

Begegnungen 25

Frank Vogelsang, Hubert Meisinger (Hg.)

Über Darwin hinaus?! Die unabgeschlossene Geschichte des naturwissenschaftlichen Fortschritts

Dritte interdisziplinäre Werkstatt

In Kooperation mit der European Society for the Study of Science And Theology (ESSSAT), dem Evangelischen Studienwerk e.V. Villigst und der Forschungsstätte der Evangelischen Studiengemeinschaft e.V. (FEST)

Dokumentation der Tagung 24/2009
29. Juni bis 1. Juli 2009

Evangelische Akademie im Rheinland - Bonn

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek:
Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet unter <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Impressum:

Evangelische Akademie im Rheinland
Haus der Begegnung
Mandelbaumweg 2
53177 Bonn
www.ev-akademie-rheinland.de

Umschlagentwurf und Typografie: art work shop GmbH, Düsseldorf
Titelbild: © picture-alliance/akg-images
Michelangelo Buonarroti „Die Erschaffung Adams“ (1511/12). Ausschnitt: Hand Gottes und Hand Adams, bearbeitet. Fresko. Rom, Vatikan, Cappella Sistina (Foto vor der Restaurierung).

Neu: Themen-Homepage zum Dialog Theologie und Naturwissenschaften unter:
<http://www.theologie-naturwissenschaften.de>

Für den Druck bearbeitet von Dorothea A. Zügner M.A., Wachtberg

© 2010 Evangelische Akademie im Rheinland, Bonn
Die Broschüre und alle in ihr enthaltenen Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtes ist ohne Zustimmung des jeweiligen Autors bzw. der jeweiligen Autorin und der Evangelischen Akademie im Rheinland nicht zulässig. Soweit die Beiträge auf Mitschnitten beruhen, wurden sie von den Autorinnen und Autoren überarbeitet und zur Veröffentlichung freigegeben.
Druck: GGP media on demand, Pößneck
ISBN 978-3-937621-32-6

Frank Vogelsang, Hubert Meisinger Vorwort	7
Andreas Beyer Eineinhalb Jahrhunderte Charles Darwin – was ist vom ‚Darwinismus‘ übrig geblieben? Ein Streifzug durch die Geschichte der Evolutionstheorie	11
Hans-Jürgen Fischbeck Über Darwin hinaus – Ideen des Physikers Wolfgang Pauli zum Verständnis des Phänomens Leben	23
Wolfgang Pauli Die Klavierstunde Eine aktive Phantasie über das Unbewusste Frl. Dr. Marie-Louise v. Franz in Freundschaft gewidmet	27
Hans-Jürgen Fischbeck Zur Deutung des Textes „Die Klavierstunde“ von Wolfgang Pauli	43
Bernd Friedrich Naturwissenschaftliche Erklärungen und teleologisches Denken Eine Analyse des Verhältnisses zwischen evolutionsbiologischen Deutungsmustern und dem aristotelischen Konzept des Naturprozesses	49
Gerald Hartung Darwin über Gefühle und Gefühlsausdruck Zur angeblichen Homologie tierischen und menschlichen Verhaltens am Beispiel des Lachens	69
Almuth M.D. Hattenbach Der Begriff des Lebens: Interaktionsorientierte Beschreibungen Konzeptionelle Parallelen in den Modellen aktueller Hirnforschung und im Werk von Viktor v. Weizsäcker	83

Matthias Herrgen Anthropologie und Darwinismus – Der Mensch zwischen Selbstfindung und Selbsterzeugung	97
Jürgen Hübner Schöpfungstheologie heute	111
Thomas Klibengajtis Gott im Innen webend Die evolutionsbiologische Relevanz des Panentheismus	119
Paul Gottlob Layer Evolution – ein offenes Konzept	133
Andreas Losch Die Wahrnehmung der Wirklichkeit im Gestaltkreis Viktor von Weizsäckers	153
Hubert Meisinger Intelligent Design – Lückenfüller mit einfachen Antworten auf komplexe Fragen? Eine Herausforderung an Naturwissenschaft und Theologie	173
Eberhard Müller Korrelation – Eine unverzichtbare Ergänzung des Darwinschen Evolutionsparadigmas	181
Sophie Annerose Naumann „I am fully convinced that species are not immutable“ Darwins Einfluss auf die Kinder- und Jugendliteratur von 1859 bis heute	189
Lothar Schäfer Über Darwin hinaus: Zum Verständnis der Entwicklungsgeschichte des Lebens in Übereinstimmung mit dem Paradigmenwechsel der Physik und Chemie	205

Jan C. Schmidt	
Ist ein Newton des Grashalms in Reichweite?	219
Nachmoderne Physik, Selbstorganisation, Evolution	
Axel Siegemund	
Beyond the hurts: Warum fühlt sich der gekränkte Mensch so gesund?	237
Frank Vogelsang	
Warum nimmt das Leben am Kampf ums Überleben teil?	255
Fragen an die Evolutionstheorie	
Anhang	
Autorenverzeichnis	267

Paul Gottlob Layer

Evolution – ein offenes Konzept¹

Übersicht: Evolution - noch Fragen offen?

Was die Öffentlichkeit auch im Darwin-Jahr wenig bemerkt hat, sind heftige Diskussionen unter einschlägigen Biologen um den Geltungsbereich des (Neo)Darwinismus. Darwin hat mit seiner Deszendenzlehre zusammengefasst, was damals zu einer Gesamtschau reif war: dass alle Lebewesen miteinander verwandt sind und aus einer Urform abstammen. Somit sind sie nicht in einem einmaligen Schöpfungsakt, sondern über lange Zeiträume entstanden. Es sollten demnach spontan auftretende Veränderungen (Varianten, Mutationen) durch die jeweils herrschende Umgebung *natürlich selektioniert* werden. Die Variation von Organismen sollte spontan von innen her erfolgen, die natürliche Selektion wirkt von außen auf den Organismus; das ganze Geschehen hat rein zufälligen Charakter. War es aber nicht Einstein, der forderte „mache Theorien so einfach wie möglich, aber bitte nicht einfacher“? Mit folgenden Fragen will ich mich hier beschäftigen: 1. War/ist die Darwinsche Theorie in ihrer neodarwinistischen Form zu simpel? 2. wie muss/kann sie ergänzt bzw. ersetzt werden, und 3. kann der unselige Satz vom „*Survival of the fittest*“ nach heutigem Verständnis möglicherweise in „*Survival of the unfit*?“ in sein Gegenteil umgemünzt werden? Womit derzeit die Lehrbücher zur Evolutionsbiologie erweitert werden und was unter den Kürzeln „EvoDevo“ und „EcoEvoDevo“ firmiert, soll dabei kurz dargestellt werden.

1 Der vorliegende Text fußt teilweise auf einem Vortrag, der am 30.06.2009 in der Evangelischen Akademie Rheinland unter dem Titel „Evo-Devo: Die Entwicklungsbiologie schließt Lücken im Verständnis der Evolution“ gehalten wurde, welcher dann bei der Tagung „Evolution ohne Ende – Rückblick auf ein Jahr mit Darwin“ in der Evangelischen Akademie Arnoldshain am 12.12.2009 unter dem vorliegenden Titel wesentlich erweitert wurde.

Neodarwinismus

Wenn wir uns hier Gedanken über offene Fragen der Evolutionslehre machen, müssen wir die bis heute noch gängige Lehrmeinung, nämlich den Neodarwinismus, kurz beleuchten. Es ist eine Theorie, die sich spätestens seit den Vierzigerjahren unter der Federführung von vor allem Ernst Mayr und Tomasius Dobzhansky herausgebildet hat und unter verschiedenen Namen (Synonyme) bekannt ist: moderne evolutionäre Synthese (MES), die Hauptaussage der PG so formuliert: *das Individuum mutiert, die Population evolviert*; soll heißen: eine zufällige genetische Veränderung im Individuum muss sich gegenüber der gesamten Population derselben Art und anderer Arten durchsetzen, was an dessen erfolgreicher Vermehrung oder seinem Untergang abzulesen sein wird (*survival of the fittest*). Unter günstigen Umständen können die Überlebenden dann eine neue Art begründen (Prozesse der *Speziation*). Dobzhansky definiert die moderne evolutionäre Synthese 1951 mit dem Satz „*Evolution ist eine Veränderung des Genpools einer Population*“. Es handelt sich bei der Populationsgenetik im Grunde um statistische Aussagen über die *Fitness* von individuellen Genen (und damit Merkmalen, s. unten) innerhalb einer Population. Die *Fitness* ist dabei eine messbare Größe für die Passgenauigkeit eines Merkmals für je gegebene Umweltbedingungen.

Die ganze Theorie basiert auf dem damals gültigen theoretischen Verständnis der Genetik. Im Laufe der Eier-, bzw. der Spermienproduktion werden Gene neu *rekombiniert* (einfach gesagt: neu vermischt). Dabei treten Neuerungen in den bisherigen DNA-Sequenzen auf. Bei der Befruchtung der Eizelle ergibt sich dann eine Kombination aller Gene von Vater und Mutter, die auf jeden Fall neu ist, d.h. noch nie in gleicher Weise da gewesen ist. Die Gesamtheit aller Gene des neuen Individuums wird als sein *Genom* bezeichnet; von jedem Gen besitzt es zwei Kopien (*Allele*, je väterlich und mütterlich), von denen i.A. nur eines später aktiv sein wird. Das zukünftige Individuum ist in seinem *Phänotyp* (seine gesamte Erscheinung; s. unten) durch diesen neu entstandenen *Genotyp* vollständig bestimmt. Alle diese Begriffe sind wichtig, um das Folgende verstehen zu können.

Lässt sich mit diesen Grundannahmen das Evolutionsgeschehen, also die Neuentstehung von Arten, und im Endeffekt die Entstehung des gesamten Stammbaums erklären? Nun, diese Theorie kann für Veränderungen nahe verwandter Arten befriedigen. Im Lehrbuch findet man dazu die berühmten Darwin-Finken mit ihren verschiedenen geformten Schnäbeln, die Züchtung neuer Pferderassen oder auch nur von Kohlköpfen. Wir reden hier von der so genannten *Mikroevolution*. Schwierig wird jedoch die Sache mit der *Makroevolution*. Hierbei geht es um die Frage der Entstehung von höheren Taxa (Tiergruppen), also etwa wie aus Echsen Schlangen oder Vögel, oder gar Säugetiere entstanden sind. Damit sind wir also erst beim eigentlich spannenden Thema der Evolution, nämlich den großen Verzweigungen im Stammbaum. Der Neodarwinismus macht es sich hier leicht und sagt, Makroevolution ergibt sich durch die Summe vieler Mikroevolutionen über sehr lange Zeiträume. Es gibt hierzu keinerlei Beweise, Kreuzungsexperimente lassen sich nicht machen, und der Fossilbefund spricht eher dagegen (s. kambrische Explosion). Was die Makroevolution angeht, kann der Neodarwinismus also nur eine bloße Hypothese anbieten, was seine Protagonisten jedoch nie offen eingestanden haben.

Beim Nachdenken über die Zukunft der Evolutionslehre ist es an der Zeit, einige der – aus heutiger Sicht – falschen Prämissen des Neodarwinismus aufzuspüren. Dies ist selbst für Biologen gar nicht so einfach und kann hier nur sehr verkürzt dargestellt werden. August Weismann hat im letzten Viertel des 19. Jahrhunderts die wichtige Beobachtung einer frühen Trennung von Keim- und Somabahn gemacht; soll heißen: Die späteren Keimzellen (Eier bzw. Spermien) sind schon früh in der Embryonalentwicklung von allen anderen (zukünftigen) Körperzellen nicht nur zu unterscheiden, sondern haben mit ihnen keinerlei (genetische) Wechselwirkung. Da die Keimzellen ja nun die nächste Generation bestimmen werden, ging man davon aus, dass alle Prozesse der Vererbung sich ausschließlich in der Keimbahn abspielen. Neodarwinisten müssen sich also mit den Körperzellen (der Somabahn) gar nicht befassen. Deshalb sagen Mayr und manche Wissenschaftler auch heute noch „(...) *nothing comes between genotype and phenotype*“ (B. Wallace, 1986). Ein fataler Kurzschluss. Weismann hat 1893 zu einem weiteren Fehlschluss beigetragen, indem er vorgeschlagen hat, das entstehende Tier

werde, wie ein Mosaikbild, in seiner Gänze durch viele einzelne *Determinanten* bestimmt. Durch bewundernswürdige Erkenntnisse von Mendel, Correns, T.H. Morgan u.v.m. hat sich dann im Laufe der 1. Hälfte des letzten Jahrhunderts ein *fixes Genkonzept* in der Genetik durchgesetzt. Aus heutiger Sicht waren allerdings wesentliche Aspekte dieses Konzepts viel zu einfach, die leider bis heute noch in vielen Köpfen stecken. Die damals neu aufkommende Genetik schien mit folgenden Annahmen (damals hat man ihnen den Status von *Wahrheiten* zuerkannt) das Weismannsche Mosaikbild zu unterstützen: Gene sind autonome Agitatoren und wirken eindirektional, mit der Sicht, dass *ein* Gen genau *eine* Wirkung hat und damit genau *ein* Merkmal bestimmt. Auf die Evolution übertragen hieß dies, dass eine zufällige Änderung der DNA eine Mutation hervorruft und so neue Varianten bringt, die dann „Darwin machen“. Weil die Körperzellen (Soma) keine Rolle für diese Vererbungsprozesse spielten, musste demnach auch die Embryologie irrelevant für die Evolution sein. Ernst Mayr sagt:

„(...) die Aufklärung der biochemischen Mechanismen, durch die das genetische Programm in den Phänotyp übersetzt wird, sagt uns *absolut nichts* über die Schritte, mit denen die natürliche Selektion das betreffende genetische Programm gebaut hat.“ (Hervorhebung und Übersetzung durch Verf.).

Diese Haltung wird heute oft als *Blackboxing* der Embryologie bezeichnet. Fassen wir noch einmal zusammen: Die Makroevolution blieb bis heute umstritten, ohne dass es die Öffentlichkeit wahrnahm. Der Neodarwinismus kann zu seiner Erklärung nur eine Hypothese, aber keinen Mechanismus zu den Verzweigungen des Stammbaumes, also der großen Evolutionssprünge, anbieten. Kann uns in dieser Situation die molekulare Entwicklungsbiologie weiterhelfen?

Embryologen denken mehrdimensional: vom Ei und Genom zum Leben

Seit mindestens zwei Jahrhunderten üben sich Embryologen in vernetztem Denken. Wechselseitige Beeinflussung von Zellen und Geweben, auch als *Induktionen* bekannt, regeln die Frühentwicklung jedes Organismus. Die Induktion der Augenlinse durch das zukünftige Netzhautgewebe, wie auch

die reziproke Wirkung der induzierten Linse auf die weitere Entwicklung des Auges sind ein viel zitiertes Beispiel. Kommunikation auf allen Ebenen, vom Molekül über Zellen, Gewebe, Organe bis hin zum ganzen Organismus ist allgegenwärtiges Thema in der modernen Entwicklungsbiologie, die sich aus der Embryologie entwickelt hat. So ist es kein Wunder, dass man in diesem Forschungsfeld auch schnell begriffen hat, dass die meisten Gene nicht entlang einer Einbahnstrasse, unidirektional, sondern meist reziprok und hoch vernetzt wirken.

Wie begreifen wir heute den Weg vom Gen zum Merkmal, bzw. vom Genom zum Organismus? Erstens, Gene und ihre Wirkungen sind zeitlich und räumlich genau reguliert. Dies bedeutet, dass in einem Embryo z.B. bei weitem nicht alle Gene gleichzeitig aktiv sind, sondern sie werden einzeln an- und wieder abgeschaltet. Zweitens folgen die Prozesse der Umsetzung eines Gens (eines DNA-Abschnitts) in ein Protein (Eiweißmolekül), und dann in „Merkmale“ (ein sehr schwammiger Begriff) alles andere als einem Eins-zu-eins-Verhältnis: Aus einem Gen können nämlich mehrere Proteine, und daraus vielerlei verschiedene Wirkungen erzielt werden. Dies alles ist zudem hoch rückgekoppelt, d.h. einzelne Wirkungen können weitere Gene regulieren. Wer oben genau zugehört hat, wird leicht erkennen, dass dies mit den genannten neodarwinistischen Prämissen wenig zu tun hat. Die heute bekannten Mechanismen der Gen-Verwirklichung sind viel komplizierter als man es in den Vierzigerjahren wusste (Gilbert & Epel, 2009; Kegel, 2009).

Schaut man sich den Weg vom befruchteten Ei bis zum erwachsenen Tier an, so muss man sich vor Augen halten, dass sich dieser Organismus jeden Augenblick ändert, in jedem Augenblick und an jedem betrachteten Ort sich ständig ändert, ständig und überall neu ist, sein Genom aber immer dasselbe bleibt. Für den Menschen in seinen „Sieben Lebensphasen“ gilt natürlich von seiner Zeugung bis zu seinem Tod dasselbe: ständige phänotypische Veränderung bei anhaltender genomischer Konstanz (*vollständig* mit Vorsicht!).

EvoDevo gibt der Evolution eine molekulare Basis

Die Fortschritte in der Genetik und der molekularen Entwicklungsbiologie seit den Siebzigerjahren haben relativ einfache Mechanismen aufgezeigt, wie es zu Makro-Übergängen zwischen großen Tiergruppen als Folge von wenigen Mutationsereignissen gekommen sein könnte. Damit sind wir beim Forschungsfeld von *EvoDevo*, was ein Kürzel von *Evolutionary Developmental Biology* (dt. evolutionäre Entwicklungsbiologie) ist. Vor allem während der ganz frühen Embryonalentwicklung eines Tieres können geringe genetische Veränderungen große Wirkungen haben. Je früher bestimmte Genwirkungen in einem Embryo auftreten, desto genereller ist ihre Wirkung für den entstehenden Organismus, je später, desto spezieller. Genau dies ist das Geschäft von *EvoDevo*.

Die Entwicklungsbiologie fragt, wie genetische Information in lebende Strukturen umgesetzt wird. Zwei entwicklungs-genetische Konzepte sind besonders bedeutend, nämlich das von konservierten Signalkaskaden und das der Master-Kontrollgene. Die zeitliche und räumliche Regulation von Genen (s. oben) erfolgt durch Signalmoleküle, wie etwa Proteine, Wachstumsfaktoren, etc., welche aus einer Zelle selbst, oder von anderen Zellen im Organismus stammen. Die hierbei wirksamen Signalwege findet man im ganzen Tier- und Pflanzenreich, und sie werden für die Vermittlung von Signalen in allen nur denkbaren Situationen eingesetzt. Besonders bedeutend für die Frühentwicklung eines Organismus ist es, dass Masterkontrollgene elementare Prozesse im jungen Embryo steuern. Hierzu gehört eine Gruppe von so genannten Hox-Genen, welche man in allen Tiergruppen findet. Wie die Signalmechanismen, so sind auch sie sehr früh in der Evolution entstanden und blieben offenbar über rund eine Milliarde Jahre hinweg völlig erhalten (*deep homology*). Wird ihre jeweilige Wirkung nur gering verändert, so kann dies zu drastischen Veränderungen im entstehenden Embryo führen (z.B. Missbildungen, Tumore, Absterben, etc.), wie man es am Beispiel von einem spontan auftretenden zusätzlichen Beinpaar eines Hühnerembryos (Abb. 1)² sehen kann. Ein Mitglied der Hox-Genfamilie, das so genannte Pax6-Gen, ist für die Augenentwicklung unverzichtbar. Überall dort, wo dieses Gen angeschaltet wird, heißt dies für die betroffenen

2 Abb. auf S. 150.

Zellen: „mach‘ ein Auge!“. Das aktive Gen Pax6 beinhaltet aber nur diesen Befehl selbst, nicht jedoch eine Anweisung, wie ein bestimmtes Auge im Detail gemacht werden soll. Die Informationen zum Bau eines bestimmten Augentyps werden sich erst durch nachgeschaltete Reaktionen (Signal- und Genkaskaden, s. oben) ergeben müssen. Wird also in einer Zelle das *Modul Pax6* aktiviert, so wird genau dort „die Baustelle für ein Auge“ eröffnet. Dieser molekulare Befehl gilt für das gesamte Tierreich, egal ob es sich um ein Grubenaugen einer Schnecke, ein Komplexaugen einer Fliege, Augen einer „einfachen“ Muschel oder das Auge einer Maus handelt. Damit macht EvoDevo i.Ü. auch ein lang bekanntes Phänomen der *Konvergenzen* in der Evolution besser verständlich, nämlich dass ähnliche Strukturen in ganz verschiedenen Tiergruppen auftauchen, wie z.B. Becheraugen, ähnliche Gliedmaßen, ja sogar ähnliche Baupläne (Morris, 2008).

Anhand der Entwicklung von Gliedmaßen (Beine, Arme, Flügel) bei Landwirbeltieren können solche zentralen Genwirkungen gut erläutert werden. Entlang der Längsachse des Embryos, genau an den Positionen der zukünftigen Gliedmaßen, werden einerseits bestimmte Hox-Gene aktiviert, welche die Bildung der Gliedmaßen einleiten. Ferner werden – wie für den Embryo einer Echse im Schemabild gezeigt (Abb. 2)³ – zudem zwischen Vorder- und Hinterextremität die Hox-Gene c6 und c8 aktiviert, um in diesem Bereich die Bildung weiterer Gliedmaßen zu hemmen. Haben diese Gene vielleicht etwas damit zu tun, dass Schlangen keine Beine haben? Dass es sich beim Übergang von Echsen zu den Schlangen um einen zweistufigen Prozess gehandelt haben muss, weiß man aus fossilen Schlangenfunden, die noch zwei Hinterbeine aufweisen, ebenso wie es bei den primitiven Schlangen, wie den Pythons und Boas, noch angedeutet findet. Tatsächlich hat sich die hemmende Wirkung von c6 und c8 bei Schlangen räumlich nach vorne, über die Lage der Vorderbeine hinaus, ausgedehnt (Schema, Mitte). Kein Wunder also, dass die Vorderbeine verloren gingen. Dass stammesgeschichtlich jüngere Schlangen (z.B. Vipern) auch noch die Hinterbeinanlagen verloren haben, hängt mit einer zweiten Hox-Gengruppe zusammen, welche die Bildung der Hinterbeine vollends unterdrückt. Hier kann Makroevolution also zum ersten Mal auf molekularem Niveau ver-

3 Abb. auf S. 150.

ständig werden: beim Übergang von Echsen zu Schlangen mussten „nur“ die betreffenden Hox-Gene für die Gliedmaßenbildung in wenigen Schritten verändert werden. EvoDevo macht so plausibel, wie durch Veränderung weniger Schalter(gene) Makroevolution möglich wird.

Methode des Blackboxing bei Neodarwinisten

Dass sich die Sichtweise von EvoDevo in den letzten beiden Jahrzehnten, von USA ausgehend, langsam durchsetzt, findet seine Begründung zunächst in den völlig neuen molekularen Techniken zur Untersuchung von frühen Entwicklungsprozessen. Dennoch fragt man sich, ob diese Ideen denn alle neu seien, und warum Evolutionsbiologen die Embryologie für fast 100 Jahre so blindlings links ließen? Nun, es gab über das ganze 20. Jahrhundert immer Biologen, die sich der engen Sicht der Populationsgenetiker widersetzt haben und andere Evolutionsszenarien entwickelt hatten. Als Beispiel wäre hier Richard Goldschmidt zu nennen, der 1940 sein Konzept der „hoffnungsvollen Monster“ vorschlug. Als Resultat von Mutationen wichtiger Entwicklungs-Loci sollten sich zunächst Monster, die er *Entwicklungs-Makromutationen* nannte, und aus ihnen dann neue Arten entwickeln. Mit Weitsicht waren für Goldschmidt die relevanten Genwirkungen nicht Folgen einzelner Loci (von Allelen), sondern von ganzen Entwicklungseinheiten. Goldschmidt wurde von Populationsgenetikern vollkommen ignoriert. Wie verwandt seine Ideen jedoch mit den heutigen EvoDevo-Erkenntnissen waren, zeigen seine damaligen Zitate:

„(...) es ist wichtig, Evolutionsbiologen davon zu überzeugen, dass Evolution nicht nur ein statistisch-genetisches Problem, sondern auch eines der Entwicklungsmöglichkeiten eines Organismus ist“, und weiter, „(...) ein einziger Mutationsschritt, welcher den richtigen Prozess zur richtigen Zeit beeinflusst, kann alles erreichen, vorausgesetzt, er ist in der Lage, die gegebenen Möglichkeiten der embryonalen Regulation anzuregen“ (meine Übers.; Gilbert & Epel, 2009, S. 442).

Besser kann man die Schwächen der synthetischen Theorie wie auch das Anliegen von EvoDevo eigentlich nicht in Worte fassen.

EcoEvoDevo – eine neue Forschungsrichtung !? Umwelt, Symbiosen und Epigenetik

Nachdem sich nach Jahrzehnten das Fach *EvoDevo* endlich einiges Gehör verschafft hat, besinnt man sich auch wieder auf längstens bekannte Entwicklungsphänomene und erkennt ihren möglichen Zusammenhang mit dem Evolutionsgeschehen. Es geht hierbei um Einflüsse von Umweltbedingungen auf die Ausprägung eines bestimmten Phänotyps. Unzählige Beispiele blieben jedoch in der Evolutionslehre vollständig unbeachtet, weil man sich im Rahmen der Populationsgenetik deren Vererbung in die kommende Generation nicht vorstellen konnte. Dies hat sich in den letzten Jahren verändert und zur weiteren neuen Forschungsrichtung des *EcoEvoDevo* entwickelt, also *Ecological Evolutionary Developmental Biology* (ökologisch-evolutionäre Entwicklungsbiologie). Zunächst zeigt uns *EcoEvoDevo*, dass die Umwelt nicht nur *selektioniert*, sondern dass sie die jeweilige Bildung von Organismen aktiv *instruieren* kann (Gilbert & Epel, 2009).

Es gibt viele Tierarten, bei denen das Geschlecht nicht, wie bei uns Menschen, ausschließlich durch die Geschlechtschromosomen (also durch das Genom), sondern durch die Außentemperatur bei der Entwicklung bestimmt wird. Werden die Eier einer Schmuckschildkröte (*Trachemys scripta*) bei etwa 26-28° C bebrütet, so entwickeln sich alle Tiere zu Männchen, bei 29-30° C sind nur noch 25% männlich, bei 31° C entwickeln sich nur noch Weibchen. In unserem Darm leben etwa zehnmal so viele Bakterien, wie unser ganzer Körper Zellen hat. Unsere Verdauung wie unser ganzer Gesundheitszustand ist weitgehend von der Symbiose mit unserer Darmflora abhängig. Ihre individuelle Zusammensetzung wird in keiner Weise durch unsere Gene bestimmt, sondern wir bekommen sie direkt im/vom Mutterleib, also generationenübergreifend, vererbt. Dies ist nur eines von vielen Beispielen zum Thema Symbiosen, bei denen unsere Gene – und damit unser Phänotyp – vom Symbionten, also unserer Umwelt, mitgesteuert werden (s. Margulis, 1998; Bauer, 2008). Ebenso können Einflüsse bei der Schwangerschaft (Trächtigkeit) entscheidende Einflüsse auf die Entwicklung des heranwachsenden Organismus, seine Konstitution sowie seine Anfälligkeit für Krankheiten im Erwachsenenalter haben. Die Ernährung der Mutter während der Schwangerschaft kann entscheiden, ob das Kind

eine Veranlagung zur Fettleibigkeit entwickelt. Solche Effekte können u.U. auf die folgenden Generationen (bis zur 12. Generation bei Mäusen) weitervererbt werden. Hierbei spielt das so genannte Methylierungsmuster auf der DNA eine tragende Rolle (sind nicht genügend Methylgruppen in der Nahrung, wie etwa Folsäure, so werden die Mäuse fettleibig). Dies ist ein Beispiel für epigenetische, vererbare Prozesse; sie stehen an vorderster Front der heutigen genetischen Forschungen (Übersicht in Kegel, 2009). Sozusagen durch die Hintertür kommt damit Lamarck zurück, dessen Theorie der *Vererbung erworbener Eigenschaften* bei Neodarwinisten als völlig abstrus galt (Nawrat, 2009; Moore, 2009).

Besonders dramatische Veränderungen in der Ausprägung des Phänotyps können durch stressbedingte Einflüsse während der Frühentwicklung beobachtet werden. Diese Experimente reichen bis ins 19. Jahrhundert zurück und sind mit den Namen Waddington, Baldwin, Schmalhausen, West-Eberhard und anderen verbunden (s. Kirschner & Gerhart, 2006). Auch sie haben immer wieder gezeigt, dass umweltabhängige Effekte genetisch fixiert, und damit vererbt werden können. Hier kurz das besonders eindrucksvolle Waddington-Experiment: Es werden Fliegenpuppen für zwei Stunden auf 40 Grad erwärmt (Hitzestress). Unter den geschlüpften Fliegen findet man etwa 20% mit einer Flügelabnormität (ohne Querader). Diese werden ausgelesen, miteinander gekreuzt und die folgenden Puppen wieder erhitzt. Dies wird vielfach wiederholt. Nach der 23. Generation tritt das betreffende Merkmal nicht nur in allen Fliegen, also zu 100%, auf, sondern ist vor allem *genetisch assimiliert*. Soll heißen, in den nun folgenden Generationen wird das Merkmal auch ohne den Stressfaktor verlässlich auftauchen; mit anderen Worten, die Fliege wurde zu einer neuen Variante mutiert. Von manchen Paläontologen wird diese Sicht unterstützt, wie etwa Elisabeth Vrba mit ihrer *Turnover-Pulse*-Hypothese, nach der Klimaänderungen die Evolution antreiben (Vrba, 1980; s. auch ihre *von-Königswald-Lecture*, Senckenberg-Museum Frankfurt, 2009).

Der Psychologe James Baldwin (1861-1934) ging nach ähnlichen Experimenten wie Waddington davon aus, dass ein Organismus in jeder ihm neuen Umgebung unter einem gewissen Stress steht, aber dennoch adaptiert sein kann (wird als Reaktionsnorm bezeichnet). Seine Fortpflanzung wird

unter Stress sicherlich zwar gehemmt, aber nicht vollständig unterdrückt sein. Unter solchen Stressbedingungen werden nun neue Mutanten vermehrt „induziert“, die zufällig besser ihrer Umwelt angepasst sein können. Diese Mutanten werden nun klassisch darwinistisch selektioniert und werden somit besser überleben. Dadurch ist die Anpassung an die neue Umgebung genetisch fixiert, auch wenn der Stressor wegfallen sollte. Ganz entscheidend ist hierbei, dass die Mutation der Änderung der Umwelt folgt. Die Umwelt *selektioniert* also nicht nur, sondern sie kann auch *instruieren*, was beim klassischen Neodarwinismus unmöglich war.

Not macht erfinderisch: survival of the fittest? oder etwa survival of the unfit?

Wenn eine veränderte Umwelt aber neue Varianten vermehrt hervorruft, wenn diese sich dann fortpflanzen und durchsetzen können, so stellt dies einige grundlegende Annahmen der klassischen neodarwinistischen Sicht der Evolution infrage. Nehmen wir das *Survival of the fittest*: Wer überlebt denn nun eigentlich langfristig? Wer stirbt aus? Gibt es denn in der Natur nur Schwarz und Weiß, Sterben oder Nichtsterben, oder vielleicht auch etwas dazwischen? Wo finden denn die evolutiven Neuerungen in diesem Szenario statt? Ja, es mag schon richtig sein, dass der „Fitteste“ zunächst am besten überlebt und sich am schnellsten vermehrt. Er lebt ja wie Mäden im Speck, vergleichbar unserem gesättigten Konsumbürger mit vollem Rentenanspruch, Freiflugschein bei der Lufthansa und Sterbeversicherung für den Großneffen. Wenn die Versorgungslage „so dolle“ bleibt, ist er fein heraus (was vielleicht in unserer Gesellschaft nicht mehr allzu lange anhalten wird, und die Reproduktion geht jetzt schon zur Neige! Ist dieser heutige Tatbestand nicht schon ein bemerkenswerter Widerspruch zum Neodarwinismus?). Im Hinblick auf die Evolution ist dieser statische, gesättigte Zustand aber eine wenig spannende Situation. Nehmen wir die obigen Ausführungen ernst, so müssen wir annehmen, dass Makroevolution in Randlage günstiger Umweltkonditionen stattfindet, und sie wird von außen, also von der Umwelt her, ausgelöst. Zum Beispiel unter Stress, wenn die Ressourcen knapp werden. Eigentlich ist das zunächst immer noch Neodarwinismus; aber diese Lehre hat übersehen, dass zwischen Überleben und

Aussterben auch noch ein dritter Weg liegen kann: wo es eng wird, kann – das zeigen die obigen Experimente – *völlig Neues* geschehen. Begreifen wir das Evolutionsgeschehen von dieser Warte aus, so erkennen wir, dass nicht die Fittesten, sondern im Gegenteil die weniger Fitten im *evolutiven Sinne* – im Sinne von Stammbaum erweitern – überleben. *Survival of the Nonfit*. Welch eine neue Welt! Ist dies nicht eine völlig andere Sicht als bei Darwin? Die evolutiven Neuerungen sind demnach aus der Not geboren. Auf die menschliche Gesellschaft übertragen: Es sind die Armen, Kranken, Arbeitslosen, Landstreicher, Outlaws, Künstler, Spinner, etc., nicht der satte Konsumbürger, welche die Gesellschaft voranbringen. Sie sind das Salz in der Suppe, nur sie schaffen wirklich Neues.

Evolution zufällig? – Haupttheorem der Lehrmeinung

Noch weitere Sichtweisen müssen nun vom Kopf auf die Beine gestellt werden. Der Neodarwinismus geht davon aus, dass neue Varianten die Folge von *vollständig zufälligen* DNA-Änderungen sind. Das Erscheinen einer Variante wird also als von allen äußeren Gegebenheiten unabhängiges Ereignis betrachtet. Wenn Varianten aber in Abhängigkeit von ihrer Umwelt induziert und instruiert werden, so ist die Evolution sicherlich *kein zufälliger Prozess* mehr. Viele Beispiele aus der EvoDevo-Forschung unterstützen diese Folgerung. So fragt man sich, warum man bisher nur etwa 30 verschiedene Tierbaupläne nachweisen konnte, die zudem alle schon im Präkambrium vor mehr als 500 Millionenjahren aufgetreten waren. Wie wir es aus Science-Fiction-Filmen kennen, sind natürlich sehr viel mehr denkbar, aber sie traten nie auf? Warum? Wenn doch die Evolution auf rein zufällige Weise *alles* zustande bringen sollte? Kann sie aber offenbar nicht: man spricht auch von „the nonexistent variant“ (Minelli, 2009). Der denkbare Mutationsraum wurde also bei weitem nicht voll ausgeschöpft. Die meisten Scolopendra-Arten, welche zu den Hundertfüßern gehören, haben 21 Beinpaare, wenige haben auch 23 Beinpaare, jedoch die Zahl 22 kommt einfach nie vor. Warum? Antwort: „the nonexistent variant“, die Evolution ist offenbar in ihrer Formenkreativität beschränkt.

Eine neue Evolutionstheorie?

Theories come and theories go, the frog remains, sagte so treffend der Embryologe Jean Rostand. Brauchen wir eine neue evolutionäre Synthese? Darwin, Mendel bis hin zu den Neodarwinisten erklären Evolution innerhalb nahe verwandter Spezies (Mikroevolution). Es wurde jedoch immer bezweifelt, ob die Populationsgenetik die Makroevolution (neue Stämme) erklären kann? Dem Gradualismus (Darwin, u.a.) wurde der Punktualismus („punktueller Gleichgewicht“, morphologische Stabilität über sehr lange Zeiträume; Gould, Vrba, u.a.) entgegengestellt. Und zu Recht stellte man sich die Frage, wie kleine Unterschiede auf DNA-Ebene große morphologische Sprünge verursachen könnten (Affe/Mensch 99% gleich)?

Der Embryologe Garstang hat 1922 Haeckel korrigiert, wenn er sagte „die Ontogenese rekapituliert nicht die Phylogenese (dies ist „Haeckel“), sondern sie kreierte die Phylogenese“ und „Der erste Vogel ist aus einem Reptilienei ausgeschlüpft“. Es hat erst eine molekulare Revolution in der Embryologie in den Achtzigerjahren gebracht (molekulare Entwicklungsbiologie, -genetik), die zu den Einsichten von EvoDevo geführt, und wesentliche Grundannahmen des Neodarwinismus als nicht mehr haltbar aufgezeigt hat. Im Rückblick ist man immer gescheiter, aber eines hätte man auch davor schon wissen können: dass es in der Biologie keine strikt anwendbaren (deterministischen) „Gesetze“ gibt. Neodarwinisten sind leider felsenfest davon ausgegangen, dass alle vererbungsrelevanten Prozesse auf die Keimbahn beschränkt seien, sie folgten einem Genkonzept, welches *einem* Gen *eine* bestimmte Wirkung (Merkmal) zuschrieb (Genozentrismus), sie setzten voraus, dass für die Selektion nur die Adultformen relevant seien (Fitness zur erfolgreichen Reproduktion; Adultozentrismus; s. Minelli, 2009). Die Embryologie hatte für sie keinerlei Bedeutung, alle längst bekannten umweltabhängigen Phänomene wurden als unbedeutend für die Evolution negiert (was nicht sein darf, kann nicht sein), und in der Evolution herrsche der reine Zufall, Evolution sei daher richtungslos.

War/ist der Neodarwinismus (Populationsgenetik) nun halbrichtig, und braucht nur eine Erweiterung, eine Fortschreibung, eine Ergänzung? In diese Richtung laufen die meisten Bemühungen in der derzeitigen Fachliteratur (z.B. Gilbert, 2008). Oder war diese Lehre falsch, weil wesentliche

biologische Prämissen grundfalsch waren? Dass es einer Neuformulierung der „neuen Synthese“ bedarf, in der dann die herkömmliche Populationsgenetik mit den Erkenntnissen aus EvoDevo und aus EcoEvoDevo miteinander zu einer stimmigen und vollständigeren Evolutionslehre vereinigt werden, dies wird von den beiden neuen Forschungsrichtungen einstimmig gefordert. Bei Gilbert finden wir Folgendes: „Die moderne Synthese ist eine Theorie von Genen, aber die Phänomene, die zu erklären sind, beinhalten die anatomischen Änderungen von Organismen.“ Und: „(...) man kann keine evolutionäre Theorie haben, ohne dass man die Mechanismen versteht, durch welche Gewebe, Organe und Organsystemen gebildet und verändert werden.“ Gleichzeitig ist aber nicht abzusehen, wie diese vereinigte Theorie aussehen soll/kann. (Gilbert & Epel, 2009, S. 397). Amundson (2005) sagt: „Ich vermute, die neodarwinistischen Argumente führen in die Irre, aber ich kann die Fehlschlüsse nicht genau festmachen.“ Und weiter: „EvoDevo-Denken und striktes Populationsdenken sind unvereinbar. Das eine oder das andere (oder beide) muss verschwinden, bevor eine neue Synthese möglich wird“. Sollte dies überhaupt gelingen, so wird die Populationsgenetik auf ihre ursprüngliche Sicht verzichten müssen, das *einzelne Gen* sei die Einheit für die Selektion, sondern eher ganze Entwicklungsmodule (z.B. Baupläne, Augen, Beine, etc.; Wagner, 2007; Heng, 2009). Wie immer diese Theorie dann auch heißen mag, *die Entwicklungsbiologie wird jedenfalls ihren Kern darstellen müssen. Egal, welche Form sie haben wird, die wesentliche Brücke zwischen Entwicklung und Evolution wird die ökologische Entwicklungsbiologie dabei ausmachen* (Gilbert & Epel, 2009).

Bleibt bei dieser Sachlage vom ursprünglichen Darwinismus in einem weiteren Jahrhundert noch etwas übrig? Wo Bio drauf steht, sollte bekanntlich auch *Bio* drin sein. Aber dies ist ja immer auch dehnbar: Eier, die aus einer Legebatterie kommen, sind ja auch noch irgendwie *Bio*, oder nicht? Also, wie viel *Darwin* muss noch drin sein, wenn *Darwin* drauf steht? Dass es Evolution mit einem gemeinsamen Ursprung gibt, dass alle Organismen untereinander eng verwandt sind, dass Arten entstehen und wieder verschwinden, und dass das Entstehen und Verschwinden irgendwelche natürlichen Ursachen haben muss, dass also irgendwie *natürlich selektiert* werden musste, das alles wird auf einer bestimmten Ebene der Betrachtung

tung dann zur Banalität. Aber verdient dies dann noch den Label „Darwin“? Weil „Darwinismus“ schon immer ein wenig eindeutiger Begriff war, sollte man ihn fallenlassen und grundsätzlich nur von der Evolutionslehre sprechen. Übrigens haben über diese Dinge auch schon Prädarwinisten viel gewusst/geahnt (s. Amundson 2005; z.B. Goethe 1805). Lassen wir Darwin also in Frieden ruhen. Sein großes Verdienst bleibt es, die gemeinsame Deszendenz aller Lebewesen, und als Basis ihrer Entstehung und ihres Verschwindens dynamische Prozesse postuliert zu haben. Die Neodarwinisten allerdings, von denen manche noch leben, werden Federn lassen müssen.

Darwin war in diesem Jahr sprichwörtlich unumgänglich. Ist eine solche Reverenz für Darwin angemessen? Gerade hier in Deutschland, wo seine Lehre zur wissenschaftlichen Untermauerung der Rassenideologie mit allen furchtbaren Folgen im 20. Jahrhundert missbraucht wurde? Es war sicherlich weniger Darwin, als vielmehr Haeckel, Weismann u.v.a., die die notwendige Propaganda hierzulande aufmischten. Auch wenn beide eminente Biologen waren, so sehe ich ihr Wirken insgesamt als höchst unselig an. Dass Darwin vor allem im Westen so übermächtig gefeiert wird, hat sicherlich damit zu tun, dass keine andere Lehre so sehr unseren Turbokapitalismus widerspiegelt, und auch heute noch (wenn auch ungewollt) dazu dient, genau diesen – quasi als Heilsbasis westlicher Konsumgesellschaften – zu rechtfertigen (s. hierzu Gilbert & Epel, 2009). Diese Lehre in ihrer bisherigen Form ist auf Konkurrenz angelegt, ist individualistisch und genetisch-deterministisch, ja, sie wird sogar dazu missbraucht, den Atheismus beweisen zu wollen.

Was mich als Biologen an Neodarwinisten stört

Was ich den Neodarwinisten vorhalte, ist ihre Unlauterkeit in der fachinternen, mehr aber noch in der öffentlichen Darstellung der Evolutionslehre. Selbst in einschlägigen Lehrbüchern wird immer noch der Eindruck vermittelt, Evolution sei vollständig verstanden; die Begriffe Fakt und faktisch haben dabei Inflation. Warum weist man nicht öfter darauf hin, dass die Fakten an Ecken und Enden fehlen, und die bisherige Erklärung zur Makroevolution nur eine unüberprüfbare Hypothese ist? Dass wesentliche Teile

der Evolutionslehre unvollständig blieben? Dass erst *EvoDevo* eine Ahnung vom Auftreten großer Artensprünge vermitteln kann (wobei dies dann auch nicht beweist, wie Evolution tatsächlich gelaufen ist). Befasst man sich mit der Historie der Populationsgenetik (Amundson, 2005), so wird klar, welche ausschlaggebende Rolle einzelne Fachinteressen und deren prominente Vertreter, und damit die Wissenschaftspolitik, gespielt hat. Andersdenkende wurden unterdrückt, als Essentialisten verschrien (dies war ein beliebtes Argument von E. Mayr, mit dem er Gegner als halb-mystische Platoniker und Pseudowissenschaftler abstempeln wollte), wohl bekannte Daten blieben unzitiert und Gegner nicht zu den Tagungen eingeladen (Amundson, 2005). Scott Gilbert bezieht hinsichtlich der ethischen Bedeutung eine deutliche Stellung: „We (scientists) need to tell better stories“, denn, so sagt er: „Storytelling matters (meine Übersetzung): „Wissenschaftler haben eine moralische Pflicht, stimmige Geschichten zu erzählen. Diese müssen immer durch existierende Daten gedeckt sein. Evolutionäre Erzählungen gehören zu den kritischsten Geschichten in der Biologie, in den Naturwissenschaften und vielleicht in der westlichen Zivilisation. Deshalb sollten wir dafür sorgen, daß sie mit den biologischen Daten übereinstimmen. Die kompetitive Geschichte der Evolution hat z.B. früher zum Sozialdarwinismus und zur Popularisierung der Soziobiologie geführt, und in der Gegenwart zum Spermienkrieg (...), dabei wurde uns gesagt, dass Selbstsucht normal und adaptiv ist.“ Wären die Geschichten der Neodarwinisten *better stories* gewesen, im Sinne von *akkurater, ehrlicher, selbstkritischer, bescheidener, weniger allumfassend*, so hätte sich die öffentliche Diskussion über die Evolutionslehre, insbesondere auch die Fronten mit den Religionen niemals so verhärtet.

Evolution – ein offenes Konzept? Ich habe hier versucht zu zeigen, dass die Konzepte der Evolutionslehre noch nie so offen waren wie heute. Was könnten die Kirchen, theologische Akademien und überhaupt die ganze Öffentlichkeit aus dieser Bestandsaufnahme möglicherweise mitnehmen? Vor allem meine ich, kann es nicht Aufgabe der Religionen sein, die Fragen der Evolutionsbiologie lösen zu wollen. Im Gegenteil, ich halte eine voraus-eilende Gefolgschaft mancher Theologen gegenüber dem Neodarwinismus für wenig hilfreich. Abwarten, bis die fachinternen Fragen überzeugend geklärt sind, wäre eine klügere Strategie. Schon einmal, noch vor Beginn des

20. Jahrhunderts, hat eine unkritische Haltung (man könnte auch sagen „fahnschwenkende Begeisterung“) unserer ganzen Akademie gegenüber der aufkommenden Rassenideologie den Weg ins historische Debakel mit befördert: *ein fanatischer Glaube an wissenschaftlich endgültige Wahrheiten*. Dass diese – wie hier gezeigt – alles andere als endgültig waren, sollte uns allen lehren, jeglichem wissenschaftlichen Determinismus zu misstrauen, eine Haltung, die natürlich genauso für jeden fundamentalistischen Religionsfanatismus zu fordern ist.

Neodarwinismus? – *we need better stories*. Wie wäre denn folgender Schlusssatz, mit dem ich einen Vortrag in Arnoldshain zur Frage: „Was ist Leben?“ beendet hatte: „Das Gesagte legt allerdings nahe, dass es nicht Gene waren, die sich eine belebte Welt erschufen, sondern bestimmte (Um)-Welten erschufen sich Gene, die „lebenstauglich“ waren.“ (Layer, 2007).

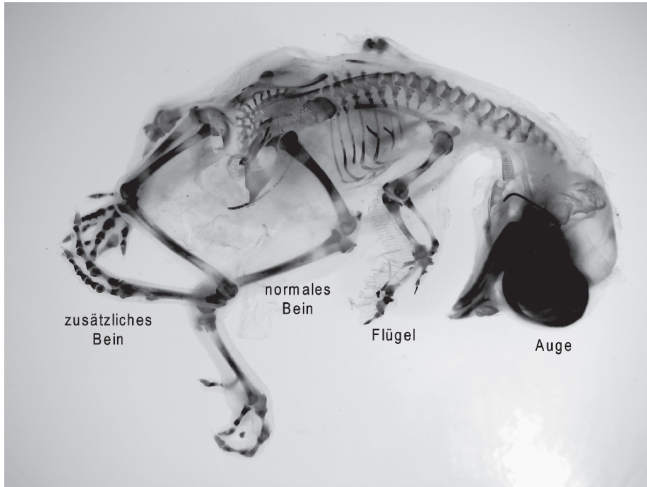


Abb. 1: Hoppe & Layer, 2009

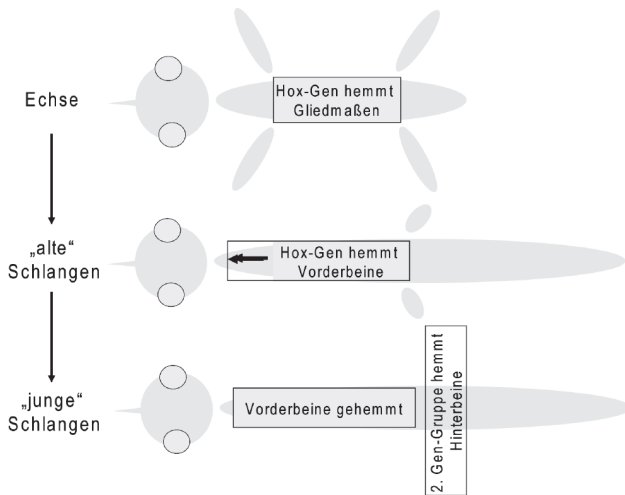


Abb. 2: Layer, 2009

Referenzen:

- Amundson, R. (2005). *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge University Press.
- Bauer, J. (2008). *Das kooperative Gen*. Hoffmann und Campe.
- Carroll, S.B. (2008). *Evo Devo – Das neue Bild der Evolution*. bup – Berlin University Press.
- Gilbert, S.E. (2008). *Developmental Biology*. 8th edition, Sinauer.
- Gilbert, S.E. & Epel, D. (2009). *Ecological developmental biology. Integrating epigenetics, medicine and evolution*. Sinauer.
- Heng, H.H.Q. (2009). The genome-centric concept: resynthesis of evolutionary theory. *BioEssays* 5/09, 512-525.
- Kegel, B. (2009). *Epigenetik. Wie Erfahrungen vererbt werden*. DuMont Buchverlag, Köln.
- Kirschner, M.W. & Gerhart, J.C. (2006). Die Lösung von Darwins Dilemma. Wie die Evolution komplexes Leben schafft. *rororo*.
- Layer, P.G. (2007). Was ist Leben? - Von Zellen und anderen Lebewesen zwischen Genkonstanz und Umweltvarianz. In: *Arnoldshainer Texte*, Band 136 (Hrsg. H. Düringer, H. Meisinger, W.R. Schmidt), Haag + Herchen Verlag, S. 102-116.
- Layer, P.G. (2009). Doppelkopf & Schrumpfbein: Evolutionsspiele im Embryo. *labor&more* 05/09, 34-38.
- Margulis, L. (1998). *Die andere Evolution*. Spektrum-Verlag.
- Minelli, A. (2009). *Forms of Becoming - The Evolutionary Biology of Development*. Princeton University Press.
- Moore, A. (Hrsg., 2009). *Focus on Evolution*. Sonderheft *BioEssays* 7/09.
- Morris, S.C. (2008). *Jenseits des Zufalls. Wir Menschen im einsamen Universum*. bup – Berlin University Press.
- Nawrat, M. (2009). Epigenetik – Lamarck teilweise rehabilitiert? *Laborjournal* 3/2009, S. 24-29.
- Wagner, G.P. (2007). The developmental genetics of homology. *Nat Rev Genet* 8:473-479.