

Zur Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baisersbronn

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. Dieser Vorgang kann nicht als Extrapolation von Variationsvorgängen wie Anpassungen, Spezialisierungen oder Optimierungen betrachtet werden. Argumente für eine Gleichsetzung von Mikroevolution und Makroevolution werden als unbegründet zurückgewiesen.

Für makroevolutive Veränderungen fehlen experimentelle Belege; dafür vorgeschlagene Mechanismen wie Evolution neuer funktionaler Gene durch Genduplikation, durch Exon shuffling, durch Mutation von Hox-Genen oder Evolution durch Gen-Tinkering sind entweder hypothetisch oder bewirken – soweit experimentell belegt – nur mikroevolutive Veränderungen. Viele Befunde der kausalen Evolutionsforschung sprechen eher gegen als für die Möglichkeit von Makroevolution.

Makroevolutive 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 evolutionärer 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 bereits mitten in der Kontroverse, denn das Begriffspaar Mikroevolution – Makroevolution wird oft verwendet, wenn es um

die Frage geht, wie gut die Theorie einer *allgemeinen* Evolution aller Lebewesen begründet ist und ob die *Mechanismen* für eine *umfassende* Evolution der Lebewesen als aufgeklärt gelten können. Letztere Frage wird innerhalb der Evolutionsbiologie auch heute durchaus kontrovers diskutiert (s. z. B. JABLONSKI et al. 1997, LEIGH 1999; R. L. CARROLL 2000; S. B. 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). Bis heute wird in der Evolutionsbiologie häufig davon Gebrauch gemacht, wie eine Recherche in *PubMed* zeigt. Auch dann, wenn diese Begriffe nicht explizit verwendet werden, wird doch häufig implizit ein qualitativer Unterschied zwischen einer evolutiven Feinabstimmung und der Entstehung von Neuem vorausgesetzt (vgl. z. B. KIRSCHNER & GERHART [2005] oder MÜLLER & NEWMAN [2005], die „Neuheit“ („novelty“) gegen Variation und Anpassung abgrenzen).

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 PHILOPTSCHENKO 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 von Sichtweisen.

1. Der Begriff „Makroevolution“ wird verwendet, um auf *unterschiedliche Mechanismen* innerhalb der Evolution hinzuweisen. 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

Tab. 1: Kurz-
charakterisierungen
von Mikroevolution
und Makroevolution.

Mikroevolution	Makroevolution
Variationsvorgänge Optimierungen Spezialisierungen Überlebensstrategien	Neu-Konstruktion Entstehung der Baupläne

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 „infraspezifische 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.“

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:

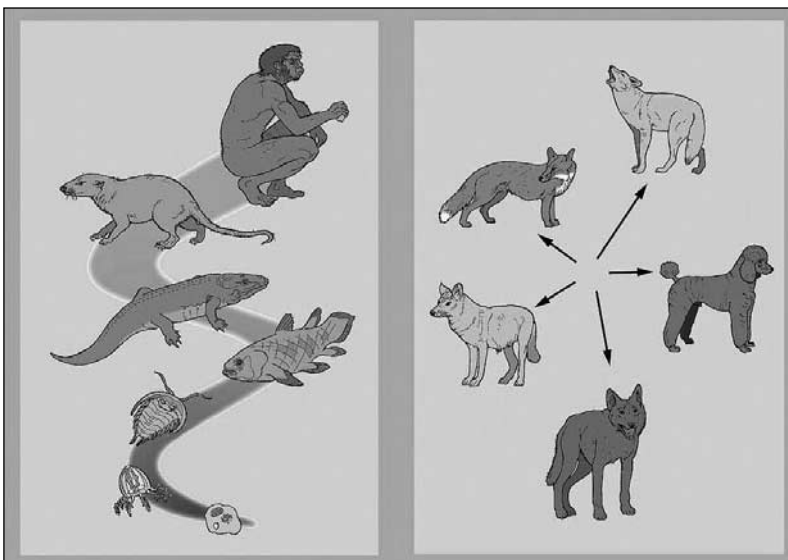


Abb. 1: Mikro- und Makroevolution. Unter Mikroevolution fällt beispielsweise die Entstehung der verschiedenen Hunderassen aus einer Urform, wahrscheinlich dem Wolf, während die Entstehung der Säugetiere aus Reptilien und einfacher organisierten Lebewesen Makroevolution wäre. Im ersten Falle werden nämlich nur bereits vorhandene Strukturen variiert (Eigenschaften des Fells, Form der Schnauze usw.), während im zweiten ganz neue Strukturen gebildet werden müßten: Haare, Milchdrüsen, Einrichtungen für die Temperaturregulation und was sonst die Säugetiere, nicht aber die Reptilien oder andere Vorfahren charakterisiert.

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

Makroevolution: Wie *entstehen* Konstruktionen *erstmalig* – *de novo*? (vgl. Abb. 1) Auf diese Unterscheidung werden wir weiter unten zurückkommen.

Vor dem Hintergrund unterschiedlicher Verständnisse ist eine möglichst klar gefaßte Definition dieser Begriffe 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 verfehlt (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. Wenn man nun weiter (wie das zumeist der Fall ist) Evolution als Gesamtablauf der Geschichte des Lebens für eine Tatsache hält, dann 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 als 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.

Im Streit um das Begriffpaar Mikroevolution und Makroevolution geht es also letztlich um die experimentell faßbare und theoretisch abschätzbare Reichweite der bekannten Evolutionsfaktoren (verschiedene Typen von Mutationen, Selektion, Gendrift usw.). Weiter ist strittig, ob sich aufgrund empirischer Befunde Grenzen der Evolutionsfähigkeit der Lebewesen abzeichnen und ggf., wie eng diese Grenzen sind.

Plädoyer für einen qualitativen Unterschied zwischen Mikroevolution und Makroevolution

Entscheidend für eine *qualitative* Differenzierung zwischen Mikroevolution und Makroevolution ist der *Unterschied zwischen den zu lösenden Problemen*: In zwei Schlagworten ausgedrückt: Variation oder Konstruktion. Daher soll in Anlehnung an JUNKER & SCHERER (2006) 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, da Artbildung mit solchen Vorgängen einhergeht, wie vielfach empirisch nachgewiesen wurde (vgl. JUNKER & SCHERER 2006, 58-63).

Optimierungen sind als Spezialisierungen eines variablen Merkmals zu verstehen. Beispielsweise wurden Getreide züchterisch auf möglichst großen Ertrag hin optimiert. Optimierungen gehen erfahrungsgemäß oft auf Kosten anderer Fähigkeiten; sie sind vor dem Hintergrund der jeweiligen Umwelt zu beurteilen und in der Regel nicht als Verbesserungen einer zuvor unvollkommenen Struktur zu verstehen. Wichtig ist, daß einer Optimierung immer ein funktionsfähiges biologisches System zugrunde liegt, das über zufällige Variation der Systemparameter an jeweilige Umwelten 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 2003): „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,

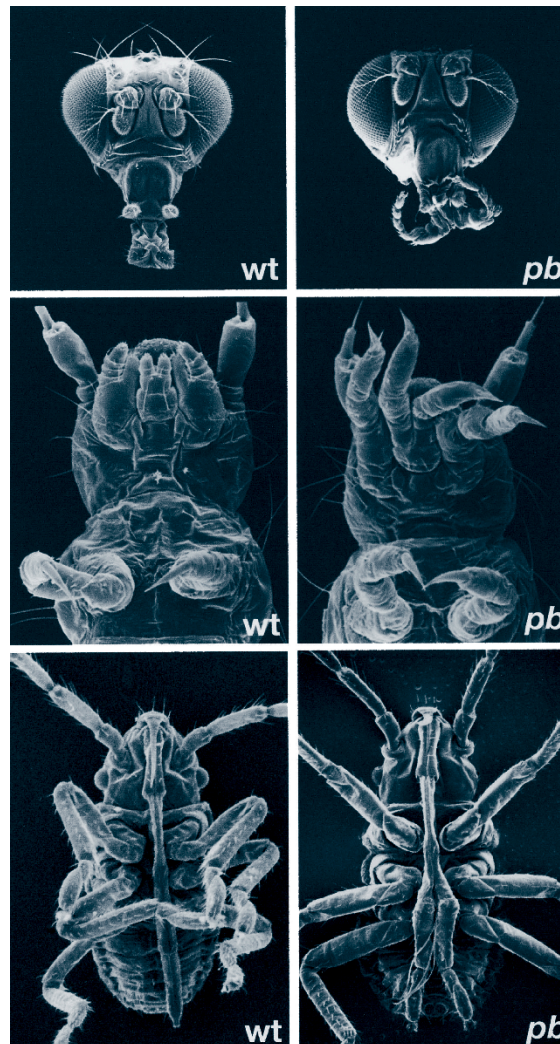


Abb. 2: Phänotypischer Vergleich von Wildtypen (wt) mit einer proboscipedia (pb) Verlustmutante. Links die jeweiligen Wildtypen, rechts die Mutanten. In allen Fällen sind Teile der Mundwerkzeuge zu Beinen umgewandelt, es sind jedoch auch artspezifische Unterschiede erkennbar: In der Fruchtfliege (oben) ist das Labium in Beine umgewandelt, in der Kornkäferlarve (Mitte) sind sowohl die Palpen als auch das Labium umgewandelt, und in der Wanze (unten) ist das Ende des Labiums betroffen, aber die Stechröhre aus dem Maxillum unbeeinflusst. Oben: Fruchtfliege (*Drosophila melanogaster*); Mitte: Käfer (*Tribolium castaneum*); Unten: Wanze (*Oncopectus fasciatus*) (Aus HUGHES & KAUFMAN 2002, Abdruck mit freundlicher Genehmigung von Blackwell Publishing)

wobei Computerprogramme nützlich sind, die mit dem Versuch-und-Irrtum-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 ebenfalls 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 (Polyvalenz). 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 veränderten Bauteile wird durch diese Befunde jedoch nicht erklärt (vgl. WINKLER 2005a). Hierher gehören auch homeotische Mutationen, durch welche z. B. ganze Körperteile an falschen Stellen ausgeprägt werden (Abb. 2).

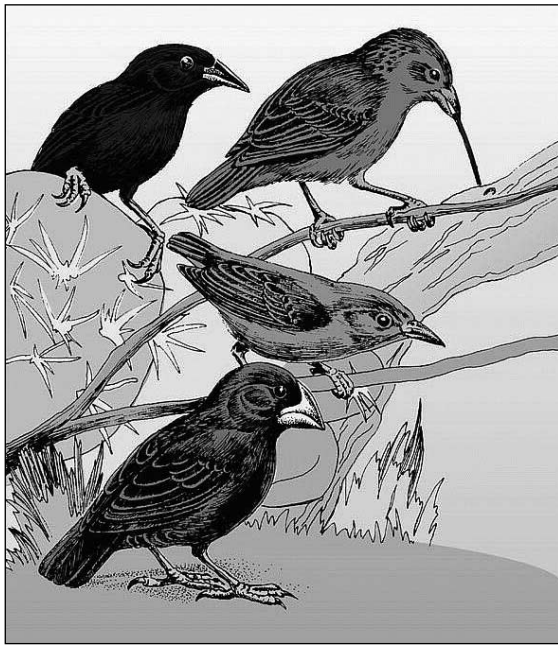


Abb. 3: Mikroevolutionäre Variation bei den Schnäbeln und Gefiederfärbungen einiger Darwinfinken. (Aus JUNKER & SCHERER 2006)

Charakterisierungen von „Makroevolution“.

Hier ist eine möglichst genaue Sinnbestimmung vielgebrauchter Wendungen wie „neue Konstruktionen“ oder „grundlegender Umbau“ erforderlich, ferner ist eine quantitative Charakterisierung erstrebenswert. In Ergänzung zum oben geschilderten technischen Beispiel soll ein biologisches Beispiel den Unterschied zwischen Mikro- und Makroevolution illustrieren: Mikroevolution wäre die Variation der Form des Hornschnabels von Vögeln (Abb. 3). 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 dem bezahnten Kiefer eines Vorläuferreptils (wobei das genetische Potential für die Ausbildung des Schnabels zuvor auch nicht *latent* 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 ganz 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.

Irreduzible Komplexität. Der „springende Punkt“ ist der Erwerb einer grundsätzlich neuen Struktur bzw. Konstruktion. Damit neue Konstruktionen eine neue Funktion ausüben 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 erst ihre neue und anders abge-

stimmte Konstellation ermöglicht eine neue Funktion. Michael BEHE (1996) hat in diesem Zusammenhang den Begriff der „irreduziblen (nicht reduzierbaren) Komplexität“ in die Diskussion eingeführt. Ein System ist nach BEHE unter folgenden Voraussetzungen irreduzibel komplex: Es besteht notwendigerweise aus mehreren fein aufeinander abgestimmten, miteinander wechselwirkenden Teilen, die für eine bestimmte Funktion benötigt werden, so daß die Entfernung eines *beliebigen* Teils die Funktion *restlos* zerstört (zur Diskussion von Kritik siehe JUNKER 2005). Der Aufbau irreduzibel komplexer Systeme *mit neuer Funktion* erfordert demnach mehrere aufeinander abgestimmte Veränderungen, Verschaltungen oder Innovationen, die *gleichzeitig* auftreten müssen, denn „Zwischenstationen“ sind selektiv nachteilig und würden ausgemerzt werden.

Kennzeichnend für einen makroevolutionären Übergang ist demnach die *Notwendigkeit vieler unabhängiger zusammenpassender Änderungen*, die ablaufen müssen, um eine neue funktionsfähige Struktur zu erhalten. Dergleichen ist experimentell bisher nicht demonstriert worden, und es gibt dafür auch keine realistischen theoretischen Modelle (vgl. JUNKER 2005 sowie den Beitrag „Wissenschaftliche Kontroverse über irreduzible Komplexität“ in dieser Ausgabe S. 94; viele Szenarien zu makroevolutiven Vorgängen basieren auf zu stark vereinfachenden Vorstellungen über den untersuchten Gegenstand; s. u.).

Kennzeichnend für einen makroevolutionären Übergang ist die Notwendigkeit vieler unabhängiger zusammenpassender Änderungen.

Ein Nachteil des Konzepts der irreduziblen Komplexität ist allerdings, daß es im strengen Sinne bislang nur auf klar abgrenzbare und überschaubare molekulare Systeme angewendet werden kann. Die Argumentation mit irreduzierbarer 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 irreduzierbarer Komplexität schwieriger wird. Dementsprechend ist eine Quantifizierung von Makroevolution bisher auch nur im vergleichsweise einfacheren biochemischen Bereich möglich und das auch nur unter gewissen Vorbehalten (vgl. dazu JUNKER & SCHERER 2006, S. 155-163). 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). Ein Beispiel wird in JUNKER & SCHERER (2006, 155-163) anhand des Rotationsmotors von Bakterien diskutiert. Bei genügender Kenntnis der Strukturen und Funktionen der untersuchten Gegenstände sowie der Evolutionsmechanismen ist grundsätzlich eine Quantifizierung von Makroevolution möglich.

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 hierfür sind 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. Von der Realität mikroevolutiver Vorgänge kann nach gegenwärtigem Wissensstand nicht auf Makroevolution extrapoliert werden. Man kann beispielsweise 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.

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

Unscharfe 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 derzeit 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 derzeit unklaren „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.

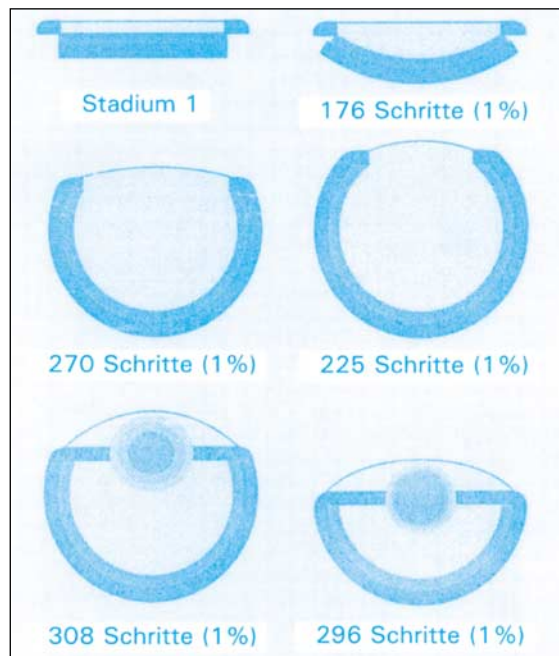
Fossile Diskontinuitäten. Ein indirektes Argument für einen qualitativen Unterschied von Mikroevolution und Makroevolution liefert der Fossilbericht, der *regelmäßig* markante Diskontinuitäten aufweist, am auffälligsten an der Präkambrium-Kambrium-Grenze (VALENTINE 2004). Selbst wenn die Summierung beobachtbarer evolutionärer Prozesse die Entstehung neuer Baupläne theoretisch ermöglichen könnte, bliebe dennoch die Frage, ob diese Prozesse in vergleichsweise kurzer Zeit die sehr verschiedenen 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.

Argumente für die Gleichsetzung beider Begriffe

Mikroevolution + Zeit = 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.

Abb. 4: 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.



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; dies 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.

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. Doch aus der Tatsache, daß keine besonderen Mechanismen für Makroevolution gefunden wurden, könnte angesichts der Kenntnisse über Mikroevolution auch geschlossen werden, daß Makroevolution gar nicht stattfindet. Die Tatsache, daß keine besonderen Makroevolutionsmechanismen gefunden wurden, kann also nicht als Beleg oder Hinweis dafür gewertet werden, daß für Makroevolution mikroevolutionäre Vorgänge ausreichend sind.³

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 makroevolutionäre Dimension. Die Autoren kommen zum Schluß, daß die evolutive Entwicklung eines

Linsenauges problemlos denkbar sei.

Doch diese Simulation erklärt nicht das, was sie zu erklären 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. 4). 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, da der Komplexität und Vernetztheit von organismischen Bauplänen in dieser Computersimulation nicht einmal entfernt Rechnung getragen wird (Näheres in ULLRICH et al. 2006 und HANSEN 2003, 83f.).

Mechanismen für Makroevolution

Im folgenden sollen in Kurzform einige Vorschläge zur Überwindung der Hürde Makroevolution vorgestellt werden. (Zur näheren Begründung wird auf die angegebene Literatur verwiesen.)

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*). Das Ausmaß, mit dem Homeobox-Gene bzw. deren Mutationen 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).

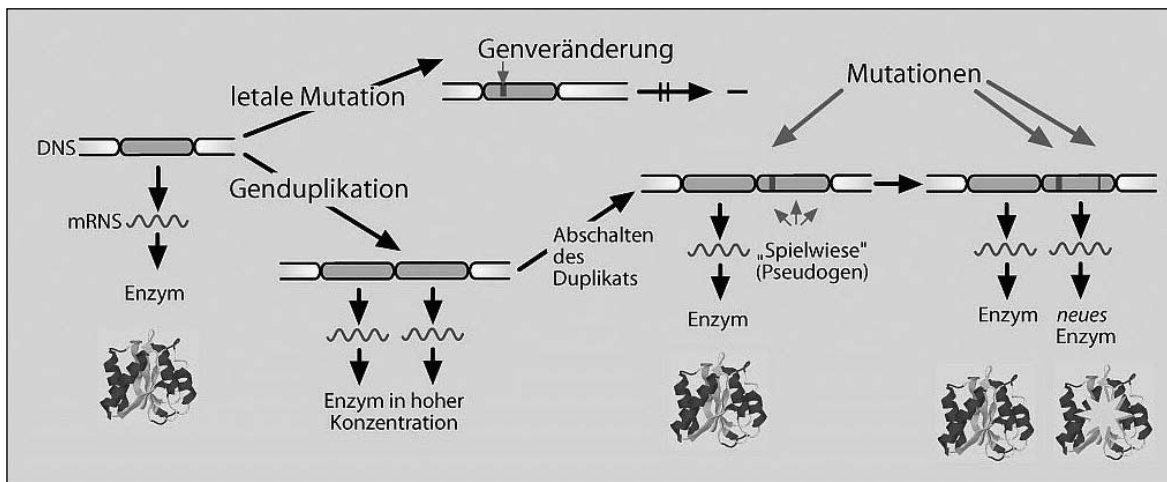


Abb. 5: Genduplikation und Stillelegung des duplizierten Gens. In verschiedenen Genomen hat man stillgelegte Gene mit Ähnlichkeiten zu funktionalen Genen gefunden, die durch Genduplikation entstanden sein könnten. Sie werden als Pseudogene bezeichnet. Nach der Verdopplung eines Gens kann die Zelle ohne 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 2006)

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, Evolutionsforschung 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 (Homeobox-Gene, s.o.), die Hoffnung, daß durch geringfügige Änderungen dieser Gene makroevolutionäre Schritte möglich sein könnten. Außerdem hatten die Sequenzierungen ganzer Genome zu dem überraschenden Ergebnis geführt, daß die Organismen genetisch nicht so verschieden sind, wie aufgrund der Morphologie vermutet worden war. Deshalb ist die Vermutung begründet, daß die Unterschiede (vor allem auch) darin liegen, *wie die Gene in der Ontogenese benutzt bzw. reguliert werden*. Könnte hier ein Schlüssel für Makroevolution liegen?

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

genese 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. u.) 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 Homeobox-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 besteht darin, 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. 5): 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 inak-

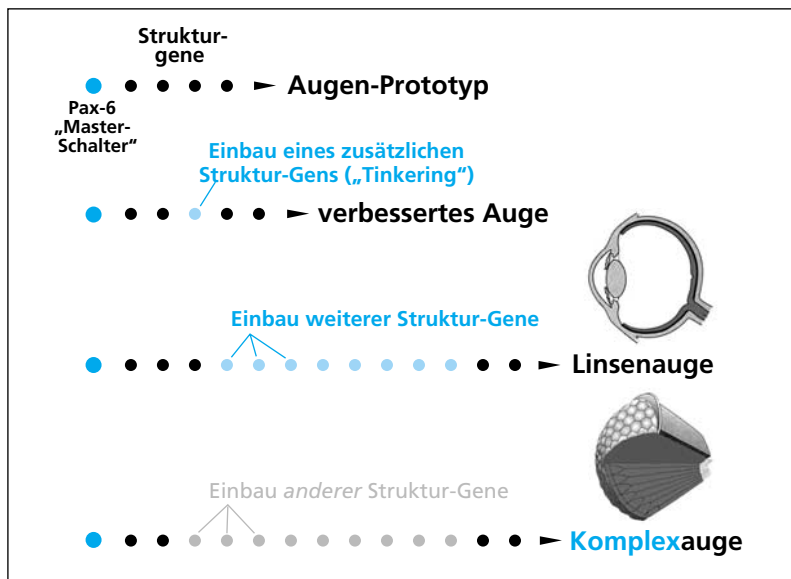


Abb. 6: Stark schematisierte Darstellung des hypothetischen „Gen-Tinkerings“ am Beispiel des Auges. Ein Augen-Prototyp wird zunächst als gegeben vorausgesetzt. Die weitere hypothetische evolutive Entwicklung erfolgt durch sukzessive Einfügung weiterer Gene, die unter der Kontrolle des Master-Gens (Hox-Gen, hier Pax-6) stehen. Die verschiedenen Augentypen sollen demnach durch unterschiedlichen Einbau untergeordneter Gene entstanden sein. Das Hox-Gen bleibt dasselbe und kann daher die Entwicklung verschiedener Augentypen induzieren.

tive Kopie könnte nun nahezu beliebig umgebaut werden. Sobald der Umbau abgeschlossen ist, kann das Gen wieder angeschaltet 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 2006, 153-155). Schließlich kann es für den Umbau stillgelegter Gene, die nicht der Selektion ausgesetzt werden, keine Zielvorgabe geben.

Evolution durch Exon shuffling. Gene sind oft 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 2006, 150-152). Hier drängt sich eher die Vorstellung einer „programmierten Variabilität“ auf.

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 aneinander „geflickt“ oder Proteine in neue Funktionszusammenhänge eingeschleust haben (vgl. Abb. 6). Diese evolutionär weitgehend hypothetischen Vorgänge werden unter Gen-Tinkering („Flickschusterei“ mit Genen) subsummiert. 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. Ein molekularer Mechanismus für Makroevolution fehlt trotz intensivster Bemühungen *vollständig*. Diese Behauptung gründet auf experimentellen Befunden. Anderslautende Behauptungen basieren häufig auf vagen, allgemeinen, spekulativen Betrachtungen, die sich den konkreten Details nicht stellen oder verweisen auf Befunde, die mit der *Mechanismenfrage* nichts zu tun haben (Befunde aus der Vergleichenden Bio-

logie oder der Paläontologie, cladistische Analysen, ontogenetische Befunde; vgl. dazu auch die Rezension des Buches „The Plausibility of Life“ von JUNKER [2006a]). Auch manche Evolutionstheoretiker kommen zu ähnlichen Einschätzungen, wenn auch kaum jemand eine vollständige Unkenntnis über die Mechanismen der Makroevolution einräumt (was auch mit der Frage der Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution zusammenhängt!).

Dank: Wertvolle Hinweise zu diesem Artikel erhielt ich von Judith FEHRER, Siegfried SCHERER und Thomas WASCHKE.

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, aufgrund molekularer Daten, zum Ergebnis, daß die kambrische Explosion echt ist und nicht durch die Unvollständigkeit der Fossilüberlieferung vorgetäuscht wird (vgl. dazu auch JUNKER 2006b).
- ³ An diesem Punkt wird dann oft argumentiert, daß die Realität einer Makroevolution durch die Paläontologie oder die Vergleichende Biologie erwiesen sei. Doch damit wechselt man argumentativ von der Mechanismenfrage zu den indirekten Indizien, oder modern ausgedrückt vom „process“ zum „pattern“. Doch weder die Paläontologie noch die Vergleichende Biologie liefern einen Prozeß oder Hinweise auf Mechanismen; vgl. den Abschnitt „Mechanismen für Makroevolution“.

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.
- 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.
- FEHRER J (2000) Behebt die molekulare Entwicklungsgenetik die Schwächen der Evolutionären Synthese? *Stud. Int. J.* 7, 90-91.
- 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.
- JABLONSKI D, BENTON MJ, GASTALDO RA, MARSHALL CR & SEP-KOSKI Jr. JJ (1997) Macroevolution in the 21st Century. www.nhm.ac.uk/hosted_sites/paleonet/paleo21/macroevolution.html
- JUNKER R (2001) Das Präkambrium/Kambrium-Problem: Molekulare Uhren und Fossilien. *Stud. Int. J.* 8, 83-85.
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. Holzgerlingen.
- JUNKER R (2004) Intelligent Design. www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/p1622.php
- JUNKER R (2005) Irreduzible Komplexität. www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/p1624.php
- JUNKER R (2006a) Rezension „Kirschner & Gerhart, The plausibility of life“. *Stud. Int. J.* 13, 53-56.
- JUNKER R (2006b) Entstehung der kambrischen Tierwelt – auch nach molekularen Daten explosiv. *Stud. Int. J.* 13, 46.
- JUNKER R & SCHERER S (2006) Evolution – ein kritisches Lehrbuch. Gießen, 6. Aufl.
- KIRSCHNER MW & GERHART JC (2005) The Plausibility of Life. Resolving Darwins Dilemma. New Haven and London.
- LEIGH EG (1999) The modern synthesis, Ronald Fisher and creationists. *Trends Ecol. Evol.* 14, 495-498.
- LÖNNIG WE (1995) Mutationen: Das Gesetz der rekurrenten Variation. In: MEY J, SCHMIDT R & ZIBULLA S (Hg) Streitfall Evolution. Stuttgart, S. 149-165.
- MAYR E (1984) Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Berlin.
- MÜLLER GB & NEWMAN SA (2005) The Innovation Triad: An EvoDevo Agenda. *J. Exp. Zool.* 304B, 487-503.
- NEUHAUS K (2002) Gene tinkering: Kann in komplexe biologische Systeme neue Information eingeflickt werden? *Stud. Int. J.* 9, 59-66.
- 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 (2003) Bionik und die Ursprungsfrage. <http://members.aon.at/evolution/fdbionikusp.htm>
- RECHENBERG I (1994) Evolutionstrategie '94. Stuttgart.
- 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 (1995) Höherentwicklung bei Bakterien: Ist ein molekularer Mechanismus bekannt? In: MEY J, SCHMIDT, R & ZIBULLA S (Hg) Streitfall Evolution. Stuttgart, S. 85-104.
- ULLRICH H, WINKLER N & JUNKER R (2006) Zankapfel Auge. *Stud. Int. J.* 13, 3-14.
- 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 12. 9. 2006)
- WASCHKE T (2006) Die Entstehung von grundsätzlich Neuem in der Evolution. www.waschke.de/bericht_2.pdf (Zugriff am 12. 9. 2006)
- WELCH JJ & BROMHAM L (2005) Molecular dating when rates vary. *Trends Ecol. Evol.* 20, 320-327.
- 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