

# Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution?

## Teil 1: Ausgangspunkt und Anerkennung eines ungelösten Evolutionsproblems

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baisersbronn

**Zusammenfassung:** „Makroevolution“ steht für die Entstehung neuer Konstruktionen (JUNKER 2006). Nicht nur Evolutionskritiker, sondern auch manche Evolutionsbiologen halten die Synthetische Evolutionstheorie nicht für geeignet, „Innovationen“ zu erklären. Die auf DARWIN zurückgehende Selektionstheorie könne Variation, Modifikation, Erhalt oder Verlust von Merkmalen erklären, nicht aber das evolutiv Neue. Daher sei eine *qualitative* Unterscheidung zwischen Mikroevolution und Makroevolution angebracht, und für eine Erklärung von Makroevolution müssten Lösungen erst noch gefunden werden. Nach dem sogenannten „Evo-Devo“-Ansatz soll die Lösung in einem besseren Verständnis der Ontogenese (Individualentwicklung, „development“) und ihren Zusammenhängen mit evolutiven Veränderungen liegen. In den letzten Jahren wurde eine Reihe von Entdeckungen gemacht, die auf die Bedeutung dieser Zusammenhänge hinweisen könnten.

In diesem ersten Teil einer Artikelserie über „Evo-Devo“ sollen die Argumente erläutert werden, die diesen neuen Erklärungsansatz nahelegen. Außerdem sollen die Argumente dafür vorgestellt werden, weshalb Evo-Devo-Forscher die Synthetische Evolutionstheorie mit der Selektionstheorie als Kernbestandteil als unzureichend für die Erklärung von Makroevolution ansehen. In den weiteren Folgen sollen die Evo-Devo-Lösungsansätze vorgestellt und kritisch analysiert werden.

### Einführung

„Kein Phänomen wurde je in der organischen Natur entdeckt, das nicht innerhalb des Rahmenwerks der modernen, synthetischen Evolutionstheorie interpretierbar gewesen wäre.“ Diesen erstaunlichen Satz formulierte einer der Architekten der synthetischen Evolutionstheorie (Neodarwinismus), Ernst MAYR, in einem Artikel eines Sammelbandes, der anlässlich des 100jährigen Jubiläums der Veröffentlichung von Charles DARWINS *Origin of Species* herausgegeben wurde (MAYR 1959, 10). Diese Einschätzung wurde in vielen populären Artikeln, in den Massenmedien, in Schul- und Lehrbüchern usw. verbreitet. Eine Minderheit von Biologen mahnte jedoch aus verschiedenen Gründen immer wieder erhebliche Erklärungsdefizite der Synthetischen Evolutionstheorie an. Ihre Zahl

scheint in den letzten Jahren zuzunehmen (s. Abschnitt „Die ungelösten Fragen“).

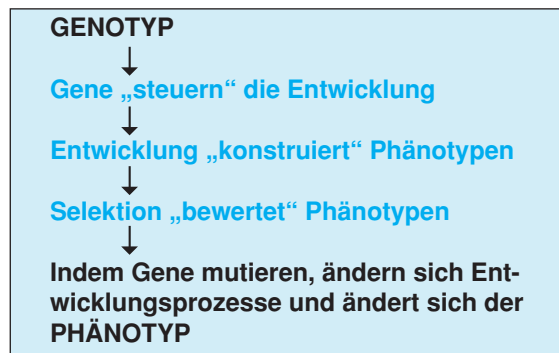
Autoren, die diese Defizite anmahnen, haben meistens einen Lösungsvorschlag zur Hand oder mindestens Hoffnung darauf. Dies gilt auch für die neueren Kritiker aus dem „Lager“ der sogenannten „Evo-Devo“-Forschung. Deren Kritik und Lösungsansätze sollen in einer Artikelserie vorgestellt und bewertet werden.

In diesem ersten Teil soll zunächst der Evo-Devo-Ansatz überblicksartig vorgestellt werden. Da Evo-Devo als Lösungsansatz für offene evolutionstheoretische Fragen der kausalen Evolutionsforschung (Ursachenforschung) in die Diskussion eingebracht wird, soll außerdem dargestellt werden, welche Fragen von den Evo-Devo-Forschern als ungelöst betrachtet werden. Schließlich sollen in diesem ersten Teil weitere Anlässe für Evo-Devo aufgelistet und erläutert werden.

In den folgenden Teilen sollen die zwei wichtigsten Lösungsansätze von Evo-Devo vorgestellt und es soll kritisch bewertet werden, ob damit die als offen erkannten Fragen der kausalen Evolutionsforschung beantwortet werden können.

**Was bedeutet „Evo-Devo“?** „Evo-Devo“ steht für „*evolutionary developmental biology*“ und mithin für eine Synthese von Erkenntnissen der Erforschung der Entwicklungsbiologie (Ontogenesen [Individualentwicklung] der Lebewesen) und der kausalen Evolutionsforschung. Ziel ist zum einen der Zugang zu den seit langem gesuchten Zusammenhängen zwischen Erbgut (Genotyp) eines Lebewesens und seiner Körpergestalt (Phänotyp). Zum anderen sollen die Vorgänge und Veränderungen während der Ontogenese einen Schlüssel für ein besseres bzw. vollständiges Verständnis evolutionärer Prozesse bereithalten, insbesondere für die Erklärung von Makroevolution. Kennzeichnend für Evo-Devo-Forscher ist die Auffassung, dass der Neodarwinismus bzw. die Synthetische Evolutionstheorie („Modern Synthesis“, hier synonym gebraucht) den evolutionären Wandel nicht vollständig erklären kann. Manche Evo-Devo-Forscher formulieren die Defizite des Neodarwinismus schärfer und halten wesentliche Fragen der Entstehung evolutionärer Neuheiten für ungeklärt (s. u.). Evo-Devo-Forscher verbindet die

Abb. 1: Neodarwinistisches Erklärungsschema



Hoffnung, dass die (ihrer Meinung nach) ungelösten Fragen der Makroevolution durch die neueren Erkenntnisse der Ontogenese-Forschung gelöst werden können.

Evo-Devo ist zur Zeit ein Sammelbecken unterschiedlicher Ansätze und Versuche, methodische und inhaltliche Aspekte der Embryologie in einer neuen Evolutionstheorie zu integrieren. Dabei kann man drei Ansätze unterscheiden (nach LAUBICHLER 2007, 13f.): (1) „Evo-Devo“ steht für die Beschreibung von entwicklungsbiologischen Phänomenen aus einem evolutionären Blickwinkel (z. B. Ursprung und Veränderung der Entwicklungssysteme). (2) Unter „Devo-Evo“ werden Versuche zusammengefasst, Probleme der phänotypischen Evolution durch Phänomene und Prozesse der Ontogenese zu lösen. (3) Schließlich wird die Evolution und Abwandlung von ontogenetischen Programmen unter „developmental evolution“ subsummiert. Der Einfachheit halber werden in dieser einführenden Artikelserie alle Aspekte unter dem gängigsten Kürzel „Evo-Devo“ zusammengefasst.

**Ausgangspunkt.** Der klassische Neodarwinismus (Synthetische Evolutionstheorie) behauptet, die wesentlichen Fragen der kausalen Evolutionsforschung längst beantwortet zu haben (vgl. das Zitat von E. MAYR eingangs des Artikels). Mikroevolutiver Wandel und Artbildung seien verstanden und Makroevolution sei nichts anderes als eine fortgesetzte Mikroevolution über große Zeiträume (Extrapolation von Mikro- auf Makroevolution; AMUNDSON 2005, 166). Das Erklärungsschema „Zufallsmutation (genetische Ebene) und Auslese (phänotypische Ebene)“ wird als ausreichend für den ganzen Formenwandel betrachtet (Abb. 1). Entsprechend gilt die Beziehung zwischen Genotyp

und Phänotyp als einfach; der genaue Weg vom Genotyp zum Phänotyp wird für das Verständnis evolutiven Wandels als irrelevant betrachtet (AMUNDSON 2005, 166; STOTZ 2005, 349). Kennzeichnend für den Neodarwinismus ist auch eine *gradualistische* Sicht der Evolution (d. h. Evolution verläuft in kleinen Schritten) (SALAZAR-CIUDAD & JERNVALL 2005, 619). So sollen solche Vorgänge, die beispielsweise zu Veränderungen in der Häufigkeit der Gene bei variablen Merkmalen wie Flügelformen oder Färbungen führen, auch erklären, wie z. B. aus Fischen Vierbeiner wurden (vgl. GILBERT et al. 1996, 358).

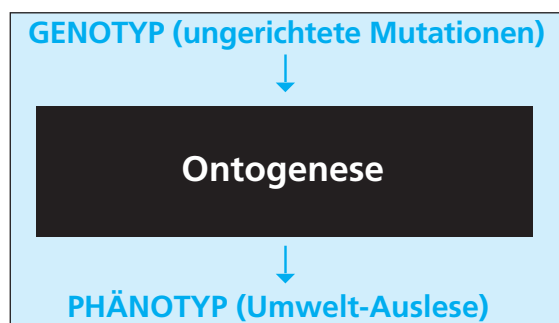
Unter „Evo-Devo“ werden im Einzelnen recht verschiedene Evolutionsmechanismen diskutiert. In vielen Artikeln kristallisieren sich jedoch zwei Aspekte besonders heraus: 1. Evolution beruht weniger auf dem Erwerb neuer Gene und mehr auf *neuartiger Nutzung* vorhandener Gene. 2. Die Vorgänge während der Entwicklung von der befruchteten Eizelle bis zum ausgewachsenen Organismen (vom Genotyp zum Phänotyp) sind der Vorreiter des evolutiven Wandels, nicht die Änderungen im Erbgut. Während die Synthetische Evolutionstheorie als zentralen Vorgang die Anpassung durch natürliche Auslese beinhaltet, sei der zentrale Mechanismus der Evolution neuer organischer Formen die Änderung der Ontogenesen (AMUNDSON 2005, 254).

**Geschichtliches.** Seit der Zeit DARWINS bis etwa zum Beginn des 20. Jahrhunderts war die Embryologie noch in die Evolutionstheorie integriert (GILBERT et al. 1996, 357; STOTZ 2005, 346). Dies änderte sich im Verlaufe der Entstehung der Synthetischen Evolutionstheorie. Auf die Gründe soll hier nicht eingegangen werden (s. dazu AMUNDSON 2005, GILBERT et al. 1996). Nach der Synthetischen Theorie ist Evolution ein „Epiphänomen“ (eine Begleiterscheinung) der Populationsgenetik, und 1951 beschrieb DOBZHANSKY Evolution als „Änderung der genetischen Zusammensetzung von Populationen“. Die Erforschung der Evolutionsmechanismen war demnach Aufgabe allein der Populationsgenetik; ihr wurde folglich auch das Potential zur Erklärung der Entstehung höherer Taxa und damit auch evolutionärer Neuheiten zugebilligt (GILBERT et al. 1996, 357). Entwicklungsbiologie und Evolutionsforschung gingen getrennte Wege. Manche Autoren sprechen in diesem Zusammenhang von einem „Black Boxing“ der Ontogenese in der Evolutionstheorie (z. B. MÜLLER 2005, 87; Abb. 2). Die Synthetische Theorie war so gesehen nicht wirklich synthetisch.

## Die ungelösten Fragen<sup>1</sup>

MÜLLER & NEWMAN (2003, 4) formulieren als Ziel des von ihnen herausgegebenen Sammelbandes *Origini-*

Abb. 2: Die Ontogenese als „Black Box“ der Evolutionsmechanismen im Rahmen der Synthetischen Theorie.



*nation of Organismal Form*, „die Unterscheidung zwischen Entstehung (Innovation) und Diversifikation (Variation) von Formen herauszuarbeiten, indem auf die Vielfalt der Ursachen abgehoben wird, die für den vernachlässigten ersteren Aspekt verantwortlich sind, nämlich den Ursprung der organismischen Form.“ Evolutionäre Innovation halten sie für nicht erklärt: „Eine der größeren Lücken in der kanonischen Evolutionstheorie besteht darin, dass man damit scheiterte, diesen Aspekt einzubeziehen.“ Innovationen sind aber sozusagen das „Eigentliche“, das eine Evolutionstheorie erklären muss. Evolutionstheorien, die nur das Überleben des Angepassten, dessen Optimierungen und Spezialisierungen erklären können, sind nicht nur unvollständig, sondern es fehlt ihnen das Wesentliche. Denn: Ohne „arrival of the fittest“ gibt es auch kein „survival of the fittest“.

### Evolutionstheorien, die nur das Überleben des Angepassten, dessen Optimierungen und Spezialisierungen erklären können, fehlt das Wesentliche.

In diesem Sinne stellt der Evo-Devo-Forscher Gerd B. MÜLLER (2003, 51) fest: „Nur wenige Prozesse, die oben zusammengestellt sind, werden durch die kanonische neodarwinistische Theorie abgedeckt. Diese betrifft hauptsächlich die Häufigkeit von Genen in Populationen und die Faktoren, die für ihre Variation und Fixierung verantwortlich sind. Obwohl sie sich auf phänotypischer Ebene mit der Modifikation existierender Teile befasst, zielt die Theorie weder auf die Erklärung des Ursprungs der Teile, noch auf die Erklärung ihrer morphologischen Organisation noch der Innovation ab. In der Welt des Neodarwinismus war der motivierende Faktor für morphologische Veränderung natürliche Selektion, die für die Modifikation und den Verlust von Teilen verantwortlich gemacht werden kann. Selektion besitzt aber keine innovative Fähigkeit: sie eliminiert oder erhält, was existiert. Die generativen und Ordnungsaspekte der morphologischen Evolution fehlen daher der Evolutionstheorie.“ Hier wird klar zwischen „Variation“, „Modifikation“, „Verlust“ und „Erhaltung des bereits Existierenden“ einerseits und „Ursprung der [Bau-]Teile“, „morphologischer Organisation“ und „Innovation“ andererseits unterschieden (Tab. 1). Und nur Ersteres werde durch den Neodarwinismus erklärt; Letzteres sei darin abwesend.

Im gleichen Artikel stellen diese beiden Autoren 24 offene Fragen aus vier Teilgebieten der Evolutionsforschung zu den Mechanismen der Makroevolution zusammen. Die Fragen könnten kaum grundsätzlicher sein, und es kann wohl keinen Zweifel geben, dass angesichts eines solchen

| Neodarwinismus erklärt                     | Evo-Devo soll erklären        |
|--------------------------------------------|-------------------------------|
| „Variation“                                | „Entstehung der [Bau-]Teile“  |
| „Modifikation“                             | „morphologische Organisation“ |
| „Verlust“                                  | „Innovation“                  |
| „Erhaltung des bereits Existierenden“      | „Origination“                 |
| (nur) Anpassung durch natürliche Selektion | Änderung der Ontogenesen      |

Bergs offener Fragen und angesichts des von den Autoren konstatierten *qualitativen* Unterschieds von Mikro- und Makroevolution die Mechanismen der Makroevolution nicht als geklärt gelten können. In Tab. 2 sind neun dieser 24 Fragen und drei weitere Gebiete mit offenen Fragen in Übersetzung zusammengestellt. Eine ähnliche Liste stellte MÜLLER (2007) zusammen.

MÜLLER & NEWMAN (2003, 7) folgern: „Mit anderen Worten: der Neodarwinismus hat keine Theorie für die Entstehung. Daraus folgt, dass die gegenwärtige Evolutionstheorie vorhersagen kann, was erhalten bleibt, aber nicht, was neu erscheinen wird.“ Und weiter: „Es fehlt immer noch eine Evolutionstheorie, die speziell die morphologischen Aspekte der Evolution betrifft und die Wechselwirkungen zwischen epigenetischen und genetischen Aspekten integriert.“

Ähnlich fasst THEISSEN (2006) den Begriff „Makroevolution“: „Ich werde den Begriff Makroevolution in einem engeren Sinne nur für diejenigen Evolutionsprozesse verwenden, die Innovationen (oder Neuheiten) hervorbringen oder Veränderungen in den Körperbauplänen“; dann stellt er fest: „Indem daran festgehalten wurde, dass Evolution graduell sein müsse und dass makroevolutionäre Muster vollständig und alleine durch das Wirken der natürlichen Selektion und durch Anpassung an die Umwelt erklärt werden könnten, machte die Synthetische Theorie überzogene Behauptungen

Tab. 1: Erklärungsinhalte bzw. -ziele des Neodarwinismus und von Evo-Devo gemäß Einschätzungen von einigen Evo-Devo-Forschern.

Tab. 2: Offene Fragen zur morphologischen Evolution nach MÜLLER & NEWMAN (2003)

|                                                                                            |                                                                                                      |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. Burgess shale-Effekt: Weshalb entstanden die Baupläne der Vielzeller explosionsartig?   | notypischen Raums verwirklicht?                                                                      |
| 2. Homoplasie: Weshalb entstehen ähnliche Gestalten unabhängig und wiederholt?             | 8. Atavismen: Weshalb erscheinen Merkmale, die lange Zeit in einer Linie verschwunden waren, erneut? |
| 3. Konvergenz: Weshalb produzieren entfernt verwandte Linien ähnliche Designs?             | 9. Geschwindigkeit: Weshalb sind die Raten morphologischer Veränderungen ungleich?                   |
| 4. Homologie: Weshalb organisieren sich Bauelemente als fixierte Baupläne und Organformen? | MÜLLER & NEWMAN listen weitere 15 offene Fragen aus diesen Gebieten auf:                             |
| 5. Neuheit: Wie werden neue Elemente in bestehende Baupläne eingeführt?                    | • Beziehung zwischen Genotyp und Phänotyp in Ontogenese und Phylogenese                              |
| 6. Modularität: Weshalb werden Design-Einheiten wiederholt verwendet?                      | • Epigenese und ihre Rolle in der morphologischen Evolution                                          |
| 7. Constraint: Weshalb sind nicht alle Design-Optionen eines phä-                          | • Theorie der morphologischen Evolution                                                              |

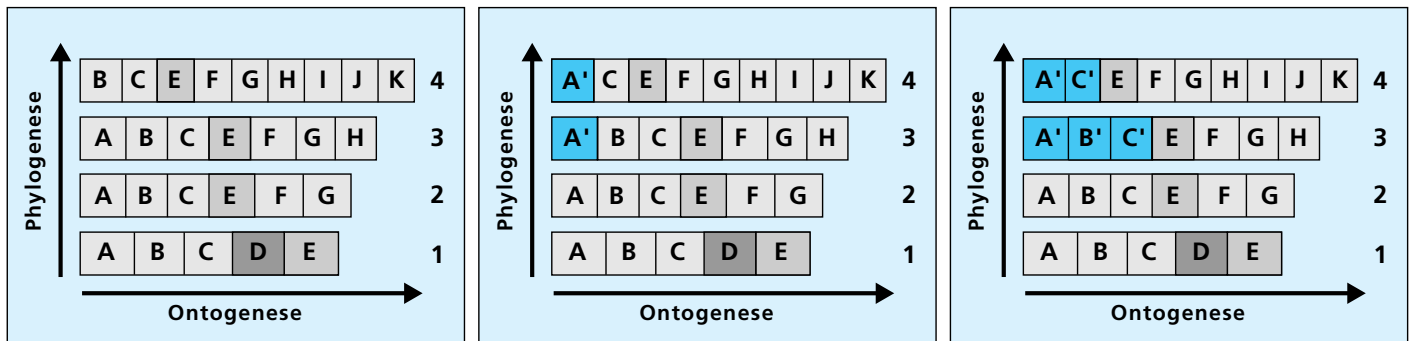


Abb. 3: Links: Rekapitulationsschema nach HAECKEL (nach GOULD 1977, vereinfacht. Die Organismen 1-4 bilden eine Abstammungsreihe. Durch schrittweise Addition neuer Stadien (F-K) an die ursprüngliche Ontogenese (von Organismus 1) und Verlust mancher embryonalen Stadien (z. B. D in 2) geschieht der Merkmalswandel. Mitte und rechts: Zahlreiche Befunde fordern in evolutionstheoretischer Perspektive Änderungen in frühen embryonalen Stadien (A', B', C'). (Näheres im Text)

und verließ daher den Bereich der Wissenschaft und entwickelte sich zu einer Ideologie ... Während jedoch diese Prinzipien leicht erklären mögen, wie irgendeine Art von Organismus Ausgangspunkt für einen *optimierten* Organismus wird (welches Kriterium man auch zugrundelegt), ist kaum erkennbar, wie sie den *Ursprung* beispielsweise der Eukaryoten, der Pflanzen und Tiere von Prokaryoten, erklären kann. Studien an digitalen Organismen legen nahe, dass komplexe Funktionen durch Zufallsmutationen und natürliche Selektion entstehen können (Lenski et al., 2003), doch in welchem Ausmaß solche in silico-Studien evolutionäre Ereignisse in lebenden Organismen widerspiegeln, bleibt unklar“ (S. 352; Hervorhebung im Original). Die Studien von LENSKI et al. (2003) können in der Tat nicht als Modellierung von Makroevolution gelten, wie BERTSCH & WALDMINGHAUS (2005) gezeigt haben.

GILBERT (2000, 706) betrachtet die Entwicklungsgenetik als fehlende Komponente der Synthetischen Theorie, die auch makroevolutionäre Phänomene erklären könne; es sei eine neue evolutionäre Synthese notwendig. Ähnlich WAGNER et al. (2000, 819 und 822): „Bislang blieb die Erklärung evolutionärer Innovationen außerhalb der Reichweite der klassischen evolutionären Genetik. ... Evolutionäre Innovationen sind außerhalb des Bereichs aller gegenwärtiger Forschungsprogramme.“ Und schließlich schreiben LEDON-RETTIG et al. (2008): „Einer der bedeutendsten ungelösten Problembereiche in der Biologie ist das Verständnis, wie neue, komplexe Phänotypen entstehen, sowohl in der Ontogenese als auch in der Stammesgeschichte.“

## Weitere Anlässe für Evo-Devo

Die Aufgabe der kausalen Evolutionsforschung galt für viele mit der Synthetischen Theorie als bereits erledigt. Mittlerweile aber steht das Schlagwort „Evo-Devo“ für die Verheißung, man könne damit evolutionstheoretische Probleme lösen, die eigentlich schon vom Tisch waren, allen voran das im letzten Abschnitt genannte Problem der Entstehung von Neuheiten (Makroevolution). Welche weiteren Befunde förderten den Evo-Devo-Ansatz?

## Flexibilität embryologischer Merkmale und Kritik am Biogenetischen Grundgesetz

Der hier an erster Stelle genannte Anlass ist lange bekannt und viel diskutiert, wurde aber vor dem Aufkommen von Evo-Devo in der Mechanismenfrage der Evolution wenig beachtet. Zum Verständnis muss kurz ausgeholt werden.

Organismen bestehen nicht aus Merkmalen, die unabhängig voneinander ihre Funktionen ausüben, sondern ihre Merkmale sind das Ergebnis wechselwirkender, verschachtelter ontogenetischer Entwicklungswege. Daher nahm man früher an, dass frühere ontogenetische Entwicklungsstadien konservativer sind als spätere (von Baers Regel). Denn die Erwartung lag nahe, dass Mutationen in frühen Stadien wegen der Verflechtungen der ontogenetischen Entwicklungswege zu viele schädliche „Nebenwirkungen“ haben müssten, um sich durchsetzen zu können. Daher sollten nur die späteren Stadien nennenswert durch Evolution veränderbar sein. Diese Sicht läuft darauf hinaus, dass Evolution im Wesentlichen durch Hinzufügung neuer Merkmale erfolgt – eine Sichtweise, die gut zum Biogenetischen Grundgesetz passt: die Ontogenese wiederholt danach in Kurzform die Stammesgeschichte (Phylogenese); Merkmale werden bevorzugt in späteren Ontogenese-Stadien (= terminal) hinzugefügt und die Ontogenesen werden im Laufe der Zeit komprimiert.

Es hat sich jedoch mehr und mehr gezeigt, dass embryologische Merkmale in allen Stadien extrem flexibel sind (WILLMER 2003, 35; vgl. Abb. 3). Komplette Organe wie beispielsweise das Nervenrohr und grundlegende Teile der Körperorganisation werden bei verschiedenen Wirbeltieren auf unterschiedlichen ontogenetischen Wegen gebildet; das gilt auch für frühe Stadien. Alle ontogenetischen Entwicklungsstadien erweisen sich folglich in evolutionstheoretischer Perspektive als „evolutionsfähig“, auch die ganz frühen; eine ausgesprochene Konservierung bestimmter Stadien – wie früher angenommen – scheint es nicht zu geben (ARTHUR 2002, 757; vgl. RICHARDSON et al. 1997). Wenn aber alle Stadien der Ontogenese veränderbar sind, rücken Änderungen der Ontogenese in den Fokus: ein Anlass für Evo-Devo: Wenn *konstruktive* Änderungen *früher* Phasen der Ontogenese experimen-

tell belegt werden könnten, wäre damit vielleicht das Problem lösbar, dass kleinschrittige Änderungen von Endstadien der Ontogenese die Entstehung neuer Konstruktionen nicht erklären: Vielleicht geht es mit größeren Sprüngen? Sprunghaft verlaufende Evolution wird wieder hoffähig (THEISEN et al. 2006; s. u.).

### Selektion braucht Hilfe: Vorsortierte Variabilität

Viele Forscher halten das Wirken der Umweltselektion im Verein mit dem Auftreten ungerichteter Mutationen für unzureichend, um die Entstehung evolutiver Neuheiten zu erklären (ARTHUR 2004, 25). Selektion sei zudem nicht kreativ, sondern destruktiv (vgl. ARTHUR 2004, 35f. und Kastentext). Für eine wirkungsvolle Selektion sei eine Art *Vorsortierung* der auszulesenden Varianten erforderlich. Die Produktion der Varianten müsse selbst eine gewisse *Richtung* vorgeben; dazu erhofft man sich wichtige Hinweise aus der Schnittstelle zwischen Genotyp und Phänotyp. Kennzeichnend für Evo-Devo-Ansätze ist also die Suche nach Quellen der Variabilität, die nicht von Zufallsmutationen gespeist werden, sondern eine *interne* Richtungsvorgabe während der Ontogenese bereithalten (ARTHUR 2004, x, 55). Die Lösung für die Schwäche des Tandems Selektion und richtungslose Mutationen erhofft man sich im Nachweis richtungsgebender Faktoren durch Veränderungen der Ontogenese.

### Entdeckung der Regulationsgene und ihre Verbreitung

In den 1980er Jahren wurden die Homeobox-Gene und andere Masterkontrollgene entdeckt. Sie haben zentrale Regulationsaufgaben in der ontogenetischen Formbildung. Bald stellte sich heraus, dass auch entfernt verwandte Tiergruppen oft dieselben Regulationsgene besitzen. Der Entwicklung sehr verschiedenartiger Organismen liegen also die gleichen oder sehr ähnliche Mechanismen zugrunde (vgl. Abb. 4). Das war eine große Überraschung. AMUNDSON (2005, 5) spricht von „schockierenden genetischen Homologien“, die die Formbildung nicht-homologer Strukturen beeinflussen (z. B. Beine von Wirbeltieren und Gliederfüßern, Abb. 4). Die Homologie erstreckt sich nicht nur auf einzelne Gene, sondern sogar auf ganze Signalübertragungswege: Homologe Proteine sind in verschiedenen Organismen in einer homologen Weise arrangiert, üben aber z. T. verschiedene Funktionen in nicht-homologen Organen aus (GILBERT 2003, 763).

Die Existenz der Regulationsgene und ihre Verbreitung legten ein einschneidendes Umdenken über Evolutionsmechanismen nahe, denn gegenüber bisherigen Vorstellungen ergab sich ein Para-

### Eine neue „Schöpfungswissenschaft“?

„Wie kann eine Evolutionstheorie ernstgenommen werden, die vorgibt, die Entstehung der Lebewesen ... zu erklären, ... wenn alles, was sie uns erzählt, darin besteht, dass verschiedene Zerstörungsraten die Zusammensetzung des Erbguts der Populationen verändern? Wie sind die neuen Varianten, die die natürliche Selektion in den Populationen verbreitet, erstmals erschaffen worden?

Obwohl der Begriff 'Schöpfungswissenschaft' anrühige Assoziationen beinhaltet, weil er häufig von einigen religiösen Fundamentalisten verwendet wird, brauchen wir wirklich eine Art 'Schöpfungswissenschaft' (in einem anderen Sinne dieses Begriffs) als einen Hauptbestandteil der Evolutionstheorie.“ (ARTHUR 2004, 36)

dox: „Woher kommt die Vielfalt, wenn die Gene hochkonserviert sind?“ (ARTHUR 2002, 758). Auch dafür werden Antworten in der Ontogenese gesucht. ARTHUR (2002, 757) bezeichnet denn die Entdeckung der Homeobox Anfang der 1980er Jahre als Startschuss für Evo-Devo.

### Frühe Komplexität

Wie eben dargelegt, erbrachte der Vergleich von Regulationsgenen entfernt verwandter Tierstämme überraschend große Gemeinsamkeiten (tiefe Homologien auf genetischer Ebene). Berühmt ist *pax6*, das Masterkontrollgen für die Entwicklung sowohl von Linsenaugen wie auch von Komplexaugen (vgl. Abb. 5). Oder das *dll*-Gen, das bei der Entwicklung der Wirbeltiergliedmaßen ebenso zum Einsatz kommt wie bei den Beinen der Gliederfüßer oder den Füßchen der Stachelhäuter (Abb. 4).

Da eine konvergente (unabhängige) Evolution von gleichen Regulationsgenen als äußerst unwahrscheinlich gelten muss (s. z. B. GILBERT 2003, 753), nimmt man an, dass die gemeinsamen Vorfahren bereits die entsprechenden Gene besaßen, die aber z. T. ursprünglich im Organismus andere Funktionen hatten als heute (ARTHUR 2002, 761). Da viele grundlegend wichtige Regulationsgene in verschiedensten Tierstämmen nachgewiesen wurden, läuft dieser Befund auf einen unerwartet komple-

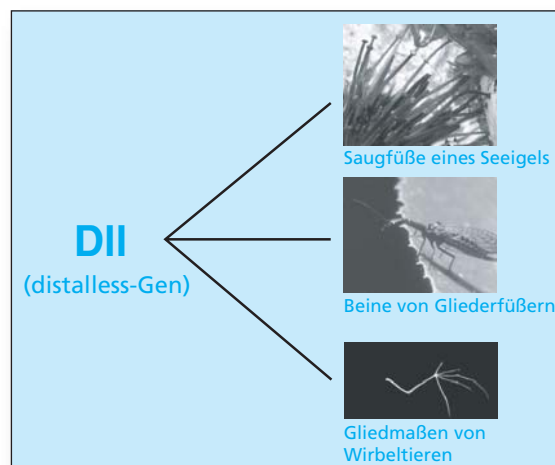


Abb. 4: Das Regulationsgen *dll* (distalless) bzw. das homologe Gen *dlx* codiert für ein Steuerprotein der Transkription (mit einem besonderen Abschnitt, der Homeodomäne, welche an der DNA andockt), das während der Embryonalentwicklung verschiedenster Tierstämme (wie abgebildet) exprimiert wird, in z. T. sehr verschiedenen, nicht homologen Strukturen (Extremitäten verschiedener Tierstämme).

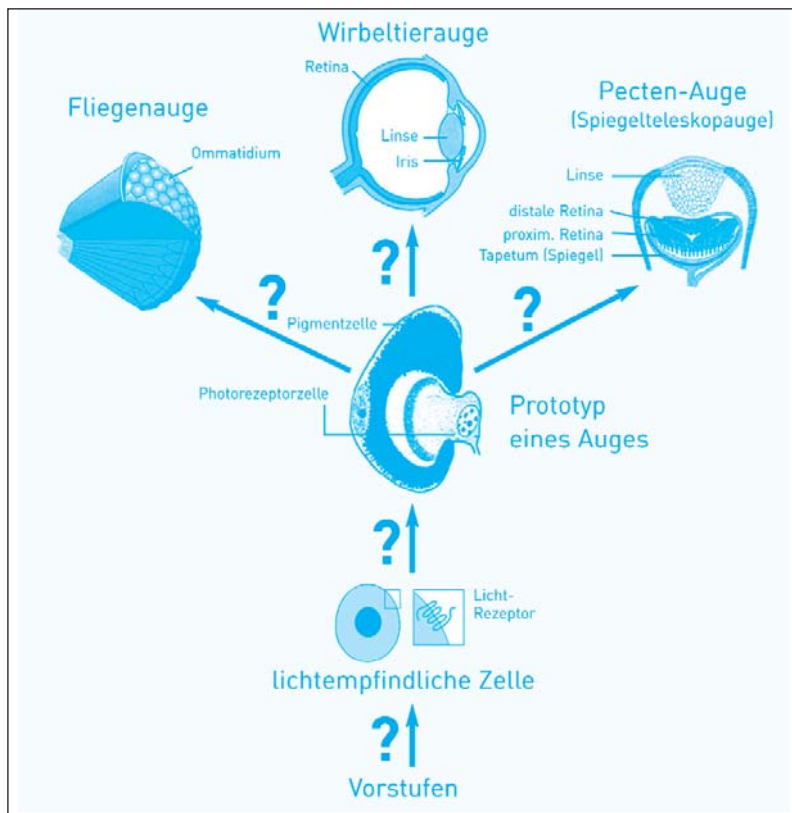


Abb. 5: Alle bekannten Augentypen, vom einfachsten bis zu Linsen-, Komplex- und Spiegelteleskopauge werden in ihrer Entwicklung von denselben Steuerungen „angeschaltet“: Genetische Homologie trotz morphologisch ausgeprägter Nicht-Homologie.

zen Vorläufer der Tierstämme (den sog. Urbilaterier, gemeinsamer Vorfahr aller zweiseitig symmetrischen Tiere) hinaus (CARROLL 2005, 144).

Dies hat gravierende Folgen für das Verständnis von Evolution. Die Unterschiede zwischen den Tierstämmen liegen weniger in der Anwesenheit oder Abwesenheit von (Regulations-)Genen begründet, sondern mehr in deren *Nutzung* (AMUNDSON 2005, 7; CARROLL 2005, 78). Gene können daher nicht der alleinige Schlüssel zum Verständnis der Evolution sein. Gegenüber früher resultieren daraus ganz neue Fragen über Evolutionsmechanismen; die Antworten erhofft man sich aus der Ontogenese.

### Überraschend wenige Gene

Die systematische Ermittlung (Sequenzierung) der kompletten Erbinformation von Lebewesen (Genome) hat ein weiteres überraschendes Ergebnis gebracht: Die Anzahl der Gene ist erheblich geringer als früher vermutet (LAUBICHLER 2005, 327). Ebenso ist der *Unterschied* der Anzahl der Gene bei verschiedenen komplexen Tieren überraschend gering; es gibt also keine ausgeprägte Korrelation zwischen der Komplexität des Organismus und der Komplexität seines Erbguts. Auch diese Befunde bringen das neodarwinistische Erklärungsschema (Abb. 1) in Schwierigkeiten. Denn auch aus diesem Befund folgt: Evolution heißt häufig: Gene wurden nicht schrittweise neu erworben, sondern schon vorhandene Gene wurden verschieden genutzt (DUBOULE & WILKINS 1998, 55). Der Schlüssel zum

Verständnis der zugrundeliegenden Mechanismen sollte wiederum in der Ontogenese liegen.

### Kambrische Explosion und Punktualismus fordern schnelle Evolution

Ein weiterer – nicht neuer – Anlass für den Evo-Devo-Ansatz ist das plötzliche Auftreten der Tierstämme im Fossilbericht, und zwar sowohl bei der sogenannten kambrischen Explosion als auch bei anderen kleineren „Explosionen“. Hier könnte in der Ontogenese ein Erklärungsschlüssel liegen, denn kleine Änderungen in der Regulation und in den Entwicklungskaskaden könnten größere Folgen für den Phänotyp haben. Da die wichtigsten Gene schon in den Vorläufern der Tierstämme vorhanden gewesen sein sollen, die im Kambrium fossil in Erscheinung traten (s. o.), hätten auf dieser Basis die unterschiedlichen Tierstämme schnell entstehen können (CARROLL 2005, 138ff.).

Auch aus solchen Überlegungen resultiert eine neue Offenheit für evolutive Sprünge (Saltationen) (AMUNDSON 2005, 250). Dafür könnte die Ontogenese einen Schlüssel liefern. Denn wenn in der Ontogenese kleine Ursachen große Wirkung zeigen können (s. o.), wären damit möglicherweise die fossilen Diskontinuitäten erklärbar. Darüber hinaus hoffen manche Biologen, auf diese Weise das Problem des *Beginns* der Entstehung neuer Baupläne lösen zu können: Wie konnten neue Konstruktionen evolutiv etabliert werden, obgleich sie anfänglich noch nicht funktional waren und daher eigentlich per Selektion hätten eliminiert werden müssen?

### Makroevolution braucht andere Mechanismen als Mikroevolution

Die klare Unterscheidung zwischen Mikroevolution und Makroevolution (s. Abschnitt „Die ungelösten Fragen“) geht bei Evo-Devo-Forschern häufig Hand in Hand damit, dass für beide Vorgänge unterschiedliche *Mechanismen* postuliert werden. Die Evolutionmechanismen des Neodarwinismus werden dabei nicht in Frage gestellt, sondern als ergänzungsbedürftig betrachtet. Zusätzliche Mechanismen müssten ontogenetische Vorgänge berücksichtigen (AMUNDSON 2005, 3). Während die Synthetische Evolutionstheorie als zentralen Vorgang die Anpassung durch natürliche Auslese beinhaltet, sei der zentrale Mechanismus der Evolution neuer organischer Formen die Änderung der Ontogenese (AMUNDSON 2005, 254; vgl. Tab. 1).

Populationsgenetik und Entwicklungs-genetik beschreiben also zwei zu unterscheidende, wenn auch keine alternativen Evolutionsmechanismen. Beide tragen zur Erklärung phänotypischer Evolution bei (WAGNER 2000, 95). Damit kommen wir zu einem letzten Punkt.

## Selektionstheorie und Populationsgenetik sind ungenügend

Dieser Punkt greift das im Abschnitt „Die ungelösten Fragen“ Gesagte auf. Populationsgenetische Betrachtungen könnten nur einen Teil des evolutionären Wandels erfassen, und ungerichtete Mutationen sowie die Selektion seien unzureichend, um die Entstehung des Neuen in der Evolution zu erklären (WAGNER & LAUBICHLER 2004, 97; LAUBICHLER 2005). Das Neue in der Evolution brauche auch eine Neuprogrammierung. Evo-Devo-Forscher betrachten die Selektionstheorie nur als die halbe Antwort auf die Frage nach den Mechanismen der Evolution; deren „kreative Seite“ werde nicht erfasst (vgl. ARTHUR 2004, 199). Durch diese Änderungen könne auch eine *Gerichtetheit* des evolutionären Wandels ermöglicht werden (ARTHUR 2004, 201).

## Zwischenfazit und Ausblick

Eine neue Suche nach leistungsfähigen Evolutionsfaktoren ist also durch einige neuere, überraschende Befunde aus der Genomforschung motiviert. Andere Gründe sind nicht neu, sondern werden angesichts der neuen Daten in einem anderen Licht gesehen, z. B. die Grenzen der Umweltselektion. Manche bisher allgemein akzeptierten Antworten werden damit relativiert oder gar in Frage gestellt. Ein solcher Vorgang geschieht in der Regel nur, wenn neue Lösungen in Sicht sind oder wenigstens Hoffnung darauf besteht. Die Ansätze, mit denen dabei im Rahmen von „Evo-Devo“ gearbeitet wird, sollen in den folgenden Teilen dieser Artikelserie dargestellt und kritisch analysiert werden.

## Anmerkung

- <sup>1</sup> Alle zitierten Autoren gehen davon aus, dass es evolutionstheoretische Lösungen für diese Fragen gibt; sie sollen nicht für eine grundsätzliche Evolutionskritik vereinnahmt werden. Übersetzungen aus dem Englischen durch den Autor.

## Literatur

- AMUNDSON R (2005) The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought. The Roots of Evo-Devo. Cambridge.
- ARTHUR W (2002) The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature* 415, 757-764.
- ARTHUR W (2004) Biased embryos and evolution. Cambridge.
- BERTSCH E & WALDMINGHAUS T (2005) Evolution virtueller Lebewesen? *Stud. Int. J.* 12, 34-35.
- CARROLL SB (2001) The big picture. *Nature* 409, 669.
- CARROLL SB (2005) Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom. London.
- DUBOULE D & WILKINS AS (1998) The evolution of „bricolage“. *Trends in Genetics* 14, 54-59.
- GILBERT SF, OPITZ JM & RAFF RA (1996) Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology. *Dev. Biol.* 173, 357-372.
- GILBERT SF (2000/2003) Developmental Biology, 6th ed./ 7th ed. Sunderland, MA.
- GOULD SJ (1977) Ontogeny and phylogeny. Harvard University Press.
- JUNKER R (2006) Zur Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution. *Stud. Int. J.* 13, 59-67.
- LAUBICHLER MD (2005) Das Forschungsprogramm der evolutionären Entwicklungsbiologie. In: KROHS U & TOEPFER G (Hg) Philosophie der Biologie. Frankfurt/M, S. 322-337.
- LAUBICHLER MD (2007) Does history recapitulate itself? Epistemological reflections on the origins of evolutionary developmental biology. In: LAUBICHLER MD & MAIENSCHNIG J (eds) From Embryology to Evo-Devo. Cambridge, London, S. 13-33.
- LEDON-RETTIG CC, PFENNIG DW & NASCONE-YODER H (2008) Ancestral variation and the potential for genetic accommodation in larval amphibians: implications for the evolution of novel feeding strategies. *Evol. Dev.* 10, 316-325.
- LENSKI R, OFRIA C, PENNOCK RT & ADAMI C (2003) The evolutionary origin of complex features. *Nature* 423, 139-144.
- MAYR E (1959) Darwin and the Evolutionary Theory in Biology. In: MEGGERS BJ (ed) Evolution and Anthropology: A Centennial Appraisal. Brooklyn, NY, pp 1-10.
- MÜLLER GB (2003) Homology: The Evolution of Morphological Organization. In: MÜLLER GB & NEWMAN SA (eds) Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology. Vienna Series in Theoretical Biology. Cambridge, MA, pp 51-69.
- MÜLLER GB (2005) Evolutionary Developmental Biology. In: WUKETITS FM & AYALA FJ (eds) Handbook of Evolution. Weinheim, pp 87-115.
- MÜLLER GB (2007) Evo-Devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat. Rev. Genet.* 8, 943-949.
- MÜLLER GB & NEWMAN SA (2003) Origination of Organismal Form: The Forgotten Cause in Evolutionary Theory. In: MÜLLER GB & NEWMAN SA (eds) Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology. Vienna Series in Theoretical Biology. Cambridge, MA, pp 3-12.
- PENNISI E (2008) Modernizing the Modern Synthesis. *Science* 321, 196-197.
- 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.
- SALAZAR-CIUDAD I & JERNVALL J (2005) Graduality and Innovation in the Evolution of Complex Phenotypes: Insights from Development. *J. Exp. Zool.* 304B, 619-631.
- STOTZ K (2005) Geschichte und Positionen der evolutionären Entwicklungsbiologie. In: KROHS U & TOEPFER G (Hg) Philosophie der Biologie. Frankfurt/M, S. 338-356.
- THEISSEN G (2006) The proper place of hopeful monsters in evolutionary biology. *Theor. Biosci.* 124, 349-369.
- WAGNER GP (2000) What is the promise of Developmental Evolution? Part I: Why Is Developmental Biology Necessary to Explain Evolutionary Innovations? *J. Exp. Zool.* 288, 95-98.
- WAGNER GP, CHIU C-H & LAUBICHLER M (2000) Developmental evolution as a mechanistic science: The inference from developmental mechanisms to evolutionary processes. *Amer. Zool.* 40, 819-831.
- WAGNER GP & LAUBICHLER MD (2004) Rupert Riedl and the Re-Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology: Body Plans and Evolvability. *J. Exp. Zool.* 302B, 92-102.
- WILLMER P (2003) Convergence and Homoplasy in the Evolution of Organismal Form. In: MÜLLER GB & NEWMAN SA (eds) Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology (Vienna Series in Theoretical Biology). Cambridge, MA, pp 33-49.