

Zur Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution

Reinhard Junker (Erstveröffentlichung 3. 4. 2006)

Zusammenfassung: Eine Unterscheidung zwischen Mikroevolution und Makroevolution muß sich an der Qualität der Veränderungen der Lebewesen und an entsprechenden unterschiedlichen Fragestellungen (kurz: Optimierung oder Konstruktion) orientieren. Nur dann kann die Frage nach der Entstehung des Neuen in der Biologie adäquat formuliert und darauf Forschung aufgebaut werden.

Makroevolution steht für die Entstehung neuer Konstruktionen. Das kann nicht als Extrapolation von Variationsvorgängen wie Anpassungen, Spezialisierungen oder Optimierungen betrachtet werden. Für makroevolutionäre Veränderungen fehlen experimentelle Belege; dafür vorgeschlagene Mechanismen wie Evolution neuer funktionaler Gene durch Genduplikation, durch Exon-Shuffling, durch Mutation von Hox-Genen oder durch Gen-Tinkering sind entweder hypothetisch oder bewirken – soweit experimentell nachvollzogen – nur mikroevolutionäre Veränderungen. Viele Befunde der kausalen Evolutionsforschung sprechen eher gegen als für die Möglichkeit von Makroevolution.

Argumente für eine Gleichsetzung von Mikroevolution und Makroevolution werden als unbegründet zurückgewiesen. Makroevolutionäre Veränderungen können durch ein latentes genetisches oder entwicklungsbiologisches Potential vorgetäuscht werden (Polyvalenz). Hier müssen genaue Untersuchungen Klarheit verschaffen.

Einleitung

In der Diskussion um die Evolutionstheorie ist das Begriffspaar Mikroevolution - Makroevolution von zentraler Bedeutung. Die inhaltliche Bestimmung ist allerdings sehr uneinheitlich, und nicht selten wird diese Begriffsdifferenzierung mindestens in der Frage der Mechanismen der Evolution für unnötig erachtet. Die Verwendung dieser Begriffe wäre demnach nur sinnvoll, um *graduelle* Unterschiede im Ausmaß von evolutionären Veränderungen zum Ausdruck zu bringen; es gebe letztlich nur *einen* Evolutionsmechanismus und keine *qualitativen* Unterschiede – weder in den Mechanismen noch in den Ähnlichkeitsabstufungen der Lebensformen.

Damit sind wir schon mitten in der Kontroverse, denn das Begriffspaar Mikroevolution - Makroevolution wird oft verwendet, wenn es um die Frage geht, wie gut die Theorie von einer *allgemeinen* Evolution aller Lebewesen begründet ist und ob die *Mechanismen* für eine umfassen-

de Evolution der Lebewesen als aufgeklärt gelten können. Diese Frage wird innerhalb der Evolutionsbiologie auch heute durchaus kontrovers diskutiert (s. z. B. JABLONSKI et al. 1997, LEIGH 1999; CARROLL 2000; FEHRER 2000; CARROLL 2001; ARTHUR 2004, KIRSCHNER & GERHART 2005).

Die Unterscheidung zwischen Mikroevolution und Makroevolution ist keineswegs eine Erfindung der Kreationisten, wie manchmal behauptet wird, sondern wird in der Geschichte der Evolutionsbiologie schon lange verwendet (WASCHKE 2000, 2006) und bis heute wird in der Evolutionsbiologie häufig davon Gebrauch gemacht, wie eine Recherche in *PubMed* zeigt. Auch wenn diese Begriffe nicht als solche verwendet werden, wird doch häufig implizit ein qualitativer Unterschied zwischen einer evolutionären Feinabstimmung und der Entstehung von Neuem in Publikationen und den verwendeten Formulierungen vorausgesetzt. So behaupten Marc KIRSCHNER und John GERHART im Vorwort ihres 2005 erschienenen Buches „The plausibility of life“, daß erst mit dem Wissen, das Ende des 20. Jahrhunderts bekannt wurde, die Frage nach der Entstehung *evolutiver Neuheiten* angegangen werden könne. Ihre in diesem Buch vorgestellte „Theorie der erleichterten Variation“ („theory of facilitated variation“) verstehen sie als Vervollständigung der Synthetischen Evolutionstheorie (S. x, 29). Sie soll die Entstehung von Neuem in der Evolution erklären und damit ein ernsthaftes Defizit der Synthetischen Theorie ausfüllen.

Vorschläge für die inhaltliche Bestimmung

Thomas WASCHKE hat in Internetbeiträgen eine Übersicht über verschiedene begriffliche Abgrenzungen von Mikro- und Makroevolution veröffentlicht (WASCHKE 2000, 2006). Das Begriffspaar wurde demnach 1927 von PHILIPTSCHENKO eingeführt. In der Geschichte der Biologie des letzten Jahrhunderts sind die Biologen mit dem Begriff „Makroevolution“ recht unterschiedlich umgegangen (vgl. CARROLL 2001). WASCHKE unterteilt drei Hauptgruppen.

1. Der Begriff „Makroevolution“ wird verwendet, um auf *unterschiedliche Mechanismen* innerhalb der Evolution hinzuweisen. Die Auffassung von der Verschiedenartigkeit der Mechanismen wurde der Sache nach auch schon lange vor 1927 vertreten (z. B. mit dem Begriffspaar „An-

passungs- und Höherentwicklung“). DARWINS gradualistische Mechanismen würden demnach nicht ausreichen, um die Entstehung der Baupläne des Lebens zu erklären.¹

2. Der Begriff „Makroevolution“ wird mit der Begründung abgelehnt, es gebe nur *einen* Evolutionsmechanismus.

3. Der Begriff „Makroevolution“ wird vornehmlich *deskriptiv* verwendet, ohne eine Aussage über Mechanismen zu machen. Dies ist z. B. der Fall, wenn Makroevolution als „Evolution in geologischen Zeiträumen“ verstanden wird. Häufiger aber wird der Unterschied zwischen Mikro- und Makroevolution deskriptiv an *Taxongrenzen* festgemacht, wobei die Grenzziehung unterschiedlich vorgenommen wird. Makroevolution ist demnach Evolution oberhalb des Art-, Gattungs- oder Familienniveaus. Meist wird schon Evolution oberhalb des Artniveaus als „Makroevolution“ bezeichnet. Synonym werden öfter die Begriffe „intraspezifische Evolution“ und „transspezifische Evolution“ verwendet.

Unter der dritten Gruppe erwähnt WASCHKE die interessante Unterteilung nach *Disziplinen*. Damit ist nach MAYR (1984, 488) gemeint, daß Makroevolution von Paläontologen und vergleichenden Anatomen erforscht wird. WASCHKE (2000) kommentiert: „Makroevolution wäre also ein Bereich, der der experimentellen Forschung nicht zugänglich ist.“ In diesem Sinne war laut WASCHKE auch der Begriff „Makroevolution“ von PHILIPTSCHENKO eingeführt worden (s.o.), „um zu verdeutlichen, dass es neben der Ebene der Gene, die methodisch exakt erforscht werden konnte und die Phänomene einschließlich der Artbildung erklären kann (‘Mikroevolution’) einen Bereich gibt, der so nicht erforscht werden kann (‘Makroevolution’)“. Ähnlich stellt FEHRER (2000) in einem Kommentar zu LEIGH (1999) und CARROLL (2000) fest: „Phänomene im großen Maßstab werden daher fast ausschließlich historisch, also als singuläre Ereignisse betrachtet.“ Das heißt: Makroevolution bewegt sich außerhalb des experimentell zugänglichen Bereichs.

Bemerkenswert erscheint mir auch die Unterteilung nach *Forschungsbereichen*. FUTUYMA (1998, 677) stellt z. B. die Fragen, wie komplexe, funktionell integrierte Systeme evolviert sind, ob es Trends in der Evolution gebe und wie sie erklärt werden können. Mit solchen Fragen wird offenbar die Option besonderer Mechanismen für Makroevolution offengehalten.

Neben diesen von WASCHKE beschriebenen Unterscheidungskriterien gibt es aber auch noch eine weitere Möglichkeit, Mikroevolution und Makroevolution zu unterscheiden, nämlich indem man beiden Begriffen verschiedene *Fragestellungen* bzw. *Erklärungsprobleme* zuordnet. Kurz:

Mikroevolution: Wie werden *vorhandene* Konstruktionen der Lebewesen optimiert?

Makroevolution: Wie entstehen Konstruktionen *erst-mals – de novo*? Auf diese Unterscheidung werden wir weiter unten zurückkommen.

Vor dem Hintergrund unterschiedlicher Verständnisse ist eine möglichst klar gefaßte Definition dieses Begriffes und eine Begründung für die gewählte Definition unerlässlich. *Die Wahl der Definition impliziert nämlich eine*

Vorentscheidung in kontroversen Fragen zur Evolution der Lebewesen und ihrer Mechanismen. Damit ist folgendes gemeint: Hält man die Unterscheidung der Begriffe Mikroevolution und Makroevolution für fehl am Platz (2. Gruppe) oder versteht man sie nur im o. g. deskriptiven Sinne (3. Gruppe), besteht die Tendenz, die Mechanismenfrage für Evolution insgesamt als im Wesentlichen gelöst zu betrachten. Denn Variationsmechanismen sind bekannt und experimentell vielfach nachgewiesen, auch Prozesse der Artbildung können plausibel gemacht werden. Hält man nun weiter (wie das meistens der Fall ist) Evolution als Gesamtablauf der Geschichte des Lebens für eine Tatsache, ist es nur noch ein kurzer Schritt, auch die bekannten Variationsmechanismen als ausreichend für die Erklärung der Evolution *aller Lebewesen* zu betrachten.

Betrachtet man jedoch die experimentell belegten Variationsprozesse für nicht ausreichend, um die Entstehung von evolutionär Neuem zu erklären, stellt sich im Sinne der 1. Gruppe die Frage, ob dafür besondere Vorgänge postuliert werden müssen, die noch zu entdecken sind. Dann aber stellt sich auch die Frage der Evolutionskritiker, *ob es solche Mechanismen überhaupt gibt*. Eine ergebnisoffene Forschung muß diese Option in Betracht ziehen.

Man könnte auch sagen, daß Vertreter der Gruppe 2 sich die Frage zu einfach machen, wenn sie die bekannten Variationsmechanismen deswegen als ausreichend zum Verständnis der Entstehung von Neuem betrachten, weil es nur *einen* Evolutionsmechanismus gäbe oder weil man keine anderen kenne. Ob dem aber so ist, ist ja gerade offen, daher wirkt die Position der Gruppe 2 willkürlich bzw. wie ein Ausweichen vor den entscheidenden Fragen nach dem Mechanismen des evolutionären Wandels.

Beim Streit um das Begriffpaar Mikroevolution und Makroevolution geht es also letztlich um die Reichweite der bekannten Evolutionsfaktoren (verschiedene Typen von Mutationen, Selektion, Gendrift usw.) und darum, ob sich aufgrund empirischer Befunde Grenzen der Evolutionsfähigkeit der Lebewesen abzeichnen bzw. ggf. wie eng diese Grenzen sind.

Plädoyer für einen qualitativen Unterschied zwischen Mikroevolution und Makroevolution

Im folgenden werde ich dafür plädieren, Mikroevolution und Makroevolution *qualitativ* zu unterscheiden und Gründe für diese Unterscheidung diskutieren. Der Unterschied zwischen Mikroevolution und Makroevolution soll also *nicht an Taxongrenzen* oder mittels anderer formaler bzw. bloß deskriptiver Kriterien festgemacht werden, sondern soll sich an *Qualitäten* orientieren. Der Unterschied soll auch nicht an verschiedenen *Mechanismen* im Sinne der ersten o.g. Gruppe festgemacht werden, denn die Frage ist offen, ob es überhaupt wesentlich andere als die bisher bekannten Mechanismen gibt, die gegenwärtige Erklärungsdefizite in der Mechanismenfrage ausfüllen können. Vielmehr geht es um einen *Unterschied zwischen*

Mikroevolution

Variationsvorgänge
Optimierungen
Spezialisierungen
Überlebensstrategien

Makroevolution

Neu-Konstruktion
Entstehung der
Baupläne

Tab. 1: Kurzcharakterisierungen von Mikroevolution und Makroevolution.

den zu lösenden Problemen: In zwei Schlagworten ausgedrückt: Variation oder Konstruktion. Daher soll in Anlehnung an JUNKER & SCHERER (2001) definiert werden:

Mikroevolution: Variationsvorgänge auf der Basis bereits vorhandener Konstruktionen.

Durch Mikroevolution werden demnach *Optimierungsprobleme* gelöst.

Makroevolution: Entstehung neuer Konstruktionen oder ein grundlegender Umbau, der zu völlig neuen Funktionen und letztlich zu neuen Bauplänen führt (vgl. Tab. 1).

Durch Makroevolution werden demnach *Konstruktionsprobleme* gelöst.

Diese kurzen Definitionen sollen nachfolgend erläutert werden.

Charakterisierungen von „Mikroevolution“. Mikroevolution umfaßt *Spezialisierungen* an besondere Umweltbedingungen, *Optimierungen* einzelner Merkmale oder auch *Rückbildungen*. Man könnte Mikroevolution als „*Variation eines Themas*“ beschreiben oder als „*Überlebensstrategien*“ charakterisieren. Eine Konsequenz dieser Definition ist, daß auch *Artbildung* in den mikroevolutiven Bereich fällt.

Optimierungen sind als Spezialisierungen eines variablen Merkmals zu verstehen. Beispielweise wurden Getreide züchterisch auf möglichst großen Ertrag hin optimiert. Optimierungen gehen erfahrungsgemäß oft auf Kosten anderer Fähigkeiten und sind relativ zur jeweiligen Umwelt zu beurteilen und nicht als Verbesserungen einer zuvor unvollkommenen Struktur zu verstehen. Wichtig ist, daß einer Optimierung immer ein funktionsfähiges System zugrunde liegt, das über zufällige Variation der Systemparameter an vorgegebene Kriterien angepaßt wird (RAMMERSTORFER 2003; vgl. die evolutionsstrategischen Experimente von RECHENBERG [1994] oder auch die Simulation der Augenevolution von NILSSON & PELGER [1994]; siehe dazu weiter unten).

Ein Vergleich aus der Technik kann den Unterschied zwischen Optimierung und Konstruktion verdeutlichen (aus RAMMERSTORFER 2003a): „Optimiert man z.B. eine Brücke nach bestimmten Kriterien wie max. Stabilität bei größtmöglicher Kapazität und geringsten Materialkosten etc., wird die Evolutionsstrategie eine entsprechende Adaption des *vorgegebenen Bauplans* vornehmen. Dass aber womöglich eine Untertunnelung des Flusses klüger wäre, wird ein Mutations-Selektionsprinzip nicht 'erkennen'.

Selbst wenn man dem Optimierungsprogramm jede denkbare Freiheit in Bezug auf den Bauplan geben würde, könnte kein Tunnel entstehen. Denn: Was für einen 'Selektionsvorteil' könnte ein erster Schritt zu einem Tunnel bringen?“ Die Evolutionsstrategien in technischen Systemen sind den darwinschen Mechanismen nachempfunden. Die kreative Tätigkeit der Ingenieure wird damit aber nicht überflüssig. Vielmehr können erst auf deren Basis die Optimierungsprozesse aufbauen, bei welchen Computerprogramme nützlich sind, die mit dem Trial and Error-Verfahren arbeiten. Das Beispiel macht deutlich, daß eine Unterscheidung von Mikroevolution und Makroevolution sinnvoll ist und worin der Unterschied im Kern liegt.

Der Begriff „*Feinabstimmung*“ zur Charakterisierung von Mikroevolution ist zwar durchaus auch treffend, erfaßt aber nur einen Teilaspekt. Denn es sind auch alle Vorgänge mikroevolutiv, die zur *Ausprägung genetisch bereits angelegter Information* führen, z. B. wenn durch Umweltreize bestimmte Erbanlagen aktiviert werden. Ein Beispiel: Studien an Stichlingen zeigen, daß nur wenige Veränderungen an einigen bestimmten Stellen im Erbgut der Fische genügen, um größere Veränderungen im Aussehen zu verursachen, z. B. die Ausprägung von knöchernen Panzerplatten und Bauchstacheln (CRESKO et al. 2004). Die Untersuchungen deuten darauf hin, daß es ein fein abgestimmtes Netz von genetischen Programmen gibt, die durch einige wenige „Schaltergene“ gesteuert werden. Die Herkunft der Bauteile wird durch diese Befunde jedoch nicht erklärt (vgl. WINKLER 2005a).

Das Ausloten der Reichweite der Variationsprozesse bedeutet zugleich, das Variationspotential der Stammformen heutiger Arten herauszufinden. Wir kommen darauf weiter unten unter dem Begriff „Polyvalenz“ zurück.

Charakterisierungen von „Makroevolution“. Hier ist eine möglichst genaue Bestimmung dessen erforderlich, was unter „neuen Konstruktionen“ bzw. einem „grundlegenden Umbau“ zu verstehen ist, und eine quantitative Charakterisierung ist erstrebenswert. Ein Beispiel soll den Unterschied zwischen Mikro- und Makroevolution illustrieren: Mikroevolution wäre die Variation der Form des Hornschnabels von Vögeln (Abb. 1). Ein Vogelschnabel kann kurz und dick sein (gut zum Knacken harter Kerne), er kann aber auch fein und lang sein (was z. B. gut für das Stochern nach Insekten in Baumrinden ist). Makroevolution dagegen ist die *erstmalige* Entstehung des Hornschnabels von Vögeln aus einem bezahnten Kiefer eines Vorläuferreptils (wobei das genetische Potential für die Ausbildung des Schnabels auch nicht *latent* zuvor schon vorhanden war). Dabei wären in mehrfacher Hinsicht Umbauten erforderlich, die mit bloßen Variationen (dicker, dünner, länger, kürzer) nicht zu erreichen sind. Außerdem kann ein Hornschnabel deutlich andere Funktionen ausüben als ein bezahnter Kiefer. Ein Hornschnabel ist aus anderem Material als Zähne aufgebaut; die Muskulatur muß angepaßt sein, das Verhalten (Nahrungserwerb, Freßbewegungen) muß entsprechend abgestimmt sein, die Integration des Schnabels im Schädel ist anders als bei einem Zahnkiefer usw.



Abb. 1: Mikroevolutive Variation bei den Schnäbeln und Gefiederfärbungen bei einigen Darwinfinken. (Aus JUNKER & SCHERER 2001)

Ein zweites Beispiel: Der Ersatz von Schwingkölbchen eines Zweiflüglers durch ein zweites Flügelpaar durch eine homeotische Mutation ist Mikroevolution, weil auf vorhandenes Potential zurückgegriffen wird (den Bauplan „Flügel“ gab es schon vor dieser Mutation). Makroevolution wäre die *erstmalige* Entstehung eines häutigen Insektenflügels mit dem dazu notwendigen Bewegungsapparat.

Irreduzible Komplexität. Der „springende Punkt“ ist der Erwerb einer grundsätzlich neuen Funktion. Um neue Funktionen ausüben zu können, ist nach allem, was man über lebende Systeme weiß, das *Zusammenwirken mehrerer Bestandteile* erforderlich. Diese Bestandteile mag es zuvor bereits in anderen Funktionszusammenhängen schon gegeben haben, aber ihre neue und anders abgestimmte Konstellation ermöglicht eine neue Funktion. Michael BEHE (1996) hat in diesem Zusammenhang den Begriff der „**irreduziblen Komplexität**“ in die Diskussion eingeführt. Ein System ist nach BEHE irreduzibel komplex, wenn es notwendigerweise aus mehreren fein aufeinander abgestimmten, interagierenden Teilen besteht, die für eine bestimmte Funktion benötigt werden, so daß die Entfernung eines *beliebigen* Teils die Funktion *restlos* zerstört (zur Diskussion von Kritik siehe JUNKER 2005a). Der Aufbau irreduzibel komplexer Systeme erfordert demnach mehrere aufeinander abgestimmte Veränderungen oder Innovationen, die *gleichzeitig* auftreten müssen. Ein solches Ereignis wäre zweifellos ein makroevolutiver Schritt, doch ist dergleichen experimentell nicht demonstriert worden und es gibt dafür auch keine theoretischen Modelle (vgl. JUNKER 2005a).

Ein Nachteil des Konzepts der irreduziblen Komplexität ist allerdings, daß es im strengen Sinne nur auf klar

abgrenzbare und überschaubare molekulare Systeme angewendet werden kann. Die Argumentation mit irreduzibler Komplexität greift zwar prinzipiell auf allen Ebenen der Organisation der Lebewesen; höhere organismische Organisationsniveaus sind aber viel schwerer zu durchschauen, womit der eindeutige Nachweis von irreduzibler Komplexität schwieriger wird. Dementsprechend ist eine Quantifizierung von Makroevolution bisher auch nur im vergleichsweise einfacheren biochemischen Bereich möglich. Dort sind die Systeme noch am ehesten durchschaubar und es können minimal nötige Schritte von einem selektionspositiven Zustand zu einem anderen mit neuer Funktion abgeschätzt werden. SCHERER (1995) hat zu diesem Zweck den Begriff „**Basisfunktionszustand**“ eingeführt, den er wie folgt definiert: „Zwei Basisfunktionszustände sind gegeben, wenn der postulierte Übergang zwischen ihnen nicht mehr in weitere selektionspositive Zwischenstufen unterteilt werden kann“ (SCHERER 1995, 86). SCHERER diskutiert als konkretes Beispiel die hypothetische Evolution einer elektronentransportabhängigen ATP-Bildung aus einem gärenden Bakterium. Im biochemischen Bereich können unter Zugrundelegung von Mutationsraten, großen Zeiträumen und Populationsgrößen quantitative Abschätzungen zur Wahrscheinlichkeit der Überbrückung zweier Basisfunktionszustände durchgeführt werden. SCHERER (1995, 100) kommt zum Schluß, daß unter sehr evolutionsfreundlichen Annahmen zwei Basisfunktionszustände durch nicht mehr als sechs Mutationsschritte getrennt sein dürfen, „damit sie in einer weltweiten Prokaryontenpopulation im Durchschnitt einmal während 4 Millionen Jahren auftreten.“ Nach allen gegenwärtigen biologischen Kenntnissen liegen Basisfunktionszustände um weit mehr als sechs Einzelmutationen auseinander. Ein weiteres Beispiel dieser Art wird in JUNKER & SCHERER (2001, S. 128-134) anhand des Bakterienrotationsmotors diskutiert. Bei genügender Kenntnis der Strukturen und Funktionen der untersuchten Gegenstände ist grundsätzlich eine Quantifizierung von Makroevolution möglich.

Nach bisheriger Kenntnis erfordert der Erwerb neuer biologischer Apparate (mit neuen Funktionen, die hypothetische Vorläuferformen noch nicht hatten) eine größere Anzahl von Mutationen, die *in einer einzigen Generation* und *aufeinander abgestimmt* eintreten müßten (vgl. „irreduzible Komplexität“, s. o.). Kennzeichnend für einen makroevolutionären Übergang ist die *Notwendigkeit vieler unabhängiger zusammenpassender Änderungen*, die ablaufen müssen, um eine neue funktionsfähige Struktur zu erhalten. Dafür aber gibt es bislang keine experimentellen Belege, und theoretische Modelle sind gewöhnlich nur vage formuliert und basieren auf zu stark vereinfachenden Vorstellungen über den untersuchten Gegenstand (s. u.).

Die hier aufgestellte Behauptung, daß es (aufgrund verschiedener zu lösender Probleme) einen *qualitativen* Unterschied zwischen Mikroevolution und Makroevolution gibt, muß sich durch die weitere Forschung bewähren. Nötig ist einerseits ein vertieftes Verständnis von Struktur und Funktion und andererseits weitere Kenntnisse über Variationsmechanismen. Ziel muß sein, die Kluft

zwischen zwei Basisfunktionszuständen quantitativ genauer zu bestimmen, als dies bisher möglich ist. Auf dieser Basis kann dann die Leistungsfähigkeit der Variationsmechanismen in konkreten Fällen exakter als bisher eingeschätzt werden.

Schluß von Mikroevolution auf Makroevolution.

Nach gegenwärtigem Wissensstand kann nicht von der Realität mikroevolutiver Vorgänge auf die Möglichkeit einer Makroevolution extrapoliert werden. Das wird einsichtig, wenn man sich beispielsweise klarmacht: Man kann aus der *Variation* der Vogelschnabel-Formen nicht schließen, daß sie zuvor durch einen Umbau aus einem bezahnten Kiefer hervorgegangen sind. Oder: Der Erwerb von Antibiotikaresistenz bei Bakterien liefert kein Modell für die Entstehung ihrer komplexen Apparate wie etwa des Rotationsmotors usw. Oder: Der Ersatz von Schwingkölbchen eines Zweiflüglers durch ein zweites Flügelpaar infolge einer homeotischen Mutation bedeutet zwar einen auffälligen Gestaltwandel, liefert aber keine Anhaltspunkte dafür, wie erstmals ein häutiger Insektenflügel mit dem dazu notwendigen Bewegungsapparat entstanden ist.

Allgemein gesagt: Wenn wir verstehen, wie *vorhandene* Konstruktionen variiert oder spezialisiert werden können, wissen wir damit noch nichts darüber, wie diese erstmals entstanden sind. Durch Mikroevolution können *Anpassungs- oder Optimierungsprobleme* gelöst werden, Makroevolution dagegen erfordert die Lösung des *Konstruktionsproblems*.

Unschärfe Abgrenzung? Wie im Beispiel des Vogelschnabels ist in der überwiegenden Zahl der Fälle sofort erkennbar, ob eine Änderung von einem Zustand A zu einem Zustand B mikroevolutiver oder makroevolutiver Art ist. Andererseits gibt es auch Beispiele, bei denen die Abgrenzung schwieriger oder ohne genauere Untersuchung unmöglich ist. Ist beispielsweise der Erwerb einer neuen enzymatischen Funktion eines Proteins Mikro- oder Makroevolution? Ist der Erwerb einer Giftresistenz bereits Makroevolution? Zur Beantwortung sind genauere Kenntnisse über Stoffwechsel und Genetik erforderlich, um die betreffende Änderung realistisch beurteilen zu können. Hier müssen Einzelfallstudien Klarheit verschaffen.

Solche Beispiele von „Grauzonen“ zwischen Mikro- und Makroevolution stellen jedoch die unzweifelhaften Beispiele einer klaren Unterscheidbarkeit von Mikro- und Makroevolution nicht in Frage. Wenn auch eine Abgrenzung der beiden Begriffe (noch?) nicht in jeder Hinsicht und in jedem Einzelfall scharf vorgenommen werden kann – häufig aufgrund noch nicht genügend erforschter Zusammenhänge –, ist eine Unterscheidung dennoch sinnvoll, da die beiden Begriffe verschiedene zu lösende Probleme repräsentieren.

Fossile Diskontinuitäten. Ein indirektes Argument für einen qualitativen Unterschied von Mikroevolution und Makroevolution liefert der Fossilbericht, der *regelmäßig* markante Diskontinuitäten aufweist, am auffälligsten an

der Präkambrium-Kambrium-Grenze (VALENTINE 2004). Selbst wenn die Summierung beobachtbarer evolutionärer Prozesse die Entstehung neuer Baupläne theoretisch ermöglichen könnte, bliebe dennoch die Frage, ob diese Prozesse in vergleichsweise kurzer Zeit verschiedenste Grundbaupläne der Tierwelt hervorbringen könnten. Man muß hier bedenken, daß nach dem Fossilbericht die größten je bekannten Bauplanunterschiede sich innerhalb von 5-10 Millionen Jahren etablieren konnten² und daß die nachfolgenden Veränderungen vom Kambrium bis zur Gegenwart *vergleichsweise* geringfügiger waren.

Diskontinuitäten gibt es auch in den jüngeren Schichten regelmäßig, wenn auch nicht mehr so markant wie an der Präkambrium/Kambrium-Grenze. Sie liefern einen Hinweis darauf, daß die Entstehung neuer Baupläne Prozesse erfordert, die über die bekannten Variationsmechanismen hinausgehen. Auch von daher wird also nahegelegt, eine qualitative Trennung zwischen Mikro- und Makroevolution ins Auge zu fassen. Ein Formenkontinuum im Fossilbericht würde dagegen in die andere Richtung deuten. Inwieweit Mechanismen bekannt sind, die doch eine Diskontinuität nahelegen könnten, wird im Abschnitt „Mechanismen für Makroevolution“ diskutiert.

Argumente für die Gleichsetzung beider Begriffe

Viel Mikroevolution = Makroevolution? Eingangs wurde die Gruppe von Forschern erwähnt, die einen grundlegenden Unterschied zwischen Mikro- und Makroevolution bestreitet. Häufig wird argumentiert: Was in kurzer Zeit nicht abläuft, könne in langen Zeiträumen möglich sein. Viel Mikroevolution ergäbe zwangsläufig Makroevolution. Dies ist jedoch kein substantielles Argument. Die qualitative Gleichsetzung beider Begriffe läßt die Tatsache unberücksichtigt, daß mit ihnen ganz verschiedene Fragestellungen verbunden sind. Der Zeitfaktor hilft hier nicht, denn lang anhaltende Optimierung oder Spezialisierung führt nicht zu Neukonstruktion; das ist keine Frage des zur Verfügung stehenden Zeitraums. Beispielsweise gibt noch so viel Variation des Vogelschnabels keinerlei Hinweise darauf, wie dieser entstanden (bzw. umgebildet worden) ist. Die zur Verfügung stehende Zeit ist keine Begründung für die Möglichkeit von Makroevolution, sondern allenfalls eine notwendige Voraussetzung.

In diesem Zusammenhang sei auch auf das „Gesetz der rekurrenten Variation“ (LÖNNIG 1995) hingewiesen. Es besagt, daß die Zahl der Mutantentypen begrenzt ist und diese verschiedenen Typen (vielfach) wiederholt („rekurrent“) auftreten, und ist durch zahlreiche Studien experimentell bestens belegt. Da die Mutationsforschung zugleich keine Hinweise auf die Entstehung neuer Konstruktionen erbracht hat, ist die naheliegende Schlußfolgerung aus dem Gesetz der rekurrenten Variation, daß auch eine zeitliche Extrapolation keinen Schlüssel zum Verständnis der Mechanismen von Makroevolution bietet. Kurz: Die Zeit löst nicht das Konstruktionsproblem der Makroevolution.

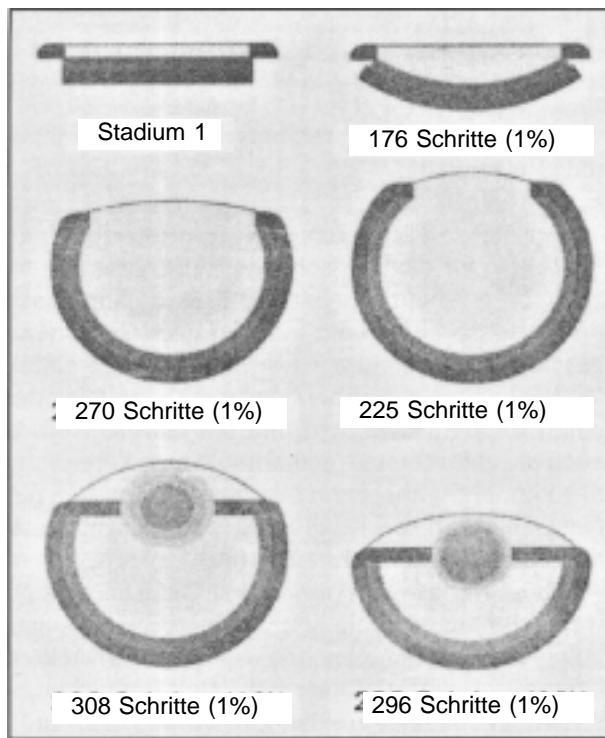


Abb. 2: Einige repräsentative Schritte im Evolutionsmodell von NILSSON & PELGER (1994). Das Anfangsstadium ist eine flache Struktur aus einer lichtempfindlichen Schicht mit einer Pigmentschicht darunter und einer transparenten Schutzschicht darüber. Angegeben ist jeweils die Anzahl der Schritte (bei 1% Änderung je Schritt), die notwendig waren, um die vorliegende Struktur zu erreichen. Die verschiedenen Stadien stammen aus mehreren Versuchsreihen.

Keine Hinweise auf besondere Mechanismen für Makroevolution bekannt. Manchmal wird argumentiert, es gebe keine Hinweise auf besondere Mechanismen für Makroevolution; deshalb sei die Unterscheidung zwischen Mikro- und Makroevolution fehl am Platz. So argumentiert beispielsweise DIEHL (1980, 143): „Da wir bis heute keine Vorgänge kennen, die bedeutende Organisationsumwandlungen plötzlich bewirken - weder aus Kurzzeitexperimenten- noch aus paläontologischen Untersuchungen - müssen wir für die sogenannten 'transspezifischen' Wandlungen dieselben Faktoren, freilich über erheblich längere Zeiträume, verantwortlich machen, wie sie für die Rassen- und Artbildung bekannt geworden sind (Theorie der additiven Typogenese).“ Doch aus der Tatsache, daß keine besonderen Mechanismen für Makroevolution gefunden wurden, könnte auch geschlossen werden, daß Makroevolution gar nicht stattfindet. *Der Unterschied zwischen Mikroevolution und Makroevolution ist nicht unbedingt ein Unterschied zwischen den jeweils erforderlichen Mechanismen, sondern ein Unterschied zwischen den zu lösenden Problemen (Variation bzw. Konstruktion).* Die Tatsache, daß keine besonderen Makroevolutionsmechanismen gefunden wurden, kann also nicht als Beleg oder Hinweis dafür gewertet werden, daß für Makroevolution mikroevolutive Vorgänge ausreichend sind. (An diesem Punkt wird dann oft argumentiert, daß die Reali-

tät einer Makroevolution durch die Paläontologie oder die Vergleichende Biologie erwiesen sei. Doch damit wechselt man argumentativ von der Mechanismenfrage zur den indirekten Indizien, oder modern ausgedrückt vom „process“ zum „pattern“. Doch weder die Paläontologie noch die Vergleichende Biologie liefern einen Prozeß oder Hinweis auf Mechanismen.)

Die Anwendung des in der Naturwissenschaft gebräuchlichen **Aktualitätsprinzips** („gegenwärtige Vorgänge liefern den Schlüssel zum Verständnis für Vorgänge in der Vergangenheit“) läßt nur den Schluß zu, daß evolutionäre Vorgänge auch früher im mikroevolutiven Rahmen verlaufen sind, und stellt sicher ebenfalls kein Argument für die Gleichsetzung von Mikroevolution und Makroevolution dar.

Makroevolution simuliert? NILSSON & PELGER (1994) veröffentlichten eine Computersimulation zur Entstehung des Linsenauges, die große Beachtung fand und häufig zitiert wird. Der simulierte Vorgang hat *in der realen Biologie* eindeutig eine makroevolutive Dimension. Die Autoren kommen Schluß, daß die Entwicklung eines Linsenauges problemlos denkbar sei.

Doch diese Simulation erklärt nicht das, was sie vorgibt. Zum einen handelt es sich um eine Veränderung eines bereits funktionsfähigen Systems im Sinne einer technischen Optimierung. Die Autoren mußten eine lichtempfindliche Fläche (die spätere Netzhaut) ebenso vorgeben, wie eine Schutzhaut (die spätere Hornhaut) und eine lichtdurchlässige Schicht (die spätere Linse) (Abb. 2). Außerdem war natürlich der biochemische Sehapparat von Anfang an erforderlich. Eine bereits relativ komplexe Struktur zu *optimieren* ist ein grundlegend anderes Problem als eine solche Struktur erstmals zu *entwerfen*.

Zum anderen wird das Modell von NILSSON & PELGER der biologischen Realität des Baus des Linsenauges in keiner Weise gerecht. HANSEN (2003, 83f.) kritisiert an diesem Modell, es werde vorausgesetzt, daß genetische Variation bei bestimmten Merkmalen wie Größe, Form und optische Eigenschaften der beteiligten Gewebe unabhängig von der Variation anderer Merkmale und vom übrigen Organismus sei. Es gehe weiter davon aus, daß eine kontinuierliche Variation vom anfänglichen Flachauge bis zum finalen komplexen Auge *Schritt für Schritt* selektiv bewertet werde. Das Modell sei daher mit der Evolution eines eindimensionalen quantitativen Merkmals mit unbegrenzter Variabilität vergleichbar, so als ob das Auge wie ein einzelnes Merkmal evolviere könne. Dies aber sei in Bezug auf die Evolvierbarkeit des Linsenauges alles andere als eine pessimistische Annahme, wie NILSSON & PELGER behaupten. Ein so komplexes Organ wie das Auge kann mit einem derart einfachen eindimensional variierbaren Merkmal keinesfalls verglichen werden. Die Unabhängigkeit der Variation der einzelnen Elemente des Auges voneinander und vom Rest des Organismus ist nämlich eine ausgesprochen unrealistische Annahme. Das heißt: Der Komplexität und Vernetztheit von organismischen Bauplänen wird in der NILSSON-PELGERschen Computersimulation nicht einmal entfernt Rechnung getragen; solche Modellrechnungen sind daher gemessen an

der heute bekannten biologischen Realität unangemessen, ja sie sind im Grunde genommen irrelevant.

Mechanismen für Makroevolution

Im folgenden sollen in Kurzform einige Vorschläge zur Überwindung der Hürde Makroevolution vorgestellt werden.

Evolution der Homeobox-Gene. Eine Sonderstellung innerhalb des Genoms aller eukaryotischen Lebensformen nehmen die sog. Homeobox-Gene während der Embryonalentwicklung ein. Sie liefern Informationen für Proteine, welche die Transkription (Übersetzung der DNS) anderer Genkomplexe regulieren. Die Homeobox-Gene stehen häufig am Anfang einer ganzen Regulationskaskade zahlreicher anderer Gene. Mutationen der Homeobox-Gene können daher weitreichende Folgen haben, da komplette nachgeschaltete Entwicklungsvorgänge ab- oder auch wieder angeschaltet oder falsche Organe ausgeprägt werden können (z. B. Antennen anstelle von Beinen bei der Fruchtfliege *Drosophila*; Abb. 3). Das Ausmaß, mit dem Homeobox-Gene bzw. deren Mutation in die Steuerung komplexer Zusammenhänge eingreifen können, veranlaßte bald nach ihrer Entdeckung Spekulationen über ihr evolutives Potential. Doch das bloße An- oder Abschalten *vorhandener Strukturen* in verschiedenen Zusammenhängen hilft bei der Frage der Makroevolution nicht entscheidend weiter. Homeobox-Gene sind nur ein kleiner Teil des Bauplans einer komplexen Struktur. Ihre Aktivierung ruft einen bestimmten morphologischen Bauplan, ein genetisches Modul, ab. Die *Entstehung der Module* (seien es Antennen, Flügel, Mundwerkzeuge, Beine etc.) bleibt bei den Betrachtungen über die Homeobox-Gene unberührt (WINKLER 2005b).

Evo-Devo. Unter dem Kürzel „Evo-Devo“ wird ein neuer Zweig der Evolutionsforschung zusammengefaßt, der seit den 1990er Jahren stark an Bedeutung gewonnen hat. Es geht dabei darum, *Evolutionforschung* und Erkenntnisse aus der Entwicklungsbiologie (*development*, Embryogeneseforschung) zusammenzubringen. Zwei Entwicklungen in der Forschung gaben diesem Arbeitszweig Auftrieb: Zum einen nährte die Entdeckung von „Schaltergenen“, die einander in der ontogenetischen (individuellen) Entwicklung *sehr verschiedener Organismen* sehr ähnlich sind (Hox-Gene, s.o.), die Hoffnung, daß durch geringfügige Änderungen dieser Gene makroevolutionäre Schritte möglich sein könnten. Die Sequenzierungen ganzer Genome hatte zudem das überraschende Ergebnis erbracht, daß die Organismen genetisch nicht so verschieden sind, wie aufgrund der Morphologie vermutet worden war. Das läßt vermuten, daß die Unterschiede (vor allem auch) darin liegen, *wie die Gene benutzt bzw. reguliert werden*. Könnte hier ein Schlüssel für Makroevolution liegen?

Zum anderen stellte sich mehr und mehr heraus, daß die Ontogenesen der Arten doch sehr viel unterschiedlicher sind, als lange Zeit im Sinne der Biogenetischen

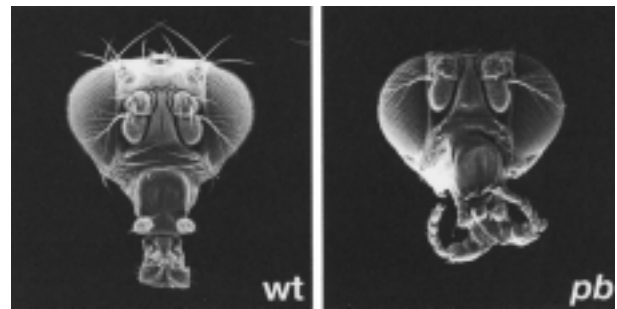


Abb. 3: Phänotypischer Vergleich des Wildtyps (wt) der Fruchtfliege (*Drosophila melanogaster*) mit einer proboscipedia (pb) Verlustmutante. Teile der Mundwerkzeuge sind zu Beinen umgewandelt. (Aus HUGHES & KAUFMAN 2002)

Grundregel angenommen worden war. Daher geht man mittlerweile davon aus, daß es keine besonders konservativen embryonalen Stadien gibt, sondern daß alle Stadien gleichermaßen „evolutionsfähig“ sind (RICHARDSON et al. 1997). Auch aus diesem Grunde wird der Embryonalentwicklung neuerdings eine Schlüsselrolle für makroevolutionäre Ereignisse zugebilligt. Besonders Änderungen in der *frühen* Ontogenese sollen evolutionär bedeutsame Änderungen hervorrufen. Allerdings war bislang angenommen worden, daß Mutationen in der frühen Embryogenese besonders leicht zu schwerwiegenden Funktionsausfällen führen und daher sehr problematisch sind.

Die Kenntnis von entwicklungsrelevanten Genen, die eine große Ähnlichkeit bei den unterschiedlichsten Arten aufweisen, vermittelt allerdings keinen Schlüssel zum Verständnis der *Mechanismen* ihrer Evolution. Auch ihr Einsatz in verschiedenen Funktionszusammenhängen bei verschiedenen Organismen ist damit nicht verstanden. Mutmaßungen, dies könne durch gene-tinkering (s. o.) bzw. sog. „co-option“ (Einbau ganzer Genkomplexe in neue Funktionszusammenhänge) erfolgt sein, sind bislang weitgehend spekulativ und experimentell nicht nachvollzogen. Wie schon im Falle der Hox-Gene (s. o.) muß hier kritisch angemerkt werden, daß auch das Evo-Devo-Konzept nicht erklärt, wie die vielen *Strukturgene* entstanden sind, die unter der Kontrolle von *Steuergenen* stehen.

Evolutiver Umbau duplizierter Gene. Eines der Probleme bei der Evolution neuer Eigenschaften ist, daß sich komplexe Systeme „im Betrieb“ nur sehr begrenzt umbauen lassen. Denn der langsame evolutive Übergang von einem Protein zu einem anderen wird in der Regel zu Zwischenformen führen, welche gegenüber der Ausgangsform im selektiven Nachteil sind. Daher wurde folgendes Szenario vorgeschlagen (vgl. Abb. 4): Neue Gene mit neuen Funktionen könnten dadurch entstehen, daß Gene zunächst verdoppelt werden (Genduplikation, ein empirisch nachgewiesener Vorgang) und anschließend das eine von ihnen inaktiviert (und dadurch zum Pseudogen) wird, während das andere seine bisherige Aufgabe weiterhin erfüllt. Auch die Inaktivierung ist ein experimentell nachgewiesener Vorgang. Die inaktive Kopie könnte nun nahezu beliebig umgebaut werden. Sobald der Umbau abgeschlossen ist, kann das Gen wieder ange-

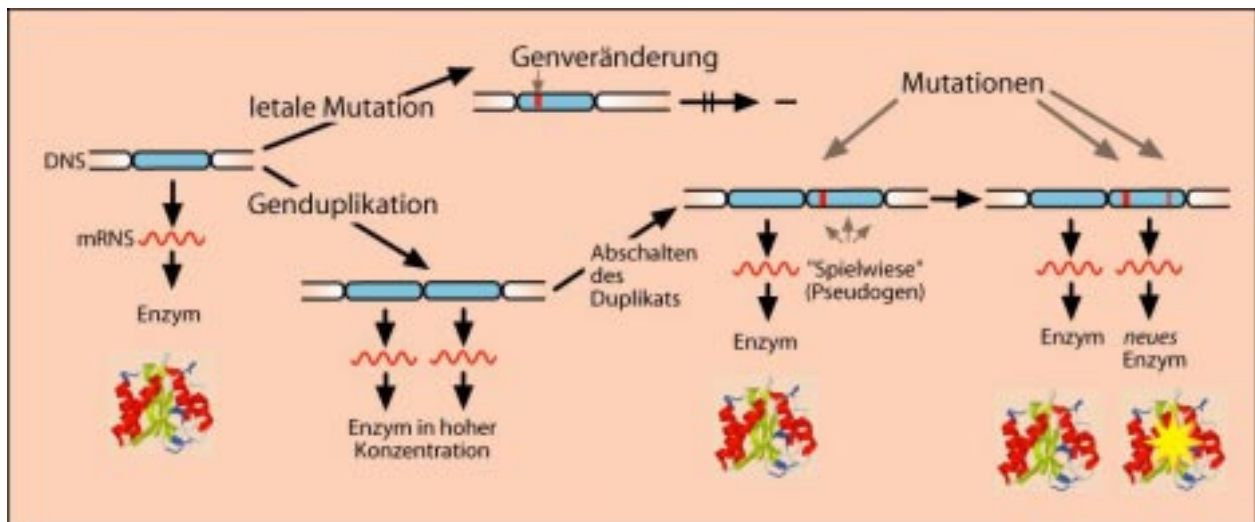


Abb. 4: Genduplikation und Stilllegung des duplizierten Gens. In verschiedenen Genomen hat man stillgelegte Gene mit Ähnlichkeiten zu funktionalen Genen gefunden, die durch Genduplikation entstanden sein könnten. Sie werden als Pseudogene bezeichnet. Nach der Verdopplung eines Gens kann die Zelle ohne Verlust der ursprünglichen Funktion beliebige Veränderungen in der reprimierten Kopie verkraften. Weil das Gen nicht in ein Protein übersetzt wird, sind alle entstehenden Mutationen vorerst neutral. Nach einer Reihe von Mutationen könnte das Gen wieder angeschaltet werden und dann eine neue Funktion ausüben. Im Text wird diese Vorstellung kritisiert (Aus JUNKER & SCHERER 2001)

schaltet werden, und auf einmal scheint ein Evolutionssprung stattzufinden: Viele (vorher akkumulierte) Mutationen werden nun auf einen Schlag wirksam. Wenn sich dieser Vorgang nun vielfach parallel im Genom ereignet, könnte es sogar zu evolutionären Innovationen kommen. Die vorübergehende Inaktivierung ist notwendig, weil das Gen während des Umbaus nicht der Selektion preisgegeben werden darf.

Daß durch dieses Szenario tatsächlich neue Funktionen entstehen können, ist experimentell nicht nachgewiesen. Aber auch theoretisch ist dieser Weg extrem unwahrscheinlich: Denn während die Selektion im stillgelegten Pseudogen ausgeschaltet ist, sammeln diese stillen Gene nicht nur positive Mutationen (für eine zukünftige neue Funktion), sondern weit mehr schädliche Mutationen an. Schon dadurch ist die Chance, daß auf diesem Weg eine neue Funktion auftreten kann, praktisch null. Das Wieder-Einschalten solcher Gene ist darüber hinaus im allgemeinen unwahrscheinlich und zum „richtigen“ Zeitpunkt (wenn die Information für ein neues Protein fertig ist) noch unwahrscheinlicher (JUNKER & SCHERER 2001, 126-127). Schließlich kann es für den Umbau stillgelegter Gene, die nicht der Selektion ausgesetzt wird, keine Zielvorgabe geben.

Außer diesen theoretischen Betrachtungen sprechen aber auch experimentelle Befunde gegen die Pseudogen-theorie „Abschalten – Umbau – Einschalten“. WINKLER (2004) zeigt am Beispiel der Veränderung der Blütenfarbe der Gattung *Ipomoea* (Familie Windengewächse), daß der experimentelle Befund lautet: „Abschalten - Funktionsverlust - dauerhafter Verlust“. Diese Beobachtung korrespondiert mit Dollos Gesetz, welches besagt, daß Evolution nicht umkehrbar ist. WINKLER (2004) weist darauf hin, daß in der relevanten Literatur als Beispiele für dieses bereits 1890 formulierte Gesetz fast ausnahmslos der Verlust von Merkmalen diskutiert wird.

Evolution durch Exon shuffling. Gene sind in sogenannte Exons und Introns untergliedert. Nur aus den Exons werden die Aminosäuren für die Proteine übersetzt, während die zwischen den Exons eingefügten Introns dafür nicht verwendet werden. Durch zufällige außerplanmäßige Rekombinationsprozesse werden verschiedene Exons gelegentlich auf genetischer Ebene miteinander neu kombiniert („Exon shuffling“). Stellt sich die neue Zusammenstellung als vorteilhaft heraus, dann kann sie von der Selektion weiter optimiert und auf diese Weise ein neues Protein codiert werden. Experimentelle Studien zeigen jedoch, daß dem Exon shuffling enge Grenzen gesetzt sind. Bisher kann man nicht absehen, wie durch solche Vorgänge grundsätzlich neue, funktionale Proteine unter realistischen Bedingungen entstehen können. Diese Mechanismen haben vor allem dann eine Bedeutung, wenn bereits aufeinander abgestimmte Teile zu neuen Kombinationen zusammengefügt werden und so zu einer Quelle biologischer Variabilität werden (JUNKER & SCHERER 2001, 120-123). Hier drängt sich eher die Vorstellung einer „programmierten Variabilität“ auf – übrigens ein Grundkonzept des „Intelligent Design“-Ansatzes, das durch seine explizit teleologische Perspektive Forschung anregt und prüfbar ist (Näheres zum Ansatz des Intelligent Design: JUNKER 2004; RAMMERSTORFER 2003b).

Gen-Tinkering. Die Proteine der Lebewesen bestehen häufig aus ähnlichen Abfolgen von Aminosäuren. Man nennt solche Abschnitte *Motive* oder *Domänen*. Erstaunlicherweise kommen Proteindomänen (und die zugrundeliegenden Genabschnitte) im ganzen Organismenreich immer wieder in ähnlicher oder sogar gleicher Form vor, jedoch oft in ganz unterschiedlichen Funktionszusammenhängen. Wie kam es dazu? F. JACOB vermutete unbekannte evolutive Prozesse, die bestehende Domänen an-

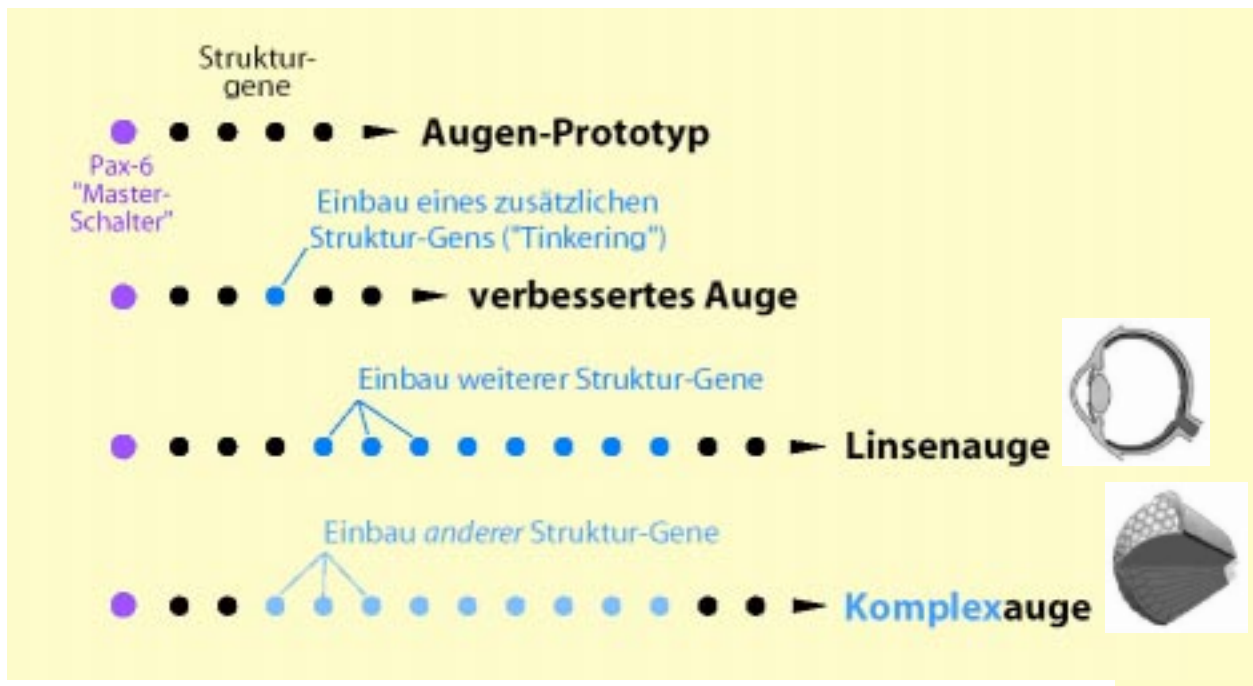


Abb. 5: Stark schematisierte Darstellung des hypothetischen „Gen-Tinkering“ am Beispiel des Auges. Ein Augen-Prototyp wird zunächst als gegeben vorausgesetzt. Die weitere hypothetische evolutive Entwicklung erfolgt durch sukzessive Einfügung weiterer Gene, die unter der Kontrolle des Master-Gens (*pax6*) stehen. Die verschiedenen Augentypen sollen demnach durch unterschiedlichen Einbau untergeordneter Gene entstanden sein. *Pax6* kann daher die Entwicklung verschiedener Augentypen induzieren.

einander „geflickt“ oder Proteine in neue Funktionszusammenhänge eingeschleust haben (vgl. Abb. 5). Diese evolutionär weitgehend hypothetischen Vorgänge werden unter Gen-Tinkering („Flickschusterei“ mit Genen) subsumiert. Bislang gibt es nur wenige direkte Beobachtungen solcher Vorgänge und sie erscheinen vergleichsweise einfach (Überblick bei NEUHAUS 2002). Makroevolution durch Gen-Tinkering belegen die beobachteten Fälle nicht. Eine Einschätzung der evolutiven Möglichkeiten durch Gen-Tinkering ist aufgrund von Datenmangel bislang kaum möglich. Darüber hinaus bleibt die Frage offen, woher Domänen und funktionelle minimale Anfangszustände kommen. Jeder Baustein, der bei einem evolutiven „tinkering“ verwendet wird, muss ja irgendwann einmal entstanden sein. Die Annahme, dass die benötigten Domänen in einem anderen Zusammenhang evolviert seien, verschiebt nur das Problem.

Schlussfolgerungen. Die Mechanismen für Makroevolution können nicht als geklärt gelten. Es wäre ein Euphemismus, wenn man nur von noch bestehenden „Erklärungslücken“ sprechen würde. Denn damit würde suggeriert werden, daß die wesentlichen Fragen geklärt seien. Tatsächlich aber fehlt eine Erklärung für Makroevolution trotz intensivster Bemühungen *vollständig*. Diese Behauptung mag überzogen klingen, doch sie gründet auf experimentellen Befunden. Wenn NEUKAMM & KUTSCHERA (2006) diese an anderer Stelle (JUNKER 2005b) bereits gezogene Schlussfolgerung als „rundheraus falsch“ bezeichnen, müßten sie die vorgenannten Argumente (die in JUNKER [2005b] großenteils auch genannt werden) widerlegen.³ Das tun sie aber nicht, sondern bringen sehr vage, allgemeine, spekulative Betrachtungen, bieten „sto-

ry telling“, das sich den konkreten Details nicht stellt und verweisen auf Befunde, die mit der *Mechanismenfrage* nichts zu tun haben (Befunde aus der Vergleichenden Biologie, cladistische Analysen, ontogenetische Befunde).⁴ Die „enorme Wissensprogression, die im Bereich der Mechanismenforschung zu verzeichnen ist“ (NEUKAMM & KUTSCHERA 2006, 13), liefert eben keine experimentellen Belege für die Mechanismen der Makroevolution (vgl. dazu die Rezension des Buches „The Plausibility of Life“ im Anhang).

Auch manche Evolutionstheoretiker kommen zu ähnlichen Einschätzungen, wenn auch kaum einer eine vollständige Unkenntnis über die Mechanismen der Makroevolution einräumt (was auch mit der Frage der Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution zusammenhängt!). So schreiben JABLONSKI et al. (1997): „The mechanisms underlying the origins of novelties remain poorly understood.“

Grundtypen, Polyvalenz und Makroevolution

Im Rahmen der Grundtypenbiologie wird postuliert, daß die Unterschiede zwischen den Arten, die zum selben Grundtyp gehören, durch mikroevolutive Prozesse etabliert werden konnten. Grundtypen werden wie folgt definiert: „Alle Individuen, die direkt oder indirekt durch Kreuzungen verbunden sind, werden zu einem Grundtyp gerechnet“ (JUNKER & SCHERER 2001, 34). Dabei spielt es keine Rolle, ob die Mischlinge fruchtbar und oder nicht und ob sie im Freiland oder unter Zuchtbedingungen auftreten. Beispielsweise bilden die Entenartigen (mit En-

ten, Gänsen und Schwänen) einen Grundtyp. Detaillierte Ausführungen und ausführliche Beschreibungen zu Grundtypen finden sich in SCHERER (1993). Die Unterschiede zwischen verschiedenen Arten desselben Grundtyps können erheblich sein und ein Ausmaß annehmen, daß sie scheinbar nur durch makroevolutive Veränderungen überbrückt werden können. Hier ist allerdings zu beachten, daß es latente Potenzen und Hinweise auf programmierte Variabilität gibt. Darauf soll abschließend eingegangen werden.

Latente Potenzen. Makroevolutive Veränderungen können unter Umständen vorgetauscht werden, wenn eine Art die Fähigkeit besitzt, bestimmte Merkmale nur bei Bedarf – ausgelöst durch Umweltreize – auszubilden. Die Biologen sprechen von „latenten genetischen Potenzen“ – verborgene Fähigkeiten im Erbgut. Beispielsweise können Wasserflöhe (Daphnien) ihre äußere Form je nach Salzgehalt des Wassers deutlich ändern. Ein anderes bekanntes Beispiel dieser Art ist der Wasser-Hahnenfuß: er hat drei Blattyphen, die je nach Umgebung (Luft, Wasser, Wasseroberfläche) ausgebildet werden. Dies birgt auch ein Potential für Artbildung (vgl. LÖNNIG 1988, 586; JUNKER 1993, 42f.). Beispiele wie dieses sind schon lange bekannt und werden unter „**Modifikationen**“ zusammengefasst. Immer wieder werden bei Lebewesen Fähigkeiten entdeckt, die vorher unbekannt waren und dann quasi als „neue Merkmale“ in Erscheinung treten. Solche Fälle sind keine Beispiele für Makroevolution, denn die betreffenden Merkmale waren vorher bereits im Erbgut vorhanden. Vielmehr sind die Fähigkeit zur Modifikation und latente Potenzen Kennzeichen eines sog. polyvalenten Erbguts der Lebewesen.⁵ Polyvalenz bedeutet „Vielwertigkeit“. Gemeint ist damit eine Vielseitigkeit des Erbguts einer Art oder eines Grundtyps, darüber hinaus aber auch die Fähigkeit zur Variationserzeugung („evolvability“) bzw. programmierte Variabilität. So spricht manches dafür, daß es ein teilweise vorprogrammiertes Mutationsspektrum gibt (vgl. das oben erwähnte „Gesetz der rekurrenten Variation“ [LÖNNIG 1995]). Eine überblicksartige Dokumentation von Hinweisen auf eine Polyvalenz der Stammformen heutiger Arten innerhalb von Grundtypen findet sich im Abschnitt VII.17.3 von JUNKER & SCHERER (2001).

Entwicklungsbiologische Polyvalenz. Es gibt auch Hinweise auf eine *entwicklungsbiologische Polyvalenz*. So gibt es Fälle, in denen nah verwandte Formen (innerhalb derselben Grundtypen oder sogar Gattungen) dieselben Organe oder ontogenetischen Stadien auf verschiedenen ontogenetischen Entwicklungswegen erreichen (HALL 1995; vgl. WELLS & NELSON 1997; vgl. JUNKER 2002, 53f.). Evolutionstheoretisch ist das schwer zu erklären. Das „Polyvalenz-Konzept“ könnte hier insofern wertvoll sein, als es die Frage nach dem *Zweck* einer solchen ontogenetischen Vielseitigkeit nehelegt. Es könnte funktionelle Gründe dafür geben: vielleicht sind manche ontogenetische Entwicklungswege unter bestimmten Umweltbedingungen besser. Solche Zwecke zu suchen ist heuristisch wertvoll.

Potentielle Komplexität. Interessant in diesem Zusammenhang sind Fähigkeiten von Lebewesen, die durch aktuelle Selektionsbedingungen (oder auch durch Selektionsbedingungen ihrer mutmaßlichen Vorfahren) nicht erklärt werden können. Solche Befunde widersprechen allen Ansätzen, die davon ausgehen, daß ein Lebewesen nur sein unmittelbares Überleben sichern muß. Als Erklärung bietet sich hier ebenfalls das Polyvalenz-Konzept an. Zum Polyvalenz-Potential gehören offenbar auch *Programme und Mechanismen*, die angelegte Fähigkeiten *bei Bedarf* zur Entfaltung bringen (vor allem ausgelöst durch Umweltreize; s. o.). Beispielsweise ist bekannt, daß Bakterien unter Streßbedingungen die Mutationsrate erhöhen können, um sich schneller anpassen zu können, und die Mutationen sind in Bereichen konzentriert, wo sie am ehesten zu nützlichen Veränderungen führen. Man hat den Eindruck, als seien Wege der „Anpassung bei Bedarf“ bereits angelegt (HUNTER 2004, 204).

Schlußfolgerungen. Der Nachweis einer potentiellen Komplexität und verschiedener Aspekte von Polyvalenz kann nicht als Hinweis auf die Möglichkeit von Makroevolution gelten. Denn all dies basiert auf fertigen Programmen, deren *Herkunft* durch diese Fähigkeiten und Mechanismen in keiner Weise erklärt wird. Darüber hinaus ist die Existenz von *Variationsprogrammen*, die erst für zukünftige Erfordernisse relevant sein könnten, evolutionstheoretisch gar nicht zu erwarten, da die Evolutionsmechanismen nicht zukunftsorientiert sein können.

Auch Artbildung ist kein Mechanismus für Makroevolution. Es sind zahlreiche empirische Belege dafür bekannt, daß fortgesetzte Artaufspaltungen durch zunehmende Spezialisierung in evolutionäre Sackgassen führen und ein Ausschöpfen und Ausreizen eines Polyvalenz-Potentials bedeuten.

Anhang: Rezension des Buches „The Plausibility of Life. Resolving Darwin's Dilemma“ (KIRSCHNER & GERHART 2005)

Nachfolgende Rezension wird voraussichtlich in ähnlicher Form in der Zeitschrift „*Studium Integrale Journal*“ (Jg. 13, Heft 1, 2006) veröffentlicht. Sie wird hier aufgenommen, da das Buch von KIRSCHNER & GERHART nach Ansicht seiner Autoren Erklärungen für die Mechanismen der Makroevolution liefern soll.

Wenn Biologen glauben, die Mechanismen für Entstehung evolutiver Neuheiten (Makroevolution) oder wenigstens wesentlicher Aspekte davon aufgedeckt zu haben, räumen sie häufig ein, daß Makroevolution *zuvor* ein noch nicht oder jedenfalls nicht befriedigend gelöstes Problem war. So auch Marc KIRSCHNER und John GERHART, denn sie behaupten schon im Untertitel des Buches, „Darwin's Dilemma“ lösen zu können; sie sind sogar der Auffassung, daß erst mit dem Wissen, das Ende des 20. Jahrhunderts bekannt wurde, die Frage nach der Entstehung evolutiver Neuheiten angegangen werden kann. Ihre eigene „Theorie der erleichterten Variation“ („theory of facilitated variation“) verstehen sie nicht als Konkurrenz der Synthetischen Theorie, sondern als deren Ver-

vollständigkeit (S. 29). Ein Unterschied zwischen Mikro- und Makroevolution wird implizit vorausgesetzt, wenn von „novelty“ (z.B. S. xiii) gesprochen wird, die ihre Theorie im Gegensatz zu bisherigen Versuchen erklären könne.

Grundgedanken des Buches

Die Anzahl der Gene des Menschen (22.500) ist viel zu gering, um auf der Ebene des Erbguts dessen Evolution erklären zu können (8, 156). Der Schlüssel müsse daher in den Prozessen liegen, die den Genotyp und den Phänotyp (Erscheinungsbild) miteinander verbinden (12). Entscheidend sei die Art und Weise, wie die Gene *kombiniert* werden (156).

Selektion benötige, um effektiv zu sein, eine vorselektierte Anzahl von Varianten; es komme also auf die *Natur* der Variation an, die sich im Erscheinungsbild des Organismus zeigt (phänotypische Variation). Oder wie ERWIN (2005, 177) in seiner Rezension treffend schreibt: „... *Kirschner and Gerhart clearly feel that natural selection needs some help.*“ Hier sind Mechanismen der *Variationserzeugung* (evolvability) entscheidend (13), Mechanismen einer „erleichterten Variation“, nach welchen die Autoren ihre Theorie benannt haben. Varianten, die der Selektion angeboten werden, müssen sozusagen vorsortiert sein. Diese Mechanismen sind aber auf der *genetischen* Ebene nicht zu finden (13, 27). Da die Synthetische Evolutionstheorie diese Ebene aber im Vordergrund sah, ist sie zur Erklärung der Entstehung der benötigten Variabilität nicht ausreichend (14). Ihr fehle eine „dritte Säule“, um die Möglichkeit des evolutionären Wandels zu erklären. Diese dritte Säule ist eine Theorie darüber, wie genetische Variation bei der Erzeugung von erblicher phänotypischer Variation genutzt wird (14); es geht also um die „Variations-Komponente“ im Evolutionsprozeß (220). Die hauptsächliche Angriffsfläche für erbliche Veränderungen ist die *Regulation* – kleine Änderungen von Merkmalen von Proteinen, RNA und DNA, welche die Zeit, die Umstände und das Ausmaß der Aktivitäten der Prozesse bestimmen (36).

Die Autoren diskutieren drei Kennzeichen von Lebewesen, die eine Evolvierbarkeit und die Entstehung von Neuem ermöglichen bzw. erleichtern sollen:

- Schwache regulatorische Verbindungen („weak regulatory linkage“; Kap. 4),
- exploratives („erforschendes“) Verhalten („exploratory behaviour“, Kap. 5) und
- Modularität und damit zusammenhängend „unsichtbare Anatomie“ (Kompartimentierung, Kap. 6).

Sie gebrauchen ein Bild, um das Zusammenwirken dieser Kennzeichen zu beschreiben: „Statt wie ein betrunkenen Seemann hin und her zu torkeln, verläuft Evolution entlang zehntausender gebahnter Wege, verändert dabei ihre Richtung ohne Anleitung und macht große, kräftige Schritte und vermeidet viele tödliche Hindernisse“ (247).

Die drei genannten Kennzeichen sollen im Folgenden kurz vorgestellt werden.

„*Schwache regulatorische Verbindungen.*“ Da es überraschenderweise nur wenig Gene gibt und die Kernprozesse im Stoffwechsel und in der Vererbung extrem konservativ (d. h. bei verschiedensten Organismen weitgehend identisch) sind, ist anzunehmen, daß Komplexität durch vielfachen Gebrauch und unterschiedliche *Kombination* relativ weniger konservierter Elemente erzeugt wird (109). Zu den Kernprozessen rechnen die Autoren die Mechanismen der Vererbung, die Art der genetischen Codierung, das grundlegende zelluläre Inventar, die subzellulären Komponenten, die wichtigsten Stoffwechelvorgänge und viele grundlegende Prozesse in der Embryonalentwicklung (2). Die unterschiedliche Kombinierbarkeit z. B. von Stoffwechselprozessen wird durch deren leichte und unspezifische Verknüpfbarkeit ermöglicht: *Schwache regulatorische Verbindungen.* Damit ist eine indirekte, anspruchslose, wenig Information beinhaltende Art der regulativen Verknüpfung gemeint, die leicht aufgebrochen und für andere Zwecke neu geknüpft werden kann (111). Das heißt: Steuerungssignale lösen eine Antwort aus, ohne spezifische Information zu vermitteln, wie die Antwort aussehen soll. Beispielsweise ist bei der Regulation des Milchzucker-Abbaus bei Bakterien die Verbindung zwischen Signal (Milchzucker) und Antwort (RNA-Synthese) indirekt und bietet viele Möglichkeiten, die Genregulation zu verändern (118). Die Autoren verweisen zur Veranschaulichung auf *standardisiertes Design* Analogie zur Technik. Diese Situation erlaube ohne viel Aufwand neue Verknüpfungen und damit einhergehende Veränderungen und erleichtere somit den evolutiven Wandel (223).

Exploratives Verhalten. Exploratives Verhalten gibt es in der Ontogenese (Individualentwicklung). Gemeint sind Mechanismen, welche Variation erzeugen, die weitgehend zufällig und sehr wenig determiniert sind, die aber durch äußere Signale in bestimmte Richtungen gesteuert werden (144). Explorative Systeme sind „antwortend“, d. h. sie reagieren auf äußere Signale. Als Beispiele besprechen die Autoren u. a. das Wachstum des Zellskeletts, das Muskelwachstum, das Nervensystem und die Bildung des Blutgefäßsystems. So kann sich das Nervensystem mit wenigen Regeln selbst konstruieren (145). Das Wachstum erfolgt gemäß weniger Regeln, die genaue Ausprägung wird durch Randbedingungen gesteuert. Sind die Randbedingungen verschieden, resultiert ein anderes Ergebnis des Wachstums.

KIRSCHNER & GERHART spekulieren nun, daß durch Abwandlung der Rahmenbedingungen, in denen das explorative Verhalten von Gewebewachstum verläuft, Evolution kanalisiert voranschreiten könne und die Entstehung von Neuem erleichtert würde. Man könnte sagen: Die Variabilität und Selektion explorativer Prozesse in der *Ontogenese* werden bei der Phylogenese „kopiert“. Die Idee ist beispielsweise, daß ein veränderter Knochenbau automatisch auch Veränderungen der explorativ wachsenden Muskeln, Nerven und Blutgefäße zur Folge hat, so daß eine synorganisierte Evolution ablaufen könnte.

„*Unsichtbare Anatomie*“ (*Kompartimentierung*). Als drittes grundlegendes Kennzeichen der Lebewesen, das

Evolution erleichtern soll, diskutieren die Autoren die sogenannte „unsichtbare Anatomie“. Sie meinen damit die äußerlich nicht erkennbare, aber genetisch feststellbare Kompartimentierung der Lebewesen, die in der Embryonalentwicklung entdeckt wurde. Kompartimentierung in Verbindung mit schwachen Verknüpfungen (weak linkage) ermögliche eine relativ unabhängige Spezialisierung in den verschiedenen Körperregionen und entsprechend auch eine weitgehend unabhängige Evolution verschiedener Körperregionen (224). Dies habe auch zur Folge, daß Mutationen, die in einem Kompartiment günstig sind, keine negativen Begleiterscheinungen haben müssen, was bei engerer Verflochtenheit wahrscheinlich wäre (203, vgl. 205, 213).

Kritik

Wie entsteht „Evolvability“? Evolutionsfähigkeit und erleichterte Variation sind in die Zukunft gerichtete Fähigkeiten. Selektion ist aber für zukünftige Bedürfnisse blind. *Wie*, aber auch *warum* sollten solche Fähigkeiten entstehen, wenn Selektion bestenfalls nur gegenwärtige Bedürfnisse befriedigen kann? Welchen *aktuellen* Selektionswert hatten die Veränderungen, die zur Evolvierbarkeit führten? KIRSCHNER & GERHART widmen sich dieser grundlegenden Frage auf zwei Seiten (249-251) im Schlußkapitel ihres Buches, kommen dabei aber über sehr vage Antworten nicht hinaus. Daß die Mechanismen einer erleichterten Evolution *aktuell* für die Flexibilität der Lebewesen nützlich sind, steht außer Frage, doch ist damit nichts über deren Entstehungswege gesagt. Die Theorie der erleichterten Variation hat gerade an diesem für sie so entscheidenden Punkt offene Fragen.

Weiter muß kritisch nachgefragt werden: Welches Ausmaß an Veränderungen ermöglichen die beschriebenen Eigenschaften „schwache Regulationsverknüpfung“, „exploratives Verhalten“ und „unsichtbare Anatomie“, gemessen an empirischen Befunden? Diese Eigenschaften passen gut in ein Konzept polyvalenter Stammformen von Grundtypen und programmierter Variabilität, aber leisten sie mehr als Mikroevolution? Die von KIRSCHNER & GERHART genannten *experimentell* nachvollziehbaren Beispiele von Finkenschnäbeln, Stichlingspanzer und Hämoglobinvarianten sind sehr bescheiden.

Daß die Autoren hierzu mehr versprechen als sie halten können, meinen auch die Rezensenten CHARLESWORTH und ERWIN: „Kirschner and Gerhart do not present any detailed examples of how the properties of developmental systems have actually contributed to the evolution of a major evolutionary novelty“ (CHARLESWORTH 2005). „But with its sometimes troubling limitations, the book falls short of the major new theory that the authors promise in their introduction“ (ERWIN 2005).

Daß explorative (auf Signale antwortende) Wachstumsvorgänge phylogenetisch nutzbar sein könnten, erscheint als bloße vage Hoffnung. Die Frage ist nämlich: Wie werden auf diesem Wege neue Muskelstränge, neue Ansatzstellen usw. kreierte? Das explorative Verhalten erscheint eher als vorgeplantes Verhalten (s.

u.), das den Lebewesen die nötige Flexibilität während der Ontogenese verleiht.

Vergleichend-biologische Argumente statt Mechanismen. Abgesehen von mikroevolutiven Beispielen (s.o.) argumentieren die Autoren im Wesentlichen vergleichend-biologisch. Damit ist beispielsweise folgendes gemeint: Die biochemischen Kernprozesse sind bei allen Lebewesen auffallend ähnlich. Daraus wird geschlossen, daß sie früh in der Evolution entstanden sind. Daraus wird weiter auf einen hypothetischen Ur-Vielzeller geschlossen, der Merkmale besaß, die allen *heute lebenden* Tierstämmen gemeinsam ist. Die Fossilüberlieferung schweigt darüber (58, 196). Oder: Die Unterschiede in den Ontogenesen (Individualentwicklung) und im Erbgut heutiger Arten sollen Auskunft über die evolutiven Abfolgen von Veränderungen im Laufe der Stammesgeschichte geben (237). Vergleichende Studien aber können über *Mechanismen* der hypothetischen Makroevolution – was Inhalt des Buches sein soll – keine Auskunft geben. Im ganzen Buch wird viel Faszinierendes beschrieben, aber fast nichts bezüglich der *Entstehungsmechanismen* erklärt.

Woher kommen die Kernprozesse und die weiteren Bausteine? Die evolutive Herkunft der sehr konservativen biochemischen Kernprozesse liegt völlig im Dunkeln (50, 55). KIRSCHNER & GERHART sprechen von „Wellen der Innovation“ (109, 221); sie könnten ohne Informationsverlust ebensogut von „Schöpfung“ sprechen. Bekannt ist die *Konstanz* dieser Prozesse bei verschiedensten Organismen, *ihre Herkunft ist unbekannt*.

Aber auch der Ursprung der weiteren Bausteine, auf welche die Mechanismen der erleichterten Evolution zurückgreifen können, wird praktisch nicht thematisiert. Wenn die Autoren z. B. leichte Kombinierbarkeit von Bausteinen ansprechen, die evolutionäre Veränderungen durch neue Kombinationen erleichtere oder ermögliche, bleibt die Frage nach deren Entstehung offen. Aber auch die kombinierenden Mechanismen der biochemischen Kernprozesse und der anatomischen Bausteine sind spekulativ und kein Gegenstand von Experimenten, außer bei peripheren Änderungen (Mikroevolution). Man muß beispielsweise fragen: Welcher Austausch von Signalen und welche Veränderung in der Kombination wurde jemals experimentell nachgewiesen? (vgl. dazu NEUHAUS 2002)

Design: intelligent oder illusionär?

Die Autoren stellen im Vorwort fest, daß die Lebewesen Design zu offenbaren scheinen; nichts gleiche ihnen in der unbelebten Welt. Sie meinen allerdings – in Anspielung an den berühmten Uhrenvergleich von William PALEY – bei den Lebewesen seien im Unterschied zu einer Uhr die einzelnen Komponenten nicht exklusiv nur für einen einzigen, bestimmten Zweck gemacht worden. Vielmehr gebe es bei ihnen vielfachen und unterschiedlichen Gebrauch der Einzelteile und das erleichtere ihre Evolution; das aber fehle in der Technik, weshalb der Vergleich

Lebewesen – Technik keinen Analogieschluß bezüglich ihrer Entstehungsweise zulasse.

Doch das ist falsch, denn auch bei technischen Geräten gibt es „vielfache und variable Wiederverwendung derselben Bauelemente“ (7), ja genau das ist sogar typisch für die Vorgehensweise eines planvoll agierenden Konstrukteurs. Der Vergleich Lebewesen – Technik ist in dieser Hinsicht ausgesprochen treffend. Auch wenn sich KIRSCHNER & GERHART gegen das daraus resultierende „Intelligent Design“-Argument abgrenzen wollen, ihre Darlegungen stützen dieses Argument eindrucksvoll. Die Autoren sprechen selber von „standardisiertem Design“ (111) und vergleichen das mit der Technik.

Überhaupt ist das Buch voller Formulierungen, die den Eindruck von planvollem, zielgerichtetem und zukunftsorientiertem Handeln erwecken, das hinter den faszinierenden variationserzeugenden Mechanismen der Lebewesen steckt. Natürlich wollen die Autoren diesen Eindruck nicht erwecken, aber die von ihnen beschriebenen Mechanismen und die verwendete Sprache drängen den Gedanken einer Zielgerichtetheit an vielen Stellen förmlich auf.

Irreduzible Komplexität. Im Schlußkapitel befassen sich die Autoren auch kurz mit dem Argument der „irreduziblen Komplexität“ (267-269). BEHE (1996, 39) bezeichnet ein System als irreduzibel komplex (IC), wenn es *notwendigerweise aus mehreren fein aufeinander abgestimmten, interagierenden Teilen* besteht, die für eine *bestimmte* Funktion benötigt werden, so daß die Entfernung eines *beliebigen* Teils die Funktion *restlos* zerstört. Darauf aufbauend wird als IC-Argument formuliert, daß es nicht möglich sei, ein IC-System *schrittweise durch ungerichtete graduelle Prozesse* aufzubauen (vgl. dazu auch den Artikel „Zankapfel Auge“ in dieser Ausgabe). Mit dem Konzept der „schwachen Verknüpfungen“ („weak linkage“) und der Fähigkeit des explorativen Verhaltens soll das Problem der Entstehung von IC-Strukturen lösbar sein. Die Autoren kritisieren am IC-Argument, daß die *Natur* der Komplexität von Lebewesen nicht beachtet werde (267). Denn bei Lebewesen könnten die Bauteile flexibel auf unterschiedliche Weise zusammengefügt werden und dadurch neue Funktionen erfüllen (s. o.).

Doch damit kann das IC-Argument nicht entkräftet werden. Denn konservierte Kernprozesse und die leichte Möglichkeit des neuen Zusammenbaus werden beim IC-Argument ausdrücklich berücksichtigt. Selbst wenn es für das molekulare Neu-„Zusammenstecken“ von Teilen einen Evolutionsmechanismus gäbe (der experimentelle Nachweis steht aus; es wird vergleichend-biologisch argumentiert, s. o.), wären dennoch mehrere aufeinander abgestimmte Schritte nötig, um neue Funktionen zu erhalten: Genau darin besteht das IC-Argument.

Auch die Fähigkeit des explorativen Verhaltens kann die Entstehung von IC-Strukturen nicht erklären. Denn der Vorgang der Entstehung einer *neuen* Funktion wird damit nicht beschrieben. So kann man z. B. die Entstehung von Fingern bei den Vierbeinern nicht durch bloße *Variation* von Knochen und passendes exploratives Verhalten der damit zusammenhängenden Gewebe erklären; dazu werden vielmehr Innovationen benötigt (s. o.).

Exploratives Verhalten als Krönung der Ingenieurskunst. Markus RAMMERSTORFER (Linz) steuerte in einer persönlichen Mitteilung folgende Überlegung bei: Die Fähigkeit zu explorativem Verhalten bei ontogenetischen Prozessen zeigt: Biologische (Nano-)Technik bedeutet nicht einfach, Strukturen nach einem fixen Bauplan zu realisieren, sondern zeichnet sich durch den Einsatz von (semi-)intelligenten und damit (teil-)selbstständigen Einheiten aus. Dies ermöglicht eine sehr effektive und flexible Methode, etwas zu konstruieren. In der Technik werden Maschinen dagegen weitgehend nach exakten Bauplänen gebaut, die jedes Detail ausführen.

Organismen funktionieren dagegen eher wie hochdisziplinierte Armeen. Der Feldherr muß nicht jedem Soldaten einzeln Anweisungen geben, sondern kann sich auf strategische Entscheidungen konzentrieren. U. U. reicht ein Befehl, um zahlreiche teilselbständige Einheiten sinnvoll in Bewegung zu setzen, die selbst in der Lage sind, kurzfristigere taktische und operative Handlungen zu setzen, die im Sinne des größeren strategischen Konzeptes liegen. Voraussetzung dafür ist eine Steuerinstanz, eine Befehlskette mit Feedbackoption und eine Information für die einzelnen „Einheiten“. Deshalb bilden sich Blutgefäße, Nervensysteme etc. „von selbst“ – ohne Blaupause. Sie kommunizieren vor Ort und entscheiden nach festgelegten Regeln die Details. So gesehen kann man „exploratives Verhalten“ als Krönung der Ingenieurskunst betrachten. Eine solch elegante Konstruktionsmethode funktioniert jedoch nur bei entsprechender Vorprogrammierung. Wie aber entsteht diese? Nochmals im Bild gesprochen: Wie kommt der „Feldherr“ dazu, neue Strategien zu entwickeln und woher bekommt er die dafür speziell ausgebildeten „Soldaten“? Eine Lösung für Makroevolution zeichnet sich hier nicht ab. Es zeigt sich nur, wie somatische Variation auf clever wirkende programmierte Prozesse zurückgeht.

Die Interaktivität organischer Systeme hat natürlich auch Grenzen. Würde sich hypothetisch z. B. der Hals eines Okapis mutativ verlängern, könnten Muskeln, Nerven, Gefäße automatisch mitwachsen, diese bräuchten wohl kaum gesonderte Anweisungen dafür. Aber ab einer gewissen Höhe macht dann z.B. die Hydrostatik Probleme. Das Gefäßsystem „weiß“ jedoch nicht, daß es deshalb spezielle Rückschlagklappen und ein Wundernetz zu bilden hat, Besonderheiten wie sie bei den Giraffen vorkommen. Das Gefäßsystem bzw. die Zellen, die es bilden, sind nur kompetent, „lokale Probleme“, z.B. die unmittelbare Streckenführung betreffend, zu lösen. Ohne innovative Strategien wird das aber nicht dazu führen, daß neue Strukturen entstehen.

Fazit

„The Plausibility of Life“ ist ein lesenswertes Buch, es bietet viele faszinierende Erkenntnisse aus der Forschung der letzten Jahre. Wie man diese Erkenntnisse im Hinblick auf die Ursprungsfragen interpretiert, ist zu einem gewissen Teil Sache der Perspektive. KIRSCHNER & GERHART bieten zweifellos interessante Aspekte zur Variations- und Anpassungsfähigkeit der Lebewesen. Daß die

von ihnen vorgestellten Befunde mehr hergeben und „Darwins Dilemma“ lösen, kann aus den genannten Gründen jedoch ernsthaft bezweifelt werden.

Dank. Von Markus RAMMERSTORFER und Niko WINKLER erhielt ich wertvolle Anregungen.

Anmerkungen

¹ Auf diesen Punkt bringt FEHRER (2000) die Quintessenz aus LEIGH (1999) und CARROLL (2000): „Mittlerweile hat sich auf vielen Gebieten (Molekulare Entwicklungsbiologie, Systematik, Geologie/Fossilbericht) die Erkenntnis durchgesetzt, daß Phänomene der Makroevolution nicht einfach als Extrapolation von Prozessen auf dem Niveau moderner Populationen und Arten erklärt werden können. Gleichgerichtete Selektion kann kaum über hinreichend lange Zeiträume beibehalten werden, um die postulierten morphologischen oder physiologischen Veränderungen zu bewirken und ist daher nicht geeignet, den Ursprung größerer neuer Taxa zu erklären.

² Aufgrund von Studien mittels molekularer Uhren wird allerdings auch diskutiert, daß die im Kambrium fossil erscheinenden Tierstämme schon viel früher entstanden sind. Die Ergebnisse sind hier sehr uneinheitlich (vgl. den Überblick in JUNKER 2001), und die Verlässlichkeit molekularer Uhren wird überdies mehr und mehr in Frage gestellt (WELCH & BROMHAM 2005). In einer Ende 2005 in *Science* veröffentlichten Studie kommen ROKAS et al. (2005) aufgrund von Sequenzvergleichen von 12.060 Aminosäuren, die von 50 Genen codiert werden, also aufgrund molekularer Daten, zum Ergebnis, daß die kambrische Explosion echt ist und nicht durch die Unvollständigkeit der Fossilüberlieferung vorgetäuscht wird (vgl. dazu auch JUNKER 2006).

³ Das Zitat von NEUKAMM & KUTSCHERA (2006) lautet vollständig: „Das kreationistische Argument, es fehle ‘eine Erklärung für Makroevolution trotz intensiver Bemühungen vollständig’ (Junker 2005a, S. 8), ist daher rundheraus falsch und eine an Platitude nicht zu überbietende Verallgemeinerung, die sich nur aufrecht erhalten lässt, wenn man die enorme Wissensprogression, die im Bereich der Mechanismenforschung zu verzeichnen ist, völlig ignoriert.“ Die Autoren verwechseln zunächst „Argument“ mit „Behauptung“. Mit der *Begründung* meiner Behauptung, daß die Mechanismen der Makroevolution unbekannt sind, befassen sie sich nicht. Man lese den Artikel von NEUKAMM & KUTSCHERA unter der Fragestellung, was er zu *experimentell belegten* Mechanismen austrägt! Hier würde auch nicht der an sich richtige Hinweis weiterhelfen, Naturwissenschaft beschränke sich nicht nur auf Experimente. Wer behauptet, *Mechanismen* der Makroevolution zu kennen, kommt nämlich nicht umhin, dies experimentell zu belegen.

⁴ Zur Veranschaulichung einige Beispiele aus dem Artikel von NEUKAMM & KUTSCHERA (2006): „Die evolutionäre Entwicklung erfolgt mit anderen Worten nicht völlig *zufällig*, ihr Weg wird vielmehr streckenweise durch die Mechanismen der ontogenetischen Formbildung *determiniert*. Das Ergebnis ist über weite Strecken eine ‘Kanalisation’ der Evolution, wobei nur solche Wege ‘befahrbar’ sind, die durch die funktionellen Zwänge des ontogenetischen Entwicklungsprogramms vorgegeben werden“ (S. 9). Doch wie wird nun mit Entwicklungseinschränkungen begründet, wie sich etwas Neues entwickelt? Entwicklungszwänge *verhindern* bestimmte Wege, kreieren aber keine anderen. Doch wie wird

nun mit Entwicklungseinschränkungen begründet, wie sich etwas Neues entwickelt? Entwicklungszwänge verhindern bestimmte Wege, kreieren aber keine anderen. Entwicklungszwänge kann man zwar bildlich gesprochen mit Kanälen oder sogenannten Chreoden vergleichen, die theoretisch eingeschlagen werden könnten, und die andere Wege verhindern. Aber damit wird in keiner Weise eine Begründung dafür geliefert, daß diese Kanäle durch ungerichtete evolutive Prozessen befahrbar sind bzw. tatsächlich befahren werden. Wie soll „Kanalisation“ also helfen, wenn es darum geht, neue Konstruktionen zu entwickeln? – Im folgenden wird dann LORENZEN zitiert: „Die synergetischen Ergebnisse werfen jetzt ein neues Licht auf die Makroevolution: Wie im Fall des Laserlichts kann eine Veränderung von Parametern über kritische Werte hinaus in dramatischer Weise zu neuen Organisationsformen führen. Im Fall von Lebewesen können sowohl genotypische als auch Umweltparameter kritische Werte überschreiten, so daß Phänotypen mit neuen Eigenschaften entstehen (S. 9), worauf auf schlummernde Potenzen verwiesen wird. Diese gibt es zweifellos (vgl. Abschnitt „Grundtypen, Polyvalenz und Makroevolution“), die Frage ist aber, wie diese entstanden sind (Mechanismen?) und unter welchen Umständen und durch welche Selektionsdrücke ihre Entstehung gefördert bzw. ermöglicht wurde, wo Selektion doch zukunftsblind ist. Hier müßte konkret und detailliert argumentiert werden. – Ein weiteres Zitat, das die Oberflächlichkeit der Argumentation von NEUKAMM & KUTSCHERA demonstriert: „Zum einen sind evolutionäre Neuheiten ja nicht wie bei einer Blaupause in den Genen ‘enthalten’; ihr Auftreten ist vielmehr die Folge moderater Umstrukturierungen von Regulationsprozessen, die dazu geeignet sein können, vielschichtige Änderungen des Phänotypus hervorzurufen und damit auch aus Sicht von EvoDevo die großen Transformationen im Tierreich erklären könnten. Zum anderen sind, wie Kirschner und Gerhart 2005) anhand zahlreicher Beispiele erläutern, die Modifikationen nicht rein *quantitativer* Natur; vielmehr scheinen einige Veränderung in der Summe durchaus dazu geeignet zu sein, *qualitative* Umbauten zu bewerkstelligen“ (S. 11f.). (Zu KIRSCHNER & GERHART [2005] vgl. die Rezension in der Anlage.)

⁵ Im Abschnitt „Plädoyer für einen qualitativen Unterschied zwischen Mikroevolution und Makroevolution“ wurde als Beispiel die Ausprägung knöcherner Panzerplatten bei Stichlingen erwähnt (CRESKO et al. 2004), weitere Beispiele sind die Ausbildung einer Plazenta bei Guppy-ähnlichen Fischen der Gattung *Poeciliopsis* (REZNICK et al. 2002) oder die Alternativen von C3- und C4-Photosynthesetypen und von Zwischenausprägungen dieser Typen bei einigen Angiospermen-Grundtypen (vgl. dazu RAMMERSTORFER 2003c mit KUTSCHERA 2006, 212ff.). In allen diesen Fällen gehören verschiedene Ausprägungsmöglichkeiten von Merkmalen oder Stoffwechsellösungen zum Potential der betreffenden Grundtypen.

Literatur

- ARTHUR W (2004) *Biased Embryos and Evolution*. Cambridge.
BEHE MJ (1996) *Darwin's Black Box: the Biochemical Challenge to Evolution*. NEW YORK.
CARROLL RL (2000) Towards a new evolutionary synthesis. *Trends Ecol. Evol.* 15, 27-32.
CARROLL SB (2001) The big picture. *Nature* 409, 669.
CHARLESWORTH B (2005) On the origins of novelty and variation. *Science* 310, 1619-1620.
CRESKO WA, AMORES A, WILSON C, MURPHY J, CURREY M, PHILLIPS P, BELL MA, KIMMEL CB & POSTLETHWAIT JH (2004) Parallel genetic basis for repeated evolution of armor loss in

- Alaskan threespine stickleback populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 6050-6055.
- DIEHL M (1980) Abstammungslehre. Heidelberg.
- ERWIN D (2005) A variable look at evolution. *Cell* 123, 177-179.
- FEHRER J (2000) Behebt die molekulare Entwicklungsgenetik die Schwächen der Evolutionären Synthese?. *Stud. Int. J.* 7, 90-91.
- FUTUYMA DJ (1998) *Evolutionary Biology*. 3rd ed. Sunderland, Mass.
- HALL BK (1995) Homology and embryonic development. In: HECHT MK et al. (eds) *Evolutionary Biology* vol. 28, pp 1-37.
- HANSEN TF (2003) Is modularity necessary for evolvability? Remarks on the relationship between pleiotropy and evolvability. *Biosystems* 69, 83-94. <http://bio.fsu.edu/~tfhansen/publist/Hansen2003.pdf>
- HUGHES CL & KAUFMAN TC (2002) Hox genes and the evolution of the arthropod body plan. *Evol Dev.* 4, 459-499.
- HUNTER CG (2004) Why evolution fails the test of science. In: DEMBSKI WA (ed) *Uncommon dissent. Intellectuals who find Darwinism unconvincing*. Intercollegiate Studies Institute, S. 195-214.
- JABLONSKI D, BENTON MJ, GASTALDO RA, MARSHALL CR & SEPKO-SKI Jr. JJ (1997) *Macroevolution in the 21st Century*. www.nhm.ac.uk/hosted_sites/paleonet/paleo21/mevolution.html
- JUNKER R (1993) Prozesse der Artbildung. In: SCHERER S (ed) *Typen des Lebens*. Berlin, S. 31-45.
- JUNKER R (2001) Das Präkambrium/Kambrium-Problem: Molekulare Uhren und Fossilien. *Stud. Int. J.* 8, 83-85. Internet: www.wort-und-wissen.de/sij/sij82/sij82-6.html
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. *Holzgerlingen*.
- JUNKER R (2004) *Intelligent Design*. www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/p1622.php
- JUNKER R (2005a) Irreduzible Komplexität. www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/p1624.php
- JUNKER R (2005b) Was erklärt die Evolutionstheorie? Anfragen eines Kritikers. www.wort-und-wissen.de/artikel/a03/a03.pdf
- JUNKER R (2006) Entstehung der kambrischen Tierwelt – auch nach molekularen Daten explosiv. *Stud.Int. J.* 13 (im Druck).
- JUNKER R & SCHERER S (2001) *Evolution – ein kritisches Lehrbuch*. Gießen, 5. Aufl. (eine stark überarbeitete 6. Auflage ist für 2006 in Vorbereitung)
- KIRSCHNER MW & GERHART JC (2005) *The Plausibility of Life. Resolving Darwins Dilemma*. New Haven and London.
- KUTSCHERA U (2006) *Evolutionsbiologie*. 2. Auflage. Stuttgart.
- LEIGH EG (1999) The modern synthesis, Ronald Fisher and creationists. *Trends Ecol. Evol.* 14, 495-498.
- LÖNNIG WE (1988) *Artbegriff, Evolution und Schöpfung*. Köln.
- LÖNNIG WE (1995) Mutationen: Das Gesetz der rekurrenten Variation. In: Inl: MEY J, SCHMIDT, R & ZIBULLA S (Hg) *Streitfall Evolution*. Stuttgart, S. 149-165.
- MAYR E (1984) *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt*. Berlin.
- NEUHAUS K (2002) Gene tinkering: Kann in komplexe biologische Systeme neue Information eingeflickt werden? *Stud. Int. J.* 9, 59-66.
- NEUKAMM M & KUTSCHERA U (2006) Zwischenformen und Modellsysteme der Evolutionsbiologie. Ein Kommentar zum Beitrag „Der Schlammpringer - ein Beweis für Macroevolution in Progress?“ www.martin-neukamm.de/mudskipper.pdf
- NILSSON D & PELGER S (1994) A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proc. R. Soc. Lond. B* 256, 53-58.
- RAMMERSTORFER M (2003a) Bionik und die Ursprungsfrage. <http://members.aon.at/evolution/fidbionikusp.htm>
- RAMMERSTORFER M (2003b) Ein Grundriss der Intelligent-Design-Theorie. <http://members.aon.at/evolution/GrundrissIDws.htm>. Auf der Homepage von M. Rammerstorfer (<http://members.aon.at/evolution/>) finden sich weitere lesenswerte Artikel rund um das Thema „Intelligent Design“.
- RAMMERSTORFER M (2003c) C3/C4 Photosynthese – Ein Argument gegen Intelligent Design? <http://members.aon.at/evolution/C3C4.htm>
- RECHENBERG I (1994) *Evolutionstrategie '94*. Stuttgart.
- REZNICK DN, MATEOS M & SPRINGER MS (2002) Independent Origins and Rapid Evolution of the Placenta in the Fish Genus *Poeciliopsis*. *Science* 298, 1018-1020.
- RICHARDSON MK, HANKEN J, GOONERATNE ML, PIEAU C, RAYNAUD A, SELWOOD L & WRIGHT GM (1997) There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates. *Anat. Embryol.* 196, 91-106.
- ROKAS A, KRÜGER D & CARROLL SB (2005) Animal evolution and the molecular signature of radiations compressed in time. *Science* 310, 1933-1938
- SCHERER S (Hg, 1993) *Typen des Lebens*. Studium Integrale. Berlin.
- SCHERER S (1995) Höherentwicklung bei Bakterien: Ist ein molekularer Mechanismus bekannt? In: MEY J, SCHMIDT, R & ZIBULLA S (Hg) *Streitfall Evolution*. Stuttgart, S. 85-104.
- VALENTINE JW (2004) *On the origin of phyla*. Chicago and London.
- WASCHKE T (2000) Bedeutungsumfang des Begriffs 'Makroevolution'. www.waschke.de/twaschke/gedank/makroevolution.htm (Zugriff am 1. 10. 2005)
- WASCHKE T (2006) Die Entstehung von grundsätzlich Neuem in der Evolution. www.waschke.de/bericht_2.pdf (Zugriff am 15. 4. 2006)
- WELCH JJ & BROMHAM L (2005) Molecular dating when rates vary. *Trends Ecol. Evol.* 20, 320-327.
- WELLS J & NELSON P (1997) Homology: a concept in crisis. *Origins & Design* 18, 12-19.
- WINKLER N (2004) Einschränkung durch Evolution? *Stud. Int. J.* 11, 80-82.
- WINKLER N (2005a) Stichlinge: Evolution oder Allelfrequenzverschiebung? *Stud. Int. J.* 12, 76-77.
- WINKLER N (2005b) Homeobox-Gene und Evolution. www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/i41265.php