

Entwurf eines Beitrags für *Evolution: Ein interdisziplinäres Handbuch*, herausgegeben von Philipp Sarasin und Marianne Sommer. J. B. Metzler Verlag, Stuttgart.

## **C.5 Jenseits des Neodarwinismus? Neuere Entwicklungen in der Evolutionsbiologie**

Die Synthetische Evolutionstheorie entstand um 1940 als eine Integration von mehreren biologischen Teilgebieten, insbesondere der klassischen Genetik, der Systematik, der Naturgeschichte, der Ökologie, und teilweise der Paläontologie. Die ein Jahrzehnt zuvor entwickelte Populationsgenetik hatte diese Integration möglich gemacht. Die Synthetische Evolutionstheorie entwickelte sich in den 1960er Jahren zu der dominanten Theorie in der Evolutionsbiologie, seitdem üblicherweise als „Neodarwinismus“ bezeichnet. Der Name rührt daher, dass zuvor—gegen Ende des 19. Jahrhunderts—mehrere Ansätze populär gewesen waren, die Darwins natürliche Selektion als weitgehend irrelevant für die Evolution sahen (z.B. ein Wiederaufleben des Lamarckismus). Für den Neodarwinismus sind die Erklärung der Adaption (evolutionären Anpassung) sowie der Speziation (Artbildung) die Hauptziele der Evolutionsbiologie. Evolution wird als gradueller Prozess verstanden, d.h. phänotypischer Wandel vollzieht sich nicht sprunghaft, sondern in kleinen und kontinuierlichen Schritten von stammesgeschichtlichen Vorfahren bis zu heutigen Arten (Gradualismus). Die natürliche Selektion gilt als der zentrale Mechanismus, der evolutionären Wandel hervorbringt, indem Selektion auf Variation innerhalb von Populationen wirkt. Die mathematischen Modelle der Populationsgenetik bilden den theoretischen Kern des Neodarwinismus (Amundson 2005; Charlesworth et al. 1982).

Trotz seiner dominanten Stellung in der Evolutionsbiologie, insbesondere im englischsprachigen Raum, ist Kritik am Neodarwinismus nicht ausgeblieben. Manche bemängelten, dass diese

Evolutionstheorie unvollständig sei und ihr enger theoretischer Rahmen mit bisher vernachlässigten oder neuen biologischen Gesichtspunkten zu erweitern sei. Andere kritisierten sogar einzelne theoretische Annahmen und Erklärungsmodelle des Neodarwinismus als im Wesentlichen falsch (Levit et al. 2005). Kritik wurde insbesondere von Paläontologen, Morphologen, und Evolutionstheoretikern mit entwicklungsbiologischen Ansätzen geübt (Erwin 2009; Müller 1994). Dieser Beitrag gibt einen Überblick über die wichtigsten Entwicklungen in der Evolutionsbiologie der letzten vier Jahrzehnte. Man kann diese theoretischen Neuerungen als Erweiterungen des Neodarwinismus auffassen oder auch als dessen Ersetzung durch einen anderen Ansatz. In jedem Fall haben sich der theoretische Rahmen, die methodologische Praxis, und die disziplinäre Struktur der heutigen Evolutionsbiologie deutlich vom ursprünglichen Neodarwinismus entfernt. Auch ist es so, dass—im Gegensatz zum einst etwas monolithischen Neodarwinismus—die heutige Evolutionsbiologie in einer Vielzahl von theoretischen und praktischen Denk- und Forschungsweisen besteht.

Diese Übersicht beginnt mit einer Diskussion der Kritik von Seiten der Paläontologie, insbesondere der Theorie des Punktualismus. Dann wird von der Kontroverse bezüglich des neodarwinistischen Adaptionismus zu berichten sein, die u.a. im Kontext der Soziobiologie und der evolutionären Psychologie von Bedeutung war. Die Entstehung von neuen Ansätzen und Teilgebieten wie der molekularen Evolutionsbiologie, der phylogenetischen Systematik (Kladistik) und der molekularen Phylogenetik hat die Evolutionsbiologie deutlich gewandelt, u.a. dadurch, dass sie weniger adaptionistisch geworden ist und eine stärkere historische Ausrichtung erfahren hat. Schließlich wird die evolutionäre Entwicklungsbiologie (*evo-devo*) als einer der vielversprechendsten neuen evolutionären Ansätze die Bühne betreten. Entwicklungsbiologische Erkenntnisse stellen sich als wesentlich für manche evolutionären Erklärungen heraus, und darüber hinaus verfolgt die evolutionäre Entwicklungsbiologie evolutionäre Fragestellungen, die

vom Neodarwinismus vernachlässigt wurden. Auch werden aus einer solchen heutigen Sichtweise manche einst ignorierte Evolutionstheoretiker oder geschmähte Kritiker des Neodarwinismus teilweise legitimiert.

### **Punktualismus (*punctuated equilibrium*)**

Obzwar mit G. G. Simpson einer der Gründer der Synthetischen Evolutionstheorie ein Paläontologe war, hat die Paläontologie nur zum Teil an dieser disziplinären Integration teilgenommen. Das Wissen der Paläontologie—das lang vergangene evolutionäre Ereignisse betrifft—lässt sich oft nicht so einfach mit dem Wissen von evolutionsrelevanten Disziplinen wie Zoologie, Botanik, Systematik, Populationsgenetik, Ökologie, und Verhaltensbiologie—die heute lebende Organismen studieren—verbinden; was auch darin Ausdruck findet, dass Paläontologen alle sich mit existierenden Arten befassenden Biologen etwas abschätzig als „Neontologen“ bezeichnen. Darüber hinaus kamen Anfechter des Neodarwinismus oft aus den Reihen der Paläontologie.

Ein typischer Kritikpunkt war und ist zum Teil immer noch, dass der Neodarwinismus zwar Mikroevolution erklären kann, nicht aber die Makroevolution. Mikroevolution ist Evolution innerhalb einer Art, wohingegen Makroevolution Evolution über Artgrenzen hinaus bezeichnet. Neodarwinisten führen an, dass Makroevolution, z.B. die Entstehung von Organismengruppen auf höheren taxonomischen Rängen, nichts anderes sei als eine Reihe von vielen aufeinanderfolgenden mikroevolutionären Ereignissen. Dies ist ein gutes Argument gegen Kreationisten, die das Vorkommen von Mikroevolution eingestehen, aber die Existenz von Makroevolution leugnen. Allerdings folgt daraus, dass Makroevolution eine Reihe von mikroevolutionären Ereignissen ist, nicht, dass die populationsgenetischen Theoriemodelle, die

speziell für die Erklärung mancher Aspekte der Mikroevolution entwickelt wurden, zur Erklärung der Makroevolution ausreichen. Populationsgenetik als theoretischer Kern des Neodarwinismus kann erklären, wie sich die Häufigkeit eines phänotypischen Merkmales innerhalb einer Population oder Art ändert (durch den Einfluss von natürlicher Selektion, genetischer Mutation und Drift und geographischer Migration von Individuen).

Makroevolutionäre Fragestellungen hingegen, mit denen sich die Paläontologie befasst, sind z.B. das Entstehen sowie Aussterben von ganzen Organismengruppen hohen taxonomischen Ranges (Familien, Ordnungen) und die Geschwindigkeit und der Trend von phänotypisch-morphologischem Wandel über lange evolutionäre Zeiträume und in mehreren taxonomischen Gruppen. Um solche Ereignisse zu verstehen, müssen eine Reihe weiterer Gesichtspunkte und Erklärungsmodelle herbeigezogen werden, die u.a. Wandel in klimatischen und geologischen Faktoren und den internen morphologischen Aufbau von verschiedenen Arten (und nicht bloß die Verteilung von Genen in einer Population) berücksichtigen. Zusätzlich zu der Selektion zwischen Individuen innerhalb einer Art—was die Populationsgenetik in Betracht zieht—kann auch Selektion zwischen Arten kausal relevant sein. Massensterben von Arten (wie das Aussterben der Dinosaurier) können nicht von populationsgenetischen Modellen erfasst werden. Dasselbe gilt für die Tatsache, dass der evolutionäre Prozess und seine Dynamik sich selber wandelte, wenn zu einzelligen mehrzellige Organismen hinzukamen, oder zu asexuellen sich sexuell fortpflanzende Arten hinzukamen (Erwin 2009). In dem Maße, wie der Neodarwinismus sich auf die Mikroevolution konzentriert, ist er theoretisch zu eng gefasst, um sämtliche evolutionären Fragestellungen zu beantworten.

Ein prominenter Streitpunkt, der nicht die kausalen Mechanismen des evolutionären Wandels betrifft, sondern das Muster der phänotypischen Evolution angeht, ist die Hypothese des Punktualismus. Von den amerikanischen Paläontologen N. Eldredge und S. J. Gould im Jahre

1972 unter dem Namen „punctuated equilibrium“ vorgeschlagen, wurde sie dem vom Neodarwinismus bevorzugten Gradualismus gegenübergestellt (Eldredge/Gould 1972). Die Hypothese des phyletischen Gradualismus geht davon aus, dass morphologische Evolution kontinuierlich und graduell vonstatten geht, wobei zu jedem Zeitpunkt (geringer) morphologischer Wandel stattfindet (und die Geschwindigkeit des Wandels in nahe verwandten Arten und Abstammungslinien ähnlich ist). Im Gegensatz dazu behauptet der Punktualismus, dass während des Großteils der historischen Existenz einer Art so gut wie keinerlei morphologische Änderungen stattfinden—in diesem Zeitraum herrscht evolutionäre Stasis, als würde sich die Art in einem Gleichgewicht („equilibrium“) befinden. Wenn eine solche Art sich jedoch im Prozess der Artbildung zu zwei neuen Nachfolger- oder Tochterarten entwickelt, findet während dieses recht kurzen Zeitraums relativ schnell grosser morphologischer Wandel statt—das Gleichgewicht ist unterbrochen („punctuated equilibrium“).

Dieses Modell ist nicht mit der unwahrscheinlichen Hypothese des Saltationismus zu verwechseln, die eine wortwörtlich sprunghafte morphologische Evolution annimmt, wobei von einer Generation auf die nächste starke morphologische Änderungen (z.B. durch Makromutationen) möglich sind, vielleicht sogar die Entstehung einer neuen Art innerhalb einer Generation. Der Punktualismus behauptet vielmehr, dass während langen evolutionären Zeiträumen (z.B. 97% der historischen Existenz einer Art) keine gerichteten morphologischen Änderungen stattfinden, gefolgt von rapidem Wandel in kurzen Zeiträumen (z.B. 3% der historischen Existenz einer Art). Man beachte, dass ein solcher—aus geologischer Sicht—kurzer Zeitraum zehntausende von Jahren dauern kann, so dass rapide Evolution ohne wirkliche Sprünge möglich ist. Die Begründung für das Modell des Punktualismus ist die strittige Behauptung, dass es besser mit dem Muster bekannter Fossilien übereinstimmt. Der Punktualismus kann fossile Funde von nahe verwandten, aber morphologisch verschiedenen

Arten in kurz aufeinanderfolgenden Zeitperioden dadurch erklären, dass schnelle Makroevolution stattgefunden hat. Ebenso ist das Vorkommen von sehr ähnlichen Fossilien über sehr lange Zeiträume hinweg mit diesem Modell vereinbar.

Der Punktualismus ist oft als Kampfansage an den Neodarwinismus und seinen bevorzugten Gradualismus verstanden worden. Allerdings wurde dieses neue paläontologische Modell ursprünglich bloß von Eldredge vorgeschlagen (Eldredge 1971). Er verteidigte die zentrale Behauptung von sehr schneller Evolution im relativ kurzen Zeitraum der Entstehung von neuen Arten mit der Annahme, dass Artbildung erfolge, wenn das Verbreitungsgebiet einer ursprünglichen Art in zwei Teilgebiete aufgespalten würde, z.B. durch Gebirgsbildung, Kontinentaldrift oder Klimawandel, so dass die getrennten Teilpopulationen sich in unterschiedliche Arten entwickeln. Da eine solche Teilpopulation aus relativ wenigen Individuen bestehe und sie einem anderen Selektionsdruck unterliegen würde als die nun von ihr abgetrennten Populationen, könne schneller evolutionärer Wandel stattfinden. Dieses Modell der allopatrischen Artbildung war auch von vielen Neodarwinisten bevorzugt worden, so dass Eldredges ursprüngliche Fassung des Punktualismus potentiell mit dem Neodarwinismus hätte vereinbart werden können. Jedoch wurde der Punktualismus wenig später von Eldredge zusammen mit Gould vertreten, wobei insbesondere Gould eine radikalere Fassung vertrat und den Punktualismus rhetorisch sowohl dem Gradualismus wie dem Neodarwinismus entgegensetzte. Infolgedessen wurde der Punktualismus sofort von vielen Evolutionsbiologen, einschließlich vieler Paläontologen, kritisiert, während andere Paläontologen dieses neue Modell zumindest teilweise verteidigten (Charlesworth et al. 1982, Gould/Eldredge 1993).

Mittlerweile hat sich der Sturm gelegt, v.a. insofern viele Positionen zwischen strengem Gradualismus und Punktualismus vertreten werden. Neodarwinisten haben darauf hingewiesen,

dass sie eigentlich nie einen ausschließlichen Gradualismus vertreten haben; und heutzutage gestehen fast alle Evolutionsbiologen zu, dass die Geschwindigkeit von morphologischer Evolution manchmal schneller und manchmal langsamer sein und in verschiedenen Arten und Abstammungslinien unterschiedlich sein kann. Darüber hinaus können scheinbare morphologische Lücken im Fossilbestand nicht nur durch äußerst schnelle morphologische Evolution, sondern auch durch andere Prozesse erklärt werden, z.B. durch die Migration von Arten. Für jedes bestimmte Muster des Wandels in einer Organismengruppe gibt es auch verschiedene Kausalmodelle, die dieses Muster potentiell erklären können. Aus diesem Grund ist die heutige Evolutionsbiologie nicht in zwei Lager bezüglich der Makroevolution gespalten (Gradualismus gegen Punktualismus), sondern verschiedene Modelle werden vertreten, wobei unterschiedliche Modelle für unterschiedliche Organismengruppen oder Abstammungslinien zutreffen können, oder ein Forscher verschiedene Ideen und Modelle miteinander kombiniert (Fitch/Ayala 1995).

## **Adaptionismus**

Für den Neodarwinismus ist die Erklärung des Prozesses der evolutionären Anpassung eine der Hauptaufgaben der Evolutionstheorie. Während es unkontrovers ist, dass Anpassung (Adaption) zumindest eine Frage der Evolutionsbiologie ist, ist vielen Neodarwinisten vorgeworfen worden, darüber hinaus einen zu kruden Adaptionismus zu vertreten. Adaptionismus ist die strittige Annahme, dass jegliches Merkmal (z.B. jede morphologische Struktur und jedes Verhaltensmuster), das häufig in einer Art ist, eine Adaption sei. Das bedeutet, dass Merkmale sich deswegen im Laufe der Stammesgeschichte entwickelt haben, weil sie die biologische Fitness (d.h. die Überlebenschancen und die Fortpflanzungsrate) ihrer Träger erhöhten. Aufgabe

der Forschung sei es daher, ein plausibles Szenario zu entwerfen, das darlegt, in welcher ökologischen Situation sich Organismen einer Art in der Vergangenheit befunden haben, wie ein Merkmal genau funktioniert hat und warum es zum Überleben oder der Fortpflanzung besser beigetragen hat als andere Merkmale. Eine Möglichkeit ist es, ein Optimierungsmodell aufzustellen, das alle relevanten Faktoren bezüglich des Fitnessbeitrages einer Struktur einzubeziehen versucht, und das die optimale Variante dieser Struktur voraussagt (z.B. die optimale Länge des Unterkiefers eines Löwen). Diese theoretische Vorhersage wird mit der tatsächlichen Ausprägung des Merkmales in der heutigen Art (die Unterkieferlänge eines Löwen) verglichen. Bei Übereinstimmung ist es wahrscheinlich, dass das Optimierungsmodell eine adäquate Erklärung gibt. Weicht die Vorhersage jedoch vom tatsächlichen Wert ab, so muss das Optimierungsmodell überdacht werden, da es falsche Annahmen macht oder fitnessrelevante Faktoren übersieht (Stegmann 2005a).

Deutliche Kritik am Adaptionismus, der bis dahin oft implizit Teil evolutionärer Erklärungen war, wurde 1979 vom Paläontologen Gould und dem Populationsgenetiker R. Lewontin in einem der bekanntesten biologischen Aufsätze des 20. Jahrhunderts geübt (Gould/Lewontin 1979). Die beiden bemängelten, dass es oft sehr leicht sei, sich eine—oberflächlich betrachtet—plausible Geschichte zu erdenken, warum ein Merkmal von der Selektion begünstigt worden sei („just-so story“). Schwerwiegender ist ihr Kritikpunkt, dass nachdem es jeweils klar sei, dass eine bestimmte adaptionistische Erklärung unzutreffend ist, so lange alternative adaptionistische Erklärungen aufgestellt würden, bis eine passende gefunden sei. Eine nicht-adaptionistische evolutionäre Erklärung würde aber nicht in Betracht gezogen. Gould und Lewontin hielten demgegenüber fest, dass z.B. ein heutiges biologisches Merkmal nicht nur nach Optimalitätsmaßstäben entstanden ist, als wäre es von Grund auf neu von einem Designer oder Ingenieur perfekt geschaffen worden. Vielmehr würde es aus der Veränderung von historisch



bereits gegebenen Strukturen hervorgehen. Demnach unterliegt die Stammesgeschichte einer gewissen Trägheit und die natürliche Selektion ist nicht allmächtig (es gibt auch Zufallsfaktoren wie genetische Drift), so dass heutige Strukturen nicht optimal angepasst sein müssen. Sie weisen im Gegenteil oft Spuren von früheren Stadien der Evolution auf, die nicht leicht abgeändert werden konnten und als nichtadaptiver Ballast mitgeschleppt wurden, wie z.B. der Blinddarm oder die Weisheitszähne beim Menschen. Im Säugetierauge (im Gegensatz zum Oktopusauge) liegen die Blutgefäße und Nervenstränge auf der Netzhaut, weswegen das Licht die Gefäße und Stränge erst durchdringen muss, bevor es auf die lichtempfindlichen Nervenzellen trifft. Die Nervenstränge sammeln sich an einer Stelle der Netzhaut und durchdringen sie dort, was zu einem blinden Fleck in der Mitte des Sehfeldes führt. Dieser nichtoptimale Aufbau lässt sich als Umänderung von evolutionären Vorläuferstrukturen verstehen.

Ein besonders wichtiger Kritikpunkt von Gould und Lewontin ist die Idee, dass ein biologisches Merkmal nicht von anderen Merkmalen isoliert betrachtet werden kann, als ob die natürliche Selektion auf jedes einzelne Merkmal direkt wirke und es zur Anpassung machen würde. Anstelle dessen seien verschiedene Merkmale in Merkmalskomplexen verknüpft und variieren und evolvieren daher als eine integrierte Einheit. Dies resultiert z.B. daraus, dass ein Gen verschiedene phänotypische Auswirkungen hat, d.h. verschiedene Einzelmerkmale beeinflusst, so dass selbst wenn die Selektion eines dieser Merkmale—isoliert betrachtet—bevorzugen würde, das Gen nicht selektiert werden muss, falls andere von ihm ebenso beeinflusste Merkmale von der Selektion benachteiligt werden. Die embryonale Entwicklungsweise und der morphologische Aufbau eines Organismus bestimmt, welche erblichen morphologischen Variationen überhaupt möglich sind, und welche Einzelvarianten miteinander korreliert sind und daher nur zusammen erfolgen können. Z.B. haben die Wirbeltiere und Individuen in vielen anderen Tiergruppen einen

bilateral (rechts-links) symmetrischen Aufbau und eine entsprechende Entwicklungsweise (zumindest was die Strukturen an der Körperoberfläche angeht, aber auch viele innere Organe kommen paarweise oder in symmetrischen Organsystemen vor). Eine Variation in der rechten Körperhälfte ist oft nur schwer ohne eine entsprechende symmetrische Variation in der linken Körperhälfte möglich. Derartige Einschränkungen der Möglichkeit, des Ausmaßes oder der Richtung von erblicher phänotypischer Variation werden in der Fachliteratur mit dem wichtigen Begriff der „developmental constraints“ bezeichnet (Alberch 1982; Maynard Smith et al. 1985; Riedl 1975).

Morphologische Evolution setzt in jeder Generation erbliche phänotypische Variation voraus (Schritt 1), auf die die Selektion einwirken kann (Schritt 2), was über Generationen hinweg zu morphologischem Wandel führt. Somit muss der Adaptionismus annehmen, dass phänotypische Variation stets in ausreichendem Maße und in alle möglichen Richtungen zur Verfügung steht, was auch einschließt, dass alle Einzelmerkmale voneinander unabhängig variieren. Die Existenz von *developmental constraints* zeigt jedoch, dass dies nicht der Fall ist. Selbst der stärkste Selektionsvorteil oder -druck (Schritt 2) ist irrelevant, wenn die betreffende Variation wegen eines *developmental constraints* nicht zuvor erzeugt werden kann (Schritt 1). Darüber hinaus können korrelierte Variation von mehreren Einzelmerkmalen folgende Auswirkung haben. Wenn unter Einfluß von Selektion sich ein Merkmal verändert, dieser Wandel aufgrund von *developmental constraints* gleichzeitig zu Änderungen in einem anderen Merkmal führt, so ist letzteres ein nichtadaptives Nebenprodukt von evolutionärem Wandel. Z.B. ist das menschliche Kinn das Produkt einer Wechselwirkung zwischen zwei Wachstumsprozessen (des Alveolar- und des Mandibularknochens). Nur letztere wurden von der Selektion begünstigt, aber das Kinn selber ist ein evolutionäres Nebenprodukt und keine Anpassung—was immer für eine Geschichte ein Adaptionist sich auch ausdenken mag, warum es evolutionär vorteilhaft sein sollte, solch eine

Strukturausprägung beim Menschen, nicht aber beim Affen zu haben.

## **Soziobiologie und evolutionäre Psychologie**

Die neodarwinistische Tendenz zum Adaptionismus wurde insbesondere im Fall der Soziobiologie kritisiert. Die Soziobiologie ist das Teilgebiet der Evolutionsbiologie, das mit der evolutionären Erklärung von tierischen und menschlichen Verhalten beschäftigt ist (Wilson 1975). Schon lange vor dem Entstehen der Soziobiologie in den 1960er Jahren war Verhalten evolutionär betrachtet worden. Allerdings ist die Soziobiologie der erste Ansatz, der den neodarwinistischen theoretischen Rahmen—insbesondere die Populationsgenetik—konsequent auf das Studium des Verhaltens angewandt hat. Zuvor war ein Verhaltensmuster manchmal damit evolutionär erklärt worden, dass es dem Erhalt der Art diene, was unzutreffend ist, da einzelne Individuen anderen Individuen (derselben Art) gegenüber von der Selektion bevorzugt werden, so dass Verhaltensmuster dem Fortzplanzungserfolg von Individuen dienen. Zu den Erfolgen der Soziobiologie gehören verschiedene neue quantitative Modelle und theoretische Überlegungen, um die Evolution von biologischem Altruismus zu erklären. Eine Verhaltensweise ist altruistisch im biologischen Sinne, wenn das sich so verhaltende Tier seine eigene Fitness (Fortpflanzungsrate) reduziert und dabei die Fitness anderer Tiere (derselben Art) erhöht. Altruismus und Kooperation sind ein wesentlicher Bestandteil des Verhaltens von vielen sozial lebenden Tierarten. In vielen Insektenstaaten geht der Altruismus sogar so weit, dass sich die Arbeiterinnen nicht fortpflanzen, sondern lediglich zur Fortpflanzung der Königin beitragen. Allerdings war es lange nicht klar, wie die Evolution von altruistischem Verhalten erklärt werden kann. Denn die natürliche Selektion bevorzugt diejenigen Merkmale, die die biologische Fitness erhöhen, wohingegen laut Definition altruistisches Verhalten zu niedrigerer Fitness führt, so dass

die Selektion stets egoistisches Verhalten gegenüber altruistischem Verhalten bevorzugen sollte und somit letzteres scheinbar nicht evolvieren kann. Darwin sah Altruismus in Insektenstaaten als ein evolutionstheoretisches Problem, und versuchte ihn (nach heutiger Auffassung unzutreffend) dadurch zu erklären, dass die Selektion ganze Gruppen von Insekten, die altruistisches Verhalten aufweisen, anderen Gruppen gegenüber bevorzugt.

Die Theorie der Genselektion liefert u.a. eine Erklärung der Evolution von manchen Typen von altruistischem Verhalten, nämlich altruistischem Verhalten gegenüber nahe verwandten Tieren, z.B. wenn ein Tier seinen Geschwistern hilft, aber dabei seine eigene Fitness verringert („kin selection“, siehe Dawkins 1978). Die Idee besteht darin, nicht den Fortpflanzungserfolg (die Fitness) einer Gruppe oder eines Individuums zu betrachten, sondern den eines Gens, d.h. die Anzahl der Kopien eines Gens in zukünftigen Generationen. Nahe Verwandte haben viele Gene gemeinsam, die sie von ihrem Vorfahren geerbt haben. Ein Gen, das den Trägerorganismus zu altruistischem Verhalten gegenüber Verwandten bringt, führt zu einer höheren Fortpflanzungsrate dieser Verwandten, die mit einer großen Wahrscheinlichkeit auch dieses Gen haben, so dass auf diese Weise das Gen indirekt (durch die Fortpflanzung der Verwandten) verbreitet wird, selbst wenn sich der altruistisch verhaltende Trägerorganismus nicht fortpflanzt. Die Genselektion kann nicht nur manche Spielarten des Altruismus, sondern auch die Evolution von vielen anderen biologischen Merkmalen erklären. Die quantitativen Modelle der Populationsgenetik erlauben es zu analysieren, wie sich die Häufigkeit eines Genes dadurch innerhalb einer Population ändert, dass die natürliche Selektion dieses wegen seines phänotypischen Effektes (z.B. eines bestimmtem Verhaltensmusters) bevorzugt. Verschiedene theoretische Ansichten bezüglich der Evolution von Verhalten haben zu der Debatte geführt, was die Einheit der natürlichen Selektion ist—das Gen, der Organismus, die Gruppe von Organismen oder die biologische Art. Befürworter der Genselektion vertreten den reduktionistischen Ansatz,

dass das Gen die Einheit der Selektion ist, da sich sämtliche quantitativen Modelle unter Rückgriff auf die Häufigkeit von Genen umformulieren lassen und somit Erklärungen auf der niedrigstmöglichen Ebene abgeben. Heutzutage wird aber vielerorts anerkannt, dass die Selektion oft auf mehreren Ebenen gleichzeitig wirkt (Okasha 2007).

Die Soziobiologie vertritt einen gewissen Adaptionismus, da sie Verhaltensmuster typischerweise als Anpassungen ansieht und als solche durch die natürliche Selektion zu erklären sucht. Die allgemeinen Kritikpunkte am Adaptionismus wurden daher auch gegen soziobiologische Studien gewandt. Während viele soziobiologische Erklärungen von tierischem Verhalten empirisch detailliert und mathematisch fundiert sind, ist die Soziobiologie wegen spekulativer Erklärungen von menschlichen Sozialverhalten auch von außerhalb der Biologie unter Beschuss geraten. Einzelne Soziobiologen haben mit sehr simplen Ideen versucht, Homosexualität, Rassismus, die Existenz von Kriegen, Verhaltensunterschiede zwischen Männern und Frauen sowie soziale Hierarchien evolutionär zu erklären (Wilson 1978; Lewontin et al. 1984). Dieser biologistische Ansatz hat nicht nur zur Kritik durch Sozial- und Kulturwissenschaftlern geführt, sondern der Soziobiologie auch zeitweise den Ruf eingebracht, eine rechtskonservative Bewegung zu sein, die soziale Unterschiede und Ungerechtigkeiten zu rechtfertigen versucht, indem sie diese als evolutionäre Anpassungen und determinierte Teile der menschlichen Natur darstellt. Dieser ideologische Vorwurf stimmt allerdings kaum für die soziobiologischen Wissenschaftler selbst, und lenkt von der wissenschaftlich entscheidenden Tatsache ab, dass eine Reihe von soziobiologischen Erklärungsversuchen bei Menschen nicht den wissenschaftlichen Standards gerecht werden, die bei den meisten soziobiologischen Studien an Tieren angewandt werden (Kitcher 1985).

Während Evolutionsbiologen heutzutage von ambitionierten Erklärungsversuchen von

menschlichem Verhalten weitgehend Abstand genommen haben, haben Psychologen diese Rolle im seit zwei Jahrzehnten bestehenden Gebiet der evolutionären Psychologie übernommen. Die evolutionäre Psychologie versucht Verhalten nicht direkt als Anpassung zu erklären, sondern vielmehr die dem Verhalten zugrundeliegenden kognitiven Strukturen und Prozesse. Diese werden oft als universell menschlich angenommen. Dem Vorwurf, dass menschliches Verhalten sich von Kultur zu Kultur unterscheidet, wird entgegnet, dass identische kognitive Strukturen unter Einfluss von unterschiedlichen Lern- und Sozialisierungserfahrungen in verschiedenen Personen zu unterschiedlichem Verhalten führen können (Buller 2005). Evolutionäre Psychologen betonen, dass sie nicht annehmen, kognitive Prozesse in heutigen sozialen Umfeldern seien stets adaptiv. Vielmehr sind unsere kognitiven Strukturen in Anpassung an das Sozialleben in der Steinzeit entstanden (genauer gesagt im Pleistozän von vor 1,8 Millionen bis 10.000 Jahren), waren damals adaptiv und haben sich seitdem nicht grundlegend geändert. Eine zentrale, jedoch unbegründete Annahme der evolutionären Psychologie ist die adaptivistische Auffassung, dass für jedes Problem, das sich im steinzeitlichen Sozialleben stellte, ein kognitives Modul (eine spezialisierte und separate kognitive Struktur) als evolutionäre Anpassung entstanden sei, um dieses Problem zu lösen. Beispiele wären ein Modul für das Vermeiden von Inzest, ein anderes Modul für das Formen von Gruppenverbänden, sowie ein separates Modul dafür, einen Bruch der Gruppennormen zu erkennen. Als einzige Ausnahme der Idee einer universellen kognitiven Ausstattung wird behauptet, dass Männer und Frauen unterschiedliche kognitive Strukturen für fortpflanzungsrelevante Entscheidungen (z.B. Partnerwahl) haben (Thornhill/Palmer 2000).

Die oben angeführten Punkte von Gould und Lewontin (insbesondere das Vorkommen von „developmental constraints“) zeigen jedoch, dass kognitive Merkmale nicht immer unabhängig voneinander variieren und evolvieren können, so dass man nicht einfach annehmen kann, dass

für vermeintlich verschiedene adaptive Probleme im Sozialleben immer unterschiedliche kognitive Strukturen als spezifische Lösungen evolvieren würden. Wissenschaftstheoretiker haben viele Ansätze der evolutionären Psychologie stark kritisiert (Buller 2005; Richardson 2007). Zu den besonders spekulativen Studien, die darüber hinaus schädliche gesellschaftspolitische Wirkungen haben könnten, gehört der Versuch von R. Thornhill und C. Palmer, Vergewaltigung evolutionär zu erklären. Sie behaupten u.a., dass Vergewaltigung eine adaptive Strategie von Männern niederen sozialen Ranges war, sich dennoch fortzupflanzen zu können, und dass Frauen mehr als Männer von einer Vergewaltigung emotional betroffen sind, da eine Vergewaltigung Frauen die für sie besonders evolutionsrelevante Kontrolle entzieht, mit welchem Partner sie ein Kind haben (Thornhill/Palmer 2000). Nicht zuletzt wegen solch unhaltbarer Behauptungen stehen Evolutionsbiologen der evolutionären Psychologie oft abschätzig gegenüber. Darüber hinaus mangelt es den Psychologen meist an einer ausreichenden akademischen Ausbildung in Evolutionsbiologie, so dass ihre Forschung den Standards evolutionsbiologischer Studien und Erklärungen oft nicht genügt.

## **Molekulare Evolutionsbiologie, Kladistik und molekulare Phylogenetik**

Seit den 1970er Jahren hat sich die Evolutionsbiologie deutlich gewandelt und wurde inhaltlich und methodologisch erweitert. Dies ist insbesondere auf die Entstehung von neuen biologischen Teilgebieten zurückzuführen: der molekularen Evolutionsbiologie und Phylogenetik in den 1970er Jahren sowie der phylogenetischen Systematik (Kladistik) in den 1980er Jahren. Eine allgemeine Konsequenz dieser Entwicklungen ist, dass im Vergleich zum klassischen Neodarwinismus die heutige Evolutionsbiologie weniger dem Adaptionismus verhaftet ist und auch geschichtsbewusster geworden ist, indem morphologische Evolution mithilfe von

Stammbäumen erklärt wird.

Die molekulare Evolutionsbiologie untersucht die Evolution auf der molekularen Ebene. Erste Anfänge dieses Ansatzes finden sich in den 1960er Jahren. Allerdings hat sich die molekulare Evolutionsbiologie erst in den letzten drei Jahrzehnten durch das Aufkommen der einflussreichen Methoden der modernen Molekularbiologie (wie der Sequenzbestimmung von DNS) zu einem unabhängigen und prominenten Teilgebiet der Biologie entwickelt. Molekulare Evolutionsbiologen untersuchen die Stammesgeschichte von bestimmten Gen- oder Proteinfamilien wie auch die Geschwindigkeit der Evolution auf der molekularen Ebene (z.B. Mutationsraten). Andere Studien untersuchen die Mechanismen der molekularen Evolution. Sie erklären z.B., wie Genduplikationen zustande kommen, und zeigen, dass die Duplikation von einzelnen Genen oder ganzen Chromosomen für die Evolution eine wichtige Rolle spielt, da duplizierte DNS-Stücke später neue Funktionen übernehmen können. Besonderes Aufsehen hat die von M. Kimura vorgeschlagene neutrale Theorie der molekularen Evolution hervorgerufen (Kimura 1968). Diese besagt, dass viele, womöglich die meisten Mutationen nicht der Selektion unterliegen, weil sie nicht zu einem veränderten Phänotyp führen. Da solche Mutationen weder von der Selektion bevorzugt noch benachteiligt werden (sie sind selektiv neutral), ist ein großer Teil des evolutionären Wandels auf der molekularen Ebene von reinen Zufallsfaktoren (sog. genetischer Drift) bestimmt. In diesem Fall wird die Richtung der molekularen Evolution nicht von der natürlichen Selektion bestimmt, weshalb diese Theorie auch reißerisch als „nicht-darwinistische“ Evolution bezeichnet wurde (King/Jukes 1969). Heutzutage ist es allgemein anerkannt, dass die molekulare Evolution teilweise neutral, teilweise von der Selektion beeinflusst ist. Die neutrale Theorie hat jedoch klarer gemacht, dass im Gegensatz zur zentralen Annahme des Adaptionismus, dass alle heutigen Merkmale das Produkt der Selektion sind, die natürliche Selektion nicht der einzige evolutionsrelevante Faktor ist.



Die phylogenetische Systematik, auch als Kladistik bezeichnet, ist der heutzutage dominante theoretische Ansatz in der Systematik (i.e. der Klassifikation von Arten). Obwohl von W. Hennig im Jahre 1950 vorgeschlagen (Hennig 1950), ist dieser Ansatz erst nach der Übersetzung von Hennigs Buch ins Englische allgemein bekannt geworden, und hat sich innerhalb der Taxonomie gegen Ende der 1980er Jahre durchgesetzt. Im Gegensatz zu früheren Traditionen ist die zentrale theoretische Annahme der Kladistik, dass die Klassifikation von Arten rein stammesgeschichtlich (phylogenetisch) zu erfolgen hat. Als Taxa (systematische Einheiten wie Familien und Ordnungen) sind nur sog. monophyletische Gruppen zugelassen, die aus einer Vorfahrenart und *sämtlichen* ihrer Nachfolgerarten besteht. Z.B. ist die von Laien als Reptilien bezeichnete Tiergruppe nicht monophyletisch, da der gemeinsame Vorfahre der Reptilien auch die Vögel als Nachfahren hat, was daran liegt, dass Vögel näher mit Krokodilen verwandt sind, als Krokodile mit anderen Reptilien wie Eidechsen. Deswegen schließt in der wissenschaftlichen Systematik das Taxon „Reptilia“ normalerweise auch die Vögel mit ein. Darüber hinaus hat die Kladistik äußerst verlässliche Methoden entwickelt, die es ermöglichen, von biologischen Merkmalen in heutigen Arten ausgehend ihren Stammbaum aufzustellen—im Prinzip auch ohne jeden Rückgriff auf Fossilien. Ein solcher Stammbaum zeigt, welche möglichen Gruppierungen von Arten monophyletisch und somit als Einheiten der Klassifikation zugelassen sind.

Während die Kladistik herkömmlicherweise morphologische Merkmale in verschiedenen Arten vergleicht, um den Stammbaum dieser Arten aufzustellen, benutzt das recht neue Gebiet der molekularen Phylogenetik (auch als molekulare Systematik bezeichnet) molekulare Merkmale wie die Sequenzen von Genen und Proteinen in verschiedenen Arten. Ein Vorteil dieser neuen, molekularen Methode ist, dass im Prinzip ein Stammbaum erstellt werden kann, der alle lebende Organismen umfasst, mehrzellige Organismen wie auch Bakterien—die keine morphologischen Merkmale wohl aber Gene haben. Darüber hinaus stellt dieser Ansatz molekulare Information

zur Verfügung, die als zusätzlicher Datensatz zu klassischer morphologischer Information hinzugenommen werden kann, um mit höherer wissenschaftlicher Gewissheit Stammbäume zu erstellen. Dies ist insbesondere dann hilfreich, wenn man mit bisherigen morphologischen Daten bei einzelnen Arten nicht genau feststellen konnte, welche näher mit einander verwandt sind. Allerdings können morphologische und molekulare Datensätze manchmal auch unterschiedliche Stammbäume generieren. Manche molekularen Phylogenetiker vertreten die kontroverse Behauptung, dass molekulare Information grundsätzlich zuverlässiger ist, andere versuchen, molekulare und morphologische Datensätze zur Stammbaumermittlung zu integrieren (Gura 2000).

Auf den ersten Blick scheinen die neuen Methoden der Kladistik und molekularen Phylogenetik somit lediglich das Gebiet der Systematik zu betreffen. Allerdings haben diese beiden neuen Ansätze zu grundlegenden Änderungen der Forschungspraxis in der gesamten Evolutionsbiologie geführt. Heute ist es anerkannt, dass die Evolution von physiologischen, anatomischen, und Verhaltensmerkmalen anhand eines Stammbaumes zu erklären ist. Die vom Adaptionismus bevorzugten oben erwähnten Optimierungsmodelle machen keinen wirklichen Rückgriff auf die evolutionäre Geschichte und führen—wenn man bloß sie benutzt—zu einer ahistorischen Evolutionsbiologie. Denn ein Optimierungsmodell fasst einen Organismus als optimal an seine Umgebung angepasst auf, stattdessen tatsächliche Evolutionsgeschichte zu rekonstruieren. Wenn man eine Struktur in einer heutigen Art evolutionär erklären möchte, so enthält ein Stammbaum Informationen darüber, wie die Struktur in verschiedenen Vorfahren ausgeprägt war, aus welchen Vorgängerstrukturen sie somit evolviert ist, und an welchen Stellen im Stammbaum (beim Abzweigen welcher anderer Arten) evolutionäre Änderungen stattgefunden haben oder Neuerungen aufgetreten sind. Wie oben erwähnt haben Gould und Lewontin dem Adaptionismus vorgeworfen, dass er fälschlicherweise ein Merkmal einzeln

betrachtet (und dafür ein evolutionäres Szenario entwirft) und somit ignoriert, wie wegen *developmental constraints* verschiedene Merkmale nur zusammen variieren und evolvieren können. Wenn man jedoch die Evolution von mehreren Merkmalen anhand eines Stammbaumes betrachtet, wird klar, ob diese unabhängig voneinander evolviert sind, oder ob sie besser als Merkmalskomplex oder eine evolutionäre Einheit zu sehen sind. Wenn man darüber hinaus die Evolution einer Struktur in mehreren Stammlinien und Arten (die nahe miteinander verwandt sind) betrachtet, wird auch klar, ob die evolutionäre Erklärung der Struktur in einer heutigen Art mit der Erklärung der Struktur in einer anderen Art in Einklang gebracht werden kann, oder ob beide Erklärungen überarbeitet werden müssen. In diesem Sinne ist die heutige Evolutionsbiologie mit dem Aufkommen der phylogenetischen Systematik und der molekularen Phylogenetik (und deren Fokussierung auf Stammbäume) geschichtsbewusster geworden.

### **Evolutionäre Entwicklungsbiologie (*evo-devo*)**

Während im 19. Jahrhundert Vererbung und Individualentwicklung noch eine biologische Gesamtfragestellung waren, entwickelten sich Anfang des 20. Jahrhunderts Genetik und Embryologie als getrennte Teilgebiete auseinander. Die klassische Genetik wurde in Form der Populationsgenetik Teil der Synthetischen Evolutionstheorie. Demgegenüber stand die Embryologie (Entwicklungsbiologie) weitgehend abseits der Evolutionsbiologie. Einzelne Neodarwinisten behaupteten sogar, dass die Entwicklungsbiologie grundsätzlich keinen Beitrag zu evolutionären Fragen leisten kann (Wallace 1986). Der Grund dafür ist, dass evolutionäre Anpassung durch natürliche Selektion erklärt wird. Natürliche Selektion wirkt auf phänotypische Unterschiede zwischen Individuen einer Art; und wenn diese phänotypischen Unterschiede auf genotypischen Unterschieden basieren (die phänotypische Variation somit erblich ist), führt dies

zu evolutionärem Wandel. Nach dieser Ansicht ist es irrelevant für die Erklärung der Adaption, wie die phänotypischen Unterschiede durch genotypische Unterschiede hervorgebracht werden—welche entwicklungsbiologischen Prozesse von Genen zu phänotypischen Merkmalen führen. Die zentrale Annahme des neuen Gebietes der evolutionären Entwicklungsbiologie ist jedoch, dass entwicklungsbiologische Erkenntnisse der Schlüssel zur Lösung mancher evolutionsbiologischer Probleme sind (Laubichler 2005a; Müller 1994; Stoltz 2005a). Im Gegensatz zu obigem Argument weisen Vertreter der evolutionären Entwicklungsbiologie (im Englischen wird „evolutionary developmental biology“ oft als „evo-devo“ abgekürzt) darauf hin, dass es neben der Erklärung der Adaption noch andere evolutionäre Fragen gibt, die ohne die Entwicklungsbiologie nicht beantwortet werden können. Hierzu gehören erstens die Erklärung der Evolvierbarkeit und zweitens die Erklärung der Evolution von morphologischen Innovationen und Bauplänen.

Evolvierbarkeit („evolvability“) bezeichnet die Fähigkeit von organismischen Systemen, erbliche phänotypische Variation hervorzubringen (Kirschner/Gerhart 2007). Evolutionärer Wandel setzt erbliche phänotypische Variation voraus, und wie letztere entsteht und überhaupt möglich ist, muss erklärt werden. Es ist natürlich schon lange bekannt, dass erbliche phänotypische Variation durch Mutationen hervorgebracht wird, aber die Erklärung der Evolvierbarkeit besteht darin zu verstehen, durch welche embryonalen Entwicklungsprozesse Mutationen zu bestimmten phänotypischen Varianten führen. Morphologische Evolution besteht wie wir gesehen haben darin, dass in jeder Generation erbliche phänotypische Variation erzeugt wird (Schritt 1), auf die die Selektion einwirken kann (Schritt 2). Verschiedene evolutionsbiologische Fragestellungen betreffen verschiedene Aspekte des Evolutionsprozesses: Evolvierbarkeit nur Schritt 1, Adaption nur Schritt 2. Eine Erklärung der Adaption kann Evolvierbarkeit als gegeben nehmen (und dann Adaption durch Selektion erklären). Im konkreten Fall kann gemessen werden, dass bestimmte

erbliche phänotypische Variation vorliegt, aber eine Erklärung der Adaption muss nicht begründen, wie erbliche phänotypische Variation erzeugt wird. Im Gegensatz dazu muss eine Erklärung der Evolvierbarkeit darlegen, wie erbliche morphologische Variation von Organismen als Entwicklungssysteme hervorgebracht wird.

Evolvierbarkeit ist also die Kehrseite von *developmental constraints* (i.e. Einschränkungen der Möglichkeit, des Ausmaßes oder der Richtung von erblicher phänotypischer Variation). Die Entwicklungsweise eines organismischen Systems schränkt erbliche phänotypische Variationen nicht nur ein, sondern macht gleichzeitig andere Variationen möglich. Während in der Vergangenheit die Idee der *developmental constraints* als negatives Argument gegen den Adaptionismus verwendet wurde, hat die evolutionäre Entwicklungsbiologie ein positives Forschungsprogramm daraus gemacht. Evolvierbarkeit und *developmental constraints* sind Teil des Evolutionsprozesses, und beide müssen zusammen entwicklungsbiologisch erklärt werden. Z.B. muss im Kontext der Homologie herausgefunden werden, wie eine morphologische Struktur über Generationen und Arten hinweg als dieselbe, homologe Struktur vererbt wird (und nicht einfach verschwindet), diese Struktur dabei aber variieren und im Laufe der Stammesgeschichte starken evolutionären Wandel durchlaufen kann (entwicklungsbiologische Basis der Evolvierbarkeit von einzelnen morphologischen Strukturen). Viele Strukturen eines Organismus können voneinander unabhängig variieren, so dass Variation in einem Teil des Organismus nicht andere Teile beeinträchtigt und verschiedene Strukturen voneinander unabhängig evolvieren können, je nachdem, welche Ausprägung einer jeden Struktur von der Selektion bevorzugt wird. Es ist zu erklären, wie es überhaupt möglich ist, dass manche Merkmale voneinander unabhängig variieren können. Darüber hinaus variieren morphologische Strukturen und Organsysteme als integrierte Einheiten, wobei viele Änderungen in einer koordinierten Weise erfolgen, so dass überaus komplexe Variation (und somit morphologische Evolution) möglich ist, ohne dass der

Organismus durch die vielen Änderungen lebensuntüchtig wird. Die entwicklungsbiologische Erklärung der Evolvierbarkeit ist entscheidend, um zu verstehen, wie organische Systeme neue und funktionelle erbliche Variationen hervorbringen können.

Der zweite Fokus der evolutionären Entwicklungsbiologie liegt auf der Erklärung des Ursprunges von evolutionären Innovationen. Eine evolutionäre Innovation ist eine ganz neue morphologische Struktur oder physiologische, anatomische oder verhaltensbiologische Funktion, wie z.B. die Evolution von Flossen und einem Kiefer in ursprünglich gliedmaßen- und kieferlosen Wirbeltieren, oder der Übergang von Fischflossen zu Amphibiengliedmaßen. Ein anderes Beispiel ist der Ursprung von Federn und des Fluges bei Vögeln. Die neodarwinistischen Modelle der Populationsgenetik oder die Idee der natürlichen Selektion können den Ursprung von Innovationen nicht erklären, da diese lediglich Änderungen in der Häufigkeit eines Merkmales innerhalb einer Population studieren, das Vorhandensein der in Frage kommenden Struktur also schon voraussetzen, denn Selektion wählt zwischen vorkommenden Varianten aus (Müller/Wagner 2003). Die bloße Idee, dass die Innovation durch eine Folge von Mutationen entsteht, liefert nicht die geforderte Erklärung, sofern nicht dargelegt wird, durch welche Entwicklungsprozesse bestimmte genetische Mutationen zur neuen morphologischen Struktur führen. Manche Modelle nehmen an, dass Innovationen als Nebenprodukte von Entwicklungsänderungen entstehen können. Natürliche Selektion kann eine Änderung in Struktur A eines erwachsenen Tieres fördern. Diese Änderung erfolgt nur dann, wenn sich die Entwicklungsweise dieses Organismus ändert. Als Nebenprodukt der Entwicklungsänderung können embryonale Gewebe näher zueinanderrücken, bis sie plötzlich durch Wechselwirkung von Entwicklungsprozessen (epigenetische Interaktionen) Änderungen bei einem anderen Körperteil B des erwachsenen Tieres womöglich eine Innovation hervorrufen. Die Innovation wurde kausal u.a. durch natürliche Selektion hervorgebracht, allerdings nur indirekt, da die

Selektion nicht das Entstehen der Innovation B (sondern die Änderung des Körperteiles A) gefördert hat. Die Innovation ist dann lediglich ein Nebenprodukt einer Änderung der Entwicklungsweise eines Organismus, und auf diese Weise entwicklungsbiologisch zu erklären (Newman/Müller 2000).

Die evolutionären Entwicklungsbiologen G. Müller und G. Wagner argumentieren, dass das Entstehen einer morphologischen Innovation voraussetzt, dass *developmental constraints*, die im evolutionären Vorfahren vorhanden waren, durchbrochen werden (Müller/Wagner 2003). Z.B. sind Vogelfedern wahrscheinlich nicht durch kontinuierliche Änderungen aus Reptilienschuppen entstanden. Die Struktur von Federn liegt nicht innerhalb der normalen (durch *developmental constraints* begrenzten) Mutations- und Variationsbreite von Schuppen, so dass Federn durch das Durchbrechen von *developmental constraints* entstanden sein müssen. Die Erklärung des evolutionären Ursprungs von Innovationen muss also darlegen, wie der morphologische Aufbau und die Entwicklungsweise des Vorfahren (einschließlich *developmental constraints*) derart geändert werden konnten, dass der stammesgeschichtliche Nachfahre eine neue Entwicklungsweise und einen neuen morphologischen Aufbau hat, der die neue Struktur als Innovation beinhaltet (wobei der neue morphologische Aufbau zu neuen *developmental constraints* führt). Auch ist zu erklären, wie die Innovation entwicklungsmäßig und funktionell in bestehende Strukturen des Organismus integriert wurde. Schliesslich muss über die Entstehung von einzelnen neuen Strukturen hinaus auch der evolutionäre Ursprung des morphologischen Bauplans von ganzen Organismengruppen erklärt werden, z.B. der Ursprung des Bauplans der Wirbeltiere oder die Evolution des morphologischen Bauplans des Insekten. Auch bei diesem evolutionsbiologischen Problem ist die Entwicklungsbiologie gefragt. Dass Biologen die evolutionäre Entwicklungsbiologie heute als äußerst vielversprechend

ansehen, ist v.a. auf neuere Erfolge in der Entwicklungsgenetik zurückzuführen (Carroll 2008). Deswegen wird die evolutionäre Entwicklungsbiologie oft als Synthese von Entwicklungsbiologie und Evolutionsbiologie gesehen, wobei die molekulare Disziplin der Entwicklungsgenetik die Brücke darstellt. Andere evolutionäre Entwicklungsbiologen sind sich allerdings bewusst, dass z.B. eine Erklärung der Evolution von morphologischen Innovationen Erkenntnisse von vielen biologischen Teilgebieten integrieren muss, einschließlich Populationsgenetik, Entwicklungsbiologie, Paläontologie, Phylogenetik, Morphologie, theoretischer Biologie und Ökologie (Müller 2007). Ausserdem sind Erklärungen von morphologischer Innovation und Evolvierbarkeit auf der molekularen oder genetischen Ebene nicht ausreichend. Die morphologische Integration und der entwicklungsbiologische Kausalzusammenhang (oder die Unabhängigkeit) von Strukturen und Prozessen muss auf mehreren Ebenen der organismischen Organisation untersucht werden (Makromoleküle, Zellen, Gewebe, morphologische Strukturen, Umwelteinflüsse). Deswegen herrscht in großen Teilen der evolutionären Entwicklungsbiologie ein nichtreduktionistischer Ansatz vor, der systemtheoretische Organismenkonzeptionen betont (Laubichler 2005b). Organismen werden hier nicht als Ausführung eines vorgegebenen genetischen Entwicklungsprogramms verstanden, sondern als durch dynamische Prozesse bestimmt, in denen auch viele nicht-genetische (epigenetische) Faktoren komplexe Wechselwirkungen eingehen (Newman/Müller 2000; Stegman 2005b; Stotz 2005b).

Wegen der jüngeren Erfolge in der Entwicklungsgenetik wird die evolutionäre Entwicklungsbiologie oft auch als ganz neue Disziplin gesehen, die vor ein bis zwei Jahrzehnten (mit dem Kürzel „evo-devo“) entstanden ist. Diese Auffassung übersieht, dass morphologische Innovation ein makroevolutionäres Problem ist, das schon seit dem 19. Jahrhundert verfolgt wurde, und u.a. auch entwicklungsbiologisch erklärt wurde. Obwohl für große Teile des 20.



Jahrhunderts der Neodarwinismus der dominante Ansatz in der Evolutionsbiologie war (und Entwicklungsbiologie im Neodarwinismus keine Rolle spielte), hat es immer wieder Forscher gegeben, die entwicklungsbiologische Ansätze in der Evolutionstheorie vertreten haben. Von 1930 bis 1980 war der Begriff der Heterochronie von gewisser Bedeutung (de Beer 1930; Gould 1977). Heterochronie bezeichnet Änderungen des relativen zeitlichen Ablaufs von mehreren Entwicklungsprozessen, was zu starken morphologischen Änderungen im Laufe der Evolution führen kann, wodurch Entwicklungsbiologie evolutionstheoretisch relevant wird. Seit 1975 hat die Idee der *developmental constraints* einen möglichen Zusammenhang zwischen Individualentwicklung und Evolution geschaffen. Nicht nur im deutschsprachigen Raum wird R. Riedl mittlerweile als bedeutender Vorläufer der heutigen evolutionären Entwicklungsbiologie und sein Werk als ein Meilenstein gesehen (Riedl 1975). Riedls systemtheoretisches Modell von Organismen und deren morphologischem und entwicklungsbiologischem Aufbau befasst sich mit Fragen der morphologischen Evolvierbarkeit und der Evolution von morphologischen Bauplänen.

Im Allgemeinen hat die Entstehung der phylogenetischen Systematik, der molekularen Evolutionsbiologie und neuerdings der evolutionären Entwicklungsbiologie die Evolutionstheorie deutlich erweitert, den ursprünglichen Ansatz des Neodarwinismus stark verändert und zu einer größeren theoretischen und methodologischen Vielfalt in der Evolutionsbiologie geführt. Die Evolutionstheorie ist hierdurch weniger adaptivistisch und auch mehr organismusorientiert (und in diesem Sinne stellenweise weniger genzentriert) geworden. Es ist möglich geworden, bisher ignorierte Forscher und verschmähte Ansätze des 19. und der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts als Vorläufer von moderner Forschung zu sehen (Amundson 2005). Ein solcher historischer Rückblick zeigt auch, dass während der neodarwinistische Ansatz in der Evolutionstheorie besonders dominant im englischsprachigem Raum war, dies nicht so

sehr für biologische Denkschulen im deutschsprachigen Raum galt, wo immer wieder organismusorientierte Ansätze vertreten wurden (Laubichler 2005b; Riedl 1975).

## Literatur

Alberch, Pere (1982): „Developmental Constraints in Evolutionary Processes“. In: John T.

Bonner (Hg.), *Evolution and Development*, Berlin, 313-332.

Amundson, Ron (2005): *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge.

Buller, David J. (2005): *Adapting Minds: Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature*. Cambridge (Mass.).

Carroll, Sean B. (2008): *Evo Devo: Das neue Bild der Evolution [Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo-Devo and the Making of the Animal Kingdom, 2005]*. Berlin.

Charlesworth, Brian/ Lande, Russell /Slatkin, Montgomery (1982): „A Neo-Darwinian Commentary on Macroevolution“. In: *Evolution* 36: 474-498.

Dawkins, Richard (1978): *Das egoistische Gen [The Selfish Gene, 1976]*. Berlin.

de Beer, Gavin Rylands (1930): *Embryology and Evolution*. Oxford.

Eldredge, Niles (1971): „The Allopatric Model and Phylogeny in Paleozoic Invertebrates“. In: *Evolution* 25: 156-167.

Eldredge, Niles/Gould, Stephen J. (1972): „Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism“. In: Thomas J. M. Schopf (Hg.), *Models in Paleobiology*, San Francisco, 82-115.

Erwin, Douglas H. (2009): „Microevolution and Macroevolution Are Not Governed by the Same

- Processes“. In: Francisco J. Ayala/Robert Arp (Hg.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Malden, 180-193.
- Fitch, Walter M./Ayala, Francisco J. (Hg.) (1995): *Tempo and Mode in Evolution: Genetics and Paleontology 50 Years After Simpson*. Washington.
- Gould, Stephen J./Eldredge, Niles (1993): „Punctuated Equilibrium Comes of Age“. In: *Nature* 366: 223-227.
- Gould, Stephen J./Lewontin, Richard C. (1979): „The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme“. In: *Proceedings of the Royal Society of London B205*: 581-598.
- Gould, Stephen J. (1977): *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge (Mass.).
- Gura, Trisha (2000): „Bones, Molecules ... or Both?“. In: *Nature* 406: 230-233.
- Hennig, Willi (1950): *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin.
- Kimura, Motoo (1968): „Evolutionary Rate at the Molecular Level“. In: *Nature* 217: 624-626.
- King, Jack L./Jukes, Thomas H. (1969): „Non-Darwinian Evolution“. In: *Science* 164: 788-798.
- Kirscher, Marc W./Gerhart, John C. (2007): *Die Lösung von Darwins Dilemma: Wie die Evolution komplexes Leben schafft [The Plausibility of Life: Solving Darwin's Dilemma, 2005]*. Reinbek bei Hamburg.
- Kitcher, Philip (1985): *Vaulting Ambition: Sociobiology and the Quest for Human Nature*. Cambridge (Mass.).
- Laubichler, Manfred (2005a): „Das Forschungsprogramm der evolutionären Entwicklungsbiologie“. In: Ulrich Krohs/Georg Toepfer (Hg.), *Philosophie der Biologie: Eine Einführung*, Frankfurt am Main, 322-337.
- Laubichler, Manfred (2005b): „Systemtheoretische Organismuskonzeptionen“. In: Ulrich

- Krohs/Georg Toepfer (Hg.), Philosophie der Biologie: Eine Einführung, Frankfurt am Main, 109-124.
- Levit, Georgy S./Meister, Kay/Hoßfeld, Uwe (2005): „Alternative Evolutionstheorien“. In: Ulrich Krohs/Georg Toepfer (Hg.), Philosophie der Biologie: Eine Einführung, Frankfurt am Main, 267-286.
- Lewontin, Richard C./Rose, Steven/Kamin, Leon J. (1984): Not in Our Genes: Biology, Ideology, and Human Nature. Harmondsworth.
- Müller, Gerd B. (1994): „Evolutionäre Entwicklungsbiologie: Grundlagen zu einer neuen Synthese“. In: Wolfgang Wieser (Hg.), Die Evolution der Evolutionstheorie: Von Darwin zur DNA, Heidelberg, 155-193.
- Müller, Gerd B. (2007): „Six Memos for Evo-Devo“. In: Manfred D. Laubichler/Jane Maienschein (Hg.), From Embryology to Evo-Devo: A History of Developmental Evolution, Cambridge (Mass.), 499-524.
- Müller, Gerd B./Wagner, Günter P. (2003): „Innovation“. In: Brian K. Hall/Wendy M. Olson (Hg.), Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology, Cambridge (Mass.), 218-227.
- Maynard Smith, John/Burian, Richard/Kauffman, Stuart et al. (1985): „Developmental Constraints and Evolution.“ In: The Quarterly Review of Biology 60: 265-287.
- Newman, Stuart und Gerd B. Müller (2000): „Epigenetic Mechanisms of Character Origination.“ In: Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution) 288: 304-317.
- Okasha, Samir (2007): Evolution and the Levels of Selection. Oxford.
- Richardson, Robert C. (2007): Evolutionary Psychology as Maladapted Psychology. Cambridge

(Mass.).

Riedl, Rupert (1975): Die Ordnung des Lebendigen: Systembedingungen der Evolution.

Hamburg.

Stegmann, Ulrich (2005a): „Die Adaptionismus-Debatte“. In: Ulrich Krohs und Georg Toepfer (Hg.), Philosophie der Biologie: Eine Einführung, Frankfurt am Main, 287-303.

Stegmann, Ulrich (2005b): „Der Begriff der genetischen Information“. In: Ulrich Krohs und Georg Toepfer (Hg.), Philosophie der Biologie: Eine Einführung, Frankfurt am Main, 212-230.

Stotz, Karola (2005a): „Geschichte und Positionen der evolutionären Entwicklungsbiologie“. In: Ulrich Krohs/Georg Toepfer (Hg.), Philosophie der Biologie: Eine Einführung, Frankfurt am Main, 338-356.

Stotz, Karola (2005b): „Organismen als Entwicklungssysteme“. In: Ulrich Krohs/Georg Toepfer (Hg.), Philosophie der Biologie: Eine Einführung, Frankfurt am Main, 125-143.

Thornhill, Randy/Palmer, Craig T. (2000): A Natural History of Rape: Biological Bases of Sexual Coercion. Cambridge (Mass.).

Wallace, B. (1986): „Can Embryologists Contribute to an Understanding of Evolutionary Mechanisms?“. In: William Bechtel (Hg.), Integrating Scientific Disciplines, Dordrecht, 149-163.

Wilson, Edward O. (1975): Sociobiology: The New Synthesis. Cambridge (Mass.).

Wilson, Edward O. (1980): Biologie als Schicksal: Die soziobiologischen Grundlagen menschlichen Verhaltens [On Human Nature, 1978]. Frankfurt am Main.

Ingo Brigandt