

John Maynard Smith und Eörs Szathmáry

# Evolution

Prozesse, Mechanismen, Modelle

Aus dem Englischen übersetzt  
von Ina Raschke

Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg · Berlin · Oxford

# Inhalt

<b>Liste der Tabellen</b>	<b>XIII</b>
<b>Vorwort</b>	<b>XV</b>
<b>1. Einführung</b>	<b>1</b>
1.1 Einleitung	1
1.2 Die irriige Ansicht vom Fortschritt	3
1.3 Die Messung von Komplexität	4
1.4 Die wichtigsten Übergänge	5
1.4.1 Zufallsbedingte Irreversibilität	8
1.4.2 Zentrale Kontrolle	9
1.5 Duplikation, Symbiose und Epigenese	10
1.6 Weitere Charakteristika der wichtigsten Übergänge	10
1.6.1 Arbeitsteilung	12
1.6.2 Neue Wege der Informationsübermittlung	13
<b>2. Was ist Leben?</b>	<b>15</b>
2.1 Definition des Lebens	15
2.2 Der Reaktor von Oklo	17
2.3 Das Chemoton	19
<b>3. Chemische Evolution</b>	<b>25</b>
3.1 Einführung	25
3.2 Experimente: Die Ursuppe	27
3.3 Die Hypothese vom Oberflächenmetabolismus – die „Urpizza“	31
3.4 Warum Autokatalyse?	32
3.5 Ist chemische „Evolution“ wirklich Evolution?	34
3.6 Evolution metabolischer Netzwerke durch chemische Symbiose	35
3.7 Chemische Evolution in Wolken und der extraterrestrische Beitrag	36
3.8 Schlußfolgerungen	37
<b>4. Die Evolution von Matrizen</b>	<b>31</b>
4.1 Einführung	39
4.2 Replikation und Polymerisationskeime	40
4.3 Die Genauigkeit der Replikation und die Fehlerschwelle	42
4.4 Ökologie und Koexistenz von RNA-Molekülen	49

VIII Inhaltsverzeichnis

4.5	Der Hyperzyklus	50
4.6	Das Modell der stochastischen Korrektur	55
4.7	Schlußfolgerungen	58
<b>5.</b>	<b>Das Problem von Henne und Ei</b>	<b>59</b>
5.1	Einführung	59
5.2	RNA als Enzym	60
5.3	Autokatalytische Proteinnetze	66
5.4	Das Urgen: RNA, Ton oder was sonst?	72
5.5	Wodurch ist der Umfang des genetischen Alphabets bedingt?	75
<b>6.</b>	<b>Der Ursprung der Translation und der genetische Code</b>	<b>79</b>
6.1	Einführung	79
6.2	Modifikationen des Codes	80
6.3	Der Ursprung des Codes I: Der Top-down-Ansatz	83
6.3.1	Codieren ähnliche Codons chemisch ähnliche Aminosäuren?	83
6.3.2	Wie konnte sich der Code in Richtung auf Belastungsminimierung evolvieren?	85
6.3.3	Was können wir der Phylogenese der tRNA entnehmen?	86
6.3.4	Der „Code innerhalb des Codons“	88
6.3.5	Warum ist der Code redundant?	88
6.4	Der Ursprung des Codes II: Der Bottom-up-Ansatz	89
6.4.1	Wie sind die Aminosäure-Nucleotid-Zuordnungen entstanden?	89
6.4.2	Sind die Codonzuordnungen ein „eingefrorener Zufall“?	92
6.4.3	Wie kann eine in hohem Maße mehrdeutige Translation funktionieren?	94
6.4.4	Warum gibt es 20 Aminosäuren?	95
<b>7.</b>	<b>Die Entstehung von Protozellen</b>	<b>97</b>
7.1	Einführung	97
7.2	Die Notwendigkeit aktiver Kompartimentierung	98
7.3	Der Ursprung von membranbildenden Molekülen und Membranen	98
7.4	Spontane Zellteilung	101
7.5	Das Problem des Membrantransports	104
7.6	Die frühen Vorfahren der autotrophen Organismen	106
7.7	Der Stoffwechsel von Riboorganismen – die Eisen-Schwefel-Welt trifft auf die RNA-Welt	108
7.8	Die Evolution spezifischer Enzyme	110
7.9	Die Entstehung der beiden Membranen der Negibakterien (gramnegativen Bakterien)	111
7.10	Die Entstehung der Chromosomen	113
<b>8.</b>	<b>Der Ursprung der Eukaryoten</b>	<b>121</b>
8.1	Das Problem	121

8.2	Ein mögliches Szenario	125
8.2.1	Der Verlust der festen Zellwand	125
8.2.2	Organisation und Weitergabe des genetischen Materials	126
8.2.3	Der symbiontische Ursprung der Organellen	126
8.3	Der Ursprung der intrazellulären Membranen	127
8.4	Der Ursprung der Mitose	128
8.5	Der Zellkern, die Organisation des Genoms und der Ursprung der Introns	134
8.5.1	Introns: Gen-Shuffling oder fossile transponierbare Elemente?	134
8.5.2	Die taxonomische Verteilung von Introns	135
8.5.3	Die Evolution der Introns	136
8.5.4	Entstammt der Zellkern einer Symbiose?	139
8.6	Der Ursprung von Mitochondrien, Chloroplasten und Mikrosomen ( <i>microbodies</i> )	140
8.6.1	Der symbiontische Ursprung	140
8.6.2	Veränderungen im genetischen System der Organellen	140
8.6.3	Peroxisomen	143
8.6.4	Mutualismus oder Sklaverei?	144
8.6.5	Ein Ursprung oder mehrere?	144
8.7	Der Ursprung der Centriolen und Undulipodien	145
8.7.1	Sind Mikrotubuli symbiontisch entstanden?	145
8.7.2	Sind Centriolen Replikatoren?	147
8.8	Zeitlicher Verlauf	149
<b>9.</b>	<b>Der Ursprung der sexuellen Fortpflanzung und die Bildung von Arten</b>	<b>151</b>
9.1	Einleitung	151
9.2	Zelluläre Vorgänge beim zyklischen Kernphasenwechsel	152
9.3	Frühe Formen des zyklischen Kernphasenwechsels	153
9.3.1	Warum ein zyklischer Kernphasenwechsel ohne Syngamie?	155
9.3.2	Warum wurde die Endomitose durch Syngamie ersetzt?	157
9.3.3	Warum Crossing-over?	158
9.3.4	Warum eine Zwei-Schritt-Meiose?	160
9.3.5	Schlußfolgerungen	162
9.4	Paarungstypen und der Ursprung der Anisogamie	162
9.5	Sexuelle Fortpflanzung und die Existenz von Arten	167
9.5.1	Die Theorie	168
9.5.2	Beobachtungen	169
9.5.3	Schlußfolgerungen	171
<b>10.</b>	<b>Intragenomische Konflikte</b>	<b>173</b>
10.1	Einführung	173
10.2	Eine gerechte Meiose	175
10.2.1	Ungleichgewichtige Segregation ( <i>meiotic drive</i> )	175

10.2.2	B-Chromosomen	179
10.3	Intrachromosomale repetitive DNA	180
10.3.1	Die Kontrolle transponierbarer Elemente	180
10.3.2	Repetitive DNA und das C-Wert-Paradoxon	183
10.3.3	Die Evolution der Chromosomenform	185
10.4	Die Vermeidung von Konflikten zwischen Organellen	187
10.5	Verschiebung der Geschlechterverteilung	188
<b>11.</b>	<b>Symbiose</b>	<b>191</b>
11.1	Einleitung	191
11.2	Die Ökologie symbiontischer Beziehungen	192
11.2.1	Prokaryoten	192
11.2.2	Symbiosen zwischen Tieren und Algen	193
11.2.3	Symbiosen zwischen Pflanzen und Pilzen	193
11.2.4	Symbiosen zwischen Tieren und Pilzen	194
11.3	Ein Modell	194
11.4	Weitergabe von Symbionten	199
11.5	Irreversibilität	200
11.6	Evolvierend sich Symbiosen in Richtung Mutualismus?	200
11.7	Evolution innerhalb des Wirtsorganismus	202
11.8	Symbiose, Variabilität und Sexualität	203
<b>12.</b>	<b>Entwicklung bei einfachen Organismen</b>	<b>205</b>
12.1	Die Ursprünge von Entwicklung	205
12.2	Die Grenzen des Selbstaufbaus	208
12.3	Die zeitliche Organisation der Genaktivität: der Zellzyklus	210
12.4	Die „Entwicklung“ eines Einzellers: Sproßhefe	211
12.5	Arbeitsteilung und der Ursprung der mehrzelligen Eukaryoten: <i>Volvox</i>	213
12.6	Vielzelligkeit durch Aggregation: Myxobakterien und Schleimpilze	216
12.7	Zwei Mechanismen der Zelldifferenzierung	218
<b>13.</b>	<b>Genregulation und zelluläre Vererbung</b>	<b>221</b>
13.1	Einführung	221
13.2	Genregulation	221
13.3	Zelluläre Vererbung	223
13.4	Was mußte erfunden werden?	226
<b>14.</b>	<b>Die Entwicklung räumlicher Muster</b>	<b>229</b>
14.1	Blütenentwicklung als ein Beispiel für Morphogenese	229
14.2	Positionsinformation: äußere Einflüsse oder Selbstorganisation?	232
14.3	Positionsinformation bei <i>Drosophila</i> und beim Huhn	237
14.4	Segmentierung als Beispiel für weitergehende Differenzierung	238

14.5	Von kartesischen Koordinaten zu Polarkoordinaten: die Entstehung proximodistaler Strukturen	241
<b>15.</b>	<b>Entwicklung und Evolution</b>	<b>245</b>
15.1	Einleitung	245
15.2	Entwicklung und Selektionsebenen	246
15.3	Zelluläre Vererbung und Vererbung erworbener Eigenschaften	250
15.4	Genhomologie in der Entwicklung	253
15.5	Der Zootyp und die Definition der Tiere	255
<b>16.</b>	<b>Die Entstehung von Gesellschaften</b>	<b>259</b>
16.1	Einführung	259
16.2	Die Evolution der Kooperation	262
16.2.1	Familiärer Altruismus	262
16.2.2	Zwang	264
16.2.3	Gegenseitiger Nutzen	264
16.3	Gesellschaftsformen bei Tieren	267
16.4	Die Genetik der Sozialität bei Insekten	269
16.4.1	Warum legen Bienenarbeiterinnen nicht mehr Eier?	269
16.4.2	Sind Hymenopteren durch ihre Haplodiploidie für Sozialität prädisponiert?	269
16.4.3	Termiten und zyklische Inzucht	271
16.4.4	Können soziale Insekten Verwandte erkennen?	272
16.5	Arbeitsteilung in Tiergesellschaften	273
16.6	Faktoren, die Insekten für Sozialität prädisponieren	275
16.7	Die Ursprünge der menschlichen Gesellschaft	276
16.7.1	Ein einfaches Modell	276
16.7.2	Gesellschaftstheorien	279
16.7.3	Ursprünge	282
<b>17.</b>	<b>Die Entstehung der Sprache</b>	<b>285</b>
17.1	Einleitung	285
17.2	Sprache und Repräsentation	288
17.3	Syntax	292
17.4	Spracherwerb	296
17.5	Natürliche Selektion von Sprache	296
17.6	Werkzeuggebrauch und Sprache: Hierarchisch organisierte Verhaltenssequenzen	300
17.7	Hirnverletzungen und Sprachstörungen	307
17.8	Die Genetik von Sprachstörungen	308
17.9	Protosprache	311
17.10	Von Protosprache zur Sprache	314
17.11	Schlußfolgerungen	317

XII Inhaltsverzeichnis

**Literatur** 319

**Index** 339