

Analyse der biologischen Konvergenz

Autor: Nikolaos Sapanidis

Betreuer: Professor Dr. Werner Kunz

Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Eine theoretische Arbeit über biologische Konvergenz und ihrer Mechanismen.

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung

II. Hauptteil

1. Kapitel

1.1 Die Bates'sche Mimikry

1.2 *Papilio dardanus*

1.3 Der polyallele Locus H

2. Kapitel

2.1 Introgression

2.2 Müller'sche Mimikry

2.3 *Heliconius*

2.4 Adaptive Introgression

3. Kapitel

3.1 Biologische Konvergenzen bei *Aves*

3.2 Durch klassischen Darwinismus kaum zu erklärende Konvergenzen bei *Aves*

3.3 Gen-Cluster bei *Aves* könnten dieses Phänomen erklären

3.4 Atavismen

3.5 Morphogene

4. Kapitel

4.1 Ein klassisches Beispiel erdgeschichtlicher Konvergenz

4.2 Grundlagen der Rückentwicklung an ein Leben im Wasser

4.3 Radiation

4.4 Klassische Analogien

5. Kapitel

5.1 *Mammalia*

5.2 *Thylacinus cynocephalus*

5.3. Biologische Konvergenzen könnten eine Illusion sein

III. Diskussion

I. Einleitung

Eine biologische Konvergenz ist, wenn zwei ähnliche Merkmale sich unabhängig voneinander in zwei Arten entwickeln. (Ridley, 2004)



Abb.1 (von links nach rechts) Vertreter von Aves, Pterosauria und Chiroptera

Die Flugfähigkeit und ihre Funktionsanalogien sind ein klassisches Beispiel für biologische Konvergenz. (s.Kapitel 4) (Quelle: Mandira/Socratic)

Zu Beginn meiner Vorbereitung für meine Thesis glaubte ich in biologischen Konvergenzen eine gesetzmäßige Regelmäßigkeit zu erkennen. Demnach würden alle Analogien, das extrapolierte Ergebnis einer durch Selektion verursachten Anpassung sein. Triebfeder sei eine graduelle Entwicklung, welche durch Darwinistische „kleine Schritte“ Form annehme. Obwohl mir die Synthetische Evolutionstheorie zu dieser Zeit bereits ein Begriff gewesen ist, hatte ich keine tiefere Vorstellung über viele Mechanismen der Evolution.

Am prägendsten ist wohl Stephen Jay Goulds Wirken für meine Arbeit gewesen, da er die langsame graduelle Entwicklung „kleiner Schritte“ als weniger wichtig ansieht und stattdessen Phasen evolutionärer Entwicklung sieht, in der makroevolutionäre „große Schritte“ eine Schlüsselrolle zukommt. (Gould, 2002)

Durch die Betreuung meines Professors Dr. Werner Kunz kam ich mit Literatur und Konzepten in Kontakt, mit deren Wissen sich das Thema meiner Thesis langsam herauskristallisierte. Das Ziel meiner Arbeit ist das Konzept der biologischen Konvergenz zu untersuchen, um durch den Abgleich mit zahlreichen Konzepten und neusten Theorien, ein verbessertes Verständnis zu entwickeln und weitgehendere Forschungen anzuregen.

Die Evolution ist eine vergleichsweise junge Wissenschaft und das Interessanteste ist, dass Darwin keinerlei Vorgänger hatte. Tiere und Pflanzen wirken auf den Menschen wie unveränderliche Entitäten. Generell reicht die Lebensspanne eines Menschen nicht aus, um die Veränderungen der Evolution mit eigenen Augen sehen zu können. Es ist daher auch nicht verwunderlich, dass die einzige Erklärung für die Existenz der Lebensformen auf der Erde höheren Mächten und Gottheiten zugeschrieben worden ist. Mit seinen Beobachtungen brach Darwin mit der Schöpfungsgeschichte und postulierte eine wissenschaftliche Theorie zur Entstehung des Lebens.

Demnach seien Organismen generationsübergreifend veränderbar und würden durch natürliche Selektion selektiert werden. Somit würden nur die am besten angepassten die nächste Generation zeugen können. Dieser Prozess ist ungerichtet. Das heißt, dass keinerlei höhere Macht diesen Prozess steuert. Außerdem ist die Evolutionstheorie keine teleologische Theorie. Das heißt, sie geht immer weiter bzw. hat kein Ende. Das bedeutet, dass biologische Konvergenzen ebenfalls ungerichtet sein müssen.

Nachdem die Darwinistische Evolutionstheorie stetig ergänzt und erweitert worden ist, ist die Evolutionäre Entwicklungsbiologie heute eine der neusten Forschungsrichtungen auf diesem Gebiet. In meiner Arbeit wird auch diese ein zentraler Aspekt sein, um die Vorgänge der Evolution besser nachvollziehen zu können. (Alexander J. Werth, 2021)

II. Hauptteil

1. Kapitel

1.1 Die Bates'sche Mimikry

Eine klassische biologische Konvergenz soll Mimikry bzw. Nachahmung sein. Dabei ahmt ein Nachahmer ein Vorbild nach, um sich dadurch Fitness-Vorteile zu verschaffen. Im Falle der Bates'schen Mimikry ahmt der Nachahmer ein wehrhaftes Vorbild nach, um gegenüber Feinden gefährlicher zu erscheinen, als er in Wirklichkeit ist. (David Pfennig, 2012)

Eine von Bates selbst erkannte Mimikry, ist die Nachahmung von *Greta oto* (Glasflügelfalter) (s.Abb.2), aus der Familie der *Nymphalidae* (Edelfalter), durch *Dismorphia theucarila* (s.Abb.3), aus der Familie der *Pieridae* (Weißlinge). *G. oto* wird von Vögeln nicht gefressen, da wahrscheinlich giftig oder übel schmeckend.



Abb.2 *Greta oto*, Ecuador
(Quelle: Werner Kunz/Naturgucker)



Abb.3 *Dismorphia theucharila*, Costa Rica
(Quelle: Werner Kunz/Naturgucker)

Da der evolutionäre Aufwand einer Nachahmung geringer ist, als die *Fitness*-Vorteile (z. B. Giftigkeit) selbst ausprägen, ist die Bates'sche Mimikry weit verbreitet im Tierreich. Da die Arten häufig nur entfernt verwandt sind, liegt der Schluss nahe, dass die Merkmale ganz im Sinne der klassischen darwinistischen Evolutionstheorie der langsamen Schritte, eine Analogie darstellen. Im nächsten Abschnitt zeigt sich jedoch, dass vermeintliche Analogien doch keine sind und der Prozess der Evolution doch komplexer ist.

1.2 *Papilio dardanus*

Papilio dardanus (s.Abb.4) ist ein zur Familie der *Papilionidae* (Ritterfalter) gehörender Vertreter der *Lepidoptera* (Schmetterlinge). Die in der Afrotropis weit verbreitete Art erhöht ihre Angepasstheit durch Mimikry. Diese ahmt giftige Arten anderer *Lepidoptera* nach, um den eigenen Predationsdruck zu verringern. Interessanterweise, sind die nachgeahmten Arten, was Farb- und Mustervariation angeht, äußerst divers, gehören unterschiedlichen taxonomischen Gruppen an und sind teilweise im selben Gebiet beheimatet (s.Abb.5). Beispielsweise ahmen *P. dardanus* Populationen in Südafrika, *Amauris echeria*, aus der Gruppe der *Danaidae* nach, während andere *P. dardanus* im selben Gebiet, also sympatrisch, *Danaus chryssipus*, ebenfalls einen Vertreter der *Danaidae* nachahmen. (Vanessa Rice, 2018)



Abb.4: *Papilio dardanus*, Ruanda
(Quelle: Werner Kunz/Naturgucker)

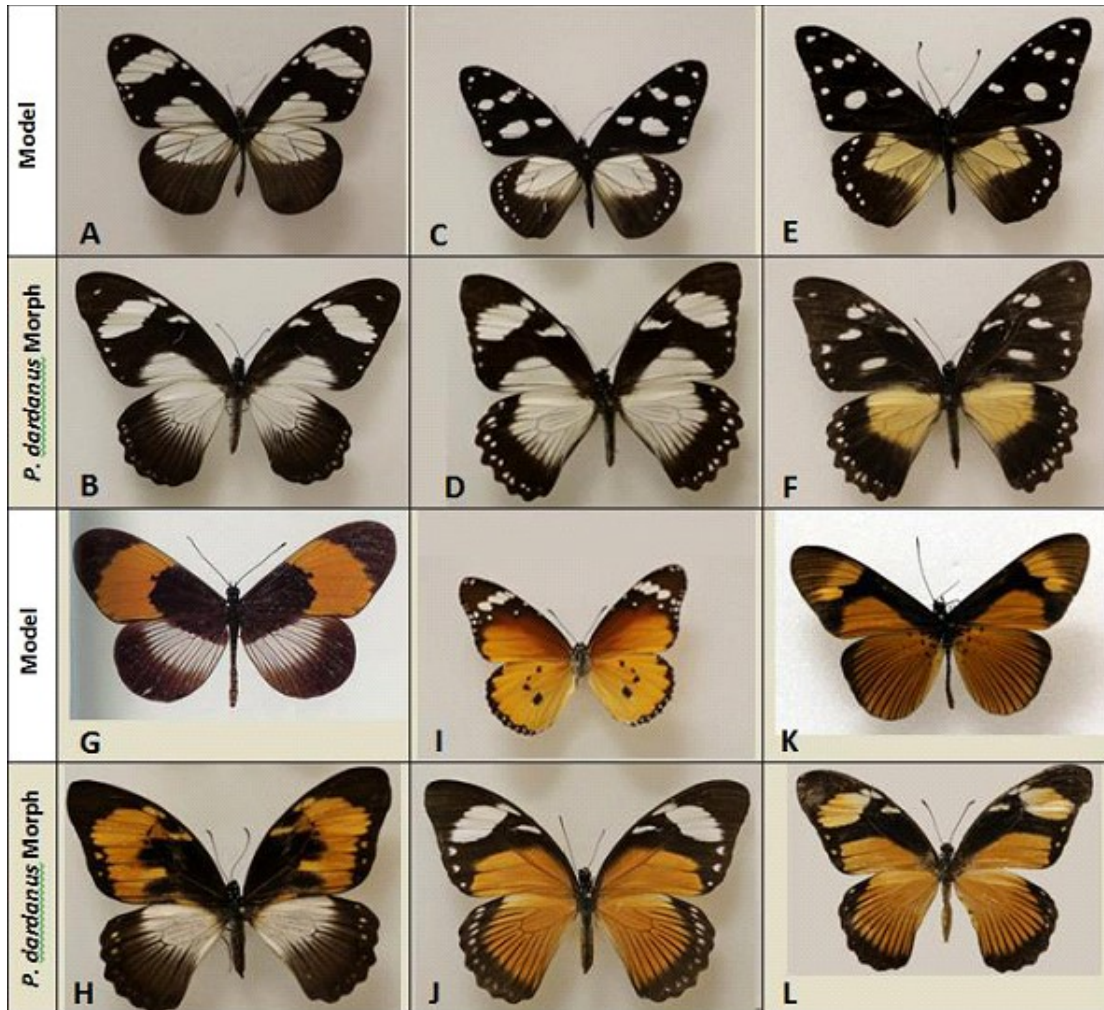


Abb.5: Paare bekannter und häufig repräsentierter, mimetischer Formen von *Papilio dardanus* und ihren Vorbildern. A und B: *Amauris niavivus* (Danaiidae) und *Morphe hippocoon*; C und D: *Amauris tartarea* und *Morphe hippocoonides*; E und F: *Amauris echeria* und *Morphe cenea*; G und H: *Bematistes poggei* weiblich (Acraeidae) und *Morphe planemoides*; I und J: *Danaus chrysippus* (typische Form) (Danaiidae) und *Morphe trophonius*; K und L: *Bematistes tellus* und *Morphe niobe*. (Vanessa Rice, 2018)

Dieses Phänomen lässt sich mit der Darwinistischen Evolutionstheorie nur unzureichend erklären. Es ist geradezu unwahrscheinlich, dass dieselbe Art, durch eine Kaskade langsamer Anpassungen, sympatrisch, verschiedene *Lepidoptera* Arten mit verschiedenen Farbmustern nachahmt. Es ist natürlich möglich, dass die beiden *P. dardanus* Population allopatrisch entstanden sind, anschließend durch Migration in eine Sympatrie übergangen und aufgrund ihrer Phänotypen prä-zygotisch voneinander getrennt sind. Doch ein Blick in die genetischen Mechanismen der Farbmuster bringt ein völlig anderes Bild zutage.

1.3 Der polyallele Locus H

Bei der genetischen Untersuchung von *P. dardanus* stellte sich heraus, dass die Farbvariation der Flügel von einem polyallelen Locus H gesteuert wurde. Dieser koregriert mit 24 Genen, darunter den Transkriptionsfaktoren *engrailed* (*en*) und *invected* (*inv*). Darüber hinaus befindet sich H in einer sehr

konservierten Gen-Organisation. Natürliche *P. dardanus*-Populationen zeigen Farbvariationen, welche auf einzelne Punktmutationen im Gen *engrailed (en)* zurückzuführen sind. Interessanterweise ist H auch in anderen *Lepidoptera*-Arten zu finden.

Seine Funktion ähnelt der eines Schalters, welcher die adaptiven Fähigkeiten, bezogen auf die Farbvariationen der Flügel von *P. dardanus*, bei etwa 24 Genen zu steuern vermag. Extrapoliert man diese Erkenntnis auf die aktuellste Evolutionstheorie der evolutionären Entwicklungsbiologie, muss eine langsame darwinistische Anpassung kleiner Schritte abgelehnt werden. Tatsächlich verfügt *P. dardanus* über ein Mutter-Gen, welches der Art erlaubt, durch einfachste genetische Steuerungsmechanismen während der Ontogenese, das Farbmuster vielschichtig zu verändern. Dies ist der Schlüssel zur Bates'schen Mimikry dieser *Lepidoptera* Art. (Martijn J. T. N. Timmermans et al., 2014)

Eine Überlegung könnte so aussehen: Locus H hat sich früh in der Entwicklung der *Lepidoptera* entwickelt. *P. dardanus* und eine andere giftige *Lepidoptera*-Art besitzen diese Gen-Komplexe. Aufgrund zufälliger Punktmutationen, hat die giftige Art ein anderes Farbmuster entwickelt. Da *P. dardanus*' Bates'sche Mimikry eine wichtige Anpassung darstellt, gleicht die natürliche Selektion das Farbmuster an die giftige Art an. Da das Farbmuster beider Arten vom Locus H gesteuert wird, ist die Anpassung genetisch betrachtet einfach und evolutionär schnell realisierbar. Wenn gene-reuse innerhalb der Ordnung der *Lepidoptera* häufig sein soll, spricht nichts dagegen die Hypothese aufzustellen, dass der Locus H ein solches wiederverwertetes Gen ist. Die Anpassung der Farbmuster ist zwar der natürlichen Selektion verschuldet, die Mechanismen jedoch ontogenetischer bzw. genetischer Faktoren verschuldet und damit eine Homologie.

Die Nutzung konservierter Gene, wie im Falle von *P. dardanus*, für die Generierung ständig neuer Farbmuster, welche jedoch auf denselben Bausteinen beruhen, nennt sich *gene-reuse*. Da es augenscheinlich, sehr viele ähnliche Muster unter den *Lepidoptera* gibt, und *gene-reuse* bei dieser Ordnung, bei einem evolutionären Abstand von 10 bis 15 Millionen Jahren sehr häufig ist, stellt sich die Frage, ob diese konservierten Gene, rund um den polyallelen Locus H, vielleicht weit über *P. dardanus* hinausgehen und weiter verbreitet sind als angenommen. Es könnte sein, dass nachgeahmte Arten wie *A. echeria* oder *D. chryssipus*, ihre Farbmuster, denselben Gen-Clustern zu verdanken haben. Vielleicht ist der gesamte Gen-Komplex rund um die Farbmuster, bereits früh in der Evolution der *Lepidoptera* angelegt worden und hat bei *P. dardanus*, eine modulare Genorganisation entwickelt, die es dem Schmetterling erlaubt, in evolutionären Maßstäben, während seiner Ontogenese, adaptiv auf Umwelteinflüsse zu reagieren. Diese Fähigkeit hat dazu geführt, dass *P. dardanus* die Vorteile der Bates'schen Mimikry, also die Nachahmung, in dem Falle giftiger *Lepidoptera*-Arten und dem daraus resultierenden *Fitness*-Vorteil voll und ganz nutzen konnte, was zusätzlich zu seiner weiten Verbreitung und seinem Erfolg geführt haben könnte. Damit würde hier keine biologische Konvergenz bzw. Analogie vorliegen, sondern eine Homologie. Anders ausgedrückt könnte die genetische Ebene als homolog, aber die phänotypische Ebene als analog bezeichnet werden. Hier ergibt sich die Möglichkeit, zwischen verschiedenen Ebenen der biologischen Konvergenz zu differenzieren.

Nichtsdestoweniger ist der Fall von *P. dardanus* und sein Gen-Komplex für die Steuerung der Farbvariation, hochinteressant und tiefgehendere Forschungen wert. (Nicholas W. Van Kuren et al., 2019)

2. Kapitel

2.1 Introgression

Herrschen weder post- noch präzygotische Barrieren vor, so kann eine Introgression bzw. introgressive Hybridisierung stattfinden. Dabei wird Erbmaterial zwischen zwei eng verwandten Arten ausgetauscht. Dies wird bei der Züchtung von Hochleistungsorten diverser Nutzpflanzen angewandt, indem vorteilhafte Gene durch das Kreuzen mit Wildarten oder verschiedener Mutanten fixiert werden. Dennoch gibt es einen recht interessanten Bezug zur konvergenten Evolution, wenn Arten durch Introgression gemeinsame Merkmale ausprägen. Hier scheinen Merkmale analog zu sein, stellen sich aber als homolog heraus.

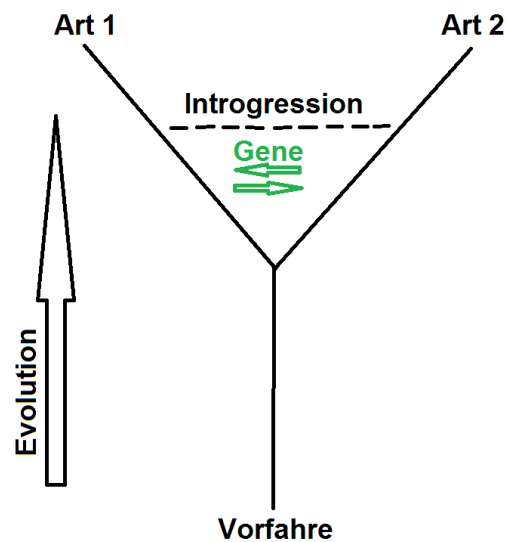


Abb.6 Einfache Darstellung einer Introgression.

(Quelle: Nikolaos Sapanidis)

2.2 Müller'sche Mimikry

Bei der Müller'schen Mimikry ahmen sich unterschiedliche Arten gegenseitig nach, um den daraus resultierenden *Fitness*-Vorteil zu verstärken. Im Gegensatz zur Bates'schen Mimikry, besitzen beide Arten den *Fitness*-Vorteil. Die Theorie dahinter ist, dass die Wirkung der Nachahmung verstärkt ist, wenn mehrere Arten sie ausprägen. Die Ausprägung innerhalb nur einer Art ist dagegen schwächer. Ein Vogel

vertilgt ein übel schmeckendes Tier, welches diese Art von Mimikry ausprägt. In Zukunft wird er auch andere Arten, welche Mitglied dieser Mimikry-Gemeinschaft sind, meiden. Hätten beide Arten jedoch eine eigene Wartracht, so müsste der Vogel nicht nur beide probiert haben, sondern gleichzeitig beide Wartrachten im Gedächtnis behalten. Bei der Müller'schen Mimikry ist dies nicht notwendig. So lernt der Vogel die Giftigkeit einer Art, ohne einen ihrer Vertreter je gefressen zu haben. Der allgemeine *Fitness*-Vorteil der Mimikry-Gemeinschaft steigt.

2.3 *Heliconius*

Die Gattung *Heliconius* beherbergt mehr als drei Dutzend Arten und ist in der Neotropis weit verbreitet. Die Raupen von *Heliconius* ernähren sich von giftigem Pflanzenmaterial. Die Gifte sammeln sich anschließend im Körper an, was zur Giftigkeit von *Heliconius* führt. *Heliconius* haben eine charakteristische Färbung, die etwaigen Fressfeinden als Warnung dienen. Je nach Region haben dort lebende *Heliconius*-Arten eine einheitliche Farbtracht. Interessanterweise können dieselben Farbtrachten in weit voneinander entfernten Arealen vorkommen, während dazwischen andere Farbmuster dominieren. (Heather M. Hines et al., 2011)

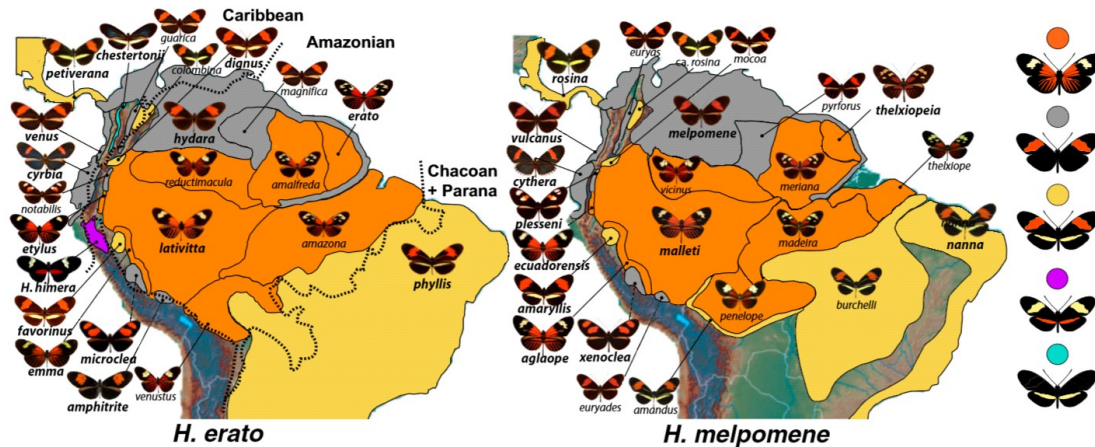


Abb.7

Verbreitung verschiedener *H. erato* und *H. melpomene* Populationen und deren Farbvariationen. Klar ersichtlich sind parallele Farbmuster in denselben Gegenden, aber auch in großen Abständen zueinander. So findet sich das in der Abbildung als gelb markierte Farbmuster in Panama, aber auch in Brasilien wieder. Dazwischen dominieren andere Farbvariationen. (Heather M. Hines et al., 2011)



Abb.8 *Heliconius erato*, Bolivien
(Quelle: Werner Kunz/Naturgucker)



Abb.9 *Heliconius melpomene*, Bolivien
(Quelle: Werner Kunz/Naturgucker)



Abb.10 *Heliconius erato*, Costa Rica
(Quelle: Werner Kunz/Naturgucker)



Abb.11 *Heliconius melpomene*, Costa Rica
(Quelle: Werner Kunz/Naturgucker)

Vergleicht man *H. erato* (s.Abb.10) und *H. melpomene* (s.Abb.11) in Costa Rica und deren Artgenossen in Bolivien (s.Abb.8 und Abb.9) ist klar ersichtlich, dass die beiden Arten eine regionale Müller'sche Mimikry darstellen.

Würde die Müller'sche Mimikry im Fall von *Heliconius* eine biologische Konvergenz darstellen, so müsste man annehmen, dass die im selben Gebiet heimischen Arten, durch einen langwierigen Prozess der Selektion, ein einheitliches Farbkleid entwickelt haben. Dem gegenüber steht der Umstand, dass ähnliche Farbkleider weit voneinander entfernt vorkommen. Es ist geradezu unwahrscheinlich, dass zwei allopatrische Populationen zufällig dasselbe komplexe Farbmuster entwickeln.

2.4 Adaptive Introgression

Tatsächlich liegt hier keine biologische Konvergenz vor, sondern eine Homologie in Form einer adaptiven Introgression. Das heißt, dass durch Hybridisierung verschiedener *Heliconius*-Arten, Gene übertragen werden, welche für die Farbgebung wichtig sind. Somit haben *Heliconius* Zugriff auf eine ganze Reihe an Genen, mit denen sie sich in evolutionär kurzen Abständen schnell aneinander anpassen können. Die vermeintliche Analogie ist hier eine reine Homologie, die durch Introgression mehrere Genkaskaden unter der Gattung verbreitet, mit deren Hilfe sie adaptiv ihr Farbkleid anpassen kann. (Carolina Pardo-Diaz et al., 2012)

Fraglich bleibt, weshalb *Heliconius* keine einheitliche Warntracht ausgeprägt hat, sondern mehrere in ihrem Repertoire besitzt. Es wäre sicherlich einfacher und auch erfolgreicher, in Anbetracht der Müller'schen Mimikry und ihrem theoretischen *Fitness*-Vorteil eine einheitliche Warntracht auszuprägen. Vielleicht hat die Historie dieser Gattung es durch Faktoren wie beispielsweise Migration nicht geschafft, sich zu vereinheitlichen. Eine kleine Gründer-Population von *Heliconius* erreicht ein neues Gebiet. Diese hat eine genetische Prädisposition hin zu einem anderen Farbmuster und gibt es an seine Nachkommen weiter. Eine nachrückende Migrationswelle einer anderen *Heliconius*-Art, passt sich durch Hybridisierung an die bereits etablierte und zahlenmäßig größere Art an. Somit hat sich in der neuen Heimat durch Zufall, eine andere Warntracht etablieren können.

Eine weitere Überlegung wäre die Anpassung von *Heliconius* an andere *Lepidoptera*. Eine kleine Gründer-Population von *Heliconius* erreicht ein neues Gebiet. Dort lebt bereits eine giftige *Lepidoptera*-Art, welche eine charakteristische Farbtracht hat. Die *Heliconius*-Art hybridisiert mit der dort vorherrschenden Spezies und übernimmt ihre für die Farbgebung wichtigen Gen-Komplexe. *Heliconius* passt sein Farbmuster an. Hierbei handelt es sich nicht um eine Bates'sche Mimikry, sondern um eine Müller'sche Mimikry, da *Heliconius* ebenfalls giftig ist. Alle nachrückenden *Heliconius*-Arten wechseln die Warntracht, da der *Fitness*-Vorteil in diesem Gebiet somit steigt. Dies sind zwar nur Gedankenspiele, aber eine interessante Fragestellung für zukünftige Forschungen.

3. Kapitel

3.1 Biologische Konvergenzen bei *Aves*

Das auffälligste Merkmal von *Aves* (Vögel), das Fliegen, ist eine bekannte Konvergenz im Tierreich. Denn die Flugfähigkeit hat das Reich der *Animalia* (Tiere) mehrmals hervorgebracht. Ganze vier Tiergruppen entwickelten unabhängig voneinander, teils mit ähnlichen, teils mit völlig unterschiedlichen Konzepten, die Fähigkeit zu fliegen. Bereits im Karbon, vor etwa 350 Millionen Jahren, traten die ersten fliegenden *Arthropoda* (Gliederfüßler) auf. Die *Amniota* (Nabeltiere) stellten zu Beginn der Trias, mit den *Pterosauria* (Flugsaurier), ebenfalls eine flugfähige Gruppe, welche die fliegende Makrofauna des Mesozoikums stellen sollte. Ab dem Jura vor etwa 150 Millionen Jahren entwickelten sich aus kleinen Vertretern der *Theropoda* (zweibeinige Raubdinosaurier) die ersten *Aves*. Die evolutionär jüngste Entwicklung, bezogen auf Flugfähigkeit, stellen die *Mammalia* (Säugetiere) mit den *Chiroptera* (Fledertiere), welche sich nach dem Massenaussterben an der Kreide-Paläogen-Grenze vor etwa 66 Millionen Jahren entwickelten.



Abb.12 *Archeopteryx* Fossil C010/2628 aus Berlin. Die Entwicklung theropoder *Dinosauria* zu *Aves*, ist durch sogenannte missing links wie dem *Archeopteryx* gut belegt
(Quelle: Chris Hellier/Science Photo Library)

Die Gründe für die evolutionäre Tendenz hin zum Flug, ihre Funktionsanalogien, oder die mehrfache Entwicklung bzw. die Übergangsformen, wie beispielsweise bei *Marsupialia* (Beuteltiere), könnten mit Leichtigkeit ein ganzes Kapitel füllen. Dennoch wird der Blick auf biologische Konvergenzen in diesem Maßstab, in Kapitel 4 erörtert. In diesem Kapitel wird ein Einblick in unscheinbare, dafür aber für die Evolutionäre Entwicklungsbiologie wichtige Schlüsselmechanismen geworfen, um das Verständnis

moderner Evolution besser darzustellen. Um das Verständnis für die Thematik zu erleichtern, sollen zwei Beispiele als Einleitung, aus der Ordnung der *Passeriformes* (Sperlingsvögel) dienen.

3.2 Durch klassischen Darwinismus kaum zu erklärende Konvergenzen bei *Aves*

Die Ordnung *Passeriformes* hat zwei Familien mit teils sehr ähnlichen Arten. Die in Europa heimische Familie der *Turdidae* (Drosseln) und die in Nordamerika heimische Familie der *Icteridae* (Stärlinge). Erstere beherbergt die Art *Turdus merula* bzw. die Amsel oder Schwarzdrossel, im angelsächsischen Raum Blackbird genannt. Letztere beherbergt die Art *Euphagus cyanocephalus* bzw. den Purpurstärling, im angelsächsischen Raum ebenfalls Blackbird genannt, obwohl keine nähere Verwandtschaft zwischen ihnen besteht, sehr wohl jedoch eine verblüffende phänotypische Ähnlichkeit.

Dies verleitete die englischen Siedler, die Anfang des 17. Jhd. nach Nordamerika kamen, den Purpurstärling mit der Amsel zu identifizieren und nannten den Vogel ebenfalls Blackbird. Mittlerweile wird die Amsel im angelsächsischen Raum Common Blackbird und der Purpurstärling Brewer's Blackbird genannt. Dennoch lässt sich schwer erklären, weshalb schwarze Farbe oder der sehr stark ähnelnde Körperbau der beiden Tiere eine konvergente Evolution für ihre ökologische Nische hervorgebracht haben soll.



Abb.13 *Turdus merula*, Spanien
(Quelle: Werner Kunz/Naturgucker)



Abb.14 *Euphagus cyanocephalus*, Kalifornien
(Quelle: Rolf Theodor Borlinghaus/Naturgucker)

Ein deutlicheres Beispiel ist ebenfalls in der Ordnung der *Passeriformes* zu finden. Vergleicht man die Art *Tmetothylacus tenellus* (Goldpieper) aus der in Afrika heimischen Familie der *Motacillidae* (Stelzen und Pieper) und *Sturnella magna* (Lerchenstärling) aus der in Amerika heimischen Familie der *Icteridae*, wird man starke Ähnlichkeiten beim Farbmuster feststellen, die kaum einen selektiven Druck ausüben könnten, um konvergent zu sein. Das gelbe Farbkleid, der schwarze Kragen oder die gesprenkelten Flügel lassen sich unmöglich mit einem Selektionsvorteil erklären.



Abb.15 *Tmetothylacus tenellus*, Kenia
(Quelle: Horst Schlüter/Naturgucker)



Abb.16 *Sturnella magna*, Kuba

(Quelle: Klaus Ewald/Naturgucker)

3.3 Gen-Cluster bei *Aves* könnten dieses Phänomen erklären

Es ist durchaus wahrscheinlich, dass Gen-Cluster für diese Muster verantwortlich sind. Die Hypothese besagt, dass in der frühen Entwicklung der – in diesem Fall – *Passeriformes*, die frühen Vertreter dieser Gruppe einige Genkaskaden, welche für die Musterbildung verantwortlich gewesen sind, mitbrachten. Diese gaben sie dann im Verlauf der evolutionären Radiation der *Passeriformes* an ihre Nachfahren weiter. Wichtig ist, dass die Ausprägung der Gene ausgesetzt, oder ihre Kombination variieren kann,

wodurch nicht alle Nachfahren dieser frühen Gruppe dieselben Farbmuster zeigen. Im Verlauf der Artentstehung kann es nun passieren, dass eben diese Gen-Cluster wieder aktiviert werden. (Kevin E. Omland und Scott M. Lanyon, 2000)

Eine Hypothese könnte sein, dass die Kopplungsgruppen welche für die Farbgebung verantwortlich sind, an andere Gene gekoppelt sind welche selektiert werden. Somit könnte die Farb- und Musterausprägung ein Nebenprodukt der Selektion anderer Gene, innerhalb einer Kopplungsgruppe sein.

Die englischen Siedler aus dem 17. Jhr. sahen im Purpurstärking noch eine Amsel. Später stellten Forscher zumindest fest, dass es sich um zwei unterschiedliche Arten handelt und postulierten eine biologische Konvergenz. Angesichts jüngster Forschungen und in Anbetracht der Evolutionären Entwicklungsbiologie als neues theoretisches Gebiet scheint es mittlerweile wahrscheinlicher, dass es sich nicht um eine Analogie, sondern um eine durch Gen-Cluster hervorgerufene Homologie handelt.

3.4 Atavismen

Dieses Phänomen wird als Atavismus bezeichnet. Dabei handelt es sich um genetische Relikte aus frühen evolutionären Stadien, welche durchaus reaktiviert werden können. Man könnte meinen, dass im Falle der Farbmuster, der Einfluss eines Atavismus klein ausfällt. Tatsächlich aber können Atavismen starke, weit über evolutionäre Abstände hinaus gehende Kontrollmechanismen darstellen.

Das Gen MC1R wurde erstmals bei *Mus musculus* (Hausmaus) nachgewiesen. Das Protein, für welches es kodiert, ist ein G-Protein-gekoppelter Rezeptor. Dieser wird hauptsächlich in Melanozyten ausgeprägt und je nach Aktivitätsstärke, werden verschiedene Farbpigmente ausgeprägt. An *Gallus gallus* (Haushuhn) wurde MC1R erstmals auch in *Aves* nachgewiesen. Bei MC1R handelt es sich um einen QTL für Farbgebung, da bereits kleinste Mutationen zur Ausprägung anderer Farben führen. Ein QTL (quantitative trait locus) ist ein Abschnitt auf einem Chromosom, welches einen Einfluss auf ein quantitatives phänotypisches Merkmal ausübt.

Malurus leucopterus, der Weißflügel-Staffelschwanz ist eine *Passeriformes*-Art aus Australien. Besonderes Merkmal dieser Vogelart ist ein Farb-Dimorphismus zwischen den auf dem Festland und den auf den gegenüberliegenden Inseln (Dirk Hartog Island/Barrow-Insel) lebenden Populationen. So haben Männchen einer Population von *Malurus leucopterus* auf dem Festland blaues Gefieder, während ihre Artgenossen auf den Inseln schwarzes Gefieder haben. Die Unterschiede konnten auf MC1R zurückgeführt werden. Schon die Mutation einiger weniger Basenpaare sorgt für andere Farben.



Abb.17 Malurus leucopterus, Festland-Australien
(Quelle: Andreas Trepte/Wikipedia)



Abb.18 Malurus leucopterus, Dirk Hartog Island

(Quelle: Holger Teichmann/eBird)

Extrapoliert man das gewonnene Wissen um MC1R auf Atavismen und der Evolutionären Entwicklungsbiologie, in Anbetracht der Tatsache, dass MC1R zumindest bei allen *Aves* und *Mammalia* ein konserviertes Schlüsselgen bei der Pigmentierung darstellt, so könnte auch das große Ganze der biologischen Konvergenz stark durch determinierte Mechanismen bzw. Muster und weniger durch reinen Selektionsdruck beeinflusst werden. (Nicholas I. Mundy, 2005)

3.5 Morphogene

Die Musterentstehung entsteht bei *Aves* durch die Wirkung von Morphogenen. Diese sind in ihrer Variation gewissen Einschränkungen bzw. developmental constrains unterworfen. Dadurch ist die Palette an Variationen in der Musterbildung auf einige wenige Einheiten begrenzt, welche durch die genetische Ausstattung, der hypothetischen Gen-Cluster determiniert werden. (Richard, Bailleul/Marie Manceau/Jonathan Touboul, 2020)

Zur Veranschaulichung können die Gruppen der *Anseriformes* (Gänsevögel) und der *Galliformes* (Hühnervögel), zweier Gruppen der Klasse *Aves* herangezogen werden. Deren Federn verfügen über drei Farbmuster (gesprenkelt, gekachelt und gestreift), welche gleichgültig welcher Abstammungslinie innerhalb dieser Gruppen die einzelnen Arten angehören und auf evolutionärer Skala gemessen,

scheinbar an- und ausgeschaltet werden können. Morphogene steuern während der Ontogenese das Farbmuster der Federn und initiieren je nach Art eines der drei Farbmuster. Dies ist ein wesentliches Indiz dafür, dass ein modulares System an Gen-Clustern innerhalb dieser zwei Gruppen für einen Pool an Farbvariationen verantwortlich ist und das, was augenscheinlich eine Konvergenz zu sein scheint, tatsächlich auch hier eine Homologie ist. (Thanh-Lan Gluckman und Nicholas I. Mundy, 2016)

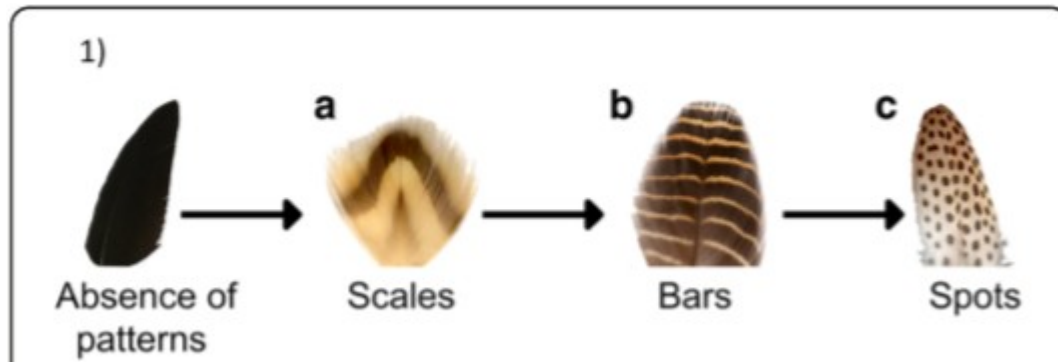


Abb.19 Abbildung der drei verschiedenen Farbmuster bei *Anseriformes* und *Galliformes*

a) gekachelt, b) gestreift und c) gesprenkelt

(Thanh-Lan Gluckman und Nicholas I. Mundy, 2016)

4. Kapitel

4.1 Ein klassisches Beispiel erdgeschichtlicher Konvergenz

Eines der fantastischsten Beispiele für biologische Konvergenz ist die Rückentwicklung terrestrischer *Amniota* zu einer rein marinen Lebensweise. Bereits nach Entstehung der ersten Reptilien im späten Paläozoikum, traten erste Linien bereits im Perm den Weg zurück ins Wasser an. Nach dem Massenaussterben an der Perm-Trias-Grenze vor etwa 252 Millionen Jahren kam es zu einer ersten großen Radiation von Meeresreptilien, welche das gesamte Mesozoikum prägen sollten. Nach dem Massenaussterben an der Kreide-Paläogen-Grenze vor 65 Millionen Jahren wiederum übernahmen *Mammalia* weitgehend die Nischen der marinen Makrofauna, die heutigen *Cetacea*.

Viele Anpassungen an ein Leben im Wasser treten dabei häufig als Analogien auf. So ist Viviparie unabdingbar (Motani, Jiang, Tintori, Rieppel und Chen, 2014), da das amniotische Ei nicht im Wasser abgelegt werden kann und rein marine Organismen nicht an Land können. Des Weiteren entwickeln sich die Gliedmaßen zu Flossen und der Körper wird stromlinienförmig. Außerdem ist die Bezahnung von vielen Meeresreptilien oder Vertretern der *Cetacea* (Wale) nahezu identisch, mit einer klaren entwicklungsgeschichtlichen Tendenz zur Homodontie. Trotz vieler wie oben beschriebenen Analogien haben viele Linien mariner *Amniota* teils völlig unterschiedliche Systeme der Fortbewegung oder Orientierung entwickelt, welche sich kaum erklären lassen und nachfolgend erörtert werden.

In den folgenden Kapiteln werden Vertreter verschiedener mariner *Amniota* vorgestellt und ihre Anpassungen an ein Leben im Wasser analysiert. Durch den Abgleich konvergenter und nicht-konvergenter Anpassungen für die selben Anforderungen an eine marine Lebensweise, soll auf der einen Seite gezeigt werden, dass sich die Natur zwar gerne (ungerichtet) bewährten Mustern bedient, sie auf der anderen Seite jedoch (wie Gould postulierte) opportunistisch und neogen wirken kann.

4.2 Grundlagen der Rückentwicklung an ein Leben im Wasser

Die ersten bekannten *Amniota*, welche zumindest teilweise ins Wasser zurückkehrten, waren Vertreter der Ordnung *Mesosauria* (Karl, Gröning, Brauckmann, 2008), welche drei Gattungen stellte. *Mesosauria* waren Reptilien welche vermutlich in Flüssen und Seen gelebt haben. Mit ihren siebähnlichen Zähnen sehten sie kleine Tiere aus dem Wasser. Ihr Körperbau zeigte Anpassungen an ein Leben im Wasser, wie flossenähnliche Gliedmaßen oder ein langer Ruderschwanz. Sie hatten wohl eine amphibische Lebensweise. Diese wurden durch Ausgrabungen an den Küsten Westafrikas und auf der gegenüberliegenden Seite des Atlantiks in Südamerika entdeckt und 1889 erstmals von Baur beschrieben. Da *Mesosauria* nicht in der Lage gewesen wären, den Atlantik zu überqueren, wurden ihre Fossilienfunde von Alfred Wegener als wichtiges Indiz für seine 1915 vorgestellte Theorie der Kontinentalverschiebung angeführt. In der Tat lebten die *Mesosauria* im frühen Perm in einem Binnenmeer Pangäas, dem nach ihnen benannten Mesosaurier-See.

Dort entwickelten sie alle frühen Merkmale, welche für eine marine Lebensweise notwendig gewesen sind. Ein stromlinienförmiger Körper mit flossenartigen Gliedmaßen zur Fortbewegung im Wasser (s. Abb.20), eine siebartige Bezahnung mit langen Zähnen zum Fangen von kleinen Beutetieren unter der Oberfläche (s. Abb.20) und starke Indizien, die auf Viviparie (s. Abb.21) schließen lassen, auch wenn es auch Andeutungen auf Oviparie (s. Abb.22) gibt. Die *Mesosauria* starben bereits im Perm wieder aus, sind aber ein frühes Beispiel für die Anpassung terrestrischer *Amniota* an ein Leben im Wasser.

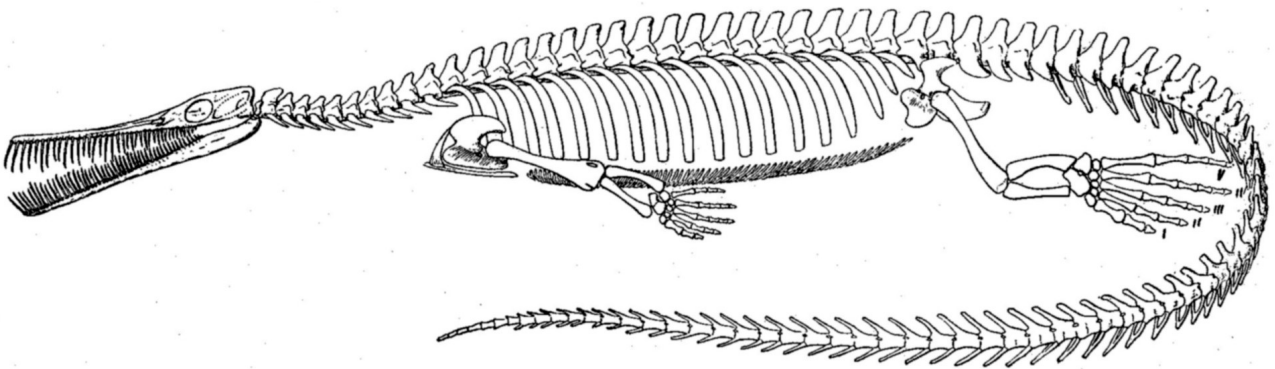


Abb.20 Frühe Rekonstruktion von *Mesosaurus brasiliensis*. Auffällig sind der stromlinienförmige Körper mit dem langen Ruderschwanz und den flossenähnlichen Gliedmaßen und die siebähnlichen Zähne. (Williston, 1914)

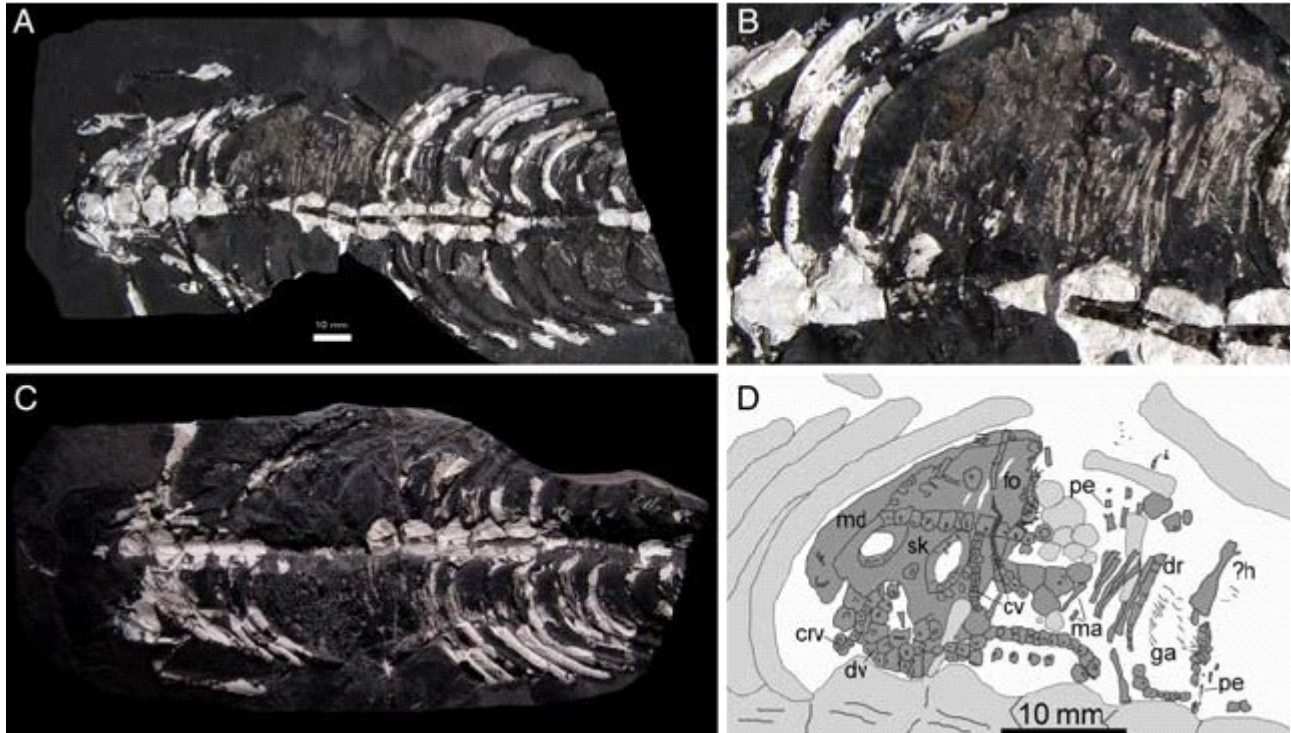


Abb.21 *Mesosaurus* Fossil MCN-PV 2214 mit Embryo im Uterus; (a) Vollständige Ansicht des Fossils; **(b)** Vergrößerung von (a) auf den Bereich des Embryos; **(c)** Vollständige Ansicht des Gegenstücks; **(d)** Schematische Darstellung des Embryos; Crv, Halswirbel; cv, Schwanzwirbel; dr, Rückenrippen; dv, Rückenwirbel; fo, Fontanellenöffnungen; ga, Gastralia; ma, Manus-Elemente; md, Unterkiefer; pe, Pes; sk, Schädel, ?h, möglicher Humerus; (Pineiro et al, 2012)

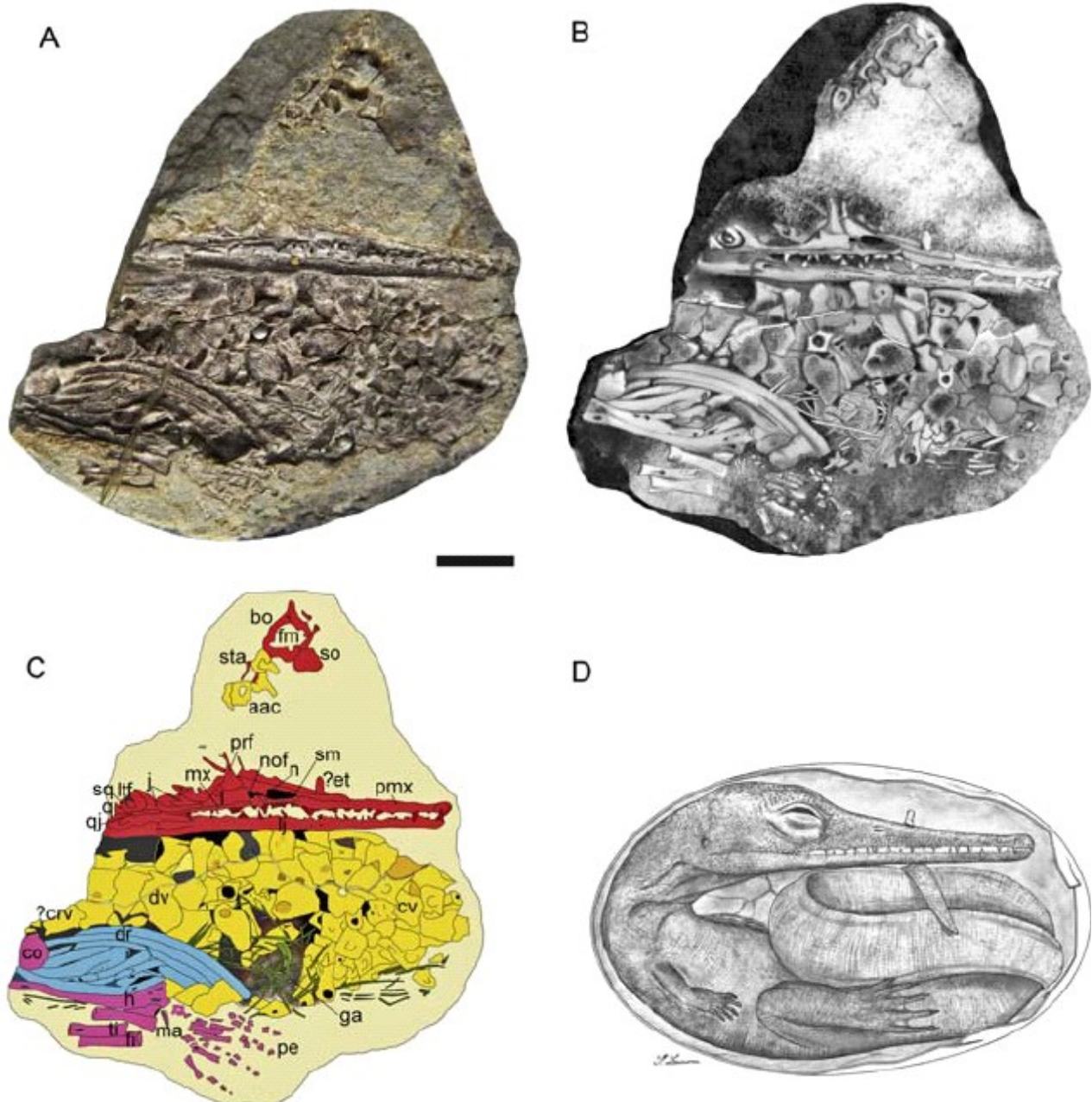


Abb.22 Mesosaurus-Embryo Fossil FC-DPC 2504; (a) Abbildung des Fossils; (b) Interpretierte Zeichnung des Fossils; (c) Interpretierte Zeichnung des Fossils mit farblich gekennzeichneten Schädel (rot), Wirbelsäule (gelb), Rippen (blau), Elemente des appendikulären Skeletts (rosa) und Gastralia (grün); (d) Rekonstruktion; aac, Atlas-Axen-Komplex; bo, Basiokzipital; co, Korakoid; ?crv, Halswirbel; cv, Schwanzwirbel; dr, Rückenrippen; dv, Rückenwirbel; ?et, vermeintlicher Eizahn; fi, Fibel; fm, Foramen Magnum; ga, Gastralia; h, Humerus; j, Jugal; l, Tränendrüse; ltf, seitliche Schläfenfenster; ma, Manus; mx, Oberkiefer; n, Nasal; nof, Nariale-obturatum foramen; pe, Pes; pmx, Prämaxillare; q, Quadrate; qj, Quadratojugal; sm, Septomaxillare; so, Supraokzipital; sta, Steigbügel; sq, Schuppenflechte; ti, Schienbein; (Pineiro et al, 2012)

4.3 Radiation

Nach dem Massenaussterben an der Perm-Trias-Grenze vor 252 Millionen Jahren kam es in der frühen

Trias zu einer großen Radiation mariner *Amniota* und zur größten Artenvielfalt der Meeresreptilien. Viele Merkmale der *Mesosauria*, wie der verlängerte Körper, der lange Ruderschwanz oder die zu Flossen umfunktionierten Gliedmaßen, fanden sich im Mesozoikum analog in den Gruppen der *Thalattosauria*, *Pleuroosauridae* und den *Thalattosuchia* (s. Abb.23) wieder.

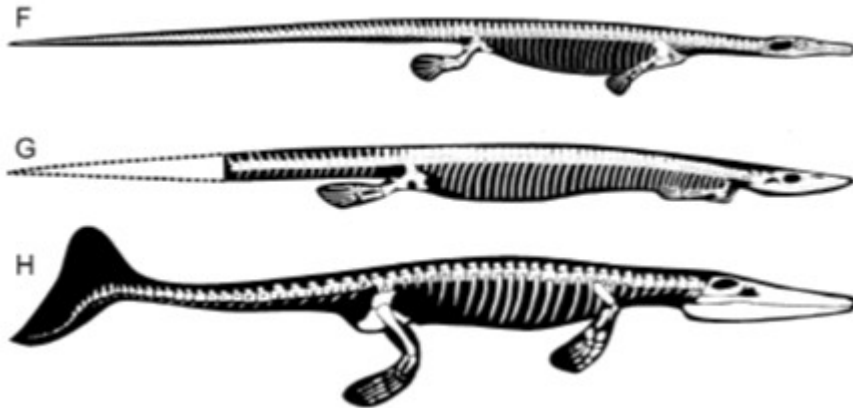


Abb.23 F, *Thalattosauria*; G, *Pleuroosauridae*; H, *Thalattosuchia*; Die phänotypischen Analogien zwischen diesen 3 mesozoischen Gruppen von Meeresreptilien und den *Mesosauria* aus dem Perm (s. Abb.20) sind ein Beispiel für biologische Konvergenz. (Motani, 2009)

Ab dem Jura beherrschten riesige Meeresreptilien die Meere, von denen die *Sauropterygia*, mit der Ordnung der *Neoplesiosauria* die größten Vertreter hervorbrachten. Diese wiederum traten plesio- oder pliosauromorph auf (s. Abb.24). Des Weiteren brachten die *Ichthyopterygia* die Ordnung der *Ichthyosaurier* hervor, welche durch ihren fischartigen Körper bekannt sind und den stromlinienförmigen Körper bei marinen *Amniota* zur Perfektion brachten. Die *Mosasauroidea* traten erstmals in der Kreide auf.

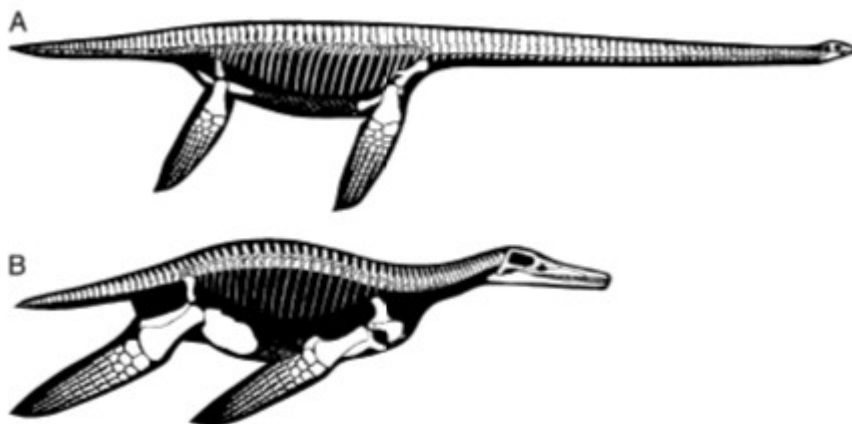


Abb.24 A, plesiosauroid *Neoplesiosauria*; B, pliosauromorph *Neoplesiosauria*; (Motani, 2009)

Allen *Neoplesiosauria* ist die Fortbewegung über die großen vier zu Flossen umfunktionierten Gliedmaßen gemein. Der plesiosauroide Typ der *Neoplesiosauria* zeichnet sich durch einen verlängerten Hals und kleinen Kopf aus, während der pliosauromorphe Typ durch einen kurzen Hals und großen Kopf auffällt. Interessanterweise waren diese beiden Typen bei Vertretern der *Neoplesiosauria* nicht homolog, sondern traten mehrmals analog auf. Damit haben sich innerhalb einer Meeresreptilien-

Gruppe konvergent zwei erfolgreiche Körper-Typen entwickelt, während sie bei marinen *Amniota* jedoch eine Ausnahme blieben.

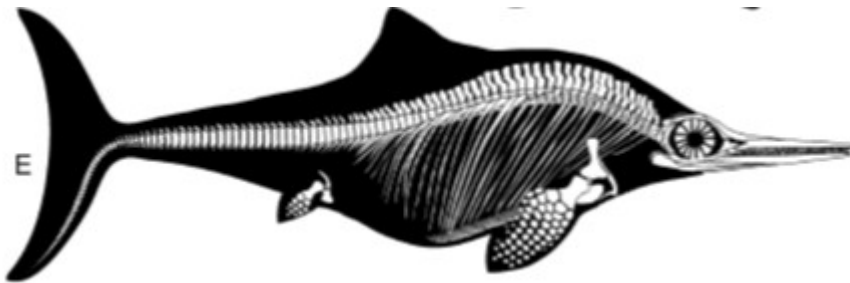


Abb.25 E, der *Ichthyopterygia Ophthalmosaurus icenicus* (Motani, 2009)

Die Ordnung der *Ichthyosauria* brachte eine Gruppe von Meeresreptilien hervor, welche anatomisch perfekt an das Leben im Wasser angepasst waren. Die Ähnlichkeiten bei der Proportionierung der Flossen, die vertikale Fluke und Finne und eine auf Undulation basierte Fortbewegung, steht einem Fisch nahezu in nichts nach und ist ein Paradebeispiel für eine biologische Konvergenz in Form einer Funktionsanalogie.

Ein auffälliges Merkmal der *Ichthyosauria* sind ihre Augen (s. Abb.25), die zu den größten der Vertebraten zählen. Dieses Merkmal ist analog zu den großen Augen von Riesenkalmaren, um sich in großen Tiefen, wo der Lichteinfall geringer ist, orientieren zu können.

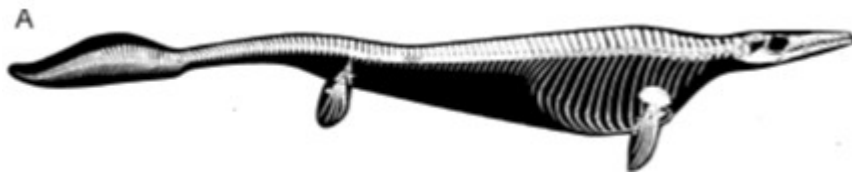


Abb.26 A, *Plotosaurus bennisoni*, ein Vertreter der *Mosasauroida* (Motani, 2009)

Die *Mosasauroida* waren große Meeresreptilien aus der späten Kreide. Auffällig hier ist die ebenfalls zur Undulation übergegangene Fortbewegung.

Undulation ist die wellenartige Durchbiegung des Körpers bei der Fortbewegung im Wasser. Diese kann, wie beispielsweise bei *Cetacea* vertikal, oder wie beispielsweise bei Reptilien horizontal sein.

Auch wenn die Linien mariner *Amniota* in der frühen Trias noch recht einheitlich aussahen, hatten sich im weiteren Verlauf des Mesozoikums doch recht unterschiedliche Formen – allen voran die *Neoplesiosauria* mit ihren charakteristischen vier großen Flossen – entwickelt. Hier stellt sich die Frage, warum die *Neoplesiosauria* diese Art der Fortbewegung mehrmals hervorbrachten – sie also erfolgreich gewesen ist – sie innerhalb der marinen *Amniota* jedoch eine Ausnahme bleibt. Eine Hypothese könnte sein, dass die frühen Vorfahren der *Sauroptrygia* eine genetische oder anatomische Prädisposition für diesen Körper-Typen mitbrachten oder dass die Tendenz hin zur Fortbewegung durch vier große Flossen statt durch Undulation zufällig eintrat.

4.4 Klassische Analogien

Nach dem Massenaussterben an der Kreide-Paläogen-Grenze vor 65 Millionen Jahren verschwanden auch die großen Meeresreptilien. An ihrer Stelle traten die Säugetiere und das Taxon der *Cetacea*

entwickelte sich. Auch wenn sie mit den Meeresreptilien nicht verwandt gewesen sind, waren ihre Baupläne und so gar die Bezahnung analog zu ihnen. Dennoch gab es Entwicklungen, welche völlig anders verliefen. So haben *Odontoceti* und *Mysticeti* einzigartige Systeme entwickelt und die Undulation bei *Ichthyosauria* und *Cetacea* ist entgegengesetzt.



Abb.27 *Basilosaurus isis*, ein Vertreter der *Cetacea* aus dem Eozän (Headden, 2021)

Bei seiner Entdeckung 1834 hielt man Basilosaurus (Königsechse) für ein Reptil. Erst später stellte sich heraus, dass die Fossilien von einem Säugetier stammen. Da nach wissenschaftlicher Nomenklatur stets der erstbeschriebene Name einer Art gilt, blieb Basilosaurus der Name der Art, auch wenn es den Zweitnamen Zeuglodon (Jochzahn) gibt.



Abb.28 oben, ein *Ichthyosauria*-Fossil; unten, *Tursiops truncatus* ein rezenter Vertreter der *Odontoceti*

(Kelley, 2015)

Vergleicht man die Abbildungen des *Plotosaurus bennisoni* (s. Abb.24), des *Basilosaurus isis* (s. Abb.27), des *Ichthyosauria*-Fossils (s. Abb.28) und des *Tursiops truncatus* (Großer Tümmler) (s. Abb.28), fallen deutliche morphologische Ähnlichkeiten auf. So ist die Wirbelsäule stark verlängert, verstärkt, am Ende mit einer Fluke versehen, um die Fortbewegung durch Undulation zu gewährleisten und auf dem Rücken befindet sich eine Finne (Laut Motani, 2009 hatten auch *Mosasauroides* Finnen). Die Vordergliedmaßen sind reduziert und hauptsächlich für die Steuerung abgesondert, während die Hintergliedmaßen noch stärker reduziert und teilweise nicht mehr zu erkennen sind.

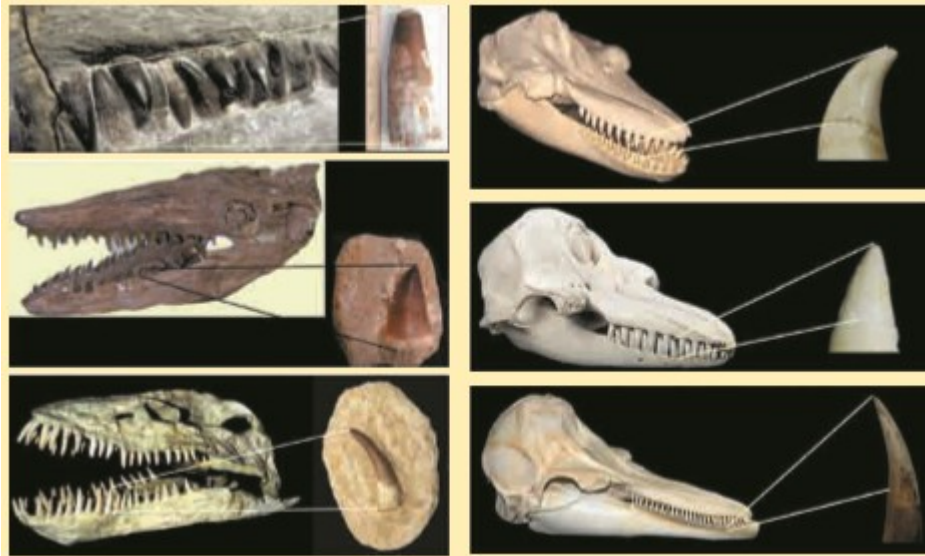


Abb.29 Ausgewählte Schädel und Bezahnungen von mesozoischen Meeresreptilien (links) und känozoischen *Cetacea* (rechts); von oben links im Uhrzeigersinn: *Ichthyosauria*, *Orcinus orca*, *Pseudorca crassidens*, *Lagenorhynchus obliquidens*, *Thalassomedon haningtoni*, *Tylosaurus* (Ciampaglio, 2005)

Ein weiteres konvergentes Merkmal mariner *Amniota* ist die Tendenz zur Entwicklung eines homodonten Gebisses (Ciampaglio, Wray, Corliss, 2005) (s. Abb.29). Interessanter ist dies bei den *Cetacea*, da *Mammalia* primär ein stark heterodontes Gebiss haben, frühe Vertreter wie *Basilosaurus isis* oder *Dorudon atrox* noch eines besaßen, aber heutige *Odontoceti* (Zahnwale) sekundär ein rein homodontes Gebiss entwickelt und vorzuweisen haben.

Zwischen Meeresreptilien und *Cetacea* existieren jedoch eine Reihe starker Unterschiede. Ein Beispiel ist die horizontale Undulation der mit senkrechten Fluken ausgestatteten *Ichthyosauria*, ähnlich wie bei Fischen, wohingegen bei *Cetacea* die vertikale Undulation mit horizontalen Fluken stattfindet, also einem komplett gegensätzlichen System. Vielleicht besaßen die Reptilien-Vorfahren der Meeresreptilien und die *mammalischen* Vorfahren der *Cetacea* eine gewisse Prädisposition für die entsprechenden Arten der Fortbewegung oder aber es ist ein reiner Zufall, welcher seitdem homolog weitergegeben worden ist.

Des Weiteren haben *Cetacea* zwei einzigartige Systeme entwickelt (Pyenson, 2017), welche bei den Meeresreptilien nicht auftreten oder dessen Funktion durch ein anderes System erfüllt wurde. Zum einen wäre da die Echoortung der *Odontoceti*, mit dessen Hilfe Vertreter dieser Unterordnung sich in den Tiefen des Meeres orientieren. *Ichthyosauria* hingegen hatten so ein System nicht und entwickelten ihre übergroßen Augen, mit denen sie selbst in der finstersten Dunkelheit sehen konnten. Da *Odontoceti*

ihr Echoortungssystem haben, mussten sie auch nie übergroße Augen entwickeln. Auch hier stellt sich die Frage, weshalb *Cetacea* ein solches System entwickelten. Es könnte auch hier sein, dass gewissen Prädispositionen vorherrschten oder einfach der Zufall eine Rolle spielte. Abschließend kommen wir zu den Barten der *Mysticeti* (Bartenwale), mit deren Hilfe sie das Meereswasser effektiv nach kleinen Tieren wie beispielsweise Plankton seihen. Plankton gab es bereits im Mesozoikum, doch gibt es bisher keine Anzeichen auf Meeresreptilien mit Barten. Daher kann davon ausgegangen werden, dass *Cetacea* ein einmaliges System hervorgebracht haben, womit sie sich eine neue Nahrungsquelle sichern und zu den größten jemals existenten Tieren heranwachsen konnten. Hier könnte argumentiert werden, dass *Mammalia* durch ihre Haare eine Struktur hatten, aus welcher sie ihre Barten entwickeln konnten, wohingegen Reptilien diese nicht hatten. Barten bestehen aus Keratin, aus dem auch die Haare der *Mammalia* bestehen.

Die Lehre, die man aus den marinen *Amniota* ziehen kann, ist, dass es auf der einen Seite zwar bewährte Analogien (echte biologische Konvergenzen) gibt, auf der anderen Seite jedoch auch völlig unterschiedliche Entwicklungen, welche kaum erklärt werden können.

5. Kapitel

5.1 Mammalia

Die Klasse der *Mammalia* durchlief ab der Kreide-Paläogen-Grenze vor 66 Millionen Jahren eine spektakuläre Radiation. Innerhalb kürzester Zeit übernahmen sie die meisten Nischen an Land und im Wasser. (s. Kapitel 4) Dabei waren sie nicht die erste Makro-Fauna der *Synapsida*. Im späten Paläozoikum dominierten *Pelycosauria* und *Therapsida* das Perm. Nach dem Massenaussterben an der Perm-Trias-Grenze vor 252 Millionen Jahren schienen die *Cynodontia* die erfolgreichste Gruppe der *Amniota* zu sein. Überraschenderweise übernahmen die bis dahin eher unscheinbaren *Sauropsida* alle wichtigen Nischen und sollten sie auch das gesamte Mesozoikum lang beibehalten. Als einzige überlebende Vertreter der *Synapsida*, fristeten die *Mammalia* ein Schattendasein. Erst das Aussterben der nicht-*Aves-Dinosauria*, erlaubte es den *Mammalia* und damit den *Synapsida* wieder an die meisten Nischen zu gelangen.

Synapsida und *Sauropsida* sind zwei Zweige der *Amniota*. Aus Erstgenannten gingen die Säugetiere hervor und aus Letztgenannten die Vögel und rezenten Reptilien. *Pelycosauria* waren eine Gruppe von Synapsiden, welche im mittleren Perm die terrestrische Makrofauna stellten. Bekanntester Vertreter war Dimetrodon. *Therapsida* sind ebenfalls eine Gruppe der Synapsiden, welche im späten Perm viele Vertreter der terrestrischen Makrofauna stellten. Bekannteste Vertreter waren die Gorgonopsiden. *Cynodontia* waren auch eine Gruppe der Synapsiden und stellten in der frühen Trias einige große Vertreter. Sie sind die direkten Vorfahren der Säugetiere.

Obwohl die Linien der *Sauropsida* und der *Synapsida* sich bereits im frühen Karbon trennten, zeigen ihre jeweiligen Makro-Faunen verblüffende Ähnlichkeiten. (s. Kapitel 4) Man vergleiche nur die Schädel von *Equidae* (Pferde) und *Hadrosauridae* (pflanzenfressende Dinosaurier). Beides sind zwei große herbivore Tiere ihrer Epoche mit konvergent entstandenen Mahlzähnen. (s. Abb.30)



Abb.30 Schädel von 1. *Edmontosaurus annectens* C039/0422 und 2. *Equus przewalskii*. Hervorzuheben sind die weit hinten im Kiefer sitzenden Mahlzähne. Diese sind eine analoge Entwicklung bzw. eine Funktionsanalogie.

(Quelle für 1.: Millard H. Sharp/Science Photo Library)

(Quelle für 2.: unbekannter Urheberrechtsinhaber/Wikipedia(Aufnahme ist gemeinfrei))

Aber auch innerhalb der *Synapsida* gibt es eine Reihe von auffälligen Funktionsanalogien. Vergleicht man die großen Beutegreifer des Perms und des Neogens, fallen deutliche Tendenzen ins Auge. Einprägend sind sicherlich die vergrößerten Eckzähne, welche sich z. B. bei *Gorgonopsia* (Therapsid s.Abb.31.1) und *Machairodontinae* (Säbelzahnkatzen s.Abb.31.2) herausgebildet haben. Noch interessanter wird es, wenn man auf Konvergenzen innerhalb von *Mammalia* blickt. Zu diesem Zweck kann die Ordnung *Sparassodonta* (Beutelhyänen s.Abb.31.3) aus der Unterklasse der *Marsupialia* herangezogen werden.

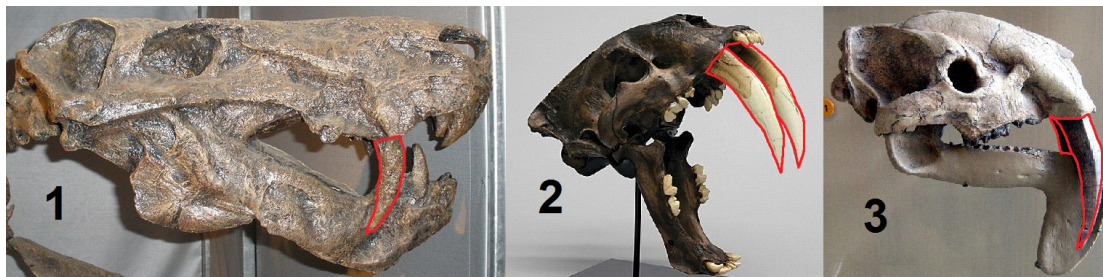


Abb.31 Schädel von 1. *Inostrancevia alexandri*, 2. *Smilodon fatalis* und 3. *Thylacosmilus atrox*. Die verlängerten „Säbelzähne“ sind rot umrandet. Die drei Arten sind alles Vertreter der *Synapsida*, haben ihre auffälligen Zähne jedoch unabhängig voneinander entwickelt.

(Quelle für 1.: Ghedoghedo/Wikipedia)

(Quelle für 2.: Bone Clones/Wikipedia)

(Quelle für 3.: Claire Houck/Flickr)

Die Gründe für die Entstehung dieser offensichtlichen anatomischen Ähnlichkeiten sind leicht zu erklären. Die Herbivoren (s.Abb.30) benötigen Mahlzähne für zähe Pflanzenkost und die Karnivoren (s.Abb.31) benötigen „Säbelzähne“ zum Erlegen großer wehrhafter Beutetiere. Ausgangsbasis für die Anpassung sind die Zähne, da keine andere Struktur in evolutionären Maßstäben effizient genug angepasst werden kann, um diese Aufgaben zu erfüllen.

Da regelrecht erdgeschichtliche Epochen zwischen den oben gezeigten Arten liegen, scheint es sich um eindeutige biologische Konvergenzen zu handeln, bei denen nach klassischer darwinistischer Theorie sich die Anpassungen im Zuge kleiner Schritte herausgebildet haben.

Hybridisierungen oder homologe Abstammungen scheinen nahezu ausgeschlossen. Tatsächlich zeigen neuste Forschungen jedoch, dass es doch ganz anders aussehen könnte.

5.2 *Thylacinus cynocephalus*

Der fünfte Kontinent (Australien) beherbergte einst eine diversifizierte Makro-Fauna an großen *Mammalia*. Anders als auf den anderen Kontinenten gehörten die dort lebenden Arten nicht den *Eutheria* (Höhere Säugetiere), sondern den *Marsupialia* an. Aufgrund der isolierten Lage Australiens entwickelten sich die dortigen *Marsupialia* unabhängig von den großen Makro-Faunen der *Eutheria* auf anderen Kontinenten. Die Folge waren zwei sich sehr ähnelnde Faunen von *Mammalia*.

Das wohl bekannteste ausgestorbene Tier Australiens ist *Thylacinus cynocephalus*, der sogenannte Beutelwolf. Beim Vergleich von *Thylacinus cynocephalus* und *Canis lupus*, dem „plazentalen“ Wolf, fallen die Gemeinsamkeiten schnell ins Auge. (s.Abb.30)

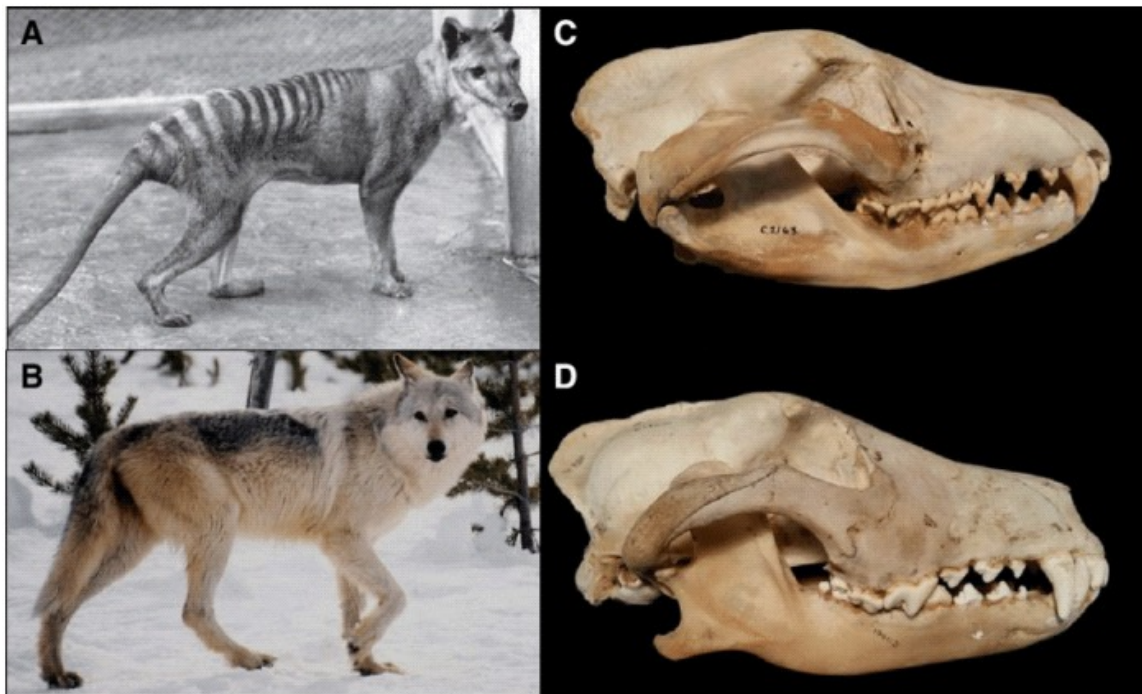


Abb.32 A) *Thylacinus cynocephalus*; B) *Canis lupus* C) *Thylacinus cynocephalus* Schädel; D) *Canis lupus* Schädel (Charles Feigin et al., 2019)

Auf den ersten Blick scheint es nahezu außergewöhnlich, dass *Canis lupus* näher mit uns Menschen oder Walen verwandt ist, als mit *Thylacinus cynocephalus*. Doch dennoch ist die eine Art ein *Eutheria* und die andere ein *Marsupialia*. Der ungefähre Abstand der beiden Linien beträgt 160 Millionen Jahre und wäre damit im Jura anzusiedeln.

An dieser Stelle könnte man argumentieren, dass im Sinne der darwinistischen Theorie der kleinen Anpassungen, die beiden Arten die Beutegreifer ihrer Nische gewesen sind. Eine ähnliche Lebensweise begünstigte die Entstehung ähnlicher Anpassungen im Laufe der Evolution. Man könnte den Fall des Beutelwolfs, als Paradebeispiel für konvergente Evolution nennen.

5.3. Biologische Konvergenzen könnten eine Illusion sein

Die Schädel bei *Eutheria* und *Marsupialia* haben wesentliche strukturelle Unterschiede. Schädel bei *Marsupialia* haben aufgrund ihres Aufbaus weniger Platz für das Gehirn. Aus diesem Grund haben neuste Forschungen an Schädeln von *Thylacinus cynocephalus* ergeben, dass sein Biss nichtmal ansatzweise die Stärke von *Canis lupus* aufwies. Trotz der Größe und der scheinbaren Funktionsanalogien war *Thylacinus cynocephalus* nicht dazu imstande, so große Beutetiere wie *Canis lupus* zu jagen. Im Vergleich zu anderen *Eutheria* hatte er eher ein Beutespektrum, was dem eines Schakals oder eines Fuchses glich. Damit unterschied sich die Lebensweise der beiden Arten drastisch in Anbetracht ihrer phänotypischen Analogien. (Douglass S. Rovinsky et al., 2021)

Die bahnbrechende Erkenntnis habe ich mir für den Schluss aufgehoben. Bei einer Forschungsarbeit an Schädeln von *Thylacinus cynocephalus* und *Canis lupus*, wurden die Schädel der beiden Arten untersucht. Größeres Augenmerk lag auf den Wachstumsmustern der Schädel, während der Ontogenese. Dabei stellte man fest, dass die Schädel zu Beginn eher den Mustern ihrer Unterklassen (*Eutheria* und *Marsupialia*) folgten. Ab einem bestimmten Entwicklungsgrad jedoch wuchsen die Schädel mit einem nahezu identischen Muster. Ein Chi-Test der Daten brachte die Erkenntnis, dass es sich nicht um eine Analogie handeln kann. Das Wachstumsmuster des Schädels von *Canis lupus* und *Thylacinus cynocephalus* könnte damit homolog sein!

Aufgrund des großen evolutionären Abstandes zwischen den beiden Arten scheint dies unvorstellbar zu sein. Dennoch gibt es eine hypothetische Antwort darauf. Wie in vorherigen Kapiteln bereits angedeutet, könnten auch hier Gen-Komplexe gewisse Muster bei der Entwicklung induzieren. Es könnte möglich sein, dass entsprechende Komplexe bei *Mammalia* früh in der Evolution angelegt bzw. konserviert worden sind. Je nach Selektionsdruck werden die entsprechenden Muster aktiviert.

Damit wären die beiden Arten keine Analogie. Ihre Ähnlichkeiten wären somit durch Gen-Komplexe induziert worden, die früh in der Entwicklungsgeschichte von *Mammalia* angelegt worden sind. Diese steuern die Entwicklung des Schädels und können modulartig an- und abgeschaltet werden.

III. Diskussion

Die Bates'sche und die Müller'sche Mimikry können analoge Muster erzeugen. Im Falle von *P. dardanus* oder *Heliconius* müssen diese aber nicht zwangsläufig analog sein. Gen-Komplexe, welche die Farbgebung steuern, können durch Introgression artenübergreifend verbreitet und ausgeprägt werden. (Martijn J. T. N. Timmermans et al., 2014)

Bei *Aves* gibt es Arten wie *T. tenellus* und *S. magna*, welche ein sehr prägnantes Farbmuster teilen. Beide Arten sind Vertreter der Ordnung *Passeriformes* und nur entfernt miteinander verwandt. Es scheint wahrscheinlich, dass die Farbmuster auf konservierte Gen-Komplexe zurückzuführen sind. Farbmuster und Abstammung können bei den *Passeriformes* unabhängig voneinander sein. (Kevin E. Omland und Scott M. Lanyon, 2000)

Ähnliche Ergebnisse gibt es auch aus anderen *Aves*-Gruppen, bei denen Morphogene die Feder-Muster

beeinflussen. (Thanh-Lan Gluckman und Nicholas I. Mundy, 2016)

Das Gen MC1R, welches bei *Aves* (und auch anderen *Amniota*) Melanin steuert, zeigt, dass farbgebende Kontrollgene auch über längere Zeiträume konserviert werden können. (Nicholas I. Mundy, 2005)

Hier lässt sich scheinbar konvergente Evolution in kleinem Maßstab auf Gen-Cluster und damit homologe Strukturen zurückführen. Überträgt man dieses Wissen auf konvergente Evolution als Ganzes, so könnte man das Bild der darwinistischen kleinen Schritte um eine makroevolutionäre Konstante großer Schritte und ontogenetischer Faktoren ergänzen. Atavismen oder Introgression wären dabei nur die katalysierenden Mechanismen.

Kapitel 4 untermauert die Ansicht von Gould, dass die Evolution in großen Schüben arbeitet. So kommt es nach Massenaussterben zu Radiationen, welche anschließend in eine längere Phase der Stasis übergehen. So entstand die Kambrische Explosion nahezu aus dem Nichts, wo es vorher eine eher unscheinbare Fauna (Eldon-Fauna) gegeben hat. Ein weiteres Beispiel ist der Übergang vom Mesozoikum ins Neogen. Das gesamte Mesozoikum lang waren die Lebensformen im Großen und Ganzen einheitlich. Die großen Beutegreifer der *Theropoda* änderten sich kaum und es dauerte viele Millionen Jahre, bis sich neben den *Sauropoda*, andere diversifizierte Pflanzenfresser entwickelten. Dabei war die Radiation der *Mammalia* nach dem Massenaussterben an der Kreide-Paläogen-Grenze, geradezu blitzschnell vonstattengegangen. In kürzester Zeit entwickelten sich viele verschiedene neue Modelle von Lebensformen.

Ohne das Massenaussterben hätten die Säugetiere zu diesem Zeitpunkt ihre Radiation nicht gehabt. Auch die Gruppe *Aves*, welche bereits in der späten Kreide hochdiversifiziert war, war nicht in der Lage, die *Pterosauria* zu verdrängen. Erst das Aussterben letzterer ermöglichte es, ihre Nischen zu übernehmen. Damit lag Gould nicht unbedingt falsch, wenn er die Hypothese aufstellte, dass Evolution in Schüben arbeite. Wie sollte es denn sonst auch anders sein? Fossilien zeigen, dass sich Lebensformen in einer stabilen Umwelt nur langsam verändern. Meistens durch große Umwelteinflüsse kommt es zu großen Veränderungen und es müssen nicht unbedingt Massenaussterben sein. Als sich Süd- und Nordamerika vereinten, kam es zum großen Faunenaustausch. Alte Lebensformen, die sich über längere Zeiträume entwickelten, verschwanden, während neue Arten sich durchsetzten und ihre Nischen übernahmen. Die diversifizierte *Marsupialia*-Fauna auf Australien war sicherlich auch nur wegen der geografischen Isolation Australiens möglich. Eine Landbrücke hätte sicherlich auch zu deren Aussterben geführt. Schübe können aber auch zufällig durch eine neue Anpassung ausgelöst werden. Als die *Magnoliophyta* (Blütenpflanzen) in der frühen Kreide entstanden, gingen sie eine Symbiose mit einigen *Arthropoda* ein. Diese war so erfolgreich, dass sie zur erfolgreichsten Klasse der *Plantae* wurden. Die vormals dominanten *Gymnospermae* (Nacktsamer), mit ihrer hocheffizienten Klasse der *Coniferopsida* (Nadelbäume), mussten auf die Nische trockener, kalter Standorte ausweichen. Dies alles geschah nicht durch Umwelteinflüsse, sondern durch eine neue Anpassung, der Blüte.

Ein weiterer wesentlicher Punkt von Gould ist, dass konvergente Evolution nicht als Ganzes vorhersehbar ist. Natürlich gibt es gewisse Tendenzen, auf deren Grundlage eine Vermutung aufgestellt werden kann. So ist es verständlich, dass nach einem Massenaussterben die überlebenden Arten die Nischen füllen

werden und sich dabei sicherlich bewährten Funktionsanalogien bedienen werden. Dennoch kann der bloße Zufall und sei es nur eine einzelne Anpassung, den Gang der Evolution verändern. Man denke nur an die Evolution der marinen *Amniota*. Die entstehenden Organismen weisen zwar viele Funktionsanalogien wie beispielsweise Flossen auf, können aber sehr untypische Anpassungen entwickelt haben. Man denke an die quadrapeden Flossen der *Neoplesiosauria*, oder an die Echo-Ortung der *Odontoceti*. Evolution scheint weniger graduell zu wirken, sondern opportunistisch und zufällig. Je nachdem, ob Nischen frei sind oder welche Prädispositionen ein Organismus mitbringt, sorgt die natürliche Selektion für eine schnelle Anpassung.

Aber auch in größeren Maßstäben können Gen-Komplexe wirken, wie im Beispiel von *T. cynocephalus* und *C. lupus*. Wenn eine Studie eine hypothetische Homologie beim Wachstumsmuster der Schädel letztgenannter Tiere suggeriert, dann kann man nur mutmaßen, wie viel der augenscheinlichen Konvergenzen denn auch wirklich welche sind. (Douglass S. Rovinsky et al., 2021)

Gerade das Beispiel des Beutelwolfs zeigt, dass Gen-Komplexe über einen längeren Zeitraum konserviert werden können. Hypothetisch betrachtet könnte man davon ausgehen, dass konvergente Evolution häufig nicht bei null anfängt und gewisse Strukturen von Grund auf jedes mal neu erschafft. Denkbar wäre, dass bei diesem ungerichteten Prozess auf zahlreiche konservierte Gene zurückgegriffen wird, da es prinzipiell sinnvoller ist vorhandene Strukturen zu verändern, als sie von Grund auf neu zu errichten. Man denke nur an Kapitel 4 und der Entwicklung zahlreicher *Amniota* an eine marine Lebensweise. Sicherlich werden die Proportionen der Gliedmaßen und des Körpers bei Amnioten von konservierten Genen gesteuert. Es wäre sicherlich nicht abwegig zu vermuten, dass die Entwicklung von Flossen, einer verstärkten Wirbelsäule oder eines kräftigen Ruderschwanzes eben nicht auf kleine Schritte, sondern auf den Rückgriff eben dieser konservierten Gen-Komplexe zurückzuführen ist.

Wenn einzelne Punkt-Mutationen bei MC1R zu unterschiedlichen Farben führen kann, wieso soll es bei anderen Genen nicht ähnlich sein? Die Muster der Federn werden bei Hühnervögeln und Gänsevögeln von Morphogenen gesteuert. Vielleicht kann eine genetische kleine Veränderung in den dafür zuständigen Genen die Wachstumsmuster so verändern, dass Körper und Gliedmaßen eine andere Form annehmen.

Könnte es sein, dass was wir als eine Konvergenz ansehen, zwar auf der funktionsanalogischen bzw. phänotypischen Ebene vielleicht zustimmen mag, aber auf der genetischen Ebene ein Zusammenspiel einer determinierten Palette an Genen stattfindet, welche die für den Organismus vorteilhaftesten Formen erschafft?

Vielleicht spielen die Ontogenese und konservierte Gen-Cluster eine wichtigere Rolle bei der Evolution und Konvergenzen, als man bisher annahm. Ich hoffe, diese Arbeit dient dem neuen wissenschaftlichen Zweig der Biologie, der Evolutionären Entwicklungsbiologie als kleiner Anreiz für weitere Forschungen und Anregungen. Mich hat sie jedenfalls in meinem Verständnis für Evolution und Konvergenz weiter gebracht.

Danksagung

Ich bedanke mich hiermit bei meinem Betreuer Professor Dr. Werner Kunz dafür, dass er mir seine Eigenaufnahmen auf Naturgucker zur Verfügung stellte und mich sehr intensiv betreute.

Des Weiteren bedanke ich mich bei Professor Dr. Sebastian Fraune dafür, dass er kurzfristig einwilligte, als Zweitkorrektor meiner Thesis zu fungieren.

Referenzquellen

Bailleul, Richard/Marie Manceau/Jonathan Touboul: A "Numerical Evo-Devo" Synthesis for the Identification of Pattern-Forming Factors, in: Cells, Bd. 9, Nr. 8, 2020, S.1840

Ciampaglio N. Charles/Gregory A. Wray/Bruce H. Corliss: A Toothy Tale of Evolution: Convergence in Tooth Morphology among Marine Mesozoic – Cenozoic Sharks, Reptiles, and Mammals, in The Sedimentary Record, Bd. 3, Nr. 4, 2005

Gould Jay Stephen: The Structure of Evolutionary Theory, 1. Auflage, Vereinigte Staaten, Belknap Press, 2002

Haedden A. Jaime: Mama Danger Noodle, in WordPress.com

Hines M. Heather et al.: Wing patterning gene redefines the mimetic history of Heliconius butterflies, in: Proc Natl Acad Sci U S A., Bd. 6, Nr. 108, 2011

Mallet James: How reticulated are species?, in: Bio Essays, Bd. 38, Nr. 2, 2016, S. 140-149

Mallet James: New butterfly genomes clarify mimicry evolution, in: Nature Genetics, Bd. 47, Nr. 4, 2015, S. 306-307

Motani, Ryosuke/Da-yong Jiang/Andreas Tintori/Olivier Rieppel/Guan-bao Chen: Terrestrial Origin of Viviparity in Mesozoic Marine Reptiles Indicated by Early Triassic Embryonic Fossils, in: PLOS ONE, Bd. 9, Nr. 2, 2014

Motani, Ryosuke: The Evolution of Marine Reptiles, in: Evolution: Education and Outreach, Bd. 2, Nr. 2, 2009, S. 224-235

Mundy I. Nicholas: A window on the genetics of evolution: MC1R and plumage colouration in birds, in: Proceedings of the Royal Society B, Bd. 272, Nr. 1573, 2005, S. 1633-1540

Neil P., Kelley/Nicholas D. Pyenson: Evolutionary innovation and ecology in marine tetrapods from the Triassic to the Anthropocene, in Science, Bd. 348, Nr. 6232, 2015

Newton H. Axel et al.: Ontogenetic origins of cranial convergence between the extinct marsupial

thylacine and placental gray wolf, in: *Communications Biology*, Bd. 4, Nr. 51, 2021

Omland E. Kevin und Scott M. Lanyon: RECONSTRUCTING PLUMAGE EVOLUTION IN ORIOLES (ICTERUS): REPEATED CONVERGENCE AND REVERSAL IN PATTERNS, in: *EVOLUTION International Journal of Organic Evolution*, Bd. 54, Nr. 6, 2000, S. 2119-2133

Pardo-Diaz Carolina et al.: Adaptive Introgression across Species Boundaries in Heliconius Butterflies, in: *Plos Genetics*, Bd. 8, Nr. 6, 2012

Pineiro, Graciela/Jorge Ferigolo/Melitta Meneghel/Michel Laurin: The oldest known amniotic embryos suggest viviparity in mesosaurus, in: *Historical Biology*, Bd. 24, Nr. 6, 2012, S.620-630

Pfennig David: Mimicry: Ecology, evolution, and development, in: *Current Zoology*, Bd. 58, Nr. 4, 2012, S. 604-607

Pyenson D. Nicholas: The Ecological Rise of Whales Chronicled by the Fossil Record, in: *Current Biology*, Bd. 27, Nr. 11, 2017, S. 558-564

Rice Vanessa: Rare mimicry morphs of the African swallowtail butterfly: *Papilio dardanus*, in: University of Alberta, Augustana Campus, 2018

Ridley Mark: *Evolution*, 3. Auflage, Vereinigte Staaten, Wiley-Blackwel, 2003

Rovinsky S., Douglass/Alistair R. Evans/Justin W. Adams: Functional ecological convergence between the thylacine and small prey-focused canids, in: *BMC Ecology and Evolution*, Bd. 21, Nr. 1, 2021, Artikel Nummer: 58 (17 Seiten)

Stayton C. Tristan: What does convergent evolution mean? The interpretation of convergence and its implications in the search for limits to evolution, in: *Interface focus*, Bd. 5, Nr. 6, 2015

Thanh-Lan Gluckman und Nicholas I. Mundy: Evolutionary pathways to convergence in plumage patterns, in: *BMC Evolutionary Biology*, Bd. 16, Nr. 172, 2016

Timmermans J. T. N., Martijn et al.: Comparative genomics of the mimicry switch in *Papilio dardanus*, in: *Proceeding of the royal society*, Bd. 281, Nr. 1787, 2014

Van Kuren W. Nicholas/Massardo Dali/Sumitha Nallu/Kronforst R Marcus: Butterfly Mimicry Polymorphisms Highlight Phylogenetic Limits of Gene Reuse in the Evolution of Diverse Adaptations, in: *Molecular Biology and Evolution*, Bd. 36, Nr. 12, 2019, S. 2842–2853

Washburn D., Jacob/Kevin A. Bird/Gavin C. Conant/J. Chris Pires: Convergent Evolution and the Origin of Complex Phenotypes in the Age of Systems Biology, in: *International Journal of Plant Sciences*, Bd. 177, Nr. 4, 2016, S. 305-318

Werth J. Alexander: How Do Complex Phenotypes Evolve? Solving the "Gene for X" Problem with Atavisms, Homeosis and other Evo-Devo Surprises, in:

Open Science Journal, Bd. 6, Nr. 4, 2021

Williston, Wendell Samuel: Water Reptiles of the Past and Present, 1. Auflage, Chicago, Illinois, The University of Chicago Press, 1914, S. 128