

G. KURTH

EVOLUTIONSTHEORETISCHE ASPEKTE VON BEVÖLKERUNGSBIOLOGIE UND POPULATIONSGENETIK FÜR DIE EINSTUFUNG UND BENENNUNG VON FOSSILFUNDEN

Die komplexe Fragestellung unseres Themas muß hier in einer begrenzten Zeit abgehandelt werden. Ich bitte daher um Verständnis für eine oft gedrängte Darstellung mit zugleich vereinfachenden Formulierungen. Nomenklatorisch arbeitete man bislang auf meist morphologischer Basis bei der Benennung von Fossilfunden zwar mit den von der Systematik vorgegebenen Taxa. Man konnte jedoch auf dieser Basis dabei wesentliche Kriterien z. B. aus der Art-Definition nur indirekt berücksichtigen. Ich denke hier vor allem an die durch die Definition vorgegebene Ausbildung einer Zeugungsschranke als einen entscheidenden Faktor für das Entstehen einer biologisch voll abgegrenzten Spezies. Derartige Gesichtspunkte, die zudem mit bevölkerungsbiologischen und populationsgenetischen Überlegungen kombiniert werden, sind auf die Einstufung von Fossilmaterial allerdings erst in den letzten Jahrzehnten bewußt angewendet worden. Vorher war allein das tatsächlich Greifbare, also der morphologisch sicher beschreibbare Befundkomplex für Bestimmung und Abgrenzung maßgebend gewesen. Das hatte automatisch zur Folge, daß die nomenklatorisch getrennten Taxa auf der unteren Ebene sehr häufig nur Morphotaxa, aber eben keine Biotaxa erfassen konnten. Die Fülle neuer Einsichten aus den Forschungen der Bevölkerungsbiologie wie der Ethologie mußten daher für die Belege zur Abstammungsgeschichte des

Menschen viele z. T. lange gebrauchte Taxa-Bezeichnungen in Frage stellen. Erschwerend kommt für das Durchsetzen neuer Einstufungsvorschläge hinzu, daß anerkannte Erstbenennungen regulär nur durch einen Beschluß der Nomenklaturkommission geändert werden können.

Für die Interpretation des Evolutionsprozesses gehen wir von der Annahme aus, daß die Selektion aus dem ständigen Neuangebot von Erbanlagenkombinationen besonders die Individuen bzw. Populationen fördert, die den langfristig herrschenden Bedingungskomplexen am besten angepaßt werden können. Für die Selektion dürften dabei aus dem Bereich der höher organisierten Lebewesen im Endergebnis Neumutationen aufgrund von Einstrahlung o. ä. weniger wichtig geworden sein als bei deren geschlechtlicher Fortpflanzung die ständige Erbanlagenkombination während der Meiose/Reduktionsteilung und danach die Kombination zweier verschiedener haploider Chromosomensätze zu einem neuen diploiden Individuum. Hier haben wir das entscheidende Breitenangebot an -begrenzten! — Neukombinationen zu suchen, das zugleich jedes Individuum betrifft.

Im Tertiär zeichnet sich dann bei den Mammalia ein neuer Trend ab, der für den weiteren Evolutionsprozeß durch seine Folgewirkungen besonders wichtig wurde. Ich beziehe mich dabei auf die Zerebralisation, also die auffällige

Vergrößerung der Neokortex des Gehirns. Diese hatte dann langfristig zur Folge, daß einmal durch die steigende Hirnzunahme und damit eine Vergrößerung des Kopfdurchmessers die Zahl der Früchte je Schwangerschaft immer geringer werden mußte. Die Dauer der intrauterinen Phase wurde dabei auch für das Erreichen der Lebensfähigkeit stark durch die Relation Kopfgröße der Frucht/Durchmesser Beckenausgang der Mutter mitbestimmt. Das führte bei vielen höheren Säugern, besonders aber bei den uns interessierenden Primaten schließlich zum Vorherrschen nur einer Frucht je Schwangerschaft. Zugleich mit einer Verlängerung der mittleren Schwangerschaftsdauer zeichnet sich ontogenetisch je nach Entwicklungsstatus der Neonati eines Taxons eine erhebliche Zunahme der Dauer von Kindheit und Jugend ab. Bevölkerungsbiologisch ist dabei für die Fortpflanzungsleistung der Zeitpunkt des Eintretens der Geschlechtsreife weniger wichtig. Wollen wir den mittleren Generationsabstand fassen, könnten wir dazu das mittlere Alter der Mütter bei der Geburt der Töchter verwenden, die ihrerseits zuerst wieder zur Fortpflanzung gelangen. Bevölkerungsbiologisch/populationsgenetisch müssen wir dagegen die Abstände erfassen, in denen Neukombinationen der Erbanlagen für den Evolutionsprozeß angeboten werden können. Palädemographische Erhebungen machten deutlich, daß wir zur Abschätzung der Evolutionsgeschwindigkeit einen weiteren Begriff einführen müssen, den ich „effektive Generationsdauer“ nannte. Wir wissen für den Menschen wie gut beobachtete Tierarten relativ genau, welcher begrenzte Ausschnitt aller Neonati bis ins Fortpflanzungsalter überlebt und schließlich auch zur Fortpflanzung gelangt. Außerdem ist beim Menschen der vorindustriellen Zeit die mittlere Lebenserwartung je Neonatus niedrig. Sie bewegt sich meist um 20 Jahre und liegt nur in Ausnahmefällen bereits einmal deutlich darüber. Wir wissen dementsprechend, daß eben nicht in der Regel das 1. Kind einer Reihe, sondern im Mittel später Geborene erstmals ihrerseits wieder zur Fortpflanzung gelangen. Zur Berechnung der „effektiven Generationsdauer“ legt man am besten die halbe Summe des Alters beider Partner einer Fortpflanzungsgemeinschaft — Mensch = Zeitpunkt der Eheschließung — zugrunde und zählt dann die Jahre bis zur Geburt des Kindes dazu, das seinerseits aus der Reihe dieser Partnerschaft erstmals selbst wieder zur Fortpflanzung kommt. Urkundliche palädemographische Daten belegen eindeutig, daß wir für den Menschen im Mittel einen Betrag bis zu 35 Jahren einsetzen müssen, also weit längere Zeitspannen als den bisher üblichen Satz für die Dauer einer Generation. Bei derart hohen Werten für die „effektive Generationsdauer“ müssen wir zudem berücksichtigen, daß der mittlere Abstand zwischen zwei Schwangerschaften beim Menschen in der Regel von der Gruppe mitbestimmt wurde und zumeist mehrere Jahre beträgt. So besteht z. B. bei Buschmännern nach einer Geburt für das Ehepaar ein Meidungstabu von etwa drei Jahren. Wir dürfen Vergleichbares wohl ohne Bedenken auch auf die humane Phase der Homini-

sation zurückübertragen. Denn bei allen Sammlern und Jägern ist der Beitrag der Frauen zur Gruppenernährung stets als beträchtlich einzuschätzen. Schon deshalb mußte die nächste Schwangerschaft erst erwünscht sein, wenn das z. Zt. jüngste Kind mindestens bereits an der Hand der Mutter zum Sammeln mitgehen konnte. Eine erfolgreiche Sammelstätigkeit der Frau erscheint eben undenkbar, wenn sie bei dichter Geburtenfolge ein Kind an der Brust, eines auf dem Rücken und eines an der Hand hätte. Dazu ist eine Beobachtung von J. Lawick-Goodall an ihren Schimpansen sehr interessant. Sie schätzt die mögliche Geburtenzahl einer Schimpansin zwischen Menarche und Menopause nach langjährigen Feldbeobachtungen auf 5—6. Bei den Schimpansinnen werden die großen Abstände zwischen zwei Sexualhautschwellungen und damit dem Anreiz zur Kopulation möglicherweise durch das lange Stillen des jeweils jüngsten Kindes mitbedingt. Inwieweit wir nun auch für humane Hominiden mit in etwa vergleichbaren physiologischen Regulationen rechnen können, muß wohl leider offen bleiben. In jedem Falle haben wir für die humanen Hominiden nach unseren palädemographischen Befunden sicher mit eindeutig begrenzten Nachwuchsraten auch durch lange mittlere Geburtenabstände zu rechnen.

Wir hatten oben schon angedeutet, daß im Rahmen der Zerebralisation und der erst dadurch ermöglichten höheren Organisation und Leistungsfähigkeit vieler Säugetiere für den Evolutionsprozeß auch ein Preis gezahlt werden mußte. Er bestand einmal in der deutlichen Verringerung der für Selektion angebotenen Erbanlagenneukombinationen, zusätzlich dazu in einer Verlängerung der mittleren Abstände, in denen sie überhaupt verwirklicht werden können. Was besagt das populationsgenetisch? Wir müssen grundsätzlich davon ausgehen, daß die Ausprägung der Masse unserer Merkmale polyfaktoriell/pleiotrop gesteuert wird. Das besagt, an der phänschen Ausprägung eines Merkmals sind mehrere Loci -bzw. Gene- beteiligt, ein Locus kann aber seinerseits an der Ausbildung mehrerer, also verschiedener Merkmale mitwirken. Meiotisch werden aber bei verschiedenen Individuen nicht immer gleiche Loci umgelagert wie Strahlungsmutationen eben auch nicht automatisch gleiche Loci treffen. Das hat zur Folge, daß die Ausbildung einer die Gesamtheit kennzeichnenden Anlagenkombination über Genfluß in einer Population viele Generationsfolgen erfordert. Umso länger sind dann nach der mittleren effektiven Generationsdauer die Spannen einzuschätzen, wenn wir gedanklich vom lokalen zum regionalen oder überregionalen Bereich einer Taxonverbreitung als Betrachtungsbasis übergehen.

Theoretisch legte man für den Ablauf evolutiver Prozesse für alle Populationen einen ungerichteten Genfluß zugrunde. Die ethologische Feldforschung beginnt allerdings, diese allgemeine Grundvorstellung in Teilen zu relativieren. Das betrifft besonders die Primaten und den Menschen. Für ihn müssen wir zweifellos voraussetzen, daß seine Gruppen über spezifische Regulationen die mögliche

Partnerwahl sehr beeinflussen, und zwar nicht nur innerhalb, sondern auch zwischen Gruppen. Daraus ergibt sich, daß wir wahrscheinlich bereits für die ganze humane Phase mit der Möglichkeit von unbewußter Genflußkanalisierung durch den Menschen selbst rechnen müssen, deren Ausmaß und Wirkung sich während des Pleistozäns ständig gesteigert haben dürfte. Daraus folgt eine weitere Verlängerung der Zeitspanne aus Generationsfolgen, mit denen wir zu rechnen haben, bis eine Merkmalskombination sich innerhalb eines Taxons überregional verbreiten konnte und zuletzt kennzeichnend wurde. Das gilt auch unter voller Würdigung der Tatsache, daß die Selektion die Überlebenschancen wie die Nachwuchsleistung bevorzugter Individuen und Gruppen ständig begünstigt.

Wir wollen uns die Konsequenzen daraus an einigen Berechnungen vergegenwärtigen. Für die rund 10 000 Jahre der Nacheiszeit, in denen wir eine Zunahme der Weltbevölkerung von gegen 4 Millionen auf c. 4 Milliarden voraussetzen dürfen, kommen wir nach unseren Belegen für die mittlere „effektive Generationsdauer“ nur auf etwa 300 Generationsfolgen, für 100 000 Jahre nur auf gut 3000. Diese Schätzwerte sollen dabei nur grobe Parameter für das wahrscheinliche Angebot verwirklichter Erbanlagenneukombinationen im Evolutionsablauf geben. Auch wenn wir für die Würmeiszeit mit geringen Populationsgrößen in weiter Verteilung rechnen, ergibt sich durch die vom Menschen gesetzte Kanalisierung der Partnerbeziehungen über gruppenspezifische Regulationen, daß wir zweifellos nicht mehr mit der Annahme eines „ungerichteten“ Genflusses arbeiten dürfen. Im Gegenteil haben wir als Folge humanspezifischer Regulationen evolutiv mit einer zusätzlichen Verlangsamung bis zum Erreichen einer taxonspezifischen Vereinheitlichung der jeweils „kennzeichnenden“ Merkmalskombination zu rechnen.

Umgekehrt ist allerdings zu erwarten, daß wir lokal/regional über intensiveren Genfluß in begrenzteren Räumen gut faßbare Eigenprägungen finden. Das besagt aber nicht, daß wir sie gemäß der morphologischen Eigenzüge auch taxonomisch gleichwertig einstufen dürfen. Denn geographisch gegebene oder von menschlichen Gruppen errichtete Zeugungsschranken besagen eben nicht, daß sie bereits auch physiologisch wirksam waren. Dazu erscheinen die wahrscheinlich möglichen Generationsfolgen im jeweiligen Zeitrahmen doch viel zu gering. Wir haben außerdem noch keine modernen, populationsgenetisch begründbaren Vorstellung dazu, wieviel Generationsfolgen im Zeitablauf notwendig wären, um im Mittel einen den Kriterien der biologischen Artdefinition entsprechenden Abgrenzungsstatus zu erreichen. Die „Zeugungsschranke“ ist aber bei rezenten Arten physiologisch nicht immer wirksam. Löwe und Tiger, die sich vor etwa 10 Mio Jahren getrennt haben, können im Zoo noch heute miteinander fruchtbare Bastarde zeugen.

Für die systematische Einstufung unserer Fossilbelege sind wir auch an die biologisch gültigen Definitionen und Taxa gebunden. Das gilt auch,

wenn wir für die zumindest 3 Mio Jahre der humanen Phase mit zunehmender Beeinflussung uns betreffender evolutiver Prozesse durch den Menschen selbst rechnen müssen. Generell ist zu sagen, daß die alten, systematisch noch gültigen Einstufungen mit oft Gattungsrang für Funde der humanen Phase und vielen Artnamen heute nicht mehr haltbar sind. Denn wenn wir auch für das ältere Pleistozän mit gegenüber H. s. s. vermutlich kürzerer Kindheit und Jugend wie danach „effektiver Generationsdauer“ rechnen müssen, sprechen die Schimpansenbeobachtungen von J. Lawick-Goodall doch dafür, daß wir im Mittel rel. hohe Geburtenabstände annehmen müssen. Das aber spricht gegen eine zu niedrige „effektive Generationsdauer“. Daher dürfte anzunehmen sein, daß man für die 3 Mio Jahre des Pleistozäns kaum mehr als 100 000 Generationen mit neuen Anlagenkombinationen ansetzen sollte.

Zum Aussagewert unserer Fossilbelege ist weiterhin zu berücksichtigen, daß nach paläodemographischen Daten die mittlere Lebenserwartung je Neugeborenes um 20 Jahre liegt. Danach setzt eine Population im Jahrhundert ihre Gesamtzahl über Todesfälle fünfmal um. Das besagt, daß wir auch bei niedrigen Populationsgrößen und geringer Besiedlungsdichte trotzdem für einen bestimmten Bereich mit hohen Totenzahlen rechnen müssen. Unsere Fossilbelege stellen also nur einen verschwindenden Ausschnitt aus der gleichzeitigen Dauerpopulation dar. Außerdem können wir von ihnen in der Regel nicht einmal sagen, wo sie im Erbliniengeflecht ihrer Populationsfolgen einzuordnen wären, wenn wir es uns als dreidimensionales Netzwerk denken. Haben wir dann einmal einen „Holotyp“, sollten wir ihn zunächst nur als Modell für eine morphologisch kennzeichnende Merkmalskombination betrachten. Für weitergehende Aussagen über ihre Repräsentativität für die kennzeichnende Merkmalskombination der Gesamtpopulation wie des Taxons und ihrer evolutiven Abfolge ist dagegen bevölkerungsbiologisch/populationsgenetisch zunächst stets eine gewisse Zurückhaltung geboten, bis ausreichende Belege in breiterer räumlich/zeitlicher Struung fundiertere Aussagen gestatten. Dabei wäre zu denken an weitreichende Folgerungen, die Leakey jun. u. a. an bestimmte frühe Funde aus der Omo-Region knüpfen mit der m. E. noch absolut unzulässigen Folgerung, sichere frühe Ahnen aus der direkten Linie zum Homo sapiens vorliegen zu haben. Hier war wohl der Enthusiasmus stärker als die wissenschaftlich dringend gebotene Selbstkontrolle.

Für den Eigenweg der Homininen in der humanen Phase dürfen wir heute wohl nur noch mit der Gattung Homo rechnen. Wo wir deren Kernraum zu suchen haben, erscheint vorerst noch nicht abgrenzbar. Das hohe Alter von c. 1,9 Mio Jahren für Funde aus dem frühen Verbreitungsrandbereich Java unterstreicht jedoch, daß wir ihre Wurzel noch viel tiefer ins Paläopleistozän zurückverlegen müssen. Die frühen afrikanischen Australopithecinenbelege besagen allerdings m. E. noch nicht, daß die Anfänge der Gattung Homo ebenfalls in Afrika zu suchen sind. Theoretisch erscheint mir der Dop-

pelkontinent Eurasien dafür geeigneter, zumal er auf seinen Steppen auch ein Reizklima anbot. Dieses könnte auch bei begrenzteren Zahlen für die zu schätzenden Generationsfolgen zu einer härteren Selektion und damit einem rascheren Evolutionstempo beigetragen haben. Diese Annahme erscheint über im Mittel höhere Kapazitäten der eurasischen *Erectus*-Funde wie ihrer kulturgeschichtlich faßbaren Leistungsfähigkeit unterstützt zu werden.

Insgesamt erscheinen nunmehr für unsere Gattung *Homo* nacheinander nur noch die 2 Arten *H. erectus* und *H. sapiens* vertretbar. Viele der früher als Gattung eingestuftten Funde können somit nur noch als Unterarten der Art *H. erectus* gewertet und klassifiziert werden. Daß wir den Artnamen *H. erectus* verwenden, sollte aber nicht automatisch implizieren, daß ihre späten Vertreter nicht doch noch mit Angehörigen der jüngeren *Sapiens*-Speziation zeugungsfähig waren. Dafür spricht u. a. aus Südafrika, daß morphologisch „ältere“ Merkmalskombinationen zusammen mit kulturellen Belegen gefunden wurden, die später noch lange mit *Sapiens*-Funden zusammen auftreten.

Die biologische Artdefinition ist in ihrer Aussage statisch. Bei der Einstufung von Funden verschiedener Zeitstellung und verschiedenen Ausprägungsgrades der unter einem Artnamen zusammengefaßten kennzeichnenden morphologischen Kombination haben wir es aber mit einem evolutiven Prozeß zu tun. Wir müssen zwar bei der Benennung die statische systematische Nomenklatur verwenden, sollten aber aus evolutionstheoretisch/bevölkerungsbiologischen Überlegungen möglichst oft statt des Terminus *H. erectus* besser den Begriff „*Erectus*-Speziation“ verwenden. Damit unterstreichen wir das Prozeßhafte in der Abfolge unserer Fossilbelege und vermeiden zugleich jede indirekte Aussage darüber, ob wir für unser taxonomisch zusammengefaßtes Fundgut mit einem definitionsgemäß implizierten Abschluß der Artbildung rechnen dürfen. Eine solche Aussage ist auf rein morphologischer Basis allein weder voll noch in Grenzen ausreichend abzusichern.

Das gilt ebenso für die jüngere *Sapiens*-Speziation unserer Gattung *Homo*. In das Taxon *H. s.*, das sich gewohnheitsmäßig auf den Jetztmenschen bezog, wird nun zumeist neben den *Praesapiens*-belegen auch die frühere Art *H. neanderthalensis* nunmehr als Unterart *H. s. n.* einbezogen und zwar trotz seiner morphologischen Eigenstellung im klassischen Fundbereich. Denn die verfügbare fossil belegte Zeitspanne läßt nur eine so begrenzte Zahl an Generationsfolgen schätzen, daß ein Erreichen des Artstatus laut Definition kaum wahrscheinlich ist. Das deckt sich zudem gut mit Befunden aus dem Nahostraum, wo Merkmalsmosaike aus *H. s. n.* und *H. s. s.* deutlich eine Mischung beider Populationen belegen.

Der Jetztmensch, nunmehr *H. s. s.*, ist dann

seit der 2. Hälfte Würm voll und bald weltweit belegt. Seine aus guten Gründen erfolgte Herabstufung bedingt, daß wir nur noch die Großgruppen Europide, Mongolide, Negride wie Altschicht mit dem biologisch definierten Rassenbegriff bezeichnen könnten. Ihre vielen weiteren Untergliederungen benötigen eine eigene Bezeichnung. Sie sollte zugleich humanspezifisch sein, weil sich die Differenzierungsprozesse bereits unter vom Menschen selbst bestimmten Regulationen vollzogen. Diese so gedrängten Ausführungen konnten wohl belegen, welche weitreichenden Konsequenzen das Berücksichtigen bevölkerungsbiologischer und populationsgenetischer Kriterien für die systematische Einstufung von Fossilgut wie zugleich die allgemeine Evolutionstheorie haben muß.

ZUSAMMENFASSUNG

Evolutionstheoretisch ist zum Abschätzen des möglichen Evolutionstempos der mittlere Generationsabstand wichtig. Biologisch könnte man ihn nur auf das weibliche Geschlecht beziehen und aus dem mittleren Alter der Mütter bei der Geburt der Töchter ableiten, die sich ihrerseits zuerst wieder fortpflanzen. Bevölkerungsbiologisch/populationsgenetisch ist dagegen das Angebot neuer Erbanlagenkombinationen für die Auslese ausschlaggebend. Daher muß in die „effektive Generationsdauer“ das halbe Alter beider Fortpflanzungspartner bei der Geburt des Kindes eingehen, das aus der Gesamtreihe erstmals zur Fortpflanzung kommt. Nach paläodemographischen Daten liegt dieser Wert im vorindustriellen Europa bei im Mittel c. 35 Jahren, also erheblich über den üblichen Annahmen zur Generationsdauer. Damit kommen wir auch für relativ lange Fristen theoretisch nur auf begrenzte Zahlen an Generationsfolgen. Da zudem die Masse unserer Merkmale polyfaktoriell und pleiotrop gesteuert wird, muß jede populations- bzw. taxontypische Verbreitung einer kennzeichnenden Merkmalskombination über viele Generationsfolgen entsprechend lange Fristen benötigen. Zur Artdefinition gehört die Annahme einer — zumeist physiologisch wirksamen — Zeugungsbarriere, wofür wir evolutionstheoretisch ganz erhebliche Fristen benötigen. Fossilfunde lassen Unterschiede in der Regel nur morphologisch fassen, tragfähige Aussagen über den jeweiligen Abgrenzungsstatus und seine taxonomische Einstufung sind zumeist kaum möglich. Im Zeitablauf belegt die Ausprägung der Fossilfunde einen Prozeß, dessen taxonomische Gliederung schwierig ist. Daher nehmen wir heute für die humanen Hominen des Pleistozäns nur noch eine Gattung *Homo* an, die in zwei „taxonomische“ Arten, besser aber nur „Speziationen“ zerfällt. Viele früher relativ hoch eingestufte Fossilbelege sind heute nur noch als Unterarten dieser Speziationen zu werten.

Prof. G. Kurth
TU-Anthropologie
Postfach 3329, D33 Braunschweig DBR