

# Ruineneidechsen: Makroevolution oder Polyvalenz?

Rapide Anpassung, Makroevolution und Hinweise auf programmierte Variabilität bei *Podarcis sicula* (Sauria: Lacertidae)

von Christoph Heilig

Studium Integrale Journal  
15. Jahrgang / Heft 2 - Oktober 2008  
Seite 76 - 88

**Zusammenfassung:** Die Ergebnisse verschiedener Untersuchungen zu Ruineidechsen (*Podarcis sicula*) aus der Familie der Echten Eidechsen (Lacertidae) werden diskutiert. Bei dieser Eidechsenart sollen erhebliche mikroevolutionäre\* und sogar makroevolutionäre\* Veränderungen in einem Zeitraum von nur 36 Jahren entstanden sein. Während die Veränderungen im Bau der Gliedmaßen und des Schädels (und der daraus resultierenden Bisskraft) lediglich rapid ablaufende Mikroevolutionsprozesse (Variation) belegen, soll auch eine innerhalb von nur etwa 30 Generationen angeblich neu entstandene Struktur im Verdauungstrakt der Eidechsen ebenfalls auf Anpassung zurückgeführt werden und durch ungerichtete Prozesse hervorgebracht worden sein. Dabei handelt es sich um sogenannte „Cecal Valves“ – Blinddarmklappen, die den Verdauungsvorgang verlangsamen und bei schwerverdaulicher pflanzlicher Nahrung von Vorteil sind. Diese Struktur wird von den Autoren als makroevolutionäre Neuerung (Konstruktion) ausgegeben, in den Medien als solche gefeiert und in mehreren Kommentaren von Biologen auch als Argument gegen das Schöpfungsparadigma vorgebracht.

Die Einordnung als makroevolutionäre Neuerung ist jedoch bei weitem nicht so schlüssig, wie es auf den ersten Blick scheinen mag. So ist durchaus denkbar, dass die Klappen-Struktur lediglich eine mikroevolutionäre (mutative) Veränderung bereits bestehender Strukturen darstellt, selbst wenn ihre genetische Grundlage in der besagten Population *de novo* entstanden sein sollte. Falls die Forscher Recht behalten sollten und die erstmalige Entstehung der notwendigen genetischen Information tatsächlich Makroevolution wäre, kann dennoch eine alternative Deutung der Daten vertreten werden: Die betreffende Struktur könnte eine mikroevolutionäre Ausprägung eines von Anfang an bestehenden Potentials einer polyvalenten\* Stammform der untersuchten Population von *P. sicula* sein.

## Inhalt

- Die Ausgangssituation
- Rapide Anpassung
- Blinddarmklappen und deren Bedeutung
- Alternative Deutung
- Ausblick
- Schlussfolgerungen
- Anmerkungen
- Literatur

## Die Ausgangssituation

Nevo et al. (1972) berichteten von einem im Jahr 1971 begonnenen Experiment, das nun – 36 Jahre später – spannende Ergebnisse lieferte. Nevo und Mitarbeiter hatten damals die Eidechsenart *Podarcis sicula* in ein neues Habitat (Lebensraum) eingeführt, um zu untersuchen, wie sich ihre Neuan siedlung auf die dort bereits ansässige Population der Mauereidechsen-Art *P. melisellensis* auswirken würde.<sup>1</sup>

**Die Eidechsen.** Am 14. August 1971 wurden fünf erwachsene Paare der Spezies *P. sicula* von der winzigen kroatischen Insel Pod Kopiste in das geographische Zentrum des benachbarten Eilandes Pod Mrcaru gebracht und umgekehrt fünf Paare von *P. melisellensis* von Pod Mrcaru nach Pod Kopiste (Abb. 1; zu Informationen über die Inseln siehe den nächsten Abschnitt). Die ausgetauschten Exemplare der beiden Arten hatten in etwa dieselben Maße. Die Vertreter von *P. sicula*, welche für uns von Interesse sind, wiesen laut Nevo und Mitarbeitern im Durchschnitt ein Gewicht von 6,04 g (Männchen) bzw. 3,92 g (Weibchen) und eine Größe von durchschnittlich 65,4 mm (Männchen) bzw. 58 mm (Weibchen) auf.

Da die Fortpflanzungszeit zum Zeitpunkt des Aussetzens bereits zu Ende gegangen war, nahmen die Autoren an, dass es erst im Frühjahr 1972 zu Nachwuchs kommen würde. Auf Pod Mrcaru lebten zum Zeitpunkt der Ansiedlung zwei *Lacerta*-Arten (wovon *L. melisellensis*, wie in Fußnote 1 erwähnt, heute zur *Podarcis*-Gattung gerechnet wird). Während „*Lacerta*“/*P. melisellensis* überwiegend im Zentrum der Insel vorkam, wo es eine reiche Pflanzenbedeckung gab, befand sich *L. oxycephala* (heute: *Archaeolacerta oxycephala*) größtenteils in den Randgebieten auf steinigem Kliffs.

*P. sicula* war nach Angabe der Autoren die einzige Eidechsenart, die auf Pod Kopiste zum Zeitpunkt der Übersiedlung lebte. Laut Nevo et al. (1972, 189) waren die *sicula*-Vertreter schneller, wachsender und aggressiver, wenn man versuchte, sie einzufangen, als *L. melisellensis* auf Pod Mrcaru.

Aufgrund des ähnlichen Umfelds dachten die Forscher um Nevo, dass „dies das ideale Insel-Paar war, um durch experimentelle Einführung zwischenartliche Konkurrenz zu untersuchen“ (Nevo et al. 1972, 187)<sup>\*1</sup>. Der Fokus der von ihnen begonnenen Untersuchung lag also besonders auf der Wechselwirkung der eingeführten Spezies mit den beiden bereits dort ansässigen Lacertidae-Arten (s.o.). Sie äußerten die Hoffnung, dass sie „oder andere Biologen die Dynamik dieser Einführungen über eine mehrere Jahre währende Periode hinweg verfolgen können, um weitere Einsichten in die Konkurrenz-Dynamik zwischen *L. melisellensis* und *L. sicula* zu erlangen.“<sup>\*2</sup>

**Die Inseln.** Die Lage der Inseln geht aus Abb. 1 hervor. Beide liegen inmitten des Südadriatischen Meeres nahe der größeren Insel Lastovo und gehören heute zu Kroatien.

Nach Nevo et al. (1972) weist Pod Kopiste, der ursprüngliche Lebensraum der Ruineidechsen (*P. sicula*), eine Fläche von 0,09 km<sup>2</sup> auf und ragt bis zu etwa 30 m aus dem Meer, während Pod Mrcaru 0,03 km<sup>2</sup> groß ist und eine Höhe von 20 m erreicht. Pod Mrcaru besteht aus organenem Kalkstein und die Pflanzenbedeckung (Abb. 2) hauptsächlich aus einjährigen Arten, wie etwa Mauer-Gänsefuß (*Chenopodium murale*), anderen Vertretern der Gänsefußgewächse und Portulak (*Portulaca oleracea*). Weitere charakteristische Arten sind u.a. die gewöhnliche Lichtnelke (*Silene vulgaris* = *inflata*), eine Hornklee-Art (*Lotus* sp.) und das Hundszahngras (*Cynodon dactylon*). Dazu kommt im Küstenbereich noch der Meerfenchel (*Crithmum maritimum*). Landschnecken sind reichlich vorhanden.

Pod Kopiste (Abb. 2) hingegen ist aus dolomitischem Kalkstein aufgebaut. Auch hier ist der küstennahe Bewuchs durch den Meerfenchel gekennzeichnet, während man im Zentrum vor allem auf niedrige Sträucher trifft, z.B. Pistazien (*Pistacia lentiscus*) und Wacholder (*Juniperus excelsa*). Des Weiteren wachsen dort auch Hundszahngras, verschiedene Gänsefußgewächse und eine Spargel-Art (*Asparagus* sp.). Es wurden die gleichen Landschnecken wie auf Pod Mrcaru festgestellt.

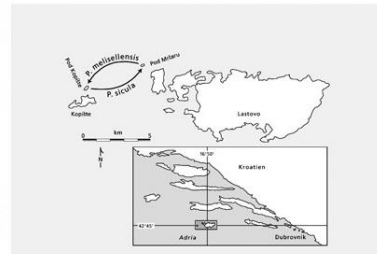
Die beiden Inseln sind nur 4,5 km voneinander entfernt und sind „ähnlich in Größe, Habitaten und Populationsdichten (extrem hoch) der heimischen *Lacerta*“ (Nevo et al. 1972, 187)<sup>\*3</sup>. Auch Vervust et al. (2007, 1343f.) betonen die augenscheinliche Ähnlichkeit der beiden Inseln im Hinblick auf Größe, Exposition, Erhebung, Mikroklima und die jeweils nicht vorhandenen landlebenden Räuber.

Dennoch sind beispielsweise die bereits genannten Unterschiede in der Pflanzenbedeckung nicht unerheblich, wie Abb. 2 verdeutlicht.

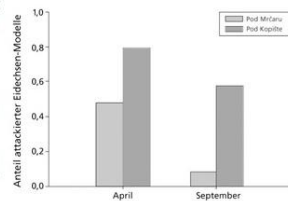
Sommeraspekte der Vegetation von Pod Kopiste zeigt Abb. 2, die Pflanzenbedeckung in diesem Zeitraum für Pod Mrcaru Abb. 2. Vervust et al. (2007, 1343) kommen nach Analyse der strukturellen Eigenschaften der Mikro-Habitats zu dem Schluss, dass die Vegetation auf Pod Mrcaru den Eidechsen mehr Schutz bietet.

Diesen aus der Oberflächenbedeckung resultierenden Unterschied bezüglich der Bedrohung durch Räuber belegten Vervust et al. (2007) auch durch Nachbildungen von *P. sicula*-Individuen, welche sie auf der Insel platzierten und die sie dann auf Picken durch Vögel hin untersuchten. Abb. 3 gibt einen groben Überblick über ihre Ergebnisse.

Die Untersuchungen kommen zu dem Ergebnis, dass die Angriffsrate in beiden in Abb. 3 dargestellten Jahreszeiten auf Pod Kopiste höher war als auf Pod Mrcaru.



**Abb. 1:** Überblick über die geographische Situation nach Nevo et al. (1972), in welcher die Umsiedlungen der Eidechsen stattfanden: Individuen der Art *Podarcis sicula* wurden von Pod Kopiste nach Pod Mrcaru gebracht und Eidechsen der Art *P. melisellensis* von der letztgenannten Insel auf erstere.



**Abb. 3:** Unterschiede im Druck durch Jäger auf Pod Kopiste und Pod Mrcaru während des Aprils und Septembers. (Nach Vervust et al. 2007)

↪ Inhalt ↵ Literatur

## Rapide Anpassung

**Ergebnisse von Vervust et al. (2007).** Im Anschluss an die Forschungsarbeit von Nevo et al. (1972) war Pod Mrcaru aufgrund des kroatischen Unabhängigkeitskriegs lange Zeit vollkommen unberührt von Wissenschaftlern geblieben (vgl. Johnson 2008). Vervust und Mitarbeiter kehrten nun jedoch auf die Insel zurück und zeigten, dass die von Nevo et al. (1972) angesiedelte *P. sicula*-Population unter dem geringeren Druck durch Räuber einige größere Veränderungen im Bau und im Verhalten zeigte (Vervust et al. 2007).

Bereits die Untersuchungen von Vervust et al. (2007), auf die hier nur kurz eingegangen werden soll, zeigten, dass die von Nevo et al. (1972) angesiedelte *P. sicula*-Population unter dem geringeren Druck durch Räuber einige größere Veränderungen im Bau und im Verhalten zeigten. So waren die Eidechsen der neuen Population im Schnitt größer und hatten kürzere Hintergliedmaßen. Außerdem wiesen sie eine geringere maximale Sprintgeschwindigkeit auf und ermüdeten schneller.

Dass stärkere Anpassungen an einen gesteigerten Druck durch Räuber in Tier-Populationen möglich sind, ist schon länger bekannt. Vervust et al. (2007) liefern mit ihrer Arbeit jedoch einen beeindruckenden Beleg für weitreichende Veränderungen im Bau der Tiere und ihrem Verhalten als Reaktion auf einen verminderten Druck durch Räuber. Die Autoren schließen daraus konsequenterweise, „dass der Erhalt eines verhaltensbiologischen und morphologischen\* Phänotyps\*, der für die Flucht vor Angriffen von Räubern wichtig ist und von der Selektion in einem entspannten Umfeld stark benachteiligt wird“ (S. 1350)<sup>\*4</sup>. Sie räumen jedoch ein, über diese „Kosten“ allenfalls spekulieren zu können: Überhöhte Aufmerksamkeit könnte beispielsweise mit Hinblick auf Zeit und Energie „kostspielig“ werden und außerdem die territorialen Ansprüche des Individuums gefährden.

Daten 1972, nach Nevo et al.	Ursprungspopulation		Gründerpopulation	
	männl.	weibl.	männl.	weibl.
Masse (g) (Durchschnitt)	5,47	3,47	6,04	3,92
Länge (mm) (Durchschnitt)	62,58	56,82	65,4	58

Daten 2006, nach Vervust et al.	Pod Kopiste		Pod Mrcaru	
	männl.	weibl.	männl.	weibl.
Masse (g) (Durchschnitt)	5,07	3,36	6,38	4,72
Länge (mm) (Durchschnitt)	63,06	56,3	69,54	64,08

Massegewinn in 36 Jahren	Pod Kopiste		Pod Mrcaru	
	männl.	weibl.	männl.	weibl.
Massegewinn in 36 Jahren	-0,4	-0,11	0,34	0,8
Zugewinn an Länge in 36 Jahren	0,48	0,38	4,14	6,08

**Tab. 1:** Veränderungen in Größe und Gewicht bei der neuen Population auf Pod Mrcaru, die signifikant weitreichender sind als bei der zum Vergleich angegebenen Ursprungspopulation auf Pod Kopiste.

	Pod Kopiste		Pod Mrčaru	
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Kopflänge (mm)	14,67 ± 1,08	12,25 ± 0,84	16,33 ± 0,77	13,75 ± 0,64
Kopfbreite (mm)	8,09 ± 0,67	6,55 ± 0,46	9,13 ± 0,42	7,51 ± 0,38
Kopfhöhe (mm)	6,29 ± 0,59	5,12 ± 0,46	7,35 ± 0,43	5,95 ± 0,38
Länge Unterkiefer (mm)	15,70 ± 1,23	12,80 ± 0,94	17,45 ± 0,72	14,44 ± 0,71
Schnauzenlänge (mm)	10,40 ± 0,78	8,77 ± 0,64	11,52 ± 0,47	9,89 ± 0,45
Beißkraft (N)	9,85 ± 2,29	4,99 ± 1,61	11,25 ± 2,42	6,70 ± 1,90
± = Standardabweichung				

**Tab. 2:** Unterschiede in den Nachkommen der Ausgangspopulation auf Pod Kopiste im Vergleich zu den Werten der aktuellen Population auf Pod Mrčaru. Die Veränderungen in der Population auf Pod Mrčaru (vgl. Tab. 1) haben dazu geführt, dass sich erhebliche Unterschiede zwischen den beiden benachbarten Populationen etabliert haben.

Obwohl Vervust et al. (2007) eine evolutive Begründung für die Veränderungen favorisieren, schließen sie nicht aus, dass es sich bei diesen phänotypischen Veränderungen um einen Fall von Plastizität\* handeln könnte. Das heißt: Die beobachteten Merkmalsänderungen wären keine Anpassung aufgrund genetischer Veränderungen (Evolution), sondern wären durch die Umwelt ausgelöste Ausprägungen von *bereits vorhandenem Potential*.<sup>3</sup> Diese Interpretationsmöglichkeit wird im Verlauf des vorliegenden Artikels von größerer Bedeutung sein.

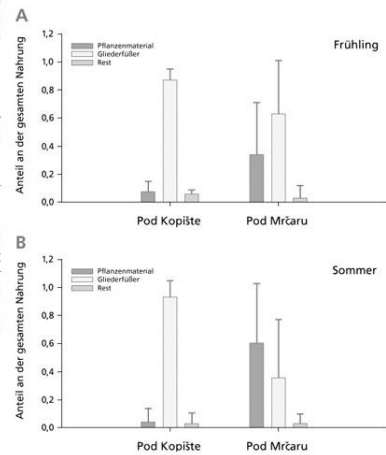
**Die Ergebnisse von Herrel et al. (2008).** Interessant sind die Beobachtungen der Autoren bezüglich Veränderungen in Verhalten und Morphologie (äußeres Aussehen) der *sicula*-Individuen. Tab. 1 stellt die Veränderungen in Größe und Gewicht dar (die beiden Parameter, zu denen Vergleichssätze von Nevo et al. vorliegen): Während die Tiere auf Pod Kopiste praktisch unverändert in Bezug auf die angegebenen Parameter blieben, weist die ehemalige Gründerpopulation auf Pod Mrčaru wesentlich größere Veränderungen auf.

Dasselbe gilt für die Umwandlungen im Bau des Schädels und infolgedessen die Variationen in der Beißkraft der Tiere, die in Tab. 2 zusammengefasst sind.

Wie Herrel (2007) und Herrel et al. (2004) zeigen konnten, findet man bei Eidechsen, die in größerem Maße pflanzliche Bestandteile verspeisen, in der Regel eine höhere Beißkraft. Tatsächlich zeigte sich im Laufe der Untersuchungen von Herrel et al. (2008), dass der Speiseplan der Eidechsen auf Pod Mrčaru einen wesentlich höheren Anteil pflanzlicher Bestandteile aufweist als derjenige der Ausgangspopulation (vgl. Abb. 4).

Der Anteil von Pflanzenmaterial an der Gesamtnahrung in der neuen Population betrug 34% im Frühjahr und erreichte im Sommer sogar 61%, während der Anteil in der Ursprungspopulation im Bereich von nur 4-7% lag.

Die oben vorgestellten Resultate zeigen, dass schnelle Mikroevolution\* innerhalb weniger Generationen möglich ist. Dabei sind erhöhte Beißstärke und Veränderungen im Bau des Schädels zumindest bei den Weibchen zwei verschiedene Aspekte desselben Phänomens. Wie Herrel et al. (2008, 4792) selbst klarstellen, sind solche mikroevolutiven Prozesse mittlerweile gut bekannt und keine große Besonderheit: „Rapid, adaptive Veränderungen in der Morphologie sind in ökologischen Zeitskalen in natürlichen Populationen heute gut dokumentiert [...]. Überblicksartikel aus jüngerer Zeit haben herausgestellt, dass rapide, adaptive Evolution ein gängiges Phänomen darstellt, und eher als Regel denn als Ausnahme betrachtet werden könnte [...]. Experimentelle Einführung von Populationen in neue Umgebungen haben einige der stärksten Belege für natürliche Selektion und Verschiedenwerden durch Anpassung in ökologischen Zeitskalen geliefert.“<sup>5</sup>



**Abb. 4:** Darstellung der Unterschiede in der Ernährung der *P. sicula*-Populationen auf Pod Kopiste und Pod Mrčaru im Sommer (A) und im Herbst (B). In beiden Jahreszeiten ist der Anteil an Pflanzenmaterial (schwarzer Balken) in der Nahrung der Eidechsen auf Pod Mrčaru signifikant höher. Jahreszeitliche Schwankungen in der Speiseplan-Zusammensetzung sind nur auf Pod Mrčaru signifikant. (Nach Herrel et al. 2008, 4794)

← Inhalt → Literatur

## Blinddarmklappen und deren Bedeutung

**Neukonstruktion.** Die Autoren haben jedoch noch ein ganz anderes Anliegen: Sie möchten zeigen, wie diese längst bekannten „Mikro-Veränderungen zum Auftreten neuer Strukturen auf einer Makroevolutions-Ebene“ führen können“ (Herrel et al. 2008, 4792)<sup>6</sup>. Zu den Unterschieden zur Ausgangspopulation, wie man sie sonst „zwischen Arten und sogar Familien von Eidechsen“ antrifft, gehören nach Ansicht der Autoren nämlich auch bestimmte Veränderungen im Verdauungstrakt, die über mikroevolutive Anpassungen hinauszugehen scheinen und makroevolutive Konstruktionslösungen darstellen sollen: „Unsere Daten zeigen nicht nur rapide, gerichtete Veränderungen in quantitativen, phänotypischen Merkmalen, die mit der Miteinbeziehung von Pflanzenmaterial in die Nahrung zusammenhängen, sondern auch die Evolution einer neuen morphologischen Struktur in einem extrem kurzen Zeitraum“ (S. 4794)<sup>7</sup>.

Die besagte Neuheit besteht in sogenannten Blinddarmklappen („cecal valves“). Diese Klappen im Verdauungstrakt verlangsamen den Weitertransport des schwerverdaulichen, pflanzlichen Materials und bilden Gärkammern, in denen Mikroorganismen Cellulose zu flüchtigen Fettsäuren umsetzen können (vgl. Abb. 5).

Diese Struktur scheint auf den ersten Blick tatsächlich mehr zu sein als nur eine simple Anpassung des Verdauungstrakt-Bauplans (vgl. aber den nächsten Abschnitt). Demnach wäre das Auftreten der Blinddarmklappen in der Population auf Pod Mrčaru das Ergebnis einer echten evolutiven Neukonstruktion. Allgemein spricht man bei der *Entstehung* neuer Konstruktionen von *Makroevolution* und nicht mehr von *Mikroevolution*. Ein typisches Beispiel für Letzteres wären etwa die Veränderungen der Beinlänge und im Bau des Schädels (s.o.; zur Abgrenzung von Mikro- und Makroevolution siehe Junker & Scherer 2006, Junker 2006 und Behe 2007).

Im Rahmen des biblisch begründeten Schöpfungsparadigmas wird von separaten Schöpfungseinheiten ausgegangen, die nicht durch evolutive Zwischenstufen und makroevolutive Prozesse ineinander überführbar sind (vgl. Junker 2005). Dementsprechend wurde die Bedeutung der Entdeckung dieser neuen Strukturen im Verdauungstrakt von *P. sicula* von Kritikern der Schöpfungsperspektive stark hervorgehoben: So nennt Myers (2008) die Klappen eine „*evolutive Neuheit*“, eine brandneue Eigenschaft, die in der Vorfahren-Population noch nicht vorhanden war und in diesen Eidechsen neu evolvierte“ (Hervorhebung im Original)<sup>8</sup>. Dass es sich um einen Fall von Makroevolution handle, sei wichtig, denn „[d]as ist mehr als nur eine einfache quantitative Veränderung, es ist vielmehr eine beobachtete qualitative Veränderung in einer Population, das Erscheinen einer neuen morphologischen Struktur. Die Evolution hat etwas Neues geschaffen – und sie tat es schnell (ungefähr 30 Generationen), und dieses Auftauchen wurde dokumentiert. Es ist immer noch eine Eidechse, aber wir haben nichts anderes erwartet – und es ist nun eine Eidechse mit neuen Anpassungen an Herbivorie [Pflanzenernährung].“<sup>9</sup>

Duncan Irschick, Professor für Biologie an der University of Massachusetts Amherst und Mitautor der Studie, kommentierte laut *Science Daily* (2008): „Unsere Daten zeigen, dass die Evolution neuer Strukturen in extrem kurzen Zeiträumen ablaufen kann.“ Und laut Johnson (2008) meint er: „Das war eine brandneue Struktur. [...] So etwas ist ohne Parallelen. Das Wichtigste ist, wie schnell dies geschehen konnte [...]“<sup>10</sup> Er vergleicht es mit dem hypothetischen Szenario, dass unsere Art einen neuen Appendix (Wurmfortsatz) in wenigen hundert Jahren hervorbringen würde.

**Entstehung der Struktur durch Mikroevolution (Mutation und Selektion).** Die Klappen sind also nach Einschätzung der Autoren als makroevolutive Neuerungen spektakulären Ausmaßes zu verstehen und dementsprechend sensationell waren auch die Meldungen aufgemacht, die im Anschluss an die Veröffentlichung durch die populärwissenschaftliche Medienlandschaft gingen. Wenn ich im Folgenden versuchen werde, eine alternative Deutung der Daten zu präsentieren, gehe ich davon aus, dass die Einschätzung, die (erstmalige) Entstehung der besagter Struktur benötige eine makroevolutive Veränderung, korrekt ist. Meines Erachtens kann diese Deutung jedoch durchaus angezweifelt werden: Interessanterweise äußerte sich selbst Anthony Herrel, einer der Autoren, mir gegenüber, er denke nicht, dass es sehr schwer sei, eine solche Struktur zu evolvieren. Alles was dafür nötig sei, wären geringfügige Veränderungen bereits bestehender Strukturen.

Bevor die „genetische Basis“ (Herrel et al. 2008, 4794; Johnson 2008)<sup>11</sup> dieser morphologischen Veränderung jedoch nicht bekannt ist, kann keine definitive Aussage über die Komplexität des Entstehungsweges und demzufolge auch nicht über die Zuordnung des postulierten Evolutionsschrittes in den Mikro- bzw. Makroevolutionsbereich gemacht werden. Ich messe dennoch der Veränderung hier als Arbeitshypothese und Diskussionsgrundlage die große Bedeutung zu, wie sie von Myers, Irschick und anderen gesehen wird und gehe davon aus, dass die *Neukonstruktion* der Blinddarmklappen (also ihre *erstmalige* Entstehung) tatsächlich eine makroevolutive Problemstellung ist. Das heißt, wenn die genetische Information für die Blinddarmklappen wirklich *de novo* entstanden wäre, läge ein Fall von Makroevolution vor. Aber eben diese Neuentstehung der zugrundeliegenden Information in besagter Population kann mit guten Gründen bezweifelt werden. Diese Gründe sollen nachfolgend dargestellt werden.

← Inhalt → Literatur

## Alternative Deutung

**Plastizität.** Anstatt sich angesichts des Auftretens einer neuen Struktur bei *P. sicula* über die unglaubliche Leistungsfähigkeit ungerichteter Evolutionsprozesse zu wundern, weil die Eidechsen auf eine Art und Weise evolviert sein sollen, wie es „normalerweise Millionen von Jahren brauchen würde“<sup>12</sup> (Johnson 2008), kann man eine andere Deutungsmöglichkeit der Daten verfolgen: Aufgrund einer weitaus geringeren Erwartung an ateleologische (nicht zielgerichtete; vgl. Fußnote 4) Evolutionsprozesse kann man vermuten, dass die Blinddarmklappen nicht *de novo* durch ungerichtete Prozesse entstanden sind. Eine solche, von *der Empirie ausgehende* Perspektive setzt ein gewisses Potential der Ausgangspopulation voraus. Die genetische Information, welche zur Umstrukturierung des Verdauungstrakts nötig war, wäre demnach nicht erst auf die Wirkungsweise von Mutation und natürlicher Selektion in den letzten Jahrzehnten zurückzuführen, sondern schon in den von Nevo et al. Anfang der 1970er Jahre ausgesetzten Individuen vorhanden gewesen, wenn wohl auch noch nicht phänotypisch ausgeprägt.

Wenn bereits die eher moderaten Änderungen, von denen Vervust et al. (2007) berichten, auf ein *bereits bestehendes* Potential zurückgeführt werden könnten (s. o.), dann bietet sich diese Erklärung für derart dramatische Veränderungen erst recht an.

So schlägt Tyler (2008) vor: „[D]ie nötige genetische Information muss bereits in den Vorfahren vorhanden gewesen sein und man kann annehmen, dass epigenetische Faktoren die maßgeblichen Mechanismen aktiviert haben, um diese Struktur auszubilden.“<sup>13</sup> Auch Herrel et al. (2008, 4794) merken an: „Auch wenn in Jungtieren gefundene Blinddarmklappen und große Schädel auf eine genetische Basis für diese Unterschiede hinweisen, ist weitere Forschung notwendig, welche die potentielle mögliche Rolle der phänotypischen Plastizität und mütterlicher Einflüsse auf die Unterschiede zwischen den Populationen untersucht.“<sup>14</sup> Und Andrew Hendry, ein Biologie-Professor der McGill University in Montreal, ist laut Johnson (2008) der Auffassung, dass die Studie zwar zeige, dass viele Veränderungen – die in diesem Fall nachgewiesenen nennt er „wirklich dramatisch“ – in Insel-Habitaten geschehen könnten. Dennoch bleibe die Frage offen, „wie diese Veränderungen interpretiert werden sollen – ob sie eine genetische Basis hatten oder ob eine ‚plastische Antwort auf die Umwelt‘ zugrundeliegt“. Weiter wird er zitiert, all das könne Evolution sein, aber „[d]er logische, nächste Schritt wäre es, die genetische Basis für die Veränderungen zu bestätigen.“<sup>15</sup>

Dass auch Jungtiere bereits im Besitz der Neuerungen im Verdauungstrakt sind, könnte erklärt werden, wenn die Ausprägung dieser Strukturen keine umweltbedingte Modifikation\* wäre, sondern eine induzierte, vererbare, Ausprägung bereits vorhandenen genetischen Potentials darstellen würde. Ein solcher Interpretationsansatz soll im nächsten Abschnitt diskutiert werden.

**Die genetische Information zur Umstrukturierung des Verdauungstrakts könnte schon in den Anfang der 1970er Jahre ausgesetzten Individuen vorhanden gewesen sein.**

**Grundtyp:** Gruppe von Biospezies, die durch starke interne Kontinuität gekennzeichnet ist, nach außen hin jedoch durch Diskontinuität abgrenzbar ist (z. B. anhand morphologischer Merkmale). Die Kontinuität findet am deutlichsten in gelungenen Kreuzungen zwischen Vertretern verschiedener Arten ihren Ausdruck. Gefordert wird dabei nur, dass die echt befruchtete Eizelle eine Embryonalentwicklung unter *Ausprägung des Erbgutes* beider Eltern beginnt. **Makroevolution:** Entstehung neuartiger Organe, Strukturen, Bauplantypen und qualitativ neuer Gene mit neuartiger Funktion (Neu-Konstruktion, Innovationen). **Mikroevolution:** Evolution innerhalb vorgegebener Organisationsmerkmale; quantitative Veränderung bereits vorhandener Strukturen (Anpassungen, Optimierungen, Spezialisierungen) oder Ausprägung bereits bestehender Anlagen. **Modifikation:** nicht-erbliche, durch Umwelteinflüsse hervorgerufene Veränderung im Phänotyp eines Organismus. **Morphologie:** Lehre von der Gestalt der Organismen. **Phänotyp:** äußere Erscheinungsform eines Organismus. **Plastizität:** Formbarkeit. **Polyvalenz:** Vielseitigkeit des Erbguts einer Population, einer Art oder eines Grundtyps, bedingt durch ein großes Ausmaß an Heterozygotie und/oder programmierter Variabilität.

**Grundtypen und polyvalente Stammformen.** Ein „Grundtyp“ stellt eine Organismengruppe dar, die klar von anderen Gruppen abgrenzbar ist, jedoch eine starke interne Kontinuität auf vielen Ebenen aufweist, die beispielsweise in gelungenen Kreuzungen zum Ausdruck kommt. Im Rahmen des Konzepts „polyvalenter Stammformen“\* (vgl. Scherer 1993a; Junker & Scherer 2006, VII.16.4) wird davon ausgegangen, dass diese Grundtypen auf polyvalente, also vielseitige Vorfahren zurückgehen und nicht etwa – wie meist aus evolutionstheoretischen Gründen angenommen – auf primitive. Diese Ausgangspopulationen haben ein großes genetisches Potential (vgl. Junker & Rammerstorfer 2005) und tragen damit bereits die notwendigen Anlagen (die genetische Information) in sich, die für die Ausprägung von Strukturen nötig ist, welche in bestimmten zukünftigen Situationen und angesichts zukünftiger Umweltbedingungen von Nutzen sind.<sup>4</sup> Diese „Polyvalenz“ der Stammform kann in verschiedener Gestalt auftreten: als Modifikationspotential, das im Laufe der Evolution eingeschränkt wird (vgl. Junker 1993), in Form latenter Gen-Komplexe (Kutzelnigg 2008) oder spezieller genetischer Strukturen, die eine explosionsartige Anpassung erlauben (Wood 2002; 2003). Auch präzise gewählte Anfangsbedingungen in den Bauplänen der Lebewesen, welche bestimmte Entwicklungen im Laufe der Diversifikation von Grundtypen wahrscheinlicher machen, gehören in diesen Bereich. Selbiges gilt für eine bei passenden Umweltbedingungen aktivierte und auch auf die Nachkommen vererbte, genetisch bereits angelegte Ausprägung von Konstruktionen wie die Blinddarmklappen. Das hat dann nichts mit einer lamarckistischen Vererbung erworbener Eigenschaften zu tun, sondern stellt die Vererbung der *Ausprägungsmöglichkeit bereits angelegter* Strukturen dar. Treten innerhalb eines Grundtyps komplexe Merkmale mehrmals voneinander unabhängig auf, so ist es plausibler, diese auf die Existenz einer polyvalenten Stammform zurückzuführen, welche diese Eigenschaften zumindest latent (als Anlage) besaß, anstatt ihre mehrfache (konvergente), durch ungerichtete Evolutionsprozesse verwirklichte Entstehung anzunehmen.

Wenn man die Klappen-Struktur im Rahmen der Grundtypenbiologie und der Polyvalenzhypothese interpretieren möchte, stellt sich daher die Frage, ob die bei *P. sicula* aufgetretene Konstruktion im Verdauungstrakt auch bei anderen Arten desselben Grundtyps in Erscheinung tritt. Dies würde die Interpretation der Blinddarmklappen als Ausprägung eines bis dahin latenten genetischen Potentials noch unterstützen.

**Kreuzungen.** Zwei Arten gehören zum selben Grundtyp, wenn sie „durch zwischenartige Kreuzungen miteinander verbunden sind“ oder „mit der gleichen dritten Art durch Kreuzungen verbunden sind“ (Scherer 1993b, 27). Nach bisherigen Ergebnissen können Tierarten bis etwa zum Niveau der Familie auf diese Weise miteinander verknüpft werden – die Grundtypen(unter)grenze liegt also bei den bisher untersuchten Tieren oft in etwa auf der Ebene der Familie (vgl. Scherer 1993a, 1998).

Leider finden sich über das Vorkommen der Blinddarmklappen in verschiedenen Echsenfamilien bei Herrel et al. (2008, 4793) keine näheren Angaben; sie schreiben nur, „dass 1% aller momentan bekannten Schuppenkriechtiere Blinddarmklappen haben“<sup>\*16</sup>. Diese Angabe gilt nur auf der Ebene der Ordnung (Squamata). Im Rahmen des Grundtypen-Konzepts wäre es wesentlich interessanter, in Erfahrung zu bringen, ob diese Klappen-Strukturen außer bei *P. sicula* auch noch bei anderen Arten der entsprechenden *Familie* – bei den „Echten Echsen“ (Lacertidae) – auftritt. Eine der für die Prozentangabe genannten Quellen von Herrel et al. (2008), die Arbeit von Iverson (1980), bezieht sich lediglich auf die Unterfamilie der Eigentlichen Leguane (Iguaninae), welche zu einer ganz anderen Familie gehört, nämlich der Familie der Leguane (Iguanidae)<sup>5</sup>. Auch andere Angaben in der wissenschaftlichen Literatur beziehen sich meist auf Vertreter anderer Familien. So gibt beispielsweise Herrel (2007, 227) folgende allgemeine Information: „Da Wirbeltiere für die Verdauung der Cellulose in den Zellwänden von Pflanzen sehr stark auf kommensalistische Mikroorganismen angewiesen sind, ist es für jeden Pflanzenfresser zu erwarten, dass er einen langen Verdauungstrakt aufweist, der in Teilen zu einer Gärkammer umgestaltet wurde. Tatsächlich ist in vielen – im strengeren Sinne – pflanzenfressenden Eidechsen ein Teil des Dickdarms zu einem gut entwickelten Blinddarm verändert worden, oft mit Blinddarmklappen, die helfen, den Essenstransport zu verlangsamen [...]“<sup>\*17</sup> Die von ihm angegebenen Quellen verweisen aber wieder nur auf Tiere, die nicht den Lacertidae zuzuordnen sind.

Herrel et al. (2008, 4793) äußern sich jedoch – wenn auch sehr vage – zu der in Frage stehenden Familie der Lacertidae, wenn sie sagen, die Klappen seien „im Bezug auf das grobe Aussehen und die Struktur denen ähnlich, die man in pflanzenfressenden *Lacertiden*, Agamiden und Iguaniden findet“<sup>\*18</sup> (Hervorhebung nicht im Original). Außerdem sei eine solche Klappe „eine bisher für diese Art nicht bekannte Struktur, die auch in ihrer Familie und bei den Scleroglossa [eine Unterordnung der Squamata, Erg.] im Allgemeinen nur selten auftritt“<sup>\*19</sup> (S. 4794).

In einer anderen von Herrel et al. (2008) für die 1%-Aussage angegebenen Quelle (Herrel et al. 2004) wird immerhin mit Bezug auf die Art *Gallotia galloti* von „ausgeprägten Ausstülpungen und Klappen“<sup>\*20</sup> (S. 979) gesprochen (vgl. Abb. 6). Auch Herrel (2007, 228) merkt an: „Alle ‘wahren’ Pflanzenfresser, die in diesem Artikel diskutiert werden, einschließlich der Eidechsenart *Gallotia galloti* aus der Familie der Lacertidae, wiesen gut entwickelte Blinddärme mit Ausstülpungen und Klappen auf, die vermutlich den Weitertransport der Nahrung verlangsamen sollen.“<sup>\*21</sup>

Da wie bereits erwähnt die Grundtypengrenze häufig mit der Familie zusammenfällt, liegt der Verdacht nahe, dass die beiden Lacertidae-Gattungen (die Mauereidechsen [*Podarcis*] und die Kanareneidechsen [*Gallotia*]) demselben Grundtyp zuzurechnen sind und damit auf dieselben polyvalenten Vorfahren zurückgehen. Dadurch könnte das zweimalige Auftreten der Klappen-Struktur gut verstanden werden – besser als im Rahmen einer zweimaligen unabhängigen Entstehung durch ungerichtete Prozesse in derselben Familie.

Nun können Grundtypen jedoch auch mit einzelnen Unterfamilien zusammenfallen (z.B. die Carduelinae [Stieglitzverwandte]; vgl. Fehrer 1993, 198-203). Tatsächlich wird die Gattung *Gallotia* der Unterfamilie Gallotiinae zugerechnet, die Gattung *Podarcis* hingegen der Unterfamilie Lacertinae.<sup>6</sup>

Leider ist es aufgrund bisher fehlender Kreuzungen nicht möglich, anhand des Kreuzungs-Kriteriums eine *Gallotia*-Art und eine *Podarcis*-Art miteinander direkt oder indirekt zu verbinden und somit ihre Zugehörigkeit zum selben Grundtyp nachzuweisen. *Podarcis* ist – allein aufgrund des Kreuzungskriteriums – nicht einmal mit Sicherheit mit anderen Gattungen der eigenen Unterfamilie in einen gemeinsamen Grundtyp einzuordnen, da zwar innerhalb der Lacertinae Kreuzungen über die Gattungsgrenze hinweg bekannt sind (Riesen-Smaragdeidechse [*Lacerta trilineata*] x Perleidechse [*Timon lepidus*]; vgl. Arnold et al. 2007)<sup>7</sup> und bei *Podarcis* auch einige Kreuzungen innerhalb der Gattung (vgl. Capula 1993; 2002), nicht jedoch über *Podarcis* hinaus. Außer der genannten sind keine gattungsübergreifenden Kreuzungen bekannt (pers. Mitteilung von Oscar Arribas).

Während Kreuzungen zwar Kontinuität zwischen zwei Arten belegen, ist das Fehlen solcher Kreuzungsberichte nicht zwangsläufig ein Beleg für Diskontinuität, da eine erfolgreiche Kreuzung zwar Übereinstimmung und Koordination auf vielen verschiedenen organismischen Komplexitäts-Ebenen erfordert, aber bereits äußerst geringe Veränderungen in entscheidenden Parametern (z.B. Brutzeit) eine Kreuzung in der natürlichen Umgebung sehr unwahrscheinlich machen können. Es kann sogar vorkommen, dass durch geringfügige Veränderungen eine Kreuzung auch im Labor komplett unmöglich wird (vgl. Wood & Murray 2003, 101f.; Scherer 1993b, 18; 1998, 198).

Nur aufgrund der Datenbasis über gelungene Kreuzungen in der Familie der Lacertidae kann im Rahmen der Grundtypenbiologie also keine definitive Aussage bezüglich der Frage gemacht werden, ob die Klappen in anderen Arten des Grundtyps von *P. sicula* ebenfalls vorkommen. Daher soll im nächsten Abschnitt der Versuch unternommen werden, anhand morphologischer Daten über die Grundtypzugehörigkeit von *G. galloti* und *P. sicula* eine vorläufige Aussage zu machen.

**Morphologische Kontinuität.** Primäres Kriterium der Grundtypzugehörigkeit ist die direkte oder indirekte Verbindung durch Kreuzungen. Aber auch morphologische Kriterien spielen eine Rolle.<sup>8</sup> Diese sprechen eindeutig für die Einordnung der Gattungen *Podarcis* und *Gallotia* in denselben Grundtyp. So bespricht Böhme (1984, 1986) die zu Beginn dieser Arbeit genannte Ausgliederung von *Podarcis* aus der Gattung *Lacerta* und deren Vorteile und weist darauf hin, dass die Merkmalsausstattung von *Podarcis* in vielerlei Hinsicht der von *Lacerta* – aber auch der von *Gallotia* – sehr ähnlich ist. Auch Arnold (1989, 246) merkt an: „Die Ähnlichkeit zwischen *Podarcis* und *Psammadromus* und *Gallotia* ist relativ stark [...]“<sup>\*22</sup>.

Die von ihm gelisteten abgeleiteten Merkmale, welche *Podarcis* aufweist (S. 246), können alle gut in einem mikroevolutiven Rahmen im Zuge einer Grundtypen-Diversifikation verstanden werden und belegen keine Konstruktions-Barrieren zwischen den beiden Gattungen. Eine genauere Begründung für die Hypothese der morphologischen Kontinuität zwischen *Podarcis* und *Gallotia* und ihrer Einordnung in denselben Grundtyp wird im nachfolgenden Kasten gegeben.

## Ausblick

Welche Inhalte sollte zukünftige Forschungsarbeit aufweisen, die sich mit dem Auftauchen der Blinddarmklappen bei *P. sicula* beschäftigt? Da für das Auftauchen dieser Struktur grob betrachtet drei Ansätze in Frage kommen (Mikroevolution durch Variationsprozesse, makroevolutionäre Neukonstruktion oder mikroevolutionäre Ausprägung bereits bestehenden Potentials) liegt folgendes Vorgehen nahe:

Als erstes sollte eine genaue Analyse der entstandenen Struktur erfolgen und geprüft werden, ob die *de novo* Entstehung der Struktur tatsächlich im makroevolutiven Bereich anzusiedeln ist oder doch durch einfache mikroevolutionäre Variation bestehender Strukturen erreicht werden kann.

Wenn sich herausstellen sollte, dass es sich bei der Entstehung der für die Blinddarmklappen nötigen genetischen Information tatsächlich um eine makroevolutionäre Problemstellung handeln müsste, sollte zweitens weitere Forschungsarbeit betrieben werden, welche den hier diskutierten Erklärungsansatz der polyvalenten Stammformen evaluiert. War das Potential für die Ausbildung der Struktur bereits latent in der Gründerpopulation vorhanden? Genetische Untersuchungen könnten diese Frage wohl am klarsten beantworten.

Nützlich für die Beantwortung dieser Fragen wären aber beispielsweise auch Kreuzungsversuche, welche die Einordnung der Gattungen *Gallotia* und *Podarcis* in denselben Grundtyp bestätigen könnten – bereits eine erfolgreiche Kreuzung zwischen den beiden Unterfamilien (Gallotinae und Lacertinae) würde diese Einschätzung stützen.

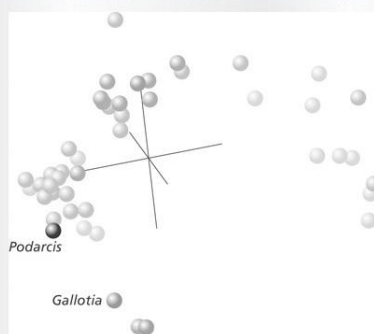
Ein weiterer Forschungsansatz, der die Hypothese der polyvalenten Stammform untermauern würde, wäre, im näheren Umfeld von *Podarcis* – in der eigenen Unterfamilie, in welcher auch klappenübergreifende Kreuzungen leichter zu erreichen sein sollten – nach Ausprägungen der diskutierten Verdauungsstrukturen zu suchen. Anthony Herrel stimmte mir in privater Kommunikation zu, dass die Klappen auch bei anderen, nah verwandten Arten oder auch in anderen Populationen von *P. sicula* existieren könnten. So meint auch er, die Wissenschaftler hätten einfach noch nie danach geschaut; die Ergebnisse zu *P. sicula* könnten solche Nachforschungen jetzt jedoch motivieren.

Eine optimale Folgearbeit wäre selbstverständlich die Wiederholung des Experiments von Nevo und Mitarbeitern: Würden wieder *P. sicula*-Individuen (oder Vertreter nah verwandter Arten) auf einer ähnlich gestalteten Insel (oder in einem speziellen Labor-Aufbau) ausgesetzt und es würde dasselbe Ergebnis erreicht, so wäre dies ein starkes Indiz dafür, dass die Struktur bereits in der Ausgangspopulation latent angelegt war und beispielsweise durch Umwelteinflüsse aktiviert wurde.

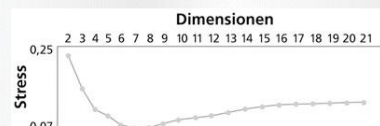
### Darstellung der morphologischen Kontinuität der Lacertidae

Die morphologische Kontinuität innerhalb der Lacertidae kann auch berechnet und grafisch dargestellt werden. Dabei bietet sich eine Technik an, die als „Multidimensionale Skalierung“ (MDS) oder auch „Ähnlichkeitsstrukturanalyse“ bekannt ist. Das auf den Psychologen Torgerson (1958) zurückgehende Verfahren hat zum Ziel, Objekte repräsentierende Punkte im mehrdimensionalen Raum so anzuordnen, dass die Distanzen, die sie zueinander aufweisen, möglichst genau der Verschiedenheit der zugrundeliegenden Objekte entspricht. Beim MDS werden als Grundlage Distanz-Daten für ein gegebenes Set an Punkten in *k*-dimensionale Koordinaten umgewandelt. *k* kann selbst gewählt werden. Für unsere Zwecke ist die Wahl des 3D-Raumes am besten geeignet, da spezielle Computer-Programme (z.B. MAGE) es erlauben, das dreidimensionale Ergebnis zu betrachten. Die Wiedergabe von hochdimensionalen Strukturen im dreidimensionalen Raum kann natürlich nicht ohne Verzerrungen ablaufen. Im Rahmen des MDS werden daher auch Parameter angegeben, welche den Grad an Übereinstimmung zwischen sichtbarem Output und Ergebnis der Berechnung angeben. Als Datenbasis dienen nach Wood (2005a) die sogenannten „baraminic distances“, welche einen Schätzwert der realen „biologischen Distanz“ im morphologischen Raum wiedergeben (vgl. Robinson & Cavanaugh 1998, 1993). Die „baraminic distance“ zwischen zwei Arten stellt den Anteil der Merkmale dar, in denen die beiden Arten sich in Hinsicht auf den Merkmals-Zustand unterscheiden. Werden beispielsweise die Blinddarmklappen als Merkmal herangezogen, können diese entweder ausgeprägt (Zustand 1) oder nicht vorhanden sein (Zustand 2).

Den „baraminic distances“ wiederum liegt ein Datenset über (meist) morphologische Merkmale innerhalb einer Organismengruppe zu Grunde, das auf bestimmte Art und Weise umgeschrieben werden muss und mit der Hilfe des Programms BDISTMDS verwertbare Ergebnisse liefert.<sup>9</sup> Obwohl die Familie der Lacertidae gut untersucht ist, fand sich nur eine wissenschaftliche Arbeit, welche die notwendige Daten-Matrix enthält (Arnold 1989). Für die 46 Taxa lagen 112 morphologische Merkmale (beispielsweise Merkmal 61: „Zunge überwiegend dunkel“) vor, die allesamt für die geplante Untersuchung geeignet waren.<sup>10</sup> Zu Details der Vorgehensweise siehe Robinson & Cavanaugh (1998). Nach klassischer Skalierung auf drei Dimensionen, wie von Wood (2005a) beschrieben, lässt sich nun etwas zur Kontinuität innerhalb der Lacertidae sagen. Den geringsten „Stress“ weisen die Ergebnisse bei *k*=7 auf (0,07144457; vgl. Abb. 7), was bedeutet, dass im 7D-Raum die beste Übereinstimmung zwischen „baraminic distances“ und MDS-Resultat vorliegt. Das liegt noch recht nahe am 3D-Raum, sodass davon auszugehen ist, dass auch in diesem noch sinnvolle Ergebnisse zu erkennen sind. Auch ein weiteres Qualitätsmerkmal – der R<sup>2</sup>-Wert – ist erfüllt, da er mit 0,9153928 über der Grenze von 0,9 liegt, ab welcher Ergebnisse als akzeptabel gelten. Ein Blick auf das dreidimensionale Ergebnis (Abb. 8) zeigt, dass in der Familie der Lacertidae keine signifikante Diskontinuität auftritt, diese also wohl die Untergrenze eines Grundtyps bilden (also alle zum selben Grundtyp gehören). Ob die Familienebene auch mit der Obergrenze des Grundtyps zusammenfällt (also der Grundtyp insgesamt der Familie entspricht) kann aufgrund dieser Analyse nicht gesagt werden, da keine Außengruppen berücksichtigt wurden und somit nicht bestimmt werden kann, ob die Lacertidae im morphologischen Raum beispielsweise kontinuierlich in die Schliemenechsen (Teiidae) übergehen, oder hier eine klare Diskontinuität auftritt und damit eine Obergrenze des Grundtyps vorliegt. Es gibt jedoch andere Hinweise, die darauf hindeuten, dass die Grundtypen der Ordnung der Schuppenkriechtiere (Squamata) in etwa ihren Familien entsprechen dürften (Fußnote 5).



**Abb. 8:** Blick auf die 3D-Darstellung nach MDS auf der Grundlage eines morphologischen Datensets von Arnold (1989) zur Familie der Lacertidae. Diese bilden ein kontinuierliches Muster im Raum, ohne auffällige Diskontinuitäten aufzuweisen. Die Lacertidae bilden demnach vermutlich die Untergrenze eines Grundtyps. *Podarcis* und *Gallotia* (in der Darstellung hervorgehoben) gingen demnach auf dieselbe polyvalente Stammform zurück, was das Vorkommen von Blinddarmklappen in beiden Gattungen erklären könnte.



**Abb. 7:** Stress-Werte für die *k*-dimensionale Skalierung der „baraminic distance“-Matrix. Der minimale Stress liegt bei *k*=7 vor.

Die Wiederholung des Experiments sollte möglichst unter kontrollierten Bedingungen stattfinden. So könnten nach jeder Generation einige Tiere untersucht werden. Dabei würde sich zeigen, ob sich die Klappen graduell herausbilden oder ob sich möglicherweise ein schlagartiger Umschwung von einer Generation zur anderen einstellt. Auch könnten dann genauere Angaben darüber gemacht werden, wie viel Zeit nötig ist, die besagten Strukturen hervorzubringen – schließlich sind die 36 Jahre eine sehr unrealistische Obergrenze: Denn laut unveröffentlichten Daten von Vervust (persönliche Mitteilung) leben derzeit etwa 5700 Individuen von *P. sicula* auf Pod Mrcaru. Herrel et al. (2008) untersuchten 6 tote Individuen dieser Population und konnten bei allen die Klappen feststellen. Selbst unter der Annahme, dass nur 50% der Population das neue Merkmal aufweisen, ist die Wahrscheinlichkeit für die „6 Richtigen“ von Herrel et al. noch sehr gering (ca. 1,6%). Es kann also aus guten Gründen davon ausgegangen werden, dass ein großer Teil der Population Blinddarmklappen aufweist, da ansonsten nicht damit zu rechnen gewesen wäre, dass Herrel et al. bei allen 6 untersuchten Individuen solche mit dieser Konstruktion erwisch hätten.<sup>11</sup>

Selbst unter absolut unrealistischen Annahmen bezüglich des Fitnessvorteils durch diese Struktur ist es sehr unwahrscheinlich, dass sich diese Eigenschaft innerhalb einer Generation in der ganzen Population hätte ausbreiten können.<sup>12</sup> Es hat sicher einige Zeit gebraucht, das neue Merkmal in der Population zu etablieren. Diese Zeit fehlt jedoch für die Entstehung der Struktur. Sollte es also möglich sein, zu zeigen, dass es beispielsweise *mindestens* 20 Jahre gebraucht haben muss, um die aufgetauchte Eigenschaft zum gegenwärtigen Ausmaß zu verbreiten, hieße dies, dass die Struktur in *höchstens* 10 Jahren entstanden sein müsste. Vorausgesetzt die zitierten Evolutionsbiologen liegen mit ihrer Einschätzung richtig, dass hier wirklich eine Struktur vorliegt, die durch bloße Variation bereits bestehender Strukturen nicht erklärt werden kann, wäre eine so kurze Zeitdauer für das Auftauchen der neuen Struktur der Blinddarmklappen ein weiteres Indiz dafür, dass sie nicht „*de novo*“ entstand, sondern bereits in der Ausgangspopulation angelegt war.

[↪ Inhalt](#) [↵ Literatur](#)

## Schlussfolgerungen

Die Arbeit von Herrel et al. (2008) liefert einen eindrucksvollen Beleg dafür, dass mikroevolutionäre Veränderungen, die auf morphologischer Ebene durchaus ein großes Ausmaß erreichen, in nur wenigen Generationen auftreten können, wenn die Gründerpopulation mit einer neuen Umwelt konfrontiert wird. Ob diese Veränderungen z.B. in der Schädelmorphologie (inkl. der zugrundeliegenden Bildungsmechanismen) jedoch auf eine veränderte genetische Basis (Mikroevolution durch Mutation) zurückzuführen sind, oder ob eine Form von Plastizität den besseren Ansatz bietet, muss weitere Forschung zeigen. Dabei könnte die Aufzucht von *P. sicula*-Individuen unter verschiedenen Bedingungen zeigen, ob auf diese Weise Modifikationen ausgelöst werden könnten.

Von diesen Anpassungen abgesehen stellen die Ergebnisse von Herrel et al. (2008) jedoch auch die Frage nach Makroevolution. Da über die genetische und epigenetische Grundlage der neu entdeckten Klappen-Struktur in der Population von *P. sicula* auf Pod Mrcaru noch zu wenig bekannt ist, kann nicht mit Sicherheit bestimmt werden, ob für die *de-novo*-Entstehung der Struktur rein quantitative Anpassungen im mikroevolutiven Bereich durch Mutation und Selektion genügen würden oder ob dafür eine makroevolutionäre Neuerung nötig wäre, wie etwa Herrel et al. (2008) und andere behaupten.

Unabhängig davon, ob die Einschätzung dieser Autoren korrekt ist oder nicht, zeigt die vorliegende Arbeit, wie man im Rahmen des Grundtypen-Konzepts Merkmale, die allem Anschein nach in kurzer Zeit in einer beobachteten Population auftreten, mit Rückgriff auf polyvalente Stammformen interpretieren kann, indem nach Hinweisen dafür gesucht wird, dass die nötige genetische Information eben nicht neu entstand, sondern bereits zuvor vorhanden war und nur noch

aktiviert zu werden brauchte. Falls die Entstehung der Blinddarmklappen also tatsächlich eine Problemstellung darstellt, welche über den Bereich der Mikroevolution hinausgeht, liefert die Hypothese einer polyvalenten Stammform des Grundtyps Lacertidae einen besseren Erklärungsansatz als der ungerichteter Makroevolutionsprozesse. Die Herkunft dieser genetischen Ausstattung einer polyvalenten Stammform ist eine völlig andere Fragestellung (vgl. Fußnote 5).

Die Grundtypenbiologie liefert im Hinblick auf das hier diskutierte Auftauchen der Blinddarmklappen bei *P. sicula* eine Vielzahl an Anregungen für weitere wissenschaftliche Betätigung – auch in Richtungen, die im Rahmen konventioneller Erklärungsmodelle durch paradigmengedrungene Einschränkungen von vornherein verbaut sind.

Sollte sich herausstellen, dass die Klappenfunktion bereits durch mikroevolutionäre Variation (also durch Mutation und Selektion) bestehender Strukturen erreicht werden kann und ihre Entstehung in einer Population der vorliegenden Größe in der gegebenen Zeit keine Schwierigkeit darstellt, so würde dies hingegen belegen, dass eigentlich spekulative Thesen zur Evolutionstheorie oft als spektakuläre und sensationelle Befunde präsentiert werden und in den populärwissenschaftlichen Medien eine unkritische Wiedergabe finden, die dem sachlichen Diskurs nicht dienlich ist.

**Dank.** Ich danke Reinhard Junker, Niko Winkler, Herfried Kutzelnigg und Theresa Haller für viele wichtige Anmerkungen und Oscar Arribas, Anthony Herrel und Bart Vervust für ergänzende Informationen. Auch Todd Wood möchte ich für seine Hilfe mit der MDS-Darstellung danken, ebenso wie zahlreichen anderen, die durch ihre Unterstützung diesen Artikel ermöglicht haben.

[↪ Inhalt](#) [↵ Literatur](#)

## Anmerkungen

<sup>[1]</sup> Damals waren die Arten noch als *Lacerta sicula* und *L. melisellensis* bezeichnet worden, da man zu dieser Zeit die *Podarcis*-Gruppe als UnterGattung von Lacerta betrachtete (vgl. beispielsweise Boulenger 1916). Diese Einordnung war bis Mitte der 1970er Jahre geläufig, bis *Podarcis* in den Rang einer Gattung gehoben wurde (vgl. Arnold 1973). Vertreter der Gattung *Podarcis* unterscheiden sich von den Lacerta-Arten im Bau des Schädels, der Schwanzwirbelfortsätze und des Hemipenis (vgl. Weickmann 2005). Die nach morphologischen Kriterien bestehende Beziehung zwischen *Podarcis* und anderen Lacertidae-Gattungen wird später noch von Bedeutung sein.

<sup>[2]</sup> Dabei referieren Nevo et al. (1972, 184) die Hypothese von Radovanovic (1956; 1959), wonach die robustere Art *P. sicula* die bereits ansässige Art *P. melisellensis* verdrängen würde. Herrel et al. (2008, 4792) berichten in der Tat, *P. melisellensis* sei auf Pod Mrcaru ausgestorben. Analysen mitochondrialer DNA der vorgefundenen Eidechsen würden des Weiteren nahelegen, dass es sich bei den vom Forscherteam angetroffenen Echsen auch tatsächlich um Vertreter von *P. sicula* handelt und diese „genetisch nicht von den Eidechsen der Ausgangspopulation zu unterscheiden“ sind (Herrel et al. 2008, 4292).

<sup>[3]</sup> Diese Möglichkeit für das Auftreten von Variation innerhalb von Populationen wird nach Ansicht der Autoren größtenteils ignoriert, obwohl aktuelle Studien diese Vernachlässigung als unberechtigt ausweisen. Sie verweisen dabei auf die Arbeiten von Losos et al. (2000; 2001), Aubret et al. (2004) und Kolbe & Losos (2005). Für die hier zitierten Arbeiten zur Echsen-Gattung Anolis siehe auch den Kommentar von Neuhaus (1997). Junker (1993, 42) diskutiert unter Bezugnahme auf ein von Lönnig (1988) vorgestelltes Konzept die Einschränkung eines solchen Modifikations-Potentials als einen möglichen Artbildungsprozess, ausgehend von einer polyvalenten Stammform mit einem breiten Spektrum an plastischen Antworten auf Umweltveränderungen.

<sup>[4]</sup> Es gibt noch viele andere Modelle, in denen der Begriff des Potentials eine große Rolle spielt. Im Rahmen des sogenannten „Frontloadings“ (vgl. Gene 2007) legen präzis gewählte Anfangsbedingungen des Lebens eine Ausprägung bestimmter Strukturen zumindest nahe und begünstigen sie, auch wenn sie diese nicht deterministisch programmieren. Vorstellungen eines solchen Potentials gehen natürlich Hand in Hand mit der Überzeugung eines intelligenten Urhebers dieses Potentials: Dass für die Zukunft blinde Prozesse, wie es ateleologische Evolutionsmechanismen per Definition immer sein müssen, eine solche – erst später, in der richtigen Situation – nützliche Information generieren, ist unplausibel. Daher sind Evolutionsprozesse der oben genannten Art immer eng mit dem Begriff der „Teleologie“ verbunden und werden der eigentlichen Wortbedeutung von „Evolution“ (lat.: *evolvere* = herauswälzen, ausrollen von bereits Vorhandenem) eher gerecht als ateleologische Evolutionsprozesse, die ansonsten meist damit gemeint sind.

<sup>[5]</sup> In dieser Familie finden sich Blinddarmklappen relativ häufig. Für einen Überblick über solche Anpassungen, der über die Lacertidae hinausgeht, siehe Cooper & Vitt (2002) und dort zitierte Literatur (beispielsweise Iverson 1982; McBee & McBee 1982). Aufgrund fehlender Datenbasis soll diese Arbeit jedoch nicht der Frage nachgehen, ob die Iguanidae und Lacertidae demselben Grundtyp zuzurechnen sind und wie etwa die Blinddarmklappen in den Leguanen oder der Ursprung der polyvalenten Stammform der Lacertidae zu erklären sind. Wood (2005b, 83-92) kommt jedoch zu dem Schluss, dass die Iguanidae durch Diskontinuität von anderen Familien ihrer Unterordnung der Leguanartigen abgrenzbar sind und damit die Obergrenze eines Grundtyps bilden. Gleichzeitig weist die Familie intern große Kontinuität auf, sodass hier Ober- und Untergrenze des Grundtyps zusammenfallen und es angemessen scheint, vom btIguanidae zu sprechen, die Familie also ein Grundtyp darstellt (bt = basic type = Grundtyp). Woods Ergebnisse legen nahe, dass die Lacertidae (ebenfalls eine Familie) auch einen separaten Grundtyp darstellen könnten. Um diese Vermutung zu prüfen, müssten die Lacertidae mit anderen Familien ihrer Unterordnung der Scincomorpha verglichen werden. Beispielsweise mit den Schienenechsen (Teiidae). Sollte sich herausstellen, dass eine Einteilung in btIguanidae und btLacertidae gerechtfertigt ist, würde das natürlich die Frage nach dem Grund für die Merkmalsverteilung oberhalb der Grundtypenebene stellen. Diese könnte im Rahmen der Schöpfungsperspektive mit dem Rückgriff auf das Baukasten-Prinzip (vgl. Junker 2002) oder im Rahmen der Abstammungslehre mit Verweis auf evolutionäre Entwicklungswege beantwortet werden. Die systematische Einteilung der Lebewesen in Grundtypen ist prinzipiell mit beiden Ursprungsvorstellungen verträglich. Die Frage nach dem evolutionen Ursprung der polyvalenten Stammform der Lacertidae und damit die Frage, ob die Blinddarmklappen von *P. sicula* letztendlich nicht doch durch ungerichtete Makroevolutionsmechanismen entstanden, soll hier nicht diskutiert werden. Vorliegende Arbeit beschränkt sich auf die Beurteilung der angeblichen Makroevolution im ganz speziellen Fall der Population auf Pod Koplj`te im Zeitraum der letzten 36 Jahre.

<sup>[6]</sup> Eine dritte Unterfamilie ist die der Eremiadiinae. Bei manchen Autoren bilden die Lacertini jedoch auch mit den Eremiadini zwei Triben innerhalb der Unterfamilie der Lacertinae. Die andere Unterfamilie der Lacertidae ist dann auch hier die der Gallotinae (vgl. Arnold et al. 2007).

<sup>[7]</sup> Dass dabei lediglich „ein oberflächlich betrachtet normaler Nachkomme entstand, der bis zur Geschlechtsreife heranwuchs“, während „andere Embryonen sehr deformiert waren“ (Arnold et al. 2007, 11), stört im Rahmen der Grundtypenbiologie nicht, in der die gemeinsame Grundtypenzugehörigkeit feststeht, wenn „eine Zygote aus Keimzellen zweier Arten nach der maternalen Phase der Entwicklung die Embryogenese unter koordinierter Ausprägung des paternalen und maternalen Erbguts“ fortsetzt Scherer (1993b, 27); eine weitere störungsfreie Embryonalentwicklung wird nicht gefordert.“<sup>[23]</sup>

<sup>[8]</sup> Morphologische Kriterien spielten auch bisher schon – wenn auch mehr „inoffiziell“ – eine Rolle bei der Grundtypbestimmung. Arten derselben Gattung wurden schon in früheren Arbeiten auch ohne berichtete Kreuzungen zu einem Grundtyp gerechnet, da Gattungen aufgrund großer morphologischer Übereinstimmung gruppierte Art-Verbände darstellen. In diesem Kontext ist interessant, was Herrel (2007, 228) über eine andere *Podarcis*-Art zu sagen hat: „Der Allesfresser *Podarcis lilfordi* aus der Familie der Lacertidae […] weist deutliche Abänderungen des Dickdarms, einschließlich Falten im Blinddarm auf, die vermutlich den Weitertransport der Nahrung verlangsamen sollen.“<sup>[24]</sup> Der spezifischen Konstruktion einer Klappe ist das noch nicht gleich, dennoch kann diese Beobachtung zumindest als Indiz für eine polyvalente Ausstattung des Verdauungstrakts der Vorfahren von *Podarcis* gewertet werden, welche Vor-Anpassungen verschiedenen Grades für die Verdauung von Pflanzenmaterial bereitstellte.

<sup>[9]</sup> Siehe dazu Wood (2008). Eine frühere Version des Programms – BDIST (Wood 2001) – ist im Internet mit Anleitung frei verfügbar.

<sup>[10]</sup> Die kalkulierten Datensets stehen hier zur Verfügung. Um eine 3D-Ansicht dieser Koordinaten im Raum zu bekommen, muss das Programm Mage herunter geladen werden. Damit kann das Kinemage geöffnet werden.

<sup>[11]</sup> Es kann hier eingewendet werden, dass meine Einschätzung bezüglich des Anteils an der Population zu optimistisch sein könnte, falls die Auswahl von Herrel et al. nicht zufällig erfolgte. Die Wissenschaftler untersuchten schließlich nur bereits tote Individuen. Es wäre möglich, dass Individuen mit Blinddarmklappen eine höhere Sterblichkeit aufweisen, weil ihnen die Struktur in irgendeiner Weise schadet. Damit würde der Anteil von Blinddarmklappen-Trägern an toten *P. sicula*-Vertretern nicht dem Anteil an der lebenden und sich fortpflanzenden Population entsprechen. Für eine solche Annahme besteht jedoch keine empirische Basis.

<sup>[12]</sup> Theoretisch möglich ist es jedoch schon: Wenn von der Gründerpopulation bereits ein Pärchen die Struktur aufgewiesen hätte und alle anderen – ohne Nachkommen zu hinterlassen – sofort gestorben wären, so hätte die gesamte Population von Anfang an die Blinddarmklappen gehabt. In diesem rein spekulativen Fall könnte jedoch auch nicht mehr von einer Entstehung der Struktur auf Pod Mrcaru gesprochen werden, da sie ja bereits in der Ausgangspopulation vorhanden gewesen wäre.

↪ Inhalt ↪ Literatur

## Quellenzitate

<sup>[1]</sup> „We felt that this was an ideal pair of islands for experimental introduction to study inter-specific competition.“

<sup>[2]</sup> „It is our hope that we or other biologists can follow the dynamics of these introductions over a period of years to gain further insight into the competitive dynamics between *L. melisellensis* and *L. sicula*.“

<sup>[3]</sup> „Pod Mr`aru and Pod Koplj`te are similar in size, habitats, and population densities (extremely high) of their native Lacerta.“

<sup>[4]</sup> „Our findings present a new example of how changes in predation pressure may cause extremely rapid changes in phenotypic traits [...]. Surprisingly however, in this study system, the changes seem a consequence of predation relaxation, rather than intensification. This would suggest that maintaining a behavioural and morphological phenotype adept to escape predatory attacks is costly, and therefore strongly selected against in relaxed environments.“

<sup>[5]</sup> „Although rapid adaptive changes in morphology on ecological time scales are now well documented in natural populations, the effects of such changes on whole-organism performance capacity and the consequences on ecological dynamics at the population level are often unclear. […] Recent reviews have illustrated how rapid adaptive evolution is common and may be considered the rule rather than the exception in some cases [...]. Experimental introductions of populations in novel environments have provided some of the strongest evidence for natural selection and adaptive divergence on ecological time scales [...]“.

<sup>[6]</sup> „[D]espite the fact that microevolutionary responses to environmental changes have been well documented, the unpredictability and reversibility of changes of morphological traits in fluctuating environments [...] have raised questions regarding how these microscale changes can lead to the emergence of novel structures as seen on macroevolutionary scales [...]“.

<sup>[7]</sup> „[O]ur data show not only rapid, directional changes in quantitative phenotypic traits related to the inclusion of plant matter into the diet, but also the evolution of novel morphological structures on extremely short time scales.“

<sup>[8]</sup> „The title [ des Blog-Beitrags: ‘Still just a lizard’, Anm. C.H.] gets the principal objection of any creationist out of the way: yes, this population of *Podarcis sicula* is still made up of lizards, but they’re a different kind of lizard now. Evolution works. […] The cecal valves are an evolutionary novelty, a brand new feature not present in the ancestral population and newly evolved in these lizards. That’s important. This is more than a simple quantitative change, but is actually an observed qualitative change in a population, the appearance of a new morphological structure. Evolution created something new, and it did it quickly (about 30 generations), and the appearance was documented. It’s still just a lizard, but we expected nothing else — and it’s now a lizard with novel adaptations for herbivory.“

<sup>[9]</sup> Ebd.

<sup>[10]</sup> “They evolved an expanded gut to allow them to process these leaves,” Irshchick said, adding it was something that had not been documented before. „This was a brand-new structure.“ [...] Such physical transformation in just 30 lizard generations takes evolution to a whole new level, Irshchick said. It would be akin to humans evolving and growing a new appendix in several hundred years, he said. „That’s unparalleled. What’s most important is how fast this is,“ he said.“

<sup>[11]</sup> Bei Johnson: „The study demonstrates that a lot of change happens in island environments, said Andrew Hendry, a biology professor at Montreal’s McGill University. What could be debated, however, is how those changes are interpreted—whether or not they had a genetic basis and not a ‚plastic response to the environment,‘ said Hendry, who was not associated with the study. There’s no dispute that major changes to the lizards’ digestive tract occurred. ‚That kind of change is really dramatic,‘ he added. ‚All of this might be evolution,‘ Hendry said. ‚The logical next step would be to confirm the genetic basis for these changes.“<sup>[11]</sup> Bei Herrel: „Although the presence of cecal valves and large heads in hatchlings and juveniles suggests a genetic basis for these differences, further studies investigating the potential role of phenotypic plasticity and/or maternal effects in the divergence between populations are needed.“

<sup>[12]</sup> „Italian wall lizards introduced to a tiny island off the coast of Croatia are evolving in ways that would normally take millions of years to play out, new research shows.“

<sup>[13]</sup> „There can be no rationale for a Darwinian mechanism here - involving incremental assembly of the cecal valve. There is no time for this, even if a gradualist route could be found. No, the relevant genetic information must be present in the ancestors and epigenetic factors can be inferred to have activated the relevant mechanisms to make the structure. This research is revealing that organisms have a capacity for variability that goes significantly beyond their current phenotype.“

<sup>[14]</sup> S.o. Nachmals zitiert: „Although the presence of cecal valves and large heads in hatchlings and juveniles suggests a genetic basis for these differences, further studies investigating the potential role of phenotypic plasticity and/or maternal effects in the divergence between populations are needed.“

<sup>[15]</sup> Siehe Fußnote #11.

<sup>[16]</sup> „The fact that <1% of all currently known species of squamates have cecal valves (13, 14) illustrates the unusual nature of these structures in this population.“

<sup>[17]</sup> „As vertebrates rely heavily on commensal microorganisms to digest the cellulose in the cell walls of plants, having a large digestive tract that can be partly modified as a fermenting chamber is expected for any herbivore. Indeed in many herbivorous s.s. lizards part of the colon has been modified into a well developed cecum, often with cecal valves that help slow down the passage of food [...]“.

<sup>[18]</sup> „These valves are similar in overall appearance and structure to those found in herbivorous lacertid, agamid, and iguanid lizards [...]and are not found in other populations of *P. sicula* [...] or in *P. melisellensis*.“

<sup>[19]</sup> „The relatively large fraction of leaves included into the diet of lizards in the introduced population of Pod Mr`aru has apparently also resulted in the evolution of cecal valves, a structure previously unreported for this species and rare in this family and scleroglossan lizards in general[...].“

#20 „Distinct ridges and valves as well as large numbers of nematodes were observed inside this caecum-like compartment.“

#21 „All ‚true‘ herbivores examined in the present paper, including the lacertid lizard *Gallotia galloti*, showed well-developed ceca with ridges or valves that probably function to slow down the passage of food.“

#22 „Resemblance between *Podarcis* and *Psammodromus* and *Gallotia* is relatively strong [...]“.

#23 „Many hybridizations have been reported between species of *Podarcis*, but not between these and members of other genera, and the same is true of species of *Darevskia*. *Lacerta* s. str. is also similar except that one case of hybridization is known between captive *Lacerta trilineata* and *Timon lepidus* (R. Piley, personal communication). However, although the parent animals produced one superficially normal offspring that grew to maturity, other embryos were very deformed (photographs deposited in the Lower Vertebrates library of the Natural History Museum, London). As noted, there is morphological and mtDNA evidence that *Lacerta* and *Timon* are closely related. Apart from this particular case, there are no other reliable reports of hybridization between the 19 units of *Lacertini* recognised here.“

#24 „[T]he omnivorous lacertid lizard *Podarcis lilfordi* [...] showed distinct modifications of the colon, including cecal ridges that presumably also function to slow down the passage of food.“

← Inhalt ▼ Literatur

## Literatur

- Arnold EN (1973)  
Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 25, 289-366.
- Arnold EN (1989)  
Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 55, 209-257.
- Arnold EN, Arribas O & Carranza S (2007)  
Systematics of the Palearctic and Oriental lizard tribe Lacertini, with description of eight new genera. Zootaxa No. 1430, 1-86.
- Aubret F, Shine R & Bonnet X (2004)  
Adaptive developmental plasticity in snakes. Nature 431, 261-262.
- Behe MJ (2007)  
The Edge of Evolution: The Search for the Limits of Darwinism. New York.
- Böhme W (1984)  
Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Band 2/I. Echsen (Sauria) II. Wiesbaden.
- Böhme W (1986)  
Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Band 2/II. Echsen (Sauria) III. Wiesbaden.
- Boulenger GA (1916)  
On the lizards allied to *Lacerta agilis* and *Lacerta parva*. Trans. Zool. Soc. Lond. 21, 1-90.
- Capula M (1993)  
Natural hybridization in *Podarcis sicula* and *P. wagleriana* (Reptilia: Lacertidae). Biochem. Syst. Ecol. 21, 373-380.
- Capula M (2002)  
Genetic evidence of natural hybridization between *Podarcis sicula* and *Podarcis tiliguerta* (Reptilia: Lacertidae). Amphibia-Reptilia 23, 313-321.
- Cooper WE & Vitt LJ (2002)  
Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. J. Zool. 257, 487-517.
- Fehrer J (1993)  
Interspecies-Kreuzungen bei cardueliden Finken und Prachtfinken. In: Scherer S (Hg) **Typen des Lebens**. Berlin, 197-216.
- Gene M (2007)  
The Design Matrix. A Consilience of Clues. Arbor Vitae Press.
- Herrel A (2007)  
Herbivory and foraging mode in lizards. In: Reilly SM, McBrayer LD & Miles DB (ed) Lizard Ecology: The evolutionary consequences of foraging mode. Cambridge, 209-236.
- Herrel A, Vanhooydonck B & Van Damme R (2004)  
Omnivory in lacertid lizards: Adaptive evolution or constraint? J. Evol. Biol. 17, 974-984.
- Herrel A, Huyghe K, Vanhooydonck B, Backeljau T, Breugelmanns K, Grbac I, Van Damme R & Irschick DJ (2008)  
Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105, 4792-4795.
- Iverson JB (1980)  
Colic modifications in iguanine lizards. Journal of Morphology 163, 79–93.
- Iverson JB (1982)  
Adaptations to herbivory in iguanine lizards. In: Burghardt GM & Rand AS (Hg.) Iguanas of the world: their behaviour, ecology, and conservation. Park Ridge, 60-76.
- Johnson K (2008)  
Lizards Rapidly Evolve After Introduction to Island. National Geographic News.
- Junker R (1993)  
Prozesse der Artbildung. In: Scherer S (Hg) **Typen des Lebens**. Berlin, 31-45.
- Junker R (2002)  
Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. Design-Fehler oder Design-Signale? Holzgerlingen.
- Junker R (2005)  
**Wissenschaft im Rahmen des Schöpfungsparadigmas**.
- Junker R (2006)  
Zur Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution. Stud. Int. J. 13, 59-67.
- Junker R & Rammerstorfer M (2005)  
Potentielle Komplexität als ID-Forschungsprogramm Ursprünge der Variabilität. <http://rammerstorfer.ra.ohost.de/POC netV.pdf>
- Junker R & Scherer S (2006)  
Evolution – ein kritisches Lehrbuch. Gießen, 6. Auflage.
- Kolbe JJ & Losos JB (2005)  
Hind-limb length plasticity in *Anolis carolinensis*. J. Herpetol. 39, 674-678.
- Kutzelnigg H (2008)  
Zur Evolution der C<sub>4</sub>-Pflanzen. Ist C<sub>4</sub>-Photosynthese 45-mal unabhängig voneinander entstanden? Stud. Int. J. 15, 3-17.
- Lönnig WE (1988)  
Artbegriff, Evolution und Schöpfung. Köln.
- Losos JB, Creer DA, Glossip D, Goellner R, Hampton A, Roberts G, Haskell N, Taylor P & Etlting J (2000)  
Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. Evolution 54, 301-305.
- Losos JB, Schoener TW, Warheit KI & Creer D (2001)  
Experimental studies of adaptive differentiation in Bahamian *Anolis* lizards. Genetica 112, 399-415.
- McBee RH & McBee VH (1982)  
The hindgut fermentation in the green iguana, *Iguana iguana*. In: Burghardt GM & Rand AS (Hg.) Iguanas of the world: their behaviour, ecology, and conservation. Park Ridge, 77-83.
- Myers PZ (2008)  
Still just a lizard.
- Neuhaus K (1997)  
Schnelle Anpassung von Leguanen (*Anolis*) an neue Lebensräume. Stud. Int. J. 4, 80-82.
- Nevo E, Gorman G, Soulé, Yang SY, Clover R & Jovanovi V (1972)  
Competitive exclusion between insular *Lacerta* species (Sauria, Lacertidae). Oecologia 10, 183-190.
- Radovanovic M (1956)  
Rassenbildung bei den Eidechsen auf Adriatischen Inseln. Denkschrift Österreich. Akad. Wiss. Math.-Nat. Klasse 110, 1-82.
- Radovanovic M (1959)  
Zum Problem der Speziation bei Inseleidechsen. Zool. Jb. Syst. Geogr. Biol. Tiere 86, 395-436. Jena.
- Robinson DA & Cavanaugh DP (1998)  
A quantitative approach to baraminology with examples from the primates. Crea. Res. Soc. Quart. 34, 196-208.
- Scherer S (Hg, 1993a)  
**Typen des Lebens**. Berlin.
- Scherer S (1993b)  
Basic types of life. In: Scherer S (Hg) **Typen des Lebens**. Berlin, 11-30.
- Scherer S (1998)  
Basic Types of Life. Evidence for Design from Taxonomy? In: Dembski WA (ed) Mere Creation. Science, Faith & Intelligent Design. Downers Grove.
- Science Daily (2008)  
Lizards Undergo Rapid Evolution After Introduction To A New Home.
- Togerson WS (1958)  
Theory & Methods of Scaling. New York.
- Tyler D (2008)  
Field evidence for rapid morphological change in lizards.
- Vervust B, Grbac I & Van Damme R (2007)  
Differences in morphology, performance and behaviour between recently diverged populations of *Podarcis sicula* mirror differences in predation pressure. Oikos 116, 1343-1352.
- Weickmann D (2005)  
*Podarcis*. <http://www.podarcis.info/>
- Wood TC (2001)  
BDISTMDS software, v. 1.0. Center for Origins Research, Bryan College.
- Wood TC (2002)  
The AGE-ing Process: Rapid Post-Flood Intra-baraminic Diversification Caused by Altruistic Genetic Elements (AGEs). Origins 54, 5-34.
- Wood TC (2003)  
Perspectives on AGEing, a young-earth creation diversification model. In: Ivey RL (Hg.) Proc. Fifth Int. Conf. Creat. Pittsburgh, 479-489.
- Wood TC (2005a)  
Visualizing baraminic distances using classical multidimensional scaling. Origins (GRI) 57, 9-29.
- Wood TC (2005b)  
A Creationist Review and Preliminary Analysis of the History, Geology, Climate, and Biology of the Galápagos Islands. Eugene.
- Wood TC (2008)  
BDISTMDS software, v. 2.0. Center for Origins Research, Bryan College.
- Wood TC & Murray MJ (2003)  
Understanding the Pattern of Life: Origins and Organization of the Species. Nashville.

## Abbildungen

Nachfolgende Abbildungen sind online nicht verfügbar:

### Abbildung 2

Pflanzenbedeckung auf Pod Kopiste (Bild hier nicht dargestellt) und Pod Mrcaru im Sommer. Erstere besteht überwiegend aus Hundszahngras (*Cynodon dactylon*) und Mauer-Gänsefuß (*Chenopodium murale*), letztere setzt sich größtenteils aus Baum-Malven (*Lavatera arborea*) und Portulak (*Portulaca oleracea*) zusammen. Auf Pod Mrcaru finden die Eidechsen mehr Schutz vor jagenden Vögeln. (*Podarcis sicula*)

### Abbildung 5

Die Fotografien zeigen die Blinddarmklappen in einem männlichen (A), einem weiblichen (B) und einem noch sehr jungen Tier (C) der *P. sicula*-Population auf Pod Mrcaru. Auffällig sind die dicke Blinddarmwand und die deutlich ausgeprägten Ausstülpungen. Der Pfeil in C weist auf die Blinddarmklappe des Jungtieres aus einer Außenansicht hin. (Aus Herrel et al. 2008, die Bilder sind hier zu finden <http://www.pnas.org/content/105/12/4792.full>)

### Abbildung 6

Links: Vergrößerungsaufnahme des eröffneten Blinddarmschnittes, der Pfeil markiert die Blinddarm-Klappe; rechts: Vergrößerungsaufnahme des geöffneten Blinddarmschnittes eines anderen Individuums, welche die Blinddarmklappe (Pfeil) und einzelne von dieser zu unterscheidende Ausstülpungen (kleine Pfeile) zeigt. A = anterior (nach vorne), P = posterior (nach hinten) (Aus Herrel et al. 2004)