Essen wie in der Steinzeit – Darwin als ultimativer Ernährungsratgeber?

Teil 1: Vom Paleokonzept zum Anpassungsparadigma

Alexander Ströhle* und Andreas Hahn*

Alexander Ströhle

Andreas Hahn

Wer sich mit ernährungswissenschaftlichen Themen befasst, der stösst unweigerlich auf die Grundfrage schlechthin: Wie soll sie beschaffen sein, die optimale Ernährung des Menschen? Nicht nur bei populären Ernährungsratgebern, auch innerhalb der Wissenschaft gehen die Meinungen zur «gesunden Ernährung» auseinander, wie beispielweise die Kontroverse um die «richtige(n) Ernährungspyramide(n)» bezeugt. In jüngerer Zeit wird vermehrt für eine «evolutionsbiologisch basierte Ernährungsberatung» plädiert. Danach soll die altsteinzeitliche Ernährungsweise (Steinzeiternährung, Paleo-Diet) als Referenzstandard für moderne Ernährungsempfehlungen dienen (1–3) – eine These, die viel beachtet (4–10) und diskutiert wurde (11–28). Aufbauend auf früheren Arbeiten (13, 15, 17–21) soll in dieser Beitragsserie ein kritischer Überblick zur Theorie des Paleokonzepts gegeben werden. Dabei finden sowohl evolutionsbiologische (an welche Ernährung ist der moderne Mensch evolutionär angepasst?) als auch paläoökologische (wie war die steinzeitliche Ernährung beschaffen?) Aspekte Beachtung. Im Zentrum wird die Frage stehen: Kann die Ernährungswissenschaft von der Evolutionsbiologie lernen? Und wenn ja, was genau? Der vorliegende Einführungsbeitrag vermittelt einen Überblick zu den Kernelementen des Paleokonzepts.

Von Darwin zum modernen Paleokonzept

Als der 50-jährige Charles Darwin 1859 die Erstauflage seines Locus classicus «On the Origin of Species» (Über die Entstehung der Arten) publizierte, war nicht absehbar, welchen überwältigenden Einfluss das schmale grüne Buch einst haben sollte. Heute steht wissenschaftlich fest: Es ist nicht länger die Frage, ob die Evolutionstheorie für den Menschen von Relevanz ist, sondern lediglich, inwieweit. In einem erweiterten Sinne nämlich umfasst der Gegenstandsbereich der Evolutionsbiologie alle Aspekte des Lebens, einschliesslich die des Menschen (32). Verständlich also, wenn sich in den letzten Jahrzehnten eigenständige evolutionstheoretische Forschungsprogramme wie die Human-Soziobiologie und Evolutionäre Psychologie ausgebildet haben. Mit dem programmatisch entworfenen Forschungsprogramm einer «Evolutionsmedizin» (Darwinistische Medizin) dehnt sich der evolutionstheoretische Ansatz zwischenzeitlich auf eine Reihe biomedizinischer Disziplinen aus. Dazu zählt auch die «Evolutionäre Ernährungswissenschaft» (EEW) (11, 17). In ihrer populären Ausprägung (Pop-EEW**) lässt sich deren Credo auf die kurze Formel bringen: «Nichts in der Ernährungswissenschaft ergibt einen Sinn, ausser man betrachtet es im Licht der Evolution» (33). Deshalb gelte es in der Praxis, Ernährungsempfehlungen evolutionsbiologisch zu substanziieren. Plakativ formuliert: «Willst du gesund sein, dann biete deinen altsteinzeitlichen Genen altsteinzeitliche Nahrung!» (6, 34, 35).

> «Es ist ein Fluch für jeden Mann, von einem Objekt so absorbiert zu werden wie ich von meinem.»
>
> Charles Darwin (1809–1882)

*Abteilung Ernährungsphysiologie und Humanernährung, Institut für Lebensmittelwissenschaft und Humanernährung, Leibniz Universität Hannover

**Der Begriff lehnt sich an den auf den amerikanischen Wissenschaftsphilosophen David Buller zurückgehenden Ausdruck «Populäre Evolutionspsychologie (Pop-Evolutionspsychologie)» an.

Die argumentativen Säulen des Paleokonzepts

Wenngleich der Begriff «Evolutionäre Ernährungswissenschaft» überaus modern anmutet, reicht das dahinter stehende Konzept bis in die Fünfzigerjahre zurück (11). Zu einem einflussreichen Ansatz wurde das Paleoprinzip jedoch erst durch einen 1985 im «New England Journal of Medicine» publizierten Beitrag, der sich mit den präventivmedizinischen Implikationen der Steinzeiternährung (syn. paläolithische Ernährung) befasste (1). Die dort von dem Mediziner S. Boyd Eaton und dem Anthropologen Melvin J. Konner angestellten Überlegungen wurden in der Folgezeit ausgebaut (36–47). Eine wachsende Zahl von Ratgebern findet darin eine gerade auch für Laien gut nutzbare, weil ansprechende Argumentationsbasis (5, 6, 48, 49).

Tatsächlich basiert der Grundgedanke des Paleokonzepts auf wenigen, durchaus einleuchtenden Thesen *(Tabelle)*: Analog zu den anatomisch-morphologischen Strukturen, so das Kernargument, haben sich auch die Stoffwechselmerkmale des menschlichen Organismus im Verlauf der Evolution via Selektion herausgebildet; sie sind Anpassungen (*Infokasten 1*) an eine prähistorische Nahrungsumwelt. Da Evolution im Allgemeinen und komplexe Anpassungsprozesse *(Infokasten 1)* im Besonderen sehr lange Zeiträume in Anspruch nehmen, sind die Stoffwechselfunktionen des modernen Menschen noch immer genetisch auf die Ernährungsweise ihrer jagenden und sammelnden Vorfahren im Pleistozän (erdgeschichtliche Epoche im Zeitraum von 1,8 Millionen bis 10 000 Jahre vor heute) beziehungsweise im Paläolithikum (archäologische Epoche im Zeitraum von 2,4 Millionen bis 10 000 Jahre vor heute) «programmiert» (1, 6). Ergo soll sich die Frage nach der «optimalen» Ernährung vergleichsweise einfach beantworten lassen. Motto: «Paläolithische Nahrung für paläolithische Gene!» (12). Die oben erwähnte Anpassungsthese soll aber nicht nur beantworten, welche Ernährung für den Menschen optimal ist. Sie soll auch klären, wo die Grenzen seiner metabolischen Flexibilität verlaufen. Diese werden laut der Theorie dort überschritten, wo die poststeinzeitliche Kulturentwicklung neue Nahrungsumwelten realisierte. Entsprechend gilt nach den Anhängern der Paleo-Diet der Grundsatz: Kostformen, die vom altsteinzeitlichen Muster abweichen, beeinträchtigen die Gesundheit und führen zu Erkrankungen. Denn seit Einführung des Ackerbaus vor 12 000 bis 10 000 Jahren habe der Mensch keine Möglichkeit gehabt, sich genetisch an die «neuen» Ernährungsverhältnisse anzupassen (1, 38, 39, 42, 43, 50, 51). Ob «Veränderungen des Fett- und Zuckerstoffwechsels», «Allergien und Unverträglichkeiten auf die neolithischen Nahrungsmittel (z.B. Allergie auf Soja, Erdnuss, Milch, Ei, glutenhaltige Getreide; Unverträglichkeiten wie Laktose- und Fruktoseintoleranz, Zöliakie)» oder «Übergewicht, Zuckerkrankheit, Bluthochdruck, Herzinfarkt, Schlaganfall und Krebserkrankungen» (52) – die Fehlanpassungserscheinungen, wie sie in populärwissenschaftlichen Darstellungen gelistet werden, scheinen nahezu alle Erkrankungen zu umfassen. Trifft es also zu, dass der «Schlüssel zur Beantwortung der Fragen, was die natürliche Ernährung der Menschen ist und wie sich die Probleme der modernen Fehlernährung lösen lassen (…), in der Evolutionsbiologie» (53) zu finden ist?

Damit stellt sich die Frage, wie das Paleokonzept aus wissenschaftlicher Sicht zu bewerten ist. Es gilt daher, die oben genannten Einzelthesen im Detail zu analysieren. Wir beginnen mit einer Untersuchung der Anpassungsthese und der Frage: Sind wir Menschen an eine spezifische Nahrungsumwelt angepasst? Und wenn ja, an welche?

Das Schlüssel-Schloss-Argument der Anpassung – Einsichten und Missverständnisse

Egal, ob es sich um die Morphologie, Physiologie oder das Verhalten von Lebewesen handelt – ein Blick in die Natur offenbart, dass Organismen in bemerkenswerter Weise mit den Bedingungen ihres Lebensraums übereinstimmen. Wie ein Schlüssel in ein bestimmtes Schloss passt, so passen Tiere offenbar zu den Umweltbedingungen, unter denen sie für gewöhnlich leben. Vögel etwa besitzen Flügel, um sich in der Luft fortzubewegen, Meeresbewohner haben Kiemen zum Atmen und Flossen zum Schwimmen und polygastrische Herbivoren wie Rinder ein gänzlich anderes Verdauungssystem als typische Carnivoren, wie etwa die Hauskatze (54). Die Äquivalenz zwischen dem Bau und der Funktion von Organismen und ihren Lebensbedingungen wurde denn auch über Jahrhunderte als Beweis für die Existenz einer supranaturalen Macht gewertet (55, 56). Organismen, so etwa die These der bis Mitte des 19. Jahrhunderts populären Naturteleologie, seien eigens von dieser übernatürlichen Kraft für ihren spezifischen Lebensraum «konstruiert» worden (57, 58). Es ist die moderne, auf Darwins Werk basierende synthetische Evolutionstheorie, die solche Überlegungen obsolet gemacht und durch eine naturalistische, wissenschaftliche Erklärung ersetzt hat. An die Stelle übernatürlicher Konstrukteure treten nun natürliche Vorgänge in Gestalt von Selektion und Anpassungsprozessen *(Infokasten 2)*.

Zentral für neodarwinistische Vorstellungen ist das Konzept der «Umweltanpassung» (59). Es besagt dreierlei:

- Die Übereinstimmung (Passung 1; *Infokasten 1*) zwischen Organismen und ihrer Umwelt basiert auf Anpassungsprozessen (Anpassung 2; *Infokasten 1*) und ist selektionstheoretisch zu erklären. Das heisst, Organismen wurden durch Selektionsprozesse an ihre Umwelt «angepasst».
- Anpassungsprozesse verlaufen asymmetrisch: Danach sind es immer die Organismen, die sich (genetisch) an die sich wandelnde Umwelt anzupassen haben (60). Metaphorisch ausgedrückt: Die Umwelt gibt Probleme vor, die dann von den Organismen zu lösen sind, sodass gilt: Umwelt determiniert Organismus (sog. unilinearer Externalismus) (61, 62).
- Wandelt sich die Umwelt, dann müssen sich die Lebewesen an die neuen Umweltbedingungen (genetisch) anpassen, sonst kommt es zu Funktionsstörungen, die längerfristig bis zum in-

dividuellen Tod oder dem Aussterben einer Art führen (63).

Exakt diese Postulate des Neodarwinismus werden von Vertretern des Paleokonzepts aufgegriffen und auf das Gebiet der Humanernährung übertragen *(Abbildung 1)*. Entsprechend wird die Behauptung aufgestellt, dass die Stoffwechselmerkmale des Menschen via Selektion «Nahrungsumfeld» wurden. Eben deshalb kann die passende, also gesundheitlich optimale Nahrung nur jene sein, an die sich der Mensch im Verlauf der Evolution (genetisch) angepasst habe (19–21).

Tatsächlich aber verrät ein differenzierter Blick in die moderne evolutionstheoretische Literatur, dass das in vielen populärwissenschaftlichen Veröffentlichungen zu findende Konzept der «Umweltanpassung» auf einer sehr einseitigen Sicht der Organismus-Umwelt-Beziehung fusst. Es war der bekannte Populationsgenetiker und Evolutionsbiologe Richard Lewontin (55), der diese unilineare Sichtweise der «Umweltanpassung» frühzeitig kritisierte und ihr eine «konstruktionistische» entgegensetzte. Danach reagieren Organismen nicht rein passiv auf die selektiv wirksame Umwelt im Sinne einer «Umweltanpassung» (56). Denn wenngleich es sicher richtig ist, dass Organismen auch via Selektion an wandelnde (Nahrungs-)Umweltbedingungen angepasst werden, so trifft ebenso zu, dass Lebewesen ihre Umwelt aktiv modifizieren. So selektieren Organismen einzelne Umweltfaktoren und verändern mitunter die Umweltbedingungen gezielt zu ihrem Nutzen – ein Umstand, der in der neueren angelsächsischen Literatur als «niche construction» (64–72), in der deutschsprachigen seit Längerem als «Nischenbildung» (13) bezeichnet wird. Somit ist es nicht nur der Organismus, der sich (genetisch) an die wandelnde Umwelt anpasst; sondern ebenso umgekehrt: Der Organismus passt auch die Umwelt seinen Bedürfnissen an (64, 73, 74; *Abbildung 2*). Oder um einen Ausdruck des australischen Biophilosophen Kim Sterelny zu gebrauchen: «Organisms adapt their environment rather than adapting to their environment …» (61).

Was auf den ersten Blick abstrakt anmutet, wird mit einem erneuten Blick auf die belebte Natur verständlich. Insekten wie Ameisen und Termiten etwa konstruieren komplizierte Bauten, Biber entwerfen Dämme, und Vögel bauen Nester – mit dem Ergebnis, dass die genannten Lebewesen wie ein Schlüssel in das Schloss ihres konstruierten Lebensraumes «passen» (im Sinne von Passung 1; *Infokasten 1*) (64).

Es ist es deshalb schlichtweg falsch, die Übereinstimmung zwischen Organismen und ihrem Lebensraum ausschliesslich auf Umweltanpassung zurückführen zu wollen. Organismen sind eben gerade nicht nur passive Objekte, die gleich Spielbällen, getrieben von Mutation und Selektion, den Fährnissen einer sich wandelnden Umwelt ausgesetzt sind (61, 71). Vielmehr gilt gemäss der konstruktionistischen Sicht, dass sich die Umweltbedingungen ändern, weil die Organismen diese verändern (73).

Interessant dabei ist, dass der konstruktive Eingriff der Organismen auch den Umweltfaktor Nahrung betrifft. Blattschneideameisen der Gattungen Atta und Acromyrmex etwa betreiben «rudimentären Ackerbau», indem sie ausgedehnte Pilzgärten zur Nahrungssicherung kultivieren und sie hegen (75–78). Nicht weniger spektakulär ist, dass viele Ameisenarten zur Deckung ihres Kohlenhydratbedarfs eine Art «Milchviehhaltung» betreiben. Zu diesem Zweck sammeln Ameisen die zuckerreichen, als «Honigtau» bezeichneten Exkrete der Blattläuse ein oder wenden eine spezielle «Melktechnik» an: Mit ihren Fühlern betrillern sie die Blattläuse, die daraufhin das begehrte Sekret absondern (79, 80). Um die Blattlauskolonien besser kontrollieren zu können, schrecken manche Ameisen wie die schwarze Gartenameise (Lasius niger) selbst vor dem Einsatz von Chemikalien nicht zurück, um die Blattläuse an der Flucht zu hindern (81). Angesichts dieser Beispiele scheint es ein nahezu unmögliches oder gar sinnloses Unterfangen zu sein, zwischen «Natur» und «Kultur» beziehungsweise zwischen «natürlicher» und «kultürlicher» Ernährung unterscheiden zu wollen.

Für eine moderne evolutionsökologische Konzeption der Organismus-Umwelt-Beziehung ist also festzuhalten: Um die Übereinstimmung zwischen Organismus und Umwelt umfassend beschreiben zu können, sind sowohl Anpassungsprozesse («Umweltanpassung»; Anpassung 2) als auch der konstruktive Eingriff der Organismen in ihr Umfeld («Nischenkonstruktion») zu berücksichtigen *(Abbildung 2)* (11, 13, 19–21). Organismen können also auch dann mit ihrer (veränderten) Umwelt harmonieren, wenn keine «genetische Anpassung» an diese erfolgte. Anders ausgedrückt: Die Kongruenz (Passung 1; *Infokasten 1*) zwischen Organismen und ihrer Umwelt bedarf nicht immer und notwendigerweise eines (genetischen) Anpassungsprozesses (13).

Mit Blick auf das Anpassungsparadigma des Paleokonzepts Ist dieser Befund in zweifacher Hinsicht von Bedeutung (19–21), wie die folgenden Ausführungen verdeutlichen.

Ernährungswissenschaftlicher Evolutionismus versus naiver Adaptationismus

Der Mensch und seine hominoiden Vorfahren haben im Verlauf ihrer Stammesentwicklung das alle Lebewesen auszeichnende Potenzial zum konstruktiven Eingriff in die Umwelt kulturtechnologisch erweitert: Nicht der Mensch passt sich länger der Umwelt an, sondern er macht die Umwelt kulturell passend im Hinblick auf seine Bedürfnisse (68, 82). Die vielfältigen traditionellen Ernährungskulturen, die sich im Laufe der Menschheitsgeschichte ausgebildet haben, lassen sich daher als Ausdruck eines kulturtechnologisch vermittelten Eingriffs in die Nahrungs(-Umwelt) werten (18). Die Fähigkeit zur kulturellen Evolution ist es deshalb auch, die den Menschen gerade nicht in eine «artspezifische Umwelt» einbindet (83, 84). Dieser Gedanke wurde insbesondere von Vertretern der philosophischen Anthropologie zu einem frühen Zeitpunkt betont (85) und erfährt vonseiten der humanen Verhaltensökologie empirisch Unterstützung (86–88). Der Mensch wird dabei als ein sich opportunistisch verhaltender

Generalist angesehen, dessen primäres Kennzeichen darin besteht, eine hohe Fähigkeit zur Anpassung (Anpassung3; *Infokasten 1*) an variierende Umwelten zu besitzen (89, 90), wobei er sich im Verlauf seiner Evolution eine kulturelle (Nahrungs-)Nische geschaffen hat (84, 91).
Wengleich die Autoren dieses Beitrags sich also dezidiert zu einem ernährungswissenschaftlichen Evolutionismus, also zu der These bekennen, dass die Stoffwechselmerkmale des Menschen der biotischen Evolution unterlagen, so distanzieren sie sich nachdrücklich von einem naiven Adaptationismus, wie er dem Paleokonzept zugrunde liegt. Der Behauptung nämlich, dass nur jene Nahrung funktional und damit gesund sein kann, an die wir via Selektion angepasst wurden. Kurzum: Es ist die metabolische Anpassungsfähigkeit, die die eigentliche Anpassung (Adaptation; *Infokasten 1*) des Menschen darstellt (13).
Und tatsächlich: Argumentativ bedrängt, betonen Vertreter des Paleokonzepts mitunter selbst die enorme metabolische Flexibilität des Menschen (41). Selbstredend weist diese Grenzen auf (und in der modernen Zivilisation werden diese Grenzen nicht selten überschritten) (50). Wo diese Grenzen aber genau verlaufen – das lässt sich nicht durch zweifelhafte evolutionsbiologische Überlegungen «am grünen Tisch» ermitteln, sondern bedarf der empirischen Untersuchung (13, 19, 21, 92).

Das wankende Fundament der Fehlanpassungsthese

Ein populäres Element des Paleokonzepts lautet, dass eine (Nahrungs-)Umwelt, die vom altsteinzeitlichen Muster abweicht, die Gesundheit beeinträchtigt und zu Erkrankungen führt (Maladaptationsthese) (50). Würde das zutreffen, so läge es nahe, die Gesamtheit aller postpaläolithisch-ernährungskulturellen Errungenschaften unter ernährungsmedizinischen Generalverdacht zu stellen. In der Konsequenz müsste das Fehlanpassungsargument sogar auf alle in den letzten 10 000 Jahren implementierten Neuerungen ausgeweitet werden. Danach wären neolithische Kulturleistungen per se als fehlangepasst zu werten. Tatsächlich aber sind kulturelle Errungenschaften im Allgemeinen und ernährungskulturelle Aktivitäten im Besonderen überwiegend mit Vorteilen und nicht mit Nachteilen verbunden (man denke hier nur an bestimmte lebensmitteltechnologische und -hygienische Verfahren auf der einen und medizinische Massnahmen wie Impfung und die medikamentöse Behandlung von Krankheiten auf der anderen Seite) (13). Kultur, so das einfache Fazit, dient generell dazu, die Passung zwischen (Nahrungs-)Umwelt und Organismus zu verbessern, nicht zu verschlechtern (93, 94). Wie sonst auch wäre zu erklären, dass es dem Menschen seit Anbruch des Neolithikums gelungen ist, seine (reproduktive) Fitness derart zu steigern, dass er inzwischen droht, die Welt überzubevölkern? In einem gänzlich fehlangepassten kulturellen (Ernährungs-)Umfeld wäre das nicht möglich gewesen (69, 82). Sollte sich die technologische Modifikation der (Nahrungs-)Umwelt dennoch als dysfunktional erweisen, dann gestattet es eben das kulturtechnologische Potenzial des Menschen, diese Fehlentwicklung rasch und gezielt korrigieren zu können (13, 82).
Unabhängig von diesen biotheoretischen Argumenten wird in den folgenden Beiträgen zu fragen sein, wie es um die empirische Evidenz der Fehlanpassungsthese bestellt ist. Konkret: Sind Ernährungsformen, die vom altsteinzeitlichen Muster unserer jagenden und sammelnden Vorfahren abweichen, per se mit gesundheitlichen Nachteilen verbunden, wie es das Paleokonzept nahelegt?

Fazit und Ausblick

Als Zwischenfazit ist festzuhalten: Aus der Tatsache, dass die Stoffwechselmerkmale des Menschen der biotischen Evolution unterlagen, folgt keinesfalls, dass nur jene Nahrung oder Lebensmittel gesundheitlich zuträglich sind, die im Verlauf der Menschwerdung verzehrt wurden (11, 13, 92).
Statt den Stoffwechselapparat des Menschen als eng gefasste, spezifische «paläolithische Adaptation» aufzufassen, scheint es naheliegender, ihn als flexibles Merkmal zu begreifen, ähnlich der menschlichen Hand oder des menschlichen Gehirns (95). So mögen die genannten Organe ursprünglich unter bestimmten Umweltbedingungen evolviert sein, etwa zum «Zweck» der Nahrungssuche, zum Rivalenkampf und zur Paarung. Das bedeutet aber nicht, dass ihre Funktionsweise auf die ursprünglich evolutionäre Funktion beschränkt bleibt beziehungsweise bleiben muss. Der Evolutionsbiologe Stephen Jay Gould (1941–2002) hat recht: «Die Verwechslung der augenblicklichen Brauchbarkeit mit den Gründen für einen vergangenen historischen Ursprung ist eine Logikfalle, die die Evolutionstheorie von Anfang an heimgesucht hat» (96). In diese Logikfalle scheint auch das Anpassungsparadigma des Paleokonzepts geraten zu sein.
Im nächsten Teil dieser Beitragsserie (SZE 3/2014) wird zu klären sein, wie eine Ernährung nach dem «Paleoprinzip» im Detail beschaffen ist und was wir tatsächlich über die Ernährungsweise in der Altsteinzeit wissen. Auch werden wir einen genauen Blick auf die Ernährung rezenter Jäger-und-Sammler-Kulturen werfen, die häufig als Modell für «die» Steinzeiternährung dienen.

Korrespondenzadresse:
Dr. Alexander Ströhle
Leibniz-Universität Hannover
Institut für Lebensmittelwissenschaft und Humanernährung
Abteilung Ernährungsphysiologie und Humanernährung
Am Kleinen Felde 30, D-30167 Hannover
E-Mail: stroehle@nutrition.uni-hannover.de

Info 1: Was ist «Anpassung»? (13)

Wenngleich der Terminus «Anpassung» eine Schlüsselkategorie des Paleokonzepts bildet, handelt es sich hierbei um einen der wohl mehrdeutigsten und meistdiskutierten biologischen Begriffe überhaupt. Tatsächlich steht der Begriff «Anpassung» Pate für sehr unterschiedliche biotische Sachverhalte, sodass vor den «semantischen Fallen» des Anpassungsbegriffs gewarnt wurde. Folgende Bedeutungen sind von Relevanz:

(1) Passung1: Laut einer allgemeinen Auffassung ist Passung1 die Kongruenz zwischen einem (oder mehreren) definierte(n) Merkmal(en) eines Organismus und seiner Umwelt beziehungsweise einzelnen Umweltfaktoren. So passen Letztere auf die Merkmale des Organismus, wie ein bestimmtes Werkstück auf ein bestimmtes Werkzeug passt. Aus dem Bereich der Physiologie und funktionellen Morphologie liegen zahlreiche Beispiele vor, die diesen «Passungscharakter» veranschaulichen. Ein in diesem Zusammenhang vielfach zitiertes Beispiel stammt von Konrad Lorenz. Mit Blick auf das menschliche Erkenntnisvermögen konstatierte er: «Unsere (…) festliegenden Anschauungsformen und Kategorien passen (…) auf die Aussenwelt, wie der Huf des Pferdes (…) auf den Steppenboden, die Flosse des Fisches (…) ins Wasser passt.»

Entsprechende Analogien lassen sich auch für die Ernährungsphysiologie anführen. So besteht beispielsweise zwischen Glukose und dem in der apikalen Membran der Enterozyten lokalisierten Natrium-Glukose-Symporter (SGLT1) eine Passung1, ebenso wie zwischen dem mit der Nahrung zugeführten Disaccharid Lactose und dem von der Bürstensaummembran synthetisierten Enzym Galactosidase aus der Klasse der Hydrolasen. Ein eng mit Passung1 assoziierter Sachverhalt ist der Zustand der Angepasstheit eines ganzen Organismus, also die Konkordanz zwischen ihm und seiner Umwelt.

(2) Passung2 (Aptation): Als Passungen2 werden jene Merkmale eines Organismus bezeichnet, die für die oben genannte Übereinstimmung mit einem Umweltfaktor verantwortlich sind. Definitorisch lässt sich genauer festhalten: Der Begriff «Aptation» bezeichnet ein Merkmal, das für einen Organismus im Hinblick auf einen Umweltfaktor zu einem bestimmten Zeitpunkt einen positiven Beitrag zum Überleben und/oder zur Reproduktion leistet. Entsprechend kann man Merkmale, die in Relation zu einem Umweltfaktor einen neutralen oder schädlichen Einfluss ausüben, als «Nullpassungen» (Nullaptationen) beziehungsweise «Fehlpassungen» (Malaptationen; fälschlich: «Maladaptationen») bezeichnen.

Um die Beispiele SGLT-1 und β-Galactosidase aufzugreifen: Beide stellen im Hinblick auf die exogen zugeführten Substanzen Glukose und Lactose Aptationen dar, da sie als Glukosecarrier beziehungsweise als hydrolytisch aktives Agens fungieren.

Anzumerken ist, dass Aptationen nicht zwingend selektionsbedingte Passungen sind: Bevor die Selektion angreifen kann, muss eine «Passung» vorliegen – die Aptation ist der Adaptation (s.u.) zeitlich vorgeordnet. Der Aptationsbegriff ist daher kein evolutionsbiologischer.

(3) Anpassung1 (Adaptation): In der inzwischen zum Klassiker avancierten Arbeit «Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought» hat der amerikanische Evolutionsbiologe George C. Williams (1926–2010) eine bis heute gültige «Doktrin» aufgestellt. Danach ist der Terminus «Adaptation» ausschliesslich für solche Merkmale und ihre Funktionen zu reservieren, deren Existenz auf Selektion zurückzuführen ist. Eine Adaptation also ist – vereinfacht ausgedrückt – eine «selektionsbedingte Passung» (Passung im Sinne von Passung2). Damit bezieht sich der Adaptationsbegriff auf einen speziellen historischen Ursprung einer Aptation, nämlich den der evolutiv-selektiven Genese. Diese wird ultimat erklärt auf Basis der Selektionstheorie.

Um das Gesagte an den Beispielen SGLT-1 und β-Galactosidase zu verdeutlichen: Der Glukosecarrier und die Lactose-Hydrolase stellen dann, und nur dann, nicht nur Aptationen, sondern auch Adaptationen an Glukose und Lactose dar, wenn diese Merkmale im Verlauf der Evolution einen Selektionsvorteil geboten haben in einem glukose- und lactosehaltigen Umfeld.

(4) Anpassung2 (Anpassungsprozess): Dieser Sachverhalt steht in unmittelbarer Verbindung mit Adaptation: Anpassung2 bezeichnet den Vorgang, der Adaptation generiert. Ein solcher Anpassungsprozess besteht in der Fixierung und Ausbreitung eines Merkmals in einer Population via Selektion. Der Begriff Anpassung2 nimmt damit Bezug auf den selektiv-historischen Ursprung eines Merkmals Es handelt sich also auch hier – wie im Fall (3) – um einen evolutionären Anpassungsbegriff.

(5) Anpassung3: Dabei handelt es sich um einen Anpassungsbegriff, wie er für gewöhnlich im Rahmen der Physiologie Verwendung findet. Er bezieht sich auf organismusinterne Prozesse, die als Resultat einer (momentanen) Organismus-Umwelt-Interaktion auftreten. Das Akklimatisieren an sich wandelnde Umweltbedingungen ist ein Paradebeispiel für Anpassung3. Sie ist begrenzt durch die genetisch kodeterminierte, individuell variierende Reaktionsnorm. Aus ernährungsphysiologischer Sicht sind insbesondere solche Anpassungen3 von Interesse, die als metabolische Adaptationen bezeichnet werden (z.B. Induktion von Schlüsselenzymen der Glukoneogenese bei Glukosemangel oder Insulin-induzierte Translokation von Glukosecarriern in der Skelettmuskulatur bei Anstieg des Blutzuckerspiegels). Da derartige Anpassungen ontogenetischen Charakter besitzen, wird Anpassung3 auch als «ontogenetische Adaptation» bezeichnet.

Info 2: Hintergrundinformationen zur (synthetischen) Evolutionstheorie (13)

Das zur Erklärung der Evolution von Organismen bekannteste und in weiten Teilen der Biologie anerkannte Theoriensystem ist die Synthetische Evolutionstheorie (SET). Inhaltlich kann die zwischen 1930 und 1950 entwickelte SET als eine Erweiterung der Darwinschen Konzeption aufgefasst werden. Aus Sicht der SET lässt sich Evolution als Folge von organismischer Variation einerseits und Selektion andererseits begreifen. Zu den massgeblichen Evolutionsfaktoren zählen die folgenden Elemente:

Mutabilität: Mutationen sind eine wesentliche Ursache für genetische Variation und damit massgeblich an der biotischen Evolution beteiligt. Je nach Ausprägung können mutagene Ereignisse auf einzelne Nukleotide beschränkt bleiben (Punktmutationen) oder ganze Chromosomenabschnitte und mehrere Chromosomen betreffen (Chromosomenmutationen). Aus evolutionsbiologischer Sicht sind bei sich sexuell reproduzierenden Organismen nur solche Mutationen von Bedeutung, die die Keimbahnzellen betreffen (Gametenmutationen) und genetisch vererbt werden können.

Genetische Rekombination: Neben Mutationen bildet die genetische Rekombination, also der Austausch homologer DNA-Sequenzen, eine weitere Ursache für genetische Variabilität bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen. Aus evolutionsbiologischer Sicht sind solche Rekombinationsphänomene von Bedeutung, die im Zuge der Meiose zu beobachten sind und als chromosomales «crossing-over» bezeichnet werden. Dabei kommt es zur Trennung der DNA-Doppelhelix-Stränge eines Chromatids mütterlicher Herkunft und derjenigen des väterlichen Erbguts. Nachfolgend hybridisieren die entstandenen homologen DNA-Abschnitte, sodass neuartige Genotypen entstehen.

Selektion: Selektion in seiner allgemeinen Bedeutung ist zunächst nichts weiter als ein allgemeiner Sortiermechanismus. Dagegen bezieht sich die evolutionsbiologische Selektionstheorie nur auf generationsübergreifende Selektionsvorgänge, die die Biosysteme einer Population betreffen. Dabei besteht der Selektionsprozess in einer Organismus-Umwelt-Interaktion, der zu differenzieller Performance («Leistungsfähigkeit») und Reproduktion der Individuen führt. Ein solcher Sortiermechanismus kann dann als Evolutionsfaktor wirken, wenn die Reproduktionskapazität (Fitness) der Individuen erbabhängig ist. Das ermöglicht einen langfristigen, die Generationen übergreifenden Sortierprozess, der in Populationen eine Veränderung in der Verteilung von Geno- und Phänotypen bedingt. Selektion also ist ein Vorgang der Populationsevolution.

Wenn – wie oben dargestellt – «natürliche Selektion» zu verstehen ist als eine differenzielle Organismus-Umwelt-Interaktion, dann bildet die Menge aller dieser Prozesse das Bezugsobjekt der biologischen Selektionstheorie. Sie ist damit ein Spezialfall der allgemeinen Sortiertheorie und erklärt partiell folgende Sachverhalte:

- Populationsgenetisch und -ökologisch die Häufigkeitsverteilung von Organismen mit bestimmten Merkmalen in einer Population und – damit verbunden – die Fixierung, Ausbreitung oder Reduktion der Merkmalsträger in Abhängigkeit von Umweltfaktoren. Partiell deshalb, weil die tatsächliche Verteilung der Varianten auch von stochastischen Prozessen wie zum Beipsiel der Gendrift (s.u.) mitbestimmt wird und die Ausprägung der Merkmale von konstruktiven Entwicklungszwängen oder strukturalen Schranken (Constrains) abhängt.
- Physioökologisch die Passung von Organismen in Relation zu definierten Umweltfaktoren.

Was die Selektionstheorie dagegen nicht erklärt, sind individuelle Eigenschaften von Organismen. Ebenso ist der Ursprung von Variabilität in Populationen nicht Gegenstand der Selektionstheorie; vielmehr wird diese als gegeben vorausgesetzt.

Gemäss der SET wirken die oben aufgeführten Evolutionsfaktoren in einem Zwei-Stufen-Prozess. Der erste Schritt besteht in der Erzeugung von Varianten (Mechanismen: Mutation und genetische Rekombination), die dann in einem zweiten Schritt der Selektion unterliegen. Dabei wird die (Umwelt-)Selektion als massgeblicher Sortiermechanismus angesehen. Ein weiterer Sortierprozess ist die Gendrift (Sewall Wright Effekt; Random Drift). Sie umfasst alle «Zufallseffekte», die eine Änderung der Allelfrequenz im Genpool einer Population zur Folge haben. Gendrift ist in allen natürlichen Populationen zu beobachten, gewinnt aber umso mehr an Bedeutung, je kleiner die Population ist.

Tabelle: Die biotheoretischen Säulen des Paleokonzepts (11)

These	Grundaussage	Folgerung
Anpassungsthese	Die physiologisch-biochemischen Merkmale des Menschen sind Anpassungen an eine prähistorische Umwelt. Genauer: Der menschliche Organismus wurde durch Anpassungsprozesse an eine bestimmte Nahrung adaptiert.	Die passende, das heisst gesundheitlich optimale Nahrung kann nur jene sein, an die sich der Mensch im Verlauf der Evolution (genetisch) angepasst hat.
Korrespondenzthese	Das Nahrungsumfeld, an das sich der Stoffwechsel des Menschen angepasst haben soll, ist ärchäologisch das des Paläolithikums (etwa 2,6 Mio. bis 8000 Jahre v. Chr.) beziehungsweise geologisch das des Pleistozäns (1,8 Mio. bis 10 000 Jahre v. Chr.).	Die «natürliche», «artgerechte» Nahrung ist identisch mit der Ernährung der Altsteinzeit.
Genetische Konstanzthese	Das genetische Material von Homo sapiens hat sich während der letzten 40 000 Jahre praktisch nicht verändert.	Der Organismus des heute lebenden Menschen ist nach wie vor an die Ernährung des Paläolithikums (genetisch) angepasst.
Optimalitätsthese	Es wird geltend gemacht, dass das Prinzip der natürlichen Selektion langfristig dafür Sorge trägt, Organismen optimal an ihre entsprechende Umwelt anzupassen.	Die aus präventivmedizinischer Sicht ideale Nahrung ist jene, die im Verlauf des Paläolithikums verzehrt worden war.
Maladaptationsthese	Durch den Konsum einer Nahrung, die im engeren Sinne nicht der des Paläolithikums entspricht, kommt es langfristig zu Stoffwechselstörungen.	Erkrankungen wie Adipositas, Diabetes mellitus Typ 2, koronare Herzerkrankung, Dyslipoproteinämien etc. sind die Folge einer nicht paläolithischen Ernährungsweise.

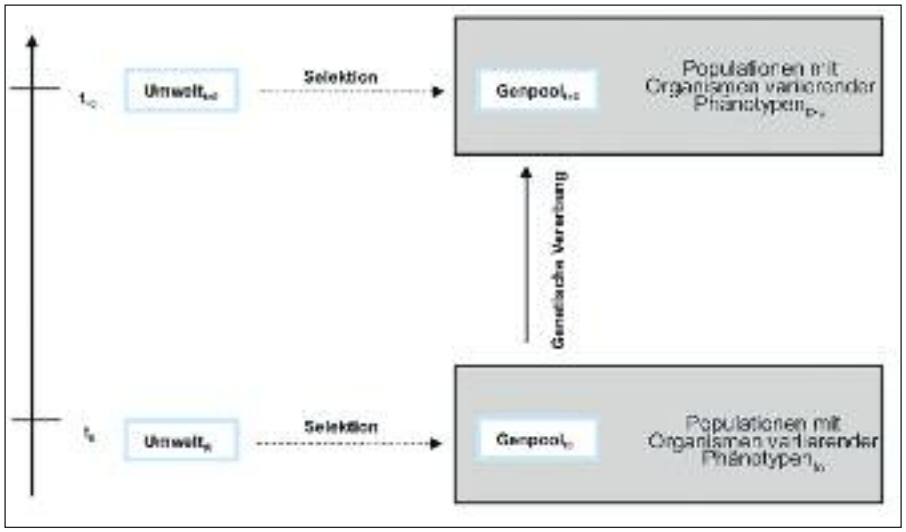

Abbildung 1: Organismus-Umwelt-Beziehung aus klassisch-neodarwinistischer Sicht (13). Gemäss der von Williams (60) stammenden Doktrin «(…) organisms adapt to their environment, never vice versa» wird die Organismus-Umwelt-Relation im Rahmen des Paleokonzepts streng adaptationistisch interpretiert. Entsprechend gilt: (a) (Nahrungs-)Umwelt selektiert Organismen; (b) Organismen passen sich an die (Nahrungs-)Umwelt an; (c) die passende Nahrung ist die (genetisch) angepasste. Die Abbildung veranschaulicht die Veränderung des Genpools einer Population während eines bestimmten Zeitintervalls (t_0: Gegenwart; $t_{>0}$: Zukunft) aufgrund von Selektion. «Triebkraft» der Populationsevolution ist die differenzielle Reproduktionskapazität der Individuen zum Zeitpunkt t_0.

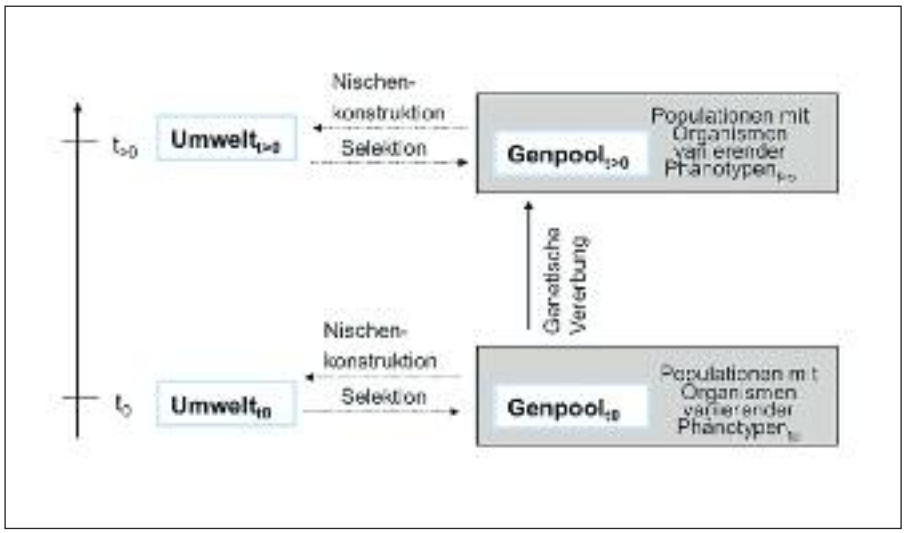

Abbildung 2: Organismus-Umwelt-Beziehung aus nischenkonstruktionistischer Sicht (13). Dem Postulat von Sterelny (61) folgend, wonach gilt: «Organisms adapt their environment rather than adapting to their environment» lässt sich für die Organismus-Umwelt-Relation festhalten: (a) (Nahrungs-)Umwelt selektiert Organismen, das Umgekehrte jedoch gilt auch: Organismen selektieren die (Nahrungs-)Umwelt; (b) Organismen passen sich an die (Nahrungs)Umwelt an. Aber umgekehrt gilt ebenso: Die (Nahrungs-)Umwelt wird seitens der Organismen konstruiert, sodass (c) die für den Organismus passende, also funktionale Nahrung, jene ist, die passend gemacht wurde.

Literatur

1. Eaton SB, Konner M. Paleolithic nutrition. A consideration of its nature and current implications. N Engl J Med 312: 283–289, 1985.
2. Lindeberg S, Cordain L, Eaton SB. Biological and clinical potential of a paleolithic diet. J Nutr Environ Med 13: 149–60, 2003.
3. Eaton SB. The ancestral human diet: what was it and should it be a paradigm for contemporary nutrition? Proc Nutr Soc 65: 1–6, 2006.
4. Zittermann A. Aktuelle Ernährungsempfehlungen vor dem Hintergrund prähistorischer Ernährungsweise. Ernahr-Umschau 50: 420–425, 2003.
5. Cordain L, Friel J. The Paleo Diet for Athletes. Rodale Books, US 2005.
6. Cordain L. The Paleo Diet: Lose weight and get healthy by eating the food you were designed to eat. John Wiley & Sons Inc., New York 2002.
7. Leach JD. Evolutionary perspective on dietary intake of fibre and colorectal cancer. Eur J Clin Nutr 61: 140–142, 2007.
8. Leach JD, Gibson GR, Van Loo J. Human Evolution, nutritional ecology and prebiotics in ancient diet. Bioscience Microflora 25: 1–8, 2006.
9. Morris RC Jr, Schmidlin O, Frassetto LA, Sebastian A. Relationship and interaction between sodium and potassium. J Am Coll Nutr 25 (Suppl 3): S262–270, 2006.
10. Sebastian A, Frassetto LA, Sellmeyer DE, Morris RC Jr. The evolution-informed optimal dietary potassium intake of human beings greatly exceeds current and recommended intakes. Semin Nephrol. 26: 447–453, 2006.
11. Ströhle A. Sub specie evolutionis. Eine Studie zur Evolutionären Ernährungswissenschaft. Shaker, Aachen, 2010.
12. Ströhle A. Was die Evolution (nicht) lehrt oder: Paläolithische Nahrung für paläolithische Gene!? In: Schwarz M (Hrsg.): Fleisch oder Nudeln. Ernährungsempfehlungen auf Schlingerkurs? Kassel University Press, Kassel 2005, S. 30–45.
13. Ströhle A. Der moderne Mensch, ein Gefangener des Paläolithikums? Eine kritische Analyse der evolutionsmedizinischen Mismatch-Theorie, Naturw Rdsch. 65, S. 1–13, 2012.
14. Ströhle A, Wolters M, Hahn A. Carbohydrates and the diet-atherosclerosis connection – more between earth and heaven. Comment on the article «The atherogenic potential of dietary carbohydrate». Prev Med 44: 82–84, 2007.
15. Ströhle A, Wolters M, Hahn A. Die Ernährung des Menschen im evolutionsmedizinischen Kontext, Wien Klin Wochenschr 121 (5–6), S. 173–187, 2009.
16. Ströhle A, Hahn A. Was Evolution nicht lehrt. Ernähr-Umschau 50: 481–482, 2003.
17. Ströhle A, Hahn A. Evolutionäre Ernährungswissenschaft und «steinzeitliche» Ernährungsempfehlungen: Stein der alimentären Weisheit oder Stein des Anstosses? Teil 1: Konzept, Begründung und paläoanthropologische Befunde. Ernähr-Umschau 53: 10–16, 2006.
18. Ströhle A, Hahn A. Evolutionäre Ernährungswissenschaft und «steinzeitliche» Ernährungsempfehlungen: Stein der alimentären Weisheit oder Stein des Anstosses? Teil 2: Ethnographische Daten und ernährungswissenschaftliche Implikationen. Ernähr-Umschau 52: 53–58, 2006.
19. Ströhle A, Hahn A. Ernährung wie in der Steinzeit!? Einsichten und Missverständnisse, Ernährung im Fokus 10, 450–456, 2011.
20. Ströhle A, Hahn A. Ernährung á la Altsteinzeit – Ultima Ratio der Prävention, Dtsch Apothek Z 151, 50, 54–62, 2011.
21. Ströhle A, Hahn A. Ernährung a la Altsteinzeit? Einsichten und Missverständnisse, Skeptiker. 25, 104–111, 2012.

22. Nestle M. Paleolithic diets: a sceptical view. Nutr Bull 25: 43–47, 2000.
23. Nestle M. Animal v. plant foods in human diets and health: is the historical record unequivocal? Proc Nutr Soc 58: 211–218, 1999.
24. Leonard WR. Food for thought. Dietary change was a driving force in human evolution. Sci Am 287: 106–115, 2002.
25. Leonard WR. Human nutritional evolution. In: Stinson S, Bogin B, Huss-Ashmore R, O'Rourke D: Human Biology. An evolutionary and biocultural perspective. Wiley-Liss, New York 2000, 295–343.
26. Turner BL, Thompson AL. Beyond the Paleolithic prescription: incorporating diversity and flexibility in the study of human diet evolution. Nutr Rev. 2013 Aug; 71: 501–510, 2013.
27. Elton S. Environments, Adaptation, and Evolutionary Medicine. Should we be Eating a Stone Age Diet? In: Elton S, O'Higgins P. Medicine and Evolution. Current Applications, Future Prospects. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, London, New York 2008, S. 9–22.
28. Strassmann BI, Dunbar RIM. Human Evolution and Disease: Putting the Stone Age in perspective. In: Stearns SC (ed.): Evolution in Health and Disease. Oxfprd University Press, Oxford, New York, Tokyo, 91–101, 1999.
29. Ströhle A, Hahn A. Diets of modern hunter-gatherers vary substantially in their carbohydrate content depending on ecoenvironments: results from an ethnographic analysis. Nutr Res. Jun; 31: 429–435, 2011.
30. Ströhle A, Hahn A, Sebastian A. Latitude, local ecology, and hunter-gatherer dietary acid load: implications from evolutionary ecology. Am J Clin Nutr. 2010 Oct; 92: 940–945, 2010.
31. Ströhle A, Hahn A, Sebastian A. Estimation of the diet-dependent net acid load in 229 worldwide historically studied hunter-gatherer societies. Am J Clin Nutr. 2010 Feb; 91: 406–412, 2010.
32. Bayertz K, Evolution und Ethik. Größe und Grenzen eines philosophischen Forschungsprogramms. In: Bayertz K (Hrsg.): Evolution und Ethik. Reclam, Stuttgart (1993), 7–36.
33. Cordain L, The evolutionary basis for the therapeutic effects of high protein diets. In: Cordain L, Campbell TC (eds.): The protein debate. May 19, 2007 (http://performancemenu.com/resources/proteinDebate.pdf).
34. Sommer E. The Origin Diet: How eating in tune with your evolutionary roots can prevent disease, boost vitality and help you stay lean and fit. Henry Holt, New York (2001).
35. Eades MR, Eades MD. The protein power lifeplan. Warner Books, New York (2000).
36. Konner M, Eaton SB. Paleolithic nutrition: twenty-five years later. Nutr Clin Pract, 25, 594–602, 2010.
37. Eaton SB. Preagricultural diets and evolutionary health promotion. In: Ungar PS (ed.): Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable. Oxford University Press, Oxford, New York (2007) 384–394.
38. Eaton SB. Humans, lipids and evolution. Lipids 27, 814–820, 1992.
39. Eaton SB, Eaton SB 3rd. The evolutionary context of chronic degenerative diseases. In: Stearns SC (ed.): Evolution in Health and Disease. Oxford Universiy Press, Oxford, New York, Tokyo (1999), 251–259.
40. Eaton SB, Nelson DA. Calcium in evolutionary perspective. Am J Clin Nutr 54 (Suppl. 1), 281–287, 1991.
41. Eaton SB, Strassman BI, Nesse RM, Neel JV, Ewald PW, Williams GC, Weder AB, Eaton SB 3rd, Lindeberg S, Konner MJ, Mysterud I, Cordain L. Evolutionary health promotion. Prev Med 34, 109–118 2002.
42. Eaton SB, Shostak M, Konner M, The Paleolithic Prescription. A program of diet & exercise and a design for living. Harper & Row, New York 1988.
43. Eaton SB, Konner M, Shostak M. Stone agers in the fast lane: chronic degenerative diseases in evolutionary perspective. Am J Med 84, 739–749, 1988.
44. Eaton SB, Cordain L, Eaton SB 3rd, An evolutionary foundation for health promotion. World Rev Nutr Diet 90, 5–12, 2001.
45. Eaton SB, Cordain L. Evolutionary aspects of diet: old genes, new fuels. Nutritional changes since agriculture. World Rev Nutr Diet 81, 26–37, 1997.
46. Eaton SB, Eaton SB 3rd, Cordain L. Evolution, diet, and health. In: Ungar PS, Teaford MF (eds.): Human diet. Its origin and evolution. Bergin & Garvey, Westport/Connecticut/London (2002) pp. 7–17.
47. Eaton SB, Eaton SB 3rd, Konner MJ, Shostak M. An evolutionary perspective enhances understanding of human nutritional requirements. J Nutr 126, 1732–1740, 1996.
48. Sisson M. The Primal Blueprint: Reprogram Your Genes for Effortless Weight Loss, Vibrant Health, and Boundless Energy. Primal Nutrition 2012.
49. Wolf R. Paleo Solution. Tuttle Publishing 2010.
50. Cordain L, Eaton SB, Sebastian A, Mann N, Lindeberg S, Watkins BA, O'Keefe JH, Brand-Miller J. Origins and evolution of the Western diet: health implications for the 21st century. Am J Clin Nutr. 2005 Feb; 341–354, 2005.
51. Cordain L. Cereal grains: humanity's double-edged sword. World Rev Nutr Diet. 1999; 84: 19-73.
52. NN, June 28, 2011 (www.darwin-jahr.de/evo-magazin/revolutionaeren-konsequenzen-evolutionstheorie?page=0,6).
53. Junker T, Paul S, Der Darwin Code. Die Evolution erklärt unser Leben. C.H. Beck, Beck'sche Reihe, München (2010).
54. Verbrugghe A, Hesta M, Daminet S, Janssens GP. Nutritional modulation of insulin resistance in the true carnivorous cat: a review. Crit Rev Food Sci Nutr. 2012; 52: 172–182, 2012.
55. Lewontin RC, Adaptation. In: Sober E (ed.): Conceptual issues in evolutionary biology. MIT Press, Cambridge/Massachusetts (1984) pp. 235–251.
56. Lewontin RC, Die Dreifachhelix. Gen, Organismus und Umwelt. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 2000.
57. Mahner M. Intelligent Design: Die Neuauflage des teleologischen Gottesbeweises. Naturwiss Rdsch 61, 453–458, 2008.
58. Gould SJ. The Structure of Evolutionary Theory. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge/Massachusetts, London, 2002.
59. Wuketits FM. Darwin und die Selektionstheorie: gestern, heute – und morgen? In: Cimutta J, Wuketits M (Hrsg.): Lebt Darwins Erbe? Fragen und Standpunkte zur Evolutionstheorie. Angelika Lenz, Neustadt/Rbge, 25–54, 1995.
60. Williams GC. Gaia, nature workship, and biocentric fallacies. Q Rev Biol 67, 479–486, 1992.
61. Sterelny K. Made by each other: Organisms and their environment. Biol Philos 20, 21–36, 2005.
62. Lewontin RC. Gene, Organism and Environment. In: Oyana S, Griffiths PE, Gray RD (eds.): Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution. MIT Press, Cambridge/Massachusetts (2001) 59–66.
63. Griffiths PE, Gray RD. Darwinism and Developmental Systems. In: Oyana S, Griffiths PE, Gray RD (eds.): Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution. MIT Press, Cambridge/Massachusetts (2001) pp. 195–218.
64. Olding-Smee FJ, Laland KN, Feldman MW, Niche Construction: The Neglected Process in Evolution. Princeton University Press, Princeton, 2003.
65. Odling-Smee J, Erwin DH, Palkovacs EP, Feldman MW, Laland KN. Niche construction theory: a practical guide for ecologists. Q Rev Biol. 2013 Mar; 88: 4–28, 2013.
66. Kendal J, Tehrani JJ, Odling-Smee J. Human niche construction in interdisciplinary focus. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 366: 785–792, 2011.
67. Flynn EG, Laland KN, Kendal RL, Kendal JR. Target article with commentaries: developmental niche construction. Dev Sci. 2013 Mar; 16 (2): 296–313.
68. Laland KN, O'Brien MJ. Cultural Niche Construction: An Introduction. Biol Theory. 6: 191–202, 2011.
69. Laland KN, Odling-Smee J, Gilbert SF. EvoDevo and niche construction: building bridges. J Exp Zool B Mol Dev Evol 310, 549–566, 2008.
70. Laland KN, O'Brien MJ. Niche Construction Theory and Archaelology. J Archaeol Method Theory. 17: 303–322, 2010.
71. Laland KN, Sterelny K. Perspective: seven reasons (not) to neglect niche construction. Evol 60, 1751–1762, 2006.
72. Day RL, Laland KN, Odling-Smee FJ, Rethinking adaptation: the niche-construction perspective. Perspect Biol Med 46, 80–95, 2003.
73. Lewontin RC. Gene, organism and environment. In: Bendall DS (ed.): Evolution: From Molecules to Men. Cambridge University Press, Cambridge 1983, 273–285.
74. Levins R, Lewontin RC. The dialectical biologist. Harvard University Press, Cambridge 1985.
75. Vo TL, Mueller UG, Mikheyev AS. Free-living fungal symbionts (Lepiotaceae) of fungus-growing ants (Attini: Formicidae). Mycologia 101, 206–210, 2009.
76. Schultz TR, Brady SG. Major evolutionary transitions in ant agriculture. Proc Natl Acad Sci (USA) 105, 5435–5440, 2008.
77. Munkacsi AB, Pan JJ, Villesen P, Mueller UG, Blackwell M, McLaughlin DJ. Convergent coevolution in the domestication of coral mushrooms by fungus-growing ants. Proc Biol Sci 271, 1777–1782, 2004.
78. Mueller UG, Rehner SA, Schultz TR. The evolution of agriculture in ants. Science 281, 2034–2038, 1998.
79. Styrsky JD, Eubanks MD, Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. Proc Biol Sci 274, 151–164, 2007.
80. Oliveira PS, Freitas AV. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. Naturwissenschaften 91, 557–570, 2004.
81. Oliver TH, Mashanova A, Leather SR, Cook JM, Jansen VA. Ant semiochemicals limit apterous aphid dispersal. Proc Biol Sci 274, 3127–3131, 2007.
82. Laland KN, Brown GR, Niche construction, human behavior, and the adaptive-lag-hypothesis. Evol Anthropol 15, 95–104, 2006.
83. Ehrlich PR. Human Natures. Genes, cultures and the human prospect. Island Press/Shearwater Books, Washington, DC, 2001.
84. Boyd R, Richerson PJ, Henrich J. The cultural niche: why social learning is essential for human adaptation. Proc Natl Acad Sci U S A. 2011 Jun 28; 108 Suppl 2: 10918–10925.
85. Engels EM. Erkenntnis als Anpassung? Eine Studie zur Evolutionären Erkenntnistheorie. Suhrkamp, Frankfurt/Main, 1989.
86. Smith EA, Mulder MB, Hill K. Controversies in the evolutionary social sciences: a guide for the perplexed. Trends Ecol Evol 16, 128–135, 2001.
87. Winterhalder B, Smith EA. Analyzing adaptive strategies: human behavioral ecology at twenty-five. Evol Anthropol 9, 51–72, 2000.
88. Turke PW. Which humans behave adaptively, and why does it matter? Ethol Sociobiol 11, 305–339, 1990.
89. Smith EA, Wishnie M, Conservation and subsistence in small-scale societies. Ann Rev Anthropol 29, 493–524, 2000.

90. Potts R. Variability selection in hominid evolution. Evol Anthropol 7, 81–96, 1998.
91. O'Brien MJ, Laland K. Genes, Culture, and Agriculture. An Example of Human Niche Construction. Curr Anthropol. 2012, 53: 434–470.
92. Gage TB. Are modern environments really bad for us? Revisting the demographic and epidemiologic transitions. Yrbk Phys Anthropol 48: 96–117, 2005.
93. Alvard MS. The adaptive nature of culture. Evol Anthropol 12, 136–149, 2003.
94. Laland KN, Odling-Smee J, Feldman MW, Niche construction, biological evolution, and cultural change. Behav Brain Sci 23, 131–146, 2000.
95. Heyes C. New thinking: the evolution of human cognition. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2012 Aug 5; 367: 2091–2096, 2012.
96. Gould SJ. Selbstbezogene Gene. In (ders.): Wie das Zebra zu seinen Streifen kommt. Essays zur Naturgeschichte. Suhrkamp, Frankfurt am Main 1991 (dtsch. Orig 1986; engl. Orig. 1983).