2013).

## Molekulare Phylogenieforschung

Bereits die Sequenzanalyse einzelner Gene (sog. Markergene) aus den Mitochondrien (z. B. COI, Cytochrom b), Chloroplasten (z. B. rbcL) oder Kerngenom führt zu Phylogeniehypothesen, die recht verlässlich Verwandtschaftsbeziehungen wiedergeben. Die Wahl der Markergene unterscheidet sich zwischen Tieren und Pflanzen und hängt davon ab, ob man evolutionär junge oder alte Beziehungen untersuchen möchte.

### Markergene

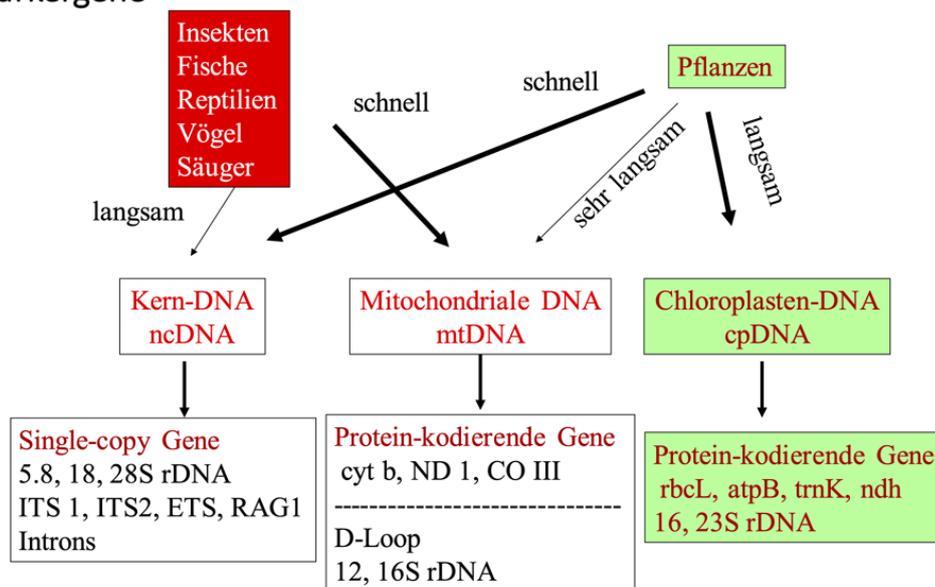


Abb. 2: Verschiedene Typen von Markergenen in bestimmten Organismengruppen

Der Weg von der Gensequenzierung eines Organismus bis zum Stammbaum ist in Abbildung 3 beschrieben.

## Von der DNA zur Phygenie

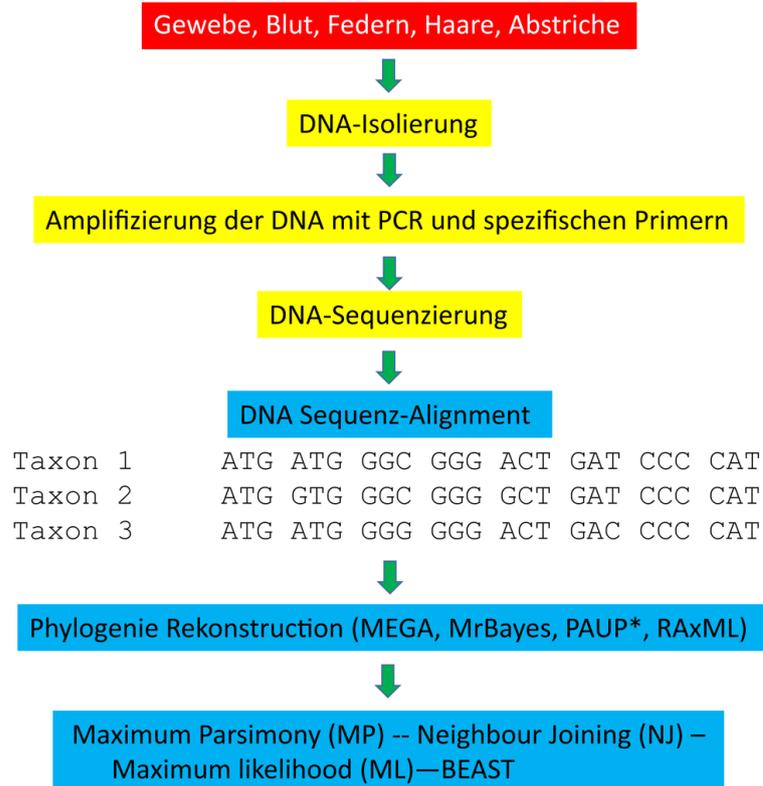
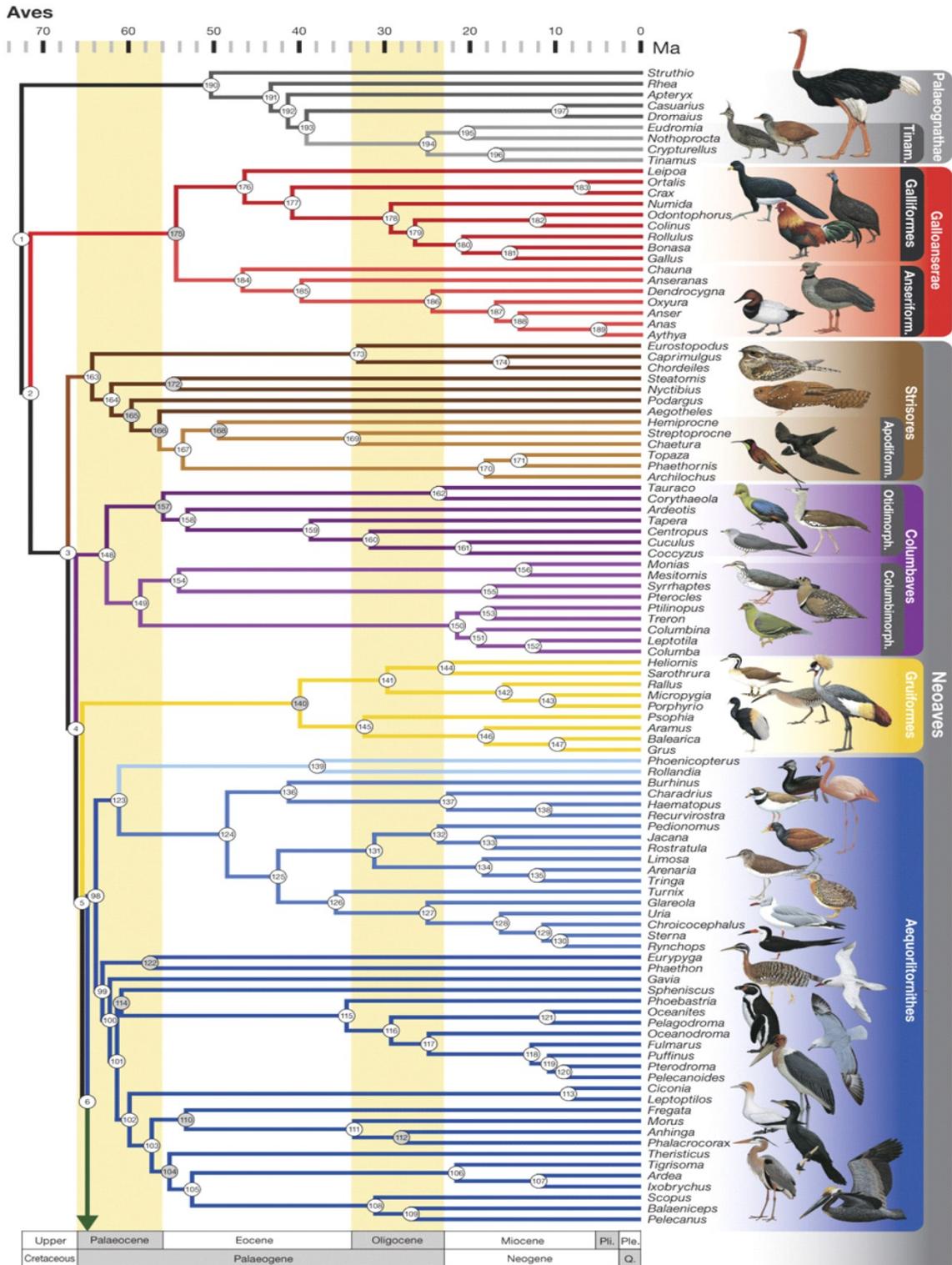


Abb. 3: Ablauf genetischer Phylogenieforschung

Mit der Entwicklung des next generation sequencing (NGS) kamen Analysegeräte auf den Markt, in denen ganze Genome durch Parallelsequenzierung analysiert werden können. In einem einzigen NGS-Lauf können hunderte Millionen kurzer DNA-Sequenzen generiert werden. Diese Sequenzen werden dann von Bioinformatikern und Bioinformatikerinnen zu längeren DNA-Abschnitten assembliert und bekannten Genen zugeordnet („Annotierung“). Homologe DNA-Sequenzen werden aligniert und wie bei den Markergenen über Phylogenieprogramme ausgewertet.

Inzwischen liegen mehrere tausend Genomsequenzen vor, vor allem von Prokaryoten. Die Zahl der Genomsequenzierung von Tieren steht am Anfang. Aber schon jetzt werden Genomsequenzen genutzt, um die Großsystematik von Tiergruppen zu rekonstruieren, wie zum Beispiel von Vögeln (siehe 3.1.4).

Es ist abzusehen, dass die Phylogenese der meisten Entwicklungslinien in wenigen Jahren über Genomsequenzierung verlässlich rekonstruiert werden kann.



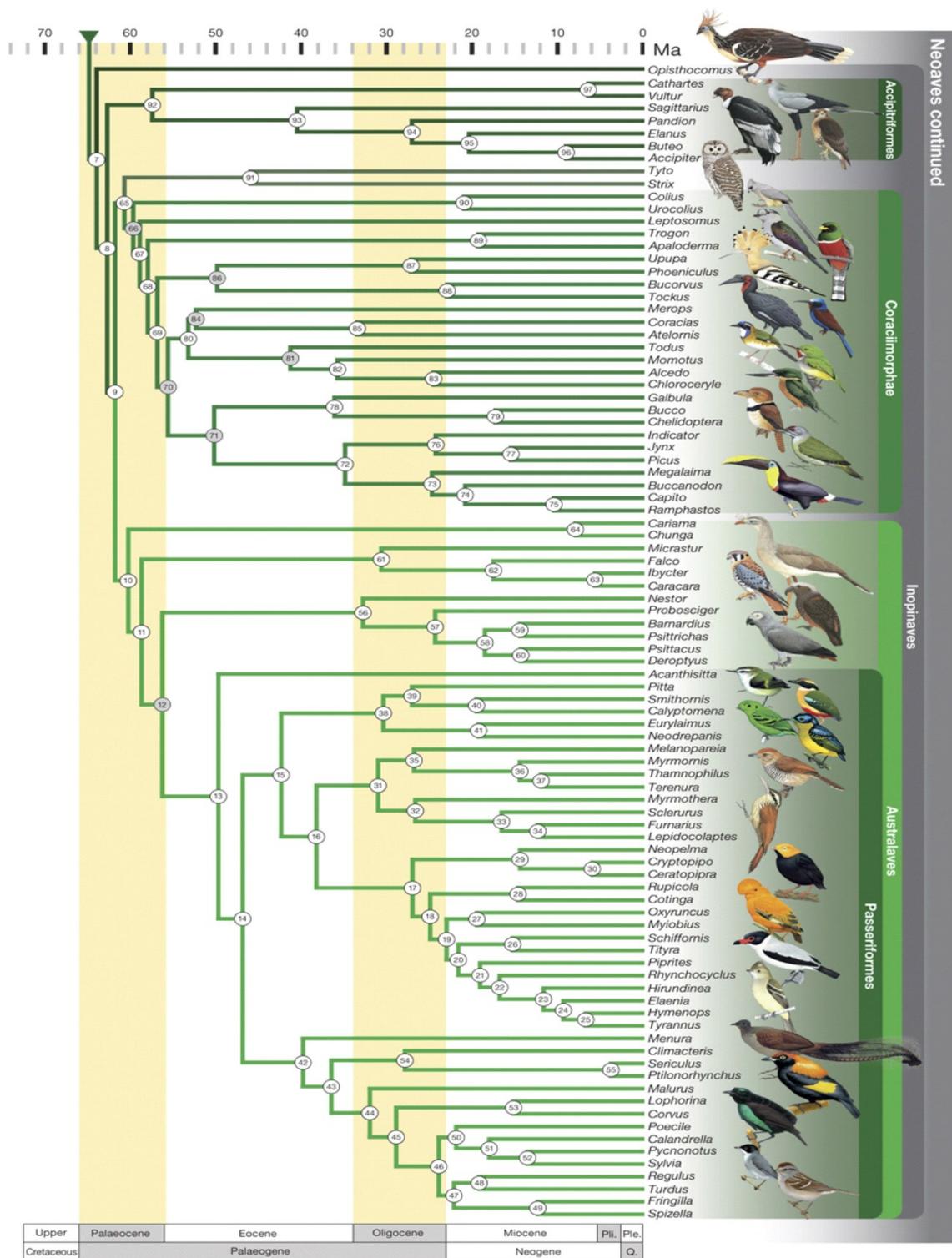


Abb. 4: Phylogenie von Vögeln aus genomischen Analysen von 200 Arten

## Evolution in erdgeschichtlichem Maßstab

Evolution im erdgeschichtlichen Maßstab zu erforschen, birgt eine Reihe von Einschränkungen, die in Kasten 2 dargestellt sind. Trotzdem lässt sich die Evolution des Lebens auf der Erde mittlerweile in vielen Details rekonstruieren. Daraus wird ersichtlich, wie sich das Leben auf der Erde auf einem anfangs leeren, toten Planeten bis hin zur heutigen Vielfalt entwickelt hat.

### **Erdgeschichte – nicht einfach zu lesen**

Ob ein Organismus erhaltungsfähig ist, hängt von vielen Faktoren ab. Die höchste Erhaltungsfähigkeit bieten biomineralisierte Hartteile, also Skelette, während weiche Gewebe schnell verwesen und nur unter speziellen Bedingungen erhaltungsfähig sind (Briggs und Crowther 1990). Da die meisten Fossilien vor allem durch ihre Skelette bekannt sind, basiert die paläontologische Taxonomie insbesondere auf deren Morphologie.

Die präzise Datierung von Fossilien und Vorkommen ist ein komplexer Prozess. Alle formalen Grundlagen, die aktuellen Korrelationen der verschiedenen Altersindikatoren und der aktuelle Stand zu deren numerischen Altern sind auf der Website der International Commission on Stratigraphy (2018) zu finden. Sie nutzt digitale Medien als dynamisches Medium, ist frei zugänglich und wird regelmäßig aktualisiert. Biostratigraphie basiert auf dem Prinzip, dass Evolution nur voranschreitet, sodass ein bestimmtes Leitfossil erdgeschichtlich nur einmal vorkommen kann. Biostratigraphie ermöglicht detaillierte Biozonierung, die aber nur relative Alter liefert, also Älteres von Jüngerem unterscheiden kann, aber kein präzises Alter. Umkehrungen des Erdmagnetfeldes können gemessen werden und darauf basierende Magnetozone liefern, die eine ähnliche zeitliche Auflösung wie Biostratigraphie haben, sofern das Gestein oder zumindest eine Komponente darin magnetisierbar ist und nach der Einbettung keine weitere Magnetisierung oder Entmagnetisierung stattgefunden hat. Veränderungen im globalen Haushalt eines Elementes wie Strontium, Sauerstoff oder Kohlenstoff äußern sich in einer Verschiebung der Verhältnisse ihrer stabilen Isotopen, die global zeitgleich passiert und somit zur Korrelation verwendet werden kann (International Commission on Stratigraphy 2018). Diese Disziplin der Chemostratigraphie hat über die Vielzahl an Elementen und Mineralien eine große Bandbreite an Einsatzmöglichkeiten. Zyklische Sedimentation ist oft durch den Umlauf der Erde um die Sonne gesteuert. Die Dauer der daraus entstehenden Milankovic-Zyklen ist bekannt, sodass bei einer Kalibrierung zwar kein numerisches Alter, aber eine recht genaue Zeitdauer ermittelt werden kann (Schwarzacher 2000).

Alle diese Möglichkeiten zur zeitlichen Korrelation müssen mit numerischen

Alle diese Möglichkeiten zur zeitlichen Korrelation müssen mit numerischen Altern kalibriert werden. Numerische Datierung basiert in der Geologie auf dem Zerfall von instabilen Isotopen, (also Elementen, die unter Abgabe ionisierender Strahlung zu einem anderen Element zerfallen), wobei die Zerfallsrate eine Materialkonstante ist. Für erdgeschichtliche Zeiträume werden meist Datierungen aus den Systemen U/Pb (mit unterschiedlichen Isotopen) oder  $40\text{K}/40\text{Ar}$  (bzw.  $40\text{Ar}/39\text{Ar}$ ) benutzt. Das Verhältnis Mutterisotop zu Tochterisotop wird gemessen und daraus das Alter berechnet, wobei die Messung und Berechnung typischerweise bei einem Fehler von 1 bis ca. 0.5 % liegt. Ein Sediment mit einem Alter von 100 Millionen Jahren kann also auf bestens  $100 \pm 0,5$  Millionen Jahre genau datiert werden, sodass korrekterweise nie von „absoluten Altern“ die Rede sein sollte. Zum Vergleich: 500.000 Jahre können mit Leitfossilien oft in mehrere Biozonen unterteilt werden. Die resultierende Zeiteinteilung aus multidisziplinärer Stratigraphie liefert die Grundlage zur Datierung von Schritten in der Evolution von Organismen und zur Berechnung von Artneubildungsraten in der Erdgeschichte, auch für ausgestorbene Organismen, bei denen molekulare Untersuchungen unmöglich sind.

## **Meilensteine der Evolution**

Am Anfang war die Erde ein aus geschmolzenen Gesteinen bestehender Glutball, auf dem langsam die Kruste erstarrte und es mit zunehmender Abkühlung vor ca. vier Milliarden Jahren zur Bildung von flüssigem Wasser und somit von Ozeanen kam (Trail et al. 2018). Auf dieser frühen Erde fanden bereits erste Schritte zur Evolution des Lebens statt. Am Beginn stand eine rein chemische Evolution, wobei die Entwicklung einer Zelle, d. h. eines sich selbst reproduzierenden abgeschlossenen Kompartiments, recht schnell voranschritt. Leben entstand auf der Erde also vor mehr als 3.7 Milliarden Jahren (z. B. Dodd et al. 2017), allerdings noch in Form sehr einfacher Zellen. Die Fähigkeit zur Photosynthese entstand vor ca. 3 Milliarden Jahren und führte vor ca. 2.5 Milliarden Jahren zu einer verstärkt sauerstoffhaltigen Atmosphäre (Planavsky et al. 2014). Der Erwerb eines Zellkerns, d. h. die Evolution einer eukaryoten Zelle, wird derzeit auf ein Alter von 1.8 bis 1.3 Milliarden Jahre geschätzt (Knoll et al. 2006). Der nächste Schritt, die Entwicklung mehrzelliger oder makroskopischer Organismen, wird erst in der 600 Millionen Jahre alten Ediacara-Fauna bekannt, wobei der Fossilbericht davor wegen einer globalen Eiszeit aussetzt (Knoll und Carroll 1999).

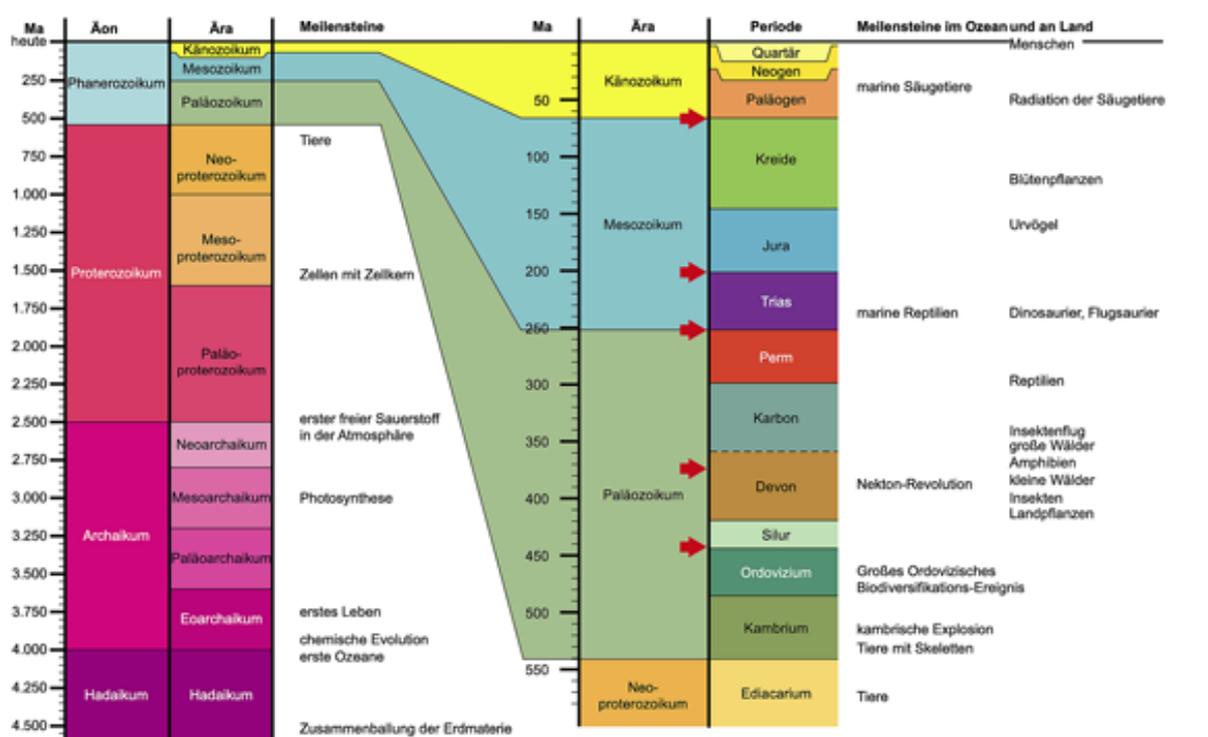


Abb. 5: Die Meilensteine der Evolution in der Zeitskala der Erdgeschichte. Die fünf großen Aussterbeereignisse sind mit roten Pfeilen markiert

Schwämme bildeten als erste von modernen Tieren Skelette vor ca. 590 Millionen Jahren (Gehling und Rigby 1996), andere Tiere zogen vor ca. 530 Millionen Jahren sukzessiv nach. Die Hartteile in den Organismen ermöglichten die Erhebung über den Meeresboden und/oder Mobilität. Vor allem Letzteres bewirkte eine Vielzahl neuer Lebensweisen, beispielsweise Beutegreifen und aktives Jagen, aber auch grabende Lebensweisen oder Fluchtmöglichkeiten. Dieser neue ökologische Druck führte zur sogenannten „Kambrischen Explosion“, einer schnellen Evolution von neuen Morphologien und Lebensweisen vor ca. 520 Millionen Jahren, und damit verbunden zu einem starken Anstieg in der Biodiversität (Briggs 2015; Smith und Harper 2013). Gleichzeitig erhöhte sich mit den Hartteilen auch die Erhaltungsfähigkeit, weshalb man in der Erdgeschichte von da an vom Phanerozoikum, dem Äon sichtbaren Lebens, spricht. Die großen tierischen Entwicklungslinien der Protostomia und Deuterostomia waren da bereits vorhanden. Die kambrische Evolution wurde unterbrochen durch eine Krise am Ende des Kambriums (Saltzman et al. 2015), die von einem erneuten langanhaltenden Evolutionsschub, dem Großen Ordovizischen Biodiversifikationsevent, gefolgt wurde (Servais und Harper 2018). Während die marinen Makroorganismen dann ca. 150 Millionen Jahre vor allem bodenbezogen lebten, wurde vor ca. 360 Millionen Jahren von mehreren Organismengruppen die freie Wassersäule erobert, bekannt als Devonische Nekton-Revolution (Klug et al. 2010), die auch mit einer starken Diversifizierung der Fische einherging (Dineley 1973).

Landpflanzen begannen vor ca. 400 Millionen Jahren, die Kontinente zu besiedeln und waren Wegbereiter für zunehmend komplexere terrestrische Ökosysteme (Edwards, Kenrick

und Dolan 2018), erst marginal an den Kontinenten, dann zunehmend flächendeckend. Sie schufen Lebensräume wie zum Beispiel Böden, Wälder, Steppen, in denen neu entwickelte Arthropoden wie Insekten, Spinnen, Skorpione, Tausendfüßler lebten. Damit einher ging die Evolution von Verholzung, die es Pflanzen erst ermöglicht, sich weiter über den Boden zu erheben (Gerrienne et al. 2011). Von dort aus erschlossen Insekten einen ebenfalls neuen Lebensraum, den Luftraum, und entwickelten dazu den ersten Flugapparat (Jarzembowski und Ross 1993). Im Devon vor ca. 360 Millionen Jahren nahmen im Schutz der hohen Pflanzen und ersten Wälder dann auch die Wirbeltiere sukzessiv das Land ein (z. B. Niedźwiedzki et al. 2010).

Mit der Bildung des Superkontinentes Gondwana und einer gleichzeitigen Vereisungsphase vor ca. 300 Millionen Jahren war eine Aridisierung des Klimas auf dem Kontinent verbunden, die eine Anpassung vieler Organismen nach sich zog. Unter den Wirbeltieren entwickelten sich die Reptilien, die sich neben Körperbau und Hautschuppen auch durch das amniote Ei von den Amphibien unterschieden, also auch in einer Reproduktion, die nicht mehr an Wasserkörper gebunden war (Smithson 1989). Ebenfalls neu entwickelten sich sogenannte Pelycosaurier, amniote Synapsiden, aus denen später die Säugetiere hervorgingen (Laurin 1993).

Am Ende des Paläozoikums, vor ca. 250 Millionen Jahren, erlebte die Erde ihre größte Krise durch die starke vulkanische Aktivität in zwei großen Magmatischen Provinzen, die zeitversetzt sehr große Mengen an Klimagasen in die Atmosphäre brachten (Reichow et al. 2009, Zhou et al. 2002). Nach Abklingen der Krise entwickelten sich viele neue Gruppen, zum Beispiel marine sekundär-aquatische Reptilien wie Nothosaurier (Liu et al. 2014), Schildkröten (Hirayama 1998), Pterosaurier, die die ersten Vertebraten mit aktivem Flug waren (Dalla Vecchia 2013), Dinosaurier (Nesbitt et al. 2013) und frühe Säugetiere (Jenkins et al. 1997). Der nächste Meilenstein der Evolution war die Entwicklung des Fluges bei Dinosauriern, der in die Evolution der Vögel mündete (Mayr 2017). Vor 120 Millionen Jahren entstanden die Blütenpflanzen, was sowohl bei Pflanzenfressern als auch bei Insekten, auch der Bienen, (Cardinal und Danforth 2013) zur Evolution vieler neuer Morphologien und Lebensweisen, also zu einem Diversitätsschub, führte (Wink 2020).

Eine große Krise vor 66 Millionen Jahren beendete die Ära der Dinosaurier durch ein großes Aussterbeereignis, in dessen Verlauf auch viele andere Organismengruppen verschwanden, zum Beispiel Ammonoiten, Belemniten, Kugelzahnhaie, eine Reihe von marinen Reptilien, Pterosaurier und eine ganze Reihe weiterer Organismen (z. B. MacLeod et al. 1997). Nach Abklingen der Krise wurden die frei gewordenen ökologischen Nischen neu besetzt, was sich zum Beispiel in der großen Radiation der Säugetiere und der Evolution von marinen Säugetieren äußerte. Der letzte große Meilenstein der Evolution war die Entwicklung eines Säugetieres, das ursprünglich aus der Savanne stammt und das mithilfe von zunehmend sophistizierten Werkzeugen und der Fähigkeit zur Abstraktion in der Lage ist, alle terrestrischen Klimazonen zu bewohnen und die Oberfläche eines ganzen Planeten zu verändern – der Mensch.

## **Aussterbeereignisse**

In der Erdgeschichte gibt es mehrere Phasen von Aussterbeereignissen, wobei man den Begriff des Massensterbens inzwischen meidet. Aussterbeereignisse charakterisieren sich durch eine höhere Rate an verschwindenden statt neu hinzukommenden Arten, d. h., dass Evolutionsraten nicht ausgeglichen sind. Insgesamt sind Aussterbeereignisse also durch eine starke Abnahme von →Diversität (dort auch mit Abb.) gekennzeichnet. Hinzu kommt, dass die Individuen seltener werden, also im Fossilbericht nicht unbedingt erhalten sind. In manchen Fällen tauchen die Organismen als sogenannte „Lazarustaxa“ nach der Krise wieder im Fossilbericht auf.

Auf jedes Aussterbeereignis folgt, oft mit zeitlichem Versatz, eine Erholungsphase, in der die Artenanzahl durch eine hohe Artneubildungsrate und einer vergleichsweise niedrigen Aussterberate nicht nur ansteigt, sondern auch eine räumliche Ausbreitung von Familien, Gattungen und Arten erfolgt. Hierbei folgt nicht nur eine morphologische Chronospezies auf die andere, sondern oft folgen mehrere Arten auf eine Ursprungsart. Diese Phasen erhöhter Artneubildung sind zudem oft mit der Besetzung von durch die Krise frei gewordenen ökologischen Nischen gekoppelt. Solche adaptiven Radiationen führten in der Erdgeschichte dazu, dass nach einer Krise andere Organismengruppen dominieren als vor der Krise. Jede Krise hat so im Nachhinein Gewinner. Faktoren, die zu einem Überleben in der Krise führten, sind angepasste Reproduktion, räumliche Ausweichmöglichkeiten in Refugien, Anpassung etc. Sie sind allerdings überlagert und nicht immer eindeutig; und Glück scheint ebenfalls eine gewisse Rolle zu spielen. Die großen Aussterbeereignisse haben somit immer zu einer „Modernisierung“ der Faunen geführt, oft auch zu Meilensteinen in der Evolution (siehe Kapitel Evolution in erdgeschichtlichem Maßstab). Die Eroberung neuer, freier Lebensräume ist dabei ebenso mit Phasen schneller Evolution verbunden wie in Krisenzeiten. In Zeiten von ökologischer Stabilität ist die Evolutionsrate dagegen vergleichsweise langsam und Hintergrundausterben und Artneubildung sind ausgeglichen.

## **Wie entstehen neue Arten?**

Eine neue Art kann entstehen, wenn Angehörige einer Fortpflanzungsgemeinschaft in zwei getrennte Populationen aufgeteilt werden, deren jeweilige Mitglieder sich nur noch innerhalb, aber nicht mehr zwischen den Populationen fortpflanzen. Man unterscheidet zwischen allopatrischer Artbildung (d. h. Populationen entwickeln sich durch geographische Isolierung), parapatrischer oder ökologischer (neue Arten entstehen infolge veränderter Umweltbedingungen in einem Teilareal der Art) und sympatrischer Artbildung (d. h. Populationen kommen nebeneinander vor). Auch heute findet noch Artbildung statt, die jedoch nicht immer leicht zu erkennen ist. Viele Populationsdifferenzierungen werden auch Sackgassen sein, die nicht zu neuen Arten führen, sondern aussterben.

## **Evolutionsraten – Die erdgeschichtliche Perspektive**

Evolutionsraten lassen sich in der Erdgeschichte vor allem durch das Erstauftreten von Arten im Sedimentbericht messen. Über das Phanerozoikum hinweg hat Sepkoski (1998) mithilfe der *Paleobiology Database* eine Bildungsrate von drei neuen Arten pro Jahr ermittelt, obwohl diese Zahl eine stark limitierte Bedeutung hat und sehr schwankt. Bedeutende Taxa vererben innerhalb der taxonomischen Klassen und Ordnungen offenbar charakteristische Artneubildungsraten und Aussterberaten, variieren sie aber um ca. eine Größenordnung. Diese Variationen können nur zum Teil durch die Lebensweise der Tiere erklärt und teilweise auch modelliert werden. Die Struktur der Artneubildungsraten nach großen Aussterbeereignissen zeigt konsistent hohe Umsatzraten (Artneubildung und -aussterben zusammengenommen) in niedrigdiversen Vergesellschaftungen und verzögertem Einsatz des Anstiegs der Artneubildungsraten. Sie sind noch nicht vollends verstanden, meist wegen fehlender stratigraphischer und somit zeitlicher Auflösung, taxonomischer Bestimmung und geographischer Verbreitung.

In niedrigeren taxonomischen Ebenen ist das Muster komplexer. In der Pionierarbeit von Erle Kauffman (1984) wurden 50 evolutionäre Linien von Bivalven aus der Kreidezeit Nordamerikas untersucht. Sie stammen aus dem Western Interior Seaway, einem Meeresarm, der sich während der Kreidezeit durch ganz Nordamerika zog, und repräsentieren verschiedenste Habitate und Strategien, von Süßwasser bis tiefmarin, und von epifaunalen bis zu tief grabenden Muscheln. Sie repräsentieren alle Nischen, die von heutigen Bivalven auch besetzt werden, eine große Bandbreite an Morphologien und alle trophischen Strategien außer microcarnivor. Durch stratigraphische Datierung können Evolutionsraten festgelegt werden. Daraus können eine Reihe von Eigenschaften abgeleitet werden:

1. Evolutionsraten variieren stark, es gibt keine konstante Evolutionsrate, egal wie gemessen, weder für eine Linie noch für eine gesamte Klasse.
2. Süßwasser-Bivalven erreichen Artdauern bis zu 18 Millionen Jahren, im Durchschnitt 5.63 Millionen Jahren pro Art. Schelfbewohnende Bivalven entwickeln sich mit durchschnittlich 1.59 Arten pro Million Jahre schneller und beinhalten die Gruppen mit der schnellsten Evolution: Inoceramidae (heute ausgestorben) und Ostreidae (Austern) mit durchschnittlichen Artdauern von 0.19, 0.17, 0.08, und 0.06 Millionen Jahren in Teilen ihrer evolutionären Geschichte, mit Spitzenraten von sieben bis neun Arten pro Million Jahre.
3. Evolutionäre Muster reichen von graduell bis stark punktuell oder etappenweise in Kreidezeit-Muscheln, selbst innerhalb einer Linie. Graduelle Muster sind charakteristisch für verbesserte oder Niedrigstresssituationen, vor allem für ökologische und trophische Generalisten. Punktuelle Muster sind meist mit ökologischen Stresssituationen verbunden und/oder mit deren schnellem Einsetzen, und zwar eher für ökologische Spezialisten.
4. Evolutionsraten zeigen keine Korrelation mit morphologischer Komplexität, die

Anzahl und Vielfalt von Schalenmerkmalen sind nicht mit evolutionären Raten verbunden.

5. Unter normalmarinen schelfbewohnenden Muscheln gibt es eine starke Beziehung zwischen Evolutionsraten, trophischen Strategien und der Stabilität trophischer Ressourcen. Trophische Generalisten entwickeln sich langsamer als trophische Spezialisten durch die größere Stabilität ihrer Nahrungsquelle. Eine graduelle Serie von erhöhten Evolutionsraten mit abnehmender Artendauer existiert von nichtselektiven (Sediment)Fressern zu selektiven Detritusfressern zu nichtselektiven Suspensionsfressern (Filtrierern) zu infaunal-selektiven Suspensionsfressern zu epifaunalen selektiven Suspensionsfressern.
6. Es gibt auch eine starke Beziehung zwischen Habitatmerkmalen und Evolutionsraten unter marinen Bivalven mit derselben trophischen Strategie (selektive Suspensionsfresser). Abnehmende Evolutionsraten werden durch eine graduelle Reihe von Habitaten von epifaunalen Muscheln mit den schnellsten Raten zu semi-infaunalen zu flach-infaunalen zu moderat tiefgrabenden zu tief-grabenden Formen bis hin zu tiefwasser-epifaunalen Formen festgestellt. Diese abnehmenden Artneubildungsraten korrelieren revers zu einem Schutz des Habitats vor unvorhersagbaren Umweltstörungen oder Stressbedingungen.
7. Umwelttoleranz, d. h. Stenotypie gegen Eurytopie, zeigt ebenfalls eine starke Beziehung zwischen der Bandbreite vorhersagbarer Umweltveränderungen und evolutionärer Vorgeschichte. Die sich am langsamsten weiterentwickelnden Taxa sind solche, die hochvariable Habitate wie Süßwasser oder Brackwasser bewohnen. Intertidale Bivalven haben dagegen höhere Evolutionsraten, aber geringere als marine Bivalven. Epifaunale Bivalven des offenen Schelfs haben die schnellsten Artneubildungsraten, obwohl sie in der am wenigsten variablen Umgebung leben. Vergleichbare rezente Muscheln sind heutzutage auch am ehesten von unvorhersagbaren Umweltveränderungen betroffen.
8. Eine weitere starke Beziehung existiert zwischen Evolutionsrate, Eurytopiegrad und Stressniveaus in globalen Umweltveränderungen. Die Raten, mit denen Stressbedingungen auftreten, steuern stark die Evolutionsraten. Verbesserte Bedingungen, z. B. während mariner Transgressionen, erlauben langsamere Evolutionsraten außer a) in Linien, die durch biologischen Wettbewerb gestresst sind, b) Linien, die an eine nicht oder wenig besetzte Nische vorangepasst sind und die eine schnelle Radiation durchlaufen oder c) Linien, deren bevorzugtes Habitat sich in Phasen von Klimaverbesserung ausbreitet. Sogar mit diesen Ausnahmen finden die höchsten Artneubildungsraten während Phasen von Umweltveränderungen und

steigenden Stressfaktoren statt. Die Rate der Umweltveränderung bestimmt die Rate der Artneubildung und des Aussterbens sowie den Abstand zwischen den beiden Ereignissen.

Von allen getesteten Beziehungen scheint die zwischen Artneubildungsraten und Habitatstrategie die stärkste zu sein und über andere Faktoren wie trophische Strategie zu dominieren, wenn mehrere Faktoren miteinander wirken und Evolutionsraten beeinflussen.

Eine Hypothese besagt, dass in Zeiten von schnellem Klimawandel Artneubildung maximal wird (z. B. Vrba 1996). Um diese Hypothese zu bestätigen, wäre eine stratigraphische und somit zeitliche Auflösung von  $10^4$  bis  $10^5$  Jahren nötig, was nur in jüngsten Sedimenten möglich ist.

Wenn eine bestimmte Umwelt, also Faktoren in der Reihenfolge ihrer Bedeutung für den Organismus, mit einbezogen wird, spricht man von Morphodynamik (Seilacher und Gishlick 2014), einem neuen Feld in der erdgeschichtlichen Evolutionsforschung.

### **Evolutionsraten – Die biologische Perspektive**

Je länger zwei Taxa getrennt sind, desto größer ist die Anzahl der Nucleotidunterschiede in einem Markergen oder Genom und damit die Anzahl der Aminosäureaustausche (bei einem proteincodierenden Gen). Diese Tatsache bildet die Grundlage für das *Konzept der molekularen Uhr*, mit deren Hilfe relative Zeitaussagen gemacht werden können. Ihre Kalibrierung erfolgt über das stratigraphische Alter von Fossilien oder von geologischen Ereignissen. Für viele Gene und Organismen gibt es außerdem Anhaltspunkte für die ungefähren Mutationsraten. Die proteincodierende mtDNA der Wirbeltiere wird zum Beispiel auf eine Mutationsrate von ca. 2 % pro einer Million Jahre geschätzt. Das bedeutet, vergleicht man zwei Sequenzen, die sich in 2 % der Basenpaare unterscheiden, so kann man ableiten, dass diese Entwicklungslinien sich vor etwa einer Million Jahren getrennt haben.

Mutationen in der Kern-DNA werden durch Rekombination und Genkonversion häufig wieder eliminiert. Diese Prozesse fehlen bei der mitochondrialen DNA. Daher liegt die Mutationsrate von proteincodierenden mtDNA-Genen deutlich höher als bei Kerngenen.

Zur Altersabschätzung stehen verschiedene Programme zur Verfügung, zum Beispiel BEAST ([www.beast2.org](http://www.beast2.org)). Es ist wichtig zu wissen, dass die molekulare Uhr wesentlich geringere Präzision als eine geologische Datierung aufweist und nur relativ grobe Abschätzungen liefert.

Darwin hatte angenommen, dass die Evolution kontinuierlich und mit einem gleichen Tempo abläuft. Wenn jedoch Mutationen in Regularorgenen stattfinden, können sich morphologische Strukturen sprunghaft verändern. Wir wissen heute, dass es sowohl kontinuierliche als auch sprunghafte Veränderungen in der Evolution gibt.

## Faktoren

### Selektion und Mikroevolution

Charles Darwin hat als erster klar erkannt, dass man die Entstehung neuer Arten nur unter Annahme der natürlichen Selektion durch Umweltfaktoren plausibel erklären kann. Dabei spielen Kooperation und Altruismus ebenso eine Rolle wie eine körperliche Fitness. Selektion greift nicht an einzelnen Genen (Genselektion), sondern am ganzen Organismus (Individualesektion) an. Nicht nur die Fähigkeit zu überleben entscheidet, sondern auch der reproduktive Erfolg (Fitness), d. h. die Frage, wie viele Nachkommen ein erfolgreiches Individuum produzieren kann, die sich weiter fortpflanzen. Der evolutionäre Einfluss der natürlichen Auslese zeigt sich nur, wenn man die Entwicklung einer Population (Gruppenselektion) über längere Zeiträume hin verfolgt.

Bei höheren Organismen ist in diesem Zusammenhang die sexuelle Selektion ein wichtiges Thema. Schon Charles Darwin hatte erkannt, dass die Männchen vieler Arten energieaufwändige morphologische Strukturen (Geweih, Federn beim Pfau) oder Verhaltensmerkmale (Balz, Schaukämpfe) aufweisen, die für die Fitness nachteilig sein können. Diese Merkmale erleichtern jedoch den Weibchen, ein Männchen zu wählen, das die besten Gene für die Nachkommen liefert und/oder sich um die Ernährung des Weibchens und der Brut besonders gut kümmern wird. Die sexuelle Selektion ist zum Verständnis des Sexualdimorphismus, zur Erklärung des Geschlechterverhältnisses in Populationen und für die Interpretation des Verhaltens und von Sozialsystemen wichtig.

Innerhalb der Selektionsprozesse kann man drei Formen unterscheiden:

1. Stabilisierende Selektion: Liegen konstante Umweltbedingungen vor, so haben Individuen, deren Merkmale nahe dem Mittelwert der Population liegen, eine höhere Fitness als Individuen, die extreme Merkmale aufweisen. Durch die stabilisierende Selektion ist die phänotypische Variabilität herabgesetzt.
2. Gerichtete (oder transformierende, dynamische oder verschiebende) Selektion: Ändern sich die Umweltbedingungen, so haben Individuen, deren Merkmale vom Mittelwert der Population abweichen, unter Umständen einen Überlebensvorteil, wenn sie besser angepasst sind (siehe Beispiel der sich ändernden Färbung des Birkenspanners, *Biston betularia* [Walton und Stevens 2018]).
3. Disruptive Selektion: Wenn Individuen, deren Merkmale dem Mittelwert einer Population entsprechen, bevorzugt von Parasiten, Pathogenen oder Fressfeinden dezimiert werden, sind unter Umständen Phänotypen im Vorteil, die unterschiedliche Merkmale ausgebildet haben.

Ein anderes Selektionsregime ist die frequenzabhängige Selektion, bei der ein Phänotyp in Abhängigkeit seiner Häufigkeit in der Population ausgelesen wird. Steigt die Fitness mit der Häufigkeit des Phänotyps, liegt eine positiv-frequenzabhängige Selektion vor. Ein bekanntes Beispiel betrifft das Auftreten einer Warnfärbung. Je mehr Tiere in einer Population warnfarben sind, desto höher der Schutz vor Fressfeinden, die schneller das Signal erlernen

und beachten. Bei der negativ-frequenzabhängigen Selektion sinkt die Fitness in Abhängigkeit zur Häufigkeit eines Phänotyps. Ein Beispiel wäre das Auftreten von Nachahmern (Mimese) in Populationen von warnfarbenen Arten (Mimikry). Je häufiger der Nachahmer, desto geringer der Abschreckungseffekt, denn Fressfeinde werden den Unterschied schnell lernen. Weitere Beispiele sind Wirt-Parasit-Beziehungen bei Schnecken und bei Daphnien.

Auf der Gen- und Allelebene kann durch Selektion die Allelfrequenz negativ oder positiv beeinflusst werden. Unter negativer Selektion (*purifying selection*) versteht man die Entfernung nachteiliger Allele in einer Population. Im Gegensatz dazu führt die positive Selektion zur Auswahl bestimmter Allele. Bei der gerichteten positiven Selektion (*directional selection*) werden die Träger einzelner Allele bevorzugt, sodass dieses Allel in einer Population häufiger vorkommt. Dadurch werden Allele in einer Population fixiert und die Variabilität (Polymorphismus) vermindert. Bei der ausgleichenden Selektion (*balancing selection*) werden Allele aufgrund ihrer Häufigkeit (Allelfrequenz) unterschiedlich ausgelesen. Wird ein Allel in der Population häufiger, wird es benachteiligt, wird es seltener, so wird es bevorteilt. Damit erhält die ausgleichende Selektion den Polymorphismus in einer Population. Wenn für einen bestimmten Genlocus heterozygote Individuen gegenüber homozygoten bevorzugt werden, spricht man von Überdominanz (*overdominance*). Ein Beispiel wäre der Erhalt des Polymorphismus der MHC-Gene, die für die Vielfältigkeit der Immunantwort wichtig sind. Auch das unten diskutierte Beispiel der Sichelzellanämie fällt in diese Klasse. In diese Gruppe fällt auch die Sichelzellanämie, bei der heterozygote Individuen gegenüber Malaria resistent sind.

Epigenetik, d. h. die Modifikation der Genexpression durch Umwelteinflüsse funktioniert auf der zellulären Ebene. Es ist jedoch eher unwahrscheinlich, dass die epigenetische Veränderung auf die Keimbahnzellen übertragen wird. Denn diese sind omnipotent und ihre Gendifferenzierung ist daher zurückgesetzt.

## **Klima**

Das Klima auf der Erde ändert sich langfristig ständig und so wurden Organismen und Ökosysteme immer Evolutionsdruck unterworfen. Ob eine Klimaveränderung sich positiv oder negativ auf Organismen auswirkt, hängt vor allem von der Geschwindigkeit der Klimaveränderung ab. Langsame Veränderungen können durch geographische Veränderung der Lebensräume oder die Evolution neuer Eigenschaften kompensiert werden, starke Veränderungen führen zu erhöhten Artneubildungsraten, sehr starke Temperaturschwankungen dann aber zu Stress, der zum Aussterben führen kann. Hierbei sind weniger adulte Wachstumsstadien betroffen, sondern meist können Larven, Samen, etc. sich nicht mehr in ausreichender Zahl entwickeln und die Rekrutierungsraten sind zu gering, um Populationen aufrechtzuerhalten (z. B. Ifrim, Götz und Stinnesbeck 2011; Ifrim 2017). Die individuelle Entwicklung und damit verbundene Verhaltensweisen können aber auch Vorteile für das Überleben in Krisenzeiten liefern wie bei den Vorfahren der Säugetiere vor 250 Millionen Jahren (Botha-Brink et al. 2016).

Ursachen für Klimaveränderungen sind vielfältig. Je nach Lage der Kontinente kann eine

zirkumäquatorielle Strömung, die einen geringen Temperaturgradienten zu den Polen hin bedeutet, zu Warmzeiten auf der Erde führen bis hin zu hyperthermalen Bedingungen. Andererseits können durch äquatoriale Kontinente Nord-Süd-Strömungen verursacht werden, die wie heutzutage einen hohen Temperaturgradienten zu den Polen auslösen und somit Eiszeiten begünstigen. Auch die Lage eines Kontinents an einem Pol ist eine günstige Voraussetzung für eine Eiszeit (Frakes, Francis und Syktus 2005).

Vulkanismus kann durch die Förderung von Klimagasen aus dem Erdmantel das Klima verändern. Heutzutage beeinflussen relativ kleine vulkanische Ereignisse das Klima kurzzeitig, zum Beispiel der Ausbruch des Pinatubo 1991, der zwei kalte Winter verursachte (Graf et al. 1993; Luterbacher und Pfister 2015). In der Erdgeschichte sind sehr große vulkanische Provinzen aktiv gewesen, die anhaltend schwankende starke Klimaschwankungen auf der Erde hervorgerufen haben und so zu den größten bekannten Krisen auf der Erde geführt haben (Wignall 2001; Broadley et al. 2018).

Vulkanische Aktivität hat zudem mitunter den Effekt, Ozeanversauerung zu verursachen, was die Karbonatproduktion in den Ozeanen behindert und so einen großen Teil mariner Organismen aus allen Stufen der Nahrungskette unter großen ökologischen Druck bringt. Submariner Vulkanismus bringt zudem zahlreiche Nährstoffe in die Ozeane, die zu Mikrobenblüten und Sauerstoffkonsum in der Tiefe bis hin zu ozeanweiter Expansion der Sauerstoffminimumzone führen kann. Das führt neben der Verdrängung aus den Lebensräumen wiederum zu Behinderung der Rekrutierung von Larven (z. B. Ifrim, Götz und Stinnesbeck 2011) oder der Schalenbildung (Pascual-Cebrian et al. 2016). Auch Regenwasser kann durch vulkanische Aerosole versauern, was vor allem in kontinentalen Ökosystemen verheerende Auswirkungen haben kann (Schindler 1988; Sheldon 2006; Sephton et al. 2015).

## **Koevolution**

Pflanzen sind seit dem Devon von pflanzenfressenden Tieren (Herbivoren) bedroht. Als Verteidigungsstrategie haben Pflanzen giftige oder abschreckende Naturstoffe evolviert (sog. Sekundärstoffe), wie diverse Alkaloide, Terpene, Gerbstoffe oder Glykoside (Wink 2020) (Abb. 6.1). Im Gegenzug haben Pflanzenfresser biochemische Mechanismen entwickelt, um diese Sekundärstoffe zu entgiften, zum Beispiel die Leberenzyme oder die Mikroorganismen im Rumen von Wiederkäuern. Unter Insekten sind viele Arten bekannt, die sich auf eine oder nahverwandte giftige Pflanzen spezialisiert haben. Raupen des Monarchfalters leben beispielsweise auf Pflanzen, die giftige Herzglykoside produzieren, die grundsätzlich auch für Schmetterlinge tödlich sind. Monarchfalter sind gegen diese Herzglykoside unempfindlich: Durch eine Mutation im Rezeptor der Herzglykoside können diese nicht länger binden und wirken daher nicht mehr. Ähnliche genetisch bedingte Resistenzen kennt man für andere Schmetterlinge oder Käfer, die Wirtspflanzen mit anderen Herzglykosiden, Blausäureglykosiden oder Alkaloiden nutzen (Storch, Welsch und Wink 2013; Wink 2020).

Viele Blütenpflanzen locken Insekten, aber auch Vögel oder Fledermäuse zur Bestäubung an. Als Anlockersignale dienen vor allem Farbstoffe oder aromatische Sekundärstoffe. Die

bestäubenden Tiere sollen die Blüte jedoch nicht fressen. Daher wirken diese Signalstoffe und andere Sekundärstoffe (z. B. Alkaloide in Blüten) im Nahbereich abschreckend. Als Belohnung erhalten die Bestäuber jedoch Nektar, der in den meisten Blüten produziert wird und der süßschmeckende Zucker sowie manchmal auch Öle und Aminosäuren enthält. Die vielzitierte Koevolution von Angiospermen und bestäubenden Insekten war wohl doch nicht exakt gleichzeitig. Vielmehr waren die Insekten bereits diversifiziert, als die Blütenpflanzen ihre Radiation hatten, sodass die Vielfalt der Insekten mit der neuen Vielfalt an Wirtspflanzen gut interagieren konnte und sich so neue Strategien entwickeln konnten (Wink 2020). Der Abgleich molekularer Uhren mit dem Fossilbericht erlaubt hier eine gegenseitige Ergänzung, die wesentlich detailliertere Interpretationen ermöglicht (Vea und Grimaldi 2016). Dabei bestanden die gymnosperm-assoziierten Insekten weiter neben den neu entwickelten angiosperm-assoziierten Insekten (Labandeira 2014). Die frühen Angiospermen mit ihrem Repertoire an bestäubenden Insekten verdrängten die vorherigen Bestäubungsmodi, zuerst mit generalistischen Bestäubungsstrategien, später in der Kreidezeit und im frühen Paläogen dann mit spezialisierten Bestäubungsmodi. Eine weitere Radiation der Angiospermen im frühen Paläogen ist zurückzuführen auf die Erholung nach der Krise an der Kreide-Paläogen-Grenze, aber während des Eozänen Thermalen Optimums (PETM) wurde die Herbivorie unter Insekten weiter verstärkt (Labandeira und Currano 2013). Viele Insekten haben sich dabei auf wenige Pflanzen spezialisiert haben, sodass vor allem ab der späten Kreidezeit ein koevolutativer Prozess vorliegt.

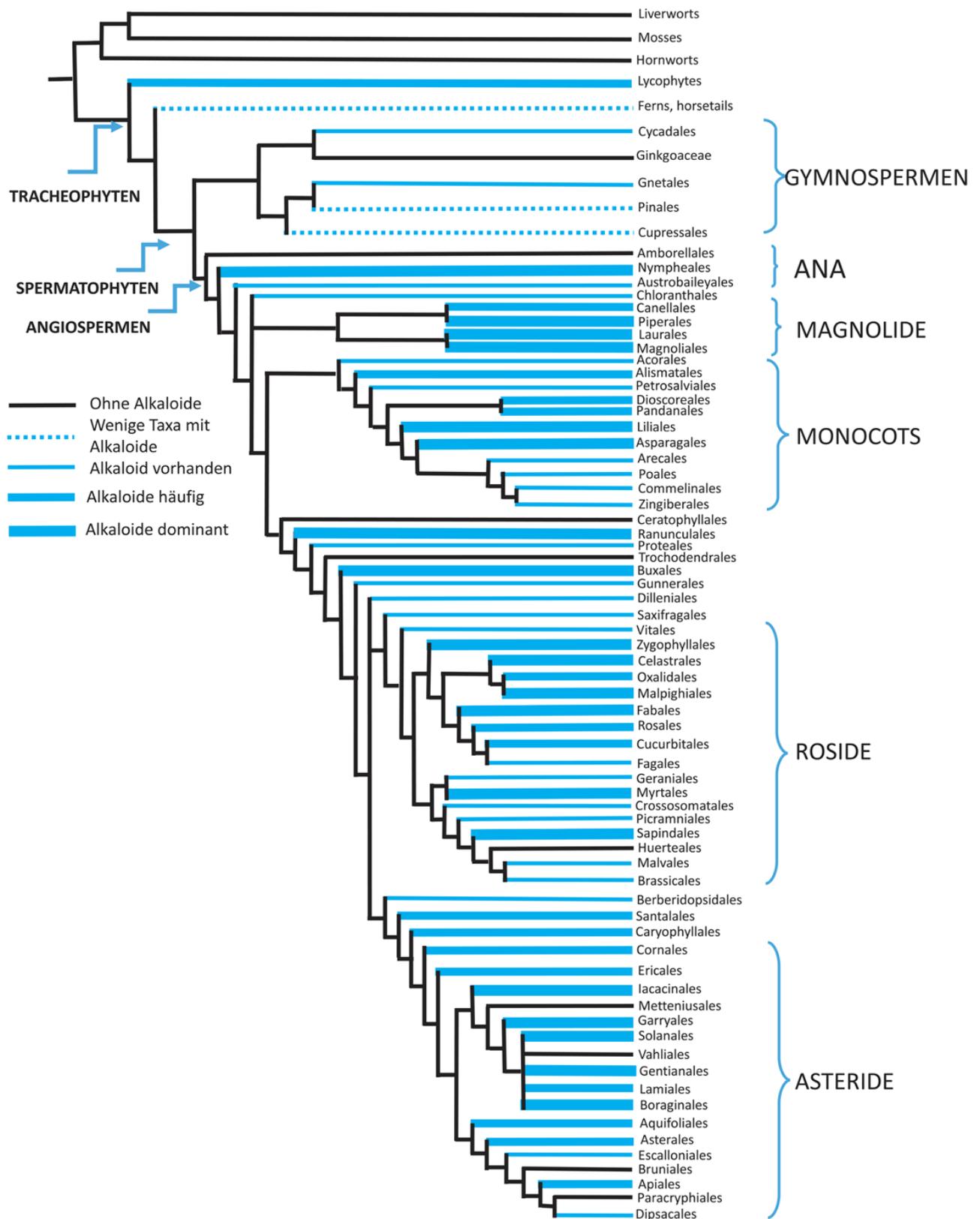


Abb. 6: Verstärktes Vorkommen von Alkaloiden bei den Angiospermen ohne Windbestäubung

## Phylogeographie

Bislang war hauptsächlich von der Evolution der Arten die Rede. Viele Arten besiedeln jedoch größere Areale, sodass sich auch die Frage der Evolution einer Art in Raum und Zeit

ergibt. Da wir bei dieser Fragestellung häufig Phänomene betrachten, die erdgeschichtlich jung sind, benötigt man DNA-Marker, die besonders variabel sind, d. h. schnell evolvieren. Neben der Sequenzanalyse von mtDNA (bei Tieren) oder cpDNA (bei Pflanzen) kann die Variabilität der repetitiven DNA genutzt werden; sogenannte Mikrosatelliten-DNA-Analysen stehen hier im Vordergrund. Über Genomsequenzierungen kommt der Analyse von *Single Nucleotide Polymorphisms* (SNPs) wachsende Bedeutung zu. Die Ausbreitung von *Homo sapiens* aus Afrika nach Eurasien, Amerika oder Australien konnte durch SNP-Analysen rekonstruiert werden (Storch, Welsch und Wink 2013).

Betrachtet man die aktuelle Verbreitung einer Art auf der Nordhemisphäre, so muss man die Eiszeiten der letzten etwa 2 Millionen Jahre berücksichtigen. Viele Lebensräume, die heute besiedelbar sind, lagen noch vor 16.000 bis 12.000 Jahren unter einer hohen Eisdecke; die aktuelle Verbreitung der nordamerikanischen und eurasischen Pflanzen und Tiere beruht häufig auf einer Wiederbesiedlung aus Refugialarealen innerhalb von wenigen Tausend Jahren. Daher zeigen viele Organismen der Nordhemisphäre häufig keine klaren phylogeographischen DNA-Strukturen. Anders sieht die Situation in den Tropen oder auf ozeanischen Inseln aus. Da hier die Arten über lange Zeiten vorkamen, haben sie oft klare phylogeographische Muster ausgebildet, die vielfach zu endemischen Arten führten.

## Kulturelle Evolution

Theorien der kulturellen Evolution dehnen die Evolutionstheorie, die die Entstehung und Ausdifferenzierung der biologischen Arten erklären soll, auf das Phänomen der „Kultur“ aus. Kultur umfasst nach Lethmate (1991) Verhaltensweisen bei Tieren und Menschen, die nicht ausschließlich ökologisch bedingt sind, von vielen Gruppenmitgliedern geteilt werden, über mehrere Generationen hinweg bestehen, ohne aber genetisch vererbt zu werden. Kulturelles Verhalten umfasst Werkzeuggebrauch, Sprache und soziale Institutionen. Da die genetische Vererbung für die Kultur per Definition ausgeschlossen ist, muss ein alternativer Mechanismus der Vererbung benannt werden, nämlich die kulturelle Tradierung (Richerson und Boyd 1978). Mit diesem Mechanismus verändert sich das Evolutionsgeschehen qualitativ und quantitativ: Während Fähigkeiten, die einzelne Organismen während ihres Lebens erwarben, durch die biologische Evolution nicht in das Repertoire der Spezies eingingen, sondern mit dem Tod des Individuums verlöschten, ist diese Möglichkeit in der kulturellen Tradierung nun gegeben, womit insbesondere die Grundlage für eine kumulative kulturelle Evolution geschaffen ist, welche auch sehr viel schneller ablaufen kann als die biologische Evolution.

Kulturelle Tradierung kennt verschiedene Unterarten. Sie kann durch bloße Nachahmung oder durch bewusstes Lehren, d. h. Vormachen mit Kontrolle der Nachahmung, geschehen. Sie kann eine Kulturtechnik konservativ tradieren oder sukzessive Veränderungen und Verbesserungen zulassen (Haidle 2019). Die Lernbeziehung kann zwischen biologischen Verwandten (*vertical transmission*) oder anderen Gruppenmitgliedern bestehen (*oblique transmission*, was eine tiefgreifendere Revision der darwinschen Evolution darstellt). Kultur

in diesem Sinne weisen durchaus auch Tiere auf, wie zum Beispiel manche Singvögel, die lokale Dialekte kennen, oder Menschenaffen, die lokal verschiedene Formen von Werkzeuggebrauch aufweisen (Laland und Hoppitt 2003; Van Schaik 2016; Van Schaik et al. 2016).

Kulturelle Evolution befasst sich dementsprechend nicht oder zumindest nicht primär mit der Entwicklung innerhalb bestehender Kulturen, die nach Gesetzen geschehen, die denen der natürlichen Evolution strukturgleich sind (Dawkins 1976; vgl. Kronfeldner 2009). Insbesondere wird nicht behauptet, dass es zwischen Kulturen so etwas wie einen evolutionären Konkurrenzkampf gibt. Auch wird Kultur nicht im Sinne differenzieller individueller Kulturhöhe als fitness-steigernder Faktor von Individuen innerhalb einer Gruppe unterstellt (wie z. B. in Ansätzen der evolutionären Ästhetik, vgl. Enquist und Arak 1994; Westphal-Fitch und Fitch 2018). Der Fokus liegt vielmehr auf der Entstehung und Wirkung von Mechanismen kultureller Tradierung. Dabei wird ebenfalls nicht die Kultur als ein „erweiterter Phänotyp“ (*extended phenotype*), also als bloßer Ausdruck einer genetischen Determinierung betrachtet, wie dies zum Beispiel für die instinktiv errichteten Bauten von Termiten oder die Nester von Vögeln vorgeschlagen wurde (siehe dazu Laland 2004).

Mit dem Auftreten kultureller Kapazitäten in der Natur durchaus etwas grundsätzlich Neues (Haidle et al. 2015; Luria und Vygotsky 1992): Die Eröffnung einer *historisch-sozialen Dimension* der Entwicklung und Weitergabe bildet insbesondere die Grundlage der außerordentlichen menschlichen Entwicklung, deren Beginn anhand der ersten schneidenden Steinwerkzeuge, die mithilfe anderer Werkzeuge hergestellt wurden, auf mindestens 3.3 Millionen Jahre vor heute datiert wird (Harmand et al. 2015).

Die Bedeutung kultureller Evolution wird noch einmal verstärkt durch das Phänomen der *Koevolution*, d. h. in diesem Fall der wechselseitigen Beeinflussung von kultureller und genetischer Evolution. Zu Koevolution kommt es, wenn nicht bloß eine biologische Entwicklung neue kulturelle Möglichkeiten eröffnet, sondern sich durch die Einführung eines neuen kulturellen Elements in die Umwelt einer Spezies auch die Entwicklungsbedingungen und den Selektionsdruck in eine neue Richtung verschieben (Richerson und Boyd 1995, 193). Das bekannteste und relativ junge Beispiel für Koevolution ist die Laktose-Toleranz bei Erwachsenen, welche sich in verschiedenen Populationen, die die Viehzucht und damit den Milchverzehr kennen, in den gerade einmal etwa 10.000 Jahren dieser Praxis eingestellt hat (Ségurel und Bon 2017). Koevolution von Kultur und Natur ist aber ein wesentlich älteres Phänomen, sodass die Kultur einen sehr viel tieferen Fußabdruck im menschlichen Genom hinterlassen konnte. Koevolution prägte die Formung des menschlichen Körpers und Gehirns. So erlaubten zum Beispiel verschiedene Aspekte der Entwicklung des menschlichen Gehirns wie die starke Zunahme der Großhirnrinde und der Neuronendichte, der gesteigerten Genexpressivität und des Stoffwechsels sowie die veränderte ontogenetische Entwicklung einen erweiterten Umgang mit anderen Menschen und Gegenständen aus der Umwelt. Erweitertes materielles und soziales „Engagement“ (Malafouris 2013) wie zunehmender Werkzeuggebrauch und sprachliche Differenzierung haben aber auch neue Selektionsbedingungen für die verschiedenen Parameter der Gehirnentwicklung geschaffen.

Durch kulturelle Praxen wie Werkzeuggebrauch und Feuer erschlossene energiereiche Nahrungsmittel bildeten eine Grundlage für die enorme Größenzunahme und Leistungssteigerung des Gehirns als energiezehrendstes Gewebe (Aiello und Wheeler 1995). Auch wird vermutet, dass der Werkzeuggebrauch einen positiven Evolutionsdruck zugunsten von Sprachfähigkeit ausgeübt hat (Morgan et al. 2015).

Zu der Koevolution von menschlichem Genom und Kultur gesellt sich natürlich die Koevolution von (kultürlich-natürlichem) Mensch und Umwelt, die in der Biologie allgemein als „Nischenkonstruktion“ und in diesem besonderen Fall als „kulturelle Nischenkonstruktion“ (Laland und O’Brien 2011) beschrieben wird. Organismen passen sich nicht einfach an eine konstante Umwelt an, sondern gestalten die Umwelt dabei auch um. Ein typisches Beispiel sind Regenwürmer, die nicht einfach an das Leben im Boden angepasst sind, sondern diesen Boden durch ihre Aktivität nachhaltig verändern, oder Eichhörnchen, die durch das Vergraben von Nüssen zur Verbreitung von Nussbäumen beitragen (siehe Odling-Smee, Laland und Feldman 1996). Menschen haben ihre Umwelt ebenso kontinuierlich und zunehmend verändert: durch die Nutzung neuer Ressourcen und Rohmaterialien, durch den Einsatz von Feuer bis hin zu Brandrodungen, durch Bejagung bis hin zur Ausrottung von Tierarten und der Vermehrung beziehungsweise Neuansiedlung anderer Arten durch Ackerbau und Viehzucht, um nur einige Beispiele zu nennen (siehe z. B. Parzinger 2015, 523–24 und die dort zitierte Literatur). Diese veränderten Umwelten boten jeweils veränderte Lebenswelten, aber auch Lernumgebungen mit neuen Herausforderungen und neuen Entwicklungsmöglichkeiten. Durch den sich kumulativ entwickelnden Gebrauch von Werkzeugen, in welchem Menschen insbesondere neue Energieressourcen mobilisieren und somit ihren Stoffwechsel teilweise „externalisieren“ konnten (Kleidon 2016, 299), hat dieser Effekt eine neue Größenordnung erreicht. Menschen sind heute „*ultimate ecosystem engineers*“ (Smith 2007). Der Tatsache, dass diese Eingriffe inzwischen sogar grundlegende Prozesse des Erdsystems betreffen, wird in der Rede vom →Anthropozän als neuem Erdzeitalter Rechnung getragen (Smith und Zeder 2013). Der Befund einer Koevolution von Genom, Kultur und Umwelt bedeutet, dass man es in der Evolution des Menschen mit einer *triple inheritance* zu tun hat, in welcher sich genetische, ökologische und kulturelle Vererbungsmechanismen wechselseitig beeinflussen (Odling-Smee 2007).

Im Ansatz der kulturellen Evolution stellt sich als eine Hauptherausforderung, zu erklären, wie es zu einem Prozess der kumulativen kulturellen Entwicklung kommen konnte (Haidle und Schlaudt 2020). Aufgrund der nur geringen Möglichkeiten empirischer Überprüfung ist das Ziel dabei weniger, herauszufinden, wie sich die Entwicklung des Menschen tatsächlich abgespielt hat, als vielmehr zu zeigen, dass eine evolutionäre Erklärung der relevanten Phänomene wie zum Beispiel sozialem Lernen oder moralischem Verhalten überhaupt in Einklang mit den Forderungen der darwinschen Evolutionstheorie denkbar ist.

Einige Autorinnen und Autoren suchen den Schlüssel zur kulturellen Entwicklung in einer einzelnen genetischen Modifizierung, von welcher aus man die gesamte Kultur aus verstehen kann. Richerson und Boyd (2005, Kap. 4) suchen die Entstehung einer Disposition zu sozialem Lernen und Imitation vor allem durch die Umweltbedingungen im Pleistozän zu

erklären. In einer über (am Maßstab von Generationen gemessen) lange Zeiträume stabilen Umwelt besteht keine Notwendigkeit, Verhaltensweisen durch Erfahrung zu modifizieren, denn der ererbte Instinkt wird einen zuverlässig leiten. In einer hochgradig variablen Umwelt hingegen kann sich das Individuum nicht mehr auf den Instinkt, der durch Anpassung an eine ganz anders geartete Umwelt entstanden ist, verlassen, und muss sein Verhalten durch Erfahrung – sprich individuelles Lernen – korrigieren können. In einer sich wandelnden Umwelt, wobei die Veränderungen aber nur langsam vonstattengehen, so wie sie die Menschheit im Pleistozän vorfand, wird Imitation oder soziales Lernen zu einer Option. Der Instinkt ist nicht mehr zuverlässig, aber bewährte Erfahrungsrezepte von anderen können durchaus noch Gültigkeit haben. Ein wichtiger Parameter solcher Theorien zur Erklärung der Entstehung von kumulativer Kultur ist dabei die Gruppe, welche imitiert wird. Dies müssen nicht die Eltern sein. Eine mögliche Strategie besteht darin, besonders angesehene Individuen zu imitieren, wobei das Ansehen als verlässlicher Indikator für praktischen Erfolg herangezogen werden können muss. Eine alternative Strategie stellt die Orientierung an der Mehrheit dar, in welchem Fall man von „Konformismus“ spricht. Tomasello (1999) seinerseits versucht, die kulturelle Evolution durch die evolutionär erworbene Fähigkeit zurückzuführen, andere Gruppenmitglieder als intentionale Akteure zu verstehen, was die Möglichkeit eröffnet, ihr Verhalten als zielgerichtete Handlungen zu begreifen und zu imitieren. Das Auftreten dieser genetischen Veränderung grenzt er zeitlich lediglich auf den Zeitraum zwei Millionen bis 200.000 Jahre vor unserer Zeit ein.

In neueren Ansätzen verweisen andere Autoren gegen solche genetischen „Blitzschläge“ darauf, dass die kumulative Kultur nicht auf ein einzelnes Merkmal reduziert werden könne, sondern aus einem Bündel verschiedener Fähigkeiten resultiere, die die Kultur in einem graduellen und interaktiven Prozess mit selbstverstärkenden Bestandteilen hervorbringen (Haidle 2019; Haidle et al. 2015). Die Kultur habe sich über die Mechanismen von Imitation, individuelle Innovation, einfache Weitergabe und schließlich kontrolliertem Lehren entlang einer Achse zunehmender kumulativer Wirkung, zunehmender Entwicklungsgeschwindigkeit und zunehmender Komplexität der kulturellen Techniken und ihrer Tradierung entwickelt. Da in jedem Schritt die kulturelle Umwelt, in welcher die nächsten Schritte stattfinden, mit neuen Elementen angereichert wird, ist der gesamte Prozess selbstverstärkend (wenngleich nicht gerichtet).

Eine zweite besondere Herausforderung für Theorien kultureller Evolution stellt die Erklärung von altruistischem Verhalten und Moral dar, zumindest insofern man diese als rein biologische Phänomene betrachten will und nicht als kulturelle Performanzen, die auch eine ontogenetische und eine soziogenetische Dimension aufweisen. Die besondere Schwierigkeit dieses Gegenstands resultiert daraus, dass dem evolutionären Mechanismus der Verbreitung von Anlagen durch *individuellen* Reproduktionserfolg ein Egoismus *strukturell* eingeschrieben ist. „Strukturell“ bedeutet hier, dass ein Phänotyp oder eine Verhaltensweise tatsächlich nur dann in einer Population verbreitet werden kann, wenn seine Träger ihn effektiv vererben. Über die *motivationale* Verfassung dieser Individuen ist damit wohlgerneht nichts gesagt. Das heißt die fraglichen Individuen müssen individuell in der

Reproduktion erfolgreich sein, aber nicht egoistisch darauf abzielen. Gleichwohl ist damit die Frage aufgeworfen, wie es überhaupt denkbar ist, dass eine altruistische Verhaltensdisposition, die ihrem Träger im Hinblick auf seinen reproduktiven Erfolg einen Nachteil einbringen müsste, evolutionär bestehen kann.

Tomasello (2016) sieht den Schlüssel in der Kooperation. Zwar zeigen auch etwa Schimpansen, die in Gruppen auf die Jagd gehen, kooperatives Verhalten. Aber nur der Mensch sei in der Frühphase seiner Entwicklung tatsächlich auf gelingende Kooperation mangels alternativer Nahrungsquellen angewiesen gewesen. Wenn ein Ziel aber nur gemeinsam erreicht werden kann, handelt ein Altruist oder eine Altruistin automatisch auch immer im eigenen Interesse. Der oder die Einzelne kann sich mithin mit dem Interesse der anderen Gruppenmitglieder tatsächlich identifizieren, und seine Reziprozität hört auf, eine rein strategische zu sein. Dies habe, so Tomasello, zur Entstehung von sozialen Instinkten und Normen geführt, wie sie sich zum Beispiel darin ausdrücken, dass eine ungerechte Teilung der Beute einer gemeinsamen Jagd bei Menschen ein Gefühl der Empörung auslöst, welches bei Affen zu fehlen scheint.

In diesem Szenario trägt soziales Verhalten zum eigenen Erfolg über den Umweg des Erfolgs der Gruppe bei. Hier ist mithin ein evolutionärer Selektionsmechanismus auf der Ebene nicht von Individuen, sondern von (konkurrierenden) Gruppen wirksam. Gruppenselektion war in der Biologie lange ein umstrittenes Phänomen. Auftreten kann sie jedenfalls nur, wenn es zwischen den Gruppen hinreichende stabile Unterschiede gibt. In der rein biologischen Evolution wird dies kaum je der Fall sein, da genetische Unterschiede zwischen Populationen schon durch geringe Migrationsströme nivelliert werden. In der kulturellen Evolution stellt sich die Situation nach Richerson und Boyd (2005, Kap. 6) jedoch grundsätzlich anders dar, da kulturelle Unterschiede zwischen Gruppen durch Mechanismen wie den oben erwähnten Konformismus oder auch das sogenannte *moralistic punishment* aufrechterhalten werden können (zu *punishment* als Kooperationsstütze siehe Boyd, Gintis und Bowles 2010). Richerson und Boyd (2005) sehen darin eine Quelle sozialer Instinkte. Tomasello diskutiert den umgekehrten Zusammenhang: Gruppen mit sozialen Instinkten wären gerade durch ihren Erfolg mit dem Problem wachsender Gruppengröße konfrontiert worden, welche fordert, dass Normen sozialen Verhaltens auf unbekannte Gruppenangehörige ausgedehnt werden müssen. Dieses *upscaling* sei nur zu schaffen gewesen, so Tomasello, indem die unbekannteren Individuen durch Ähnlichkeit als Gruppenmitglieder zu erkennen gewesen sind, was seinerseits zu einem Konformitätsdruck geführt haben kann.

## **Evolution und Intelligent Design**

Die biblische Schöpfungsgeschichte wurde durch Darwins Evolutionstheorie 1859 erstmals öffentlich infrage gestellt. Die Debatte zwischen den Kreationisten, die die biblische Schöpfungsgeschichte befürworteten, und den Evolutionisten, ist jedoch älter. Sie wurde in den englischen Universitäten seit jeher auf intellektuell hohem Niveau geführt, vor allem in Oxford. Dort wurde 1833 begonnen, die katholischen Aspekte der Anglikanischen Kirche

wiederzubeleben (University of Oxford 2019). William Buckland (1784–1856) beschrieb während seiner Tätigkeit dort beispielsweise den ersten Dinosaurier und prägte diesen Namen (Buckland 1824a). Er wurde im selben Jahr zum Präsidenten der Geological Society, aber auch kurz darauf zum Domherrn von Christchurch ernannt und 1845 Dekan von Westminster. 1837 unternahm er eine Reise in die Schweiz, wo er durch geologische Beobachtungen zu einem Unterstützer der Evolutionstheorie wurde.

Mittlerweile hatten auch andere Wissenschaftszweige der Geowissenschaften das Alter der Erde hinterfragt und das biblisch angegebene Alter als wesentlich zu kurz identifiziert, wobei bis zur Entdeckung der radiometrischen Datierung alle Schätzungen weit unter dem tatsächlichen Alter der Erde von ca. 4.55 Milliarden Jahren lagen. Eine Reihe von Fossilien von ausgestorbenen Organismen wie Plesiosauriern und Ichthyosauriern, die an der englischen Südküste von Meer teilweise freigespült und ausgegraben wurden, hatten bereits eine heiße Debatte um die biblische Geschichte entfacht. Die Einbettung der Tiere nach deren Tod wurde mit der Sintflut erklärt (z. B. Buckland 1824b). Diese damals naheliegende Interpretation warf aber einen tiefgreifenden religionsphilosophischen Konflikt auf: Hatte Gott diese Tiere erschaffen und dann mit der Sintflut wieder vernichtet, weil sie nicht vollkommen waren? Dann wäre Gottes Schöpfung aber auch nicht vollkommen gewesen, eine in der christlichen Religion unhaltbare Aussage. Die Abstammung des Menschen, der „Krone der Schöpfung“, von den Affen, die von Darwin postuliert wurde, war zu diesem Zeitpunkt aber eine gesellschaftlich ebenso unhaltbare Aussage und Darwin, der eine eher zurückhaltende Persönlichkeit besaß, sah sich großem Spott ausgesetzt.

Kreationismus hat also seinen Ursprung in der Debatte, ob das Leben auf der Erde entstanden sei oder geschaffen wurde und in welchem Zeitraum. Urheber und Wegbereiter der Schule um das *intelligent design* war William Paley (1743–1805) in Cambridge, Verfechter der „Naturtheologie“ (Paley 1802), bei dem Darwin Theologie studierte. Kern der naturtheologischen These ist, dass die funktionale Komplexität von Organismen sich nicht allein entwickeln kann, sondern durch einen intelligenten „Designer“ oder eine intelligente „Designerin“ (diesen Ausdruck verwendete Paley bereits) geschaffen wurde. So ist auch erklärbar, wie die komplexe Natur innerhalb der vergleichsweise kurzen Zeit der biblischen Geschichte geschaffen werden konnte.

Das heute noch existierende Universitätsmuseum in Oxford, das 1860 gegründet wurde und unter anderem eine sehr große Fossiliensammlung beherbergt, war in diesem Jahr auch die Bühne der ersten Debatte zu diesem Thema, zwischen Thomas Huxley (1825–1895), einem Pionier zum Forschungsfeld Evolution, und dem amtierenden Bischof Wilberforce (University of Oxford 2019). Die Versuche, die biblische Schöpfungsgeschichte mit Wissenschaft zu vereinen, haben ihren Ursprung also in England, wo die Debatten kontinuierlich weitergeführt wurden; sie sind dort allerdings meist dem akademischen Diskurs vorbehalten und haben manchmal Auswirkungen auf politische Fragestellungen wie die Gesetzgebung zur Abtreibung (Dawkins 2006).

Weitaus weitreichendere Konsequenzen hat die Debatte in Nordamerika. In der US-amerikanischen Rechtsprechung sind die Begriffe „Religion“ und

„Wissenschaft“ verfassungsbedingt zwei sich gegenseitig ausschließende Begriffe. Kreationismus wurde dort von den Gerichten als der Religion zugehörig anerkannt und ist daher juristisch eine der Wissenschaft entgegengesetzte Bewegung. Die Debatte zwischen den beiden Seiten der Vertreterinnen und Vertreter des Kreationismus und denen der Evolution führt zu tiefgreifenden politischen und ökonomischen Kämpfen, die zum Beispiel im Kongress und während Wahlveranstaltungen offen ausgetragen werden. Dabei verteidigen die Kreationisten und Kreationistinnen traditionelle moralische Werte, die von Evolutionistinnen und Evolutionisten bedroht werden, deren Liberalismus eine offenere Haltung gegenüber den Begriffen „richtig“ und „falsch“ pflegen. Die tiefgreifenden Stereotypen, die dort benutzt werden, interagieren aber effektiv mit dem tieferen intellektuellen Problem in dieser Debatte (Fuller 2014). Im Unterschied zu England hat die Debatte sozioökonomischen Einfluss auf die US-amerikanische Gesellschaft, da sie sie polarisiert.

## Fazit

Innerhalb der Biologie ist der rasante Fortschritt der Genetik, Molekularbiologie und DNA-Analytik wie ein Motor der modernen Evolutionsforschung gewesen, welche die ursprüngliche Theorie von Charles Darwin nicht nur bestätigt, sondern auch erweitert hat. Innerhalb der Paläontologie erlauben neue Einblicke in die Erdgeschichte auch in der tiefen Zeit Rekonstruktionen von Ereignissen beschleunigter Evolution und deren Auslöser, wobei immer komplexe Szenarien aus Präadaptation, Exadaptation und Umweltveränderungen bis hin zu Krisen entstehen, von denen jedes eine eigene Ursache, Dynamik und einen eigenen Verlauf hat. In der Evolution des Menschen hat man es mit einer *triple inheritance* zu tun, in welcher sich Mechanismen der biologischen, ökologischen und kulturellen Vererbung und Evolution verschränken.

Der Kenntnisstand hinter den Mechanismen der biologischen Evolution hat sich immens erweitert, wobei sich auf allen Gebieten neue Forschungsfelder öffnen. Evolution liegt durchweg ein komplexer Mechanismus zugrunde, der zu weiterer Komplexität führt. Das führt zu einem Wechselspiel zwischen zunehmender Komplexität und zunehmendem Wettbewerb. Durch äußere Einwirkung, vor allem instabile Umweltbedingungen, die wiederum verschiedene Ursachen haben können, entsteht Antrieb zu schnellerer Evolution. Sie ist für überlebende Taxa nach der Krise von Vorteil, um ökologische Nischen neu zu besiedeln oder gar zu erschließen. Die aufkommende Krise auf der Erde wird viele Organismen zu beschleunigter Evolution zwingen. Es wird in dieser Krise viele Verlierer, aber in jedem Fall auch Gewinner geben. Die Frage ist, wie sich diese Mechanismen auf die Menschheit auswirken werden.

## Literaturverzeichnis

- Aiello, Leslie C., und Peter Wheeler. 1995. „The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution.“ *Current Anthropology* 36, Nr. 2, 199–221.
- Botha-Brink, Jennifer, Daryl Codron, Adam K. Huttenlocker, Kenneth D. Angielczyk und Marcello Ruta. 2016. „Breeding Young as a Survival Strategy during Earth’s Greatest Mass Extinction.“ *Scientific Reports* 6, Art. Nr. 24053: 1–9. <http://doi.org/10.1038/srep24053>.
- Boyd, Robert, Herbert Gintis und Samuel Bowles. 2010. „Coordinated Punishment of Defectors Sustains Cooperation and Can Proliferate When Rare.“ *Science* 328, Nr. 5978: 617–20. <http://doi.org/10.1126/science.1183665>.
- Briggs, Derek E. G., und Peter R. Crowther. 1990. *Paleobiology: A Synthesis*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Briggs, Derek E. G. 2015. „The Cambrian Explosion.“ *Current Biology* 25, Nr. 19: R864–68. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2015.04.047>.
- Broadley, Michael W., Peter H. Barry, Chris J. Ballentine, Lawrence A. Taylor und Ray Burgess. 2018. „End-Permian Extinction Amplified by Plume-Induced Release of Recycled Lithospheric Volatiles.“ *Nature Geoscience*, 11, Nr. 9: 682–87. <http://doi.org/10.1038/s41561-018-0215-4>.
- Buckland, William. 1824a. „XXI.—Notice on the Megalosaurus or Great Fossil Lizard of Stonesfield.“ *Transactions of the Geological Society of London* 2: 390–96.
- Buckland, William. 1824b. *Reliquiae Diluvianae; Or, Observations on the Organic Remains Contained in Caves, Fissures and Diluvial Gravel, and on Other Geological Phenomena, Attesting the Action of an Universal Deluge. By the Rev. William Buckland*. London: John Murray, Albemarle-Street.
- Capelle, Wilhelm. 1955. „Das Problem der Urzeugung bei Aristoteles und Theophrast und in der Folgezeit.“ *Rheinisches Museum für Philologie* 98, Nr. 2, 150–80.
- Capelle, Wilhelm (Hrsg.). 1968. *Die Vorsokratiker. die Fragmente und Quellenberichte*. Stuttgart: Kröner.
- Cardinal, Sophie, und Bryan N. Danforth. 2013. „Bees Diversified in the Age of Eudicots.“ *Proceedings of the Royal Society B* 280, Nr. 20122686: 1–9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2686>.
- Dalla Vecchia, Fabio M. 2013. „Triassic Pterosaurs.“ *Geological Society, London, Special Publications* 379: 119–55. <http://doi.org/10.1144/SP379.14>.
- Darwin, Charles. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: Murray.
- Darwin, Charles R., und Alfred Russel Wallace. 1858. „On the Tendency of Species to Form Varieties; And on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection. [Read 1 July].“ *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology* 3, 45–50.

- Dawkins, Richard. 1976. *The Selfish Gene*. New York: Oxford University Press.
- Dawkins, Richard. 2006. *The God Delusion*. London: Bantam.
- Dineley, David L. 1973. „The Fortunes of the Early Vertebrates.“ *Geology* 5: 2–20.
- Dodd, Matthew S., Dominic Papineau, Tor Grenne, John F. Slack, Martin Rittner, Franco Pirajno, Jonathan O’Neil und Crispin T. S. Little. 2017. „Evidence for Early Life in Earth’s Oldest Hydrothermal Vent Precipitates.“ *Nature* 543: 60–64. <http://doi.org/10.1038/nature21377>.
- Edwards, Dianne, Paul Kenrick und Liam Dolan. 2018. „History and Contemporary Significance of the Rhynie Cherts: Our Earliest Preserved Terrestrial Ecosystem.“ *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 373, Nr. 20160489: 1–7. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0489>.
- Enquist, Magnus, und Anthony Arak. 1994. „Symmetry, Beauty and Evolution.“ *Nature* 372: 169–72. <http://doi.org/10.1038/372169a0>.
- Frakes, Lawrence A., Jane E. Francis und Jozef I. Syktus. 2005. *Climate Modes of the Phanerozoic*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fuller, Steve. 2014. *Science vs. Religion: Intelligent Design and the Problem of Evolution*. John Wiley & Sons.
- Gehling, James G., und Keith J. Rigby. 1996. „Long Expected Sponges from the Neoproterozoic Ediacara Fauna of South Australia.“ *Journal of Paleontology* 70: 185–95. <http://doi.org/10.1017/S0022336000023283>.
- Gerrienne, Philippe, Patricia G. Gensel, Christine Strullu-Derrien, Hubert Lardeux, Phillippe Steemans und Cyrille Prestianni. 2011. „A Simple Type of Wood in Two Early Devonian Plants.“ *Science* 333: 837. <http://doi.org/10.1126/science.1208882>.
- Gould, Stephen J., und Elisabeth S. Vrba. 1982. „Exaptation: A Missing Termin the Science of Form.“ *Paleobiology* 8, Nr. 1: 4–15. <http://doi.org/10.1017/S0094837300004310>.
- Gradstein Felix M., James G. Ogg, Mark D. Schmitz und Gabi M. Ogg. 2020. *Geologic time scale 2020*. Amsterdam: Elsevier.
- Graf, Hans-F., Ingo Kirchner, Alan Robock und Ingrid Schult. 1993. „Pinatubo Eruption Winter Climate Effects: Model versus Observations.“ *Climate Dynamics* 9: 81–93.
- Haidle, Miriam N. 2019. „The Origin of Cumulative Culture: Not a Single-Trait Event but Multifactorial Processes“. In *Squeezing Minds from Stones. Cognitive Archaeology and the Evolution of the Human Mind*, herausgegeben von Karenleigh A. Overmann und Frederick L. Coolidge. New York: Oxford University Press.
- Haidle, Miriam N., und Oliver Schlaudt. 2020. „Where Does Cumulative Culture Begin? A Plea for a Sociologically Informed Perspective.“ *Biological Theory* 15: 161–74. <http://doi.org/10.1007/s13752-020-00351-w>.
- Haidle, Miriam N., Michael Bolus, Mark Collard, Nicholas J. Conard, Duilio Garofoli, Marlize Lombard, April Nowell, Claudio Tennie und Andrew Whiten. 2015. „The Nature of Culture: An Eight-Grade Model for the Evolution and Expansion of Cultural Capacities in Hominins and Other Animals.“ *Journal of Anthropological Sciences* 93: 43–70. Zugriff am 6. Dezember 2021. <http://pure->

[oai.bham.ac.uk/ws/files/20157311/Haidle\\_et\\_al\\_open\\_access.pdf](http://oai.bham.ac.uk/ws/files/20157311/Haidle_et_al_open_access.pdf).

- Harmand, Sonia, Jason E. Lewis, Craig S. Feibel, Christopher J. Lepre, Sandrine Prat, Arnaud Lenoble, Xavier Boës, Rhonda L. Quinn, Michel Brenet, Adrian Arroyo, Adrian Arroyo, Nicholas Taylor, Sophie Clément, Guillaume Daver, Jean-Philip Brugal, Louise Leakey, Richard A. Mortlock, James D. Wright, Sammy Lokorodi, Christopher Kirwa, Dennis V. Kent und Hélène Roche. 2015. „3.3-Million-Year-Old Stone Tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya.“ *Nature* 521: 310–15. <http://doi.org/10.1038/nature14464>.
- Hirayama, Ren. 1998. „Oldest Known Sea Turtle.“ *Nature* 392: 705–8. <http://doi.org/10.1038/33669>.
- Ifrim, Christina. 2017. „Larval Shell Morphology of *Inoceramus Pictus*: All Suspicions Confirmed.“ *Paläontologische Zeitschrift* 91: 327–36. <http://doi.org/10.1007/s12542-017-0357-5>.
- Ifrim, Christina, Stefan Götz und Wolfgang Stinnesbeck. 2011. „Fluctuations of the Oxygen Minimum Zone at the End of Oceanic Anoxic Event 2 Reflected by Benthic and Planktic Fossils.“ *Geology* 39, Nr. 11, 1043–46. <http://doi.org/10.1130/G32161.1>.
- International Commission on Stratigraphy. 2018. *Stratigraphic Guide: An Abridged Version*. Hrsg. von Michael A. Murphy und Amos Salvador. Zugriff am 13. Oktober 2020. <https://stratigraphy.org/guide/>.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 2019. *International Code on Zoological Nomenclature*. 4. Auflage. Erstveröffentlichung 1999. Zugriff 13. Oktober 2020. <https://www.iczn.org/the-code/the-international-code-of-zoological-nomenclature/the-code-online/>.
- IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services). 2019. *Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services*. Hrsg. von Eduardo Brondizio, Sandra Díaz, Josef Settele und Hien T. Ngo. <http://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>.
- Jarzembowski, Ed, und Andrew Ross. 1993. „Time Flies: The Geological Record of Insects.“ *Geology Today* 9: 218–23.
- Jenkins, Farish A., Stephen M. Gatesy, Neil H. Shubin und William W. Amaral. 1997. „Haramiyids and Triassic Mammalian Evolution.“ *Nature* 385: 715–18. <http://doi.org/10.1038/385715a0>.
- Kauffman, Erle G. 1984. „Paleobiogeography and Evolutionary Response Dynamic in the Cretaceous Western Interior Seaway of North America.“ In *Jurassic-Cretaceous Biochronology and Paleogeography of North America*, herausgegeben von Gerd E. G. Westermann, 273–306. Geological Association of Canada Special Paper 27. St. John's: Geological Association of Canada.
- Kleidon, Axel. 2016. *Thermodynamic Foundations of the Earth System*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Klug, Christian, Björn Kröger, Wolfgang Kiessling, Gary L. Mullins, Thomas Servais, Jiří Frýda, Dieter Korn und Susan Turner. 2010. „The Devonian Nekton

- Revolution.“ *Lethaia* 43: 465–77. <http://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2009.00206.x>.
- Knoll, Andrew H., und Sean B. Carroll. 1999. „Early Animal Evolution: Emerging Views from Comparative Biology and Geology.“ *Science* 284: 2129–37. <http://doi.org/10.1126/science.284.5423.2129>.
- Knoll, Andrew H., Emanuelle J. Javaux, David Hewitt und Phoebe Cohen. 2006. „Eukaryotic Organisms in Proterozoic Oceans.“ *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 361: 1023–38. <http://doi.org/10.1098/rstb.2006.1843>.
- Kronfeldner, Maria E. 2009. „Meme, Meme, Meme: Darwins Erben und die Kultur.“ *Philosophia Naturalis* 46, Nr. 1: 36. <http://doi.org/10.3196/003180209791291936>.
- Labandeira, Conrad. 2014. „Why Did Terrestrial Insect Diversity Not Increase during the Angiosperm Radiation? Mid-Mesozoic, Plant-Associated Insect Lineages Harbor Clues.“ In *Evolutionary Biology: Genome Evolution, Speciation, Coevolution and Origin of Life*, herausgegeben von Pierre Pontarotti, 261–99. Cham: Springer.
- Labandeira, Conrad C., und Ellen D. Currano. 2013. „The Fossil Record of Plant-Insect Dynamics.“ *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 41: 287–311. <http://doi.org/10.1146/annurev-earth-050212-124139>.
- Laland, Kevin N. 2004. „Extending the Extended Phenotype.“ *Biology and Philosophy* 19: 313–25. Zugriff am 6. Dezember 2021. <https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.457.3961&rep=rep1&type=pdf>.
- Laland, Kevin N., und William Hoppitt. 2003. „Do Animals Have Culture?“ *Evolutionary Anthropology* 12: 150–59. Zugriff am 6. Dezember 2021. [https://synergy.st-andrews.ac.uk/lalandlab/files/2015/08/laland\\_EA\\_2003.pdf](https://synergy.st-andrews.ac.uk/lalandlab/files/2015/08/laland_EA_2003.pdf).
- Laland, Kevin N., und Michael J. O’Brien. 2011. „Cultural Niche Construction: An Introduction.“ *Biological Theory* 6: 191–202. Zugriff am 6. Dezember 2021. <https://synergy.st-andrews.ac.uk/lalandlab/files/2015/08/Publication187.pdf>.
- Laurin, Michel. 1993. „Anatomy and Relationships of Haptodus Garnettensis, a Pennsylvanian Synapsid from Kansas.“ *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 200–29. <http://doi.org/10.1080/02724634.1993.10011501>.
- Lethmate, Jürgen. 1991. „Haben Schimpansen eine materielle Kultur?“ *Biologie in unserer Zeit* 21: 132–39. <http://doi.org/10.1002/biuz.19910210311>.
- Liu, Jun, Shi-Xue Hu, Olivier Rieppel, Da-Yong Jiang, Michael J. Benton, Neil P. Kelley, Jonathan C. Aitchison, Chang-Yong Zhou, Wen Wen, Jin-Yuan Huang, Tao Xie und Tao Lv. 2014. „A Gigantic Nothosaur (Reptilia: Sauropterygia) From the Middle Triassic of SW China and Its Implication for the Triassic Biotic Recovery.“ *Scientific Reports* 4, Art. Nr. 7142: 1–9. <http://doi.org/10.1038/srep07142>.
- Longrich, Nicholas R., Helmut Tischlinger und Christian Foth. 2020. „The Feathers of the Jurassic Urvogel *Archaeopteryx*.“ In *The Evolution of Feathers: From Their Origin to the Present*, herausgegeben von Christian Foth und Oliver W. M. Rauhut, 119–46. Cham: Springer International Publishing.
- Luria, Alexander R., und Lev S. Vygotsky. 1992. *Ape, Primitive Man and Child. Essays in*

- the History of Behavior*. New York: Harvester Wheatsheaf.
- Luterbacher, Jürg, und Christian Pfister. 2015. „The Year Without a Summer.” *Nature Geoscience* 8, Nr. 4: 246–48. <http://doi.org/10.1038/ngeo2404>.
- MacLeod, Norman, Peter F. Rawson, Peter L. Forey, Fred T. Banner, Marcelle K. Boudagher-Fadel, Paul R. Bown, Jackie A. Burnett, Paul Chambers, Stephen J. Culver, Susan E. Evans, Charlotte H. Jeffery, Michael A. Kaminski, A. Richard Lord, Angela C. Milner, Andrew R. Milner, Noel Morris, Ellis Owen, Bruce R. Rosen, Andrew B. Smith, Paul D. Taylor, Elspeth Urquhart und Jeremy R. Young. 1997. „The Cretaceous-Tertiary Biotic Transition.“ *Journal of the Geological Society London* 154, Nr. 2: 265–92. <http://doi.org/10.1144/gsjgs.154.2.0265>.
- Malafouris, Lambros. 2013. *How Things Shape the Mind. A Theory of Material Engagement*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Mayr, Ernst. 1967. *Artbegriff und Evolution*. Hamburg, Berlin: Parey.
- Mayr, Gerald. 2017. *Avian Evolution: The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance*. Topics in Paleobiology. Chichester; Hoboken, NJ: Wiley Blackwell.
- Mendel, Gregor. 1866. „Versuche über Pflanzen-Hybriden.“ *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 4, 3–47. Zugriff am 6. Dezember 2021. [https://www.deutschestextarchiv.de/book/view/mendel\\_pflanzenhybriden\\_1866?p=14](https://www.deutschestextarchiv.de/book/view/mendel_pflanzenhybriden_1866?p=14).
- Morgan, Thomas. 1910. „Hybridization in a Mutating Period in Drosophila.“ *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine* 7, 160–61.
- Morgan, Thomas J., Natalie T. Uomini, Luke E. Rendell, Laura Chouinard-Thuly, Sharon E. Street, Hannah M. Lewis, Catherine P. Cross, Cara Evans, Ronan Kearney, Ignacio de la Torre, Andrew Whiten und Kevin N. Laland. 2015. „Experimental Evidence for the Co-evolution of Hominin Tool-Making Teaching and Language.“ *Nature Communications* 6, Art. Nr. 6029: 1–8. <http://doi.org/10.1038/ncomms7029>.
- Nesbitt, Sterling J., Paul M. Barrett, Sarah Werning, Christian A. Sidor und Alan J. Charig. 2013. „The Oldest Dinosaur? A Middle Triassic Dinosauriform from Tanzania.“ *Biology Letters* 9, Art. Nr. 20120949: 1–5. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0949>.
- Niedźwiedzki, Grzegorz, Piotr Szrek, Katarzyna Narkiewicz, Marek Narkiewicz und Per E. Ahlberg. 2010. „Tetrapod Trackways from the Early Middle Devonian Period of Poland.“ *Nature* 463: 43–48. <http://doi.org/10.1038/nature08623>.
- Odling-Smee, John. 2007. „Niche Inheritance: A Possible Basis for Classifying Multiple Inheritance Systems in Evolution.“ *Biological Theory* 2, Nr. 3: 276–89. Zugriff am 6. Dezember 2021. <https://teoriaevolutiva.files.wordpress.com/2014/02/odling-smee-j-niche-inheritance.pdf>.
- Odling-Smee, F. John, Kevin N. Laland und Marcus W. Feldman. 1996. „Niche Construction.“ *The American Naturalist* 147: 641–48.
- Ogg, James G., Gabi Ogg und Felix M. Gradstein. 2016. *A Concise Geologic Time Scale: 2016*. Amsterdam: Elsevier.
- Paleobiology Database. 2018. Zugriff am 19. Juli 2019. <https://paleobiodb.org>.

- Paley, William. 1802. *Natural Theology: Or Evidences of the Existence and Attributes of the Deity, Collected from the Appearances of Nature*. London: R. Faulder.
- Parzinger, Hermann. 2015. *Die Kinder des Prometheus: eine Geschichte der Menschheit vor der Erfindung der Schrift*. München: C.H. Beck.
- Pascual-Cebrian, Enric, Stefan Götz, Telm Bover-Arnal, Peter W. Skelton, Eulàlia Gili, Ramon Salas und Wolfgang Stinnesbeck. 2016. „Calcite/Aragonite Ratio Fluctuations in Aptian Rudist Bivalves: Correlation with Changing Temperatures.“ *Geology* 44: 135–38. <http://doi.org/10.1130/G37389.1>.
- Pfeifer, Wolfgang (Hrsg.). 2019. *Etymologisches Wörterbuch des Deutschen (1993), digitalisierte und von Wolfgang Pfeifer überarbeitete Version im Digitalen Wörterbuch der deutschen Sprache*. Bearbeitet von Wilhelm Braun, Gunhild Ginschel, Gustav Hagen, Anna Huber, Klaus Müller, Heinrich Petermann, Gerlinde Pfeifer, Dorothee Schröter und Ulrich Schröter
- Planavsky, Noah J., Dan Asael, Axel Hofmann, Christopher T. Reinhard, Stefan V. Lalonde, Andrew Knudsen, Xiangli Wang, Frantz Ossa, Ernesto Pecoits, Albertus J. Smith, Nicolas J. Beukes, Andrey Bekker, Thomas M. Johnson, Kurt O. Konhauser, Timothy W. Lyons und Olivier J. Rouxel. 2014. „Evidence for Oxygenic Photosynthesis Half a Billion Years before the Great Oxidation Event.“ *Nature Geoscience* 7: 283. <http://doi.org/10.1038/ngeo2122>.
- Prum, Richard O., Jacob S. Berv, Alex Dornburg, Daniel J. Field, Jeffrey P. Townsend, Emily Moriarty Lemmon und Alan R. Lemmon. 2015. „A Comprehensive Phylogeny of Birds (Aves) Using Targeted Next-Generation DNA Sequencing.“ *Nature* 526: 569. <http://doi.org/10.1038/nature15697>.
- Reichow, Marc K., Malcolm S. Pringle, A. I. Al’Mukhamedov, Mark Allen, Valentin L. Andreichev, Mikhail M. Buslov, Clare Davies, Geliy S. Fedoseev, J. Godfrey Fitton, Simon Inger, Aleksander Ya. Medvedev, Clive Mitchell, Victor N. Puchkov, Inna Yu. Safonova, Robert A. Scott und Andrew D. Saunders. 2009. „The Timing and Extent of the Eruption of the Siberian Traps Large Igneous Province: Implications for the End-Permian Environmental Crisis.“ *Earth and Planetary Science Letters* 277, Nr. 1: 9–20. <http://doi.org/10.1016/j.epsl.2008.09.030>.
- Richerson, Peter J., und Robert Boyd. 1978. „A Dual Inheritance Model of the Human Evolutionary Process I: Basic Postulates and a Simple Model.“ *Journal of Social and Biological Structures* 1: 127–54. [http://doi.org/10.1016/S0140-1750\(78\)80002-5](http://doi.org/10.1016/S0140-1750(78)80002-5).
- Richerson, Peter J., und Robert Boyd. 1995. „Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution.“ *New Scientist* 145, 3.
- Richerson, Peter J., und Robert Boyd. 2005. *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*. Chicago: Chicago University Press.
- Saltzman, Matthew R., Cole T. Edwards, Jonathan M. Adrain und Stephen R. Westrop. 2015. „Persistent Oceanic Anoxia and Elevated Extinction Rates Separate the Cambrian and Ordovician Radiations.“ *Geology* 43: 807–10. <http://doi.org/10.1130/G36814.1>.
- Schaik, Carel P. van. 2016. „How Much Culture Is There in Nature, and What Is It

About?“ *Semiotix* 8.

- Schaik, Carel P. van, Judith M. Burkart, Laura Damerius, Sofia I. F. Forss, Kathelijne Koops, Maria A. van Noordwijk und Caroline Schuppli. 2016. „The Reluctant Innovator: Orangutans and the Phylogeny of Creativity.“ *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371, Art. Nr. 20150183: 1–9. <http://doi.org/10.1098/rstb.2015.0183>.
- Schindler, David W. 1988. „Effects of Acid Rain on Freshwater Ecosystems.“ *Science* 239: 149–57. <http://doi.org/10.1126/science.239.4836.149>.
- Schwarzacher, Walther. 2000. „Repetitions and Cycles in Stratigraphy.“ *Earth-Science Reviews* 50: 51–75. [http://doi.org/10.1016/S0012-8252\(99\)00070-7](http://doi.org/10.1016/S0012-8252(99)00070-7).
- Ségurel, Laure, und Céline Bon. 2017. „On the Evolution of Lactase Persistence in Humans.“ *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 18: 297–319. <http://doi.org/10.1146/annurev-genom-091416-035340>.
- Seilacher, Adolf, und Alan D. Gishlick. 2014. *Morphodynamics*. Boca Raton: CRC Press.
- Sephton, Mark A., Dan Jiao, Michael H. Engel, Cindy V. Looy und Henk Visscher. 2015. „Terrestrial Acidification during the End-Permian Biosphere Crisis?“ *Geology* 43, Nr. 2: 159–62. <http://doi.org/10.1130/G36227.1>.
- Sepkoski, J. John. 1998. „Rates of Speciation in the Fossil Record.“ *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 353: 315–26. <http://doi.org/10.1098/rstb.1998.0212>.
- Servais, Thomas, und David A. Harper. 2018. „The Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): Definition, Concept and Duration.“ *Lethaia* 51: 151–64. <http://doi.org/10.1111/let.12259>.
- Sheldon, Nathan D. 2006. „Abrupt Chemical Weathering Increase across the Permian–Triassic Boundary.“ *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 231: 315–21. <http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.09.001>.
- Smith, Bruce D. 2007. „The Ultimate Ecosystem Engineers.“ *Science-New York Times Washington* 315, Nr. 5820: 1797–98. <http://doi.org/10.1126/science.1137740>.
- Smith, M. Paul, und David A. Harper. 2013. „Causes of the Cambrian Explosion.“ *Science* 341, Nr. 6152: 1355–56. <http://doi.org/10.1126/science.1239450>.
- Smith, Bruce D., und Melinda A. Zeder. 2013. „The Onset of the Anthropocene.“ *Anthropocene* 4: 8–13. <http://doi.org/10.1016/j.ancene.2013.05.001>.
- Smithson, Timothy R. 1989. „The Earliest Known Reptile.“ *Nature* 342: 676–78. <http://doi.org/10.1038/342676a0>.
- Storch, Volker, Ulrich Welsch und Michael Wink. 2013. *Evolutionsbiologie*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. <http://doi.org/10.1007/978-3-642-32836-7>.
- Tomasello, Michael. 1999. „The Human Adaptation for Culture.“ *Annual Review of Anthropology* 28: 509–29. <http://doi.org/10.1146/annurev.anthro.28.1.509>.
- Tomasello, Michael. 2016. *A Natural History of Human Morality*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Trail, Dustin, Patrick Boehnke, Paul S. Savage, Ming-Chang Liu, Martha L. Miller und Ilya Bindeman. 2018. „Origin and Significance of Si and O Isotope Heterogeneities in

- Phanerozoic, Archean, and Hadean Zircon.“ *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, Nr. 41: 10287–92. <http://doi.org/10.1073/pnas.1808335115>.
- University of Oxford. 2019. „Introduction and History“. Zugriff am 7. August 2020. <https://www.ox.ac.uk/about/organisation/history?wssl=1>.
- Vea, Isabelle M., und David A. Grimaldi. 2016. „Putting Scales into Evolutionary Time: The Divergence of Major Scale Insect Lineages (Hemiptera) Predates the Radiation of Modern Angiosperm Hosts.“ *Scientific Reports* 6, Art. Nr. 23487: 1–11. <http://doi.org/10.1038/srep23487>.
- Vrba, Elisabeth S. 1996. „Climate, Heterochrony, and Human Evolution.“ *Journal of Anthropological Research* 52: 1–28. <http://doi.org/10.1086/jar.52.1.3630234>.
- Vries, Hugo Marie de. 1900. „Das Spaltungsgesetz der Bastarde“. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* 18, 83–90. <http://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1900.tb04884.x>.
- Walton, Olivia C., und Martin Stevens. 2018. „Avian Vision Models and Field Experiments Determine the Survival Value of Peppered Moth Camouflage.“ *Communications Biology* 1: 118. <http://doi.org/10.1038/s42003-018-0126-3>.
- Westphal-Fitch, Gesche, und William Tecumseh Fitch. 2018. „Bioaesthetics: The Evolution of Aesthetic Cognition in Humans and Other Animals.“ In *The Arts and the Brain: Psychology and Physiology Beyond Pleasure*, herausgegeben von Julia F. Christensen und Antoni Gomila, 3–24. Progress in Brain Research, Band 237. San Diego: Academic Press (Elsevier). <http://doi.org/10.1016/bs.pbr.2018.03.003>.
- Wignall, Paul B. 2001. „Large Igneous Provinces and Mass Extinctions.“ *Earth-Science Reviews* 53, Nr. 1–2: 1–33. [http://doi.org/10.1016/S0012-8252\(00\)00037-4](http://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00037-4).
- Wikipedia. 2020. „Geschichte der Evolutionstheorie.“ Zugriff am 9. Oktober 2020. [https://de.wikipedia.org/wiki/Geschichte\\_der\\_Evolutionstheorie](https://de.wikipedia.org/wiki/Geschichte_der_Evolutionstheorie).
- Wink, Michael. 2014. *Ornithologie für Einsteiger*. Heidelberg: Springer.
- Wink, Michael. 2020. *Evolution of the Angiosperms and Co-evolution of Secondary Metabolites, Especially of Alkaloids*. In *Co-Evolution of Secondary Metabolites*, herausgegeben von Jean-Michel Mérillon, Kishan G. Ramawat. Reference Series in Phytochemistry. Heidelberg: Springer. [http://doi.org/10.1007/978-3-319-76887-8\\_22-1](http://doi.org/10.1007/978-3-319-76887-8_22-1).
- Zhou, Mei-Fu, John Malpas, Xie-Yan Song, Paul T. Robinson, Min Sun, Allen K. Kennedy, Carl Michael Lesher und Reid R. Keays. 2002. „A Temporal Link between the Emeishan Large Igneous Province (SW China) and the End-Guadalupian Mass Extinction.“ *Earth and Planetary Science Letters* 196, Nr. 3–4: 113–22. [http://doi.org/10.1016/S0012-821X\(01\)00608-2](http://doi.org/10.1016/S0012-821X(01)00608-2).

## **Abbildungsnachweis:**

Abb. 1: Verändert nach Wink 2014

Abb. 2: Verändert nach Storch, Welsch und Wink 2013

Abb. 3: Verändert nach Wink 2014

Abb. 4: Prum et al. 2015

Abb. 5: Ifrim (Daten nach Gradstein et al. 2020)

Abb. 6: Verändert nach Wink 2020