

## 4. Evolutietheorie onder vuur

Kerst Boersma & Cees de Jonge

### 1. Inleiding

De laatste jaren wordt vooral in de VS, maar ook in Nederland, twijfel gezaaid over de uitgangspunten van de evolutietheorie. De regie daarvan wordt gevoerd door het Discovery Institute in Seattle. Dat instituut heeft een strategie uitgezet die Intelligent Design propageert en de uitgangspunten van de evolutietheorie aanvalt en in diskrediet brengt. De strategie is gepubliceerd in het zogenaamde 'Wedge Document' en beoogt '*.. to function as a 'wedge' that, while relatively small, can split the trunk when applied at its weakest points*' (Discovery Institute, 1999, p. 13). Bij behandeling van evolutie in het onderwijs dringen zij er op aan om de conventies van de wetenschap te hanteren, om de zwakke punten van evolutietheorie te bediscussiëren en om evolutietheorie en Intelligent Design als alternatieven naast elkaar te zetten. De strategie die zij daarbij volgen wordt goed geïllustreerd door het boek 'Icons of Evolution' (Wells, 2000). Dat boek bekritiseert klassieke aanwijzingen voor evolutie of voorbeelden van evolutie die in tekstboeken als Campbell worden gehanteerd, zoals Haeckel's embryo's, *Archeopterix* als missing link tussen dinosauriërs en vogels, en de evolutie van het paard. Daarbij wordt ruimschoots gebruik gemaakt van wetenschappelijke literatuur. Na lezing van het boek moet de lezer wel concluderen dat evolutiebiologen in het algemeen, en schrijvers van handboeken in het bijzonder, onzorgvuldig en kritiekloos te werk gaan. De tekst is zo geschreven dat welwillende biologen en biologielectoren die niet thuis zijn in de besproken vakgebieden, met twijfel over de evolutietheorie blijven zitten en het inderdaad redelijk vinden om naar Intelligent Design' als alternatief te kijken. In een uitgebreide en zorgvuldig gedocumenteerde repliek laat Gislick (z.j.) zien dat veel van wat Wells schrijft niet deugt. Wells maakt op een uiterst selectieve manier gebruik van literatuur of blijkt over veel zaken gewoon niet goed geïnformeerd te zijn.

Inmiddels heeft Intelligent Design ook Nederland bereikt (Dekker et al, 2005). Niet uitgesloten kan worden dat aanhangers daarvan in Nederland, geïnspireerd door de gang van zaken in de VS, een zelfde strategie zullen volgen. Omdat van biologielectoren niet verwacht kan worden dat zij even goed geïnformeerd zijn over alle vakgebieden van de evolutiebiologie geven wij hier een inhoudelijke repliek op enkele van de belangrijkste punten van kritiek op de evolutietheorie waar de aanhangers van Intelligent Design zich op richten.

Aanhangers van Intelligent Design ontkennen niet het bestaan van evolutie, maar gaan er vanuit dat soorten niet uit elkaar zijn ontstaan maar het resultaat zijn van Intelligent Design. De intelligente ontwerper hoeft niet persé God te zijn, al ligt een andere ontwerper niet erg voor de hand. Aanhangers van Intelligent Design accepteren wel micro-evolutie, dat wil zeggen evolutie binnen de soort. Voor het afwijzen van macro-evolutie, het ontstaan van nieuwe soorten uit voorouders hanteren zij vooral de volgende twee argumenten:

- biologische systemen als de cel of het oog zijn zo complex dat het ondenkbaar is dat dezelfde functie vervuld wordt door systemen die minder complex zijn ('irreducible complexity') en geleidelijk aan ontstaan zijn;

- de fossiele overlevering wijst niet op het geleidelijk ontstaan van soorten en bovendien worden geen overgangsvormen gevonden tussen soorten en tussen hogere taxonomische eenheden.

Op beide argumenten gaan we hieronder in.

## 2. Irreducible complexity

In het 'Wedge Document' worden een aantal fasen onderscheiden om een 'wig' te drijven in de basis van de moderne wetenschap en in evolutie in het bijzonder. In de eerste fase werden een aantal werken gepubliceerd waaronder Phillip Johnson's 'Darwinism on Trial' (Johnson, 1991). De biochemicus Michael Behe publiceerde: 'Darwin's Black Box: The Biochemical Challenge to Evolution' (Behe, 1996).

In dit laatste werk introduceert Behe het begrip '*irreducible complexity*' dat hij als volgt definieert:

*By irreducibly complex I mean a single system composed of several well-matched, interacting parts that contribute to the basic function, wherein the removal of any one of the parts causes the system to effectively cease functioning. An irreducibly complex system cannot be produced directly (that is, by continuously improving the initial function, which continues to work by the same mechanism) by slight, successive modifications of a precursor system, because any precursor to an irreducibly complex system that is missing a part is by definition nonfunctional. An irreducibly complex biological system, if there is such a thing, would be a powerful challenge to Darwinian evolution. (Behe, 1996; p. 39)*

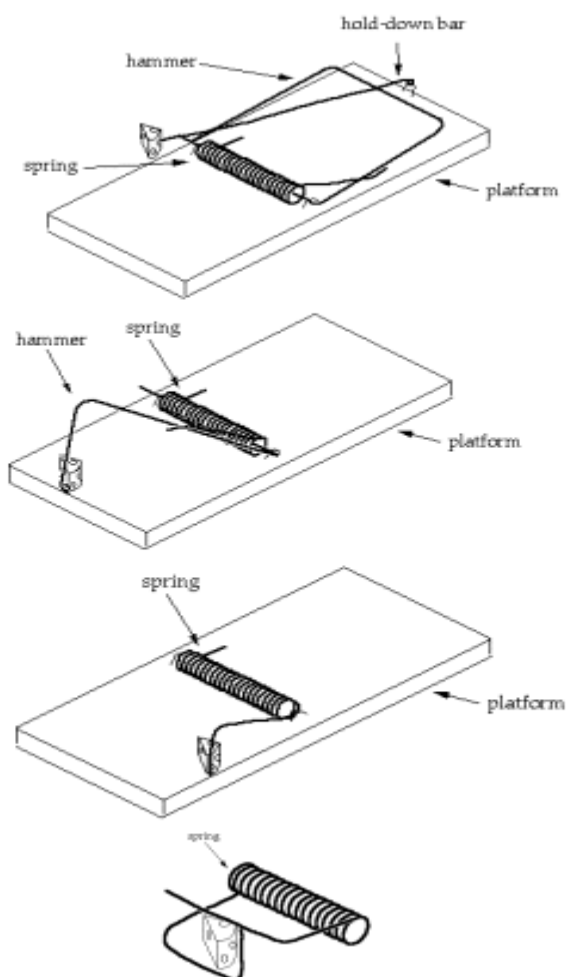
In deze definitie wordt gesteld dat een 'irreducible complex' systeem niet kan functioneren als een of meerdere onderdelen ontbreken. Bij een systeem of orgaan wordt door Behe blijkbaar alleen gekeken naar de functie en organisatie die het *nu* heeft. Maar dat is een onjuiste benadering. Als je uitgaat van een systeem of orgaan (zoals het oog) bij een soort, dan geldt inderdaad dat een missend onderdeel meestal leidt tot afwijkingen. En een hond kan natuurlijk niet zien met bijvoorbeeld een ocellus (oogje) van een *Ciona intestinalis* larve (*Urochordata*). Maar, zoals we bij de bespreking van het oog zullen zien, geeft de biochemische organisatie van ocellus en zusterzellen van deze larven een aanwijzing hoe de evolutie van het oog van gewervelden is verlopen.

Een ander belangrijk punt dat in bovenstaande definitie ontbreekt, is het fundamentele inzicht dat evolutie werkt via en op bestaande onderdelen en systemen. Maar al te vaak hebben deze (proto-)systemen en (proto-)onderdelen van oorsprong een andere functie als de functie die ze later *in samenhang met elkaar* hebben gekregen. Niet de basisfunctie hebben zoals die van het totaalsysteem maakt een onderdeel nog niet functieloos, het is evengoed mogelijk dat het een ander functie had of heeft. Bij de bespreking van het flagellum komen wie hier uitgebreider op terug.

We bespreken achtereenvolgens een aantal van de veel geciteerde voorbeelden en illustraties die Behe geeft om het principe van 'irreducible complexity' te onderbouwen, te weten de muizenval, flagella, bloedstolling, moleculaire evolutie en het oog.

## De muizenval

Michael Behe gebruikt als voorbeeld van ‘irreducible complexity’ de klassieke muizenval (figuur 1, bovenste plaatje). Hij stelt dat een muizenval niet functioneel kan zijn als een of meerdere onderdelen missen *en* daarom wel ontworpen moet zijn door een (intelligente ontwerper). McDonald (2002) liet echter zien dat een functionele muizenval ook gemaakt kan worden met 4, 3, 2 en zelfs 1 onderdeel (aas niet meegerekend). Het zal duidelijk zijn dat niemand meent dat een muizenval vanzelf ontstaan is, maar een muizenval is zeker niet ‘irreducibly



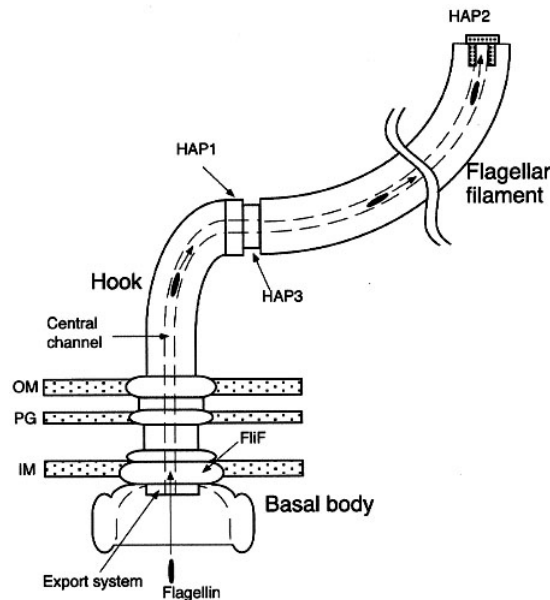
Figuur 1. De muizenval. Naar: McDonald (2002).

Behe's exposé over de muizenval laat zien dat zijn argumentatie niet veel meer is dan het oude 'horlogemaker' argument van de filosoof William Paley (1743-1805). Dit argument is gebaseerd op een onjuiste logische operatie volgens de lijn van de analogie. Deze gaat als volgt: *een horloge is complex EN heeft een maker; het ... (vul in) is complex DUS heeft het ook een maker*. Een klassiek voorbeeld om te illustreren waarom deze analogische methode onjuist is, is het volgende: *bladeren zijn complexe cellulose structuren EN bladeren groeien aan bomen; bankbiljetten zijn complexe cellulose structuren DUS groeien bankbiljetten aan de bomen*. Overigens maakt dit voorbeeld van de muizenval duidelijk dat voorstanders van Intelligent Design vaak een buitengewoon mechanistisch wereldbeeld aanhangen.

Veel van de argumentatie van Intelligent Design voorvechters volgt daarnaast het principe van het argument van het ongelof: 'ik kan me niet voorstellen dat...'. Behe's argumentatie vormt hier geen uitzondering op. Hij zoekt de hiaten in de bestaande kennis op en stelt vervolgens dat deze fenomenen alleen verklaard kunnen worden door een beroep te doen op het bestaan van een 'Ontwerper'. Deze ontwerper wordt door critici wel de 'God van de Gaten' genoemd.

### Flagella

Het flagellum van bacteriën is een voor biologen belangrijk voorbeeld waarmee Behe in presentaties en interviews 'irreducibile complexity' illustreert. Behe stelt dat het niet mogelijk kan zijn (dat wil zeggen, hij kan het zich niet voorstellen ...) dat het flagellum van bacteriën geëvolueerd is, omdat de verschillende onderdelen van het flagellum, los van de functie als onderdeel van het flagellum, geen functie hebben.. Volgens hem moet het flagellum dus volledig functioneel in al zijn onderdelen (fig. 2)



*Figuur 2. Het eubacteriële flagellum. Het flagellum is een roterende motor aangedreven door een ionenpomp en verankerd in de membranen van de bacterie. Het diagram toont de opbouw van het bacteriële flagella filament. OM, buitenste membraan; PG, peptidoglycan laag; IM, binnenste membraan; FLiF, eiwitstructuur met drie ringen door membranen heen; basal body, basis bestaande uit verschillende eiwitstructuren; export system, eiwit export systeem (Naar: Yonekura et al., 2000).*

In het verleden zijn verschillende scenario's bedacht voor de evolutie van het flagellum, waarbij aangetekend moet worden dat de flagella van *Eubacteria* en die van de *Archeabacteria* niet homoloog zijn, en er bij de *Eubacteria* zeker twee verschillende typen flagella structuren onderscheiden worden. Het op dit moment meest geaccepteerde scenario is hieronder beschreven.

Het type III secretie mechanisme (TTSS = Type Three Secretion System) stelt gramnegatieve bacteriën zoals *E. coli* in staat om met filamenten (pathogene) eiwitten in cellen van de gastheer te 'injecteren'. Dit exportsysteem is homoloog aan het exportsysteem dat het (holle) flagellum van de basis naar buiten toe opbouwt. Ook de

eiwitstructuren aan de basis van het flagellum, en het FLiF zijn homoloog aan structuren van het TTSS (Asai et al., 1999; Berry & Armitage, 1999).

Goed denkbaar is dat een ionenpomp gekoppeld raakte aan het TTSS en een efficiëntere secretie van eiwitten mogelijk maakte. De oorspronkelijke functies van beide onderdelen (TTSS en ionenpomp) lagen dus niet in voortbeweging maar in het transport van stoffen.

Met deze verklaring wordt Behe's bewering dat de verschillende onderdelen van de flagel losgekoppeld geen eigen functie kenden, ontkracht. Het is niet moeilijk in te zien dat onder bepaalde omstandigheden beweging een (nog weinig) efficiënte nevenfunctie van dit TTSS met gekoppelde ionenpomp kon worden. Een geleidelijke verlenging, versterking van de filamenten en verbetering van de andere onderdelen is dan nog slechts een kwestie van geleidelijke evolutie. Het gevolg van dit alles is dat het nieuw ontstane systeem (de flagel) een heel andere functie kreeg dan de subsystemen waar het oorspronkelijk uit ontstaan is. Overigens hoeft het een het ander niet uit te sluiten: een aantal bacteriesoorten gebruikt de flagella behalve voor voortbeweging nog steeds voor transport van eiwitten, waarmee dan pathogene stoffen worden overgebracht (*Young et al., 1999*). In dit geval is er dus zeker geen sprake van 'irreducible complexity'. De verschillende onderdelen zijn wel degelijk te herleiden tot op zich zelf staande functionele structuren. Hoe de ontwikkeling precies gegaan is, is natuurlijk een kwestie van (wetenschappelijk verantwoorde) speculatie. Belangrijk is in te zien dat evolutie (zoals al eerder gezegd) werkt op wat voorhanden is, en dat onderdelen van een systeem regelmatig blijken te zijn ontstaan uit al bestaande systemen met een andere functie. Deze (proto)onderdelen waren dus niet functieloos, maar hadden een *andere* functie dan in het nieuwe systeem. Of, in termen van de horlogeanalogie: de radertjes in horloge waren al eerder in gebruik, voor andere zaken dan het meten van de tijd.

### *De Bloedstolling*

Een andere voor Behe belangrijke casus is de bloedstolling, omdat de wetenschap er volgens niet in geslaagd om de evolutie ervan te verklaren. Opnieuw kan Behe het zich niet voorstellen, in dit geval dat de functionele kettingreactie van de bloedstolling ontstaan kan zijn uit verschillende functionele onderdelen. Helaas komt hij nauwelijks met op literatuur gebaseerde argumenten om zijn bewering dat de bloedstolling niet reduceerbaar complex is te onderbouwen.

Evolutie werkt niet met een schone lei maar werkt altijd op wat al bestaat, en volledig functionele systemen zijn geen voorwaarden voor evolutie. Bij de kreeft is de bloedstolling waarschijnlijk ontstaan uit twee stoffen in verschillende delen van het lichaam die bij beschadiging met elkaar in contact komen en een stollingsreactie veroorzaken (*Miller, 1999*). Evolutie werkt onder andere door selectie op dit soort toevalligheden. Chitosan, een koolhydraat uit het exoskelet van kreeften, wordt overigens door het leger van de VS getest als een bestanddeel van verband. Het heeft een bloedstollende en licht antimicrobiële werking als het in contact komt met (rode) bloedcellen. (*Rosenfeld & Kossmann, 2004*).

In 2002 publiceerden Krem en Di Cera een artikel waarin ze stelden dat uitgebreide overeenkomsten tussen de kettingreacties van verschillende organismen, waaronder

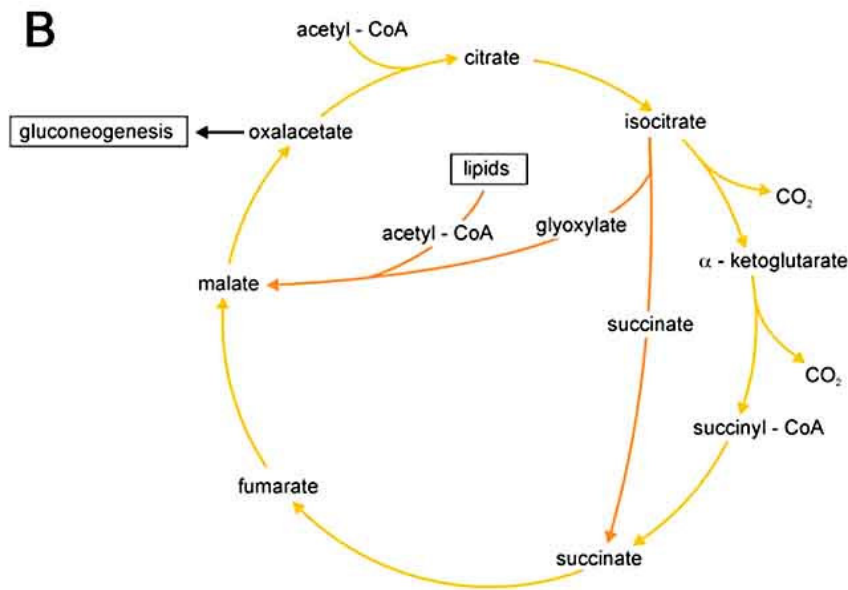
degenkrab, fruitvliegen en mensen, het waarschijnlijk maakt dat deze kettingreacties werden opgebouwd van macromoleculen als enzymen en andere eiwitten (Krem & Di Cera, 2002) Volgens Behe is dit type evolutie niet mogelijk omdat er dan stappen in de evolutie zouden zijn waarop geen selectiedruk bestaat. Dit verraadt Behe's achtergrond als chemicus die slechts systemen ziet met ontbrekende of niet-functionele onderdelen en niet dat die systemen zich *in* organismen bevinden, met verschillende leefomstandigheden en min of meer geschikte adaptaties voor die omstandigheden. Selectie speelt zich af op het niveau van het individu, zodat neutrale adaptaties maar ook (matig) negatieve eigenschappen wel degelijk overerfbaar kunnen zijn, en op een later tijdstip *wel* een functionele rol kunnen gaan spelen

### *Moleculaire evolutie*

Het is niet vreemd dat de chemicus Behe zich ook heeft gebogen over evolutie in de biochemische zin. In *Darwin's Black Box* (Behe, 1996) zegt hij: *'There has never been a meeting, or a book, or a paper on details of the evolution of complex biochemical systems.'* (p. 179)

Iedereen die wel eens een biochemisch boek of vakschrift heeft opengeslagen weet dat dit een loze bewering is. Er gaat bijna geen maand voorbij of er verschijnt een publicatie waarin moleculaire evolutie een hoofdrol speelt. Een korte zoektocht bij de Pubmed search engine van de U.S. National Library of Medicine leverde in juli 2006 23827 hits op voor de zoektermen 'molecular evolution' en 4382 hits voor 'biochemical evolution'. Moeten we nu concluderen dat de chemicus Behe op zijn eigen vakgebied slecht geïnformeerd is? Zeker niet, want Behe wist heel goed hoe hij zijn zoektocht door de chemische literatuur moest houden om helemaal niets te vinden. Door alleen in de index van boeken te kijken mis je van alles dat wel in deze boeken staat en zeker referenties naar niet chemische zaken als evolutie. Als voorbeeld kan dienen het boek *'Biochemistry'* van Frank B. Armstrong (1989), dat in Behe's lijst van evolutie negerende boeken voorkomt. Het is helemaal juist dat in de index geen enkele verwijzing naar evolutie voorkomt, maar een blik in de inhoudsopgave laat bij hoofdstuk 8 een sectie met de naam 'Biochemical Evolution' zien

Er is meer waar voorstanders van Intelligent Design het liever niet over hebben, zoals de citroenzuurcyclus. Deze wordt door Behe niet eens genoemd, terwijl dit toch een heel complex systeem van biochemische reacties is. Dat hij die niet noemt is niet zonder reden, omdat de citroenzuurcyclus een model voorbeeld is van hoe een complex systeem kan ontstaan uit andere, eenvoudiger systemen. Er zijn dan ook verschillende 'shortcuts' in het systeem, zoals de 'glyoxalate shunt' bij de tuberculosebacterie *Mycobacteria tuberculosis*, waarbij isocitraat onder invloed van het enzym isocitraatlyase wordt opgesplitst in succinaat en glyoxalaat. Glyoxalaat en acetyl coenzym A vormen dan samen malaat dat verderop in de citroenzuur cyclus wordt verwerkt (figuur 3) (Ulrichs & Kaufman, 2002).



Figuur 3. De citroenzuurcyclus (Ullrich & Kaufman, 2002).

Andere organismen hebben een onvolledige citroenzuurcyclus, zoals de Antarctische Archaeobacterie *Methanococcoides burtonii* (Goodchild et al., 2004).

Vrijwel gelijktijdig met de publicatie van Behe's boek werd overigens een studie gepubliceerd waarin aannemelijk gemaakt werd dat de citroenzuurcyclus een zodanige succesvolle adaptatie is omdat het van de onderzochte alternatieve systemen het kleinste aantal stappen met de meeste opbrengst combineert (Melendez-Hevia et al., 1996). Een duidelijk voorbeeld van onderzoek naar evolutie van complexe moleculaire systemen.

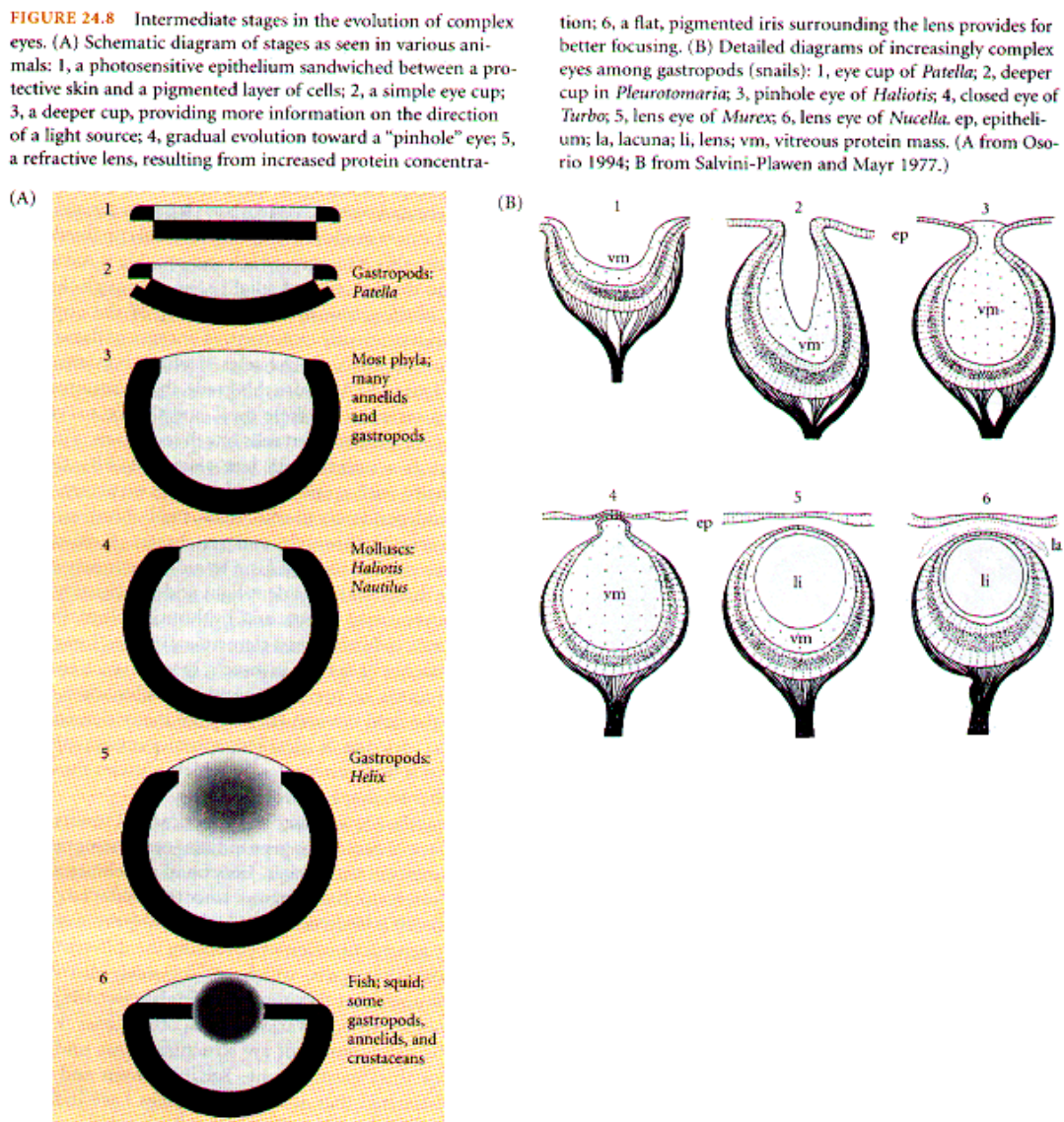
Blijkbaar probeert Michael Behe zijn voorbeelden even zorgvuldig te kiezen als te negeren. Het voorbeeld van de citroenzuurcyclus illustreert dat creationisten en Intelligent Design voorstanders veelvuldig gebruik maken van de 'grabbelton methode'. Er wordt dus niet alleen gezocht naar (vermeende) hiaten in onze huidige kennis, maar ook naar voorbeelden die passen bij de eigen opvatting, terwijl wat onwelgevallig of in tegenspraak is stelselmatig wordt genegeerd.

### *Het Oog*

Michael Behe en de meeste voorstanders van Intelligent Design gebruiken het klassieke voorbeeld van de complexiteit van het oog als bewijs tegen evolutie maar heel spaarzaam, Behe noemt het dan ook maar kort. Sinds het argument dat een oog niet kan evolueren door computersimulaties en vergelijkend morfologische onderzoek naar onder meer het oog van mollusken volledig ontkracht is, geeft het voor een theorie die wetenschappelijk pretendeert te zijn natuurlijk geen pas hier teveel aandacht aan te schenken. Maar de complexiteit van het oog wordt nog steeds veel genoemd op websites en in christelijke bladen. De evolutie van het oog is een goed onderzocht fenomeen. Al in Darwin's tijd werd het oog naar voren gebracht als bewijs tegen evolutie. Darwin zelf wordt door Creationisten en voorstanders van Intelligent Design regelmatig als volgt geciteerd: de evolutie van het oog "(..) seems, I freely confess, absurd to the highest degree (..)" (Darwin 1858, p. 285). Het is jammer dat de

drie en een halve pagina daarna vervolgens overgeslagen wordt, want daarin geeft Darwin een uitgebreide uitleg hoe het had kunnen gebeuren. Hij baseerde zich hierbij op wat op dat moment bekend was van lichtreceptoren en typen ogen bij verschillende diersoorten. Het is duidelijk dat op verschillende momenten in de evolutie bij verschillende organismen de ontwikkeling van een orgaan als een oog functioneel was. En er bestaan wel degelijk allerlei vormen van lichtreceptoren wel of niet in combinatie met een lens en andere onderdelen.

De evolutie van het oog zoals valt af te leiden uit de variatie bij soorten slakken wordt in figuur 3 rechts geïllustreerd. Links in figuur 3 een schematische voorstelling van een aantal type ogen.



Figuur 4. Tussenstadia in de evolutie van het oog (Futuyma, 1998).



De in de inleiding genoemde larve van *Ciona intestinalis* heeft naast de ocelli (oogjes) otolithen, orgaantjes die waarschijnlijk (veranderingen) in het aardmagnetisch veld waarnemen. In deze otolithen, maar ook in de palpen en de ocellus komt het zgn.  $\beta\gamma$ -crystalline gen tot uitdrukking. Dit gen is vrijwel identiek aan het gen bij gewervelden dat de eiwitten produceert die essentieel zijn voor de lensvorming. Volgens Shimeld et al. (2005) is bij het ontstaan van de lens bij gewervelde dieren gebruikt gemaakt van al bestaande eiwitten (de  $\beta\gamma$ -crystalline groep) die oorspronkelijk heel andere functies had. Immers *Ciona* heeft geen lens en deze eiwitten komen bij gewervelden behalve in de lens onder ander voor in het netvlies maar ook in hart en testes. Deze samenvoeging van elementen met verschillende functies om een geheel nieuw orgaan te vormen met een geheel nieuwe functie is opnieuw een illustratie van hoe op basis van bestaande systemen een nieuw systeem met emergente eigenschappen kan zijn ontstaan. (Shimeld et al., 2005).

Michael Behe introduceerde het begrip 'irreducible complexity' als een hoeksteen van Intelligent Design. Dit begrip is duidelijk een reactie op de complexiteitstheorie, waarin onder andere gesteld wordt dat een voldoende complex systeem uit zichzelf en onvermijdelijk nieuwe (emergente) eigenschappen zal krijgen. Deze emergente eigenschappen komen voort uit de interactie tussen de onderdelen van het systeem, maar de onderdelen vertonen zelf deze eigenschappen niet. Het inzicht dat vanuit een complex systeem emergente eigenschappen kunnen voortkomen ontbreekt volledig in Behe's 'irreducible complexity'. Voor Behe is het kenmerk van een niet reduceerbaar complex systeem nu juist dat het niet uit haar onderdelen ontstaan kán zijn. De complexiteitstheorie maakt niet alleen aannemelijk dat dergelijke complexe systemen ontstaan kunnen zijn, maar ook dat deze systemen meer dan de som van haar onderdelen zullen zijn (Kaufman, 1995; Van den Noort, 1993; Goodwin, 1994).

Hierboven hebben we een paar van de meest geciteerde voorbeelden van de door Behe als 'irreducibly complex' gekarakteriseerde systemen, tegen het licht gehouden en gezien dat deze wel degelijk te herleiden zijn tot andere min of meer functionele eenheden, of als bijproduct van andere functionele aanpassingen ontstaan zijn. Belangrijk hierbij is in het oog te houden dat de functie van een systeem niets zegt over de oorspronkelijke functie van de onderdelen, die heel goed een heel andere functie kunnen hebben of hebben gehad. Dit kenmerk van complexe systemen, wordt door voorstanders van Intelligent Design volledig genegeerd. Ironisch genoeg worden hierdoor complexe systemen tot een eenvoudig mechaniek gereduceerd, met een enkele basisfunctie, waarvan het ondenkbaar is dat de onderdelen ooit een andere functie hadden.

### **3. De fossiele overlevering**

Darwin's evolutietheorie stelt dat een soort door natuurlijke selectie uit voorouders ontstaat. Op grond daarvan mogen we veronderstellen dat een nieuw soort via overgangsvormen met zijn voorouders is verbonden, en dat we die overgangsvormen terugvinden in de fossiele overlevering. Overgangsvormen worden echter maar incidenteel gevonden. Evolutiebiologen schrijven het ontbreken van overgangsvormen tussen soorten of tussen hogere taxonomische eenheden toe aan de gebrekkige fossiele overlevering. Met name als overgangsvormen tussen hogere

taxonomische eenheden ontbreken wordt gesproken over ‘missing links’<sup>1</sup>. Sommige evolutiebiologen zien hier aanleiding in om, net als aanhangers van Intelligent Design, een onderscheid te maken tussen micro-evolutie (evolutie binnen de soort) en macro-evolutie (evolutie tussen soorten en hogere taxonomische eenheden), en zien natuurlijke selectie dan als onvoldoende verklaring voor macro-evolutie. De meeste evolutiebiologen wensen geen onderscheid tussen micro- en macro-evolutie te maken. Als soorten uit voorouders ontstaan, kunnen we ook verwachten dat complexere organismen zich uit eenvoudiger organismen ontwikkeld zouden hebben. In de fossiele overlevering zouden we dus eerste eenvoudiger organismen moeten aantreffen en daarna pas organismen met een complex bouwplan. De fossiele overlevering is daar maar gedeeltelijk mee in overeenstemming.

Achtereenvolgens bespreken we nu de volgende vragen:

- Moeten we een onderscheid te maken tussen macro- en micro-evolutie?
- Komen complexe soorten in de fossiele overlevering later voor dan eenvoudige?
- Wijst de fossiele overlevering op een geleidelijk ontstaan van soorten?
- In hoeverre is het ontbreken van overgangsvormen toe te schrijven aan gebrekkige fossiele overlevering?

*Moeten we een onderscheid te maken tussen macro- en micro-evolutie?*

Veel evolutiebiologen wijzen een onderscheid tussen macro – en micro-evolutie af met als argument dat het soort nu eenmaal de eenheid van evolutie is en hogere taxonomische eenheden alleen gehanteerd worden om de mate van verwantschap tussen soorten uit te drukken. Het kernpunt hierbij is niet of alle soorten door natuurlijke selectie zijn ontstaan, zoals sommige evolutiebiologen vinden. In wezen hebben we hier met een probleem te maken dat we als een artefact kunnen zien van de spelregels die we hanteren om taxonomie te bedrijven.

Volgens de regels van de taxonomie behoort ieder soort tot een fylum en als een soort gevonden wordt dat niet in de bestaande fylla past, wordt een nieuw fylum geïntroduceerd. Een nieuw soort kan dus tot een nieuw fylum gerekend worden als taxonomen van mening zijn dat het nieuwe soort niet binnen de bekende fylla past. Een fylum is dus een bedenksel van taxonomen en geen natuurlijke eenheid.

Een voorbeeld. De Cambrische chordaat *Pikia* lijkt erg op de huidige lancetvis (*Amphioxus*); beide zijn in feite een worm met een notochord. Hoewel wormen met een notochord via een beperkt aantal overgangsvormen uit wormen zonder notochord kunnen zijn ontstaan, maken taxonomen een scherp onderscheid tussen chordaten en niet-chordaten (Gashlick z.j., p. 14). Het hebben van een ruggegraat (chorda) is het kenmerk dat chordaten van niet-chordaten onderscheidt. De vraag is echter of als de chordaten zich nadien niet veel verder hadden ontwikkeld taxonomen *Pikia* niet toch als een worm zouden hebben beschreven.

De conclusie moet dan ook zijn dat het onderscheid tussen micro- en macro-evolutie berust op het onzorgvuldig hanteren van de regels van de taxonomie. Nogmaals, daarmee is niet gezegd dat alle soorten door natuurlijke selectie zijn ontstaan. Bij de evolutie van de eukaryote cel en van meercellige organismen, waarbij de complexiteit sprongsgewijs is toegenomen, is niet goed denkbaar hoe dat door natuurlijke selectie zou kunnen zijn verlopen.

---

<sup>1</sup> We willen er op wijzen dat een zogenaamde ‘missing link’ niet zonder meer een voorouder in genetische zin hoeft te zijn. Van fossielen kan dat niet worden vastgesteld. Om die reden spreken evolutiebiologen over soorten met intermediaire kenmerken in plaats van over intermediaire soorten.

Hoe begrijpelijk het ook is dat aanhangers van Intelligent Design micro- en macro-evolutie van elkaar onderscheiden, zij maken daarbij in feite foutief gebruik van de regels van de taxonomie.

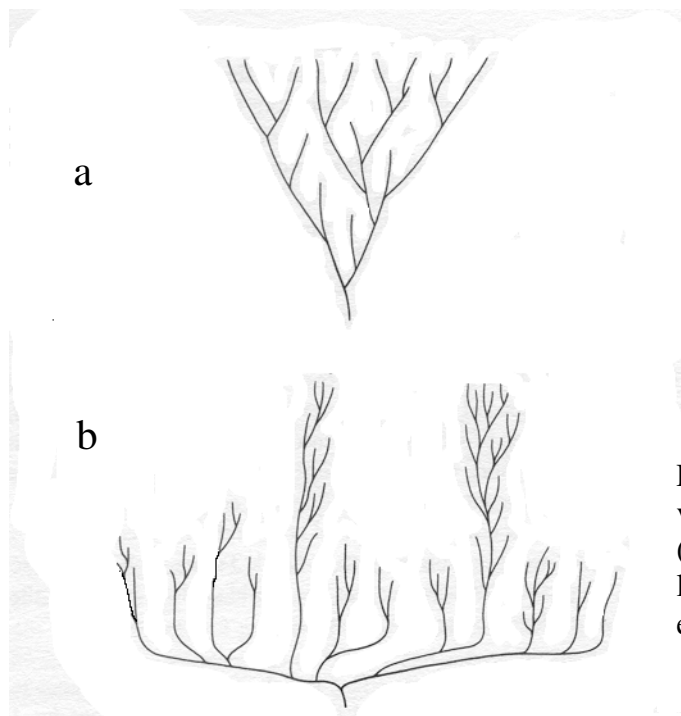
*Komen complexe soorten in de fossiele overlevering later voor dan eenvoudige?*

Een voorspelling die op grond van Darwin's evolutietheorie kan worden gedaan is dat complexere soorten later zullen verschijnen dan minder complexe soorten. Het traditionele beeld is dat in eencelligen en meercelligen zonder skelet voor het Cambrium zijn ontstaan en dat in het Cambrium de eerste organismen met een skelet ontstonden. Vervolgens ontstonden in het Siluur de eerste primitieve vissen, en daarna achtereenvolgens de amfibieën, reptielen, zoogdieren, vogels, en tot slot de mens. Dit stereotiepe beeld van de ontwikkeling van het leven, waarbij de complexiteit toeneemt en de mens als sluitstuk van de evolutie wordt gezien, is inmiddels aanzienlijk bijgesteld door vondsten van fossiele fauna's in het Cambrium. Deze fauna's worden aangeduid als de Cambrische explosie.

De meest bekende van deze fauna's is de fauna uit de Burgess Shale, uit het Midden-Cambrium van Canada. Daarin werden grote aantallen fossielen gevonden van soorten die tot op dat moment volledig onbekend waren. De fossiele dieren waren uitzonderlijk goed bewaard, omdat ook weke delen waren behouden. Paleontologen herkenden in die fossielen niet alleen de bouwplannen van de meeste nu nog voorkomende fylla, maar ook bouwplannen die sindsdien niet meer voorkomen. De fauna uit de Burgess Shale stelde paleontologen voor een groot probleem. Uit welke voorouders zijn deze soorten nu ontstaan en waarom is er sprake van een uitbarsting van soorten? Aanvankelijk richtte de aandacht zich vooral op mogelijke voorouders in het Boven-Cambrium en het Pre-Cambrium, maar die werden maar sporadisch gevonden. Voor Gould was dat aanleiding om een heel ander beeld van de ontwikkeling van het leven te presenteren. Volgens hem wees de fauna uit de Burgess Shale er op dat na het Cambrium de evolutie zich vooral voltrok door differentiatie van een beperkt aantal bestaande loten aan de stamboom van het leven, en dat Darwin's beeld van evolutie als een proces met steeds verdergaande differentiatie niet langer houdbaar is (Gould, 1990) (zie figuur 5).

Soortgelijke fauna's zijn nadien ook gevonden in Groenland en China. Inmiddels is de aandacht is echter verschoven naar het vinden van een verklaring voor het ontstaan van veel nieuwe soorten in korte tijd. Een verklaring is dat na een ijstijd aan het einde van het Pre-Cambrium het percentage zuurstof in de dampkring voor het eerst op een niveau kwam dat vergelijkbaar is met het huidige niveau, waardoor meer energie kan worden omgezet. (Lane, 2002).

De Cambrische explosie is uiteraard door aanhangers van Intelligent Design aangeprezen om hun opvatting te onderbouwen. Wells (2000) betoogt dat de Cambrische explosie niet verklaard kan worden door het geleidelijk ontstaan van nieuwe soorten uit gemeenschappelijke voorouders, omdat er in het Pre-Cambrium te weinig voorouders zijn gevonden en de tijd daarvoor (10 miljoen jaar) in het Onder-Cambrium te kort is. Bovendien betoogt hij dat volgens de evolutietheorie hogere taxonomische eenheden pas na verloop van tijd ontstaan, terwijl in de Cambrische fauna's de meeste van de nu voorkomende fylla al aanwezig zijn. We hebben al gezien dat hij op dit punt onzorgvuldig met de regels van de taxonomie omgaat.



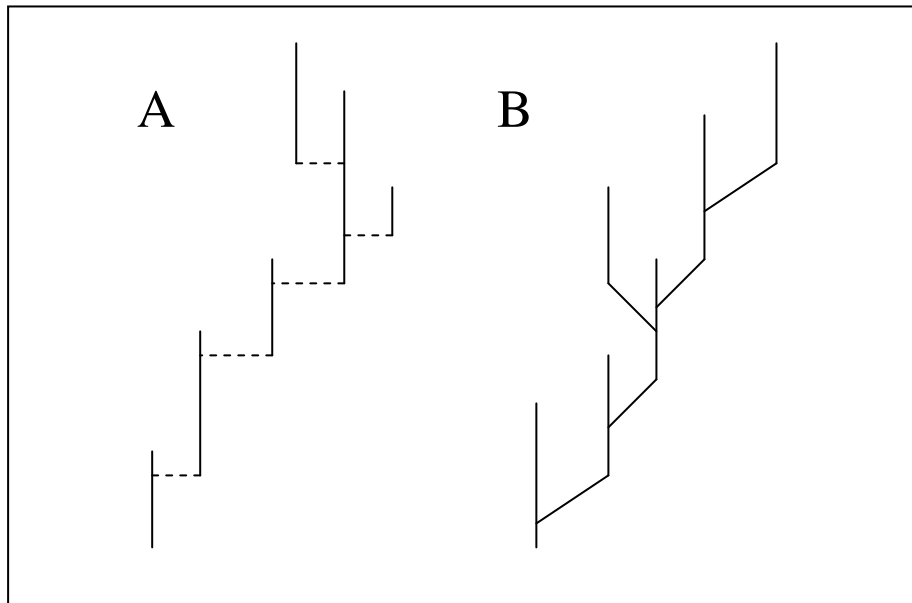
Figuur 5. Traditionele weergave van de ontwikkeling van het leven (a), en de ontwikkeling van het leven op basis van de Cambrische explosie (b). Naar Gould (1990).

Gashlick (z.j.) zet in zijn replek op Wells uiteen dat de Cambrische explosie geen enkelvoudige gebeurtenis was, maar zich voltrok in een periode van 15-20 miljoen jaar, waarbij de latere fauna's duidelijk meer divers zijn dan de eerste. Bovendien zijn uit het begin van het Cambrium enkele nog primitievere fauna's gevonden die bestaan uit organismen die tot phylla bohoren die nu niet meer voorkomen (Gould, 1990). Verder zijn in China enkele Cnidaria en Arthropoda gevonden die 20 miljoen jaar ouder zijn. In het Pre-Cambrium zijn sponzen gevonden en sporen die wijzen op wormachtige Metazoa, 60 miljoen jaar voor de Cambrische explosie. De fauna uit de Burgess Shale laat zich dus wel degelijk met voorouders verbinden.

Ondanks pogingen van Gashlick om duidelijk te maken dat we, als we het over de Cambrische explosie hebben, het begrip explosie rekkelijk moeten opvatten, dan nog blijft de vraag of de evolutie van al deze nieuwe soorten wel zo snel kon verlopen. Op het punt van de snelheid van evolutie komen we terug als we de vraag beantwoorden of de fossiele overlevering wijst op een geleidelijk aan ontstaan van soorten.

*Wijst de fossiele overlevering op een geleidelijk ontstaan van soorten?*

Gould en Eldredge hebben er al in de 70-er jaren op gewezen dat de meeste soorten lang constant blijven en dat nieuwe soorten steeds plotseling verschijnen. Zij noemen dat verschijnsel 'punctuated equilibrium' (figuur 6). Aanvankelijk presenteren zij 'punctuated equilibrium' als niet-Darwinistische evolutie, omdat zij zich wilden afzetten tegen Darwin's opvatting dat evolutie langzaam en in kleine stappen verloopt (Gould & Eldredge, 1993). In feite stellen zij dus niet evolutie door natuurlijke selectie ter discussie, maar de snelheid waarmee nieuwe soorten kunnen ontstaan. Begrijpelijkerwijs hebben de aanhangers van Intelligent Design nadien het plotseling verschijnen van nieuwe soorten dankbaar aangegrepen (Miller, 1999). Zij beroepen zich op de autoriteit van Gould en beweren met recht dat de fossiele overlevering niet op een geleidelijk ontstaan van nieuwe soorten wijst.

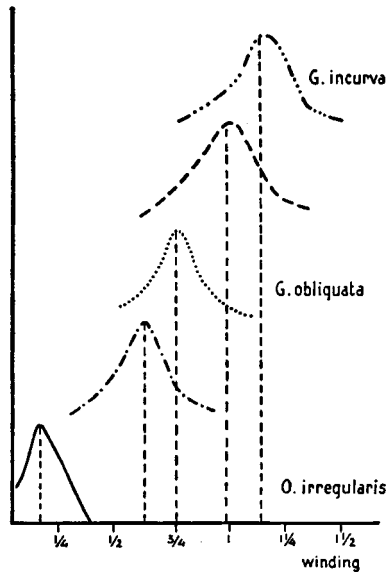


Figuur 6. Volgens de opvatting van Darwin zouden nieuwe soorten geleidelijk ontstaan (B). De fossiele overlevering laat echter zien dat veelal sprake is van een 'punctuated equilibrium', waarbij nieuwe soorten plotseling verschijnen (A).

Sindsdien is meer bekend over de snelheid waarmee evolutie verloopt of kan verlopen. Zo deden Reznick et al. (1997) 11 jaar lang veldonderzoek naar de snelheid waarmee natuurlijke selectie in een populatie guppies verloopt. Zij concludeerden daaruit dat de genetische verandering 10.000 tot 10.000.000 maal sneller verliep dan in een aantal voorbeelden van snelle evolutie uit de fossiele overlevering. Onderzoek laat dus zien dat evolutie snel kan verlopen.

Ondanks dat geconcludeerd moet worden dat de evolutie van nieuwe soorten kennelijk veel sneller moet zijn verlopen dan was verondersteld, en we dus weinig overgangsvormen zouden moeten verwachten zijn toch overgangsvormen gevonden. Een klassiek, zij het niet zo'n aansprekend voorbeeld in de overgang van het genus *Ostrea* naar het genus *Gryphea*, waarvan een volledige reeks overgangsvormen is gevonden (figuur 7). Maar er zijn ook spectaculairder voorbeelden, zoals de evolutie van de olifant. Daarnaast zijn onder meer overgangsvormen bekend tussen de vissen en de amfibieën, en tussen de reptielen en vogels. De laatste twee zijn klassieke voorbeelden van 'missing links'.

Momenteel komen twee soorten olifanten voor, de Afrikaanse olifant (*Loxodonta africana*) en de Indische olifant (*Elephas maximus*). De gebieden waarin de twee soorten voorkomen zijn geografisch van elkaar gescheiden. Tot ongeveer 8.000 jaar geleden leefde naast deze twee soorten olifanten ook de mammoet. Volgens aanhangers van Intelligent Design zouden deze drie soorten geen overgangsvormen moeten kennen en geen gemeenschappelijke voorouder. De evolutie van de olifant is echter goed gedocumenteerd en laat anders zien (Miller, 1999). De huidige olifanten en de mammoet zijn terug te voeren tot een gemeenschappelijke voorouder (*Primelephas*) die in het Mioceen leefde (6 miljoen jaar geleden). Van deze vier genera, *Loxodonta*, *Elephas*, *Mammuthus* en *Primelephas* samen zijn 22 soorten gevonden. De rijke fossiele overlevering wijst er op dat evolutie van de olifant aanzienlijk aannemelijker is dan schepping op basis van voortschrijdend inzicht.



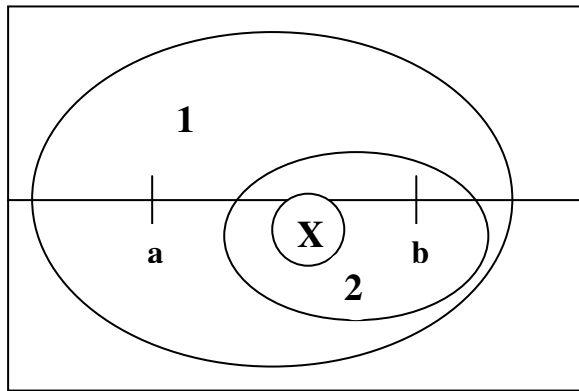
Figuur 7. Ontwikkelingsreeks van *Ostrea irregularis* naar *Gryphea incurva*. Weergegeven is de buiging van de umbo; de buiging verandert van bijna 0,25 tot 1,25 winding. Uit: Brouwer (1959).

De klassieke overgangsvorm is *Archaeopteryx*, een overgangsvorm tussen dinosauriërs en vogels. Aanhangers van intelligent design beweren dat *Archaeopteryx* waarschijnlijk niet de voorouder van de moderne vogels is en dus geen overgangsvorm is (Wells, 2000). Natuurlijk hebben zij gelijk dat niet aangetoond kan worden dat de recente vogels feitelijk uit *Archaeopteryx* zijn ontstaan. Paleontologen claimen dat echter ook niet, maar wel dat *Archaeopteryx* over intermediaire kenmerken beschikt (Gishlick, z.j.).

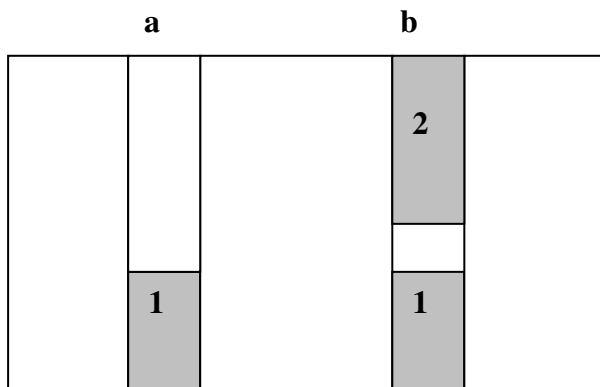
Een recent voorbeeld van een overgangsvorm is *Tiktaalik roseae* uit het Boven-Devoon, een soort met intermediaire kenmerken tussen de Devonische vissen en de amfibieën, gevonden in Canada (Daeschler et al., 2006; Shubin et al., 2006).

*In hoeverre is het ontbreken van overgangsvormen toe te schrijven aan gebrekkige fossiele overlevering?*

In het voorafgaande, bij de bespreking van 'punctuated equilibrium' hebben we al gezien dat nieuwe soorten snel kunnen ontstaan. Als soorten echter snel ontstaan, kunnen we ook verwachten dat maar weinig overgangsvormen hebben geleefd, zodat de kans dat ze als fossiel worden teruggevonden heel klein is. Naast het feit dat soorten kennelijk snel kunnen ontstaan, is er nog een andere biologische oorzaak voor het kleine aantal overgangsvormen. Als een soort uit een ander soort ontstaat, kunnen we verwachten dat het tweede soort niet overal ontstaat waar het eerste soort voorkomt. Juist omdat soorten snel kunnen ontstaan, mogen we verwachten dat overgangsvormen niet of maar beperkt migreren uit het gebied waar zij zijn ontstaan. Dat leidt er toe dat overgangsvormen maar gedurende korte tijd en in een klein gebied leven; de kans dat ze daarna als fossiel worden gevonden is dan nog maar klein. We illustreren dat met figuur xx.. In figuur 8A is het gebied aangegeven waarin de soorten 1 en 2 voorkomen. Met X is het oorsprongsgebied aangegeven waar soort 2 uit soort 1 is ontstaan. Als nu in het hele gebied alle organismen die er hebben geleefd zouden zijn gefossiliseerd, dan zullen in de gesteenteprofielen op de vindplaatsen a en b geen overgangsvormen van soort 1 naar soort 2 worden gevonden (figuur 8B). In profiel b zullen we tussen soort 1 en 2 in principe dan een hiaat vinden.



A



B

Figuur 8. Op locatie X is soort 2 uit soort 1 ontstaan (A). Doordat overgangsvormen tussen soort 1 en 2 zich niet verspreid hebben, worden in vindplaats b geen overgangsvormen tussen soort 1 en 2 gevonden. Doordat ook de verspreiding van soort 2 beperkt was wordt in vindplaats a alleen soort 1 gevonden (B).

Snelheid van evolutie en de beperkte verspreiding van overgangsvormen leiden er toe dat er niet veel exemplaren met overgangskenmerken hebben geleefd. Vervolgens leiden de volgende drie oorzaken er toe dat de kans klein dat er exemplaren van het kleine aantal exemplaren met overgangskenmerken in de fossiele overlevering terecht komen.

1. De meeste organismen die sterven worden niet gefossiliseerd doordat ze niet worden afgedekt en in de loop van de tijd vergaan. Skeletten fossiliseren gemakkelijker dan weke delen, zodat de kans dat dieren met een skelet bewaard blijven groter is dan van dieren zonder skelet. Zelfs nadat dode organismen zijn afgedekt, ze nog worden weggespoeld.
2. Een groot deel van de gesteenten waarin fossielen zitten worden bij gebergtevorming door hoge druk en temperatuur omgevormd tot metamorfe gesteenten, of worden opgesmolten. Van de fossielen blijft daarbij niets over. De kans dat fossielen in oudere gesteenten behouden zijn is aanzienlijk kleiner dan in jonge gesteenten, omdat in oude gesteenten de kans groter is dat ze aan hoge druk en temperatuur zijn blootgesteld.
3. Van alle fossielen die behouden zijn wordt maar een heel klein deel gevonden, doordat oudere aardlagen maar op een beperkt aantal plaatsen aan de oppervlakte komen en worden onderzocht, of worden aangeboord en onderzocht.

De conclusie is dat de kans dat fossielen gevonden worden van het kleine aantal organismen met overgangskenmerken dat heeft geleefd, maar heel klein is. Het is dan ook verbazingwekkend dat er nog overgangsvormen zijn gevonden. En juist het feit dat overgangsvormen zijn gevonden maakt het niet aannemelijk dat soorten door Intelligent Design zijn ontstaan.

## Conclusie

In het voorafgaande hebben we de door aanhangers van Intelligent Design gepresenteerde argumentatie inhoudelijk gewogen. Dat mag ook omdat Intelligent Design pretendeert een wetenschappelijk alternatief voor evolutietheorie te bieden.

De opgevoerde argumentatie ten aanzien van 'irreducible complexity' laat zien dat de argumentatie van auteurs als Johnson (1991) en Behe (1996) er in feite op neer komt dat ze zich niet kunnen voorstellen dat complexe systemen door evolutie kunnen zijn ontstaan. Daarbij gaan zij er aan voorbij dat in de evolutie altijd gebruik gemaakt wordt van materiaal dat er al is; dat wil zeggen dat uit componenten die aanvankelijk een andere functie hebben een complex systeem kan ontstaan met emergente kenmerken. Daarnaast valt op dat genoemde auteurs wel erg selectief gebruik maken van literatuur.

Ten aanzien van het probleem van de zogenaamde 'missing links' laat de fossiele overlevering zien dat, ondanks dat veel vormen met intermediaire kenmerken niet gevonden zijn, alleen al het feit dát ze gevonden zijn laat zien dat evolutie door 'intelligent design' niet erg aannemelijk is. Bovendien kan er een goede verklaring voor het fragmentarische karakter van de fossiele overlevering worden gegeven.

De conclusie is dan ook dat de wetenschappelijke argumentatie die aanhangers van Intelligent Design opvoeren betrekkelijk gemakkelijk met ouder en recent wetenschappelijk onderzoek kan worden weerlegd. Daar komt bij dat de wijze waarop zij hun argumentatie opbouwen niet in overeenstemming is met de wijze waarop een wetenschappelijke discussie wordt gevoerd. Auteurs als Behe (1996) en Wells (2000) maken wel erg selectief gebruik van wetenschappelijke literatuur. Zij lijken er ook niet op uit te zijn om een echt alternatief te bieden, maar om de evolutietheorie te falsifiëren. In feite geven zij slechts een referentie naar een 'ontwerper'. Dat is alles.

Er is nog een ander argument om het wetenschappelijke gehalte van Intelligent Design in twijfel te trekken. Zowel evolutiebiologen (Mayr, 1997) als theologen (Haught, 2003) wijzen er op dat voorkomen moet worden dat wetenschap en levensovertuiging vermengd worden. Wetenschap moet geen uitspraken doen op metafysisch gebied en kan anderzijds ook niet accepteren dat andere argumenten dan materialistische in onderzoek een rol spelen. Toch is dat precies wat Intelligent Design met zijn verwijzing naar een ontwerper doet.

De Wedge Strategie (Discovery Institute, 1999) laat onomwonden zien dat Intelligent Design is ook nooit bedoeld geweest als een wetenschappelijke theorie, alle juridische procedures en publicitaire uitlatingen ten spijt. Het vormt slechts een onderdeel van een lange termijn strategie 'to defeat scientific materialism' en om de huidige materialistische wetenschap om te vormen tot een wetenschap die op christelijke beginselen is geënt.

## Literatuur

Armstrong, F.B. (1989). *Biochemistry*. Oxford University Press.



Asai Y., Kawagishi I., Sockett R.E. & Homma, M. (1999). Hybrid motor with H(+)- and Na(+)-driven components can rotate *Vibrio* polar flagella by using sodium ions. *J. Bacteriol.*, 181, 6332-8.

Behe, M.J.(1996). *Darwin's black Box: The Biochemical Challenge to Evolution*. New York: The Free Press.

Berry R.M. & Armitage, J.P. (1999). The bacterial flagella motor. *Adv. Microb. Physiology*, 41, 291-337.

Brouwer, A. (1959). *Algemene Paleontologie*. Zeist: Uitgeversmaatschappij W.de Haan N.V.

Daeschler, E.B., Shubin, N.H. & Jenkins Jr., F.A.,(2006). A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*, 440, 7085, 757-763.

*Darwin, C. (1859). The Origin of Species*. London: Murray.

Dekker, C., Meester, R. & Van Woudenberg, R. (Red.).(2005). *Schitterend ongeluk of sporen van ontwerp? Over toeval en doelgerichtheid in de evolutie*. Baarn: Uitgeverij Ten Have

Discovery Institute (1999). *The 'Wedge Document': 'So What?'*. Seattle: Discovery Institute. [www.discovery.org](http://www.discovery.org).

Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary Biology* (3rd edition). Sinauer Associates, Inc., pp. 681-85

Gashlick, A.D. (z.j.). *Icons of Evolution? Why Much of What Jonathan Wells Writes about Evolution is Wrong*. National Center for Science Education.

Gould, S.J. (1990). *Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History*. London: Vintage.

Gould, S.J. & Eldridge, N. (1993). Punctuated Equilibrium Comes of Age. *Nature*, 366, 223-227.

Goodchild, A., Rafter, M., Saunders N.F., Guilhaus M., Cavicchioli, R.(2004). Biology of the cold adapted archaeon, *Methanococcoides burtonii* determined by proteomics using liquid chromatography-tandem mass spectrometry . *J. Proteome Res.*, 3(6):1164-76

Goodwin B. (1994). *How The Leopard Changed Its Spots; The Evolution of Complexity*. New York: Charles Scribner's Sons.

Haught, J.F. (2003). *Deeper than Darwin. The prospect for Religion in the Age of Evolution*. Cambridge MA: Westview Press.

Johnson, P.E. (1991). *Darwin on Trial*. Washington D.C.: Regnery Gateway.

- Kauffman S. (1995). *At Home in the Universe; The Search for Laws of Self-Organization and Complexity*. London: Penguin Books
- Krem, M.M. & Di Cera, E. (2002). Evolution of enzyme cascades from embryonic development to blood coagulation. *Trends in Biochemical Sciences* 27 (2), 67-74.
- Lane, N. (2002). *Oxygen. The molecule that made the World*. New York: Oxford University Press.
- Mayr, E.(1997). *This is Biology. The Science of the Living World*. Cambridge MA: The Bellknap Press.
- McDonald J. H. (2002). A Reducibly Complex Mousetrap. <http://udel.edu/~mcdonald/mousetrap.html>
- Melendez-Hevia E, Waddell T.G. & Cascante M. (1996). The puzzle of the Krebs citric acid cycle: assembling the pieces of chemically feasible reactions, and opportunism in the design of metabolic pathways during evolution. [\*Journ. Molec. Evolution.\* 43\(3\), 293-303.](#)
- Miller, K.R. (1999). *Finding Darwin's God. A Scientist's Search for Common Ground Between God and Evolution*. New York: HarperCollins Publishers Inc.
- Reznick, D.N., Shaw, F.N., Rodd, F.H. & Shaw, R.G. (1997). Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science*, 275, 1934-1936.
- [Rosenfeld, J.V. & Mossman, Th. \(2004\). \*New haemostatic agents, blood substitutes and the implications for military medicine.\* \*Health\* 5 \(2\), 59-63](#)
- Shimeld, S. M. et al. ( 2005). Urochordate  $\beta\gamma$ -crystallin and the evolutionary origin of the vertebrate eye lens. *Current Biology*, 15: 1684-1689.
- Shubin, N.H., Daeschler, E.B. & Jenkins Jr, F.A. (2006). The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. *Nature*, 440, 7085, 764-771.
- Ulrich T. & Kaufmann S.H.E. (2002). Microbial Persistence and immunity *Frontiers of Bioscience* 7, 458-469.
- Wells, J. (2000). *Icons of Evolution. Science or Myth? Why much of what we teach about evolution is wrong*. Washington D.C.: Regeneray Publishing Inc.
- [Yonekura, K., Maki, S., Morgan, D.G., DeRosier, D.J., Vonderviszt, F., Imada, K. & Nambe, K. \(2000\). The Bacterial Flagellar Cap as the Rotary Promoter of Flagellin Self-Assembly. \*Science\*, 290, 5499, 2148 - 2152](#)
- Young G.M., Schmiel D.H. & Miller V.L. (1999). A new pathway for the secretion of virulence factors by bacteria: The flagellar export apparatus functions as a protein-secretion system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 96, 6456-6461.