

Wie die Evolution erkannt wird

Urania-Verlag Leipzig – Jena – Berlin 1983

Einleitung

Wie Nikolaus Kopernikus im 16. Jahrhundert die wissenschaftliche Auffassung vom Sonnensystem und Karl Marx im 19. Jahrhundert die wissenschaftliche Auffassung von der menschlichen Gesellschaft und ihrer Entwicklung, so begründete Marx' Zeitgenosse Charles Darwin in seinem epochemachenden Werk „Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl“ (1859) die wissenschaftliche Auffassung von der lebenden Natur und ihrer Entwicklung. Durch dieses Buch wurde das Werden des Lebendigen aus einem Gegenstand allgemeiner Mutmaßungen und kühner naturphilosophischer Gedankenflüge zum Objekt empirischer und theoretischer naturwissenschaftlicher Forschung.

Darwin wies nach, daß die lebende Natur ihre Geschichte hat, daß die heute auf der Erde lebenden Organismen das Ergebnis einer langen Entwicklung sind, die in der Vergangenheit auf der Erde stattgefunden hat. Am Anfang der Lebensgeschichte standen einfachste Lebewesen. Im Laufe der Zeit erfolgten beständig Umwandlungen in der Aufeinanderfolge ihrer durch die Fortpflanzung verbundenen Generationen, durch die die Nachkommen allmählich anders wurden als ihre Vorfahren. Diesen Vorgang erklärte Darwin aus der individuellen erblichen Veränderlichkeit der Organismen und mit der natürlichen Auslese unter ihnen in ihrem Ringen um die Existenz. Für ihren Existenzkampf sind die Lebewesen aufgrund ihrer erblichen Verschiedenheit unterschiedlich tauglich, so daß sie sich auch in unterschiedlichem Maße fortpflanzen. Über die Fortpflanzungstauglicheren passen sich die Lebewesen mit der Zeit an die unterschiedlichsten Gegebenheiten auf der Erde an und entwickeln sich auf sich verzweigenden Wegen. Diese Evolution der Organismen geht auch gegenwärtig in der lebenden Natur vor sich.

Nachdem Darwin die Abstammungslehre wissenschaftlich begründet hatte, wurde sie von zahlreichen Wissenschaftlern aus vielen Ländern ausgebaut und ergänzt. Auch heute ist sie bei weitem nicht abgeschlossen, sondern bildet ein Forschungsgebiet, auf dem immer wieder neue Erkenntnisse gewonnen werden und noch viele Probleme ihrer Lösung harren. Es geht um die Art und Weise, den Verlauf und die Ursachen, letztlich um die Naturgesetze der Evolution des Lebendigen. Um sie weiter und tiefer zu erkennen, stützt sich die biologische Evolutionsforschung auf Befunde aus allen Teilgebieten der Biologie, so u. a. auf Tatsachen und theoretische Erkenntnisse aus Biochemie, Molekularbiologie, Genetik und Entwicklungsbiologie der organismischen Individuen, aus Verhaltensbiologie, Ökologie und Biogeographie, aus vergleichender Embryologie, Anatomie und Physiologie, aus der Systematik sowie aus der Paläontologie, die die Biologie mit den geologischen Wissenschaften verbindet. Zugleich ist die Abstammungslehre unabdingbar, um die Tatsachenbefunde aus allen Teilwissenschaften der Biologie wissenschaftlich erklären und zu einem Gesamtbild des Lebendigen zusammenfügen zu können. Sie ist eine allgemeinbiologische Lehre und bildet das umfassende geistige Band der modernen Biologie.

[7] Innerhalb der Abstammungslehre lassen sich drei große Teilgebiete unterscheiden:

1. die Deszendenztheorie, die beweist, daß die Evolution in der Vergangenheit tatsächlich stattgefunden hat
2. die historische Phylogenetik, die Geschichtsschreibung des Lebendigen, die möglichst genau rekonstruiert, wie die Evolution in der Vergangenheit vor sich gegangen ist und zu den heutigen Lebewesen geführt hat
3. die Evolutionstheorie, die den Vorgang der Evolution aus objektiven Naturgesetzen und den Bedingungen, unter denen sie sich verwirklichen, erklärt.

Die Evolutionstheorie beruht heute auf der Vereinigung zwischen der klassischen Konzeption Darwins von der natürlichen Auslese im Ringen um die Existenz, dem Selektionsprinzip, und den Erkenntnissen der von Gregor Mendel begründeten Genetik über die Vererbung und erbliche Veränderung. Ihr Zusammenschluß wurde zwischen 1926 und 1932 von S. S. Tschetwerikow, R. A. Fisher, S. Wright und J. S. B. Haldane in die Wege geleitet. Damit wurde zum ersten Male in der Geschichte der Biologie eine Theorie auf mathematisch-deduktivem Wege formuliert. Um den weiteren Ausbau der modernen Evolutionstheorie machten sich u. a. die Genetiker Th. Dobzhansky, E. B. Ford und N. W. Timofeeff-Ressowsky, die Zoologen J. Huxley, E. Mayr, B. Rensch, R. Riedl und I. I. Schmalhausen, die Botaniker C. D. Darlington, G. L. Stebbins und K. M. Sawadski sowie der Paläontologe G. G. Simpson besonders verdient. Da die moderne Evolutionstheorie Erkenntnisse aller Teilwissenschaften der Biologie vereint, wird sie als „biologische“ oder „synthetische“ Theorie der Evolution bezeichnet.

Die Evolutionstheorie der Biologie erklärt nicht nur die Geschichte des Lebendigen. Seit einigen Jahrtausenden werden Haustiere und Nutzpflanzen von Menschen gezüchtet. Dabei gesammelte Erfahrungen wertete Darwin aus, als er die Abstammungslehre begründete. Evolutionistisch betrachtet, erweisen sich die Tier- und Pflanzenzüchtung nämlich als vom Menschen gesteuerte und kontrollierte Evolution. Die Evolutionstheorie wurde deshalb zur theoretischen Grundlage für die bewußte und zielstrebige Veränderung von Tieren, Pflanzen und Mikroorganismen mittels der Erzeugung von Erbänderungen (Mutationen) durch Strahlen und Chemikalien, der Kreuzung von Organismen mit unterschiedlichen Erbanlagen, der künstlichen Auslese und anderer Verfahren. Tiere, Pflanzen und Mikroorganismen können vom Menschen bewußt und zielstrebig zu seinem Nutzen verändert werden, wenn er die zugrunde liegenden Gesetzmäßigkeiten kennt und ausnutzt. Durch die praktische Ausnutzung von Gesetzmäßigkeiten der Evolution wird bestätigt, daß sie richtig erkannt wurden.

Abstammungslehre und Evolutionstheorie besitzen hervorragende weltanschaulich-philosophische Bedeutung als Ausdruck materialistischen und dialektischen Denkens in der modernen Naturwissenschaft, als Widerspiegelung der objektiven Naturdialektik. Sie bilden eine wichtige naturwissenschaftliche Grundlage des dialektischen Materialismus und die direkte naturhistorische Voraussetzung der historisch-materialistischen Auffassung von der menschlichen Gesellschaft und ihrer Geschichte. Deshalb bekannten sich Marx, Engels und Lenin, die Begründer [8] der wissenschaftlichen Weltanschauung, auch entschieden zur Lehre Darwins, würdigten Engels und Lenin die Erkenntnisse von Marx und Darwin als einander geistig ebenbürtige und sich ergänzende wissenschaftliche Leistungen.

In weltanschaulich-philosophischer Hinsicht erklärt die von Darwin begründete Abstammungslehre die Herkunft der mannigfaltigen gegenwärtig auf der Erde lebenden Organismen und ihre zweckmäßige Angepaßtheit an die unterschiedlichsten Umweltverhältnisse materialistisch, also ohne Zuhilfenahme irgendwelcher nichtmaterieller, übernatürlicher und vom Menschen nicht erkennbarer Kräfte. Folgerichtig und unabweisbar führt sie zu der Einsicht, daß der Mensch physisch und psychisch aus dem Tierreich hervorgegangen und das Leben auf der Erde auf natürliche Weise aus nichtlebender Materie entstanden ist. Sie schließt ein, daß das Wesen des Lebendigen selbst materialistisch begriffen wird. Die Fragen nach dem Wesen und der Herkunft des Lebendigen und nach der Herkunft des Menschen, die damit beantwortet werden, hängen untrennbar zusammen. Ohne eine Antwort auf diese Fragen gibt es schlechterdings keine Weltanschauung. Für ihre wissenschaftlich-materialistische Beantwortung ist die Abstammungslehre unentbehrlich. Sie richtet sich gegen den religiösen Schöpfungsglauben und idealistische Lebensdeutungen. Der noch andauernde und fortschreitende Prozeß ihrer Verbreitung und Anerkennung zeitigte großartige Erfolge des wissenschaftlichen Denkens im Kampf gegen Unwissenheit, Aberglauben und Obskurantismus, die ihm vielerorts noch Widerstand leisten.

Mit der Abstammungslehre erfolgte in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts der entscheidende Durchbruch des Entwicklungsdenkens in der Naturwissenschaft, mit dem die metaphysische Vorstellung von einer insgesamt unveränderlichen Welt, die von Gott so geschaffen oder immer schon so gewesen sei, überwunden wurde. Das Weltbild der modernen Wissenschaft ist evolutionistisch. In ihm stehen die Entstehung und Entwicklung des Lebendigen und der menschlichen Gesellschaft in übergreifenden Zusammenhängen mit der kosmischen Evolution und Erdentwicklung, mit dem Werden und Vergehen von Galaxien, Sternen und Planeten, mit der evolutionären Entstehung der verschiedenen Atomarten (der chemischen Elemente) und der Evolution der anorganischen und organischen chemischen Verbindungen verknüpft. Das Entwicklungsdenken verbindet die modernen Wissenschaften mit der Auffassung der wissenschaftlichen Weltanschauung von der Bewegung, dem ewigen Werden und Vergehen der Dinge, als der Daseinsweise der Materie. Naturwissenschaftliche wie gesellschaftswissenschaftliche Entwicklungserkenntnis finden ihren wissenschaftlichen philosophischen Ausdruck in der materialistischen Dialektik, die die allgemeinen Gesetze der Bewegung, Veränderung und Entwicklung von Natur, Menschengesellschaft und Denken widerspiegelt.

„Mit dem ‚Entwicklungsprinzip‘ sind im 20. Jahrhundert (ja, auch am Ende des 19. Jahrhunderts) ‚alle einverstanden‘“, vermerkte Lenin in seinen „Philosophischen Heften“¹ und wies darauf hin, daß es aber grundsätzlich verschiedene allgemeine Auffassungen, Erklärungsweisen der Entwicklung gibt. Zwischen ihnen setzt sich der Kampf von Materialismus und Idealismus sowie von Dialektik und Metaphysik auf höherer Stufe fort, seitdem das metaphysische Bild einer insgesamt [9] unveränderlichen Welt durch den Entwicklungsgedanken überwunden wurde. Lenin charakterisierte die beiden grundlegenden Konzeptionen der Entwicklung so:

„Bedingung der Erkenntnis aller Vorgänge in der Welt in ihrer ‚Selbstbewegung‘, in ihrer spontanen Entwicklung, in ihrem lebendigen Leben ist die Erkenntnis derselben als Einheit von Gegensätzen. Entwicklung ist ‚Kampf‘ der Gegensätze. Die beiden grundlegenden ... Konzeptionen der Entwicklung (Evolution) sind: Entwicklung als Abnahme und Zunahme, als Wiederholung, *und* Entwicklung als Einheit der Gegensätze (Spaltung des Einheitlichen in einander ausschließende Gegensätze und das Wechselverhältnis zwischen ihnen).

Bei der ersten Konzeption der Bewegung bleibt die Selbstbewegung, ihre *treibende* Kraft, ihre Quelle, ihr Motiv im Dunkel (oder diese Quelle wird *nach außen* verlegt – Gott, Subjekt etc.). Bei der zweiten Konzeption richtet sich die Hauptaufmerksamkeit auf die Erkenntnis der *Quelle* der ‚Selbst‘bewegung.

Die erste Konzeption ist tot, farblos, trocken. Die zweite lebendig. Nur die zweite liefert den Schlüssel zu den ‚Sprüngen‘, zum ‚Abbrechen der Allmählichkeit‘, zum ‚Umschlagen in das Gegenteil‘, zum Vergehen des Alten und Entstehen des Neuen.“²

Für die Evolution des Lebendigen finden sich diese beiden grundlegenden Entwicklungskonzeptionen einmal in der von Darwin begründeten und zur synthetischen, biologischen Theorie weiterentwickelten Evolutionstheorie und zum anderen in Deutungen der Evolution als ektogenetischer oder autogenetischer Vorgang.

In den Ansichten der Ektogenetiker (gewöhnlich Lamarckismus oder Neolamarckismus genannt) wird die Evolution von außen, durch die Umwelt der Organismen, bestimmt. Während der Individualentwicklung durch Umwelteinflüsse an den Organismen bewirkte Veränderungen sollen vererbt werden („Vererbung erworbener Eigenschaften“). Die Evolution erscheint dann als fortschreitende Summierung solcher Veränderungen der Individuen. Da die Lebewesen ihren Umwelten angepaßt sind, müssen diese von der ektogenetischen Evolutionsdeutung

¹ W. I. Lenin: Werke, Bd. 38. Berlin 1964, S. 241.

² Ebd., S. 339

geforderten erblichen Veränderungen adaptiven Charakter tragen, d. h. auf Anpassung gerichtet sein. Die Annahme einer solchen „Vererbung erworbener Eigenschaften“ vermag sich nicht auf Tatsachen zu stützen. Mehr noch: Sie widerspricht gesicherten Erkenntnissen der Genetik. Folgerichtig zu Ende gedacht, führt sie zu idealistisch-teleologischen Konsequenzen. „Die Vertreter der Ektogenese müssen bei der expliziten oder impliziten Annahme Zuflucht suchen, der Organismus verfüge über eine unerforschliche Fähigkeit, auf die Erfordernisse der Umwelt adaptiv zu reagieren. Dies aber ist Gerede, keine Erklärung. Eine Theorie der Evolution, die das Phänomen der Anpassung als ein unerklärliches Mysterium bestehen läßt, kann schwerlich akzeptiert werden“,³ stellt Dobzhansky fest.

Die Autogenetiker halten sich an den Ablauf der Evolution insgesamt, wie er von der historischen Phylogenetik dargestellt wird, und suchen aus den sich hier darbietenden großen stammesgeschichtlichen Vorgängen eine umweltunabhängige Autonomie der Prozesse herauszulesen bzw. in sie hineinzudeuten. „Autogenetische Theorien sehen in der Welt des Lebendigen etwas einem Musikautomaten Vergleichbares, dessen Feder an einem Schöpfungstage aufgezogen wurde und der die [10] Melodien spielen kann, welche in ihm von Anfang an gespeichert worden sind, aber keine neuen. Die Vertreter der als Orthogenese, Nomogenese, Aristogenese bezeichneten Theorien behaupten, daß gerade die Zweckorientiertheit des Lebendigen zu erklären sei.

Sie nehmen an, daß diese Zielgerichtetheit eine immanente Eigentümlichkeit des Lebendigen selbst sei. Aber erklärt dies wirklich etwas? Vom Urvirus bzw. von der Uramöbe wird behauptet, daß sie in einem latenten Stadium sämtliche organischen Formen enthielte, die sich aus ihnen entwickelt haben, einschließlich die des Menschen. Evolution war eine Art von Striptease-Schau, wobei eine Verkleidung nach der anderen abgeworfen wird, bis sich ihr gelegentlich höchst vollkommenes Endprodukt offenbarte. Und dieser Prozeß einer allmählichen Enthüllung organischer Formen erfolgt erstaunlicherweise so, daß sie sich für die Umweltbedingungen eignen, die jeweils vorherrschen, wenn diese Formen erscheinen!“⁴ schreibt Dobzhansky ironisch.

Die ektogenetischen wie die autogenetischen Evolutionsdeutungen enthalten metaphysische Entwicklungskonzeptionen, die zur philosophischen Grundfrage nach dem Primat von Materiellem oder Ideellem idealistische oder zum Idealismus hinführende Stellungnahmen einschließen. Demgegenüber ist die auf Darwins Selektionsprinzip fußende Evolutionstheorie ihrem philosophischen Gehalt nach eine materialistische Entwicklungstheorie, die im Verlauf ihrer Ausarbeitung zunehmend die objektive Dialektik des Lebendigen widerspiegelt, durch die die lebende Materie im Prozeß ihrer Selbstbewegung begriffen wird. Wie die Evolutionstheorie und die Abstammungslehre insgesamt das Werden des Lebendigen sehen, wie sie nachweisen und erklären, daß, wie und wodurch seine Evolution stattfindet, soll in den Grundzügen sowie im Kontext wissenschaftsgeschichtlicher Voraussetzungen und philosophischer Hintergründe und Konsequenzen dargestellt werden. [11]

³ Th. Dobzhansky: Dynamik der menschlichen Evolution. Frankfurt/Main 1965, S. 32

⁴ Ebd., S. 32 f.

Mannigfaltigkeit und Geschichtlichkeit des Lebenden

Das Leben, die biotische Bewegungsform der Materie, bietet sich unseren Sinnen in einer schier unübersehbaren Fülle von Erscheinungsformen mit einem unerschöpflichen Reichtum an Eigenschaften und Beziehungen dar. Der gesellschaftliche Mensch, der durch seine Arbeit der Natur die Mittel für seinen Lebensunterhalt abgewinnt, muß sich in dieser Mannigfaltigkeit orientieren. In dem Maße, in dem er Wissenschaft und Technik entwickelt, mit ihrer Hilfe im Beherrschen der Natur voranschreitet und seine Wirksamkeit die ganze Erde umfaßt, wird auch ihre geistige und praktische Beherrschung zu seiner Aufgabe.

Die Erforschung der Mannigfaltigkeit des Lebendigen hat gezeigt, daß sie kein Chaos ist, sondern in zweifacher Hinsicht eine große, durch in ihr waltende Gesetze geordnete Einheit. Zum einen ist sie Einheit des Ursprungs, von der zuunterst die biochemische Charakteristik des Lebenden zeugt. Zum anderen ist sie Einheit des Zusammenhangs, der Wechselwirkung, wovon die ökologische Charakteristik des Lebenden zeugt. Die universelle biochemische Grundlage des Lebens ist in der hochdifferenzierten Vielheit der Lebewesen enthalten, die sich durch ihre Beziehungen untereinander und mit der anorganischen Natur der Erdoberfläche im Beziehungsgefüge der Biosphäre befinden. Aus seiner zellulär organisierten molekularen Grundlage steigt das Leben in einer Folge einander überformender Organisationsstufen bis zum Biostroma auf, zum erdumspannenden Gewebe des Lebendigen in der Biosphäre.

Die Organismen bilden das basale Organisationsniveau des Lebenden. Sie bestehen aus zumindest einer Zelle und sind komplizierte materielle Systeme, die

- eine spezifische stoffliche Zusammensetzung aufweisen, in der Nukleinsäuren und Eiweißstoffe (Proteine) eine besondere Rolle spielen,
- aus ineinander geschachtelten Teilsystemen verschiedener Ordnung aufgebaut sind, wobei Teilsysteme gleicher Ordnung jeweils eine Strukturebene des Gesamtsystems bilden (molekulare Ebene, Ebene der innerzellulären Strukturen, z. B. Chromosomen, Ribosomen, Mitochondrien, Ebene der Zellen, der Gewebe, der Organe, der Organsysteme, des Gesamtorganismus),
- als thermodynamisch offene Systeme im ständigen Stoff- und Energieaustausch mit der Umwelt existieren und sich in einem dynamischen Fließgleichgewicht befinden,
- über ein geschlossenes funktionelles Regulationssystem verfügen, mit dem sie sich durch die Aufnahme, Speicherung, Verarbeitung und Umsetzung von Informationen aus der Umwelt in ihr erhalten und aktiv verhalten, [12]
- auf der Grundlage eines ererbten Programms (Erbinformation) eine individuelle Entwicklung bis zu ihrem Tode durchlaufen und sich auf bestimmten Stadien der Individualentwicklung fortpflanzen können (bei den einzelligen Organismen bedeutet ihre Fortpflanzung zugleich das Ende ihrer individuellen Existenz),
- überorganismischen biotischen Systemen – Vererbungs- und Fortpflanzungsgemeinschaften sowie ökologischen Gemeinschaften – angehören und mit ihnen eine bestimmte Stelle im großen Naturhaushalt der Biosphäre einnehmen.

Die Einheit des Ursprungs und die Einheit als Wechselwirkungsgefüge weisen die Mannigfaltigkeit des Lebendigen als Bestandteil des Planeten Erde und seiner Geschichte aus. Sie lassen die Evolution des Lebenden als Erzeuger seiner Mannigfaltigkeit erkennen. Der Weg dahin führt über die Einsicht in die Verwandtschaft der Lebewesen.

Die Verwandtschaft der Lebewesen

Mehr als anderthalb Millionen verschiedene Arten von Organismen, die gegenwärtig in der Biosphäre der Erde leben, sind bisher bekannt und in sehr unterschiedlichem Ausmaß auch erkannt

worden. Ihre Bestandsaufnahme ist noch lange nicht abgeschlossen, geschweige denn ihre detaillierte Erforschung. Die Anzahl der insgesamt in der Biosphäre lebenden Organismenarten wird auf zwei bis vier Millionen geschätzt. Dazu kommt die Fülle der Arten, die früher einmal zu verschiedenen Zeiten auf der Erde gelebt und ihre Spuren in der Schichtenfolge der Erdrinde hinterlassen hat. Die Teilwissenschaft der Biologie und Paläontologie, die diese Mannigfaltigkeit der Lebewesen für die menschliche Gesellschaft geistig zu beherrschen hat, ist die Systematik oder Taxonomie. Was sie zu leisten hat, bestimmte der Zoologe Willi Hennig so: „Aufgabe einer wissenschaftlichen Systematik ist es nicht, in die Fülle der Einzelercheinungen Ordnung hineinzubringen, sondern die ihr innewohnende Ordnung zu ergründen und darzustellen.“⁵

Die Systematik leistet dies, indem sie die Organismenwelt vergleichend analysiert und klassifiziert. Gemeinsame und unterscheidende Merkmale werden festgestellt, die unterschiedlich verteilt und kombiniert auftreten. In ihrer jeweiligen Konstellation bilden sie relativ invariante Merkmalsgefüge, Merkmalsmuster, die für Organismengruppen (Taxa oder Sippen) kennzeichnend sind und sie von anderen Taxa unterscheiden. Zugleich verbinden solche Merkmalsmuster aufgrund zwischen ihnen bestehender Beziehungen von Besonderem und Allgemeinem Organismengruppen zu umfassenderen Gruppierungen – bis hin zu jenem Komplex allgemeiner Merkmale, durch die sie sich als Lebewesen identifizieren und von nichtlebenden Dingen unterscheiden lassen. Derartige die naturgegebene Geordnetheit der Lebewesen offenbarende Merkmalsmuster werden auf den verschiedenen Strukturebenen der Organismen und in den Abschnitten ihrer Individualentwicklung sowie in Lebensweise und Verhalten festgestellt.

Die Muster bleiben erkennbar, identifizierbar, wenn Veränderungen ihrer Ele-[13]mente auftreten oder die Struktur in irgendeiner Weise verformt ist. So bleibt das Muster des Säugetiermagens erhalten, obwohl die Gewebsbildungen in seinem Bereich bei den verschiedenen Säugetierarten recht unterschiedlich sind und ein Gewebe, das beispielsweise bei der einen Art vor dem Magen liegt, bei einer anderen nahezu den gesamten Magenbereich einnimmt (Abb. 1). „Der Wechsel vollzieht sich nur im *untergeordneten System*, dem Gewebe, während das übergeordnete System, der Magen als Organ, seine Grenzen und z. T. seine Form wahrt. Da es zum Wesen organismischen Aufbaus gehört, daß die übergeordnete Form bestehen bleiben kann, wenn die untergeordneten Teilgebiete ausgewechselt werden, kann hier die Identität der übergeordneten Form ohne weiteres sicher ermittelt werden“⁶, vermerkt der Zoologe Adolf Remane dazu.

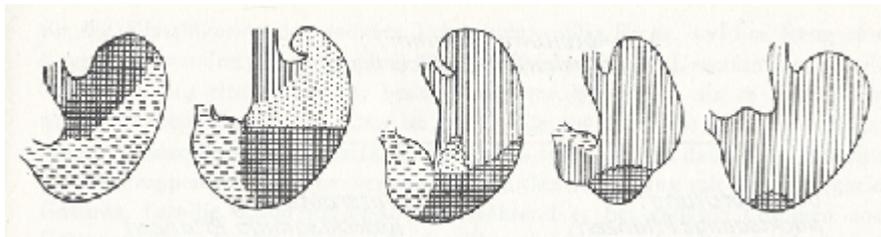


Abb. 1: Mägen verschiedener Säugetiere mit starker Verlagerung geweblich gleicher Bezirke. Von links nach rechts: Ziesel, Schwein, Kletterschliefer, Wühlmaus, insektenfressende Neuweltmaus (*Oxymycterus*)

Aus der Verteilung dieser Merkmalsmuster in der Organismenwelt ergibt sich, daß die Mannigfaltigkeit der Lebewesen gradweise abgestuft ist, daß die Organismenwelt eine gradweise abgestufte Mannigfaltigkeit bildet. „... ähnlich, aber doch nicht gleich; verschieden, aber doch wieder mit manchen gemeinsamen Eigenschaften behaftet. Das ist die Eigenart der gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit“, resümiert der Biologe S. Tschulok.⁷ Diese gradweise abgestufte Mannigfaltigkeit wird von der Systematik begrifflich-ideell abgebildet, indem sie die Taxa den

⁵ W. Hennig: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin 1950, S. 7

⁶ A. Remane: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig 1956, S. 73.

⁷ S. Tschulok: Deszendenzlehre. Jena 1922, S. 113.

zwischen ihnen bestehenden Beziehungen von Besonderem und Allgemeinem gemäß in ihr Fachwerk der systematischen Kategorien einfügt, ihren Rang als Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen oder Stämme bestimmt (Abb. 2). Jedes Taxon steht diesem ideellen System zufolge in bestimmten Beziehungen mit anderen Taxa, besitzt eine bestimmte engere oder weitere „systematische Verwandtschaft“ mit ihnen. So sind z. B. die Arten einer Gattung untereinander enger verwandt als mit den Arten einer anderen Gattung der gleichen Familie.

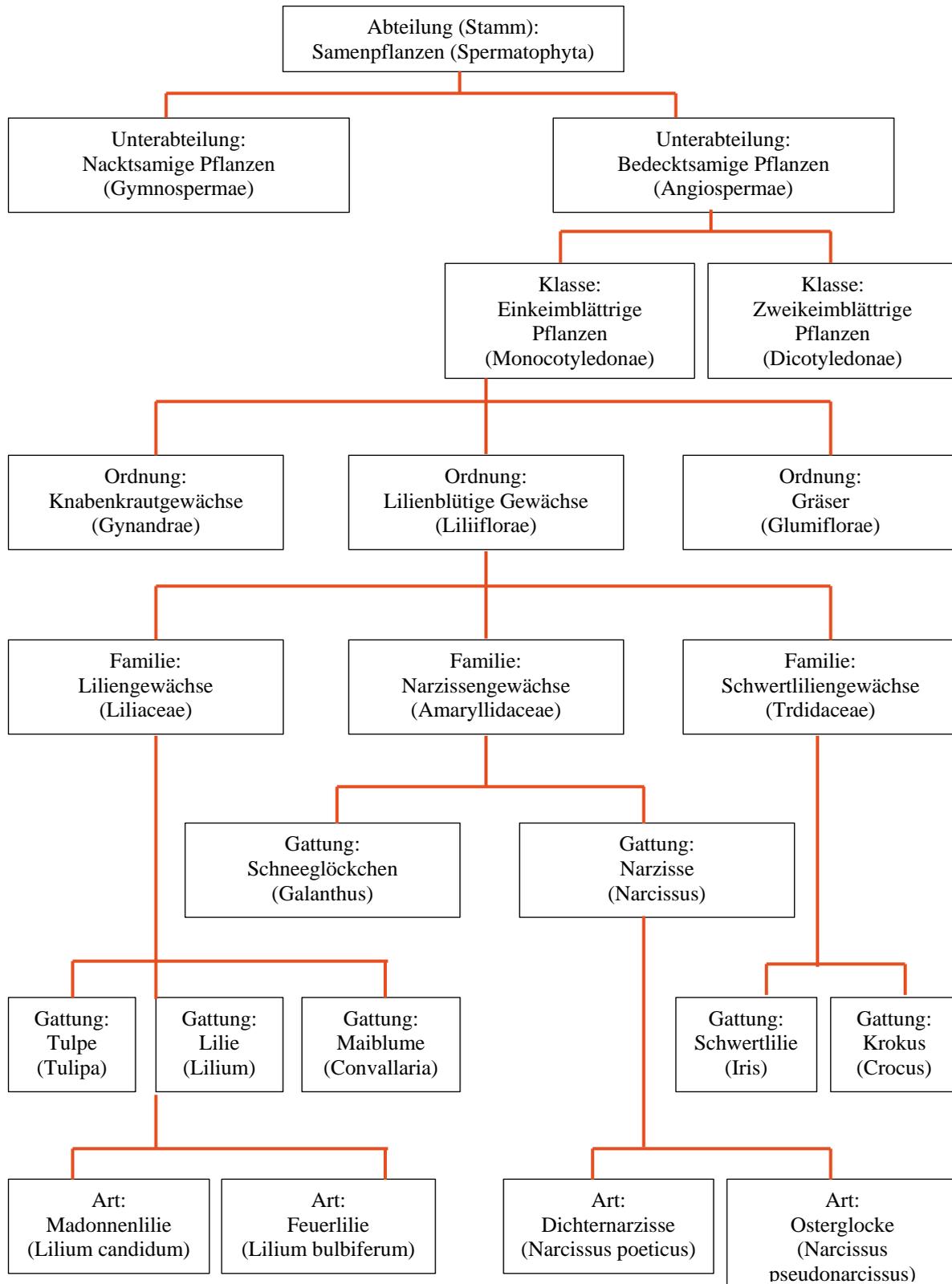


Abb. 2: Übersicht über die taxonomischen Kategorien mit Beispielen aus dem Pflanzenreich [Abb. 2 auf S. 14 im Buch]

„Neue Befunde und neue Erkenntnisse führen zu Veränderungen im System einer Tiergruppe, mitunter auch zu einer ganz anderen Zuordnung von Arten oder Artengruppen. Daraus folgt der für den Außenstehenden oft befremdliche Umstand, daß sich die von verschiedenen Autoren angegebenen systematischen Gliederungen voneinander unterscheiden können und viele ältere Systeme heute völlig verworfen werden“⁸, vermerkt der Zoologe Konrad Senglaub (und das gilt auch [14] für die Klassifikation der anderen Lebewesen). „Die Frage, welcher Rang einer Gruppe verwandter Arten gebührt, ob sie beispielsweise als Unterfamilie, Familie oder Ordnung einzustufen ist, besitzt geringere Bedeutung als es dem Nichtzoologen scheinen mag. Der Rang ist im Grunde nur durch die darunter und darüber liegenden Rangstufen bestimmt. Erklärlich schon daraus, daß der Systematiker bei Tiergruppen mit geringer verwandtschaftlicher Abstufung mit den Kategorien Gattung, Familie, Ordnung auskommt, während er bei anderen Gruppen noch Untergattungen, Unterfamilien, Überfamilien und Unterordnungen einfügen muß, um eine stärker abgestufte Mannigfaltigkeit im System zum Ausdruck bringen zu können.“

Vergleichende Untersuchungen in verschiedenen biologischen Teilwissenschaften beleuchten bestimmte Seiten der gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit. Die Systematik bedient sich dieser Wissenschaftsgebiete als Hilfswissenschaften für ihre vergleichende und klassifizierende Beschäftigung mit der Organismenwelt. In besonderem Maße stützt sie sich auf die vergleichende Homologieforschung, die die allgemeine und wesentliche strukturelle Identität, eben die Homologie organismischer Merkmalsmuster, aufdeckt.

Durchmustert man die verschiedenartigen Organismen vergleichend-anatomisch, dann zeigt sich einmal, daß Lebewesen verschiedener Organisation über Organe verfügen, mit denen sie Ähnliches leisten und ihrer Umwelt zweckmäßig angepaßt sind. So vermögen sich z. B. bestimmte Insekten, Fische, Frösche, Eidechsen, Vögel und Säugetiere über kürzere oder längere Zeit in der Luft zu halten und fortzubewegen. Solche Ähnlichkeit der lebensdienlichen Funktion wird als Analogie bezeichnet, bezüglich der Gesamtgestalt der Körperoberfläche als Konvergenz. Konvergent sind z. B. Fische, fischförmige Meeressäurier, Pinguine, Wale und Robben (Abb. 3). Von dergleichen funktionellen Mustern sind die Homologien zu unterscheiden.

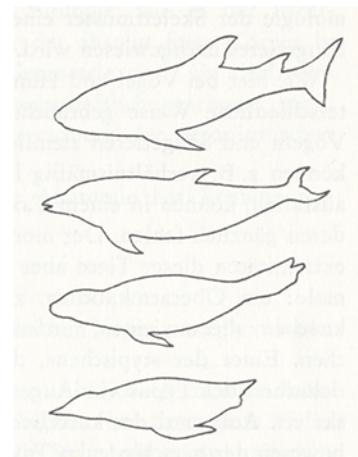


Abb. 3: Konvergente Stromlinienform des Körpers von Hai, Delphin, Robbe und Pinguin (Anpassung an das Leben im Meer)

[16] Sie weisen keinen direkten Bezug zur Lebensweise der Organismen auf, denen sie eigen sind. Homologe Organe können sehr Verschiedenes leisten, während ihre Strukturelemente eine übereinstimmende Verbindung und Anordnung (Konnexion) aufweisen. Mit den oben erwähnten Säugetiermägen, die recht unterschiedliche Nahrung verdauen, haben wir schon ein Beispiel für ein homologes Organ kennengelernt. Ein anderes Beispiel sind die Vorder-

⁸ K. Senglaub: Wildhunde – Haushunde. Leipzig – Jena – Berlin 1981, S. 13.

gliedmaßen aller Lurche, Kriechtiere, Vögel und Säugetiere, zu denen u. a. die Flügel der Fledermäuse, die Grabarme des Maulwurfs und die Flossen der Wale gehören. Ihre unterschiedliche Funktion bei den verschiedenen Taxa bedingt mannigfaltige Verschiedenheiten (Divergenzen), von denen für den Nachweis ihrer Homologie abzusehen, zu abstrahieren ist. Zugleich zeigt sich, daß das, was in der einen Hinsicht homolog ist, zugleich unter anderem Blickwinkel analog sein kann, z. B. die Vordergliedmaßen von Flugsauriern, Vögeln und Fledermäusen. Gerade in solchem Falle wird der Unterschied zwischen Homologie, struktureller Ähnlichkeit, und Analogie, funktioneller Ähnlichkeit, besonders deutlich.

Dem Auffinden von Homologien dient wie der Klassifikation der Organismen das Vergleichen. Allerdings zielt es dabei nicht wie bei der Klassifikation auf Gemeinsamkeiten und Unterschiede, sondern ausschließlich auf das Herausarbeiten von Gemeinsamkeiten. Haben wir eine Gesamtheit durch vergleichbare Muster des inneren räumlichen Aufbaus ähnlicher Organismenanteile und sehen von allem ab, was sie unterscheidet, erfassen vielmehr gedanklich alles Gemeinsame und sehen bei diesem nochmals von seinen unterschiedlichen Ausmaßen ab, kommen wir zum homologen Muster in seiner Idealität, zum morphologischen Typus oder Bauplan. Eben durch die Zurückführung der realen Muster auf den gemeinsamen Bauplan werden sie als homolog nachgewiesen. Beispielsweise seien vier Objekte durch ein Muster ähnlich, das durch die Konnexion der Merkmale $a_1 - b_1 - c_1 - d_1$, $a_2 - b_2 - c_2 - d_2$, $a_3 - b_3 - c_3 - d_3$ und $a_4 - b_4 - c_4 - d_4$ gebildet wird, dann ist $a - b - c - d$ ihr Typus. Abb. 4 veranschaulicht, wie auf diese Weise die Homologie der Skelettmuster eines Vogelflügels und der vorderen Extremität eines Säugetieres nachgewiesen wird.

Wie hier bei Vogel und Hund zu sehen ist, zeigt das Knochengengerüst der auf unterschiedliche Weise gebrauchten Vordergliedmaßen von Lurchen, Kriechtieren, Vögeln und Säugetieren ziemliche Unterschiede. Einander entsprechende Knochen können z. B. verhältnismäßig lang oder kurz, breit oder schmal, dick oder dünn ausfallen, können in einem Taxon miteinander verwachsen sein oder in einem anderen gänzlich fehlen. Der morphologische Typus des Knochengengerüsts der Vorderextremitäten dieser Tiere aber ist eine ideale Konnexion ausdehnungsloser Merkmale: ein Oberarmknochen, zwei Unterarmknochen, zwei Reihen Handwurzelknochen, die um einen mittleren angeordnet sind, und fünf Strahlen Fingerknochen. Einer der „typischen“, dem Typus nahekommenden und in seiner Ausgedehntheit des Typus vor Augen führenden Belege dafür ist das menschliche Armskelett. Aufgrund des korrelierten Auftretens von Homologiemustern bei den Lebewesen der verschiedenen Taxa lassen sich die morphologischen Baupläne für die jeweils in ihnen zusammengefaßten Organismen als Ganzes entwerfen. [17]

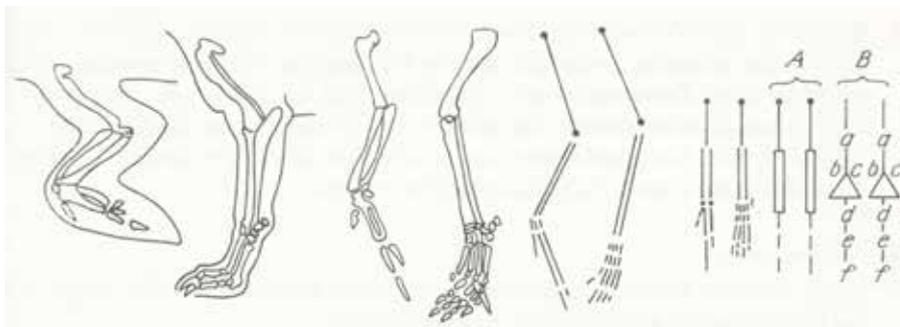


Abb. 4: Verschiedene Grade der Abstraktion beim Nachweis der Homologie der Vordergliedmaßen von Vogel und Hund. Unter A wird die Übereinstimmung im Lagegefüge dargestellt. (Auf den am Schultergürtel ansetzenden Knochen folgen zwei nebeneinanderliegende Knochen, die mit einem vierten gelenkig verbunden sind, auf diese folgt eine fünfte und eine sechste Einheit.) Unter B wird die Identität der Struktur gezeigt. (Die vorderen Extremitäten von Hund und Vogel besitzen die Knochenqualitäten a, b, c, d, e und f, die als Oberarm, Eile, Speiche, Handwurzelknochen, Mittelehandknochen und Finger bezeichnet werden.)

Der Morphologe Johann Wolfgang von Goethe erkannte: „Hat man aber die Idee von diesem Typus gefaßt, so wird man erst recht einsehen, wie unmöglich es sei, eine einzelne Gattung als Kanon aufzustellen. Das Einzelne kann kein Muster vom Ganzen sein, und so dürfen wir das Muster für alle nicht im Einzelnen suchen. Die Klassen, Gattungen, Arten und Individuen verhalten sich wie die Fälle zum Gesetz, sie sind darin enthalten, aber sie enthalten und geben es nicht...

Wie nun aber ein solcher Typus aufzufinden, zeigt uns der Begriff derselben schon selbst an: die Erfahrung muß uns die Teile lehren, die allen Tieren gemein und worin diese Teile bei verschiedenen Tieren verschieden sind; alsdann tritt die Abstraktion ein sie zu ordnen und ein allgemeines Bild aufzustellen.“⁹

Morphologische Typen sind ideale Objekte der Biologie, wie es der Idealkristall, das ideale Gas, die ideale Flüssigkeit oder der absolut feste Körper in der Physik oder Punkt und gerade Linie in der Geometrie sind. Es sind alles ideelle Modelle, mit denen erkenntnisbringend wissenschaftlich gearbeitet wird, mit den morphologischen Typen zur geistigen Beherrschung der organismischen Mannigfaltigkeit.

Für den Homologienachweis durch vergleichende Anatomie hat Remane folgende Haupt- und Hilfskriterien aufgestellt:

A. Hauptkriterien

1. Kriterium der Lage: Homologie ergibt sich bei gleicher Lage in vergleichbaren Gefügesystemen.
2. Kriterium der speziellen Qualität der Strukturen: Ähnliche Strukturen können auch ohne Rücksicht auf gleiche Lage homologisiert werden, wenn sie in zahlreichen Sondermerkmalen übereinstimmen. Die Sicherheit wächst mit dem Grad der Komplikation und Übereinstimmung in verglichenen Strukturen. [18]
3. Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen: Selbst unähnliche und verschieden gelagerte Strukturen können als homolog bestimmt werden, wenn zwischen ihnen Zwischenformen nachweisbar sind, so daß bei der Betrachtung zweier benachbarter Formen die unter 1 und 2 angegebenen Bedingungen erfüllt sind. Die Zwischenformen können der Ontogenie der Struktur entnommen oder echte systematische Zwischenformen sein.

B. Hilfskriterien

1. Selbst einfache Strukturen können als homolog bestimmt werden, wenn sie bei einer Anzahl nächstähnlicher Arten auftreten.
2. Die Wahrscheinlichkeit der Homologie einfacher Strukturen wächst mit dem Vorhandensein weiterer Ähnlichkeiten von gleicher Verbreitung bei nächstähnlichen Arten.
3. Die Wahrscheinlichkeit der Homologie von Merkmalen sinkt mit der Häufigkeit des Auftretens dieser Merkmale bei sicher nicht verwandten Arten.

Die Fülle ermittelter Homologien, die die Taxa verbinden, ist überaus groß. Homolog sind Kreislaufsystem und Gehirn der Wirbeltiere ebenso wie die vielgestaltigen stechenden, saugenden und leckenden Mundwerkzeuge der Wanzen, Mücken, Bienen und Schmetterlinge. Homologe Pflanzenorgane sind u. a. Blattdornen, analoge Gebilde dagegen Wurzel-, Stengel- und Blattdornen (Abb. 5). Bei manchen Arten treten Organe verkümmert, rudimentär, auf, während die homologen Organe bei verwandten Arten gut ausgebildet und funktionstüchtig sind. So finden sich bei Walen, beinlosen Eidechsen (z. B. der Blindschleiche) und Riesenschlangen rudimentäre Reste des Beckengürtels, bei flugunfähigen Laufvögeln wie den

⁹ J. W. v. Goethe: Morphologische Hefte (1817-1824), in: Goethe, Die Schriften zur Naturwissenschaft, Leopoldina-Ausgabe, Bd. 9. Weimar 1954, S. 199 f.

Straußen, Kasuaren, Kiwis u. a. stummelförmige Flügelreste. In der Pflanzenfamilie der Ra- chenblütler haben z. B. die Königskerzen fünf Staubblätter, bei den Braunwurzgewächsen ist

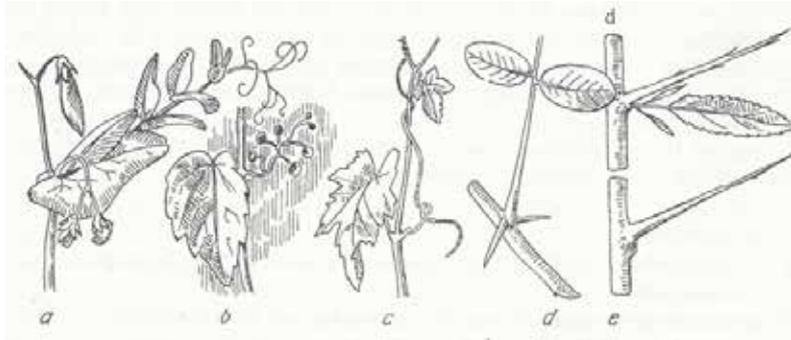


Abb. 5: Analogie und Homologie bei Pflanzenorganen. Ranken (a bis c) und Dornen (d und e). a aus Blatteilen, b und c aus Sproßteilen gebildete Ranken, d aus Nebenblättern, e aus Sproßteilen gebildete Dornen

das fünfte Staubblatt zurückgebildet, den Finger-[19]hüten fehlt es gänzlich. Bei den Gna- denblumenarten sind nur zwei fruchtbare Staubblätter vorhanden, dazu zwei verkümmerte, bei den Ehrenpreisarten nur zwei fruchtbare, bei einigen Pantoffelblumenarten schließlich nur noch zwei halbe. Besonders reiches Material zum Studium rudimentärer Organe liefern im Boden und in Höhlen lebende Tiere, vor allem mit ihren unterschiedlich stark verkümmerten Lichtsinnesorganen, und Organismen mit parasitärer Lebensweise. Hin und wieder kommt es auch vor, daß bei Arten mit rudimentären Organen und Eigenschaften einzelne Tiere mit so- genannten Atavismen auftreten, die an Homologes bei verwandten Taxa gemahnen: endstän- dige radiärsymmetrische Blüten, „Pelorien“ genannt, bei Pflanzen mit normalerweise zwei- seitig-symmetrischen Blüten, z. B. bei Löwenmaul und Fingerhut; Pferde mit zwei oder drei Zehen an einem Bein (Abb. 6); beiderseits gefärbte ausgewachsene Schollen, deren Untersei- te, die dem Meeresboden aufliegt, normalerweise weiß ist, und ähnliches.

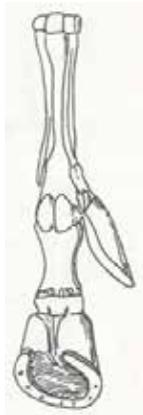


Abb. 6: Atavismus: Fuß des Hauspferdes mit überzähligem Huf

Insgesamt den Befunden der vergleichenden Anatomie über die gradweise abgestufte Man- nigfaltigkeit der Organismen parallel und sich mit ihnen ergänzend sind die Ergebnisse, wenn die Individualentwicklung der Lebewesen, die Entwicklungsgeschichte der organismischen Individuen, verglichen wird. „Die Embryonen der Säugetiere, Vögel, Eidechsen und Schlan- gen, wahrscheinlich auch der Schildkröten, sind in früheren Zuständen einander ungemein ähnlich im Ganzen, so wie in der Entwicklung der einzelnen Teile, so ähnlich, daß man oft die Embryonen nur nach der Größe unterscheiden kann. Ich besitze zwei kleine Embryonen in Weingeist, für die ich versäumt habe, den Namen zu notieren, und ich bin jetzt durchaus nicht im Stande, die Klasse zu bestimmen, der sie angehören. Es können Eidechsen, kleine Vögel oder ganz junge Säugetiere sein. So übereinstimmend ist Kopf- und Rumpfbildung in diesen Tieren. Die Extremitäten fehlen aber jenen Embryonen noch. Wären sie auch da, auf der ersten Stufe der Ausbildung begriffen, so würden sie doch nichts lehren, da die Füße der

Eidechsen und Säugetiere, die Flügel und Füße der Vögel, so wie die Hände und Füße der Menschen sich aus derselben Grundform entwickeln. Je weiter wir also in der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere zurückgehen, desto ähnlicher finden wir die [20] Embryonen im Ganzen und in den einzelnen Teilen. Erst allmählich treten die Charaktere hervor, welche die größern, und dann die, welche die kleinem Abteilungen der Wirbeltiere bezeichnen. *Aus einem allgemeinen Typus bildet sich also der speziellere hervor*¹⁰, stellte der Entwicklungsmorphologe Karl Ernst von Baer fest (Abb. 7).

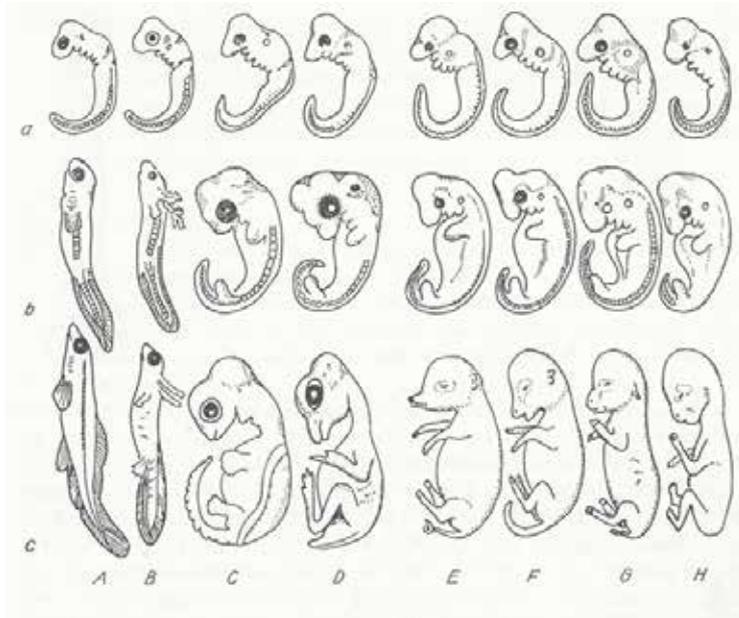


Abb. 7: Ähnlichkeit von Stadien der Embryonalentwicklung (a bis c) bei Fisch (A), Molch (B), Schildkröte (C), Vogel (D), Schwein (E), Rind (F), Kaninchen (G), Mensch (H)



Abb. 8: Menschlicher Embryo mit Anlagen von Kiemenspalten und Gestaltung der Arterienbögen wie beim Fischembryo

Zahlreiche Homologien zeigen sich während gewisser Abschnitte der Individualentwicklung. So treten bei den Embryonen aller Wirbeltiere Anlagen von Kiemenspalten auf, und die Anlage des Blutgefäßsystems ist dem der Fische überraschend ähnlich (Abb. 8). Diese offenkundig auf die Kiemenatmung der Fische zugeschnittenen Einrichtungen werden hernach bei den anderen Wirbeltieren tief-[21]greifend umgestaltet. Die Larven der Frösche haben für Unterarme und Unterschenkel jeweils zwei lange knorpelige Skelettstücke, die dann zu einem Knochen werden (während die fossilen ausgewachsenen Panzerlurche an der gleichen Stelle zwei besaßen). Weiter sind die Jugendformen der Plattfische zweiseitig symmetrisch, haben die Embryonen der Blindschleichen Anlagen für Vorderbeine und die Embryonen der Bartenwale zahlreiche Zähne im Kiefer, die sogar verkalken und vor der Geburt wieder zurückgebildet werden, um nur einige Beispiele zu nennen. Andererseits entwickeln sich die Schnäbel der Säbelschnäbler und Pelikane erst, wenn die Vögel aus dem Ei geschlüpft sind, zu ihrer typischen Länge und Form, und die extrem langen Finger der Fledermäuse bilden sich erst im Säuglingsstadium aus.

¹⁰ K. E. von Baer: Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Erster Theil. Königsbearg 1828, S. 275 (zit. nach B. E. Raikov: Karl Ernst von Baer 1792-1876. Leipzig 1968 (Acta Historica Leopoldina, Nr. 5), S. 119).

Im Pflanzenreich begegnen wir prinzipiell entsprechenden Erscheinungen. So weisen in der Braunalgenordnung der Laminariales die am kompliziertesten gebauten Gattungen *Macrocystis* und *Egregia* Jugendformen auf, die kleinen Pflanzen des zur gleichen Ordnung gehörenden Zuckertanges (*Laminaria saccharina*) sehr ähneln. Die Zypressengewächse, z. B. die Lebensbäume (*Thuja*), die zu den Nadelhölzern gehören, tragen meist keine Nadelblätter, sondern schuppenförmige Blätter, während die jungen Pflanzen zunächst immer Nadeln tragen. Die Akazienbäume der Trockengebiete Australiens und Afrikas haben keine Blätter, statt dessen sind die Hauptblattstiele zu fast senkrecht stehenden assimilierenden Platten ausgewachsen. Über den Keimblättern aber bilden sich zunächst gefiederte Blätter wie bei den Akazienarten anderer Gegenden aus, während die folgenden allmählich in die für jene Akazien eigentümliche Form übergehen (Abb. 9).



Abb. 9: Junge Pflanze eines australischen Akazienbaumes (*Acacia pycnantha*). Unten gefiederte Jugendblätter, nach oben allmähliche Umbildung der Blattstiele zu Assimilationsorganen

Unter Umständen sind homologe Stadien in der Individualentwicklung entscheidend, um die systematische Verwandtschaft zu erkennen. So herrscht unter den ausgewachsenen niederen Krebsen eine große Vielfalt der Formen. Fast allen [22] aber ist eine gemeinsame Larvenform, der Nauplius, eigen – dem Hüpferling wie der „Entenmuschel“, die früher einmal als Weichtier angesehen wurde, oder dem parasitären, hochgradig rudimentären Krebs *Sacculina*, dessen systematische Stellung am erwachsenen Tier gar nicht erkennbar ist. Bei Ringelwürmern und Weichtieren ist ebenfalls eine sehr charakteristische Larvenform weit verbreitet, die Trochophora-Larve (Abb. 10). Bei Seescheiden, Lanzett-Tierchen und Wirbeltieren stimmt die Bildung der Keimblätter, der Chorda und des Neuralrohres überein, während die weitere Entwicklung völlig verschieden verläuft. Wesentlich homolog ist auch der Generationswechsel bei den Moos-, Farn- und Samenpflanzen.

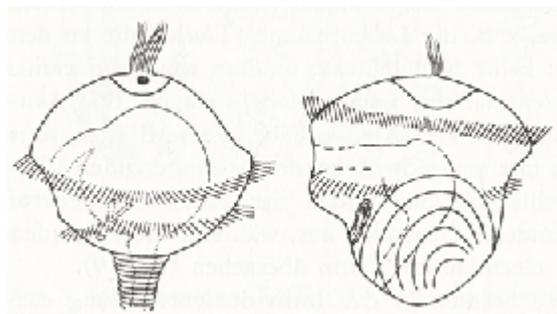


Abb. 10: Trochophora-Larven von Ringelwurm (links) und Muschel (rechts)

Die ideelle Abbildung der gegenwärtigen gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit der Lebewesen ist von der Systematik wesentlich in ihrer Verbindung mit der vergleichenden Anatomie und der vergleichenden Embryologie geleistet worden. Dazu gesellen sich die Beiträge weiterer biologischer Teilwissenschaften, die das Bild ergänzen und präzisieren.

Durch die vergleichende Verhaltensforschung werden für die systematische Stellung und Verwandtschaft aussagekräftige Homologien im erbkoordinierten Instinktverhalten der Tiere und des Menschen gemäß den Remaneschen Homologiekriterien nachgewiesen. „Für den Vergleich von Verhaltensweisen bieten sich dabei besonders die Kriterien der speziellen Qualität (2. Kriterium) und der Verknüpfung durch Zwischenformen (3. Kriterium) an. Das Kriterium der Lage (1. Kriterium) läßt sich anwenden, wenn man Verhaltensweisen z. B. nach ihrem zeitlichen Auftreten in einer Verhaltensfolge miteinander vergleicht. Mühelos lassen sich die Homologiekriterien dort anwenden, wo Verhaltensweisen bezüglich ihrer speziellen Qualität und ihrer zeitlichen Lage völlig übereinstimmen... So ist z. B. das Pfoten-schlagen eine Abwehrbewegung, die bei allen Wühlmäusen (*Microtinae*) homolog ist, weil sie stets nach dem Vornhochgehen aus der Kauerstellung bei der Annäherung eines Artgenossen aktiviert wird (Lage-Kriterium) und weil sie in ihrer Form (Vorstoßen der Pfoten unter eventueller Beteiligung des Vorderkörpers) völlig übereinstimmt (Kriterium der speziellen Qualität)¹¹, schreibt der Verhaltensforscher Volker Johst dazu. Einige homologe Verhaltensformen bei Hühnervögeln stellt Abb. 11 dar.

Nicht minder ergiebig für die systematische Verwandtschaft der Lebewesen sind [23] auch vergleichende Untersuchungen auf denjenigen innerorganismischen Strukturebenen, die sich unterhalb der Ebene der Organe befinden. Sie zeigen Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen den prokaryotischen und eukaryotischen Organismen und die Einheit des Bauplans wie die Mannigfaltigkeit der verschiedenen strukturell und funktionell differenzierten und spezialisierten Zellarten, die die Zelllager und -gewebe der mehrzelligen Organismen bilden. Sie lassen die abgestufte Ähnlichkeit von Zellorganellen, Molekülstrukturen, Strukturen der durch die chemische Wechselwirkung der Moleküle gebildeten biochemischen Prozesse und den gemeinsamen und besonderen Bestand an chemischen Verbindungen in den Organismen erkennen.

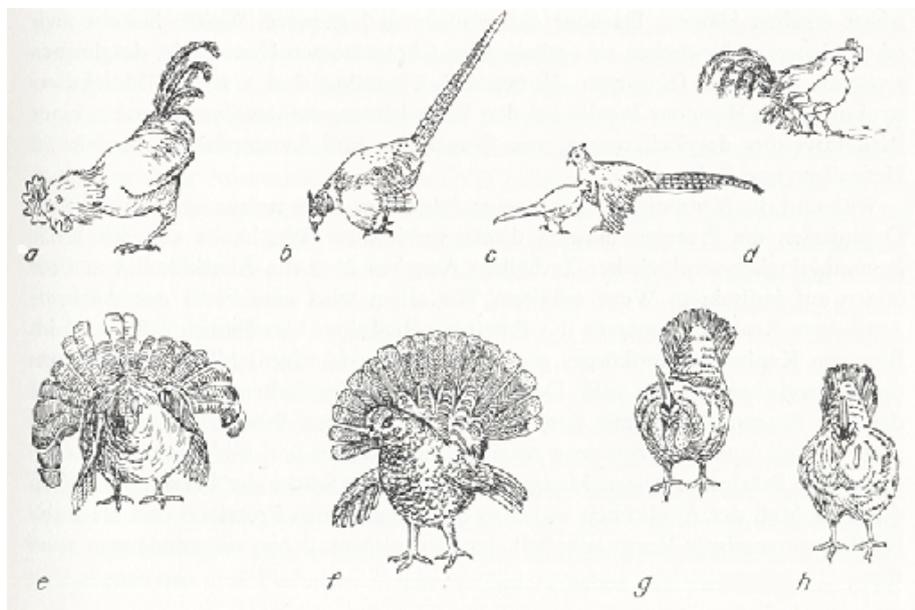


Abb. 11: Homologe Verhaltensformen bei Hühnervögeln (Galliformes): **a** Haushahn lockt zum Futter; **b** Lockphase beim Jagdfasan (*Phasianus colchicus*); **c**, **d** Laterale Balz („Walzern“) bei Fasan und Haushahn: Kratzfuß – der Haushahn spreizt den der Henne abgewandten, der Jagdfasan den zugewandten Flügel; **e** Balzverhalten oder intensives Drohen beim Birkhahn (*Lyrurus*), hier Balz, das Weibchen steht links, die vier hellen Schwanzfedern werden nach dieser Richtung (um etwa 12°) geneigt; **f** Franklin-Waldhuhn (*Canachites canadensis franklini*), Balzstellung, der Schwanz wird dabei rhythmisch gefächert; **g** Präriehuhn (*Tympancus cupido*), Balzstellung während der Lautgebung, dabei rhythmisches Schwanzfächern; **h** dasselbe: Haltung nach Ende der Lautgebung

¹¹ V. Johst: Evolution und Verhalten, in: Beiträge zur Genetik und Abstammungslehre, hrsg. von H. Böhme, R. Hagemann, R. Löther. Berlin 1978, S. 433.

So enthalten prokaryotische Organismen (Bakterien, Blaualgen) ebenso wie eukaryotische Zellen die Desoxyribonukleinsäure (DNS), den Stoff, aus dem die Gene bestehen. In ihrer Struktur ist die Erbinformation verschlüsselt, die, durch Ribonukleinsäure (RNS) vermittelt, in Proteine umgesetzt wird. In diesen kom-[24]men die gleichen zwanzig Aminosäuren in verschiedenen Anteilen und Anordnungen als Strukturelemente vor. Während die DNS-Fäden bei den Prokaryoten einfach im Zellplasma liegen, sind sie bei den Eukaryoten in die kompliziert gebauten Chromosomen integriert, die im Zellkern enthalten sind. Die äußere Gestalt der Chromosomen und ihre Anzahl bei den verschiedenen Arten ist unterschiedlich, woraus sich bereits wichtige Rückschlüsse auf die systematische Verwandtschaft ergeben können. Darüber später mehr und genauer. Weiter besteht zwischen Genen und zwischen sie enthaltenden Chromosomen Homologie, desgleichen zwischen Proteinen (Enzymen, Hormonen). Homolog sind z. B. die Molekularstrukturen des Hormons Insulin bei den Wirbeltieren und des Cytochroms c, eines Biokatalysators der Zellatmung, von Säugetieren und Samenpflanzen bis hin zu Hefepilzen und Bakterien.

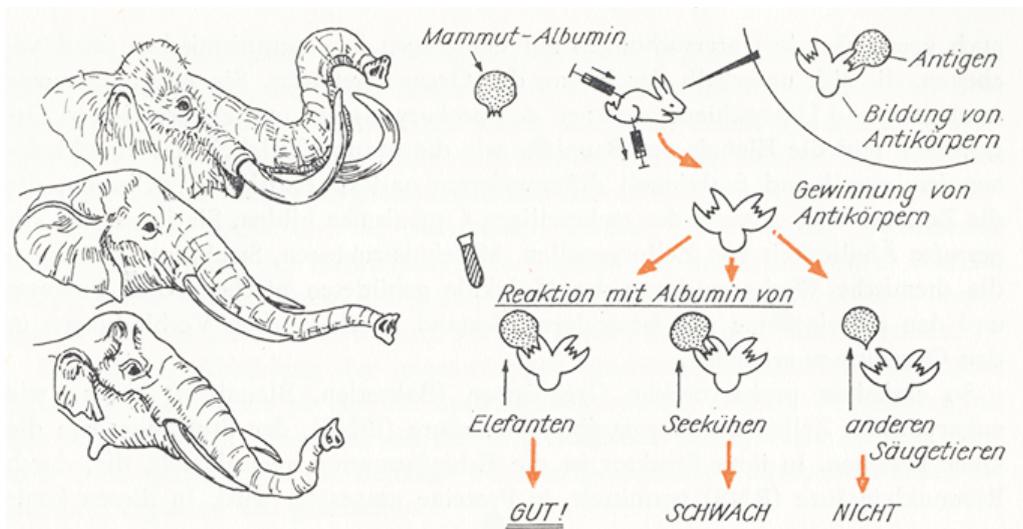


Abb. 12: Immunbiologisch-serologischer Verwandtschaftsnachweis für das Mammut mittels Präzipitinreaktion. Das ausgestorbene Mammut (oben) steht dem Afrikanischen Elefanten (Mitte) und dem Indischen Elefanten (unten) systematisch näher als anderen heute lebenden Tierarten

Während die Kenntnis der Aminosäurefolgen der Proteine aus unterschiedlichen Organismen die Proteinstrukturen direkt vergleichen läßt, lassen sich mit Hilfe immunbiologisch-serologischer Techniken Angaben über die Ähnlichkeit von Proteinen auf indirektem Wege erhalten. Vor allem wird eine Form der Antigen-Antikörper-Reaktion genutzt: die Präzipitin-Reaktion. Gewöhnlich läßt man im Blut von Kaninchen Antikörper gegen das Protein (Antigen) bilden, das mit anderen verglichen werden soll. Das die Antikörper enthaltende Blutserum wird dann in Reagenzgläsern mit Suspensionen der anderen Proteine (Antigene) gemischt. Antikörper und Antigene reagieren miteinander und bilden einen Niederschlag, ein Präzipitat, dessen Menge meßbar ist. Die Stärke der Präzipitinreaktion dient als Maß der Ähnlichkeit zwischen den verglichenen Proteinen und als Indiz für die systematische Verwandtschaft der Organismen, denen sie entnommen wurden.

[25] Der Einsatz dieser Forschungstechnologie trug z. B. wesentlich dazu bei, die systematischen Verwandtschaftsbeziehungen in den Pflanzenfamilien der Magnoliengewächse, der Hartriegelgewächse und der Gräser zu ermitteln. Mit ihrer Hilfe konnte enge Verwandtschaft zwischen Pfeilschwanzkrebsen und Skorpionen nachgewiesen werden. Ihre Ergebnisse bekräftigten, daß Hasen und Kaninchen keine Nagetiere sind, sondern zu einer eigenen, von der Ordnung der Nagetiere unabhängigen Ordnung der Hasentiere gehören. Kaninchen erwiesen sich als serologisch sehr gering mit Nagetieren verwandt, weniger ähnlich als mit Ratten oder Meerschwein-

chen und sogar mit dem Rind. Serologisch konnte auch die enge Verwandtschaft zwischen Mammut, Indischem und Afrikanischem Elefanten bestätigt werden. Aus einem etwa sechs Monate alten, rund 44.000 Jahre im sibirischen Dauerfrostboden konservierten und 1977 ausgegrabenen Mammutbaby konnte intaktes Albumin, ein im Blutserum enthaltenes Protein, entnommen und der Präzipitinreaktion unterzogen werden. Während die Reaktion bei Elefantenalbumin sehr stark ausfiel, reagierten die Mammualbumin-Antikörper des Kaninchens mit Albumin von Seekühen nur schwach und mit Albuminen anderer Säugetierarten fast gar nicht (Abb. 12).

Das Vorkommen charakteristischer organismeneigener Stoffgruppen ist von den Systematikern bei den Pflanzen seit Jahrhunderten als Klassifikationsmerkmal benutzt worden, z. B. die ätherischen Öle in der Familie der Lippenblütler (bei Rosmann, Lavendel, Minze, Thymian usw.) oder die Terpentine der Kiefern. Heute befaßt man sich besonders mit den Stoffgruppen der Alkaloide, Flavonoide, Glykoside, Terpenoide u. a. Es sind Nebenprodukte grundlegender Stoffwechselfvorgänge, die im Pflanzenreich ungleichmäßig verbreitet sind. Solche „Sekundärstoffe“ bilden ein schier unerschöpfliches Material für chemotaxonomische Untersuchungen. Auch im Tierreich ergeben sich durch die differenzierte Verbreitung organismuseigener Stoffgruppen charakteristische chemische Merkmale. So sind der weiße und gelbe Farbstoff der Flügel bei den Weißlingen (Kohlweißling, Zitronenfalter u. a.), Harnsäureabkömmlinge, für diese Schmetterlingsfamilie kennzeichnend. In Muskelzellen kommen verschiedene Phosphate vor, die der Resynthese des energiespeichernden Adenosintriphosphats (ATP) dienen. Bei den Wirbeltieren ist das immer Kreatinphosphat, bei den Wirbellosen in der Regel Argininphosphat. Die Ausnahme von der Regel bilden Stachelhäuter sowie die Eichelwürmergattung *Balanoglossus*. In den Muskeln des Mundes von Seeigeln finden sich beide Phosphagene. Haarsterne besitzen wie Wirbeltiere nur Kreatinphosphat, zumindest eine Seesternart nur Argininphosphat. Einige *Balanoglossus*-Arten enthalten nur Kreatinphosphat, bei einer Art kommen sowohl Kreatinphosphat als auch Argininphosphat vor. Das läßt verwandtschaftliche Beziehungen der Stachelhäuter sowohl zu den Eichelwürmern als auch zu den Wirbeltieren vermuten.

Die Mannigfaltigkeit der Organismen ist nicht nur gradweise abgestuft, wie dies der Vergleich der individuellen Entwicklung der Organismen, der Selbstaufbau der lebenden Systeme, und von Bestand, Bau und Leistung der Strukturelemente ihrer verschiedenen Strukturebenen – von der biochemisch-molekularen Ebene bis zu Lebensweise und Verhalten – lehren. Zudem haben die verschiedenen Taxa, [26] aus denen sich diese Mannigfaltigkeit zusammensetzt, bestimmte Verbreitungsgebiete, sie sind auf eigentümlich differenzierte Weise

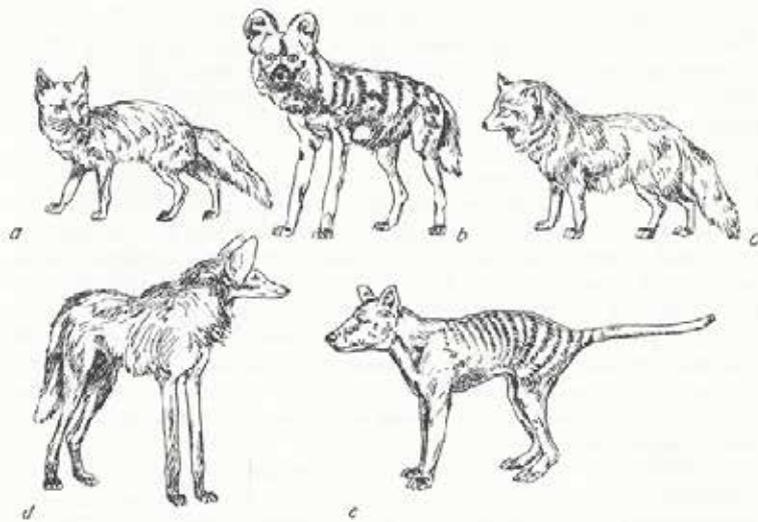


Abb. 13: Lebensformtyp des fleischfressenden Steppenläufers: **a** Steppenfuchs (Korsak) in Eurasien, **b** Hyänenhund in Afrika, **c** Präriewolf in Nordamerika, **d** Mähnenhund (Mähnenwolf) in Südamerika, **e** Beutelwolf (Beutelhund) in Australien

über die Erdoberfläche verteilt. Freilich schaffen das Zusammentreffen und -wirken physikalischer (besonders klimatischer), chemischer und biotischer Umstände unterschiedliche Bedingungen für das Leben auf der Erde. Auf Kontinenten und Inseln wechseln Bodenbeschaffenheit, Höhe über dem Meeresspiegel, geographische Lage und Klima, in den Meeren und Ozeanen unterscheiden sich Tiefe, Temperatur, Salz- und Sauerstoffgehalt. Davon hängen Form und Dichte des pflanzlichen Lebens ab, von diesen das tierische Leben. Pflanzenformationen wie Grassteppen, Buschland und Wälder wiederholen sich in verschiedenen Gegenden der Erde und bieten Tieren entsprechende Lebensmöglichkeiten. Aber unter verhältnismäßig ähnlichen abiotischen Bedingungen leben sehr verschiedene Pflanzenarten, unter ähnlichen Bedingungen der Vegetation unterschiedliche Tierarten von ähnlicher Lebensweise und Gestalt (Konvergenz), die durch ihre Analogien als Repräsentanten bestimmter Lebensformtypen erscheinen (Abb. 13).

Deshalb kann man große Gebiete der Erde mit einer jeweils für sie charakteristischen Flora und Fauna, biogeographische Regionen, unterscheiden. Diese Erscheinung wiederholt sich in bemerkenswerter Weise bei verhältnismäßig abgedehnten Lebensstätten: auf Inseln, die fernab vom Festland im Meer liegen, [27] auf Bergen, die einsam aus der Ebene aufragen, in Seen, die von Gebirgsketten umgeben sind oder sich weit weg von anderen Binnengewässern befinden. Sie zeichnen sich vielfach durch eine „endemische“, nur dort vorkommende, Organismenwelt aus. So kommen z. B. von den im Baikalsee lebenden 33 Weichtierarten 32 nur dort vor; 65 von 74 Strudelwurmarten und 14 von 32 Fischarten sowie die in diesem Süßwassersee fernab vom Meer lebende sibirische Robbe (eine Unterart der Ringelrobbe) sind Endemiten des Baikals.

Flora und Fauna der großen biogeographischen Regionen und die Endemiten relativ isolierter Lebensstätten lassen die gradweise abgestufte Mannigfaltigkeit der Organismen gleichsam gebrochen im Spektrum ihrer Verbreitung erscheinen.

Natürliches System und Deszendenztheorie

„Jede Halbkugel hat ihre eigene Art von Gewächsen, und es erklärt sich keineswegs aus der Verschiedenheit der Klimate, warum das tropische Afrika keine Laurineen (Lorbeergewächse), die Neue Welt keine Heidekräuter hervorbringt, warum es in der südlichen Halbkugel keine Calceolarien (Pantoffelblumen) gibt, warum auf dem indischen Festlande das Gefieder der Vögel nicht so glänzend ist wie in den heißen Landstrichen Amerikas, endlich warum der Tiger nur Asien, das Schnabeltier nur Neuholland eigen ist. Die Ursachen der Verteilung der Arten im Pflanzen- wie im Tierreich gehören zu den Rätseln, welche die Naturphilosophie nicht zu lösen imstande ist. Mit dem Ursprung der Wesen hat diese Wissenschaft nichts zu tun, sondern nur mit den Gesetzen, nach denen die Wesen über den Erdball verteilt sind. Sie untersucht das, was ist, die Pflanzen- und Tierbildungen, wie sie unter jeder Breite, in verschiedenen Höhen und bei verschiedenen Wärmegraden nebeneinander vorkommen; sie erforscht die Verhältnisse, unter denen sich dieser oder jener Organismus kräftiger entwickelt, sich vermehrt oder umwandelt; aber *sie rührt nicht an Fragen, die unmöglich zu lösen sind, weil sie mit der Herkunft, mit dem Uranfang eines Lebenskeimes zusammenhängen*“, schrieb Alexander von Humboldt, der Begründer der Pflanzengeographie, im ersten Viertel des vorigen Jahrhunderts.¹²

Und Goethe dichtete 1798:

„Dich verwirret, Geliebte, die tausendfältige Mischung
Dieses Blumengewühls über dem Garten umher;
Viele Namen hörest du an und immer verdränget,

¹² A. v. Humboldt: Tagebuch vom Orinoko. Berlin 1959, S. 102 (Hervorhebung von mir – R. L.). „Naturphilosophie“ bedeutet in diesem Zitat soviel wie denkende, theoretisch reflektierende Naturbetrachtung im Unterschied zur bloßen Naturbeschreibung.

Mit barbarischem Klang, einer den andern im Chor.
Alle Gestalten sind  hnlich, und keine gleicht der andern;
Und so deutet das Chor auf ein geheimes Gesetz,
Auf ein heiliges R tsel. O, k nnt' ich dir, liebliche Freundin,
 berliefern sogleich gl cklich das l sende Wort !¹³

Der Philosoph Immanuel Kant schlielich fragte schon in seiner „Allgemeinen Naturgeschichte und Theorie des Himmels“ (1755): „Ist man imstande zu sagen: [28] *Gebt mir Materie, ich will euch zeigen, wie eine Raupe erzeugt werden k nne?*“ Er antwortete, „da eher die Bildung aller Himmelsk rper, die Ursach ihrer Bewegungen, kurz, der Ursprung der ganzen gegenwrtigen Verfassung des Weltbaues werde k nnen eingesehen werden, ehe die Erzeugung eines einzigen Krauts oder einer Raupe aus mechanischen Gr nden deutlich und vollstndig kundwerden wird“.¹⁴ In der „Kritik der Urteilskraft“ (1799) bekrftigte er: „Es ist f r den Menschen ungereimt, auch nur einen solchen Anschlag zu fassen oder zu hoffen, da noch etwa dereinst *ein Newton aufstehen k nne, der auch nur die Erzeugung eines Grashalms nach Naturgesetzen, die keine Absicht geordnet hat, begreiflich machen werde*; sondern man mu diese Einsicht den Menschen schlechterdings absprechen.“¹⁵

Humboldt, Goethe, Kant dokumentieren die Problemsituation, die zu ihrer Zeit angesichts der gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit der Organismen, ihrer zweckmigen Angepatheit an unterschiedlichste Lebensbedingungen in der Dialektik von Homologie und Analogie und in der Brechung der gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit durch das Spektrum ihrer geographischen Verteilung bestand. Mit „Herkunft“ und „Uranfang eines Lebenskeimes“ (Humboldt), mit „geheimem Gesetz“, auf das die  hnlichkeit und Verschiedenheit der Gestalten deutet (Goethe), mit „Naturgesetzen, die keine Absicht geordnet hat“ (Kant), nennen sie Stichworte zum Problem, das gegeben, d. h. dem wissenschaftlichen Denken aufgegeben war.

Probleme f r das wissenschaftliche Erkennen entstehen an der Peripherie des Erkannten im Spannungsfeld zwischen Wissen und Nichtwissen. Zum Forscher kommen sie von auen her als Anfrage, Auftrag oder als Konsequenz seines eigenen kritischen Denkens. Wo keine Probleme gesehen werden, ruht die wissenschaftliche Arbeit bzw. bewegt sich im Leerlauf unfruchtbarer Routine. Wird auf Probleme aufmerksam gemacht, whrend man sie nicht f r l sbar hlt, wie in den angef hrten Texten von Humboldt und Kant, k nnen dadurch immerhin andere zum Forschen herausgefordert werden. Das Material, das bearbeitet wird (die Erkenntnisobjekte), die Methoden und die zu ihrer Anwendung erforderlichen und verf gbaren technischen Hilfsmittel, das Denken, das den Proze der Forschung leitet und die anfallenden Daten verarbeitet, die Sprache, in der gedacht, die Resultate festgehalten und mitgeteilt werden, und das Problem, zu dessen L sung das Ganze in Gang gesetzt wird, bilden die konstituierenden Momente der Forschung. Probleme werden in Problemsituationen bewut und stimulieren das Denken.

Eine Problemsituation als Ausgangssituation des Denkens ist, wie der Psychologe S. L. Rubinstein schreibt, „eine Situation, die implizit etwas enthlt und voraussetzt, das jedoch unbestimmt und unbekannt, also explizit nicht gegeben, sondern nur durch seine Beziehung zum Gegebenen aufgegeben ist. Die Beziehung des Unbekannten, Aufgegebenen, Gesuchten zu den Ausgangsdaten des Problems bestimmt die Richtung des Denkprozesses. Die Einheitlichkeit dieser Richtung bedingt die Einheitlichkeit des Denkprozesses, der auf die L sung eines bestimmten Problems gerichtet ist“.¹⁶ Diese Charakteristik gilt an Ort und Stelle dem indivi-[29]duellen menschlichen Erkenntnisproze, lt sich jedoch auch auf den gesell-

¹³ J. W. v. Goethe, a. a. O., S. 67 (Hervorhebungen von mir – R. L.)

¹⁴ I. Kant: Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels. Berlin 1955, S. 50.

¹⁵ I. Kant: Kritik der Urteilskraft. Leipzig 1948, S. 265 (Hervorhebung von mir – R. L.).

¹⁶ S. L. Rubinstein: Prinzipien und Wege der Entwicklung der Psychologie. Berlin 1963, S. 41.

schaftlichen Erkenntnisprozeß der Wissenschaftsgeschichte übertragen. In ihm setzt sich die Richtung des Denkprozesses in der Gemeinschaft und Generationenfolge der Wissenschaftler als Tendenz durch, vorangetrieben durch wissenschaftliches Schöpfertum, das sich am Problem entzündet. Probleme werden als Fragen (Problemfragen) formuliert. Zu ihrer Beantwortung werden aufgrund des vorhandenen Wissens Hypothesen als mögliche Problemlösungen entworfen. Diese werden durch die Anwendung der Methoden auf die Erkenntnisobjekte auf ihren Wahrheitsgehalt geprüft, präzisiert, bewiesen oder verworfen.

Das Problem, das in den angeführten Zitaten von Humboldt, Goethe und Kant aufgeworfen wird, beschäftigte das Denken nicht nur dieser drei, sondern auch vieler anderer Naturforscher und Philosophen der zweiten Hälfte des 18. und der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Es war das Problem der Herkunft und des Wesens des eigentümlichen Gefüges von Ähnlichkeitsbeziehungen, von Homologien und Analogien, zwischen den Lebewesen, durch die sie die gradweise abgestufte Mannigfaltigkeit bilden. Dieses Problem ergab sich aus der Entwicklung der Taxonomie, genauer: aus der Idee und Ausführung des natürlichen Systems der Lebewesen, zu dem diese Entwicklung führte.

Seit den Anfängen menschlicher Existenz machte das Gewinnen des Lebensunterhalts, das mit Sammeln und Jagen begann, die Menschen mit ihrer natürlichen Umwelt vertraut und lehrte sie, die in ihr vorkommenden Pflanzen und Tiere zu unterscheiden. Sie bekamen Namen und wurden in Gruppen eingeteilt, vor allem nach ihrem Nutzen, z. B. als genießbare und ungenießbare, und ihrem Vorkommen. So unterschied man im Mittelalter volkstümlich Vieh (Haustiere), Tiere (was auf der Erde läuft), Vögel (was in der Luft fliegt, auch die Fledermäuse), Fische (was im Wasser schwimmt, auch „Walfische“ und Biber) und Würmer (was sich kriechend fortbewegt, auch die Schlangen). Vor mehr als 2300 Jahren aber begann im alten Griechenland der Philosoph und Naturforscher Aristoteles sich wissenschaftlich mit den Lebewesen zu beschäftigen, darunter mit der vergleichenden Anatomie und der Klassifikation der Tiere. Aus seinen tierkundlichen Schriften ist zu entnehmen, daß er mehr als 500 Tierarten kannte und nach Merkmalen ihrer Organisation in Gruppen zusammenstellte.

Über sein Vorgehen beim Vergleichen und Einteilen der Tiere äußerte Aristoteles u. a.: „Zuerst sind die Teile der Tiere zu betrachten, aus denen sie bestehen, denn nach diesen unterscheiden sie sich besonders auch in ihrer Gesamtform, entweder dadurch, daß sie diese haben, jene nicht, oder durch die Lage oder Anordnung derselben, oder... nach der Gestalt, nach der größeren Ausbildung, nach der Analogie und dem Gegensatz gewisser Zustände.“ An anderer Stelle heißt es: „Die dem Genus nach verschieden sind unter den Tieren, haben beinahe auch die meisten Teile der Gestalt nach verschieden und manche sind nur der Analogie nach nicht verschieden, aber generell; andere wiederum sind generell dieselben, unterscheiden sich aber in der Art, viele Teile finden sich bei den einen, bei den anderen nicht.“ Und schließlich noch: „Gruppen, deren Teile sich nur nach größerer oder geringerer Ausbildung, also nur nach Gradunterschieden, voneinander unterscheid[en], werden unter einer Gruppe vereinigt; – die aber, deren Teile nur analog sind, hat man getrennt; ich meine, wie der Vogel sich vom Vogel nur gradweise unterscheidet (denn die eine Art hat lange Flügel, die andere kurze); der Fisch aber vom Vogel der Analogie nach (denn was diesem die Befiederung ist, ist jenem die Schuppe). Allein es ist nicht leicht, dies bei allen durchzuführen, da vielen Tieren dasselbe Analoge eigen ist.“¹⁷

Was Aristoteles „Analogie“ nannte, entspricht im großen und ganzen dem, was man heute als „Homologie“ bezeichnet. Eine klare begriffliche Trennung zwischen „Homologie“ und „Analogie“ wurde erst im Jahre 1848 von dem Morphologen Richard Owen ausgeführt. Die Aus-

¹⁷ zit. nach J. B. Meyer: Aristoteles Tierkunde. Berlin 1855, S. 106 f.

drücke „Art“ und „Gattung“ (Genus) verwandte Aristoteles als Begriffe der Logik zur Bezeichnung von Gruppierungen, die im Verhältnis von Besonderem (Art) und Allgemeinem (Gattung) stehen, also noch nicht als taxonomische Kategorien. Gelegentlich sprach er auch noch von Groß- und Größtgattungen. Als Hauptgruppen der Tiere nannte er die (rotes Blut führenden) „*Bluttiere*“ und die „*blutlosen Tiere*“ – Gruppen, die weitgehend mit denen der Wirbeltiere und der Wirbellosen übereinstimmen, wie sie am Ende des 18. Jahrhunderts von J. B. Lamarck gebildet wurden. Bei den Bluttieren unterschied Aristoteles die „*lebendiggebärenden Vierfüßer*“ (Säugetiere), einschließlich der Wale und der Robben, die *Vögel*, die „*eierlegenden Vierfüßer*“ (Reptilien und Amphibien), einschließlich der Schlangen mitsamt den lebendiggebärenden Vipern, und die *Fische*. Zu den Blutlosen zählte Aristoteles die „*Weichtiere*“ (Tintenschnecken), die „*Weichschaltiere*“ (Krebstiere), die *Insekten* und die „*Schaltiere*“ (die übrigen Wirbellosen).

Während Aristoteles sich mit den Tieren befaßte, wandte sich sein Schüler Theophrastos der Pflanzenwelt zu, aus der er ebenfalls etwa 500 Arten kannte. Bei ihrer vergleichenden Anatomie und Klassifikation blieb er aber hinter seinem großen Lehrer zurück. Er teilte die Pflanzen lediglich in Bäume, Sträucher, Stauden und Kräuter ein und differenzierte sie weiter als fruchtbar oder unfruchtbar, blühend oder blütenlos, immergrün oder laubabwerfend, auf dem Lande oder im Wasser wachsend. Auch wirtschaftliche Gesichtspunkte zog er heran, z. B. als er bei den Kräutern zwischen Gemüse und Getreide unterschied und zu letzterem auch die Hülsenfrüchte stellte.

Der von Aristoteles und Theophrastos erreichte Stand des zoologischen und botanischen Wissens blieb für viele Jahrhunderte unübertroffen; nur die Anzahl der bekannten Arten wurde um einige Hunderte vergrößert. Erst in der Renaissance begannen vergleichende Anatomie und Taxonomie weiter voranzukommen. Die zunächst bis ins 17. Jahrhundert hinein entstandenen Kräuter- und Tierbücher beeindruckten allerdings mehr durch ihre zumeist vorzüglichen Abbildungen als durch den sachlichen Gehalt ihrer Texte und ihre Systematik. Aristoteles' Tierkunde aber galt weiterhin als grundlegende Fachliteratur der Naturforscher. In einem Briefe aus dem Jahre 1882, seinem Todesjahr, bekannte Charles Darwin: „Linné und Cuvier sind meine beiden Götter gewesen, wenn auch auf recht unterschiedliche Weise, aber sie waren Schuljungen, vergleicht man sie mit dem alten Aristoteles.“¹⁸

[31] Die in der Renaissance einsetzende beschreibende, vergleichende und klassifizierende Naturforschung vervielfachte die Artenkenntnis. Zur fortschreitenden Bekanntschaft mit der pflanzlichen und tierischen Artenfülle aller Erdteile und Meere kam der Zugang zur Welt der mit dem bloßen Auge unsichtbaren Lebewesen, den das Mikroskop ebenso wie den Feinbau der größeren Organismen erschloß. Auch die fossilen Überreste ausgestorbener Arten gerieten ins Blickfeld der Naturforschung. Die Anzahl der bekannten Organismenarten ging bald in die Tausende und Zehntausende. Es wurde immer schwieriger, sich in der Vielfalt zurechtzufinden. Der Ausweg aus dieser Problemsituation, an dem viele Forscher mitschufen, bestand darin, das methodische Rüstzeug zur geistigen Beherrschung der Mannigfaltigkeit gründlich zu bereichern. Die Fachausdrücke (die Terminologie) der Pflanzen- und Tiermorphologie, das Kategoriengefüge der Taxonomie und eine geregelte Namengebung für die Taxa wurden erarbeitet und in allgemeinen Gebrauch genommen. Hinter diesem innerwissenschaftlichen Vorgang standen letztlich die Herausbildung der kapitalistischen Produktionsweise und Erfordernisse ihrer Entwicklung. Carl von Linné, der Klassiker der beschreibenden, vergleichenden und klassifizierenden Naturforschung, sprach den Zusammenhang mit dem Wirtschaftsleben klar aus: „Die ganze Ökonomie stützt sich auf die Kenntnis der Naturkörper“, sagte er, und weiter: „Das Pflanzenreich ist für den menschlichen Lebensunterhalt

¹⁸ F. Darwin (Ed.): The Life and Letters of Charles Darwin. New York 1891, Bd. II, S. 427.

notwendiger als Gold und Silber.“ Um die Natur wirtschaftlich zu nutzen, wird Systematik benötigt: „der Ariadnefaden für die Botaniker ist das System, ohne sie herrscht das Chaos.“¹⁹

Ein wichtiges Ereignis der Biologiegeschichte war, daß der Geistliche und Naturforscher John Ray die Klassifikation der Organismen als eigene wissenschaftliche Erkenntnisaufgabe begriff und annahm. Er wurde zum Begründer der Systematik als besonderer Teilwissenschaft der Biologie. In seinem dreibändigen Werk „Historia plantarum“ (Geschichte der Pflanzen; 1686 bis 1704) klassifizierte er 1800 Pflanzenarten, wobei er zuoberst blütenlose und Blütenpflanzen und bei diesen Ein- und Zweikeimblättrige unterschied. In gleicher Weise umfassend war sein an die Einteilung des Aristoteles angelehntes Werk zur Klassifikation der Tiere. Zudem wurde durch Ray der Begriff der Art (Spezies) zum Fachausdruck der Systematik: Er beschränkte die Verwendung darauf, die unterste Kategorie bei der Klassifikation der Organismen zu sein und gab ihm einen spezifisch biologischen Inhalt. Damit legte er den Grundstein des taxonomischen Kategoriengefüges und des Artproblems in der Biologie.

Ray kritisierte, daß die Naturforscher vor ihm vielfach Zufälligkeiten herangezogen hätten, um Arten zu unterscheiden, und dadurch ihre Anzahl unnötig vervielfacht hätten. Als solche zufälligen Unterschiede sah er z. B. Variationen in der Größe der Pflanzen, in der Farbe ihrer Blüten, in der Farbe und Zahl der Blätter und dergleichen auch bei den Tieren an. Deshalb gehörten auch Neger und Europäer zur gleichen Art. Die zufälligen Unterschiede führte er auf verschiedene Umweltbedingungen zurück. Wodurch eine Art tatsächlich von der anderen verschieden sei, darüber sagte er: „Eine Art geht nie aus dem Samen einer anderen Art hervor und umgekehrt.“²⁰ So gehören Individuen ungeachtet ihrer Unterschiede [32] zur selben Art, wenn ihre Abkunft von gleichen Eltern nachgewiesen oder vernünftigerweise vorausgesetzt werden kann. Obwohl sie in unwesentlichen Eigenschaften variieren können, stimmen sie in der Anordnung ihrer wesentlichen Teile überein und bewahren diese von Generation zu Generation in gerader Linie seit den ersten Exemplaren der Spezies. Diese aber kommen von Gott – ein Schluß, der für den frommen englischen Puritaner und Aristoteliker unumgänglich war. Das in der aristotelischen Philosophie gegebene statische Weltbild und der biblische Schöpfungsmythos verbanden sich in Rays Aussage, daß „die Zahl der Arten in der Natur gewiß und bestimmt ist, wie das von den Philosophen allgemein anerkannt wird und auch durch göttliche Autorität bewiesen werden kann, daß Gott die Werke seiner Schöpfung beendet, d. h. die Zahl der Arten in sechs Tagen abgeschlossen habe“.²¹

Während Ray den Artbegriff als biologisch-taxonomischen Fachbegriff einführte, verwandte der Botaniker Joseph Pitton de Tournefort in seinem Ende des 17. Jahrhunderts veröffentlichten Pflanzensystem konsequent mit festgelegter Folge die viergliedrige Begriffshierarchie „Spezies – Genus – Sektion – Klasse“. Er konzentrierte sich besonders darauf, die Gattungen durch Merkmale zu charakterisieren und abzugrenzen, d. h., die Gattungsnamen mit einem bestimmten biologisch-morphologischen Inhalt zu verbinden. Die unter den Gattungen aufgeführten Arten bestanden aus Pflanzen derselben Gattung, die sich durch ein besonderes Merkmal voneinander unterscheiden. So verwandte Tournefort den Artbegriff noch als logischen Ordnungsbegriff, wenn auch mit fixierter Position, und bezog ihn sowohl auf Arten als auch Varietäten im Sinne Rays.

Ray, Tournefort und selbstverständlich Aristoteles waren die Forscher, auf deren Werken Linné wesentlich fußte. Niemand vor ihm habe in der Botanik mehr ausgerichtet als Tournefort, urteilte er. Über Linné aber sagte man im 18. Jahrhundert, Gott habe die Welt geschaffen, Linné jedoch habe sie geordnet. Der vielseitige Arzt, Gelehrte und Forschungsreisende schuf die sei-

¹⁹ Zit. nach C. A. M. Lindmann: Carl von Linné als botanischer Forscher und Schriftsteller. Jena 1908, S. 53 und 87.

²⁰ Zit. nach J. C. Greene: The Death of Adam. New York 1961, S. 135.

²¹ Ebd., S. 136.

nerzeit vollständigste und praktikabelste Klassifikation der drei Naturreiche, des Tier-, des Pflanzen- und des Mineralreiches. „Art – Gattung – Ordnung – Klasse“ war der dabei strikt angewandte Kategorienapparat. Für die Weiterentwicklung der Taxonomie verbinden sich mit dem Namen Linné vor allem die Reform der Nomenklatur, die Schaffung des Sexualsystems der Pflanzen sowie die Idee und Aufgabenstellung des natürlichen Systems der Lebewesen.

Die zoologischen und botanischen Namen der Lebewesen boten Linné ein verwirrendes Durcheinander. In den Schriften der Naturforscher gab es unterschiedliche Namen für dieselben Gruppen und gleiche Namen für verschiedene Gruppen. Für viele Arten und Gattungen ließen sich schier endlose Namenlisten aufstellen. Vielfach verwandte man anstelle von Namen auch lange, umständliche Charakteristiken. Für die Gelehrten wurde es immer schwieriger, sich untereinander zu verständigen. Man bedurfte dringend einheitlicher, eindeutiger und kurzer Namen. Linné nahm die dafür notwendige Reform der Benamung in Angriff. Zuerst trennte er die beschreibenden Charakteristiken und die Namen. Sodann gab er jeder Gattung einen eindeutigen Namen, der aus einem Wort bestand. [33] Schließlich bildete er durch das Hinzufügen je eines weiteren Wortes zu den Gattungsnamen die Namen der zu jeder Gattung gehörenden Arten. Die Artnamen sind also zweigliedrig (binär) und geben zugleich die Gattung an, zu der die Art gehört. Als Beispiel dafür kann jeder beliebige heutige wissenschaftliche Artname dienen.

Diese neue binäre Nomenklatur wurde von Linné erstmals in seinem Buch „Species plantarum“ (Die Pflanzenarten, 1753) auf die ihm aus aller Welt bekannten 5250 Pflanzenarten angewendet. Von diesem Buch her datiert die moderne botanische Nomenklatur. Als zoologisches Gegenstück gilt die zehnte Ausgabe von Linnés „Systema naturae“ (System der Natur, 1758), in dem zum ersten Male die dem Autor damals bekannten 4387 Tierarten – in der ersten Ausgabe (1735) hatte er 549 Spezies aufgeführt – nach dem neuen Verfahren benamt waren. Die binäre Nomenklatur setzte sich dank der allgemeinen Annahme der Linnéschen Systematik, mit der sie verbunden war, und ihrer offenkundigen Zweckmäßigkeit halber binnen weniger Jahrzehnte durch. Für ihre weitere Anwendung hinterließ Linné nur einige allgemeine Forderungen. Sie reichten nicht aus, um zu sichern, daß die Nomenklatur eindeutig, einheitlich und beständig blieb. Deshalb kam es zu Diskussionen, die schließlich dazu führten, daß zu Beginn des 20. Jahrhunderts auf internationalen Kongressen der Botaniker und der Zoologen jeweils besondere internationale Regeln für die botanische (einschließlich der paläobotanischen) und die zoologische (einschließlich der paläozoologischen) Nomenklatur angenommen wurden. Auf den botanischen Regeln fußt eine spezielle Regelung für die Sorten der Kulturpflanzen. An der Präzisierung und Ergänzung der Nomenklaturregeln wird seither kontinuierlich gearbeitet.

Für sein Pflanzensystem orientierte sich Linné an der damals von Nehemiah Grew und Rudolph Jakob Camerarius entdeckten Sexualität der Pflanzen. Deren Geschlechtsorgane (Staubgefäße und Stempel) wurden zur Grundlage, um die Blütenpflanzen in 23 Klassen einzuteilen, zu denen als 24. Klasse die der Kryptogamen kam. Merkmale der Staubgefäße, Stempel und Früchte benutzte Linné, um unterhalb der Klassen die Ordnungen aufzustellen. Die Gattungsmerkmale entnahm er aus der Analyse aller Teile von Blüte und Frucht, während er für die Arten alle Merkmale der Pflanzen in Betracht zog, die jede Art vor allen anderen der gleichen Gattung auszeichnete. Daß Linné mit seinen subtilen pflanzenanatomischen Analysen auch die Morphologie voranbrachte, sei am Rande vermerkt.

Das Sexualsystem stieß anfänglich auf starke Widerstände in der Gelehrtenwelt, war doch die Sexualität der Pflanzen immer noch stark umstritten; zudem fand mancher dieses Pflanzensystem unmoralisch. So wandte der Botaniker J. G. Siegesbeck in einer Streitschrift gegen Linné ein, kein Mensch werde glauben, daß Gott solche abscheuliche Unzucht zur Fortpflanzung im Gewächsreich eingeführt habe und zulasse, daß mehrere Männer (Staubgefäße) eine Frau

(Stempel) besäßen. Ein derart unkeusches System dürfe der studierenden Jugend nicht mitgeteilt werden. „Ich hatte gehofft, dem Reinen sei alles rein“, antwortete der Angegriffene brieflich, „ich werde mich nicht verteidigen, denn die Jahrhunderte werden urteilen.“²²

[34] Bei der Arbeit am Sexualesystem erkannte Linné, daß es möglich sein müsse, ein anderes Klassifikationssystem aufzustellen als das seine und die Systeme aller seiner Vorgänger, ein System, nach dem im Grunde alle Botaniker gesucht hätten: das natürliche System. Alles, was erreicht worden sei, seien künstliche Systeme, unbezweifelbar wertvoll durch die in ihnen enthaltenen Pflanzenbeschreibungen. Das natürliche System aber besitze einen höheren Wert, denn aus ihm erkläre sich die Natur der Pflanzen. Der unendliche Reichtum der Natur, die Schwierigkeiten, alle Pflanzen auf der Erde zu finden und dann auch noch die richtigen Kennzeichen zu bemerken, kurz: die Schwäche des menschlichen Erkenntnisvermögens hätten seine Ausführung bisher verhindert, und auch er könne nur danach streben. Dieses Streben brachte er in seinem Sexualesystem zum Ausdruck, das ihm nicht schlechthin ein künstliches war. Verstand er dessen Klassen als künstliche Konstruktionen, sah er in den Gattungen und Arten naturgegebene Einheiten. Logische Widersprüche zwischen Gattungen und den Sexualeinheiten entschied Linné zugunsten der Gattungen und beließ die Arten auch dann in ihnen, wenn sie mit den Klassenmerkmalen nicht übereinstimmten. Ausdruck seines Ringens um das natürliche System waren auch die „Fragmenta Methodi Naturalis“ (Bruchstücke der natürlichen Methode), eine in 65 Ordnungen eingeteilte Liste von Gattungen, die z. T. Gruppen des Sexualesystems entsprechen. Diese Fragmente veröffentlichte Linné zuerst in seinem Werk „Classes plantarum“ (Die Pflanzenklassen; 1738) und wandelte sie später noch mehrfach ab.

Die Naturdinge galten Linné generell als Werk des allmächtigen göttlichen Schöpfers und der Natur, die seine Pläne weiter ausführt. Deshalb herrschte für ihn in der Welt eine vernünftige Ordnung, die von der menschlichen Vernunft zu begreifen ist. Das Abbild dieser vernünftigen Ordnung ist das natürliche System. Es muß erarbeitet werden, ist ein Werk der Natur und des menschlichen Könnens. Denn zwar habe der Schöpfer alle Naturkörper in einem Zusammenhang erschaffen, der einer Kette mit ihren Gliedern vergleichbar ist, die durch Ähnlichkeit verbunden sind; jedoch habe er sie ungeordnet in die Welt geworfen. Menschlicher Weisheit sei es überlassen, ihren Zusammenhang und ihre Ordnung zu entdecken. In Wirklichkeit sei die Natur zwar eine Kette, aber keine einfache, sondern eine vielfältig verschlungene und mit manchen freien, mit den übrigen nicht verbundenen Gliedern. Weiter verglich Linné die Verhältnisse zwischen den Naturkörpern mit einem Netz, dessen Maschen teilweise zerrissen sind. Bei den Pflanzen wie bei den Menschen begegne man Familien, deren Verwandtschaft offensichtlich sei, bei anderen dagegen sei sie gänzlich undurchschaubar. Im ersteren Falle hänge das Netz kontinuierlich zusammen, im letzteren sei es zerrissen. Das vorhandene System könne man sich wie eine Landkarte vorstellen: Die einen Familien wohnen im gleichen Territorium beieinander, andere sind benachbart, wieder andere befinden sich gewissermaßen auf Inseln.

Linné begründete nicht nur, daß zwischen künstlichen Klassifikationssystemen und dem natürlichen Klassifikationssystem zu unterscheiden und das natürliche System das anzustrebende Endziel taxonomischer Forschung ist. Vielmehr liegt darin eingeschlossen, daß er die Existenz der gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit der Lebewesen entdeckt hatte. Sie ist das, was im natürlichen System abzubilden ist. Dazu kam, daß für Linné die unterste Einheit des Systems, die Art, im Laufe seiner Forschungen eine problematische Angelegenheit wurde. Seine Auffassung über den unmittelbaren und den durch die Natur vermittelten Anteil Gottes an der Schaffung der Arten änderte sich.

²² Zit. nach F. Dannemann: Die Naturwissenschaften in ihrer Entwicklung und ihrem Zusammenhang, Bd. 3 (2. Aufl.). Leipzig 1922, S. 74.

Aus dem Verhältnis zwischen der Artdefinition Rays und den Gattungscharakteristiken Tourneforts, die zeitlich benachbart vorgelegt wurden, mußte sich für die Naturforscher damals ein unabweisbares Problem ergeben, das Tschulok so formulierte: „die Einheit des Wesens, sofern die gemeinsamen Gattungsmerkmale in Betracht kommen, und dabei doch die feststehende unverrückbare Grenze zwischen den einzelnen ‚Arten‘ als den letzten Einheiten des begrifflichen Systems.“²³ Für Linné waren sowohl die Arten als auch die Gattungen natürliche Einheiten, zudem war er davon überzeugt, daß es natürliche Ordnungen gibt. Weiter vertrat er zunächst im Anschluß an Ray entschieden die Konstanz der Arten, wie sie Gott geschaffen hat. Wie konnte Linné unter dieser Voraussetzung die abgestufte Ähnlichkeit der Lebewesen in Art, Gattung und Ordnung erklären?

Er gab die absolute Konstanz der Arten preis! Statt dessen nahm er an, die Pflanzen der zuerst erschaffenen Arten hätten sich untereinander gekreuzt und so gleiche und verschiedene Nachkommen hervorgebracht, die sich wiederum durch Kreuzung untereinander in gleichen und ungleichen Nachkommen fortpflanzten. Dadurch sei die abgestufte Ähnlichkeit entstanden, und auf diese Weise würden immer noch neue Arten entstehen. Deshalb forderte Linné „jeden Botaniker mit Herz auf, künftighin genau auf die Entstehung der Arten achtzugeben und durch Versuche zu erforschen, ob sie durch einen Zufall und mit Kunst hervorgebracht werden können“.²⁴ Die Art war – von den erstgeschaffenen Arten abgesehen – für Linné zur „filia temporis“, zur „Tochter der Zeit“, geworden. In seiner kühnen und phantasievollen hypothetischen Vermutung zeichnet sich bereits jene Richtung des Denkens ab, die später vom natürlichen System zur Deszendenztheorie führte.

Doch zuvor gab es noch einiges für die natürliche Systematik zu tun. Der Weg, auf dem sie vorankam, führte von Linné über einen Mann, mit dem er eng zusammengearbeitet und von dem er öffentlich erklärt hatte, einzig und allein sein alter Freund Bernard de Jussieu sei zum weiteren Ausbau des natürlichen Systems geeignet. Beide methodenbewußt, streng analytisch vorgehenden Forscher stießen auf eine Schwierigkeit, über die sie sich bei der Arbeit am natürlichen System wohl vielfach intuitiv hinwegsetzten, von der sie aber keine Klarheit erlangten, wie sie methodologisch zu bewältigen sei. Tschulok verdeutlicht diese Problematik folgendermaßen: „Wer gewohnt ist, mit der Musterung der Objekte auf ihre Merkmale Ernst zu machen und keine ‚Ausnahme‘ zu gestatten, der wird sagen: die Hahnenfußgewächse haben in der Blüte *mehrere* getrennte Stempel. Da ist aber eine Art von Rittersporn, die nur einen Stempel in der Blüte hat. Also hinaus mit ihm, er ist kein Hahnenfußgewächs. Oder: diese Familie hat *mehrere* getrennte Stempel. Da ist aber eine *Nigella damascena* mit einem aus mehreren verwachsenen Fruchtblättern bestehenden einheitlichen Stempel. Also hinaus mit ihr, sie ist [36] kein Hahnenfußgewächs. Oder: die Hahnenfußgewächse haben trockene Früchte. Da ist eine *Actea spicata* mit einer saftigen Frucht. Also hinaus mit ihr, sie ist kein Hahnenfußgewächs. Nun lasse man einen völlig unvoreingenommenen, von irgendwelcher Systematik nichts wissenden Menschen einen Haufen von Pflanzen nach ihrem Ähnlichkeitsgrade zusammenlegen. Wo ist derjenige, der nicht die vier oder fünf Arten der Gattung *Delphinium*, die verschiedenen Rittersporne, in ein Häufchen zusammenlegen wird, ohne erst nachzusehen, ob *Delphinium consolida* ebenfalls *mehrere* Stempel in der Blüte habe, wie alle anderen Arten von Rittersporn, oder nur einen einzigen.“²⁵

Dieses Dilemma überwand B. de Jussieus Neffe und Schüler Antoine Laurent de Jussieu zuerst in seinem Werke „Genera plantarum“ (Die Pflanzengattungen; 1789) dadurch, daß er der Analyse und dem Vergleich der Merkmale ihre Bewertung hinzufügte. Mit seiner Methode

²³ S. Tschulok, a.a.O., S. 98.

²⁴ Zit. nach C. A. M. Lindmann, a. a. O., S. 153.

²⁵ S. Tschulok, a. a. O., S. 103 f.

der „Unterordnung der Kennzeichen“ wurde den Merkmalen eine unterschiedliche Dignität, ein unterschiedlicher Stellenwert, beigemessen. Bestimmte Organe und ihre Ähnlichkeit wurden auf verschiedene taxonomische Kategorien bezogen, die einen Merkmale Familien (um diese Kategorie erweiterte A. L. de Jussieu den vierstufigen Kategorienapparat Linnés), andere Gattungen, dritte Arten zugeordnet. Dabei kann das gleiche Merkmal in verschiedenen Zusammenhängen, an verschiedenen Stellen des Pflanzenreiches je nachdem Arten, Gattungen oder Familien auszeichnen. Wesentlich wird seine Konstellation mit anderen Merkmalen, wie denn A. L. de Jussieu in seinem Bemühen um Charakterisierung auch erkannte, daß die für eine Familie herangezogenen Charakteristika nicht ohne einander bestehen können. Zugleich verlangte dieses Auffinden von Übereinstimmungen das vernachlässigen der Differenzen; A. L. de Jussieus Vorgehen schloß die typologische Methode der vergleichenden Anatomie, der Morphologie ein. Es lief darauf hinaus, daß das gemeinsame Merkmal für die Klassifikation der morphologische Typus der jeweiligen Gruppe ist.

Nach ihrer Beständigkeit der Gleichförmigkeit unterschied A. L. de Jussieu primäre, sekundäre und tertiäre Merkmale und definierte die taxonomischen Kategorien danach: Die Art ist bestimmt durch die in der Fortpflanzung einer Pflanze stets beständige Gestalt, die in allen einigermaßen wichtigen Merkmalen gleichbleibt. Die Gattung ist eine Vereinigung von Arten, die noch in der größten Anzahl ihrer tertiären Merkmale übereinstimmen. Eine Familie ist eine Vereinigung von Gattungen, die notwendigerweise in ihren primären Merkmalen übereinstimmen müssen, im allgemeinen auch in den sekundären übereinstimmen und meist in den beständigen tertiären, auch wohl in den unbeständigen. Wie die Gattungen zu Familien, so laufen diese in fortschreitender Reihe zu Klassen zusammen. Deren Kennzeichen können niemals von den tertiären, manchmal von den beständigen sekundären Merkmalen hergenommen werden. Hauptsächlich aber beruhen die Klassen auf den allgemeinen Merkmalen. Das natürliche System schließlich soll alle Pflanzen durch ein gemeinsames und ungeteiltes Band vereinigen und stufenweise vom Einfacheren zum Komplizierteren, vom Kleinsten zum Größten in ununterbrochener Reihe fortschreiten.

[37] Noch deutlicher wird die typologisch-morphologische Fundierung der natürlichen Pflanzensystematik bei ihrem weiteren Ausbau durch Augustin Pyramus de Candolle. Seine Auffassung von der Symmetrie der Teile ging auf einen Gedanken Linnés zurück, den dieser nicht weiterverfolgt hatte. Er hatte den Hinweis gegeben, daß man sich an die „Symmetrie aller Teile“ halten müsse, um die natürliche Verwandtschaft der Pflanzen aufzudecken. De Candolle orientierte nun darauf, das Totalbild (ensemble) zu erfassen, das sich aus der gegenseitigen Stellung (disposition) der Pflanzenteile ergibt. Denn sobald dieses bei verschiedenen Organismen dieselbe Anlage zeige, seien die Organismen im ganzen gleich, auch wenn die einzelnen Organe verschieden sind, und daraus resultiere die gestaltliche Ähnlichkeit.

Auf der Verbindung der Taxonomie mit der typologisch-morphologisch vorgehenden vergleichenden Anatomie, wie sie A. L. de Jussieu für die natürliche Pflanzensystematik eingeleitet hatte, beruhte auch der bedeutendste Fortschritt der zoologischen Systematik nicht nur seit Linné, sondern seit Aristoteles. Dieser Schritt gelang Georges de Cuvier. Durch ihn bekam die Großeinteilung des Tierreiches ein natürliches Profil. „Jedesmal, wenn ich die Gesetze, welche die Organisation der Wirbeltiere, in großen Zügen gezeichnet hatte“, berichtete er 1813, „verfiel ich in Einzelheiten, sobald ich von den wirbellosen Tieren sprechen wollte, die man immer den vorigen gegenübergestellt und sozusagen als die andere Hälfte des Tierreiches betrachtet hatte.

Endlich habe ich die Ursache dieses Übelstandes, und zugleich die Abhilfe dafür gefunden. Es lag daran, daß ich, allzusehr am älteren Gebrauch hängend, Gruppen von sehr verschiedener Ordnung als Klassen bezeichnet hatte, so daß meine Klasse der Weichtiere zum Beispiel,

was die Wichtigkeit ihrer Hauptmerkmale und die Verschiedenheit der zu ihr gehörigen Lebewesen anbelangt, der gesamten Reihe der Wirbeltiere gleichwertig war. Ich hätte daher entweder sämtliche Wirbeltiere in eine einzige Klasse zusammenstellen oder die Weichtiere gleichfalls in mehrere Klassen einteilen müssen. Indem ich das Tierreich unter diesen neuen Gesichtspunkten betrachtete und Rücksicht auf die Tiere selbst nahm und nicht auf ihre Größe, ihren Nutzen und andere Nebenumstände, fand ich, daß es vier Grundformen, vier Hauptpläne gibt, nach denen sämtliche Tiere gebaut zu sein scheinen. Die Unterabteilungen, welche Namen ihnen die Naturforscher auch beigelegt haben mögen, würden danach nur auf geringere Abänderungen, bedingt durch die Entwicklung oder das Hinzutreten gewisser Teile hinauslaufen, aber gar nichts an den Grundzügen des Planes ändern.“²⁶

Diese vier Hauptgruppen (embranchements) – Wirbeltiere (Vertebrata), Weichtiere (Mollusca), Gliedertiere (Articulata) und Radiärtiere (Radiata) – mit jeweils gemeinsamem Hauptplan (Typus) legte Cuvier seinem System der Tiere zugrunde, in das er als erster auch die fossilen Tiere aufnahm. Die von ihm ganz wesentlich beförderte vergleichende Anatomie war die Grundlage seines Schrittes vorwärts zum natürlichen System der Tiere. Zu einem entsprechenden und durch vergleichende Embryologie vertieften Ergebnis war, unabhängig von Cuvier, auch K. E. von Baer gelangt.

[38] Durch die Pionierleistung von Forschern wie Aristoteles, Ray, Tournefort, Linné, die beiden Jussieus, Candolle, Cuvier und Baer, mit denen die wissenschaftliche Arbeit ungezählter weiterer mehr oder weniger bedeutender Naturforscher verbunden war, wurden – von Problemsituation zu Problemsituation fortschreitend – die Fundamente der natürlichen Systematik der Lebewesen geschaffen und der Aufbau des natürlichen Systems begonnen. Seither ist die Taxonomie weit vorangekommen, die gradweise abgestufte Mannigfaltigkeit der Organismen im natürlichen Klassifikationssystem abzubilden. Vergleich und Klassifikation, gestützt auf die Analyse der Strukturen und Funktionen der Lebewesen und die typologische Methode, sowie begleitet von der Benamung bilden das Grundgerüst des dafür eingesetzten Methodengefüges. Vergleich, Klassifikation und Benamung sind die Grundoperationen aller Systematik.

Die systematische Verwandtschaft der Lebewesen wird durch übereinstimmende Merkmale und Merkmalsmuster belegt. Sie ergeben sich, wie wir im vorhergehenden Abschnitt gesehen haben, heute vom Verhalten bis hinunter zu den biochemischen Elementarbausteinen der Organismen. Für ihr Erfassen und Verarbeiten bezieht die moderne Systematik mathematische, physikalische und chemische Methoden ein. Im Hinblick auf ihren Einsatz spricht man von numerischer Taxonomie oder Taxometrie und von Chemotaxonomie. Dazu gehört ein erheblicher Aufwand an technisch-apparativen Hilfsmitteln, seien es Chromatographiegeräte, Elektronenmikroskope oder Computer. Damit kann vieles tiefer, detaillierter und genauer erkannt werden. Ob man sich aber auf die vergleichende Anatomie und Embryologie stützt wie die Systematiker früherer Zeiten oder den Vergleich makromolekularer Strukturen und des Bestandes an chemischen Verbindungen einbezieht sowie die Fülle der Vergleichsdaten mit Hilfe von Computern verarbeitet – prinzipiell geht es immer um das gleiche: das Aufdecken natürlich-systematischer Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Lebewesen.

„Diese übereinstimmenden Merkmale systematisch verwandter Formen sind von sehr verschiedener Natur. Die einen sind ohne weiteres sichtbar, wie die Zahl der Finger bei Affe und Mensch; andere können erst bei einer Bloßlegung der Skeletteile wahrgenommen werden, wie z. B. die vollständige Trennung der Augenhöhle von der Schläfengrube bei Affe und Mensch. Andere wieder verlangen, um sichtbar gemacht zu werden, eine etwas langwierigere Präparation, so z. B. die auf der besonderen chemischen Natur der Körpersäfte beruhende Art

²⁶ G. Cuvier: Über eine neue Anordnung der Klassen, die das Tierreich zusammensetzen (1813), in: Aus der Werkstatt großer Forscher, hrsg. von F. Dannemann. Leipzig 1922 (4. Aufl.), S. 250.

ihres Reagierens auf die ins Blut eingeführten, fremden Körpersäfte. Die Sichtbarmachung dieser Übereinstimmung in der Präzipitinreaktion ist logisch gesprochen genau dasselbe wie die Wegpräparierung der Haut, um die vollständige Trennung der Augenhöhle von der Schläfengrube zu zeigen“²⁷, stellte Tschulok treffend fest. Diese Sachlage ist für das rechte Verständnis des Verhältnisses von Deszendenztheorie und natürlichem System mitsamt den eingeflossenen Befunden vergleichender Anatomie, Embryologie, Verhaltensforschung, Biochemie usw. zu bedenken.

Es war die Linné zu dankende Entdeckung der Verschiedenheit natürlicher und künstlicher Klassifikation und der im natürlichen System abzubildenden gradweise [39] abgestuften Mannigfaltigkeit, die zu der eingangs dieses Abschnitts dargestellten Problemsituation führte. Im Keim ergab sie sich schon durch das Verhältnis von Rays Artdefinition und Tourneforts Gattungscharakteristiken, so für Linné. Wie unser kleiner Ausflug in die Geschichte der Taxonomie gezeigt hat, bildete sie sich mit dem Gang der Erkenntnis innewohnender Folgerichtigkeit heraus. Seit 1859 besteht sie nicht mehr. Das Problem ist gelöst. Es existiert als Frage weiter, die sich für den einzelnen ergibt und wissenschaftlich beantwortbar ist. Ob früher als ungelöstes Problem oder heute als beantwortbare Frage: die Lösung, die Antwort wird nicht davon beeinflusst, wie breit und vielfältig seither das Spektrum der Merkmale geworden ist, aufgrund dessen systematische Verwandtschaft ermittelt wird. Deshalb konnten wir auch auf Humboldt, Goethe und Kant zurückkommen, die das Problem zum Ausdruck brachten, bevor mit moderner Forschungstechnologie gewonnene Ergebnisse mitgeteilt worden waren.

Die grundsätzliche, zunächst problemhafte Frage, zu der die Entwicklung der Taxonomie und in ihr der natürlichen Systematik führte, war die Frage nach der Herkunft der (im natürlichen System abgebildeten) gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit der Lebewesen. Sie lautet präzise: Sind die Arten der Lebewesen unabhängig voneinander auf der Erde aufgetreten, oder stammen sie von anderen Arten ab? Die Antwort darauf war die Deszendenztheorie. Der „Newton des Grashalmes“, auf den Kant nicht zu hoffen gewagt hatte, hieß Charles Darwin. In seinem 1859 erschienenen Werk über den Ursprung der Arten löste er das Problem, beantwortete er die Frage. Er tat dies, indem er in die Erforschung der gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit der Organismen, ihrer zweckmäßigen Umweltangepasstheit und ihrer Verbreitung auf der Erde die Dimension ihrer geschichtlichen Vergangenheit einbezog, sie auf den historischen Vorgang der Evolution zurückführte und die Entstehung der Arten als „Töchter der Zeit“ (Linné) naturgesetzlich erklärte. „In der Variabilität der organischen Wesen und in der Wirkungsweise der natürlichen Zuchtwahl scheint nicht mehr Zweckmäßigkeit zu liegen als in der Richtung, in der der Wind weht. Alles in der Natur ist das Ergebnis feststehender Gesetze“²⁸, schrieb er.

Die verbotene Urzeugung und andere Voraussetzungen der Deszendenztheorie

Die natürliche Systematik hatte mit der gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit der Lebewesen etwas in der lebenden Natur zum Vorschein gebracht, das der Erklärung bedurfte. Das ist keine Besonderheit nur der natürlichen Klassifikation der Lebewesen. Nicht nur in der Biologie, auch in anderen Naturwissenschaften gibt es natürliche Klassifikationssysteme, so das Periodensystem der chemischen Elemente (Atomarten) in der Chemie, die Einteilung der Kristallarten nach ihrer Symmetrie und die auf dem Hertzsprung-Russel-Diagramm begründete Klassifikation der Sterne. Alle diese natürlichen Klassifikationssysteme haben anderen [40] Einteilungen der Dinge gegenüber zwei sie auszeichnende Eigenschaften, weil sie allgemeine und wesentliche, gesetzmäßige Beziehungen zwischen den in ihnen erfaßten Dingen

²⁷ S. Tschulok: Das System der Biologie in Forschung und Lehre. Jena 1910. S. 188 f.

²⁸ Ch. Darwin: Autobiographie. Leipzig – Jena 1959, S. 78.

zum Ausdruck bringen: Sie haben eine prädiktive Funktion, d. h., sie ermöglichen wissenschaftliche Voraussagen, und sie bilden die Erfahrungsgrundlage von Theorien, die die in ihnen widergespiegelten Beziehungen zwischen den Dingen erklären. So konnten aus dem Periodensystem der chemischen Elemente die Existenz und die Eigenschaften von Atomarten vorhergesagt werden, die zu der Zeit, als das System aufgestellt wurde, noch unbekannt waren. Die Quantenmechanik aber steht in erklärendem Zusammenhang mit dem Periodischen System. Das Klassifikationssystem der Kristalle erfaßt alle überhaupt möglichen Kristallstrukturen und führte zum Nachweis, daß Kristalle aus Atomen aufgebaut sind, die ein Raumgitter bilden. Das Hertzsprung-Russel-Diagramm wurde zur Grundlage wissenschaftlicher Vorstellungen über die Sternentwicklung. In der Physik der Elementarteilchen sieht man heute zwei zu lösende Probleme in engem Zusammenhang: die natürliche Klassifikation der Elementarteilchen und die Schaffung einer Theorie der Elementarteilchen.

Auch das natürliche System der Organismen ermöglicht Voraussagen. „Erhält z. B. ein Systematiker einen getrockneten Käfer zugesandt, der eine noch unbekannte Art darstellt, also noch niemals von einem Zoologen untersucht worden ist, so ist er häufig in der Lage, ihn auf Grund äußerer Charaktere in das Natürliche System einzureihen. Nehmen wir an, er kann die neue Art in die Gattung *Dytiscus* einreihen. Durch die vollzogene Einordnung ist es nun möglich, eine Fülle von eintreffenden Voraussagen zu machen, über den Bau des Nervensystems (Strickleiternnervensystem), die Spaltöffnungen des Herzens, die Histologie des Gehirns, Bau und Funktion des Tracheensystems, Eiablage, Entwicklung (superfizielle Furchung usw.), Bau der Larve, Nahrungsaufnahme der Larve (extraintestinale Verdauung) usw. bis in tausend Einzelheiten hinein. Derartige Voraussagen der Morphologie und ihre Bestätigung sind eine so alltägliche Erscheinung, daß sie der Systematiker und Morphologe als etwas Selbstverständliches hinnimmt und sich kaum noch über ihr Zutreffen wundert. Trotzdem bleibt bestehen, daß hier eine der erstaunlichsten Leistungen in der Biologie vorliegt, denn in der Exaktheit zutreffender Voraussagemöglichkeiten wird die Systematik nur von der Vererbungslehre erreicht, im Umfang der Voraussage von keiner anderen biologischen Disziplin“²⁹, stellte Remane fest. Ergänzend ist darauf hinzuweisen, daß auch Prädiktionen sozusagen in der Gegenrichtung gemacht werden können: Wird bei einem Vertreter eines Taxons eine bisher nicht bekannte Eigenschaft entdeckt, kann man voraussagen, daß wahrscheinlich auch die anderen Vertreter dieses Taxons dieselbe Eigenschaft besitzen.

Die Deszendenztheorie erklärt, warum die Lebewesen als gradweise abgestufte Mannigfaltigkeit existieren, und damit auch, worauf die prädiktive Funktion des natürlichen Systems der Organismen beruht. Dieser Zusammenhang zwischen natürlichem Klassifikationssystem, prädiktiver Funktion des Systems und erklärender Theorie besteht bei den aus Chemie, Kristallographie und Astronomie angeführten Beispielen ebenfalls. Für die Existenz der gradweise abgestuften Mannig-[41]faltigkeit der Organismen gibt die Deszendenztheorie als erklärenden Grund die abgestufte Abstammung der Lebewesen von gemeinsamen Vorfahren (Vorfahrenarten) an, die vor ihnen auf der Erde gelebt haben. Diese Erklärung schließt die Gültigkeit einer Reihe von Voraussetzungen ein, die unabdingbar gegeben sein müssen, damit die Deszendenztheorie die zutreffende Erklärung, damit sie wahr ist. Diese grundlegenden Voraussetzungen sind:

- der lückenlose, ununterbrochene Zusammenhang, die Kontinuität des Lebens auf der Erde, wie sie im Redischen Prinzip „*Omne vivum e vivo*“ (Alles Lebende entsteht aus Lebendem) ausgesagt wird,
- die Kontinuität der spezifischen Organisation der Lebewesen, die auf der Vererbung beruht,

²⁹ A. Remane, a. a. O., S. 4.

- die in bestimmtem Ausmaß auftretende erbliche Variabilität, die zu Erbunterschieden zwischen den Organismen führt und mit den Mutationen gegeben ist,
- die Existenz eines Vorgangs, durch den solche verhältnismäßig kleinen individuellen Erbunterschiede angehäuft werden, so daß im Laufe langer Zeiträume große Unterschiede in der Organisation der Lebewesen entstehen können. Diesen Vorgang entdeckte Darwin mit der natürlichen Auslese im Ringen der Lebewesen um ihre Existenz.

Diese vier Voraussetzungen sind gesicherte biologische Erkenntnisse und Widerspiegelungen objektiver Naturgesetze. Als Schlußfolgerung aus ihrer folgerichtigen logischen Verknüpfung ergibt sich die Erklärung der gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit der Organismen durch ihre abgestufte Abkunft (Deszendenz) von gemeinsamen Vorfahren. Zugleich gibt es keinerlei Fakten oder stichhaltige theoretische Argumente, die dieser Erklärung widersprechen.

Alles Lebende entsteht aus Lebendem

Die erste dieser Voraussetzungen, das Redische Prinzip, bedeutet, daß Lebewesen nicht unabhängig voneinander entstanden sind oder entstehen, sondern biogen, durch Elternzeugung, durch Fortpflanzung als Nachkommen anderer Lebewesen. Man kann dieses fundamentale biologische Gesetz auch den „Satz von der verbotenen Urzeugung“ nennen. Wurde es doch erkannt, indem die Erfahrungen von zwei Jahrhunderten wissenschaftlicher Arbeit verallgemeinert wurden, die der Widerlegung von Vorstellungen über eine neben der Elternzeugung ständig auch noch stattfindende „Urzeugung“ gewidmet war.

Solche Vorstellungen, daß Lebewesen nicht nur aus ihresgleichen, sondern auch aus irgendwelchen nichtlebenden Substanzen entstehen können, gab es früher bei allen Völkern. Dazu gehörten u. a. die Überzeugung, daß aus Mist und faulendem Fleisch „Würmer“ entstehen, Läuse sich aus menschlichem Schweiß bilden, Glühwürmchen aus Funken von Lagerfeuern geboren werden und Frösche und Mäuse aus feuchter Erde hervorgehen. Es waren zunächst vorwissenschaftliche Vorstellungen, in denen sich naiv hingenommene Wahrnehmungen und ungezügelter Einbildungskraft mischten. Sie galten als Erfahrungstatsachen und wurden später [42] auch mit naturphilosophischen Spekulationen verbunden und bis über die Mitte des 19. Jahrhunderts hinaus von Naturforschern und Philosophen gelehrt.

Ein repräsentatives Beispiel für das Zustandekommen und die Deutung derartiger Vorstellungen hat der altrömische Dichter Ovid in seinen „Metamorphosen“ aus dem alten Ägypten überliefert:

„... wenn sich verliert von den nassen Gefilden des Nilus
Siebenmündiger Strom und zum früheren Bette zurückkehrt
Und von dem Aethergestirne der frische Morast sich erhitzt,
Trifft zahlreiches Gethier in den gewendeten Schollen der Landmann
Und sieht manche davon erst eben begonnen, gerade
Während der Zeit der Geburt, und andere in der Entwicklung
Noch nicht fertig gediehn; oft ist an dem selbigen Körper
Lebend bereits ein Theil, der andere klumpige Erde.
Denn wo Feuchte gewinnt und Wärme die richtige Mischung,
Wird empfangen die Frucht, und alles entsteht von den beiden.
Während das Feuer im Streit mit dem Naß, bringt dunstiger Brodem
Alles hervor, und der Zeugung ist hold zweiträchtige Eintracht.“³⁰

Im 16. und 17. Jahrhundert gaben Gelehrte wie der Arzt Theophrastus Bombastus von Hohenheim, genannt Paracelsus, und der Chemiker Jan Baptist van Helmont genaue Anleitungen zur

³⁰ Ovid's ausgewählte Werke. Erste Band. Buch I-V. Deutsch von Suchier, Klußmann und Berg. Zweite mehrfach berichtigte Auflage. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung Stuttgart 1862, S. 24 f.

experimentellen Reproduktion von Urzeugungsvorgängen. Goethe läßt im „Faust“ (Zweiter Teil, 2. Akt) die Vorschrift des Paracelsus zur künstlichen Erzeugung eines „Homunculus“ (Menschlein) von Wagner erfolgreich ausführen. Van Helmont versicherte, man könne Mäuse künstlich erzeugen, wenn man ein schmutziges Hemd in ein Gefäß mit Weizen tue. Die Ausdünstungen des Hemdes und des Weizens würden zusammen in 21 Tagen künstliche Mäuse hervorbringen, die von durch Elternzeugung entstandenen nicht zu unterscheiden seien. Irgendwie mußte ihm ein trächtiges Mäuseweibchen in die Versuchsanordnung geraten sein.

Als Antony van Leeuwenhoek im 17. Jahrhundert mit selbst hergestellten Vergrößerungsgläsern die Welt der Mikroorganismen entdeckte, war es zugleich der Bereich des Lebenden, für den sich die Urzeugungslehre am längsten hielt und bei dem sie dann endgültig widerlegt wurde. Bis dahin wurden auch im 19. Jahrhundert noch in der naturwissenschaftlichen Fachliteratur neue Fälle von Urzeugung aus faulenden organischen Stoffen beschrieben. Und an den Universitäten wurde gelehrt, daß Pflanzen und Tiere prinzipiell auf zwei verschiedene Weisen entstehen, eben durch Elternzeugung und durch Urzeugung. Sie wurde inzwischen auf einfach organisierte Pflanzen und Tiere beschränkt, wobei u. a. Pilze und Flechten, Infusorien, Eingeweidewürmer, Läuse und Milben angeführt wurden.

Die im 17. Jahrhundert einsetzende und bis ins 19. Jahrhundert währende Widerlegung der Urzeugungsvorstellungen verlangte den Zweifel an jahrtausendealten Selbstverständlichkeiten. Sie galten im christlichen Mittelalter zudem noch als Dogma der religiösen Weltanschauung, da sie auch in der Bibel und bei dem zum Vorgänger Christi für die Naturdinge ernannten Aristoteles, den Kirchen-[43]vätern und den scholastischen Interpreten dieser Autoritäten nachzulesen waren. Sorgfältig durchgeführte Experimente und genaue mikroskopische Beobachtungen waren die Mittel, mit denen die Urzeugungslehre überwunden wurde.

Francesco Redi begann damit. Er spannte Mull über eine Schüssel mit Fleisch und sah, daß sich keine Maden aus dem Fleisch bildeten. Wohl aber sah er, daß Fliegen ihre Eier auf den Mull legten. Gerieten diese Eier auf das Fleisch, entwickelten sich aus ihnen Maden. Damit hatte er bewiesen, daß die weißen Fleischmaden nicht durch Urzeugung entstehen, sondern Fliegenlarven sind, die Eltern haben und ihrerseits zu Fliegen werden, die Nachkommen hervorbringen. Für andere Tiere, besonders für Eingeweide- und Holzwürmer, ließ Redi die Urzeugungslehre unangetastet, aber in einem Falle angeblicher Urzeugung hatte er die Auseinandersetzung begonnen.

Louis Pasteur, einer der Begründer der modernen Mikrobiologie, führte sie anfangs der sechziger Jahre des vorigen Jahrhunderts zu Ende. Er wies nach, daß Mikroorganismen ebenso wenig durch Urzeugung entstehen wie Mäuse und Frösche, Maden und Würmer. Nicht durch Fäulnis und Zersetzung organischer Stoffe entstehen sie, sondern aus in der Luft vorhandenen und überall hingewehten Keimen. Sie sind ihrerseits die Ursache von Fäulnis und Zersetzung der organischen Stoffe. Schützt man die organischen Stoffe vor solchen Keimen, zersetzen sie sich nicht. Das lehrten die Versuche Pasteurs. So kochte er z. B. Fleischbrühe in einem Glaskolben auf und schmolz ihn zu. Die Mikroorganismen darin waren abgetötet worden, andere konnten nicht hineingelangen. Die Flüssigkeit blieb klar, in ihr entstanden keine Lebewesen. Wurde Luft in den Kolben gelassen, entwickelten sich sehr bald aus in ihr enthaltenen Keimen Mikroorganismen, und die Flüssigkeit trübte sich.

Bereits vorher war die logische Konsequenz aus der von Redi eröffneten Widerlegung der Urzeugungslehre gezogen worden. „Es sind schon über zweihundertfünfzig Jahre vergangen, seitdem der Florentiner Gelehrte, Arzt, Dichter und Naturforscher F. Redi erstmalig eine in der Geschichte der Wissenschaft vollkommen neue Idee aussprach. Sie wurde einige Jahrzehnte darauf durch den bedeutenden italienischen Naturforscher A. Valisnieri verallgemeinert und vertieft. L. Oken hat diese Idee, Valisnieris Gedanken folgend, in Form nachstehenden Apho-

rismus' ausgesprochen: ‚Omne vivum e vivo‘ (Alles Leben geht aus Lebendem hervor)“; teilt W. I. Wernadski zur Geschichte des von ihm so benannten „Redischen Prinzips“ mit.³¹

Das Redische Prinzip ist ein objektives Naturgesetz, aber kein ewiges. Wäre es das, müßte das Leben ewig sein, d. h., verabsolutiert man das Redische Prinzip, gelangt man zu der spekulativen Behauptung einer metaphysischen Ewigkeit des Lebens im Universum. Dem widerspricht aber, daß die abiogene Entstehung des Lebens auf der Erde heute wissenschaftlich nicht mehr angezweifelt werden kann. Dieses scheinbare Dilemma löst sich prinzipiell dahingehend auf, daß das Redische Prinzip so wenig wie die anderen Naturgesetze ewig, absolut, bedingungslos gilt. Naturgesetze, allgemeine, wesentliche und notwendige Zusammenhänge in der lebenden wie in der nichtlebenden Materie, haben ihre Gültigkeitsbedingungen, [44] unter denen sie existieren, sich verwirklichen. Es sind Bedingungen, die in der ewigen Bewegung, Veränderung und Entwicklung der materiellen Welt entstehen und vergehen. Damit sind Naturgesetze sowohl räumlich als auch zeitlich bedingt und tragen historischen Charakter. Für das Redische Prinzip sind die Bedingungen seiner Gültigkeit mit der abiogenen Entstehung von Leben gegeben.

„Entsteht Leben heute, in der Gegenwart? Ja, es entsteht zweifellos. Das Leben als eine der Bewegungsformen der Materie muß immer dann entstehen, wenn an einem oder anderem Punkt des Universums hierfür günstige Bedingungen geschaffen werden. Die gegenwärtigen astronomischen Daten zeigen überzeugend, daß sich auch heute an verschiedenen Stellen unserer Sternenwelt neue Sterne und neue Planetensysteme bilden. Es gibt keinen Zweifel, daß auf vielen von diesen Planeten der Entwicklungsprozeß der Materie ähnlich verläuft, wie er bei uns auf der Erde vor sich ging. Somit muß auch auf ihnen Leben entstehen.

Die obengenannte Frage wird aber gewöhnlich in engerem Sinne gestellt. Man fragt, ob Leben heute bei uns auf der Erde entstehen kann und nicht allgemein im Weltall. Das ist schon ein anderer Aspekt dieser Frage. Aber auch hier müssen wir eine positive Antwort geben. Wir beobachten täglich die Geburt von Lebewesen. Das Leben entsteht auch heute, aber durch die Vermittlung des Lebenden.

Hierfür ist sehr wesentlich, daß die Entstehung von Lebewesen auf diese Weise auf einer sehr hohen Entwicklungsstufe der Materie erfolgt. Mit der Entstehung des Lebens, des Stoffwechsels, bildete sich ein neuer Syntheseweg, eine neue, außerordentlich vollkommene Methode für den Aufbau des Lebens. Das konnte offensichtlich vor der Entstehung des Lebens nicht der Fall sein, und deshalb verlief die Entwicklung der Materie vom Unbelebten zum Lebenden damals auf... gewundenen und langsamen Wegen. Zuerst bildeten sich im Verlaufe von vielen Millionen Jahren organische Stoffe. Diese verwandelten sich dann in hochmolekulare Polymere. Es bildeten sich individuelle offene Systeme, und erst im Ergebnis einer gerichteten Evolution dieser letzteren entstanden die primitiven Uroorganismen, die einfachsten Formen des Lebens.

Als das aber geschehen war, begann sich die Bildung von Lebendem aus Leblosem in gigantischem Maße und mit außerordentlicher Vollkommenheit zu vollziehen – so, wie wir es heute an jedem Ort und zu jeder Zeit beobachten“³², schrieb der Biochemiker A. I. Oparin, der die wissenschaftliche Auffassung von der abiogenen Entstehung des Lebens aus nichtlebender Materie begründete.

Auf einen dritten Aspekt der Frage nach dem Entstehen von Leben in der Gegenwart, auf die Teilfrage, ob Leben auf der Erde heute noch unmittelbar aus Nichtlebendem entstehen kann, antwortete er: „Stellen wir uns ein steriles, von Lebewesen freies Wasserbecken vor, in dem

³¹ W. J. Vernadsky: Geochemie. Leipzig 1930, S. 224.

³² A. I. Oparin: Die Entstehung des Lebens auf der Erde. Berlin 1957, S. 401 f.

verschiedenartige organische Stoffe gelöst sind. Wenn es sich selbst überlassen bleibt, so werden sich in ihm langsam jene Prozesse, jene Stoffumwandlungen vollziehen, die wir oben beschrieben haben. Diese werden im Endergebnis nach vielen Millionen Jahren zur Entstehung von Leben führen. Wenn wir in unser Wasserbecken aber fertige Lebewesen (z. B. Bakterien) einbringen, so verläuft alles anders, weil dann bereits eine vollkommeneren Bewegungsform der Materie vorherrschen wird. Jetzt wird die Umwandlung des [45] Unbelebten zum Lebenden schon nicht mehr auf den alten, langsamen Wegen verlaufen, sondern auf neue Weise, auf der Grundlage des Stoffwechsels, der die organischen Stoffe in der Lösung mit größter Geschwindigkeit zu Bestandteilen des lebenden Protoplasmas umsetzt. Deshalb ist es unter diesen Bedingungen zeitlich einfach nicht möglich, daß Leben primär entsteht, weil die vorhandenen organischen Stoffe von den bereits existierenden Lebewesen viel zu schnell aufgebraucht würden. Auf diese praktische Unmöglichkeit hat schon Darwin hingewiesen. Das können wir auch überall in der uns umgebenden Natur beobachten.“

Abiogen entstanden, verhindert das Leben also, daß es weiter auf diesem Wege entsteht. Durch seine Existenz bestehen die Bedingungen für die chemisch-präbiotische Evolution nicht mehr, aus der es hervorgegangen ist. Wesentlich dafür sind die unterschiedlichen Zeitmaße, mit denen die organischen Stoffe in der chemisch-präbiotischen Evolution und im Biochemismus der Organismen gebildet und umgewandelt werden, sowie die Ausbildung der Biosphäre, in der das Leben als planetare Erscheinung allgegenwärtig ist und sich entfaltet.

Die fortschreitende Bestätigung des Redischen Prinzips bis hin zu den Experimenten Pasteurs verdrängte die Urzeugungslehre aus der Naturwissenschaft. Sie ließ dieses Prinzip zur Voraussetzung dafür werden, daß die Frage nach der ursprünglichen abiogenen Entstehung des Lebens wissenschaftlich gestellt werden konnte. Dabei war zugleich erforderlich, daß an die Gültigkeit des Redischen Prinzips historisch herangegangen wurde, d. h., daß die Bedingungen bestimmt wurden, unter denen alles Lebende aus Lebendem entsteht.

Unter den Voraussetzungen der Deszendenztheorie steht das Redische Prinzip an erster Stelle. Nur dort, wo es gilt, können auch die anderen Voraussetzungen und die ganze Theorie gelten. Doch erst aus seiner Verknüpfung mit den anderen Prämissen folgt, daß die von ihm ausgesagte Kontinuität des Lebens zugleich Evolution ist. Für sich genommen, isoliert betrachtet, ist es noch mit einem Komplex von Vorstellungen vereinbar, die gleichen Charakters wie die Urzeugungsvorstellungen, mit ihnen verbunden und noch zählebiger waren. Das sind die Vorstellungen über „Ausartungen“, die besagen, daß einzelne Individuen einer Art von Individuen einer anderen, gleichzeitig existierenden Art erzeugt werden können. So galten bis ins 17. Jahrhundert hinein die stabähnlichen und blattähnlichen Heuschrecken als von Bäumen losgelöste und zu Tieren gewordene Zweiglein und Blätter. Die Blüten mancher Orchideen sollten sich in Spinnen und Fliegen verwandeln und eine Frau gelegentlich auch eine Katze oder eine Gans gebären können, wie es 1680 für Peter Rommel ausgemacht war.

Der uralte Aberglaube aus der Geschichte der Landwirtschaft, daß sich Getreidearten ineinander und in Unkräuter umwandeln können, z. B. Roggenkörner in Weizenähren und Flughafersamen in Haferrispen umbilden, wurde von dem Agronomen T. D. Lyssenko und seinen Anhängern noch in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts als besonders fortschrittliche biologische Erkenntnis ausgegeben. „Sind solche Umwandlungen allgemein möglich, so gibt es keine Entwicklung in dem Sinne, daß verschieden weit umgebildete Formen nacheinander entstehen, sondern nur ein ständiges Hin- und Herpendeln zwischen ganz verschiedenen For-[46]men, ein Nebeneinander“³³, stellte der Botaniker Rudolf Mansfeld in kritischer Auseinandersetzung mit diesen antievolutiven Vorstellungen fest.

³³ R. Mansfeld: Ziele und Wege der botanischen Systematik, in: Wissenschaftliche Annalen, 1. Jg. (1952), H. 6, S. 343.

Um die Mitte des 19. Jahrhunderts verleibten Schriftsteller wie Robert Chambers und der Philosoph Arthur Schopenhauer Urzeugung plus Ausartung auch in abwegige naturphilosophische Entwicklungsspekulationen ein. Schopenhauer z. B. meinte, die Urzeugung lasse sich „auf den obern Stufen des Thierreichs nicht mehr so denken, wie sie auf den alleruntersten sich uns darstellt: nimmermehr kann die Gestalt des Löwen, des Wolfes, des Elephanten, des Affen, oder gar des Menschen, nach der Art der Infusionsthierchen, der Entozoen (im Innern anderer Tiere lebende Parasiten, besonders Würmer – R. L.) und Epizoen (Außenschmarotzer – R. L.) entstanden seyn und etwan geradezu sich erhoben haben aus zusammengerinnenden, sonnebebrüteten Meeresschlamm, oder Schleim, oder aus faulender organischer Masse; sondern ihre Entstehung kann nur gedacht werden als generatio in utero heterogeneo (Erzeugung in einer ungleichartigen Gebärmutter – R. L.), folglich so, daß aus dem Uterus, oder vielmehr dem Ei, eines besonders begünstigten thierischen Paares, nachdem die durch irgend etwas gehemmte Lebenskraft seiner Species gerade in ihm sich angehäuft und abnorm erhöht hatte, nunmehr ein Mal, zur glücklichen Stunde, beim rechten Stande der Planeten und dem Zusammentreffen aller günstigen atmosphärischen, tellurischen (aus dem Erdinnern herrührenden – R. L.) und astralischen (von den Sternen herrührenden – R. L.) Einflüsse, ausnahmsweise nicht mehr seines Gleichen, sondern die ihm zunächst verwandte, jedoch eine Stufe höher stehende Gestalt hervorgegangen wäre, so daß dieses Paar, dieses Mal, nicht ein bloßes Individuum, sondern eine Species erzeugt hätte. Vorgänge dieser Art konnten natürlich erst eintreten, nachdem die alleruntersten Thiere sich, durch die gewöhnliche generatio aequivoca (Urzeugung – R. L.), aus organischer Fäulniß, oder aus dem Zellengewebe lebender Pflanzen ans Licht emporgearbeitet hatten, als erste Vorboten und Quartiermacher der kommenden Thiergeschlechter“.³⁴

Dieses phantastische Geschehen hielt Schopenhauer für die „einzige rationelle, d. h. vernünftigerweise denkbare Entstehungsart der Species, die sich ersinnen läßt“. So mutmaßte er weiter: „... vielleicht ist aus dem Ei der Ente das Schnabeltier und aus dem eines Straußen irgend ein größeres Säugetier entstanden. Ueberhaupt muß der Vorgang in vielen Ländern der Erde zugleich und in gegenseitiger Unabhängigkeit Statt gefunden haben, überall jedoch in sogleich bestimmten, deutlichen Stufen, deren jede eine feste, bleibende *Species* gab; nicht aber in allmäligen, verwischten Uebergängen; also nicht nach Analogie eines von der untern Oktave bis zur obersten allmäligen steigenden, folglich heulenden Tones, sondern nach der einer in bestimmten Absätzen aufsteigenden Tonleiter. Wir wollen es uns nicht verhehlen, daß wir danach die ersten Menschen uns zu denken hätten als in Asien vom Pongo (dessen Junges Oran-Utan heißt) und in Afrika vom Schimpansee geboren, wiewohl nicht als Affen, sondern sogleich als Menschen.“³⁵

Wie angesichts der Urzeugungslehre die Bedeutung des Redischen Prinzips, so wird angesichts der Ausartungsvorstellungen die Bedeutung der Einsicht in die Kontinuität der spezifischen Organisation der Lebewesen, die auf der Vererbung [47] beruht, als tragende Voraussetzung der Deszendenztheorie sichtbar. Darüber hinaus kam der renommierte Philosoph Schopenhauer so ausführlich zu Worte, weil seine heute kaum noch bekannten, aber zu seiner Zeit durchaus repräsentativen und nicht besonders originellen Ansichten zu unserer Thematik einen kleinen Einblick gewähren, wie noch wenige Jahre vor der Darwinschen Wende in der oben dargestellten Problemsituation über Entwicklung in der lebenden Natur gedacht wurde, soweit sie bedacht wurde.

³⁴ A. Schopenhauer: Parerga und Paralipomena, Zweiter Bd. Leipzig o. J. (Reclam), S. 167 f.

³⁵ Ebd., S. 168 f.

Vom „Redischen Prinzip“ zum „Zentraldogma der Molekularbiologie“

Die Entstehung alles Lebenden aus Lebendem seit seinem abiogenen Ursprung und die dabei stattfindende Vererbung kennzeichnen die Selbstreproduktion des organismischen Lebens. Mit der Entwicklung der Zytologie und später der Molekularbiologie wurden die Erscheinungen der Fortpflanzung und der Vererbung, in denen sich die Kontinuität der Lebewesen und ihrer spezifischen Organisation verwirklicht, auf immer tiefere innerorganismische Strukturebenen zurückgeführt und dadurch erklärt, wie sie zustande kommen. Das Fortschreiten der Erkenntnis konzentriert sich in den Sätzen: „Omnis cellula e cellula“ (Jede Zelle entsteht aus einer Zelle) von F. V. Raspail (1825), der später durch Rudolf Virchows „Zellularpathologie“ (1859) allgemein bekannt wurde, „Omnis nucleus e nucleo“ (Jeder Zellkern entsteht aus einem Zellkern) von W. Flemming (1882) und „Omne chromosoma ex chromosomate“ (Jedes Chromosom entsteht aus einem Chromosom) von Th. Boveri (1903). Mit jedem dieser Sätze wurde das Prinzip, daß alle Lebewesen aus anderen Lebewesen entstehen, auf eine tiefere Ebene zurückgeführt – zunächst auf die Zelle, die elementare Einheit des organismischen Lebens, die im einfachsten Falle zugleich der ganze Organismus ist, dann auf einen Bestandteil der Zelle, den Zellkern, und schließlich auf Bestandteile des Zellkerns, die Chromosomen.

Es geht aber noch weiter. Die Chromosomen wurden als die hauptsächlichen Träger der Gene bei den eukaryotischen Organismen bestimmt. Die Gene sind jene besonderen materiellen Gebilde, auf deren Eigenschaften die Vererbung letztlich beruht. Die Existenz dieser elementaren, den Vererbungserscheinungen zugrunde liegenden Einheiten hatte Gregor Mendel im vorigen Jahrhundert durch seine berühmten Kreuzungsexperimente mit verschiedenen Erbsensorten erschlossen. „Die unterscheidenden Merkmale zweier Pflanzen können zuletzt doch nur auf Differenzen in der Beschaffenheit und Gruppierung der Elemente beruhen, welche in den Grundzellen derselben in lebendiger Wechselwirkung stehen“³⁶, lautete seine fundamentale Erkenntnis. Was Mendel allgemein als „Elemente“ bezeichnete, wurde später „Gene“ genannt.

Aus dem Enthaltensein der Gene in den Chromosomen ergab sich, daß die Reproduktion der Chromosomen die Reproduktion der Gene einschließt und daß Vererbung und Reproduktion hier ein und derselbe Vorgang sind: die identische [48] Reproduktion, die Verdoppelung derselben Struktur. Er liegt der Fortpflanzung der Lebewesen insgesamt zugrunde und gewährleistet die Kontinuität der spezifischen Organisation des Lebenden. Doch verläuft kein Vorgang in der Natur stets ungestört. Die Störungen dieses Vorgangs der Reproduktion der Chromosomen und Gene bedeuten – wenn sie die Reproduktion nicht verhindern oder in ihrem Verlauf behoben werden – Mutationen, Erbänderungen, seien es Genmutationen, Chromosomenumbauten oder Veränderungen der Chromosomenzahl. Durch sie entsteht die genetische Mannigfaltigkeit (vervielfacht durch die Umverteilung der Gene bei der Befruchtung und andere Formen des Genaustausches zwischen Organismen). Durch die natürliche Auslese wird die genetische Mannigfaltigkeit zur fortschreitenden Evolution. Erbliche Variation und die Anhäufung ausgewählter Erbänderungen durch die natürliche Auslese sind die beiden Vorgänge, deren Erkenntnis zusammen mit der Einsicht in die Kontinuität des Lebenden und der spezifischen Organisation der Lebewesen angesichts ihrer gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit zu der zwingenden Schlußfolgerung von der stammesgeschichtlichen Entwicklung und Verwandtschaft der Lebewesen führt.

Als materielles Substrat der Vererbung, als Stoff, aus dem die Gene bestehen, konnten Nukleinsäuren (DNS und RNS) bestimmt werden. Die Mechanismen ihrer Reproduktion sowie ihre

³⁶ G. Mendel: Versuche über Pflanzen-Hybriden, in: Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn, Bd. IV für das Jahr 1865, Abhandlungen, 1866, S. 42 (zit. nach dem Wiederabdruck in: Fundamenta Genetica, ed. by M. Sosna, Oosterhout – Prague – Brno 1965, S. 89).

Funktion bei der Synthese der Eiweißmoleküle und ihre mutative Veränderung wurden erhellt. Genetische Information ist (von RNS-Viren abgesehen) primär in der chemischen Struktur, den Basenfolgen, der DNS kodiert und wird, von RNS vermittelt, in die Aminosäurefolgen der Eiweiße übersetzt. Darauf bezieht sich das sogenannte Zentraldogma der Molekularbiologie, wonach der Informationsfluß immer von der Nukleinsäure zum Eiweiß verläuft und nie umgekehrt. Seine ursprüngliche Fassung durch den Molekularbiologen Francis Crick (1958), wonach stets die Abfolge DNS → RNS → Eiweiß gegeben sei, hat sich der Besonderheiten bei der Reproduktion einiger RNS-Viren halber als zu eng erwiesen. Deshalb wurde das „Zentraldogma“ „revidiert“ bzw. allgemeiner gefaßt. Seine wesentliche Aussage über das Verhältnis zwischen den Nukleinsäuren und den Eiweißen bezüglich der genetischen Information wurde davon jedoch nicht berührt. Eine solche „Revision“ ist auch nicht zu erwarten, weil in der Zelle kein Mechanismus vorhanden ist, der imstande wäre, Aminosäurefolgen von Eiweißen im genetischen Kode von Nukleinsäuren zu verschlüsseln.

Durch das „Zentraldogma“ werden zwei früher erkannte Gesetzmäßigkeiten auf denselben Sachverhalt der molekularen Ebene zurückgeführt und dadurch verbunden: die Erkenntnis der klassischen Genetik, daß der Weg vom Genotypus zum Phänotypus, von den Genen (der DNS) zu den Eigenschaften des Organismus unumkehrbar ist, d. h., daß es keine „Vererbung erworbener Eigenschaften“ gibt, und das Redische Prinzip. Im fundamentalen Bezug auf die molekulare Ebene ist der Gültigkeitsbereich des „Zentraldogmas“ zugleich größer als die obenerwähnten Sätze von Flemming und Boveri, die offenkundig nur für eukaryotische Lebewesen zutreffen, und als der Raspail-Virchowsche Satz, der im Sinne des heutigen Zellbegriffs auch die prokaryotischen Lebewesen einbezieht. Logisch [49] steht das „Zentraldogma“ in einem begründenden Zusammenhang mit diesen Sätzen. Es besitzt universelle Gültigkeit für die Bewegungsform der Materie, die wir „Leben“ nennen, einschließlich des „geborgten Lebens“ (W. Weidel) der Viren.

Gerade der letztgenannte Umstand verweist darauf, daß das „Zentraldogma“ nicht einfach eine andere Formulierung des Redischen Prinzips ist. Das „Redische Prinzip“ bezieht sich auf lebende Systeme (einschließlich des Systems „Zelle – Virus“), das „Zentraldogma“ aber auf eine Beziehung zwischen zwei Stoffklassen im lebenden System – zwei Stoffklassen, die elementare Bestandteile der lebenden Systeme und notwendige innere Bedingungen dafür sind, daß das „Redische Prinzip“ für sie gilt. Die Fortpflanzung der lebenden Systeme bis hin zu den eukaryotischen und prokaryotischen Einzellern sowie die Zellteilungen in der Individualentwicklung der Vielzeller sind Selbstreproduktionen. Gene, Chromosomen, innerzelluläre Strukturen überhaupt werden dagegen im Prozeß der Lebenstätigkeit und Selbstreproduktion der Zellen als Leistung des lebenden Systems reproduziert. Nukleinsäuren reproduzieren sich nicht selbst und synthetisieren auch keine Eiweiße. Statt dessen erfolgen die Reproduktion der Nukleinsäuren und die Proteinsynthese in der raum-zeitlich organisierten Wechselwirkung der beteiligten Zellkomponenten.

Auf dem Wege vom Raspail-Virchowschen Satz zum „Zentraldogma“ wurde von der Selbstreproduktion des lebenden Systems zur Reproduktion der Elemente im Prozeß der Selbstreproduktion des lebenden Systems übergegangen, die qualitative Grenze zwischen Selbstreproduktion und Reproduziertwerden überschritten. Für das „Redische Prinzip“ bedeutet die Frage nach dieser Grenze die Frage nach der unteren Grenze des Lebenden, anders gesagt: nach dem Minimum innerer Systembedingungen, nach der minimalen Komplexität des Systems, damit es sich reproduzieren kann. Diese Grenze liegt irgendwo zwischen den einfachsten prokaryotischen Organismen und den Viren. Die Frage nach dieser Grenze stellt sich auch für den Übergang des Nichtlebenden zum Lebenden bei der abiogenen Entstehung des Lebens, wenn bestimmt werden soll, wann das Leben begonnen hat. Dabei kann auf die Viren allerdings nur als auf Modelle Bezug genommen werden, setzt ihre Existenz doch die

Existenz lebender Zellen voraus. Die Klärung dieses Grenz-Problems würde dazu führen, daß die Gültigkeitsbedingungen des Redischen Prinzips genauer bestimmt werden.

Trotz Cricks salopper Verwendung des Ausdrucks „Dogma“ ist die Anerkennung des „Zentraldogmas“ keine Glaubensfrage und kein Dogmatismus, wie einzelne noch dem Glauben an eine „Vererbung erworbener Eigenschaften“ verhaftete Autoren unterstellen. Wie andere ein Perpetuum mobile für möglich halten oder früher die Alchimisten nach dem „Stein der Weisen“ suchten, so spekulieren sie heute darauf, daß jener Vorgang, den sie nun als eine gerichtete Informationsübertragung von der Umwelt über Proteine auf die Nukleinsäuren auslegen, dereinst doch noch gefunden werde. Tatsächlich ist die Anerkennung des „Zentraldogmas der Molekularbiologie“ nur die schlichte Zurkenntnisnahme des empirischen und logischen Fazits jener Entwicklung, die mit Redis Experimenten zur Widerlegung bestimmter Urzeugungsvorstellungen begann und in die viele andere [50] Erkenntnisströme der Biologie einmündeten. Verbunden mit der Universalität des genetischen Kodes bei den Genträgern des Zellkerns der eukaryotischen Organismen wie bei den Genträgern der prokaryotischen Lebewesen, bestätigt und vertieft das „Zentraldogma“ die Einsicht in die große Einheit des Lebenden in all seiner evolutiv entstandenen Mannigfaltigkeit und damit des evolutiven Ursprungs der Mannigfaltigkeit.

Verbunden mit der Universalität des genetischen Kodes provoziert das „Zentraldogma“ zugleich die Frage, wie der Kode bei der abiogenen Entstehung des Lebens entstanden ist. „Der Code hat keinen Sinn, wenn er nicht übersetzt wird. Die Übersetzungsmaschine der modernen Zelle enthält mindestens fünfzig makromolekulare Bestandteile, *die selber in der DNS codiert sind: Der Code kann nur durch Übersetzungsergebnisse übersetzt werden.* Das ist die moderne Ausdrucksweise für das alte *omne vivum ex ovo*. Wann und wie hat sich dieser Kreis in sich geschlossen? Es ist überaus schwierig, sich das vorzustellen“³⁷, schrieb der Molekularbiologe Jacques Monod dazu. Mit „omne vivum ex ovo“ (alles Lebende entsteht aus dem Ei) meint er offenkundig das Redische Prinzip, das er mit dem Satz verwechselt, in dem seit dem 17. Jahrhundert die Auffassungen des Physiologen William Harvey über die Entstehung der Lebewesen zusammengefaßt wurden. Dieser Satz hat jedoch mit dem „Redischen Prinzip“ nichts zu tun, denn Harvey war ein entschiedener Vertreter der Urzeugungslehre, und sein Begriff des Eies umfaßte auch alle jene Substanzen, von denen er annahm, daß aus ihnen durch Urzeugung Lebewesen entstehen. Doch dies nur nebenbei. Wichtig ist an dieser Stelle etwas anderes: Während Monod betonte, wie schwierig es sei, sich die Entstehung des genetischen Kodes und seiner „Übersetzungsmaschine“ vorzustellen, machte er es sich leicht, und er verzichtete, einmalig-wunderbare Zufallsereignisse postulierend, auf alle Bemühungen um wissenschaftliche Erklärung. In der Forschung fand er damit keinen Anklang. Dort wurden vielmehr wissenschaftlich begründete Vorstellungen entworfen und wird mit beachtlichen Teilerfolgen daran gearbeitet, die gesetzmäßige molekulare und übermolekulare Selbstorganisation der Materie auf dem Wege ihrer chemisch-präbiotischen Evolution bis zu ihrer Selbstbelebung weiter zu erkunden. Dabei zeichnet sich – vor allem dank der Untersuchungen Manfred Eigens und seiner Mitarbeiter – ab, wie im Wechselspiel von Nukleinsäuren und Proteinen sowie damit verbundenen Ausleseprozessen zwischen verschiedenen strukturierten Molekülen und polymolekularen individuellen Systemen der Kode entstand und allgemein wurde.

Was Darwin entdeckte

Vergleichen wir die vier Voraussetzungen der Deszendenztheorie, so zeigt sich, daß Fortpflanzung und Vererbung die Kontinuität im evolutionären Wandel des Lebendigen herstellen. Variation und natürliche Auslese sind demgegenüber die beiden Vorgänge, deren Zu-

³⁷ J. Monod: Zufall und Notwendigkeit. München 1971, S. 176.

sammenwirken den evolutionären Wandel in der Kontinuität des Lebendigen wesentlich bestimmt. Die Kontinuität ist wandelbar und [51] der Wandel kontinuierlich. Unter den Voraussetzungen der Deszendenztheorie ist der Nachweis des Vorgangs, durch den aus der individuellen erblichen Variabilität der Organismen im Laufe langer Zeiträume schließlich große Unterschiede in der Organisation entstehen können, die Entdeckung der natürlichen Auslese im Ringen der Lebewesen um die Existenz, Darwins ureigenste und zugleich die für die Begründung der Deszendenz- und Evolutionstheorie entscheidende Leistung.

Vorbereitet wurde Darwins Entdeckung durch seine Teilnahme als Naturforscher an der Weltreise der „Beagle“, die vom Dezember 1831 bis zum Oktober 1836 dauerte. Er berichtet darüber: „Während der Reise der ‚Beagle‘ hatte die Entdeckung großer fossiler Tiere, die mit einem Panzer, gleich dem der jetzt existierenden Gürteltiere, bedeckt waren, in der Pampasformation (Patagoniens) einen tiefen Eindruck auf mich gemacht; zweitens ebenso die Art und Weise, in der beim Hinabgehen nach Süden über den Kontinent (Südamerikas) nahe verwandte Tiere einander vertreten, und drittens auch der südamerikanische Charakter der meisten Naturerzeugnisse des Galapagosarchipels und ganz besonders die Art und Weise, wie sie auf einer jeden Insel der Gruppe unbedeutend verschieden sind; keine von den Inseln schien im geologischen Sinne des Wortes sehr alt zu sein.

Es war offenbar, daß Tatsachen wie diese, ebenso wie viele andere, nur unter der Annahme erklärt werden konnten, daß die Arten allmählich modifiziert werden; und das Problem ließ mich nicht mehr ruhen. Es war aber in gleicher Weise offenbar, daß weder die Wirksamkeit der umgebenden Bedingungen noch der Wille der Organismen (besonders was die Pflanzen betrifft) die zahllosen Fälle erklären konnte, in denen Organismen aller Art ihrer Lebensweise wunderbar angepaßt sind – so zum Beispiel ein Specht oder ein Laubfrosch zum Erklettern der Bäume oder eine Same zur Verbreitung durch Haken oder Samenkronen. Mir waren derartige Anpassungen immer sehr aufgefallen, und solange diese nicht erklärt werden konnten, schien es mir beinahe nutzlos zu sein, den Versuch zu unternehmen, durch indirekte Beweise festzustellen, daß Arten modifiziert werden.“³⁸

Nachdem die „Beagle“ nach England zurückgekehrt war, begann Darwin, diese Probleme systematisch zu untersuchen. Er trug alle erreichbaren Tatsachen über Veränderungen der Tiere und Pflanzen, sowohl der wildlebenden als auch der domestizierten, zusammen und durchdachte sie. Dafür wertete er nicht nur überaus umfangreiche Literatur aus, sondern studierte auch die landwirtschaftliche Praxis, sprach mit Tier- und Pflanzenzüchtern und versandte gedruckte Fragebogen. „Ich nahm bald wahr, daß Zuchtwahl der Schlüssel zum Erfolg des Menschen beim Hervorbringen nützlicher Rassen von Tieren und Pflanzen ist. Wie aber Zuchtwahl auf Organismen angewendet werden könne, die im Naturzustand leben, blieb noch einige Zeit für mich ein Geheimnis“, teilt Darwin weiter mit.

Er fährt fort: „Im Oktober 1838, also fünfzehn Monate, nachdem ich meine Untersuchungen systematisch angefangen hatte, las ich zufällig zur Unterhaltung Malthus ‚Über die Bevölkerung‘, und da ich hinreichend darauf vorbereitet war, den überall stattfindenden Kampf um die Existenz zu würdigen, namentlich durch [52] lange fortgesetzte Beobachtung über die Lebensweise von Tieren und Pflanzen, kam mir sofort der Gedanke, daß unter solchen Umständen günstige Abänderungen dazu neigen, erhalten zu werden und ungünstige zerstört zu werden. Das Resultat hiervon würde die Bildung neuer Arten sein. Hier hatte ich nun endlich eine Theorie, mit der ich arbeiten konnte...“³⁹. In der „Entstehung der Arten“ erklärte er dann: „Da also mehr Individuen ins Leben treten als bestehen können, so muß auf jeden Fall ein Kampf ums Dasein stattfinden, entweder zwischen Individuen derselben oder verschiedener

³⁸ Ch. Darwin, a. a. O., S. 99 f.

³⁹ Ebd., S. 100 f.

Arten oder zwischen Individuen und äußeren Lebensbedingungen. Das ist die Lehre von Malthus mit verstärkter Kraft auf das ganze Tier- und Pflanzenreich angewendet, denn in unserem Falle ist keine künstliche Vermehrung der Nahrungsmittel und keine vorsichtige Eheenthaltung möglich.“⁴⁰

Über die Beziehungen der Darwinschen Theorie von der natürlichen Auslese (Zuchtwahl) im „Kampf ums Dasein“ in der lebenden Natur zur Malthusschen Lehre von der Bevölkerungsentwicklung beim Menschen und den Inhalt des Ausdrucks „Kampf ums Dasein“ sind Berge von Papier beschrieben worden. Wie der „rote Prinz“ Pjotr Kropotkin, Naturforscher und anarchistischer Sozialrevolutionär, konstatierte, „drückten die zahlreichen Nachfolger Darwins den Begriff des Kampfes ums Dasein möglichst eng zusammen. Sie gelangten schließlich dazu, sich das Reich der Tiere als eine Welt fortwährenden Kampfes zwischen halbverhungerten Individuen vorzustellen, jedes nach des anderen Blut dürstend. Die moderne Literatur wiederhallte von dem Krieger Ruf: ‚Wehe den Besiegten!‘, als ob das das letzte Wort moderner Biologie wäre. Sie erhoben den ‚erbarmungslosen‘ Kampf um persönliche Vorteile zu der Höhe eines biologischen Prinzips, dem der Mensch sich ebenfalls unterwerfen müsse, aus Gefahr, andernfalls in einer Welt, die sich auf gegenseitige Vernichtung gründete, zu unterliegen. Auch wenn wir die Nationalökonomien beiseite lassen, die von der Naturwissenschaft nur ein paar Schlagworte kennen, die sie aus populärwissenschaftlichen Büchern entnommen haben, so müssen wir doch zugeben, daß selbst die anerkanntesten Verfechter des Darwinismus ihr Bestes taten, diese falschen Ideen zu vertreten. Und in der Tat, wenn wir Huxley nehmen, der sicherlich als einer der tüchtigsten Erklärer der Entwicklungstheorie gilt – lehrt er uns nicht in einer Schrift über den ‚Kampf ums Dasein und seine Bedeutung für den Menschen‘, daß ‚vom Gesichtspunkt des Moralisten die Tierwelt ungefähr auf demselben Niveau ist wie der Gladiatorenkampf. Die Kämpfer werden gut genährt und zum Kampf losgelassen, wobei der Stärkste, Behendeste und Geriebenste leben bleibt, um noch am nächsten Tag zu kämpfen. Der Zuschauer braucht seinen Daumen nicht zu senken, denn kein Pardon wird gegeben.“⁴¹

Was Kropotkin treffend schildert, sind „sozialdarwinistische“ Entstehungen der Darwinschen Theorie, wie sie auch heute noch in der imperialistischen Ideologie verbreitet werden. Demgegenüber stellt Kropotkin zur Darwinschen Auffassung vom „Kampf ums Dasein“ richtig: „Der Ausdruck, der aus der engen Malthusianischen Vorstellung von der Konkurrenz zwischen jedem und jedem hervorgegangen war, verlor... seine Enge im Geist eines Mannes, der die Natur kannte.“⁴² [53] Darwin betonte in der „Entstehung der Arten“, daß er „die Bezeichnung ‚Kampf ums Dasein‘ in einem weiten metaphorischen Sinne gebrauche, der die Abhängigkeit der Wesen voneinander, und was noch wichtiger ist: nicht nur das Leben des Individuums, sondern auch seine Fähigkeit, Nachkommen zu hinterlassen, mit einschließt. Mit Recht kann man sagen, daß zwei hundartige Raubtiere in Zeiten des Mangels um Nahrung und Dasein miteinander kämpfen; aber man kann auch sagen, eine Pflanze kämpfe am Rande der Wüste ums Dasein, obwohl man das ebensogut so ausdrücken könnte: sie hängt von der Feuchtigkeit ab“.⁴³

Was Darwin (in der geläufigen deutschen Übersetzung) den „Kampf ums Dasein“ in der Natur nannte, hat er nicht als erster entdeckt. Vieles war Naturforschern und Philosophen im 18. und in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wohlbekannt, gehörte zum Naturbild der bürgerlichen Aufklärung. So schrieb Linné in seiner „*Politia naturae*“ (1760), in der er „Ord-

⁴⁰ Ch. Darwin: Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Leipzig 1980, S. 77.

⁴¹ P. Kropotkin: Gegenseitige Hilfe in der Tier- und Menschenwelt. Leipzig 1910, S. 3 f.

⁴² Ebd., S. 2.

⁴³ Ch. Darwin, a. a. O., S. 76.

nungsregeln, die in der Natur herrschen“ darstellte: „Nehmen wir z. B. an, daß jede Tabakpflanze im Jahre 40.320 Samen hervorbringen würde und daß niemand da wäre, der etwas davon verbrauchte, dann müßte eine solche Pflanze leicht alle anderen verdrängen. Durch einen einfachen Schluß komme ich indessen zu dem Ergebnis, daß etwas Derartiges nicht eintreffen kann, teils weil dadurch etwas zu existieren aufhören müßte, was der allweise Schöpfer erschaffen, teils weil dadurch die gehörige Ordnung und das Gleichgewicht gestört werden würden. Und daraus ist mit Sicherheit auf die Notwendigkeit einer Ordensgewalt (politia) im Reiche der Natur zu schließen; denn ein Reich ohne Ordnung und Leitung geht mit jedem Tag mehr seinem Untergang entgegen... Ja, ich wüßte nicht einmal, wie die Welt ohne Schaden bestehen sollte, wenn auch nur eine einzige Tierart auf ihr fehlen würde.“⁴⁴

Linné sah die Vermehrung der Lebewesen zweckvoll in die für ihn gottgegebene Naturordnung eingefügt, wie er sie ausführlicher u. a. in seiner „Rede von den Merkwürdigkeiten der Insekten“ (1739) skizzierte: „Der allmächtige Schöpfer hat alles auf unserem Erdballe in einer so wunderbaren Ordnung eingerichtet, daß nicht ein einziges gefunden wird, das nicht des Beistandes eines anderen zu seinem Unterhalte bedürfte. Der Erdball selbst mit seinen Steinen, Erzen und Sanden bekommt seine Nahrung und seinen Unterhalt von den Elementen. Die Gewächse, Bäume, Kräuter, Gräser und Moose haben ihr Wachstum von dem Erdballe und die Tiere endlich von den Gewächsen. Diese werden am Ende alle wieder in ihre ersten Stoffe verwandelt, die Erde wird eine Nahrung für die Pflanzen, die Pflanzen für die Würmer, die Würmer für die Vögel und die Vögel oft für die Raubtiere: am Ende wird das Raubtier wieder von den Raubvögeln, die Raubvögel von den Würmern, die Würmer von den Kräutern, die Kräuter von der Erde verzehret: Ja, der Mensch, dem alles zu seiner Notdurft dienen muß, wird oft die Nahrung des Raubtieres, des Raubvogels, des Raubfisches, des Wurmes oder der Erde. So gehet alles in einem Kreise herum.“⁴⁵

Ähnliche Beobachtungen und Überlegungen finden sich im ersten Band der „Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit“ (1784) von Johann Gottfried Herder. Dort heißt es, daß „die ganze Schöpfung in einem Kriege ist und [54] die entgegengesetzten Kräfte einander so nahe liegen... Alles ist im Streit gegeneinander, weil alles selbst bedrängt ist; es muß sich seiner Haut wehren und für sein Leben sorgen.

Warum tat die Natur dies? Warum drängte sie so die Geschöpfe aufeinander? Weil sie im kleinsten Raum die größte und vielfachste Anzahl der Lebenden schaffen wollte, wo also auch eins das andre überwältigt und nur durch das Gleichgewicht der Kräfte Friede wird in der Schöpfung. Jede Gattung sorgt für sich, als ob sie die einige (= einzige – R. L.) wäre; ihr zur Seite steht aber eine andre da, die sie einschränkt, und nur in diesem Verhältnis entgegengesetzter Arten fand die Schöpferin das Mittel zur Erhaltung des Ganzen. Sie wog die Kräfte, sie zählte die Glieder, sie bestimmte die Triebe der Gattungen gegeneinander und ließ übrigens die Erde tragen, was sie zu tragen vermochte.“⁴⁶

Bei Linné und Herder wird in teleologischer Betrachtungsweise die Existenz von Zusammenhängen wie ökologischen Gleichgewichten zwischen der Individuenzahl der Arten, Nahrungsketten und Stoffkreisläufen gesehen und die Vermehrung der Tiere und Pflanzen in diese Zusammenhänge eingeordnet. Solche Erwägungen aus dem Naturbild der bürgerlichen Aufklärung hat der Geistliche Thomas Robert Malthus in entstellender Weise auf das Verhältnis von Mensch und Natur und die menschliche Bevölkerungsentwicklung übertragen. Er berief sich auf den bürgerlichen Aufklärer Benjamin Franklin als Gewährsmann für die „dauernde Neigung aller Lebewesen, sich weit über das Maß der für sie bereitgestellten Nah-

⁴⁴ C. v. Linné: *Politia naturae* (Upsala 1760), in: J. Anker/S. Dahl, *Werdegang der Biologie*. Leipzig 1938, S. 279.

⁴⁵ C. v. Linné: *Lappländische Reise und andere Schriften*. Leipzig 1980, S. 242.

⁴⁶ J. G. Herder: *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit*, Bd. 1. Berlin und Weimar 1965, S. 64.

rungsmittel zu vermehren“: „Dr. Franklin hat bemerkt, die Fruchtbarkeit der Pflanzen und Tiere habe keine andere Grenze, als die, welche aus ihrem übermäßigen Anwachsen und der wechselseitigen Einengung des Nahrungsspielraumes sich ergebe. Gäbe es, sagt er, auf der Erdoberfläche keine anderen Pflanzen, so würde sie sich nur mit einer Art, z. B. mit Fenchel, bedecken, und gäbe es keine anderen Bewohner, so könnte sie in einigen Jahrhunderten mit einer einzigen Nation, z. B. mit Engländern, angefüllt sein“, teilt er mit und sagt dazu: „Dies ist unstreitig wahr.“⁴⁷

Davon ausgehend, versichert Malthus, daß den Menschen ihres zügellosen Geschlechtstriebes halber die Tendenz eigen sei, sich rascher zu vermehren, als die Erzeugung von Nahrungsmitteln steige. Während die Bevölkerung sich alle 25 Jahre verdoppeln könne, so daß sie wie eine geometrische Reihe (1, 2, 4, 8, 16, 32, 64...) zunehme und damit zur Überbevölkerung der Erde strebe, könne die Nahrungsmittelproduktion zur gleichen Zeit bestenfalls in arithmetischer Progression (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7...) ansteigen. Weiter meinte Malthus, daß solche Bestandteile der gottgegebenen Weltordnung wie Armut, schlechte Kinderpflege, gewöhnliche Krankheiten und Epidemien, Kriege und Hungersnot der Gefahr der Überbevölkerung entgegenwirken. In diesen Hemmnissen der Bevölkerungszunahme sah Malthus göttliche Strafen für die menschliche Sündhaftigkeit. Als „vorbeugende Beschränkung“ predigte er sexuelle Enthaltbarkeit. Im berechtigten Zweifel an der Wirksamkeit dieser Empfehlung gewann er auch der übermäßigen Vermehrung der Menschen noch eine gute Seite ab: Aus ihr erwachse die Konkurrenz der Arbeiter, die sie zwingt, fleißig und für niedrigen Lohn zu arbeiten.

[55] Diese unwissenschaftlichen und reaktionären Ansichten über Mensch und Natur, Bevölkerungswachstum und Nahrungsmittelproduktion wurden bereits von Marx und Engels prinzipiell widerlegt. Darwins Erklärung aber, der „Kampf ums Dasein“ sei eine „unvermeidliche Folge der großen geometrisch fortschreitenden Vermehrung“, und dies sei „die Lehre von Malthus auf das ganze Tier- und Pflanzenreich angewendet“⁴⁸, ja sogar „mit verstärkter Kraft“^{*} angewendet, ist eine kuriose Angelegenheit. „Mit dem Darwin, den ich wieder angesehen, amüsiert mich, daß er sagt, er wende die ‚Malthussche‘ Theorie *auch* auf Pflanzen und Tiere an, als ob bei Herrn Malthus der Witz nicht darin bestände, daß sie *nicht* auf Pflanzen und Tiere, sondern nur auf den Menschen – mit der geometrischen Progression – angewandt wird im Gegensatz zu Pflanzen und Tieren“⁴⁹, schrieb Marx im Juni 1862 an Engels. Damit kennzeichnete er das inhaltliche Verhältnis der Malthusschen Lehre zu Darwins vorgeblicher Anwendung. Mit ihr widersprach Darwin unbewußt Malthus und kehrte auf einem Umweg zu der Auffassung von der Vermehrung der Tiere und Pflanzen zurück, die Malthus entstellte hatte, wobei Darwin zugleich ihre teleologische Deutung negierte.

Und nicht nur, daß Darwin die von Malthus dem Menschen vorbehaltenen Vermehrungstendenzen allen Lebewesen zuschrieb. Ganz im Gegenteil zu Malthus, der die Vermehrung der Menschen als eine zerstörerische Kraft mit Furcht und Schrecken umgab, funktionierte Darwin die Vermehrung der Tiere und Pflanzen in einen produktiven Faktor der Evolution um. So verhalf die Malthus-Lektüre Darwin zur vollendeten Einsicht in den grundlegenden Mechanismus der Evolution, gab ihm den Anstoß, seine Gedanken zu klären und zu ordnen, während er Malthus gründlich mißverstand. Diesem mag man immerhin das Verdienst zubilligen, daß seine falsche Lehre als geistiger Katalysator für eine der bedeutsamsten naturwissenschaftlichen Entdeckungen des 19. Jahrhunderts gewirkt hat. Wichtiger jedoch als die

⁴⁷ Th. R. Malthus: Eine Abhandlung über das Bevölkerungsgesetz, Bd. 1. Jena 1905 (Übersetzung der 6. Aufl. von 1826), S. 14.

⁴⁸ Ch. Darwin, a. a. O., S. 17.

* Siehe Fußnote 40.

⁴⁹ K. Marx/F. Engels: Werke, Bd. 30, S. 249.

Frage, wie sich der Darwinsche Begriff des „Kampfes ums Dasein“ zur Malthusschen Bevölkerungslehre verhält, ist die, wie er sich zur Naturwirklichkeit verhält. Und dafür gilt, wie Friedrich Engels betonte, „daß man keine Malthus-Brille braucht, um den Kampf ums Dasein in der Natur wahrzunehmen – den Widerspruch zwischen der zahllosen Menge von Keimen, die die Natur verschwenderisch erzeugt, und der geringen Anzahl von ihnen, die überhaupt zur Reife kommen können; einen Widerspruch, der sich in der Tat größtenteils in einem – stellenweise äußerst grausamen – Kampf ums Dasein löst“.⁵⁰

Im übrigen entfernte sich Darwin weit davon, den „Kampf ums Dasein“ ausschließlich aus einer Tendenz zur Übervölkerung herzuleiten, sondern besaß eine viel umfassendere Vorstellung von diesem Geschehen. Engels, der die Darwinschen Darlegungen über den „Kampf ums Dasein“ für seine „Dialektik der Natur“ analysierte und präziserte, stellte zwei Hauptformen des „Kampfes ums Dasein“ heraus: Zum einen finde er statt als Folge von Übervölkerung und innerartlicher Konkurrenz und zum anderen in den Beziehungen zwischen Art und Umwelt, wobei letztere Form die wichtigere sei.⁵¹

Letztlich steht „Kampf ums Dasein“ bei Darwin als bildhafter und pauschaler Ausdruck für die zu seiner Zeit noch wenig bekannte Vielfalt der Beziehungen, [56] in denen sich die Lebewesen in ihren innerartlichen und zwischenartlichen Beziehungsgefügen sowie der abiotischen Umwelt befinden. Es sind Beziehungen, die die Organismen passiv erleiden und reaktiv beantworten oder aktiv herstellen und die, wie Engels betonte, Zusammenwirken und Kampf einschließen.⁵² Es war ein Verdienst des Zoologen K. F. Keßler, der 1880 auf einem russischen Naturforscherkongreß einen Vortrag „Über das Gesetz der gegenseitigen Hilfe“ hielt, und Kropotkins, der durch ihn angeregt wurde, daß sie angesichts der „sozialdarwinistischen“ Entstehungen des Darwinschen Begriffs vom „Kampf ums Dasein“, nachdrücklich und mit zahlreichen Tatsachen belegt, auf das Moment des Zusammenwirkens der Lebewesen hinwiesen.

Darwin war auf diesen Aspekt des „Kampfes ums Dasein“ in „Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl“ (1871) ausführlich eingegangen. Er äußerte sich dazu im Zusammenhang mit dem Sozialverhalten gesellig lebender Tiere, den „sozialen Instinkten“ in der Tierwelt, und führte u. a. Beispiele der gegenseitigen Körperpflege, des Warnens der Artgenossen vor Gefahren, des Zusammenwirkens bei der Verteidigung gegen Freßfeinde sowie beim Beschaffen von Nahrung an und setzte sie zur Fähigkeit, Nachkommen zu hinterlassen, in Beziehung. „... Gemeinschaften, die die größte Zahl der am meisten sympathisierenden Mitglieder enthalten, werden am besten gedeihen und die meisten Nachkommen erzielen“, schrieb er.⁵³ Darwins tierpsychologische Betrachtungsweise, Keßlers und Kropotkins Meinung, daß es ein „Gesetz des gegenseitigen Kampfes“ und daneben ein „Gesetz der gegenseitigen Hilfe“ gebe sowie Kropotkins sozialphilosophische Ausweitung des „Gesetzes der gegenseitigen Hilfe“ gegen den „Sozialdarwinismus“ sind mit ihrer Zeit vergangen.

Ein bezeichnendes Licht auf die Weite der Darwinschen Auffassung vom „Kampf ums Dasein“ wirft im übrigen die Bedeutungsvielfalt des Wortes „struggle“, das Darwin in seinen Ausdrücken „struggle for life“ und „struggle for existence“ im englischen Originaltext verwandte, wo im Deutschen gewöhnlich „Kampf ums Dasein“ steht. Ein im Jahre 1849 erschienenen englisch-deutsches Wörterbuch verzeichnet für das Verb „struggle“: sich abmühen, arbeiten, sich anstrengen, sich zerarbeiten, streben, sich bemühen, sich winden, sich sträuben; kämpfen, ringen, mit Widerwärtigkeiten ringen, streiten, ankämpfen, anstreben.

⁵⁰ K. Marx/F. Engels: Werke, Bd. 20, S. 64.

⁵¹ Ebd., S. 563 ff.

⁵² Ebd., S. 565.

⁵³ Ch. Darwin: Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Leipzig 1952, S. 114.

„Aus diesen Bedeutungen geht“, wie Heinrich Schmidt vermerkt, „hervor, daß ‚struggle‘, das gleichbedeutende Hauptwort, nicht nur, und nicht einmal in der Hauptsache, einen Gewaltkampf bedeutet, einen Kampf mit Hörnern und Klauen oder Säbeln und Pistolen, sondern ebenso und noch mehr irgendein Verhalten oder eine Tätigkeit, sich irgendwelchen Widerwärtigkeiten zu entziehen oder zu erwehren.“⁵⁴ Deshalb bevorzuge ich auch den Ausdruck „Ringens um die Existenz“ anstelle von „Kampf ums Dasein“.

Wissenschaftlich zukunftsweisend und genau dem heutigen Wissensstand der Thermodynamik entsprechend, nahm der Physiker Ludwig Boltzmann – der das 19. Jahrhundert als „das Jahrhundert Darwins“ bezeichnete – zu der Frage Stellung, um was es im Ringen der Lebewesen um ihre Existenz gehe. „Der allgemeine Lebenskampf der Lebewesen ist... nicht ein Kampf um die Grundstoffe – die [57] Grundstoffe aller Organismen sind in Luft, Wasser und Erdboden im Überfluß vorhanden –, auch nicht um Energie, welche in Form von Wärme, leider unverwandbar, in jedem Körper reichlich vorhanden ist, sondern ein Kampf um die Entropie (genauer: negative Entropie, E. B.), welche durch den Übergang von der heißen Sonne zur kalten Erde disponibel wird. Diesen Übergang möglichst auszunutzen, breiten die Pflanzen die unermeßlichen Flächen ihrer Blätter aus und zwingen die Sonnenenergie in noch unerforschter Weise, ehe sie auf das Temperaturniveau der Erdoberfläche herabsinkt, chemische Synthesen auszuführen, von denen man in unseren Laboratorien noch keine Ahnung hat. Die Produkte dieser chemischen Küche bilden das Kampfobjekt für die Tierwelt“⁵⁵, sagte Boltzmann in einem Vortrag über den Zweiten Hauptsatz der Mechanischen Wärmetheorie (1886).

Im Ringen der Lebewesen um ihre Existenz, das sie einzeln oder gemeinsam zu bestehen haben, findet die natürliche Auslese statt. Sie äußert sich letztlich in der unterschiedlichen Befähigung der individuell verschiedenen Organismen, unter den gegebenen Lebensbedingungen Nachkommen zu hinterlassen, in ihrer unterschiedlichen Fortpflanzungswahrscheinlichkeit. Die natürliche Auslese ist ein statistischer Prozeß. „Die gesamte Evolutionstheorie fußt auf den Gesetzen der großen Zahlen. Nicht daß Darwin etwa von komplizierten mathematischen Verfahren Gebrauch gemacht hätte, um die Variationen der Populationen zu analysieren; er begnügte sich mit der Intuition und dem gesunden Menschenverstand. Um die Transformation in Betracht zu ziehen, beachtet er nur diejenigen Fluktuationen, die in großen Populationen immer vorkommen und die man in der Statistik als die Verteilungsenden bezeichnet. Er nimmt bereits die Vorstellungen der statistischen Analyse vorweg, die den kleinen Vorteil, der einigen Wesen durch eine leichte Verbesserung der Überlebens- und Fortpflanzungschancen gegeben wurde, in einen starren Mechanismus mit unausweichlichen Konsequenzen verwandeln wird“, vermerkte der Molekularbiologe François Jacob.⁵⁶

Jacob verweist darauf, daß dies die gleiche Betrachtungsweise ist, mit der später Gregor Mendel in der Biologie die Genetik und Ludwig Boltzmann und Josiah W. Gibbs in der Physik die statistische Mechanik begründeten. Dieser Betrachtungsweise wohnt inne, daß die Objektivität des Zufalls und die dialektische Einheit von Zufall und Notwendigkeit in der Gesetzmäßigkeit des Geschehens vorausgesetzt werden. Darauf bezog sich Engels, als er für seine „Dialektik der Natur“ notierte: „Darwinsche Theorie nachzuweisen als die praktische Beweisführung der Hegelschen Darstellung des inneren Zusammenhangs von Notwendigkeit und Zufälligkeit.“⁵⁷

Die natürliche Auslese ist nicht nur ein statistischer Prozeß, sie ist zugleich ein Prozeß der Selbstregulation. Die Selbstregulation ist der Vorgang, der das Zufällige und das Notwendige

⁵⁴ H. Schmidt: Der Kampf ums Dasein. Jena 1930, S. 9 f.

⁵⁵ Zit. nach E. Broda: Ludwig Boltzmann. Berlin 1957, S. 81.

⁵⁶ F. Jacob: Die Logik des Lebenden. Frankfurt/Main 1972, S. 182.

⁵⁷ K. Marx/F. Engels: Werke, Bd. 20, S. 563.

der natürlichen Auslese vereint. Darwins naturwissenschaftliches Denken war von der Idee des selbstregulierenden Systems durchdrungen. Auch wenn er sie, soweit bekannt ist, allgemein weder in klaren Begriffen noch in bildhaften Vergleichen formuliert hat, so ist seine Konzeption der natürlichen Auslese im Ringen um die Existenz ein spezieller Ausdruck dieser Idee. Ihr [58] gemäß erfaßte Darwin die Rückkopplung, den kybernetischen Regelkreis, zwischen den Fortpflanzungsgemeinschaften der Lebewesen und ihrer Umwelt. Alfred Russel Wallace, der das gleiche Konzept unabhängig von Darwin entwickelte, schrieb über die natürliche Auslese: „Die Wirkung dieses Prinzips gleicht genau der des Fliehkraftreglers der Dampfmaschine, der jede Unregelmäßigkeit kontrolliert und korrigiert, beinahe ehe sie augenscheinlich wird...“⁵⁸ Der Zoologe und konsequente Fortführer der Darwinschen Theorie August Weismann definierte später: „Naturzüchtung ist eine Selbstregulierung der Art im Sinne ihrer Erhaltung; ihr Resultat ist die unausgesetzte Anpassung der Art an ihre Lebensbedingungen.“⁵⁹

Die Auffassung der Evolution als statistischen und selbstregulierenden Vorgang ermöglichte es Darwin, den Werdeprozeß des Lebendigen als Prozeß materieller Selbstbewegung zu begreifen. Zugleich war damit der Mathematisierung seiner Theorie der Weg freigegeben, die Ende der zwanziger und Anfang der dreißiger Jahre unseres Jahrhunderts begann.

Die zufällige erbliche Variabilität der Lebewesen setzte Darwin für die natürliche Auslese im Ringen um die Existenz als Erfahrungstatsache voraus. Die Ursachen und Gesetzmäßigkeiten des Variierens waren für ihn eine offene Frage, die zu beantworten er sich zeit seines wissenschaftlichen Schaffens mit wechselnden Auffassungen und ohne bleibenden Erfolg bemühte. Wie fast alle seine Zeitgenossen blieb er in vorwissenschaftlichen Vorstellungen und spekulativen Vermutungen über die Vererbung und erbliche Variabilität befangen. Dazu gehörten auch etliche Zugeständnisse an die Annahmen von einer „Vererbung erworbener Eigenschaften“, die später von Weismann widerlegt wurden. Genaue Antwort auf die Frage nach dem Wesen, den Ursachen und Gesetzmäßigkeiten von Vererbung und erblicher Variabilität ergab sich erst durch die Vererbungsforschung, der wir bereits auf dem Wege vom „Redischen Prinzip“ zum „Zentraldogma der Molekularbiologie“ begegneten. Ihre Entwicklung schließt die Untersuchung der Variabilität der materiellen Träger der Vererbung, der Mutabilität, ein.

So sind seit den zwanziger Jahren die Grundzüge der spontan bei allen Lebewesen ablaufenden Prozesse der Genmutation bekannt, jener elementaren erblichen Veränderungen, die bei den sich zweieltrig-geschlechtlich fortpflanzenden Organismen, den Mendelschen Vererbungsgesetzen gemäß, weitervererbt werden. Es wurde festgestellt, daß solche Mutationen bei jedem Lebewesen mit einer gewissen Häufigkeit entstehen: in jeder Generation einige Prozente bis fast zur Hälfte der Keimzellen. Die Genome der Organismen enthalten eine Vielzahl von Genen, gegenwärtigen Schätzungen nach bei den verschiedenen Arten zwischen eintausend und einigen zehntausend Genen. Deshalb ist, ungeachtet der relativ großen Anzahl entstehender Mutationen, die Mutationshäufigkeit der einzelnen Gene sehr gering, beträgt sie doch nur 10^{-2} bis 10^{-4} Prozent. Weiter wurde festgestellt, daß solche Mutationen jede Eigenschaft der Organismen von der biochemischen Ebene bis hin zu Lebensweise und Verhalten abändern können. Diese mutativen Veränderungen können in verschiedenen Richtungen und Ausmaßen von der Ausgangsform abweichen. Ihre Ausprägung umfaßt ebenso die Bewirkung von Krankheiten, [59] Mißbildungen und Tod bis zu Veränderungen, die kaum und nur mit Hilfe spezieller Methoden feststellbar sind. Schließlich wurden auch die in der Zelle stattfindenden Prozesse der Mutagenese zum Gegenstand der Forschung. Sie zeigte, daß die Mutabilität eine Eigenschaft ist, die zum Wesen des Lebenden gehört. Die einzelnen Mutationen treten zufällig auf, das Mutationsgeschehen insgesamt folgt statistischen Gesetzen.

⁵⁸ Zit. nach H. E. Gruber/P. H. Barrett: Darwin on Man. New York 1974, S. 13.

⁵⁹ A. Weismann: Vorträge über Deszendenztheorie, Bd. 1. Jena 1913 (3. Aufl.), S. 47.

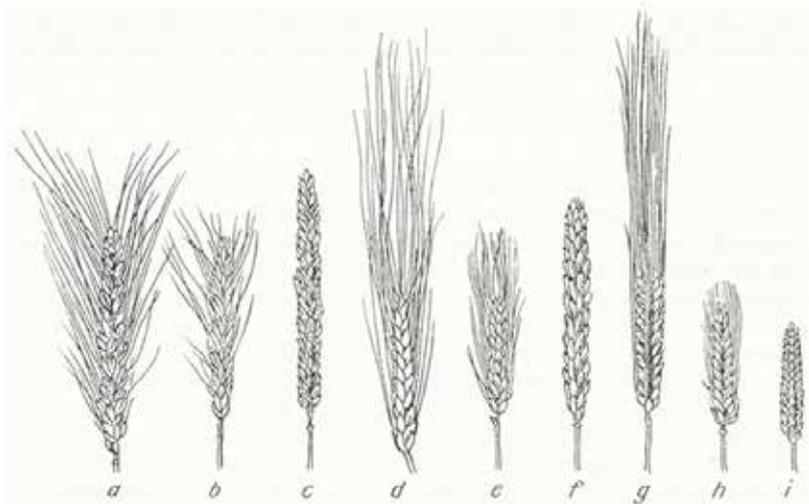


Abb. 14c grannenlos; d bis f Formen des Hartweizens (*Triticum durum*) – d grannig, e kurzugrannig, f grannenlos; g bis i Formen der sechszeiligen Gerste – g grannig, h kurzgrannig, i grannenlos. Das von N. I. Wawilow aufgestellte „Gesetz der homologen Reihen der erblichen Variabilität“ besagt: „Einander genetisch nahestehende Arten und Gattungen sind mit solcher Regelmäßigkeit durch Reihen ähnlicher Erbänderungen charakterisiert, daß man in Kenntnis einer Formenreihe in einer Art das Vorhandensein paralleler Formen in anderen Arten und Gattungen voraussagen kann.“

Der Mutationsprozeß entspricht, wie die Genetiker N. V. Timofeeff-Ressovsky, V. I. Ivanov und V. J. Korogodin feststellen, „sowohl dem Darwinschen Begriff der ‚unbestimmten erblichen Variabilität‘ als auch dem ‚Gesetz homologer Reihen der erblichen Variabilität‘ von N. J. Vavilov (1935). Die Zufälligkeit und der statistische Charakter des Mutationsprozesses müssen dabei so verstanden werden, daß die Veränderung von Merkmalen und Eigenschaften nur durch die ontogenetischen Besonderheiten der betreffenden biologischen Art begrenzt ist. Hieraus resultiert auch das Vavilovsche ‚Gesetz homologer Reihen der erblichen Variabilität‘, nach dem eine Parallelität im Spektrum der erblichen Variabilität um so mehr ausgeprägt ist, je phylogenetisch näher die miteinander verglichenen Arten zueinander stehen.“⁶⁰ [60]

Auf den Spuren der Evolution

Die Untersuchung des Darwinschen Mechanismus, durch den aus der erblichen Variation der Individuen durch natürliche Auslese im Laufe langer Zeiträume große Unterschiede in der Organisation der Lebewesen entstehen können, reicht heute bis zur experimentellen Reproduktion im Modellversuch. „Man kann im Reagenzglas unter künstlichen Bedingungen und in zellfreien Systemen Selektions- und Evolutionsverhalten im Sinne Darwins eindeutig reproduzieren“, berichten Manfred Eigen und Ruthild Winkler. „Dabei ist es reine Semantik, ob man die materiellen Träger dieser Eigenschaft – auch wenn sie aus natürlichen Zellen isoliert wurden – als Evolutionsprodukte oder einfach als Makromoleküle bekannter chemischer Zusammensetzung ansieht. Im Prinzip kann der Chemiker solche Strukturen aus den Elementen synthetisieren. Man benutzt in den Evolutionsexperimenten allein aus Gründen der Zeitersparnis das von der Natur angebotene Material wie Enzyme und Nukleinsäure.“

Das Darwinsche Prinzip ist physikalisch erklärbar und bei genauer Spezifizierung der Voraussetzungen und Randbedingungen exakt begründbar.“⁶¹

Aus den vier Voraussetzungen der Deszendenztheorie – aus der Kontinuität des Lebenden und der spezifischen Organisation der Lebewesen, ihrer individuellen erblichen Variabilität und der selektiven Akkumulation von Erbänderungen – erklärt sich letztlich, wie die grad-

⁶⁰ N. V. Timofeeff-Ressovsky/V. I. Ivanov/V. J. Korogodin: Die Anwendung des Trefferprinzips in der Strahlenbiologie. Jena 1972, S. 31.

⁶¹ M. Eigen/R. Winkler: Das Spiel. Naturgesetze steuern den Zufall. München und Zürich 1975, S. 73.

weise abgestufte Mannigfaltigkeit der Organismen entstanden ist. Die verschiedenartigen Lebewesen treten nicht unabhängig voneinander auf, weder durch Urzeugung noch durch Ausartung. Die verschiedenen Arten sind auch nicht unabhängig voneinander durch göttliche Schöpfung auf die Erde gekommen. Sie sind aus anderen Arten entstanden, die letztlich von aus der präbiotisch-chemischen Evolution hervorgegangenen Uroorganismen abstammen. Mit Ray, der die Erschaffung und Konstanz der Arten verkündete, begann ein wissenschaftsgeschichtlicher Prozeß, dessen Ertrag für diese Auffassung Dobzhansky so ausdrückte: „Wer sich zu dem Glauben entschließt, Gott habe alle biologischen Arten einzeln in dem Zustand erschaffen, in dem wir sie heute sehen, sie aber so gestaltet, daß sie ausgerechnet zu dem Schluß verleiten, sie seien Erzeugnisse einer evolutiven Entwicklung – ist offensichtlich Argumenten nicht zugänglich. Alles, was man hier sagen kann, ist, daß dieser Glaube eine blinde Blasphemie ist, denn er schreibt Gott erschreckende Verirrungen zu.“⁶²

Die Deszendenztheorie, das theoretische Fundament der ganzen Abstammungslehre, ist eine sichere und zuverlässige Erkenntnis. Sie beantwortet die Frage nach der Herkunft der Arten prinzipiell und im allgemeinen. Sobald man sie sich zu eigen macht, ergeben sich zwei weiterführende Fragen: erstens die Frage nach den Vorfahren der heute lebenden Organismenarten und zweitens die Frage nach den Ursachen, Bedingungen und Gesetzmäßigkeiten ihrer Evolution. Die Antwort auf diese Fragen wird durch die beiden großen Richtungen der biologischen [61] Evolutionsforschung (Phylogenetik) erarbeitet, die auf der Deszendenztheorie fußen und sich wechselseitig ergänzen: durch die historische Phylogenetik und durch die experimentelle und theoretische Phylogenetik.

Die historische Phylogenetik erforscht die Stammesgeschichte der Lebewesen, die Wege und Formen der Organismenevolution in der Vergangenheit. Die experimentelle und theoretische Evolutionsforschung dient der Ausarbeitung der biologischen Evolutionstheorie. Die Aufgabe, die damit zu erfüllen ist, besteht darin, die von der historischen Phylogenetik dargestellten evolutiven Vorgänge zu erklären und zur Prognose zukünftiger Evolution zu gelangen. Beide großen Forschungsrichtungen der Phylogenetik verbinden sich bei der ideellen Rekonstruktion der Vergangenheit des Lebendigen mittels der historischen Methode.

Die Rekonstruktion der Vergangenheit

Für die Organismenevolution wird angegeben, daß z. B. bei der Klasse der Säugetiere die Entstehung einer Art 100.000 Jahre bis 1 Million Jahre gedauert hat, die Entstehung einer Gattung 1 bis 35 Millionen Jahre, einer Familie 10 bis 45 Millionen Jahre und einer Ordnung 35 bis 150 Millionen Jahre. Derartige Vorgänge lassen sich nicht dadurch erkennen, daß sie in der Gegenwart beobachtet werden. Dafür gibt es zumindest drei Gründe: 1., obwohl solche Prozesse auch heute im Gange sind, verlaufen sie doch viel zu langsam, als daß ihr Charakter als Entwicklungsprozesse in der Gegenwart wahrgenommen werden könnte; 2. handelt es sich im einzelnen um einmalige Vorgänge, die unumkehrbar sind und unwiederholbar, also für die heutigen Taxa unwiderruflich der Vergangenheit angehören; 3. geht es bei der Organismenevolution auch um die Stammesgeschichte des Menschen, eines späten Produkts der Organismenevolution, mit dem ein zu wissenschaftlicher Erkenntnis befähigtes Wesen erst entstanden ist.

Derartige Vorgänge lassen sich nur durch die Rückkehr in die Vergangenheit erkennen. Wie aber kann das Erkennen in die Vergangenheit zurückkehren? Wie kann Gegenstand der Erkenntnis werden, was einmal war, aber nicht mehr ist und niemals wiederkehrt? Weil die Vergangenheit gegenwärtig ist – nicht als zeitliches Nacheinander der vergangenen Dinge und Erscheinungen, ihres Werdens und Vergehens, sondern im Nebeneinander der heutigen Dinge und Erscheinungen, in der Struktur der gegenwärtigen objektiven Realität. Die materi-

⁶² Th. Dobzhansky, a. a. O., S. 21.

elle Welt ist voller Spuren ihrer Vergangenheit, man muß sie nur zu lesen verstehen, so wie sie auch voller Keime des Neuen, voller Anfänge künftiger Entwicklung ist. Den Dingen und Erscheinungen wohnt ihre Vergangenheit inne, die auch ihre gegenwärtige Bewegung und Veränderung und ihre Zukunft bedingt und bestimmt. Weil den Dingen und Erscheinungen ihre Vergangenheit innewohnt, ist es möglich, auch die Natur, wie sie vor dem Menschen existiert hat, ebenso wie dessen eigene, die längste Zeit ungeschriebene Geschichte zu erkennen. Das geschieht durch die Anwendung der historischen Methode, der allgemeinen wissenschaftlichen Methode zur Erforschung der Geschichte von Natur und Gesellschaft.

[62] Im Vergleich mit den Methoden der empirischen Tatsachengewinnung, z. B. Beobachtung und Experiment, und Methoden des Denkens, z. B. der gedanklichen Analyse und Synthese, ist die historische Methode ein kompliziertes Methodensystem, in das Methoden wie Beobachtung und Experiment, Analyse und Synthese als Elemente eingehen. Die Struktur dieses Systems wird durch die beiden methodischen Prinzipien des Historismus und des Aktualismus bestimmt. Das Prinzip des Historismus orientiert auf die Erklärung des Gegenwärtigen als Resultat von Prozessen, die in der Vergangenheit stattgefunden haben, das Prinzip des Aktualismus auf die Erklärung dieser Prozesse vermittelt in der Gegenwart erkennbarer Faktoren und Gesetze. Beide Prinzipien bedingen und ergänzen einander, durchdringen sich in der Anwendung und führen zum Ergebnis der Retrodiktion, des zeitlichen Gegenstücks zur Prognose, der Voraussicht auf zukünftiges Geschehen (während die Prädiktion, die wir oben als Funktion natürlicher Klassifikationssysteme kennengelernt haben, eine Vorhersage über zu erkennende vorhandene Dinge und Eigenschaften bedeutet).

Historismus und Aktualismus ermöglichen zusammen die ideelle Rekonstruktion des Nacheinander in der Vergangenheit aus dem Nebeneinander in der Gegenwart und damit die Herleitung des Gegenwärtigen aus seiner Geschichte. In ihrer Einheit fundieren sie dasjenige Erkennen der Vergangenheit, das die Voraussetzung für das wissenschaftliche Verstehen der Gegenwart und die bewußte Gestaltung der Zukunft ist. Nur durch die Anwendung der historischen Methode können wir erfahren, warum die Dinge heute so sind, wie wir sie vorfinden. Mit ihr vollzieht sich das historische Herangehen als ein wesentlicher Bestandteil wissenschaftlicher Erkenntnis der Dinge, Eigenschaften und Prozesse der objektiven Realität. Es ist eine unumgängliche Forderung der materialistischen dialektischen Methode, des universellen philosophisch-methodischen Fundaments moderner wissenschaftlicher Erkenntnis. Lehrt sie doch u. a., die Erfahrungen des Erkenntnisfortschritts der Wissenschaften verallgemeinernd, daß die Welt nur in ihrer Bewegung, Veränderung und Entwicklung wissenschaftlich begriffen werden kann.

Die historische Methode in der Biologie

Mit der Begründung der Phylogenetik führte Darwin zugleich die historische Methode in die Biologie ein. In der Phylogenetik erscheint das Verhältnis zwischen den Prinzipien des Aktualismus und des Historismus im Verhältnis zwischen der experimentellen und theoretischen Phylogenetik und der historischen Phylogenetik. Die experimentelle und theoretische Phylogenetik bezieht sich auf die Vorgänge der Mikroevolution oder infraspezifischen Evolutionen an der gegenwärtigen Prozeßfront der Evolution, die historische Phylogenetik auf die Makroevolution oder transspezifische Evolution. Als „Mikroevolution“ oder „infraspezifische Evolution“ werden die Evolutionsprozesse bezeichnet, die innerhalb der Arten stattfinden und zur Bildung neuer Arten führen. Der Begriff der „Makroevolution“ oder „transspezifischen Evolution“ umfaßt die evolutiven Abläufe, die zu stammesgeschicht-[63]lichen Verwandtschaftsgruppen höherer Ordnung führen, von Artengruppen, die den taxonomischen Kategorien der Gattung, der Familie, der Ordnung, der Klasse, des Stammes, letztlich der gesamten gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit der Lebewesen entsprechen. Die Makroevolution ist es, die mittels der historischen Methode ideell rekonstruiert und durch die biologische Evolutionstheorie erklärt wird,

die durch das Studium der gegenwärtigen Mikroevolution fundiert ist.

Die Evolutionstheorie führt die Evolution auf das Zusammenwirken einer Vielzahl von Faktoren zurück, die ihr Stattfinden ermöglichen, bedingen, bewirken, regeln und richten, beschleunigen oder verlangsamen oder anderswie beeinflussen. Als solche Evolutionsfaktoren fungieren Fortpflanzung, Vererbung und Mutabilität, Ringen um die Existenz und natürliche Auslese, die oben unter dem deszendenztheoretischen Blickwinkel angeführt wurden. Zumindest folgende vier weitere Evolutionsfaktoren werden gewöhnlich angeführt:

- die Rekombination der Gene, die bei der Befruchtung immer wieder neu zusammengestellt werden. Dadurch wird die auf die Mutationen zurückgehende und der individuellen Variabilität zugrunde liegende genetische Mannigfaltigkeit, d. h. das Material der natürlichen Auslese, vervielfältigt,
- die Isolation von Teilen der Art, die bei unterschiedlichen Selektionsrichtungen im Verbreitungsgebiet einer Art bedingt, daß sich ihre Teile auseinanderentwickeln, divergieren, und schließlich zu neuen Arten werden. Dieser Divergenz wirkt sonst die Rekombination entgegen,
- zufällige umweltbedingte Schwankungen in der Individuenanzahl der Art, bis zur Vernichtung von Teilen der Art bei Naturkatastrophen, bewirken Veränderungen in der Häufigkeit von Genen, die bezüglich des Selektionswertes dieser Gene zufällig sind,
- gleiches soll auch die in ihrem Effekt umstrittene genetische Drift bewirken, besonders bei kleinen Fortpflanzungsgemeinschaften. Sie ergibt sich aus den Zufälligkeiten der Genverteilung auf die Keimzellen und ihrer Kombination bei der Befruchtung.

Im Verhältnis zu dem grundlegenden, gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen den Mutationen und der natürlichen Selektion stellen die anderen Evolutionsfaktoren Bedingungen dar, unter denen sich dieser Zusammenhang verwirklicht.

Im Grunde genommen lassen sich mit K. M. Sawadski und E. I. Koltschinski allgemein jeder Ausschnitt, jede Seite, jeder Bestandteil des evolvierenden Lebendigen sowie der Bedingungen und der bewegenden Kräfte der Evolution, die zum Zwecke gesonderter Untersuchung hervorgehoben werden können, als ein Evolutionsfaktor auffassen. Das kann jeder relativ diskrete Prozeß und jedes relativ diskrete Merkmal der Organisation des Lebenden sein, die als Teil des evolvierenden Substrats, als Ursachen oder als Bedingungen an den Wechselwirkungen beteiligt sind, die zur ununterbrochenen adaptiven Umbildung der Populationen führen. Die Gesamtheit der Evolutionsfaktoren läßt sich nach I. I. Schmalhausen in zwei Gruppen zusammenfassen. Auf der einen Seite stehen die Faktoren, die das Substrat der Evolution, d. h. das, was sich stammesgeschichtlich entwickelt, bereitstellen und organisieren: Mutabilität, Sexualität, individuelle Variabilität, [64] Integration und Isolation der Fortpflanzungsgemeinschaften (Populationen) usw. Auf der anderen Seite stehen als Gegenspieler jene Faktoren, die als bewegende Kräfte, als Ursachen der Evolution wirken: das Ringen um die Existenz und die natürliche Auslese. Aus den Beziehungen zwischen den beiden Faktorengruppen ergibt sich der Charakter der Evolution als dialektisch-widersprüchlicher Prozeß materieller Selbstbewegung. Dabei ist die natürliche Auslese ein Vorgang, der aus der Wechselwirkung vieler Faktoren der Evolution resultiert und ihre wesentliche bewegende und richtunggebende Kraft ist. Sie kann deshalb keinem der übrigen mehr oder weniger distinkten anderen Evolutionsfaktoren als einer unter anderen gleichgesetzt werden.

Die biologische Evolutionstheorie beruht, wie bereits gesagt, auf der Erforschung der gegenwärtigen Mikroevolution, wobei sie sich vor allem auf die Genetik, die Entwicklungsbiologie der Individuen, die Ökologie und die Biogeographie stützt. Aus ihrer Sicht kann die Makroevolution aktualistisch erklärt werden, weil Mikroevolution und Makroevolution eine Einheit bilden, weil die gesamte Makroevolution sich nur durch die elementaren Prozesse der

Mikroevolution realisiert. Die Mikroevolution bewirkt, wie N. V. Timofeeff-Ressowsky, N. N. Voroncov und A. N. Jablokov schreiben, „die Divergenz der Formen bis zur Entstehung einer neuen Art und setzt sich ohne Unterbrechung innerhalb der neuentstandenen Formen fort. Wesentlich ist hier der Umstand, daß diese neuen Formen, denen die Möglichkeit genommen ist, durch Kreuzung genetisches Material auszutauschen und entstandene Unterschiede zu nivellieren, neue Beziehungen der interspezifischen Konkurrenz miteinander aufnehmen können. Durch sie können Druck und Richtung der elementaren Evolutionsfaktoren deutlich geändert werden, was zu einer Veränderung der Richtung und der Intensivität der ontogenetischen wie der phylogenetischen Differenzierung führt. Da zwischen dem Ablauf der Mikro- und der Makroevolution keine prinzipiellen Unterschiede bestehen, ist es möglich, sie als zwei Seiten des einheitlichen Evolutionsprozesses anzusehen und bei der Analyse dieses Gesamtprozesses die hinreichend exakten und strengen Begriffe anzuwenden, die in der Theorie der Mikroevolution entwickelt worden sind.“⁶³

Ausgangsbasis für die ideelle Rekonstruktion der Vergangenheit des Lebendigen als Makroevolution aber wurde das vor der Darwinschen Wende in der Biologiegeschichte geschaffene natürliche Klassifikationssystem der Organismen. Es geriet damit in eine seinen Begründern völlig fremde geistige Umgebung. Ergab sich doch im Lichte der Deszendenztheorie, daß in ihm nicht Verhältnisse dargestellt werden, wie sie seit einem Schöpfungstag oder seit ewigen Zeiten existieren, sondern im wesentlichen Verhältnisse, die einem zeitlichen Querschnitt durch die Evolution entsprechen. Die gradweise abgestufte Mannigfaltigkeit der Lebewesen gab sich als Ausdruck der abgestuften Abstammung von gemeinsamen Vorfahren zu erkennen, die Homologien als den Organismen innewohnende Vergangenheit, als Zeugnisse ihrer Herkunft von den gemeinsamen Vorfahren.

Damit konnte unter Voraussetzung der Deszendenztheorie von der systematischen Stellung der – als evolutiv veränderten Nachkommen verstandenen – heutigen Organismen auf ihre stammesgeschichtlichen Ahnen geschlossen werden.

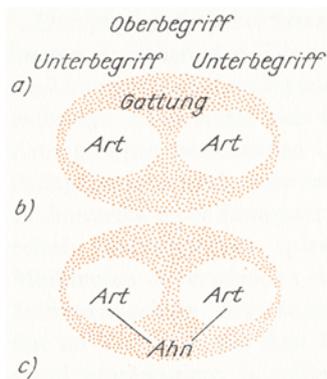


Abb. 15: Gruppierungsbegriffe: a Begriffshierarchie, b Verhältnis der taxonomischen Kategorien (vgl. Abb. 2), c genealogische Verwandtschaftsbeziehungen

Das natürliche System bekam durch den Stammbaum einen historischen Unterbau, der den evolutiven Zusammenhang zwischen den heute getrennten Taxa zeigt (Abb. 15). Die Entstehung der Stammverzweigungen (die Kladogenese) und der unterscheidenden Merkmale der verschiedenen Organismengruppen aber wurde erklärungsbedürftig. Hier ergeben sich die Fragen der historischen Phylogenetik an die Evolutionstheorie, werden die Beziehungen zwischen der historischen und der experimentellen und theoretischen Evolutionsforschung hergestellt.

Zugleich ergibt sich für die Taxonomie das Erfordernis, das typologisch-morphologisch begründete natürliche System zum konsequent phylogenetischen System weiterzuentwickeln, die „systematische Verwandtschaft“ der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft identisch wer-

⁶³ N. V. Timofeeff-Ressowsky/N. N. Voroncov/A. N. Jablokov: Kurzer Grundriß der Evolutionstheorie. Jena 1975, S. 209.

den zu lassen. Mit anderen Worten: Wenn die gradweise abgestufte Mannigfaltigkeit der Organismen Ergebnis der Evolution und Deszendenz ist, dann gilt es zu prüfen, ob das Klassifikationssystem, das diese Mannigfaltigkeit abbildet tatsächlich in seinen Einheiten und ihrer Über- und Unterordnung, von den Arten ausgehend, die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge richtig widerspiegelt. Diese Zusammenhänge beruhen auf der durch die Fortpflanzung vermittelten Kontinuität des Lebenden, wie sie vom Redischen Prinzip ausgesagt wird. Sie sind zunächst genealogische Beziehungen, wie sie sich in der Kladogenese abzeichnen.

Die typologisch-morphologische Ähnlichkeit der Formen aber ist kein sicheres Indiz für die genealogischen Beziehungen zwischen den Arten und Artengruppen, sondern kann sie geradezu verschleiern. Die Zoologen Günther Peters und Bernhard Klausnitzer verdeutlichen diese Sachlage mit folgendem anschaulichem Vergleich: „Nehmen wir die männlichen Mitglieder einer Schornsteinfegerfamilie: Großvater – Schornsteinfeger, seine beiden Söhne – Schornsteinfeger, alle seine Enkel bis auf einen sind wiederum Schornsteinfeger; ein Enkel aber wurde Bäcker (Abb. 16).

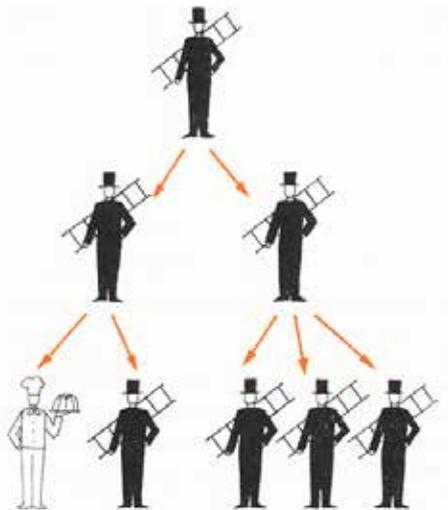


Abb. 16: Genealogische Beziehungen zwischen den männlichen Angehörigen einer Schornsteinfegerfamilie, in der einer der Enkel als Bäcker „aus der Art geschlagen“ ist.

Der genealogische Aspekt ist vollkommen klar: einer derjenigen Schornsteinfeger ist mit seinem Bäcker-Bruder enger verwandt als mit den drei anderen Schornsteinfegeern seiner Generation, die seine Vettern sind. Vom habituellen Bild her und auch bei Berücksichtigung ihres übereinstimmenden ‚Entwicklungsweges‘ [66] müssen die vier Schornsteinfeger untereinander in einer engeren Beziehung stehend erscheinen denn jeder einzelne von ihnen gegenüber dem Bäcker. Dieser sei ‚aus der Art geschlagen‘, würde die Nachbarschaft von ihm sagen.“⁶⁴

Entsprechende Erscheinungen gibt es auch bei Artengruppen. Als ein Beispiel von vielen führen die beiden Autoren an, daß der Eisbär lange Zeit als *Thalarctos maritimus* mit dem Rang einer nur aus dieser Art bestehenden eigenen Gattung von der Gattung der Braunbären (*Ursus*) abgetrennt wurde und auch heute noch von manchen Zoologen beide Arten als Untergattungen angesehen werden. Demgegenüber ergibt sich konsequent phylogenetisch gesehen, daß die Art Braunbär (*Ursus arctos*) und die Art Eisbär (*Ursus maritimus*) Tochterarten einer gemeinsamen Stammart und damit Schwesterarten der Gattung *Ursus* sind.

Das Neue der phylogenetischen Systematik, die von W. Hennig begründet wurde, charakterisiert Peters so: „Die Verfechter einer konsequent phylogenetischen Systematik verlassen sich in ihren Studien nicht allein auf den Grad der Übereinstimmung in morphologischen und son-

⁶⁴ G. Peters/B. Klausnitzer: Phylogenetische Systematik als Methode zur Erforschung der Stammesgeschichte der Tiere, in: Biologische Rundschau, Bd. 16 (1978), Heft 2, S. 92.

ren ist, können die anatomischen, ökologischen und sonstigen Besonderheiten dieses Großbären gegenüber den Braunbären objektiv gewertet werden.“⁶⁶

Das kladogenetische Grundgerüst, auf dem die weiteren Ergebnisse der historischen Evolutionsforschung aufmodelliert werden, wird, vom phylogenetischen System der heute lebenden Organismen ausgehend, erarbeitet. Dafür ist vorauszusetzen, daß – wie Hennig schreibt – „die Tierwelt (und ebenso die Pflanzenwelt – R. L.) in früheren Zeiten der Erdgeschichte genauso wie heute in Arten organisiert war. Zwischen den Arten eines bestimmten Zeithorizontes, etwa des Eocäns, und dem der Gegenwart können dann nur drei verschiedene Beziehungen bestehen: Die Nachkommen einer Art aus dem Eocän können ausgestorben sein, ehe sie die Gegenwart erreicht haben; diese Nachkommen können, verändert oder unverändert, in einer bestimmten Art der Gegenwart, und nur in dieser, weiterleben. Als dritte Möglichkeit ist es denkbar, daß zwischen den Nachkommen unserer eocänen Arten neue Artgrenzen entstanden sind, so daß mehrere Arten der Gegenwart zusammengenommen die Nachkommen der in Frage stehenden eocänen Art umfassen.

Ohne Zweifel gibt es für alle bekannten rezenten und fossilen Arten solche Stammarten, als deren Nachkommen sie einzeln oder gruppenweise anzusehen sind. Diesen Stammbaum der Arten, an dessen Verzweigungsstellen wiederum einzelne Arten stehen, zu ermitteln, ist die Grundaufgabe der Stammesgeschichtsforschung. Sie ist durch das Prinzip der wechselseitigen Erhellung untrennbar verknüpft mit den weiteren Aufgaben: Beschreibung und Erklärung der Veränderungen in Gestalt, Verhalten, Lebensweise und geographischer Verbreitung, die an den Arten im Laufe der Erdgeschichte vor sich gegangen sind“.⁶⁷

Bei der Lösung ihrer Aufgaben stützt sich die historische Phylogenetik auf die historischen Geowissenschaften und ergänzt sich mit ihnen, trägt mit der ideellen Rekonstruktion der Stammesgeschichte zugleich zur Erforschung der Geschichte unseres Planeten bei. Um die Deszendenztheorie zu beweisen, werden die Fossilien nicht benötigt. Der Anthropologe und Evolutionsforscher Gerhard Heberer bemerkt zu Recht: „Logisch ist die Deszendenztheorie nicht abhängig vom urkundlichen Nachweis der Phylogenie durch Fossilien. Hätten wir nämlich keine Fossilien ... so würden die vergleichenden Forschungen an den Lebewesen der Gegenwart dennoch zu eindeutigen Beweisen für die Richtigkeit der Evolutionsvorstellungen führen.“⁶⁸ Vielmehr ergibt sich aus den Fossilien – im Gesamtzusammenhang der ideellen Rekonstruktion der Erdgeschichte mittels der historischen Methode durch die Geowissenschaften – eine zusätzliche Bestätigung der Deszendenztheorie. Ihr Vorhandensein in den Schichtenfolgen der Erdkruste führt letztlich zur gleichen Fragestellung wie die gegenwärtige gradweise abgestufte Mannigfaltig-[69]keit der Organismen und damit zur Deszendenztheorie, jedoch erst, wenn sie im Vergleich mit Gegenwärtigem als Spuren einstigen Lebens identifiziert wurden.

Die historische Geologie hat, unabhängig von der Phylogenetik, auf logisch gleiche Weise die Geschichtlichkeit der Erde und damit wie diese mit der Deszendenztheorie ihren Gegenstand erschlossen. Mit seiner Erforschung erkennt sie zugleich Raum und Zeit der Organismenevolution in der Vergangenheit. Zwischen historischer Evolutionsforschung und historischer Geologie steht die Paläontologie. Sie befaßt sich mit den Fossilien, also mit all dem, was aus der Vergangenheit der Erde, in ihrer Kruste neben- und übereinanderliegend, gefunden wird und dereinst gelebt hat oder seiner Entstehung nach mit Lebendem verbunden war. Die Fossilien gehören zur den Schichten der Erdkruste innewohnenden Vergangenheit. Mit ihrer Erforschung hilft die Paläontologie der historischen Evolutionsforschung, die Phylogenie der Lebewesen zu erschließen. Der historischen Geologie ermittelt die Paläontologie

⁶⁶ G. Peters/B. Klausnitzer, a. a. O., S. 93.

⁶⁷ W. Hennig: Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt/Main 1969, S. 13.

⁶⁸ G. Heberer: Charles Darwin. Stuttgart 1959, S. 29.

„Leitfossilien“ als Zeitmarken, mit denen bestimmt werden kann, welche in oft sehr weit voneinander entfernten Aufschlüssen anstehenden Schichten im gleichen Zeitraum entstanden sind, welche älter und welche jünger sind.

Für diese relative Altersbestimmung eignen sich Fossilien, die möglichst gering vertikal verbreitet sind, d. h. einer kurzen Existenzdauer jener Arten, deren steingewordene Belege sie sind, die zudem möglichst weit horizontal (geographisch) verbreitet sind, deren Häufigkeit groß und deren Erkennbarkeit leicht ist. Solche Leitfossilien bilden die wichtigste Grundlage für die relative zeitliche Gliederung der Erdgeschichte. Das numerische, in der Anzahl der Jahre ausgedrückte Alter der Schichten wird heute hauptsächlich aufgrund der Gesetzmäßigkeiten der Zerfallsprozesse radioaktiver Elemente bestimmt, deren Glieder in unterschiedlichen Mengen in den Gesteinen enthalten sind. Aus den relativen und numerischen Altersbestimmungen wird die Chronologie der Erdgeschichte berechnet, die auch die Chronologie der Stammesgeschichte ist.

Die Chronik des Lebenden, die durch die Fossilien dargestellt wird, überliefert meist nur Fragmente von Organismen und wenige Spuren ihrer Lebenstätigkeit. Auch räumlich und zeitlich ist sie ziemlich lückenhaft und wird immer unvollständig bleiben. Das ist nicht verwunderlich, muß doch für die Bildung von Fossilien, ihre Erhaltung bis zur Gegenwart und auch ihre Entdeckung eine ganze Reihe von günstigen Bedingungen zusammenkommen. Deshalb können die Fossilien nur auf dem Wege von der Gegenwart zurück in die Vergangenheit, der von der phylogenetischen Systematik für die heute lebenden Organismen ausgeht, und über den Vergleich mit heute lebenden Organismen in die ideelle Rekonstruktion der Organismenevolution einbezogen werden. Aus der Unvollständigkeit des Fossilienmaterials folgt, wie Hennig feststellt, „daß eine Erforschung der Stammesgeschichte in der Richtung ihres natürlichen Ablaufes, also von bestimmten Arten der erdgeschichtlichen *Vergangenheit* zu ihren Nachkommen bis zur Gegenwart nicht möglich ist. Wir müssen vielmehr von der *Gegenwart* ausgehend in die Vergangenheit vordringen und versuchen, die bekannten Fossilien zu den Arten der Gegenwart in Beziehung zu setzen. Tatsächlich ist in der stammesgeschichtlichen [70] *Forschung* auch niemals anders verfahren worden, wenn auch die *Darstellung* der Stammesgeschichte meist umgekehrt den Weg von den Fossilien zu den rezenten Arten verfolgt... Für jedes Fossil, das entdeckt wurde, war von jeher die Frage zu beantworten, zu welcher rezenten Tiergruppe es gehört. Aus dem hierarchischen Aufbau des Systems folgt, daß in der Tat *jedes* Fossil in eine Gruppe der rezenten Tierwelt gehören muß“. ⁶⁹ Was hier für die Tiere konstatiert wird, gilt selbstredend sinngemäß auch für die anderen Lebewesen.

Die von Hennig begründete phylogenetische Systematik ist erst wenig mehr als dreißig Jahre alt, und noch so mancher Biologe und Paläontologe verhält sich skeptisch oder gar ablehnend zu ihr. Detaillierte Ergebnisse wurden bereits für einige Gruppen des vorphylogenetischen natürlichen Systems der Tiere erbracht, so für die Insekten und für die Wirbeltiere, hier vor allem für die Fischartigen, die Schildkröten, die Vögel und die Säugetiere. „Einziges streng logisches System, bei dem keine verschiedenen Ansichten vertreten werden können (abgesehen von den noch unzureichenden Kenntnissen der Abstammungsverhältnisse); es erfüllt deshalb die höchsten wissenschaftstheoretischen Ansprüche, die man überhaupt an ein System stellen kann.“ Mit diesen Worten kennzeichnen Erich Götz und Hans Knodel den prinzipiellen Vorzug des phylogenetischen Systems. ⁷⁰ Was gegen die phylogenetische Systematik eingewandt wird, läuft darauf hinaus, daß mancher Wissenschaftler nicht auf traditionelle Vorstellungen und Denkgewohnheiten verzichten möchte. Doch ist zu erwarten, daß sich weitere Zoologen und Paläozoologen und auch Botaniker wie Paläobotaniker mit der phylo-

⁶⁹ W. Hennig, a. a. O., S. 15.

⁷⁰ E. Götz/H. Knodel: Erkenntnisgewinnung in der Biologie, dargestellt an der Entwicklung ihrer Grundprobleme. Stuttgart 1980, S. 141.

genetischen Systematik vertraut machen und ihrer Methoden bedienen werden, überzeugt durch den mit ihrer Hilfe erreichten Erkenntnisgewinn.

Die morphologisch-typologische natürliche Systematik wird durch die phylogenetische Systematik nicht abgeschafft. „Auf die Kategorien des ‚Natürlichen Systems‘ kann zur Wahrung von Ordnung und Übersicht über die Artenfülle der Lebewesen und zur Registratur von Formen, deren phylogenetische Beziehungen noch unbekannt sind oder auch überhaupt nie aufgeklärt werden“⁷¹, schreibt Peters dazu. Und besonders in der Welt der Mikroorganismen wird sich die Biologie für manche Gruppen bis auf weiteres noch mit mehr oder minder künstlichen Klassifikationen behelfen müssen, um sich in der Formenmannigfaltigkeit zurechtzufinden. Deren Integration in das vorphylogenetische natürliche System wäre schon ein wesentlicher Erkenntnisfortschritt.

Die Makroevolution und das Prinzip des Aktualismus

Die fossile Dokumentation des Lebens und seiner Evolution reicht bis in die Urzeit der Erde, in das Präkambrium, zurück. Seit 1965 wurden zahlreiche Fossilreste, eindeutige und umstrittene, aus präkambrischen Gesteinen verschiedenen Alters und vielen Teilen der Erde beschrieben. Vorher gab es kaum sichere Angaben über präkambrische Fossilien, man sprach von einem fast hundertprozentigen Fehlen von Fossilien aus dieser Zeit.

[71] Präkambrium und Phanerozoikum, d. h. Zeit des deutlich erkennbaren Lebens, sind die beiden großen Abschnitte, in die die Erdgeschichte von der Geologie untergliedert wird. Diese Abschnitte werden in abgestufter Weise in weitere Zeiteinheiten eingeteilt, in Einheiten wie Ära, Periode, Epoche u. a. Das Phanerozoikum z. B. umfaßt die drei Ären Paläozoikum, Mesozoikum und Känozoikum, die mesozoische Ära die drei Perioden Trias, Jura und Kreide. Den geologischen Zeiteinheiten entsprechen räumlich bestimmte Schichtenfolgen in der vertikalen Gliederung der Erdkruste.

Das Präkambrium beginnt mit der Entwicklung der Erdkruste, die vor etwa 4,5 Milliarden Jahren erstarrte. Etwa 500 Millionen Jahre zuvor hatte sich das Sonnensystem gebildet. Auf das Präkambrium entfallen etwa 85 Prozent der geologisch erfaßten Erdgeschichte, das Phanerozoikum nimmt den nach geologischen Zeitmaßen bescheidenen Rest ein. Vor dem Präkambrium war die Sternzeit der Erde.

Im Präkambrium entstand vor vermutlich 4 Milliarden Jahren das Leben auf der Erde. Die mit 3,8 Milliarden Jahren ältesten bekannten Sedimentgesteine (aus Verwitterungsprodukten von Erstarrungsgesteinen entstandene Ablagerungsgesteine) der Isna-Region Westgrönlands enthalten kohlenstoff-(graphit-)haltige kugelige Mikrostrukturen, bei denen unklar ist, ob sie biogenen oder abiogenen Ursprungs sind. Die ältesten bisher gefundenen Lebensspuren stammen aus Sedimentgesteinen der Warrawoona-Gruppe in Nordwestaustralien. Ihr Alter wurde mit 3,5 Milliarden Jahren bestimmt. Es handelt sich um Stromatolithen, versteinete Kalkablagerungen von Blaualgenmatten, wie sie noch heute in Küstenstreifen tropischer Meere entstehen, die nur bei Flut von Wasser bedeckt sind. In Dünnschnitten der Stromatolithen wurden zahlreiche Mikrofossilien festgestellt, fadenförmig-blaualgenähnliche und stäbchenförmig-bakterienähnliche. Aus den etwa 3,4 bis 3,5 Milliarden Jahre alten Tiefwassersedimenten der unteren Swasiland-Schichtenfolge Südafrikas stammen wenige Mikron große kugelige organische Strukturen, an denen sogar verschiedene Zellteilungsstadien zu erkennen sein sollen, deren biogener Ursprung aber von anderen Experten angezweifelt wird. Mikrofossilien aus dem rund 3,2 Milliarden Jahre alten Uitkyk-Konglomerat, einem Flach-

⁷¹ G. Peters: Die Taxonomie auf dem Wege zur Analyse der Stammesverwandtschaften, in: Beiträge zur Genetik und Abstammungslehre, hrsg. von H. Böhme, R. Hagemann und R. Löther. Berlin 1978, S. 413 f.

wassersediment aus der südafrikanischen Goldprovinz Nordtransvaal, und den rund 500 Millionen Jahre jüngeren, gold- und uranföhrnden Sedimenten der südafrikanischen Witwatersand-Lagerstätten werden als fossile Eukaryoten gedeutet.

Insgesamt sind bisher an die zwanzig Formen von Mikroorganismen, prokaryotische Bakterien und Blaualgen sowie eukaryotische Grünalgen und Pilze, aus präkambrischen Gesteinsschichten bekannt geworden. Das älteste bakterielle Leben war anaerob, fand ohne freien Sauerstoff statt, seine Träger waren vermutlich zum größeren Teil autotroph, zum geringeren Teil auch heterotroph. Die Sauerstoffatmosphäre der Erde entstand durch die Photosynthese der Blaualgen. (Die Nachkommen von 1g heutiger Blaualgen können bei unbegrenzten Raum- und Nahrungsreserven sowie maximaler Vermehrungsrate die heute in der Atmosphäre befindliche Sauerstoffmenge in knapp vierzig Tagen erzeugen.) Vor etwa [74]* 2 Milliarden Jahren ermöglichte genügend atmosphärischer Sauerstoff (etwa 1 Prozent der heutigen Menge) die Entfaltung des aeroben Lebens. Zu dieser Zeit beginnen Kolonien eukaryotischer Algen aufzutreten, bei denen sich bald eine Funktionsteilung von Zellen abzeichnet. Durch die Lebenstätigkeit der präkambrischen Mikroorganismen wurden stromatolithische Kalkablagerungen, Eisen- und Manganerze, schwefelhaltige Minerale, Ablagerungen von Kieselerde u. a. hervorgebracht. Die reichen Eisenerzvorkommen von Kriwoi Rog und der Kursker Magnetanomalie z. B. entstanden vor ungefähr 2 Milliarden Jahren durch die Lebenstätigkeit von Eisenbakterien.

Für das älteste bisher bekannte Indiz der Existenz von tierischen Vielzellern (Metazoen) werden Verhaltensspuren in den Basisschichten des Haupthorizonts des Kupfergürtels von Sambia gehalten. Es sind verschieden beschaffene horizontale Bohrgänge. Die einen haben 3 bis 8 mm Durchmesser und sind 3 bis 10 cm lang. Sie verlaufen einfach oder verzweigt, vielfach liegen sie dicht nebeneinander; auch vollständig umgewühlte Partien von einigen Zentimetern Ausdehnung wurden gefunden. Die anderen Bohrgänge sind zumeist Einzelgänge von einfachem oder auch baumförmig verzweigtem Verlauf, 2 bis 10 mm Durchmesser und bis zu 1 m Länge. Die Sedimente, in denen sich diese Bohrgänge befinden, sind 1 bis

1,05 Milliarden Jahre alt. Sie entstanden während einer Meeresüberschwemmung des festländischen Uferbereichs. Etwa 300 Millionen Jahre jünger ist die Ediacara-Fauna, so benannt nach ihrem ersten in Australien gelegenen Fundort, inzwischen auch u. a. aus Südwestafrika, Nordschweden, Sibirien und Neufundland bekannt. Es waren Tiere noch ohne Skelett oder Schale. In Ediacara wurden mehr als 1 600 Exemplare gefunden und in rund dreißig verschiedene Arten eingeteilt. Etwa zwei Drittel davon wurden als Hohltiere (Coelenteraten), ein Viertel als Glieder- oder Ringelwürmer (Anneliden), der Rest als fragliche Gliederfüßer (Arthropoden), Weichtiere (Mollusken) und Echinodermen (Stachelhäuter) bestimmt.

Seit dem Kambrium, mit dem das Phanerozoikum beginnt, sind dann fast alle Stämme der heutigen Tierwelt fossil belegt. Eine Ausnahme bilden die Wirbeltiere, deren älteste bekannte Fossilien aus der folgenden Periode, dem Ordovizium, stammen. Es sind Schuppen von zu den Fischartigen gehörenden Agnathen (Kieferlosen), die offenbar bereits eine längere Evolution hinter sich hatten. Am Ausgang der anschließenden Silurperiode begannen urtümliche Gefäßpflanzen auf dem Wege über küstennahe Überschwemmungsgebiete und Sümpfe, vom Meer aus das Festland zu besiedeln. Sie waren noch blattlos und werden daher Nacktpflanzen (Psilophyten) genannt. Auf dem Festland traten im Karbon die ersten Nacktsamer (Gymnospermen) und in der Kreidezeit die ersten Bedecktsamer (Angiospermen) auf. Den Pflanzen folgten einige Millionen Jahre später Tiere auf das Festland, zuerst Insekten, etwa 35 Millionen Jahre danach die ersten vierfüßigen Wirbeltiere (Lurche). [75]

* Auf den Seiten 72 und 73 befindet sich als Tabelle die Abbildung 18.

Geol. Ära	Geologische Periode	Geologische Epoche	Numerisches Alter	Dauer	Entwicklung des Lebens	
Känozoikum	Quartär (Anthropogen)	Holozän (geol. Gegenw.)	0,02	0,02	Rezente Pflanzen- und Tierwelt; Entwicklung des Menschen; Einfluß des Menschen auf die Pflanzen- und Tierwelt.	
		Pleistozän	1,5 ± 5	1,5 - 2		
	Tertiär	Neogen	Pliozän	12 ± 1	10	Entfaltung der Blütenpflanzen, Nacktsamer; Braunkohlenwälder; Entfaltung der Säugetiere (u.a. Beuteltiere, Raubtiere, Unpaarhufer, Paarhufer, Halbaffen); Krokodile, Schildkröten, Eidechsen, Schlangen zahlreich, Vögel seltener.
			Miozän	26 ± 1	15 - 17	
		Paläogen	Oligozän	37 ± 2	11 - 13	
			Eozän	50 ± 2	19 - 20	
Mesozoikum	Kreide	Oberkreide	67 ± 3	46 - 48	Erste Blütenpflanzen, Saurier, Belemniten und Ammoniten sterben aus; Beuteltiere, Insektenfresser.	
		Unterkreide	110 ± 3	22 - 24		
	Jura	Malm	137 ± 5	35 - 40	Nacktsamer, Farne, gewaltige Saurier, Flugsaurier und Vogel treten auf; Ichthyosaurier, Krokodile, Schildkröten; Säugetiere (Kleinraubtiere, Insektenfresser); Ammoniten, Belemniten.	
		Dogger und Lias	170 ± 5	15 - 20		
		Trias	Keuper	195 ± 5		10 - 15
	Muschelkalk und Buntsandstein		205 ± 5	20 - 25		
Paläozoikum	Perm	Zechstein	230 ± 10	30 - 35	Nadelbäume, erstmalig Ginkgogewächse, Aussterben niedriger Gefäßpflanzen sowie von Trilobiten, altertümlichen Stachelhäutern und Brachiopoden, Reptilien.	
		Rotliegendes	260 ± 10	20 - 25		
	Karbon	Oberkarbon	285 ± 10	25 - 30	Entfaltung der Gefäßkryptogamen (Bärlappe, Farne, Schachtelhalme); Farnsamer, erste Nacktsamer.	
		Unterkarbon	310 ± 10	35 - 40		
			350 ± 10			

Geol. Ära	Geologische Periode	Geologische Epoche	Numerisches Alter	Dauer	Entwicklung des Lebens
Paläozoikum	Devon	Oberdevon	365 ± 10	15 - 20	Psilophyten, Bärlapp- und Schachtelhalmgewächse, Farne, Süßwasserfische, Amphibien und ungeflügelte Insekten auf dem Festland, Graptolithen sterben im Unterdevon aus.
		Mitteldevon	385 ± 10	15 - 20	
		Unterdevon	405 ± 10	15 - 20	
	Silur	Ober- und Untersilur	440 ± 10	35 - 45	Auftreten von Gefäßpflanzen (Psilophyten); riffbauende Korallen, Graptolithen, Brachiopoden; Trilobiten gehen zurück; Agnathen, Fische.
		Ordovizium	Ober-, Mittel- und Unterordovizium	500 ± 15	
	Kambrium		Oberkambrium	530 ± 15	25 - 30
Mittel- und Unterkambrium		570 ± 15	40 - 50		
Proterozoikum		Oberes Proterozoikum (Riphaikum)	Vend	650 ± 50	80 - 120
	Oberes Riphaikum		950 ± 50	250 - 350	
	Mittleres Riphaikum		1350 ± 50	350 - 450	Bakterien, Blaualgen, Kieselalgen, Kalkalgen, Protozoen.
			1600 ± 50	200 - 300	
		Unteres Proterozoikum	2600 ± 100	900 - 1100	
	Archäozoikum		über 4000	über 1400	Bakterien, Blaualgen.

Abb. 18: Gliederung der Erdgeschichte (Zahlenangaben in Millionen Jahren) [Abb. 18 auf Seiten 72 und 73 des Buches.]

gen Backenzähnen mit komplizierten Schmelzfalten und Zementeinlagerungen, wurden die Seitenzehen zurückgebildet (Rudimentation) und der Lauffuß zu einem Lauf-Springfuß umgebildet, gingen Equiden vom Zehengang zum Zehenspitzenengang über. Vermutlich fanden wesentliche Abschnitte der Equidenevolution in Nordamerika statt. Von dort aus gelangten Pferde mehrfach nach Südamerika sowie nach Eurasien und von hier aus nach Afrika. Aus der stammesgeschichtlichen Umbildung des Pferdefußes fällt Licht auf die gelegentlich auftretende atavistische Mehrzähigkeit heutiger Hauspferde, die oben erwähnt wurde.

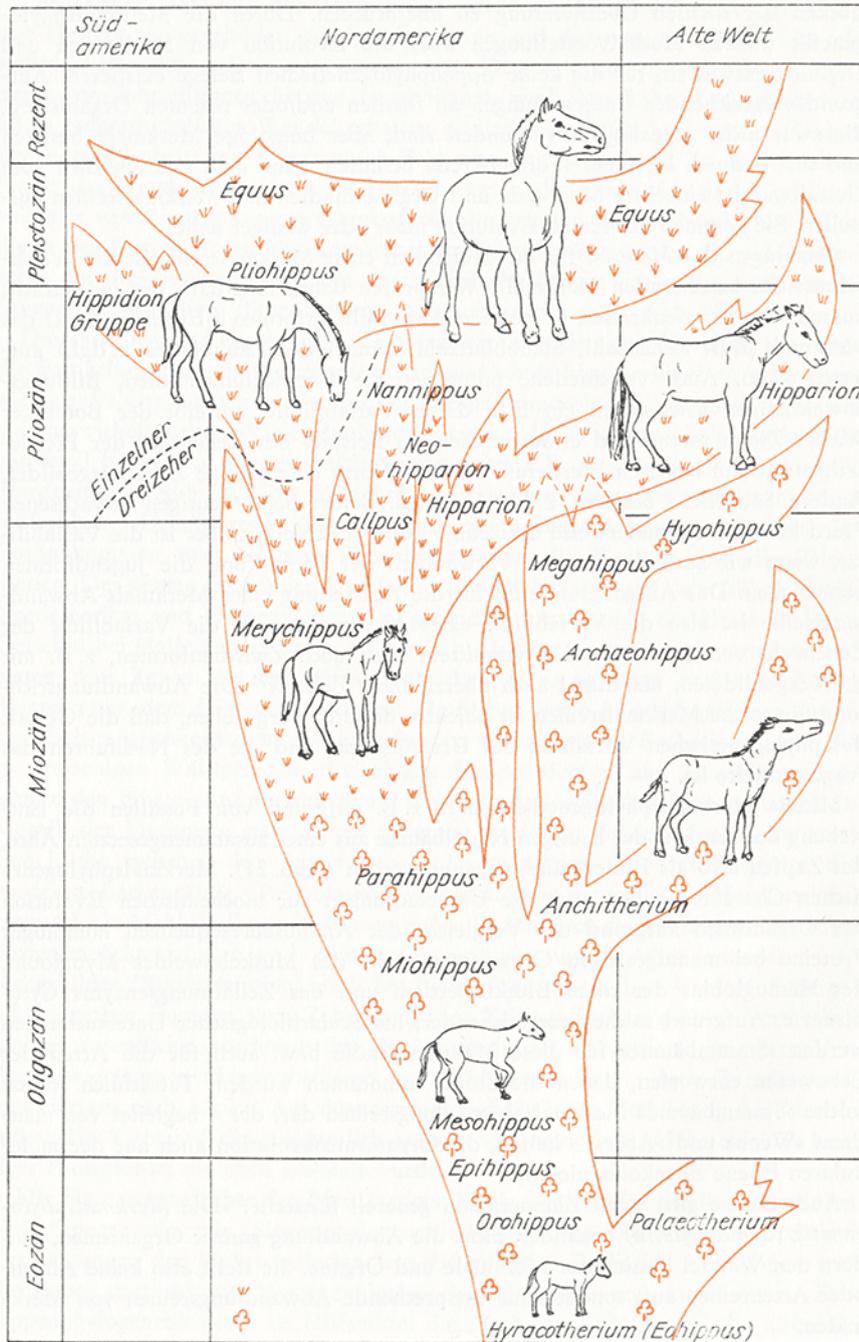


Abb. 20a: Oben: vereinfachte Darstellung von Stammesgeschichte, Lebensraum und geographischer Verbreitung der Pferdeartigen (die Rekonstruktionen sind im gleichen Maßstab dargestellt) [Abb. 20a befindet sich auf Seite 78 des Buches]

Die Stammesgeschichte der Pferdeartigen ist ein Beispiel für die Rekonstruktion einer Sippenphylogenie (Sippenphylogenetik), die zudem solche charakteristischen Erscheinungen der Makroevolution wie die adaptive Radiation der Sippen und die dabei stattfindende Mosai-

kevolution der Merkmale vor Augen führt. Der Sippenphylogenetik dient als Hilfsmittel die Merkmalsphylogenetik, die hilft, die [77] Lücken der fossilen Überlieferung zu überbrücken. Durch die Merkmalsphylogenetik werden Modellvorstellungen über die Evolution von Merkmalen und Organen entwickelt, für die keine sippenphylogenetischen Belege existieren. Aufgrund vergleichender Untersuchungen an fossilen und/oder rezenten Organismen, die zwar nicht genealogisch verbunden sind, aber homologe Merkmale besitzen und sich dadurch in einem „Formenkreis“ befinden, kann man sich ein Bild vom Gestaltwandel einzelner Merkmale und Organe machen und Merkmalsreihen aufstellen. Sie kommen der realen Evolution mehr oder weniger nahe.

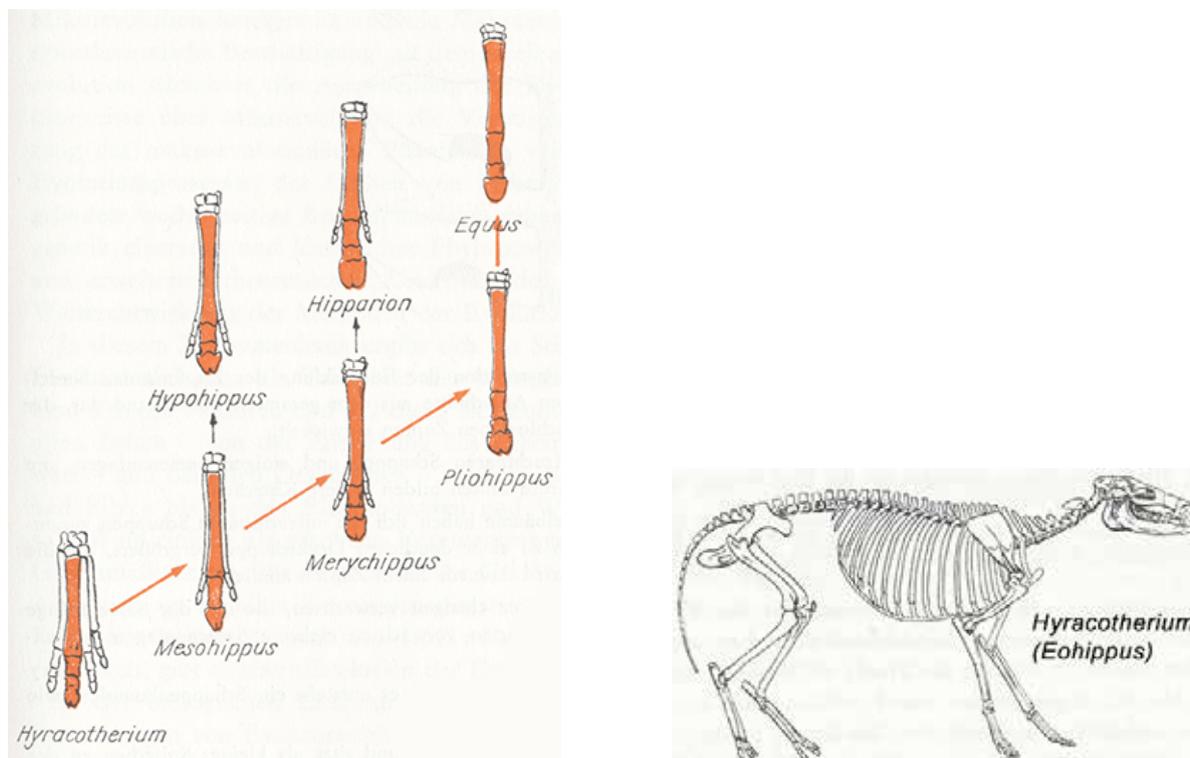


Abb. 20b und c links: Beispiele aus der Entwicklung des linken Vorderfußes (maßstabgerecht) – die Veränderungen erfolgten relativ rasch, die einmal herausgebildeten Fußtypen (übereinander) blieben jedoch für Jahrtausende ohne wesentliche Änderungen erhalten (rechts oben); rechts: Skelett des Urfeldes Hyracotherium (Fundort Wyoming, USA) [Abbildungen 20b und c befinden sich auf S. 79 des Buches.]

„Sozusagen das *Material* für das Aufstellen einer Merkmalsreihe ist die ‚Variabilität‘ des betreffenden Merkmals. Wir prüfen daher innerhalb des in Betracht kommenden Formenkreises, in welchen Abwandlungsformen (‚Eigenschaften‘) das Merkmal (z. B. Zehenzahl, Staubblattzahl, Umriß des Laubblattes u. dgl.) auftreten kann. Auch verschiedene ontogenetische Entwicklungsstadien, Bildungsabweichungen usw. geben ein Bild dieser Variabilität“, schreibt der Botaniker Walter Zimmermann und erläutert dies am Beispiel der Zehenzahl der Pferdeartigen: „Beim heutigen Pferdefuß wird als Norm eine einzige Zehe ausgebildet. Andere Säugetiere besitzen 2 bis 5 Zehen. Selbst beim heutigen erwachsenen Pferd kommen anomalerweise dreizehige Füße vor. Noch größer ist die Variabilität, wenn wir auch die fossilen Verwandten der Pferde und die Jugendformen heranziehen. Das Ausgangsmaterial für die Aufstellung einer Merkmals-Abwandlungsreihe ist also die Variabilität eines Merkmals, z. B. die Variabilität der Zehenzahl von 1 bis 5. Meist vermitteln auch noch Zwischenformen, z. B. mit + rückgebildeten, manchmal auch überzähligen Zehen.“⁷² Die Abwandlungsrichtung für

⁷² W. Zimmermann: Methoden der Evolutionswissenschaft (= Phylogenetik), in: Die Evolution der Organismen, hrsg. von G. Heberer, Bd. 1. Stuttgart 1967, S. 103.

solche Merkmalsreihen ist objektiv dadurch vorgegeben, daß die Gestalt des phylogenetischen Vorfahren das Ursprüngliche und die des Nachfahren das Abgewandelte ist.

Mittels Merkmalsphylogenetik konnte z. B. aufgrund von Fossilien die Entstehung des Zapfens der heutigen Nadelbäume aus einer zusammengesetzten Ähre, der Zapfen also als Blütenstand, erkannt werden (Abb. 21). Merkmalsphylogenetischen Charakter haben auch die Untersuchungen zur biochemischen Evolution der Organismen aufgrund des Vergleichs der Aminosäuresequenzen homologer Proteine bei mannigfaltigen Organismen, z. B. des Muskelweißes Myoglobin, des Hämoglobins der roten Blutkörperchen und des Zellatmungs-enzym Cytochrom c. Aufgrund solcher vergleichender, molekularbiologischer Untersuchungen werden „Stammbäume“ für diese Makromoleküle bzw. auch für die Arten der Lebewesen entworfen, denen die Stoffe entnommen wurden. Tatsächlich stellen solche „Stammbäume“ Merkmalsabwandlungsreihen dar, die – begleitet von manchem „Wenn“ und „Aber“ – helfen, die Organismenevolution auch auf der molekularen Ebene zu rekonstruieren.

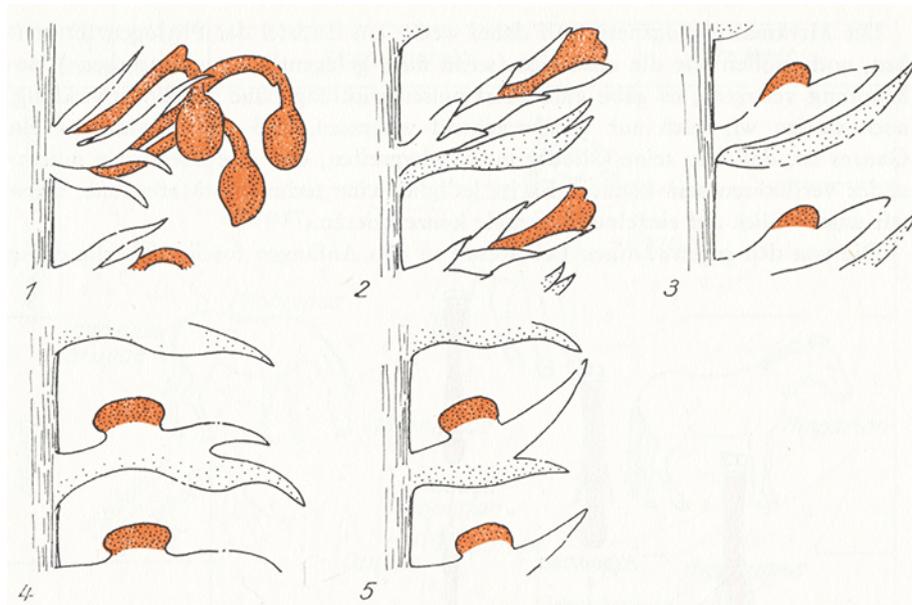


Abb. 21: Merkmalsphylogenetische Rekonstruktion der Entwicklung des Zapfens der Nadelbäume. Die einzelnen Zeichnungen stellen Ausschnitte aus dem gesamten Blütenstand dar, der sich vom lockeren Kätzchen bis zum geschlossenen Zapfen entwickelt. [Abb. 21 auf S. 80 des Buches]

1. Die Blüte besteht aus mehreren unfruchtbaren Schuppen und einigen Samenanlagen, die oft an gekrümmten Stielchen sitzen. Mehrere Blüten bilden lockere Kätzchen.
2. Bei der Blüte der ersten echten Nadelbäume haben sich die unfruchtbaren Schuppen zusammengeschlossen; eine von ihnen hat sich zu einer deutlichen Deckschuppe vergrößert, die die Blüte schützt. Der gesamte Blütenstand wird dadurch einem Zapfen ähnlich.
3. Die unfruchtbaren Schuppen sind zu einer einzigen verwachsen, die mit der Samenanlage zur Samenschuppe verwächst (bei einigen Arten verwachsen mehrere Samenanlagen mit unfruchtbaren Schuppen).
4. Die Samenschuppe verwächst mit der Deckschuppe, es entsteht ein Schuppenkomplex, wie wir ihn von den Zapfen unserer Nadelbäume kennen.
5. Der Anteil der Deckschuppe hat sich zurückgebildet und sitzt als kleines Spitzchen an der Samenschuppe. (Bei den Kiefernzapfen ist die Deckschuppe gänzlich rückgebildet.)

Auch für sie gilt, wenn Zimmermann generell feststellt: „Die *Merkmalsphylogenetik* (*Semophyletik*) behandelt nicht die Abwandlung ganzer Organismen, sondern den Wandel bestimmter Merkmale und Organe. Sie stellt also keine Ahnen- oder Artenreihen auf, sondern nur entsprechende Abwandlungsreihen von Merkmalen.

[79] Die Merkmalsphylogenetik soll dabei weder ein Endziel der Phylogenetik bleiben, noch wollen wir die unsinnige (wenn auch gelegentlich ausgesprochene) Behauptung vertreten, es gäbe eine Merkmalsentwicklung ohne Sippenentwicklung, noch wollen wir auch nur vorübergehend vergessen, daß der Organismus ein Ganzes ist, daß alle seine Glieder ineinander-

greifen, daß alle Merkmale miteinander verflochten sein können. Es ist lediglich eine technische Maßnahme, wenn wir unsern Blick auf einzelne Merkmale konzentrieren.“⁷³

Die von den gegenwärtigen Lebewesen zu den Anfängen fossiler Überlieferung [80] zurückschreitende ideelle Rekonstruktion der Vergangenheit hat eine Reihe für die Makroevolution kennzeichnender Erscheinungen aufgedeckt, wie sie z. B. bei der Stammesgeschichte der Pferde sichtbar werden. Dazu gehört, daß

- die Kladogenese mit der Entfaltung der Artengruppen durch geographische Ausbreitung und adaptive Radiation in unterschiedliche Lebensräume (Ökosysteme) sowie diese mit divergierendem und konvergierendem morpho-physiologischem Wandel der Lebewesen in unterschiedlichen Richtungen, Formen und Geschwindigkeiten einhergeht (Abb. 22)

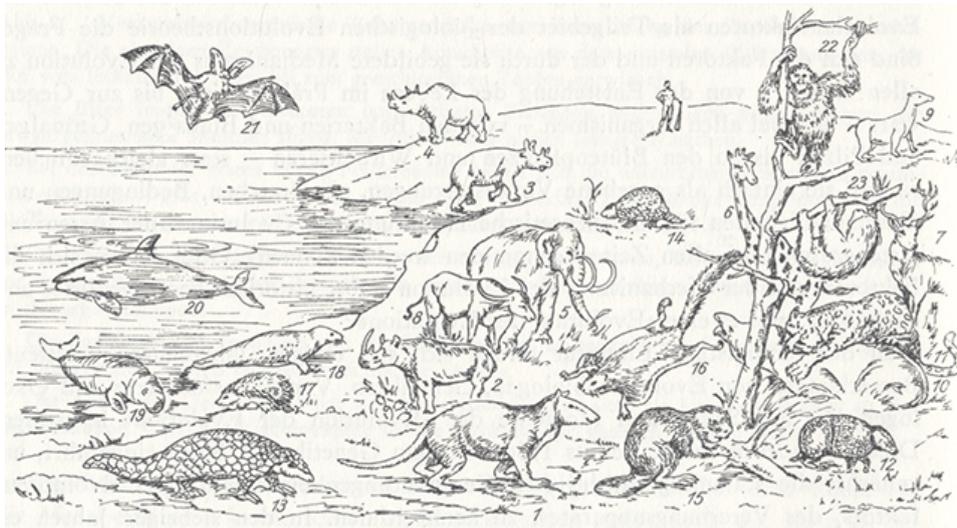


Abb. 22: Adaptive Radiation bei den Säugetieren (Plazenta-Tieren):1. relativ unspezialisiertes Urhufttier aus dem Eozän (Condylarthron); 2. bis 8. pflanzenfressende Formen mit Hörnern oder anderen Defensivwaffen am Kopf: 2. Nashorn, 3. Amblypodus, 4. Titanotherium, 5. Mammut, 6. Giraffe, 7. Rothirsch, 8. Büffel; 9. Litopternus (pflanzenfressendes Huftier aus Südamerika); 10. und 11. Raubtier (Jaguar), einen pflanzenfressenden Tapir schlagend; 12. bis 14. und 23. Zahnarme (Edentata); 12. Gürteltier, 13. Schuppentier, 14. Glyptodon, 23. Faultier; 15. und 16. Nagetiere: 15. Biber, 16. Flughörnchen; 17. Insektenfresser (Igel); 18. bis 20. marine Formen: 18. marines Raubtier (Robbe), 19. pflanzenfressendes Sirenentier (Dugong), 20. Walf (Schwertwal); 21. in der Luft lebende Form (Fledermaus); 22. Primat (Orang-Utan); im Hintergrund primitiver Mensch. Die unter 1., 3., 4., 5. und 14. angeführten Formen sind ausgestorben. [Abb. 82 auf S. 82 des Buches]

- am Anfang der Evolution relativ primitive und später auch zunehmend komplexer und komplizierter gebaute, höher organisierte Lebewesen verschiedenen Bauplans auftreten [81]
- die Organismen – von den Uroorganismen abgesehen – jeweils ein Mosaik relativ ursprünglicher (primitiver) und abgeleiteter Merkmale darstellen (evolutionäre Heterobathomie und Mosaik evolution der Merkmale)
- ungezählte Arten und Artengruppen nachkommenlos ausgestorben sind
- der Verlauf der Evolution insgesamt unumkehrbar (irreversibel) und damit unwiederholbar und einmalig ist.

Der einmalige, verzweigte und vielseitige Prozeß der Makroevolution ist ein Feld der Bewährung für die Evolutionstheorie, die durch die Untersuchung der Mikroevolution fundiert ist und die Makroevolution zu erklären hat. Die evolutionstheoretische Beschäftigung mit dem Verlauf und den Phänomenen der Makroevolution stimuliert die Ausarbeitung der Evolutionstheorie, während neue Erkenntnisse über Mikroevolution die Voraussetzungen zur aktualistischen Erklärung der makroevolutionären Phänomene verbessern. Die auf der Einheit des

⁷³ Ebenda.

Evolutionsprozesses, der Einheit von Mikroevolution und Makroevolution, gegründete wechselseitige Bezugnahme von experimenteller und theoretischer Phylogenetik einerseits und historischer Phylogenetik andererseits führt zur vertieften und erweiterten theoretischen Abbildung der Evolution des Lebenden und zur Weiterentwicklung der Methoden der Evolutionsforschung.

In diesem Zusammenhang ergibt sich als Schlüsselproblem für die Theorie der Evolutionsfaktoren als Teilgebiet der biologischen Evolutionstheorie die Frage: Sind sich die Faktoren und der durch sie gebildete Mechanismus der Evolution zu allen Zeiten – von der Entstehung des Lebens im Präkambrium bis zur Gegenwart – und bei allen Organismen – von den Bakterien und Blaualgen, Grünalgen und Pilzen bis zu den Blütenpflanzen und Wirbeltieren – stets gleichgeblieben, so daß sie einfach als gegebene Voraussetzungen, als Ursachen, Bedingungen und Gesetzmäßigkeiten für die theoretische Erklärung der Evolution aller Arten und Artengruppen zu allen Zeiten genommen werden können? Oder haben sich die Faktoren und der Mechanismus der Evolution selbst historisch herausgebildet und entwickelt, gibt es eine „Evolution der Evolution“?

In der biologischen Literatur finden sich seit einigen Jahrzehnten verstreute Bemerkungen von Evolutionsbiologen, Genetikern, Verhaltensforschern und Ökologen, die auf Seiten und Momente der „Evolution der Evolution“ hinweisen. Dieser Ausdruck wurde bereits 1936 von dem Genetiker A. Shull eingeführt, um zunächst die stammesgeschichtlichen Veränderungen eines wichtigen Evolutionsfaktors, des Vererbungsapparates, zu kennzeichnen. In den siebziger Jahren erschienen drei Bücher, in denen das Problem der Evolution der Evolutionsfaktoren und -mechanismen unter verschiedenen Gesichtspunkten erörtert wird: „Evolutionsstrategie. Optimierung technischer Systeme nach Prinzipien der biologischen Evolution“ von Ingo Rechenberg (1973), „Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution“ von Rupert Riedl (1975) und „Die Evolution der Evolution. Historisch-kritischer Abriß des Problems“ von K. M. Sawadski und E. I. Koltschinski (1977).

„Die technischen Leistungen biologischer Systeme stellen eine Herausforderung für jeden Ingenieur dar, der Apparate vergleichbarer Funktion entwickelt. Bei-[82]spielhaft ist die Empfindlichkeit einiger biologischer Rezeptoren: So gilt es als sehr wahrscheinlich, daß die Sehzellen von Menschen und Tieren bereits reagieren, wenn sie von einem einzelnen Lichtquant getroffen werden. Die Riechzellen des Seidenspinners und der Wanderheuschrecke wiederum beantworten schon ein einzelnes Duftmolekül mit einem Nervenimpuls. Diese biologischen Meßfühler besitzen demnach eine Empfindlichkeit, die sich aus physikalischen Gründen nicht mehr überbieten läßt“⁷⁴, sagte Rechenberg in einem Vortrag. Er kennzeichnete solche biologischen Systeme als Ergebnisse eines Großversuchs, der seit einigen Milliarden Jahren vonstatten geht, dessen Laboratorium die Erdoberfläche ist und dessen Experimentiermethode „Evolution“ heißt. Sein Ergebnis seien optimal an die jeweilige Umwelt angepaßte Lebensformen. Die Bionik sei bestrebt, das Reservoir natürlicher Optimallösungen zu erkennen und auszuwerten, um technische Probleme zu lösen.

Eigenartig sei aber, daß die Experimentiermethode, die solche für nachahmenswert empfundene Lebensleistungen hervorgebracht hat, selbst kaum für nachahmenswert gehalten wird. Es werde argumentiert, daß die Evolution in erster Linie durch die zur Verfügung stehenden langen Zeiträume und weniger durch eine besonders raffinierte Arbeitsweise die erstaunlichen Umweltanpassungen [83] zuwege gebracht hat. „Ich möchte aber behaupten, daß die *Experimentiermethode der Evolution gleichfalls einer Evolution unterliegt*. Es ist nämlich nicht nur die momentane Lebensleistung eines Individuums für das Überleben der Art wich-

⁷⁴ I. Rechenberg: Bionik, Evolution und Optimierung, in: Naturwissenschaftliche Rundschau, 26. Jg. (1973), Heft 11, S. 465.

tig: nach mehreren Generationen wird auch die *bessere Vererbungsstrategie*, die eine *schnellere Umweltanpassung* zustande bringt, ausgelesen und weiterentwickelt. Betrachtet man Mutation und Selektion als Urmechanismus der Evolution, so sind im Laufe der Erdgeschichte hinzugekommen:

- die genetische Kontrolle der Mutabilität
- die sexuelle Fortpflanzung
- das Crossing-over der Chromosomen
- die dominante und rezessive Vererbung u. a.

Wir müssen annehmen, daß diese Mechanismen den Zweck haben, die Lebewesen möglichst schnell an die jeweilige Umwelt anzupassen. Auf dieses Erkenntnis stützt sich meine Hypothese, daß eine genaue Nachahmung der biologischen Evolutionsmethode eine ausgezeichnete Strategie zur Optimierung technischer Systeme ergeben sollte^{*}, führte der Technikwissenschaftler weiter aus. Die damit begründete Evolutionsbionik verbindet die biologische Evolutionstheorie mit der Technikwissenschaft und erzielt neuartige technische Konstruktionen.

Für die Phylogenetik aber wird es durch die Idee der „Evolution der Evolution“ erforderlich, das Verhältnis von Gegenwart und Vergangenheit genauer zu bestimmen und das Verständnis des aktualistischen Prinzips zu präzisieren, um es richtig anwenden, d. h. vor allem, es *historisch* handhaben zu können. Auf dieses Prinzip der historischen Methode bezugnehmend, heben Sawadski und Koltschinski drei Typen von Auffassungen über das Verhältnis der Faktoren des Naturgeschehens in der Vergangenheit und in der Gegenwart hervor: den Uniformismus und den Variaformismus als zwei Entwicklungsstufen des Aktualismus und den gegen den Aktualismus und das wissenschaftliche Entwicklungsdenken gerichteten Katastrophismus.

Der Katastrophismus wurde in klassischer Weise von Cuvier vertreten. Er nahm an, daß in der Vergangenheit der Erde mehrfach plötzlich Katastrophen, großräumige krasse Veränderungen der Verteilung von Meer und Festland sowie des Klimas stattgefunden haben. „... das läßt sich besonders leicht mit Hinblick auf die letzte dieser großen Katastrophen beweisen, jene, die durch eine plötzliche Bewegung alles das überschwemmte und dann wieder trockenlegte, was heute unsere Kontinente, oder doch einen großen Teil derselben bildet“, schrieb Cuvier und verwies auf die in Sibirien gefundenen Mammute, die er für Tropenbewohner hielt: „Sie (die Katastrophe) hat in den Ländern des Nordens noch Leichen von großen Vierfüßlern, die vom Eis erfaßt worden waren, zurückgelassen; mit ihrem Fleisch und ihrem Fell sind sie erhalten geblieben. Wenn sie nicht gleich, als sie getötet worden waren, zu Eis gefroren wären, müßten sie von der Fäulnis aufgelöst worden sein. Und andererseits hat dieses ewige Eis früher nicht in der Gegend geherrscht, wo sie von ihm eingeholt wurden; denn sie hätten bei einer solchen Temperatur nicht leben können. Derselbe Augenblick, der also die Tiere umkommen ließ, hat auch die Länder, die sie bewohnten, in Eis verwandelt. Dieses [84] Ereignis ist plötzlich eingetreten, ohne jeden Übergang, und was sich so deutlich in dieser letzten Katastrophe ausspricht, kann fast mit derselben Sicherheit von jenen gesagt werden, die ihr vorausgegangen sind.

Die Risse, die Brüche, die Einstürze der älteren Schichten lassen keinen Zweifel daran, daß plötzliche und gewaltsame Ursachen sie in den Zustand versetzt haben, in dem wir sie jetzt finden; ja selbst die Kraft der Bewegung, welcher die Wassermassen ausgesetzt waren, tritt noch in der Anhäufung von Schutt und Geröll zutage, das an diesen Stellen zwischen den festen Schichten eingeschoben ist. Offenbar ist das Leben unserer Erde oftmals von furchtbaren Ereignissen gestört worden. Lebende Wesen ohne Zahl sind als Opfer dieser Katastrophen

* Siehe Fußnote 74.

gefallen; die einen, Bewohner des Festlandes, sahen sich in Sündfluten versinken; die anderen, welche die Tiefen der Meere bevölkerten, wurden aufs Trockene gesetzt, weil sich der Boden der Meere plötzlich hob; ihre Rassen sind auf immer ausgelöscht, und nichts ist auf der Welt zurückgeblieben, als einige Reste, die kaum noch der Naturforscher zu erkennen vermag.“⁷⁵

Cuvier meinte, daß nach solchen Katastrophen die betroffenen Regionen von Lebewesen aus anderen Gegenden neu besiedelt wurden. Er glaubte an die einmalige Erschaffung und Konstanz der Arten, von denen aber viele nicht bis in die Gegenwart überlebten, dachte auch gelegentlich, wenigstens bei Meerestieren, an einen evolutiven Artenwandel. Im weiteren Ausbau der Katastrophenlehre durch andere Gelehrte wurde daraus schließlich die Annahme einer Serie weltweiter, alles Leben vernichtender Katastrophen mit anschließenden göttlichen Neuschöpfungen. So erklärte noch im September 1858 der Paläontologe Georg Heinrich Bronn, der dann die erste deutsche Übersetzung von Darwins im November 1859 erschiener „Entstehung der Arten“ anfertigte, auf der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Karlsruhe: „Ein Wechsel der Erdbevölkerung hat wenigstens 25- bis 30mal stattgefunden. Die neuen Organismenarten sind dann immer und überall neu geschaffen, nie und nirgends aus den alten umgestaltet worden.“⁷⁶

Durch den Katastrophismus werden Faktoren und Vorgänge der Vergangenheit in einen krasen und unüberbrückbaren Gegensatz zum gegenwärtigen Geschehen gebracht. Seine gegen die Kontinuität der Entwicklung gerichtete, entwicklungsfeindliche Tendenz setzt sich in der antiaktualistischen und antidarwinistischen Einstellung neokatastrophistischer Auffassungen fort. In ihnen wird aller grundlegender und auffälliger Wandel in der Makroevolution so dargestellt, als sei er unvermittelt und schlagartig erfolgt, das Entstehen neuer Organe und Baupläne ebenso wie das Aussterben von Arten und Artengruppen, besonders von durch ihre Größe imponierenden Tieren. Dafür werden außergewöhnliche Eingriffe in die Evolution durch plötzlich auftretende Veränderungen eines inneren (genetischen, physiologischen) oder äußeren (physikalisch-geographischen, geologischen, kosmischen) Faktors angenommen, die sich gerade auf die jeweils ins Auge gefaßte Organismengruppe ausgewirkt haben sollen – sei es durch die einmalige oder massenhafte Umprägung von Formen, sei es durch die Vernichtung von Arten und Artengruppen.

[85] Ein beliebtes Objekt solcher mystifizierenden Spekulationen ist z. B. das Aussterben der großen pflanzenfressenden und fleischfressenden, Festland, Wasser und Luft während der Jura- und Kreidezeit bevölkernden Saurier am Ausgang des Mesozoikum. Die Deutungen dafür reichen von autogenetischen Vorstellungen, daß Arten und Artengruppen nach einer bestimmten Zeit „vergreisen“ und aussterben, bis zur Annahme von Katastrophen kosmischen Ursprungs, etwa des Strahlenausbruchs bei der Explosion eines erdnahen Fixsterns zur Supernova. Im ersten Falle liegt eine völlig haltlose Analogie zwischen der Individualentwicklung von Lebewesen und evolutiven Prozessen vor, die Arten und Artengruppen von vornherein angelegte Phasen des Aufstiegs, der Blüte und Reife und des Alterns und Aussterbens zuschreibt, so daß es z. B. keine „lebenden Fossilien“ geben dürfte. Für die kosmische Variante des Neokatastrophismus aber sollte man der geologisch-paläontologischen Faustregel für die Ursachensuche bei erdgeschichtlichen Vorgängen eingedenk sein, die da lautet: „Der Kosmos zuletzt!“, und sich an näherliegende Zusammenhänge halten.

Für die Großsaurier ergibt sich dabei, daß sie von der Erdoberfläche verschwanden, während die bedecktsamigen Pflanzen mächtig evolvierten und sich ausbreiteten, damit verbunden die

⁷⁵ G. Cuvier: Recherches sur les ossements fossiles. IVe edition. Paris 1834 (zit. nach J. Anker/S. Dahl, a. a. O., S. 282 f.).

⁷⁶ Zit. nach H. Hölder: Geologie und Paläontologie in Texten und ihrer Geschichte. Freiburg/München 1960, S. 380 f.

Insekten eine geradezu explosive Evolution durchmachten und die Schuppenkriechtiere (Squamata), Vögel und Säugetiere sich zu entfalten begannen. Übrigens verschwanden damals nicht nur die großen Saurier, sondern auch mittlere und kleine Formen. Und all die verschiedenartigen Dinosaurier, Pterosaurier, Plesiosaurier und Ichthyosaurier verschwanden nicht plötzlich und alle auf einmal, sondern im Verlaufe mehrerer Jahrmillionen nacheinander und in verschiedenen Erdteilen zu verschiedenen Zeiten. Sucht man die Ursachen für das Aussterben der Saurier in den Beziehungen mit den anderen gleichzeitigen Evolutionsprozessen und ihren ökologischen Auswirkungen, verliert sich der Anschein des Geheimnisvollen. Statt dessen zeichnet sich die allgemeine Konsequenz ab, daß sie veränderten Bedingungen des Ringens um die Existenz (Veränderung der Pflanzenwelt, von der sich die pflanzenfressenden Saurier ernährten; überlegene Konkurrenten) nicht mehr gewachsen waren. Eben das ist auch sonst konkret als Ursache des Aussterbens von Arten und Artengruppen nachgewiesen.

„Der große Gegensatz in dem Aussehen der älteren und der neueren Gebirgsarten, in ihrem Gefüge, ihrer Zusammensetzung und dem Grade der Schichtenstörung schien früher einer der stärksten Gründe für die Annahme zu sein, daß die Ursachen, denen die älteren Gesteine ihr Dasein verdanken, gänzlich verschieden von den jetzt wirkenden Ursachen gewesen. Dieser Mangel an Übereinstimmung kann jedoch als die natürliche Folge späterer Veränderungen betrachtet werden, seitdem man den ungeheuren Unterschied im Alter der Schichten nachgewiesen hat. Mag auch die Umwandlung langsam und fast unmerklich vor sich gegangen sein, sie muß doch im Verlauf solch ungemessener Zeiträume einen bedeutenden Grad erreicht haben. Außer der vulkanischen Hitze haben dabei mechanischer Druck, chemische Verwandtschaft, das Eindringen von Minerallösungen und Gasen und vielleicht auch die Tätigkeit mancher anderen, weniger bekannten Kräfte, wie Elektrizität und Magnetismus, mitgewirkt“⁷⁷, schrieb der [86] Geologe Charles Lyell. Er war es, der – wie Engels rühmte – „erst Verstand in die Geologie brachte, indem er die plötzlichen, durch die Laune des Schöpfers hervorgerufenen Revolutionen ersetzte durch die allmählichen Wirkungen einer langsamen Umgestaltung der Erde“.⁷⁸ Lyell orientierte darauf, den gegenwärtigen Zustand der Erdkruste als das Ergebnis noch heute wirkender Ursachen zu erklären, durch deren allmähliche, vieltausendfache Summierung ihre gewaltigen Veränderungen herbeigeführt worden sind.

Er war der klassische Vertreter des Uniformismus in der Geologie. Von ihm übernahm Darwin diese erste Form des Aktualismus und wandte sie modifiziert in der Biologie, auf die Evolution der Organismen, an. Der Uniformismus nimmt die unveränderte Beständigkeit der Faktoren während der gesamten historischen Entwicklung der Erdkruste und des Lebens auf ihr an. Für die Untersuchung der allgemeinen Faktoren der Evolution hat er eine große erkenntnisfördernde Rolle gespielt. Unter der Voraussetzung uniformistischer Positionen ist die wissenschaftliche Evolutionstheorie der Biologie bisher erfolgreich ausgearbeitet worden. Durch strengen Uniformismus wird jedoch die Möglichkeit einer evolutiven Veränderung der Faktoren und Mechanismen der Evolution selbst ausgeschlossen und werden die Beziehungen von Ursache und Wirkung in der Evolution nur als lineare Beziehungen und nicht als Wechselwirkung begriffen.

Eben diese Schwäche des Uniformismus wird vom Variaformismus korrigiert und damit der Aktualismus weiterentwickelt, wie es dem Stand und den Problemen der biologischen Evolutionstheorie sowie der evolutionären Biologie und Paläontologie insgesamt entspricht. In variaformistischer Sicht ist zwischen allgemeinen und besonderen Faktoren der Evolution zu unterscheiden, können sich sowohl allgemeine als auch besondere Faktoren im Verlaufe der Evolution auf verschiedene Weise quantitativ und qualitativ verändern, können neue Fakto-

⁷⁷ Ch. Lyell: Principles of Geology, Vol. I. London 1830 (zit. nach F. Dannemann, a. a. O., S. 287 f.)

⁷⁸ K. Marx/F. Engels: Werke, Bd. 20, S. 317.

ren entstehen und alte verschwinden. Dabei betont der Variaformismus katastrophistischen und neokatastrophistischen Ansichten gegenüber die Kontinuität der Evolution während der Entwicklung der Faktoren und ihres Wechselwirkungsgefüges, während des Hinzukommens neuer Faktoren und des Verschwindens alter Faktoren. Uniformismus und Variaformismus sind verschiedene Auffassungen des Aktualismusprinzips der historischen Methode, das vom Katastrophismus verneint wird. Mit der Idee der „Evolution der Evolution“ erreicht der Variaformismus seine höchste Entwicklungsstufe. Sie steht in innerem logischem Zusammenhang mit der materialistischen Dialektik als Theorie und Methode.

Zu den allgemeinen, d. h. überall und jederzeit die Evolution bedingenden und bestimmenden Faktoren im Sinne des Variaformismus gehören u. a. die Reproduktion des Lebenden, die Mutabilität, das Ringen um die Existenz und die natürliche Auslese. Beispiele besonderer, auf die Evolution bestimmter großer Artengruppen beschränkter Evolutionsfaktoren sind u. a. die verschiedenen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungsweisen, die Symbiose der Flechten oder das Verhalten als „Schrittmacher der Evolution“ (Verhaltensänderungen gehen der morpho-physiologischen Veränderung voraus) in der Phylogenie der Tiere. Ferner ergeben sich sowohl bei den allgemeinen als auch bei den beson-[87]deren Evolutionsfaktoren Unterschiede zwischen den hauptsächlichen (wesentlichen bzw. notwendigen und hinreichenden) Faktoren, die die Evolution verursachen und in Gang halten (z. B. Mutabilität und natürliche Auslese), und zusätzlichen oder konditionalen Faktoren, die die Evolution in unterschiedlicher Weise beeinflussen, z. B. die Geschwindigkeit der Generationenfolge, Populationsgrößen und -schwankungen, Schwankungen der Umweltbedingungen u. a.

Aus solcher differenzierender Betrachtung der Evolutionsfaktoren leiten Sawadski und Koltchinski ab, daß die Theorie der Evolutionsfaktoren, die bislang auf mehr oder minder universelle Faktoren konzentriert war, in zweifacher Hinsicht zu ergänzen und weiterzuentwickeln ist. Zum einen ist sie dadurch zu konkretisieren, daß die Besonderheiten der Evolutionsfaktoren und -mechanismen bei den verschiedenen großen Organismengruppen wie Prokaryoten, Protozoen oder Pflanzen untersucht werden. Zum anderen ist sie dadurch auszubauen, daß die historischen Veränderungen der universellen Faktoren und das Werden und Vergehen besonderer Evolutionsfaktoren in der stammesgeschichtlichen Entwicklung erforscht werden. Von der Lösung dieser Aufgaben erwarten die Autoren nicht nur, daß die Vergangenheit besser erklärt werden kann, sondern auch die Prognose zukünftiger Evolution, um die Probleme der Wechselwirkung zwischen menschlicher Gesellschaft und lebender Natur in der Biosphäre lösen zu können.

Zum Komplex der Evolution der allgemeinen Faktoren und des Mechanismus der Evolution gehört die Evolution der Träger der genetischen Information und der Möglichkeiten und Formen ihres Mutierens. Sie fand in die Evolution der zellulären Organisation der lebenden Materie integriert statt. Das Mutieren der Gene wurde dabei von der bloßen physikalisch-chemischen Reaktion am Nukleinsäurestrang zum diesen einschließenden komplizierten zellulären und in Zellgenerationen ablaufenden Lebensprozeß. Die Molekularbiologie hat nachgewiesen, daß die Mutabilität eine dem Lebenden innewohnende Eigenschaft ist, die von der Evolution gestaltet wird.

„Neben der Aufklärung der Wirkungsweise exogener Faktoren bei der Auslösung von Mutationen wissen wir heute, daß die sogenannte ‚spontane‘ oder natürliche Mutabilität in hohem Maße von endogenen, den lebenden Systemen innewohnenden Faktoren verursacht wird. Die identische Replikation der die genetische Information tragenden DNS verläuft nicht fehlerfrei. Mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit wird von dem die DNS synthetisierenden Enzym ein falsches Nukleotid in die DNS eingebaut, so daß es zu einer Veränderung der Nukleotidsequenz und damit zu einer Veränderung des Informationsgehaltes kommt. Die molekularge-

netische Forschung hat in den letzten Jahren die Existenz von zelleigenen Mechanismen nachgewiesen, die strukturelle Schäden an der DNS reparieren können. Indem potentiell mutative Läsionen durch diese Prozesse normalisiert, d. h. mögliche Mutationen getilgt werden, kontrollieren sie das Ausmaß der Mutabilität; da diese Prozesse jedoch, wie experimentell gezeigt werden konnte, ebenfalls nicht absolut fehlerfrei funktionieren, stellen sie eine weitere endogene Ursache der Mutabilität dar. Ohne die Bedeutung äußerer Faktoren, die diesen Prozeß verstärken, herabzumindern, zeigt es sich, daß das Mutieren, [88] die Entstehung von Variabilität, eine der Grundeigenschaften lebender Systeme ist. Variabilität ist die erste Voraussetzung für Evolution“⁷⁹, berichtet zusammenfassend der Genetiker Helmut Böhme.

Die hier skizzierte Sachlage zeigt nicht nur die Mutabilität als dem Lebenden innewohnende Eigenschaft, sondern auch als Produkt der Evolution, der z. B. die Reparaturmechanismen der Zelle ihre Existenz verdanken. In den Replikations- und Reparaturmechanismen mit ihrer Fehlbarkeit kommt die Evolution der Mutabilität und damit die „Evolution der Evolution“ zum Ausdruck. Die Mutationen sind nicht nur die Quelle der genetischen Mannigfaltigkeit, auf die sich die Selektion auswirkt. Die Mutabilität selbst ist eine Seite des Lebensgeschehens, die Selektionswert besitzt und von der Selektion geformt und kontrolliert wird, während die Mechanismen der Mutagenese mutativ variieren. Sie ist nicht nur Voraussetzung, sondern auch Ergebnis der Evolution, die in der Entwicklung ihre Plätze tauschen. In der Mutationsrate als quantitativ-numerischem Ausdruck realisierter Mutabilität erscheinen zugleich die dialektisch-widersprüchliche Einheit von genetischer Invarianz und Variabilität und die jeweilige Lösung dieses objektiven Widerspruchs. In diesem Sinne bemerken Helmut Böhme und Barbara Adler: „Eine absolute Beständigkeit des genetischen Materials würde jede Evolution unmöglich machen. Die Reparaturkapazität, die wir bei den heute existierenden Organismen vorfinden, kann daher als der für die stammesgeschichtliche Entwicklung optimale Kompromiß zwischen Stabilität und Variabilität aufgefaßt werden.“⁸⁰

Daß der diploide Chromosomensatz der Eukaryoten als Puffer gegen und zugleich als Speicher für rezessive Genmutationen fungiert, die durch Rekombination und durch Veränderungen der Umwelt von Populationen und Arten neue selektive Bedeutung gewinnen können, ist einer der weiteren Schritte in der Evolution des Genoms. Er war verbunden mit einem anderen wesentlichen Ereignis in der Evolution der Vererbung und der Rekombination, mit der Entstehung der zweieltrig-geschlechtlichen Fortpflanzung: Zusammen mit ihr treten die Mendelschen Vererbungsgesetze auf, durch die die Verteilung der Gene in der Generationenfolge bestimmt wird.

Vererbung, Mutabilität und Rekombination können also nicht einfach als gegebene Faktoren der Evolution hingenommen werden. Sie und desgleichen alle anderen Faktoren und der durch sie gebildete Mechanismus der Evolution, wie wir sie heute vorfinden, sind zugleich ihr Ergebnis. Ihre Evolution ist das Ergebnis ihrer Wechselwirkung im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung. Mit ihr fand er in der Vergangenheit auf sich verzweigenden Wegen statt. Damit schließt die Aufgabe, die Vergangenheit des Lebenden ideell zu rekonstruieren, ein, daß auch die „Evolution der Evolution“ ideell rekonstruiert wird, wie dies Sawadski und Koltchinski begründen.

In diese Richtung geht der von Riedl vorgelegte Entwurf einer Theorie der Makroevolution. Er baut konsequent auf der biologischen Evolutionstheorie auf, die durch die Erforschung der Mikroevolution fundiert ist. Über sie hinausgehend, begreift er die Evolution als Vorgang der Wechselwirkung, in dem „die Wirkun-[89]gen des Evolutionsmechanismus auf das, was wir

⁷⁹ H. Böhme: Molekular- und Zellgenetik in der Gegenwart, in: Einheit, 28. Jg. (1973), Heft 3, S. 1201.

⁸⁰ H. Böhme/B. Adler: Reparatur von DNS-Schäden, in: Desoxyribonukleinsäure – Schlüssel des Lebens, hrsg. von E. Geißler. Berlin 1972, S. 149.

seine Ursachen nennen, selbst zurückwirken“⁸¹. Daraus ergibt sich die Auffassung, daß die Evolution ein sich selbst steuernder Prozeß ist, der auf sich selbst regelnden und gestaltenden Evolutionsbahnen gesetzmäßig verläuft, bedingt durch den Systemzusammenhang des Lebendigen. Aus ihm leitet Riedl ab, „daß die Chancen, nämlich mit mutativer Änderung Erfolg zu haben, in allen Ebenen der Organisation verschieden sind; und daß deshalb die Erfolgchancen der Änderungen von Merkmalen (Phänen, Ereignissen) über diejenigen der Gene (genetischen Entscheidungen) ebenso wachen wie die der Gene über jene der Merkmale. Entscheidungen wie Ereignisse sind über einen ‚Feed-Back‘- oder Rückkopplungsmechanismus zu einem Gesamtsystem von Wirkungen verbunden. Dies ist im Wesen ein Selektionsmechanismus, der den Gesetzen der Zufallswahrscheinlichkeit die wachsende Zufalls-Unwahrscheinlichkeit der Organisation des Lebendigen abringt“⁸². Wir werden auf diese Theorie zurückkommen, wenn es um Fortschritt und Rückschritt in der Evolution geht.

Das Erforschen der Vergangenheit des Lebenden mittels der historischen Methode führt nicht nur zu ihrer fortschreitenden ideellen Rekonstruktion. Damit verknüpft ist, daß auch die Methode, die Forschungstechniken wie die theoretischen Voraussetzungen und Erklärungsmittel erweitert und vervollkommen werden. Der Einsatz der Elektronenmikroskopie zum Auffinden und Untersuchen von Fossilien in präkambrischen Sedimentgesteinen oder der molekularbiologische Vergleich von Proteinstrukturen für merkmalsphylogenetische Schlüsse auf die biochemische Evolution gehört ebenso dazu wie der Übergang vom Uniformismus zum Variaformismus und die Idee der „Evolution der Evolution“.

Der jeweils aktuelle Wissensstand ist Ausdruck dessen, was durch die Anwendung der Methode vom Gegenstand erkannt wurde, und des Entwicklungsstandes der Methode selbst, der Forschungstechnologie. In den „Jeweilsbildern“ (Heberer) von der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Lebenden verbinden sich die datenfundierte Rekonstruktion der Vergangenheit und die theoretischen Voraussetzungen des Erklärens. Von gesicherten Voraussetzungen und Ergebnissen ausgehend, dringt die historische Naturforschung weiter vor, um das Dunkel der Vergangenheit zu erhellen und den Ertrag im „Jeweilsbild“ zusammenzufügen. In seinem Rahmen bleibend und es zugleich über wissenschaftlich gesichert Rekonstruierbares hinaus ergänzend, führen der wissenschaftlich gebildete und beratene Künstler und der künstlerisch befähigte Wissenschaftler. Mit Sachkenntnis und Phantasie stellen sie uns in räumlichem und zeitlichem Ausschnitt aus dem vergangenen Geschehen durch Plastik, Bild, Erzählung und auch Film vor, wie es im einzelnen hätte gewesen sein können. Auf den meisterlichen Gemälden Zdeněk Burians beispielsweise können wir Landschaften, Pflanzen und Tiere der Vorzeit sehen, als wäre er dagegewesen und ließe uns an seinen Eindrücken und Erlebnissen teilhaben. Die von Beobachtung und Experiment ausgehende und mittels des theoretischen Denkens geleistete ideelle Rekonstruktion der Vergangenheit führt hier schließlich bis zu ihrer konkreten sinnlich-anschaulichen Abbildung im unmittelbaren Sinne dieses Wortes. [90]

Was ist eine Art?

In unlösbarer Verbindung mit der Theorie der Evolutionsfaktoren gehört die Theorie der Art, ihres Werdens, Bestehens und Vergehens, zu den Hauptstücken der biologischen Evolutionstheorie. Zugleich ist der Artbegriff das unmittelbare begriffliche Bindeglied zwischen der Taxonomie und der Phylogenetik, ist doch der von Ray für die unterste Einheit der Klassifikation der Lebewesen eingeführte Begriff der Art zugleich derjenige Begriff, der die elementare Entwicklungseinheit der Stammesgeschichte bezeichnet. Früher wurde in Biologie und Paläontologie darüber gestritten, ob die Arten konstant und von Gott erschaffen oder verän-

⁸¹ R. Riedl: Die Ordnung des Lebendigen. Hamburg und (West-)Berlin 1975, S. 6.

⁸² Ebenda.

derlich und durch Entwicklung aus anderen Arten entstanden seien und ob der Artbegriff einen objektiven Inhalt habe oder lediglich subjektiven Charakter trage. Heute dagegen werden vor allem Problemfragen erörtert, wie z. B. „Welchen Platz nimmt die Art als Organisationsform der lebenden Materie in deren Struktur und Evolution ein?“, „Wie sind die Arten innerlich strukturiert, und in welchem Verhältnis steht die innerartige Struktur zur Dynamik der infraspezifischen und transspezifischen Evolution?“, „Auf welche verschiedene Weisen können neue Arten entstehen?“, „Ist der biologische Artbegriff auf alle Organismen anwendbar, d. h., gehören alle Organismen zu Arten?“

Dieser Wandel der Problemsituation beruht darauf, daß sich das Verständnis der Biologie von ihrem Artbegriff grundlegend verändert hat. Lange Zeit wurde er wesentlich als Allgemeinbegriff verstanden, als Begriff, um im Klassifikationssystem die zuunterst nebeneinandergeordneten Gruppen von Individuen zu bezeichnen, die aufgrund bestimmter Merkmale zusammengestellt werden. Deshalb befanden sich Diskussionen über den Inhalt dieses Begriffs im Banne des philosophischen Universalienstreites, des Streites um die Natur der Allgemeinbegriffe, der immer noch andauert. Diese Auseinandersetzung geht bis auf die altgriechische Philosophie, auf Platon und Aristoteles, zurück. Im Mittelalter entzündete sie sich an der Problemstellung, die der neuplatonische Philosoph Porphyrios in seiner Einführung in eine der Schriften des Aristoteles zur Logik formuliert hatte: „Was, um gleich mit diesem anzufangen, bei den Gattungen und Arten die Frage angeht, ob sie etwas Wirkliches sind oder nur auf unseren Vorstellungen beruhen, und ob sie, wenn Wirkliches, körperlich oder unkörperlich sind, endlich, ob sie getrennt für sich oder in und an dem Sinnlichen auftreten, so lehne ich es ab, hiervon zu reden, da eine solche Untersuchung sehr tief geht und eine umfangreichere Erörterung fordert, als sie hier angestellt werden kann.“⁸³

Als wesentliche Lösungsversuche des Universalienproblems wurden der Nominalismus und der (Begriffs-)Realismus verfochten. Für die Nominalisten existierten erst die Dinge und dann die Namen, waren die Allgemeinbegriffe Namen, die nach den Dingen kommen („Universalialia sunt nomina post rem“). Die Realisten behaupteten dagegen, daß die Allgemeinbegriffe Wirklichkeiten vor den Dingen seien („Universalialia sunt realia ante rem“). „Unser Spiel war ein Spiel mit Worten, das unseren zugleich feinen und unbeholfenen Geistern gefiel, die Schulen entflammte und die ganze Christenheit in Verwirrung brachte. Wir bildeten zwei [91] Parteilager. Das eine hielt den Satz aufrecht, daß es den Apfel gegeben habe, ehe es Äpfel gab; daß es, bevor es Papageien gab, den Papagei gegeben habe; daß, bevor es unzüchtige und gefräßige Mönche gab, die Idee des Mönches, der Unzucht und der Gefräßigkeit dagewesen sei; daß bevor es in dieser Welt Füße und Hinterteile gab, die Idee des Fußtrittes gegen den Hintern seit aller Ewigkeit her im Busen Gottes gewohnt habe. Die andere Partei behauptete, daß im Gegenteil die Äpfel dem Menschen die Idee des Apfels, die Papageien die Idee des Papageien, die Mönche die Idee des Mönches, der Gefräßigkeit und der Unzucht eingegeben hätten, und daß die Idee des Fußtrittes gegen den Hintern erst existiere, seitdem er gebührenderweise gegeben und empfangen worden sei. Die Spieler erhitzten sich und gerieten ins Handgemenge. Ich gehörte der zweiten Partei an, deren Meinung meine Vernunft mehr befriedigte, und die in der Tat vom Konzil von Soissons verdammt wurde“, läßt Anatole France in seinem Roman „Der Aufruhr der Engel“⁸⁴ über den mittelalterlichen Universalienstreit berichten.

Allerdings war er mehr als nur ein intellektuelles Spiel mit Worten, was das Konzil von Soissons im Jahre 1092 bezeugte, seitdem der Nominalismus als üble Ketzerei galt. Widerspruch er doch fundamentalen Lehren der römisch-katholischen Kirche, deren Interessen der Rea-

⁸³ Porphyrios: Einleitung in die Kategorien, in: Aristoteles: Kategorien. Leipzig 1948, S. 1.

⁸⁴ A. France: Der Aufruhr der Engel. Berlin 1947, S. 189.

lismus verteidigte. Philosophiegeschichtlich ist der Universalienstreit eine Erscheinungsform des Kampfes zwischen dem Materialismus, zu dem der Nominalismus tendiert, und dem Idealismus, den die Realisten als objektive Idealisten vertreten. Wenn in der Biologie später Jahrhunderte diskutiert wurde und auch heute noch wird, in welchem Verhältnis der Artbegriff und die weiteren taxonomischen Kategorien zur Wirklichkeit stehen und was es mit dem morphologischen Typus auf sich habe, wird der Universalienstreit um in dieser Fachwissenschaft besonders interessierende Allgemeinbegriffe fortgesetzt. „Die Eintheilung des Thierreichs nach typischen Hauptabteilungen, Klassen, Ordnungen, Familien, Sippen und Arten, wodurch wir die Resultate unserer Untersuchungen in bezug auf die Verwandtschaftsverhältnisse des Thierreichs ausdrücken und welche die erste Frage eines wissenschaftlichen Natursystems bilden, scheint mir die Beachtung aller gedankenvollen Gemüther zu verdienen. Sind diese Eintheilungen künstlich oder natürlich? Sind sie bloße Erfindungen des menschlichen Verstandes zur besseren Uebersicht und zur Erleichterung anderer Untersuchungen, oder sind sie in der göttlichen Intelligenz begründet und als Kategorien von deren Art zu denken, zu betrachten? ... Meiner Meinung zufolge sind diejenigen Systeme, welche von den großen Führern in unserer Wissenschaft aufgestellt wurden, in der That nur Uebersetzungen der Gedanken des Schöpfers in die menschliche Sprache“, heißt es in einer im gleichen Jahr am gleichen Ort wie Darwins „Entstehung der Arten“, also 1859 in London, erschienenen Schrift des Zoologen, Paläontologen und Geologen Louis Agassiz⁸⁵ ganz im Geiste des mittelalterlichen Ideenrealismus.

Engels diente diese Auffassung als ein Beleg dafür, daß Gott nirgends schlechter behandelt wird als bei den Naturforschern, die an ihn glauben. „In der Biologie mutet ihm sein letzter Don Quixote, Agassiz, sogar positiven Unsinn zu: Er soll nicht nur die wirklichen Tiere, sondern auch abstrakte Tiere, den Fisch als solchen [92] schaffen“⁸⁶, vermerkte er dazu. Derartige Ideenrealismus war eine charakteristische naturphilosophische Komponente vordarwinischer Morphologie und Systematik, mit der die Annahme von der Erschaffung und Konstanz der Arten ausgestaltet wurde. Man spricht deshalb auch von „idealistischer Morphologie“, doch sollte besser zwischen der Morphologie und ihrer naturphilosophischen Interpretation durch „morphologischen Idealismus“ unterschieden werden. Einer ganzen Reihe von autogenetischen Evolutionskonzeptionen liegt das Bemühen zugrunde, solchen morphologischen Idealismus mit dem Entwicklungsgedanken zu verknüpfen: Das im morphologischen Vergleich als typisch erscheinende Allgemeine wird zur pseudophylogenetischen „Urform“ erklärt, die sich evolutiv entfaltet, während der als immaterielle Realität vorgestellte Typus zugleich Grenzen setzt, innerhalb deren solche Entwicklung nur statthaben kann.

Seit der Darwinschen Wende ist bewußt verfochtener morphologischer Idealismus in der Biologie und Paläontologie selten geworden und kennzeichnet sein Vertreten als Außenseiterposition. Eher trifft man noch einen Nominalismus, der ins Subjektiv-Idealistische übersteigert ist: Die Auffassung, daß die taxonomischen Kategorien und die mit ihnen erfaßten Taxa subjektive Konstruktionen und Konventionen seien, denen nichts in der materiellen Welt entspricht, die lediglich im abstrakten Denken existieren, während es in der Natur nur Individuen gebe, kurz: daß die Arten, Gattungen usw. von den Systematikern „gemacht“ werden. „Eine Art ist, was der als Kenner der betreffenden Organismengruppe ausgewiesene Taxonom dafür hält“, lautet ein Bekenntnis zu dieser Auffassung, die folgerichtig auch zu der Frage führt, ob man denn Arten unter Naturschutz stellen könne, da es doch Abstrakta seien und nichts Naturgegebenes.

⁸⁵ L. Agassiz: An Essay on Classification. London 1859 (zit. nach R. Wagner: Louis Agassiz's Principien der Classification der organischen Körper. Göttingen 1860, S. 8).

⁸⁶ K. Marx/F. Engels: Werke, Bd. 20, S. 471.

Für den morphologischen Idealismus gilt vollauf, wenn Rubinstein schreibt: „Der Hauptfehler des objektiven Idealismus platonischer Prägung besteht darin, daß er – ohne die Erkenntnistätigkeit des Subjekts zu berücksichtigen – das als ein für allemal gegeben ansieht, was in Wirklichkeit das Ergebnis dieser Tätigkeit ist. Er gibt das niemals fertige Resultat der nie abgeschlossenen Erkenntnistätigkeit fiktiv als etwas *a priori* Gegebenes aus. Der grundlegende Schluß, der aus der Einsicht in diesen Fehler resultiert, lautet: *Die Erkenntnis, ihr ideeller Gehalt – wie objektiv er auch sein mag – entsteht niemals ohne die Erkenntnistätigkeit des Subjektes und existiert nicht unabhängig von ihr.*“⁸⁷ Während der morphologische Idealismus wie der Ideenrealismus überhaupt im menschlichen Kopf gebildete Ideen verselbständigt und außerhalb seiner ansiedelt, verfällt der ins Subjektiv-Idealistische übersteigerte Nominalismus in den entgegengesetzten Fehler: Er sieht Ideen nur als Resultat der Erkenntnistätigkeit des Subjekts und verkennt ihren objektiven Gehalt als ideelle Widerspiegelung des Allgemeinen, das den einzelnen Dingen, Erscheinungen und Prozessen eigen ist.

Beide Richtungen des Denkens stellen Einzelnes und Allgemeines einander entgegen. Tatsächlich sind jedoch, wie Lenin vermerkte, „die Gegensätze (das Einzelne ist dem Allgemeinen entgegengesetzt) identisch: das Einzelne existiert nicht anders als in dem Zusammenhang, der zum Allgemeinen führt. Das Allgemeine existiert nur im Einzelnen, durch das Einzelne. Jedes Einzelne ist (auf die eine [93] oder andere Art) Allgemeines. Jedes Allgemeine ist (ein Teilchen oder eine Seite oder das Wesen) des Einzelnen. Jedes Allgemeine umfaßt nur annähernd alle einzelnen Gegenstände. Jedes Einzelne geht unvollständig in das Allgemeine ein usw. usw.“⁸⁸ Das ist die grundsätzliche dialektisch-materialistische Lösung des Universalienproblems, die auch für die Kategorien, Taxa und Typen der Systematik und Morphologie zutrifft.

Was von den taxonomischen Kategorien Gattung, Familie, Ordnung usw. widergespiegelt wird, ihr objektiver Inhalt, ist die graduell abgestufte stammesgeschichtliche Verwandtschaft der Organismen. Im Hinblick auf diesen Sachverhalt sind alle Schwierigkeiten beim Abgrenzen und Einordnen der Taxa in das Klassifikationssystem, die einen Nährboden subjektivistischer Auffassungen von den höheren Kategorien bilden, sekundären Charakters. Hier geht es schon nicht mehr darum, ob den taxonomischen Kategorien überhaupt ein objektiver Inhalt zukommt, sondern darum, in welchem Maße die objektive Realität richtig widergespiegelt wird, also um die Dialektik von relativer und absoluter Wahrheit und den Fortschritt der Erkenntnis. Auf das theoretische und methodische Rüstzeug der konsequent phylogenetischen Systematik verweisend, schreibt der Paläontologe Walter Georg Kühne dazu: „Es kommt nicht darauf an, festzustellen, daß höhere Taxa objektiv sind oder subjektiv, sondern darauf, den Grad der Objektivität der Taxa zu bestimmen. Dieser Objektivitätsgrad mag heute sehr gering sein, aber er ist nicht Null, und morgen wird er im Feld zwischen Objektivität und Subjektivität stehen. In ferner Zukunft wird für viele Taxa der Grad der Objektivität gewachsen sein, aber für andere, die dem Zugriff von Zoologie und Paläontologie widerstehen, klein oder fehlend bleiben.“⁸⁹

Doch mit dem Artproblem in der Biologie hat es noch eine besondere Bewandnis: Wie sich herausgestellt hat, ist es seinem Wesen nach gar kein Spezialfall des Universalienproblems. In seinem Rahmen verlaufende Diskussionen darüber, ob es in der Natur Arten gibt oder ob Arten Konstruktionen des menschlichen Verstandes sind, verfehlen, unabhängig vom verfochtenen Standpunkt, ihren sachlichen Gegenstand. Der Grund dafür besteht darin, daß sich der biologische Fachausdruck „Art“ nicht auf eine Gesamtheit logischer Klassen bezieht,

⁸⁷ S. L. Rubinstein: Sein und Bewußtsein. Berlin 1962, S. 42.

⁸⁸ W. I. Lenin: Werke, Bd. 38, S. 340.

⁸⁹ W. G. Kühne: Paläontologie und dialektischer Materialismus. Jena 1979, S. 44.

deren jede aus einer Gesamtheit von Populationen besteht, sondern auf eine Gesamtheit von einzelnen materiellen Systemen. Arten sind diskrete, raumzeitlich organisierte, ganzheitliche, überorganismische Systeme, die entstehen, sich entwickeln und vergehen, weil aus ihnen neue Arten hervorgehen oder weil ihre Individuen nachkommenlos bleiben. Die Arten bilden eine besondere Strukturebene, ein besonderes Integrationsniveau der lebenden Materie. Die organismischen Individuen sind als Elemente in den Artsystemen enthalten. Es sind Elemente, die zumeist zugleich untereinander typologisch-morphologisch ähnlicher sind als Individuen anderer Arten.

Eben dieser Umstand erlaubt es weitgehend, aus der Analyse der gemeinsamen und unterscheidenden Merkmale der Individuen auf ihre Artzugehörigkeit zu schließen, d. h., darauf zu schließen, daß sie Elemente eines bestimmten Artsystems sind. Das erklärt, warum von alters her auch ohne die Auffassung der Art als [94] materielles System Arten richtig erfaßt wurden. Doch sind die Merkmale der Individuen nicht Kriterien, sondern Indizien ihrer Artzugehörigkeit, die trügen können. Die Zuverlässigkeit des Schlusses von den Merkmalen auf die Artzugehörigkeit wird einmal begrenzt durch die Erscheinungen der innerartlichen Variabilität, also der Merkmalsunterschiede zwischen Geschlechtern (Sexualdimorphismus), Stadien der Individualentwicklung (Altersvariabilität), des unterschiedlichen Aussehens und Verhaltens im Ablauf des Jahres (Saisondimorphismus), der geographischen Variabilität usw. Beispielsweise benannte Linné die Habichte mit Längsstreifen an der Körperunterseite als Art *Falco gentilis* und die Habichte mit Sperberung als *Falco palumbarius*. Später wurde erkannt, daß es sich dabei um das Jugend- und das Alterskleid in derselben Art handelt. Zum anderen wird die Zuverlässigkeit des Schlusses dadurch begrenzt, daß es Arten gibt – sogenannte Zwilling-, Geschwister- oder Doppelgängerarten –, deren Individuen einander zum Verwechseln der Artzugehörigkeit ähneln, z. B. die Taufliegenarten *Drosophila pseudoobscura* und *Drosophila persimilis* und Waldbaumläufer (*Certhia familiaris*) und Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*).

Eine besondere und weithin anerkannte sowie die am besten ausgearbeitete Form der System-Auffassung von der Art ist die von Ernst Mayr, ihrem hervorragenden Theoretiker, so benannte „biologische Artkonzeption“. Eine besondere Form der System-Auffassung von der Art ist sie, weil sie sich unmittelbar nur auf die Arten derjenigen Organismen bezieht, die zwei- und getrenntgeschlechtlich sind, sich also zweieltrig-sexuell reproduzieren. Momente dieser Konzeption lassen sich seit Ray in Stellungnahmen zum Artproblem nachweisen. Ihre heutige Fassung bildete sich mit der Entstehung der Populationsgenetik heraus, fundiert vor allem durch Arbeiten von Dobzhansky und Timofeeff-Ressovsky über die genetischen Grundlagen der Artbildung aus der zweiten Hälfte der dreißiger Jahre. Mayrs zuerst 1940 vorgelegte Definition der Art besagt, daß Arten Gruppen von sich – tatsächlich oder potentiell – fruchtbar kreuzenden natürlichen Populationen (territorialen Fortpflanzungsgemeinschaften) sind, die von anderen solchen Gruppen reproduktiv isoliert sind. Damit sind Arten zugleich auch genetische Einheiten, genetisch gegeneinander abgeschlossene Systeme, während ihre Populationen (Unter- oder Teilsysteme) genetisch gegeneinander offen sind. Und drittens sind sie ökologische Einheiten: Jede Art ist in ökologische Beziehungsgefüge integriert und nimmt in ihnen einen bestimmten Platz ein, hält ihre ökologische Nische besetzt.

Die besondere Wirklichkeit und das Wesen der Arten besteht im Besitz eines gemeinsamen Genbestandes (Genpools oder Artgenoms). Jedes Individuum ist zeitweiliger Träger eines kleinen Teiles des Genpools seiner Art. Die Vielfalt der im Artgenom enthaltenen Gene bzw. ihrer durch Genmutationen erzeugten verschiedenen Zustandsformen (Allele) und ihre mit der Fortpflanzung verbundene Rekombination sind eine unerschöpfliche Quelle der genetischen Variabilität der Individuen, die durch weitere Mutationen noch vergrößert wird. Im Genpool wird der Effekt der verschiedenen Evolutionsfaktoren fixiert, die die Art im Laufe der Zeit ständig kausal und konditional beeinflussen. Sie wirken sich auf den Genbestand aus.

Die in ihm enthaltene, in den Basenfolgen der DNS gespeicherte [95] Erbinformation ist innewohnende Vergangenheit, widerspiegelt die stammesgeschichtlichen Erfolge der Art (und ihrer Vorfahrenarten), ihre erfolgreichen Antworten auf die Herausforderungen der sich wandelnden Umwelt. Aus dieser ihr innewohnenden Vergangenheit heraus reagiert die Art auf die Veränderungen der Umwelt. Die natürliche Auslese ist es, die das Artgenom in diesem Prozeß ständig an die Umwelt der Art anpaßt (adaptiert) und seine Gene aufeinander abstimmt (koadaptiert).

Auf diese Weise ist der Genpool ein integriertes, balanciertes System von Erbanlagen, deren Rekombination und Zusammenwirken als genetisches Programm der Individualentwicklung zum allergrößten Teil für die Umwelt der Art lebensfähige Individuen ermöglichen. Was die Arten voneinander reproduktiv isoliert, kann verschiedenen Charakters sein, reicht von unterschiedlichen Lebensstätten und Lebensweisen oder Verhaltensunterschieden bis zu Unterschieden des Fortpflanzungs- und Vererbungsmechanismus. Reproduktive Isolation kann dadurch zum Ausdruck kommen, daß keine oder nur unfruchtbare Artbastarde entstehen können, doch ist diese keine notwendige Bedingung. Viele andere artspezifische Eigenschaften und Prozesse, gewöhnlich sind es mehrere, können ebenfalls als Evolutionsfaktor Isolation in Erscheinung treten und einen Genfluß zwischen ihnen verhindern. Reproduktive Isoliertheit ist eine unabdingbare Eigenschaft der Arten, aber nicht notwendig ihrer Individuen. Die Frage nach der Entstehung der Arten wird damit zur Frage nach der Entstehung der reproduktiven Isolation.

„Genetischer Wandel im Artrahmen und Artspaltung (Speziation) sind Grundprozesse der Evolution. Der Unterschied zwischen beiden liegt nicht im Ausmaß der Veränderungen. Besonders in Schullehrbüchern begegnet man noch immer der falschen Gedankenführung, daß im Artrahmen mehr oder minder geringfügige Wandlungen ablaufen, die über hinlänglich lange Zeiträume einen Summierungeffekt ergeben, der schließlich ‚sogar‘ Artrang erreichen kann. Die Speziation ist keine Steigerung des Wandels im Artrahmen. Innerhalb des Artrahmens (infraspezifisch) können sich sehr erhebliche räumliche und zeitliche Wandlungen vollziehen, und das Wesentliche an der Speziation ist nicht das Ausmaß des morphologischen (ökologischen oder physiologischen) Wandels, der möglicherweise in ihrem Gefolge auftritt, sondern die Herausbildung der reproduktiven Isolation, die den vormals zwischen Populationen einer Art bestehenden genetischen Austausch beendet. Jede Theorie der Speziation hat im Kern die Frage nach der Entstehung der Isolation zu beantworten“⁹⁰, stellt Senglaub fest.

An der vorderen Prozeßfront der Evolution, bei den gegenwärtigen Arten, lassen sich vielfältige mikroevolutionäre Vorgänge des Artwandels sowie Weisen und Stadien der Artbildung erkennen. Das heute zentrale und viel diskutierte Problem für die biologische Theorie der Art besteht darin, die verschiedenen Weisen der Speziation zu ermitteln und zu untersuchen, was dabei genetisch passiert und wie reproduktive Isolation entsteht. Die häufigste der verschiedenen Speziationsweisen ist bei Tieren und Pflanzen die geographische Artbildung, bei den Pflanzen ist auch die Artbildung durch Polyploidisierung nicht selten.

Die geographische Artbildung hat zur Vorbedingung, daß sich die Stammart [96] über ein weites Areal (Verbreitungsgebiet) ausdehnt – ein Vorgang, der auch in den letzten 150 bis 100 Jahren bei einer ganzen Reihe von Arten, nicht zuletzt in Europa, ausgiebig zu verfolgen ist. Denken wir nur, um einige der Fälle zu nennen, an die Ausbreitung der Türkentaube, der Bisamratte, des Marderhundes, der Hexenbesenblattlaus, des Kartoffelkäfers oder der Wollhandkrabbe. Der Mensch wirkte nur z. T. bewußt oder unabsichtlich dabei mit. Kann sich die Art in einem solchen großen Areal erhalten und treten in Teilen des Areals unterschiedliche Selektionsbedingungen auf, differenziert sie sich allmählich durch einige Gene (lokale Adap-

⁹⁰ K. Senglaub: Zur Theorie der Speziation, in: Säugetierkundliche Mitteilungen, Heft 3 (1979), S. 3.

tionen des Artgenoms) und äußerliche Merkmale in unterscheidbare geographische Unterarten (geographische Rassen), wird aus einer monotypischen eine polytypische Art. Ein instruktives Beispiel dafür ist der Rassenkreis der Kohlmeise (*Parus major*), in dem man etwa dreißig Unterarten unterscheiden kann. Sie kommt in Europa und Asien bis zum Amur und im Süden von Marokko über Südasien bis Ostasien vor. Die eurasischen grünrückigen und gelbbäuchigen Formen gehen im Iran allmählich in die graurückigen und weißbäuchigen Formen Südostasiens über, die ihrerseits in China in eine schwächer grünrückige, weißbäuchige ostasiatische Subspecies übergehen. Während im Iran und in Südostasien in Überschneidungsgebieten Mischformen vorkommen, lebt die ostasiatische Species im Amurgebiet neben der wahrscheinlich später vom Westen her eingewanderten eurasischen Form. Manche Autoren schreiben, daß sich beide Formen dort nicht kreuzen, nach anderen sind Bastarde selten. Bei den Vögeln kennt man an die dreißig solcher Rassenkreise.

Zwischen geographischen Rassen kann der Genaustausch mehr oder weniger eingeschränkt sein, ist aber nicht unterbrochen. Zur Divergenz der Formen tendierendem territorial verschiedenen Selektionsdruck wirkt die Rekombination entgegen. Die Lage ändert sich aber, wenn geographische Barrieren Subspecies voneinander trennen, den Genfluß zwischen ihnen unterbrechen. Dann können aus Unterarten neue Arten werden, können die besonderen Selektionsbedingungen und die aus ihnen resultierenden genetischen Unterschiede zur Speziation führen. Anfangs ist der Vorgang noch reversibel. Er wird unumkehrbar, die separierten Unterarten werden zu Arten, wenn die primär umweltbezogene genetische Divergenz quasi als Nebeneffekt auch zur reproduktiven Isolation führt. Diesen Vorgang hat z. B. die letzte Eiszeit in Mitteleuropa vielfach bewirkt. Das von Norden vordringende Binneneis und die Vergrößerung der Alpengletscher mitsamt dem Kaltsteppengebiet des Eisvorlandes drängten die in Mitteleuropa lebenden Pflanzen und Tiere so weit auf der einen Seite nach Westen und Südwesten und auf der anderen Seite nach Osten ab, daß die Verbreitungsgebiete der einzelnen Arten in Mitteleuropa unterbrochen wurden.

Als die Barriere wieder verschwunden war, breiteten sich die getrennten Formen von beiden Seiten her wieder in Mitteleuropa aus. So kamen vom Osten Nebelkrähe und Sprosser, vom Westen Rabenkrähe und Nachtigall. Währenddessen zogen sich mit dem Rückgang des Eises Arten, die in der Kaltsteppe verbreitet waren, in separierte Gebiete, vor allem ins Gebirge, zurück. Die Gemsen z. B. hatten während der Eiszeit in der Kaltsteppe ein zusammenhängendes Areal, heute [97] leben sie als durch geographische Barrieren getrennte Subspecies in den Pyrenäen, den Alpen, den Karpaten und im Kaukasus.

Nachtigall und Sprosser aber trafen als „junge Arten“, als Tochterarten einer Stammart aufeinander. In einem breiten Streifen, der sich von Mecklenburg über Polen und die Westukraine bis Rumänien hinzieht, kommen sie nebeneinander vor. Sie ähneln einander so sehr, daß sie als Zwillingsarten erscheinen. Mischlinge wurden noch niemals entdeckt. Wo beide Arten nebeneinander vorkommen, bevorzugen sie unterschiedliche Lebensstätten (Biotope): der Sprosser feuchte Auen, auch Erlenbrüche und Sumpfdickichte, die Nachtigall trockenere Plätze; sie kommt auch in Parks und Gärten vor.

Über Nebelkrähe und Rabenkrähe berichtet der Zoologe Gottfried Mauersberger: „Wer westlich einer Linie wohnt, die sich von Schleswig die Elbe entlang über Wien zum südöstlichen Alpenrand zieht, bekommt schwarze Krähen zu sehen, die weniger glänzen als die Saatkrähe und einen befiederten Schnabelgrund haben; sie werden Rabenkrähe (*Corvus corone corone*) genannt. Im Osten davon wohnen Krähen, in Gestalt und Stimme jenen völlig gleich, die mit ihrem grauen Rumpf ein ganz anderes Bild bieten und als Nebelkrähen (*Corvus corone cornix*) bezeichnet werden. Beide Formen pflegt man als Aaskrähe (*Corvus corone*) in einer Art zu vereinigen; in Wirklichkeit spielt sich hier ein Fall von Artbildung vor unseren Augen ab.

Dort, wo Rabenkrähen und Nebelkrähen aufeinandertreffen, kommen viele gemischte Paare zusammen und zeugen grauflleckige Nachkommen, die man Raketkrähen nennt. Daß es sich hier um einen Grenzfall zwischen Art und Unterart handelt, zeigt sich deutlich darin, daß sich die Krähen einerseits ungehemmt miteinander kreuzen, während sich der Mischgürtel andererseits nicht ausweitet; offenbar sind die Raketkrähen gegenüber den reinblütigen Eltern benachteiligt. Das Bild wird noch verwickelter dadurch, daß jenseits einer vom Nordiran durch Mittelasien den Jenissei entlanglaufenden Linie wieder schwarze, etwas größere Aaskrähen (*Corvus corone orientalis*) leben; auch an dieser Grenze vermischen sich die beiden Farbformen. Im Norden reicht das Brutgebiet der Überart (Superspecies) Aaskrähe bis zum Nordkap und zum Anadyr-Fluß, im Süden bis Gibraltar, zum untersten Nil und Japan.“⁹¹

Der Verlauf der geographischen Speziation wird aufgrund der vergleichenden Analyse verschiedener Arten theoretisch erfaßt (Abb. 23), deren gegebener Zustand Stadien dieser Form der Artbildung repräsentiert, ähnlich wie die Merkmalsphylogenetik die Evolution von Merkmalen und Organen modelliert. Die Artbildung durch Polyploidisierung wurde auch experimentell reproduziert und sogar zur experimentellen, künstlichen Schaffung neuer Arten genutzt. Wer heute noch behauptet, kein Naturwissenschaftler habe beobachtet, wie eine Art aus einer anderen Art entsteht, und deshalb sei die ganze Abstammungslehre nur eine Hypothese, gibt damit bloß seine Ignoranz kund. Die Speziation durch Polyploidisierung geht von bestimmten Genommutationen aus, durch die der Chromosomensatz vervielfacht (polyploid) wird, der sich bei den Individuen der Ausgangsformen normalerweise in den Keimzellen einmal (haploid = n Chromosomen) und in den Körperzellen zweimal (diploid = $2n$ Chromosomen) befindet. [98] Speziation ermöglichende Polyploidie tritt in zwei Varianten auf: als Autopolyploidie, d. h. Polyploidie bezüglich des normalen Chromosomensatzes einer Art, und Allopolyploidie, d. h. Polyploidie bei Nachkommen von Artbastarden mit Chromosomensätzen aus beiden Arten.

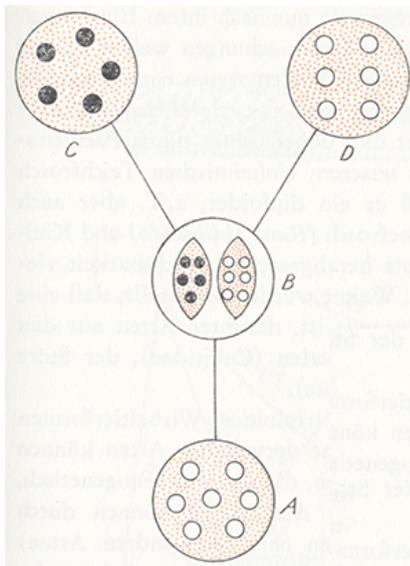


Abb. 23: Schema des Artbildungsprozesses als Ergebnis der infraspezifischen Evolution auf dem Wege der Isolation von Unterarten. A = monotypische Stammart (kleine Kreise = Populationen); B = polytypische Stammart (Ovale = Unterarten), die sich durch infraspezifische Evolution herausgebildet hat; C und D = monotypische Tochterarten, die sich im Zusammenhang mit der Isolation gebildet haben. [Abb. 23 auf S. 99 in diesem Buch]

Polyploidie-Mutanten sind noch keine wirklichen neuen Arten, sie haben die Möglichkeit, solche zu werden. „Obgleich Polyploidie als ein Mechanismus der abrupten Artenbildung anzusehen ist, liegt ihre Bedeutung nicht bei der bloßen Chromosomenverdoppelung, sondern bei dem evolutionistischen Erfolg der Polyploiden; nur wenn sie in der Lage sind, eine geeignete ökologische Nische zu finden und sich dort als differenzierte Populationen zu etablieren, werden sie sich als von ihren Eltern getrennte Arten manifestieren können“, betont der Botaniker V. H. Heywood.⁹² Für die reproduktive Isolation als wesentliche Komponente der Artbildung ist be-

⁹¹ Urania Tierreich, Bd. 5 (Vögel). Leipzig – Jena – Berlin 1969, S. 369.

⁹² V. H. Heywood: Taxonomie der Pflanzen. Jena 1971, S. 98.

deutsam, daß aus der Kreuzung polyploider Individuen mit den Ausgangsformen Nachkommen hervorgehen, die nicht oder kaum fruchtbar sind. Dagegen vermag z. B. auch eine einzelne polyploide Pflanze durch Selbstbefruchtung rasch eine ganze Population hervorzubringen. Weiter ist wichtig, daß das polyploide Genom ein großes Potential für die Entstehung neuer genetischer Mannigfaltigkeit, für die Speicherung neuer genetischer Information durch Genmutationen und Chromosomenumbauten seiner mehrfach vorhandenen Gene und Chromosomen besitzt.

Speziation auf der Grundlage von Autopolyploidie zeichnet sich in zahlreichen Gattungen der bedecktsamigen Pflanzen und der Farne ab. So gibt es z. B. Rosenarten mit $n = 7, 14, 21$ und 28 Chromosomen. Über Allopolyploidisierung entstand u. a. eine Reihe von Kulturpflanzenarten, so die Hauspflaume (*Prunus domestica*, $n = 24$) aus einer Kreuzung zwischen Schlehe (*Prunus spinosa*, $n = 16$) und Kirschlorbeer (*Prunus cerasijera vardinvaricata*, $n = 8$), der Raps (*Brassica napus*, $n = 19$) aus einer Kreuzung von Kohl (*Brassica oleracea*, $n = 9$) und Rüben (*Brassica campestris*, $n = 10$). Mehrmals hat Allopolyploidie in der Stammesgeschichte des Kulturweizens eine Rolle gespielt.

Seit dem Ende der zwanziger Jahre wurden mehrfach allopolyploide Pflanzenarten experimentell erzeugt. Der Genetiker G. D. Karpetschenko gewann 1928 erstmals eine in der Natur nicht vorkommende neue Art (genauer: potentielle neue Art und zugleich Gattung), den allopolyploiden Gattungsbastard *Raphanobrassica*. Aus der Kreuzung von Rettich (*Raphanus sativus*, $n = 9$) und Kohl (*Brassica oleracea*, $n = 9$) bekam er zunächst diploide Kohl-Rettich-Bastarde, als deren Nachkommen einige tetraploide Pflanzen ($n = 18$, also 36 Chromosomen in den somatischen Zellen) auftraten. Sie waren miteinander fruchtbar, vererbten ihre Merkmale konstant weiter und brachten mit den Ausgangsformen keine fruchtbaren Nachkommen hervor.

Wirtschaftlich gesehen ist *Raphanobrassica* bedeutungslos, vereinigt sie doch die Wurzelbildung des Kohls mit der Blattbildung des Rettichs. Auf die prinzipielle Bedeutung von Karpetschenkos Experiment weist Dobzhansky hin: „Einige letzte Gegner des Evolutionsgedankens klammern sich noch an die sinnlose Hoffnung, daß alle Veränderungen, die bei Organismen im Experiment beobachtet [99] wurden, Veränderungen innerhalb einer Art seien. Eine *Drosophila*-Mutante ist in der Tat immer noch eine Fliege und gehört zur gleichen Art wie ihre Vorfahren. Ein Vollblutpferd bleibt ein Pferd. *Raphanobrassica* dagegen ist ganz eindeutig weder ein Kohl noch ein Rettich; sie ist ein neuer, bislang unbekannter Organismus, nämlich *Raphanobrassica*.“⁹³

Mit der gleichen Methode wie Karpetschenko konnte der Genetiker Arne Müntzing 1930 als erster eine in der Natur vorkommende allopolyploide Pflanzenart resynthetisieren, den Gemeinen Hohlzahn (*Galeopsis tetrahit*). Ausgangsformen waren die Hohlzahnarten *Galeopsis speciosa* und *Galeopsis pubescens*. Die synthetische Art *tetrahit* kann mit der natürlichen *tetrahit* gekreuzt werden und ergibt voll fruchtbare Nachkommen, dagegen sind weder die synthetische noch die natürliche *tetrahit* mit *pubescens* oder *speciosa* kreuzbar.

Bei der Entstehung neuer Tierarten spielt Polyploidisierung offenbar eine weit geringere Rolle als in der transspezifischen Evolution der Pflanzen, ist aber nicht ganz so selten, wie man bis vor kurzem dachte. Polyploide Formen bei Tieren sind verbunden mit Zweigeschlechtigkeit der Individuen, so bei einigen Strudelwurm- und Regenwurmartarten, mit Fortpflanzungsweisen, bei denen die Nachkommen nur mütterliches Erbgut besitzen (Parthenogenese, Gynogenese oder Hybridogenese), so bei triploiden Fischen, Froschlurchen und Eidechsen, und mit zweieltriggeschlechtlicher Fortpflanzung, so bei tetraploiden Insekten-, Fisch- und Froschlurcharten.

Triploide Fischarten sind aus den beiden amerikanischen Gattungen *Poecilia* und *Poeciliopsis* bekannt. Die Art *Poecilia formosa* z. B. besteht aus triploiden Weibchen. Sie werden von

⁹³ Th. Dobzhansky: Die Entwicklung zum Menschen. Hamburg und (West-)Berlin 1958, S. 215.

Männchen der beiden Arten *Poecilia sphenops* und *Poecilia latipinna* begattet und pflanzen sich gynogenetisch fort, d. h., die Samen-[100]zellen befruchten die Eizellen nicht, sondern regen sie nur nach ihrem Eindringen in das Plasma zur Entwicklung an. Vergleichende Untersuchungen weisen darauf hin, daß *Poecilia formosa* als Bastard zwischen den beiden Arten entstanden ist, deren Männchen sie begattet. Bekannt sind auch einige aus triploiden Weibchen bestehende Eidechsenarten, die sich unbegattet und unbefruchtet durch Parthenogenese (Jungfernzeugung) reproduzieren. Bei unserem einheimischen Teichfrosch (*Rana esculenta*) hat sich herausgestellt, daß er ein diploider, z. T. aber auch triploider Bastard aus Kreuzungen zwischen Seefrosch (*Rana ridibunda*) und Kleinem Wasserfrosch (*Rana lessonae*) ist, der trotz herabgesetzter Fruchtbarkeit vielerorts selbständige Populationen gebildet hat. Weiter wurde festgestellt, daß eine ganze Reihe von Fischarten tetraploiden Ursprungs ist, darunter Arten aus den Familien der Karpfenfische (Cyprinidae), der Schmerlen (Cobitidae), der Störe (Acipenseridae) und alle Arten der Lachse (Salmonidae).

Als ein allgemeiner Mechanismus der Bildung triploider Wirbeltierformen zeichnet sich ab (Abb. 24): Durch Bastardierung nahe verwandter Arten können diploide eingeschlechtliche

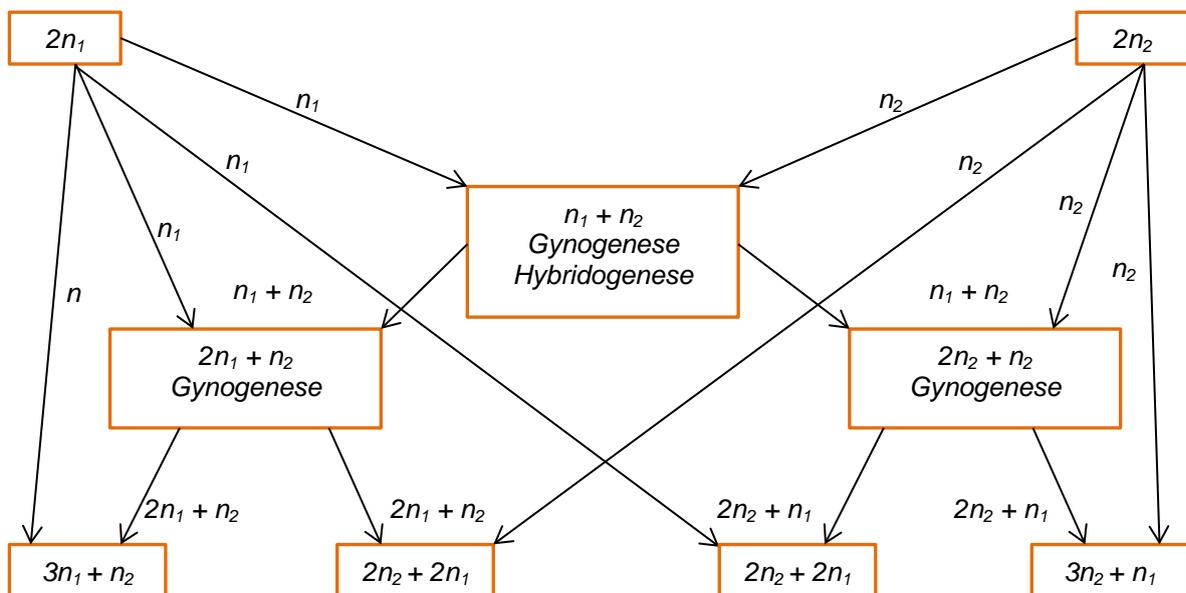
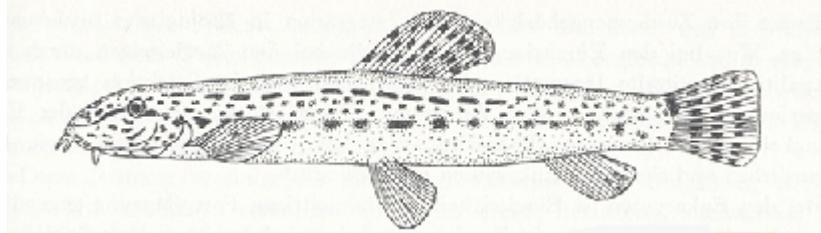


Abb. 24: Schema der Entstehung polyploider Wirbeltierformen. Etappen, die zur Triploidie führen, sind nachgewiesen ($2n_1 + n_2$; $2n_2 + n_1$, wobei $2n_1$ und $2n_2$ die diploiden Chromosomensätze zweier nahe verwandter Ausgangsarten sind). Die Etappe der Bildung von Tetraploiden ($3n_1 + n_2$; $2n_1 + 2n_2$; $3n_2 + n_1$) ist hypothetisch. [Abb. 24 auf S. 101 des Buches]

(weibliche) Klone entstehen, die sich parthenogenetisch, gynogenetisch oder hybridogenetisch reproduzieren. Aus diesen können durch Kreuzung mit den Ausgangsarten (oder auch dritten nahe verwandten Arten) triploide, ebenfalls eingeschlechtliche (weibliche) Klone mit gynogenetischer oder parthenogenetischer Fortpflanzung hervorgehen. Diese Prozesse sind nachgewiesen. Weiter wird angenommen, daß tetraploide Formen, die sich zweieltriggeschlechtlich fortpflanzen, aus der mehrfachen, wiederholten Kreuzung von Individuen

triploider Klone mit Individuen nahe verwandter zweieltrig-geschlechtlicher diploider Arten entstehen. Dabei erscheint als Problem, daß die vermutlich sehr geringe Anzahl primär entstehender tetraploider Individuen sich mit sehr viel größerer Wahrscheinlichkeit mit den Ausgangsformen paart als untereinander. Ein plausibler Lösungsvorschlag für dieses Problem besteht in der Annahme, daß sich zunächst Komplexe diploider, triploider und tetraploider Individuen bilden. In ihnen wächst die Zahl tetraploider Individuen, bis sie dafür ausreicht, daß sich eine selbständige Population bildet.

Die skizzierte theoretische Vorstellung basiert wesentlich auf den Ideen und Experimenten des Genetikers B. L. Astaurov. Ein aufsehenerregendes Ergebnis seiner Forschungen war die erste im Laboratorium synthetisierte (potentielle) Tierart, eine tetraploide Seidenspinnerart. Ausgangsformen dafür waren der domestizierte Maulbeerseidenspinner (*Bombyx mori*, $n = 28$) und seine wildlebende Stammform bzw. Schwesterart (*Bombyx mori mandarina* oder *B. mandarina*). Die aus ihnen erzeugte tetraploide Form ($n = 112$) pflanzt sich zweieltrig-sexuell fort, während Kreuzungen mit den Ausgangsformen triploide Nachkommen ergeben, die unfruchtbar sind (reproduktive Isolation). Entscheidend für die Manipulation der Chromosomensätze war der Einsatz eingeschlechtlicher (weiblicher) diploider und verschiedenen polyploider Klone, die durch künstliche Parthenogenese erzeugt und deren Weibchen in verschiedenen Etappen des Experiments mit normalen Männchen gekreuzt wurden.

Mit den erwähnten triploiden Fisch- und Eidechsenarten, die nur aus Weibchen [101] bestehen und sich gynogenetisch oder parthenogenetisch fortpflanzen, ergibt sich ein Problem: Sie werden als Arten bezeichnet und als solche in das Klassifikationssystem der Organismen eingeordnet, sind aber keine Arten im Sinne der biologischen Artkonzeption. Deren Artdefinition schließt nicht nur diese, sondern alle eineltrigen Organismen aus, alle, die sich selbstbefruchtend, parthenogenetisch, gynogenetisch, pseudogam oder vegetativ fortpflanzen. Auf Formen, bei denen eineltrige und zweieltrige Fortpflanzung regelmäßig wechseln oder zweieltrige Fortpflanzung hinreichend häufig neben eineltriger vorkommt, ist die Definition natürlich anwendbar. Angesichts durchgängiger Eineltrigkeit aber sind zwei Fragen zu beantworten: 1. Wie wird unter Voraussetzung der auf Zweieltrigkeit bezogenen biologischen Artkonzeption die Klassifikation der Eineltrigen gehandhabt? 2. Kann die Systemauffassung der Art so weiterentwickelt werden, daß die Eineltrigen mit erfaßt werden, ohne daß die Errungenschaften der biologischen Artkonzeption preisgegeben werden?

Morphologische Ähnlichkeit der Individuen ist bei Gruppen sich eineltrig fortpflanzender Organismen wie bei Arten zweieltriger Organismen gegeben und [102] indiziert ihre Zusammengehörigkeit und Integration in ökologische Beziehungsgefüge. Was bei den Eineltrigen fehlt, ist die bei den Zweieltrigen durch die Sexualität vermittelte Integration der Gene zum von der Selektion geformten, integrierten und ausbalancierten Artgenom. Weiter ist die Bedeutung der Eineltrigkeit bei Prokaryoten (Bakterien, Blaualgen) und Eukaryoten sowie bei pflanzlichen und tierischen Eukaryoten unterschiedlich.

Bei den Eukaryoten ist Eineltrigkeit der zweieltrigen Fortpflanzung gegenüber eine sekundäre Erscheinung, ist Zweieltrigkeit das phylogenetisch Ursprünglichere, d. h., die heutigen Eineltrigen haben zweieltrige stammesgeschichtliche Vorfahren. Deshalb kann die Systematik davon ausgehen, daß – wie Hennig formuliert – „das Fehlen der Getrenntgeschlechtlichkeit einen abgeleiteten Ausnahmezustand darstellt, und daß diejenigen phylogenetischen Verwandtschaftsgruppen, in denen die Getrenntgeschlechtlichkeit fehlt, immer nur Teilgruppen von verschiedener Rangordnungsstufe innerhalb von Gruppen übergeordneter Rangstufe bilden, in denen die Getrenntgeschlechtlichkeit, abgesehen von eben dieser Teilgruppe, die Regel ist“.⁹⁴

⁹⁴ W. Hennig: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik, a. a. O., S. 58.

Bei diesem Vorgehen entstehen – durch die einheitliche taxonomische Bezeichnungsweise verdeckt – der Klassifikation der Zweieltrigen analoge Einteilungen anderen Inhalts. Sie beziehen sich auf Bündel paralleler und genetisch voneinander getrennter Ketten von Klonen oder reinen Linien. Diese sind umgrenzt durch Arten und Artengruppen im Sinne der biologischen Artkonzeption, mit denen sie als stammesgeschichtlich ableitbare Sekundärercheinungen verbunden sind. Was die Prokaryoten angeht, so lassen sie sich bekanntlich nicht von zweieltrigen Eukaryoten ableiten, vielmehr ist das Umgekehrte die Aufgabe. Die Aufklärung ihrer Phylogenese berührt die Entstehung des Lebens. Im Zusammenhang damit ist ihre phylogenetische Klassifikation eine Aufgabe der Zukunft. Ob die bei ihnen erfolgende genetische Rekombination durch parasexuelle Prozesse etwas den Arten zweieltriger Eukaryoten Vergleichbares konstituiert und wie der stammesgeschichtliche Zusammenhang zwischen prokaryotischer Parasexualität und eukaryotischer Sexualität ist, sind offene Fragen.

Insgesamt ist der ganze Komplex der Fortpflanzungsformen nicht nur durch die praktischen Nöte der Systematiker von Interesse, sondern vor allem auch unter dem Gesichtspunkt der Evolution der Fortpflanzungs- und Vererbungssysteme. Die Formen eineltriger Fortpflanzung bei den Eukaryoten sind nicht einfach Ausnahmen von der Regel, sondern Ausdruck von Evolutionswegen und Evolutionsweisen dieser Systeme im Rahmen der allgemeinen Evolutionsgesetzlichkeit, die mit den Lebensbedingungen und der Lebensweise der betreffenden Organismengruppen wesentlich verbunden sind. Sie sind ein Ergebnis der gemeinsamen evolutionären Vergangenheit dieser Gruppen.

Auf der gemeinsamen evolutionären Vergangenheit und der ökologischen Integration beruht, daß die „Arten“ eineltriger Organismen den Arten im Sinne der biologischen Artkonzeption vergleichbare natürliche Einheiten, überorganismische materielle Systeme sind. Beide Formen überorganismischer Systeme gehören zu einem Typ materieller Systeme, die der Biophysiker A. A. Malinowski diskrete [103] oder korpuskulare Systeme nennt. Sie unterscheiden sich durch den unterschiedlichen Grad ihrer Organisiertheit. Die Arten sich sowohl eingeschlechtlich als auch zweigeschlechtlich fortpflanzender Organismen stellen einen Übergang zwischen beiden Formen überorganismischer Systeme her. Auch die prokaryotischen Organismen bilden solche diskreten oder korpuskularen Systeme.

„Diese Systeme vereinigt die gleichartige Beziehung zur Umgebung, die sie zwingt, sich ähnlich zu verhalten, auch ohne direkte Beziehung miteinander. Ein anschauliches Beispiel solcher Systeme in der nichtlebenden Natur bildet die Bewegung einzelner Sandkörnchen in einem Fluß, die zwar nicht miteinander verbunden sind, aber infolge ihrer Ähnlichkeit in Gestalt und Gewicht trotzdem am gleichen Ort abgelagert werden und mächtige Anschwemmungen in Form von Sandbänken und Landzungen bilden können“⁹⁵, schreibt Malinowski. Er zeigt, daß Systeme dieses Typs im Lebendigen weit verbreitet sind, und führt dabei auch die Arten an. In reiner Form bestehen solche Systeme aus Elementen, die praktisch nicht untereinander verbunden sind, wie dies bei eineltrigen Eukaryoten der Fall ist. Demgegenüber besitzen die Arten zweieltriger Organismen durch die Rekombination der Gene und den dadurch konstituierten Genpool einen höheren Grad der Organisiertheit.

Eineltrige „Arten“ und zweieltrige Arten sind vom gleichen Systemtyp und befinden sich auf der gleichen Strukturebene des Lebenden. Das rechtfertigt es, eine der biologischen Artkonzeption gegenüber weitere Fassung des Artbegriffs anzustreben, eine über diese Konzeption hinausgehende und sie als Möglichkeit einschließende Systemauffassung der Art. In dieser Richtung liegen die beiden von Sawadski in seinem Werk „Art und Artbildung“ (1968) herausgestellten Grundsätze der Universalität der Art und der Ungleichwertigkeit der Arten. Das

⁹⁵ A. A. Malinowski: Einige Fragen der Organisation biologischer Systeme, in: Organisation und Leitung. Berlin 1969, 8. 138 f.

Prinzip der Universalität der Art besagt, daß alle Organismen in Arten integriert sind, das Prinzip der Ungleichwertigkeit der Arten, daß es verschiedene Formen von Arten gibt, deren eine in der biologischen Artkonzeption erfaßt ist.

Sawadski charakterisiert die Art als eine der fundamentalen Existenzformen des Lebens, die ein besonderes, überindividuelles Organisationsniveau des Lebendigen repräsentiert. Als statistisch determiniertes System und Wirkungsfeld der natürlichen Auslese könne die Art sich lange Zeit selbst reproduzieren und mit unbestimmter Dauer existieren wie auch selbständig evolutionär entwickeln. Sie sei Träger und grundlegende Einheit des Evolutionsprozesses. Weiter zeigt Sawadski die der Art innewohnende dialektische Widersprüchlichkeit: Als Resultat der Evolution befindet sie sich in einem relativ stabilen Zustand, ist qualitativ bestimmt, ein Ganzes, an eine gegebene Umwelt angepaßt, stabil, von anderen Arten abgesonderte diskontinuierliche Einheit. Aber als Knotenpunkt der Evolution und ihr aktiver Träger ist sie weniger bestimmt, von zusammengesetzter Natur, veränderlich, labil, besitzt sie fließende Grenzen.

Wenn die Art zugleich universale und verschieden beschaffene Organisationsform des Lebendigen ist, muß es gemeinsame, allgemeine Merkmale aller verschiedenwertigen Arten geben. Sawadski nennt zehn solcher allgemeinen Merkmale: [104]

1. Vielheit. Die Art umschließt eine große Anzahl von Individuen, d. h., sie existiert als überindividuelles Gebilde. Die Existenz der Art als Vielheit gehört zu ihren qualitativen Kennzeichen.
2. Typ der Organisation. Die Art besitzt eine einheitliche genetische Grundlage. Die genotypische Einheit der Art zeigt sich in der Spezifik des Systems DNS –RNS – Eiweiß, in der Ähnlichkeit des Typs der Stoffwechselreaktionen, der morphologischen Prozesse, des inneren Baues und der äußeren Gestalt der Individuen, aber auch in der Ähnlichkeit der innerartigen Beziehungen in den Populationen. Die Art ist ein relativ homogenes (isomorphes) Gebilde. Ihr Organisationstyp gibt ihr die Qualität einer besonderen Einheit.
3. Reproduktion. Die Art ist ein sich in der Natur selbständig reproduzierendes Gebilde, das fähig ist, im Prozeß der Vermehrung und Generationenfolge der Individuen seine qualitative Bestimmtheit zu erhalten.
4. Diskontinuität (Diskretheit). Die Art ist etwas Einzelnes, das als mehr oder weniger abgesondertes (isoliertes) Gebilde existiert und sich entwickelt.
5. Ökologische Bestimmtheit. Die Art ist an Existenzbedingungen angepaßt und um sie konkurrenzfähig. Sie besitzt einen bestimmten besonderen Platz in ökologischen Systemen und tritt als besonderes Glied im Umlauf der Stoffe und in den Wechselbeziehungen des Lebendigen untereinander in Erscheinung.
6. Geographische Bestimmtheit. Die Art besiedelt in der Natur ein bestimmtes Territorium. Das Areal ist in der Regel ein obligatorischer Zug, der zum Charakter der Art gehört.
7. Mannigfaltigkeit der Formen. Die Art ist in sich differenziert und besitzt eine innere Struktur. Sie schließt viele gleichartige Formen ein und tritt als System in Erscheinung, dessen spezifische grundlegende Einheit die lokale Population (System von Klonen oder reinen Linien oder aber eine zweieltrige Fortpflanzungsgemeinschaft) ist.
8. Historizität. Die Art ist ein zu evolutionärer Entwicklung fähiges System. Die Historizität der Art äußert sich in ihrer zeitlichen Existenz als besonderer phylogenetischer Zweig (Art in der Zeit oder Phratie).
9. Widerstandsfähigkeit. Die Art besitzt keine vorgegebene, endogen bestimmte Existenzdauer in der Natur. Ihre Fähigkeit, sich im Verlaufe eines gewissen geologischen Zeitraumes ihre qualitative Bestimmtheit zu erhalten, ist ein spezifischer Zug der Art.
10. Ganzheit. Die Art ist eine Abstammungsgemeinschaft, die durch innere Beziehungen vereinigt ist, und nicht eine Summe von Individuen, ein additives Gebilde. Die Art ist eine überindividuelle Organisationsform der lebenden Materie.

Arten sind nach Sawadski solche und nur solche Gebilde, denen alle zehn aufgeführten Merkmale zukommen. Sie gehören zur Charakteristik jeder beliebigen Art, unabhängig von der Fortpflanzungsweise, der Organisationshöhe, der Ernährungsweise usw. Diese Konzeption der Art gibt den weitergehenden Problemen des vergleichend-systematischen Studiums der Arten als Organisationsform des Lebendigen, ihrer Typologie und Klassifikation, ihrer inneren Struktur, der Art-[105]bildung sowie der Evolution der Art als Organisationsform des Lebendigen eine breite und solide Basis und fordert solche Forschungen heraus. Primär durch sie und kaum durch die Konfrontation von Artdefinitionen ist der weitere Fortgang der Lösung des Artproblems zu erwarten. Sie läuft unmittelbar weniger auf eine neue Definition als vielmehr auf eine Theorie der Art hinaus, deren Fazit eine Definition nur sein kann.

Ontogenese und Phylogenese

Die Ebene der Populationen und Arten (Gruppen von Populationen) ist das primäre Geschehensfeld der Evolution, die sich hier als infraspezifische Evolution (Mikroevolution) und transspezifische Evolution (Makroevolution) vollzieht. Sie schließt die Evolution auf den darunterliegenden Ebenen des Lebenden, auf der Ebene der Organismen und des innerorganismischen Strukturniveaus bis hin zur molekularen Ebene ein. Auf der Ebene der Organismen manifestiert sich die Evolution im individuellen Genbestand, in dem Genotypus, der Lebewesen und deren aus der Wechselwirkung von Genen und Umwelt resultierendem Erscheinungsbild, in der Gesamtheit ihrer Eigenschaften, in denen sich ihre Gene manifestieren, ihrem Phänotypus. Der Phänotypus ist nichts Statisches; unter zeitlichem Aspekt bietet [108]* er sich als Individualentwicklung des Organismus dar, die seine Daseinsweise ist. Die Organismen existieren als sich bewegende, verändernde und entwickelnde Organismen. Die Entwicklung des Einzelwesens aber ist ein Teil, ein Abschnitt eines ganzheitlichen, übergreifenden Entwicklungszyklus: der Ontogenese.

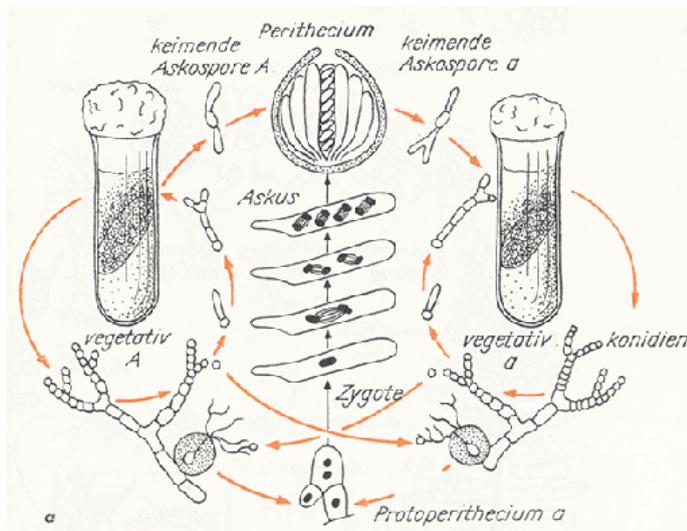
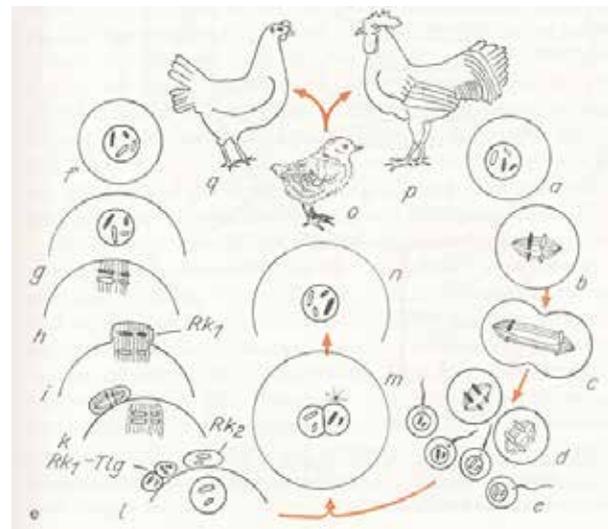
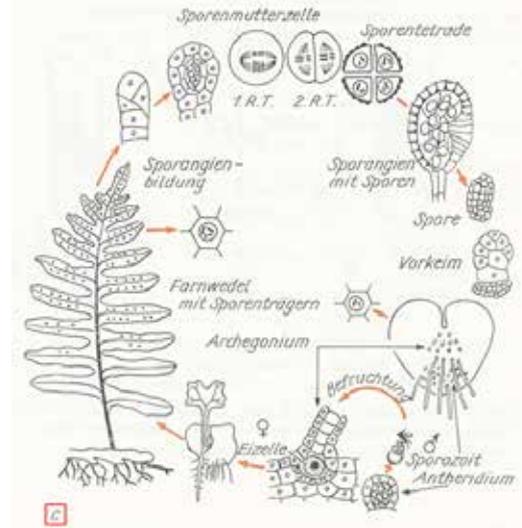


Abb. 25: Ontogenetische Zyklen (Vermehrungskreisläufe, s. auch S. 106/107): **a** Brotschimmel (*Neurospora crassa*), **b** Laubmoos, **c** Farn, **d** bedecktsamige Pflanze (Mais), **e** Wirbeltier (Haus-huhn). Die Chromosomenzahlen sind stark verringert wiedergegeben.

Die Ontogenese ist ein Zyklus, ein Kreislauf auf der organismischen Ebene des Lebenden, der aus den Zusammenhängen von Sexualität (Reduktion der Chromosomenzahl durch Meiose und Befruchtung) und Fortpflanzung resultiert. Er wird durch den Kernphasenwechsel in aufeinanderfolgenden Zellgenerationen konstituiert und besteht aus der Haplophase (Zellen mit haploidem Chromosomensatz aus n Chromosomen) und Diplophase (Zellen mit diploidem Chromosomensatz aus $2n$ Chromosomen). Durch die Reduktionsteilung (Miose) erfolgt der Über-[109]gang von der Haplophase zur Diplophase. In der Mannigfaltigkeit der Arten tritt der Kernphasenwechsel in unterschiedlicher Weise auf (Abb. 25), so mit nach der

* Auf den Seiten 105 sowie 106 und 107 befinden sich die Abbildungen 25a bis 25e.

Befruchtung stattfindender, zygotischer Reduktion des diploiden zum haploiden Chromosomensatz (z. B. bei Schimmelpilzen), mit bei der Bildung der Keimzellen (Gameten) stattfindender, gametischer Reduktion (z. B. bei Kieselalgen, Blausaugen sowie den meisten höheren Organismen) und als mit Generationswechsel verbundener Kernphasenwechsel (z. B. bei Laubmoosen und Farnen).



Der Ontogenesezyklus ist ein raum-zeitliches Ganzes, dessen Teile die in ihn integrierten Individuen sind, genauer: die Zyklen der Individualentwicklung, die zeitlich aufeinanderfolgen. In der Aufeinanderfolge der Individuen öffnet sich der Kreislauf des Kernphasenwechsels zur Spirale. Durch die erweiterte Reproduktion, die Vermehrung, verzweigt sich die Spirale. Durch die Befruchtung bei zweieltriggeschlechtlicher Fortpflanzung vernetzen sich die sich verzweigenden Spiralen im Rahmen der Art. Sich in der Zeit vorwärtsschraubend, verwirklichen sie die Kontinuität organismischen Lebens im Wechsel der werdenden und vergehenden Individuen. Von Zelle zu Zelle und von Individuum zu Individuum erfolgt die Weitergabe der Gene, verbunden mit ihrer Rekombination bei der geschlechtlichen Fortpflanzung. Die Gesamtheit gleichzeitig existierender Individuen der Art trägt deren Genpool, der Anteil jedes Individuums liegt seiner Entwicklung zugrunde. Der Einfluß der verschiedenen allgemeinen und besonderen Evolutionsfaktoren auf den Genpool der Arten verändert ihn und führt zur Evolution der Organismen, d. h. der Individualentwicklung und Ontogenese (Abb. 26).

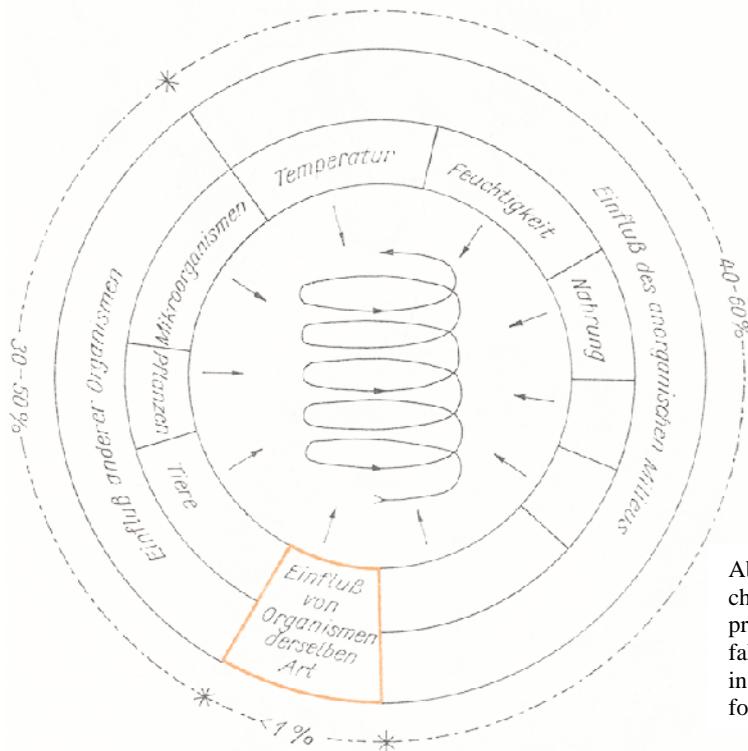


Abb. 26: Umwelteinflüsse, die die natürliche Auslese bewirken und geschätzter prozentualer Anteil verschiedener Umweltfaktoren (nach V. J. A. Novak). Die Spirale in der Mitte symbolisiert die Aufeinanderfolge ontogenetischer Zyklen.

Die Individualentwicklung der vielzelligen Organismen schließt Zellteilung und -differenzierung, Musterbildung der Zellen und Morphogenese, Wachstum, Metamorphosen und das Altern bis zum Tode, Regenerationsleistungen und die Ausbildung von Immunreaktionen ein – alles Prozesse, deren Erklärung zu den inneren und äußeren Wechselwirkungen des sich entwickelnden Organismus und im Organismus letztlich zu den Genen in der Zelle führt, mit deren Teilung seine Entwicklung beginnt. Die Fortschritte der Entwicklungsphysiologie, die Wilhelm Roux gegen Ende der achtziger Jahre des 19. Jahrhunderts begründete, verdrängten idealistisch-vitalistische wie mechanizistische Fehldeutungen der individuellen Formbildung aus der Biologie. Der vorangegangene Streit zwischen Präformisten und Epigenetikern, der besonders im 18. Jahrhundert geführt wurde, erwies sich [110] als falsches „Entweder – Oder“. Die Präformisten sahen in inniger Verbindung mit dem Schöpfungsglauben und in der Annahme der Konstanz der Arten in der Individualentwicklung lediglich eine Vergrößerung bereits in den Ei oder Samenzellen der Tiere und in den Pflanzensamen enthaltener mikroskopischer Strukturen (Abb. 27). Die Epigenetiker hielten dagegen, besondere formbildende Kräfte würden das Individuum aus einem strukturlosen Ausgangssubstrat gestalten.

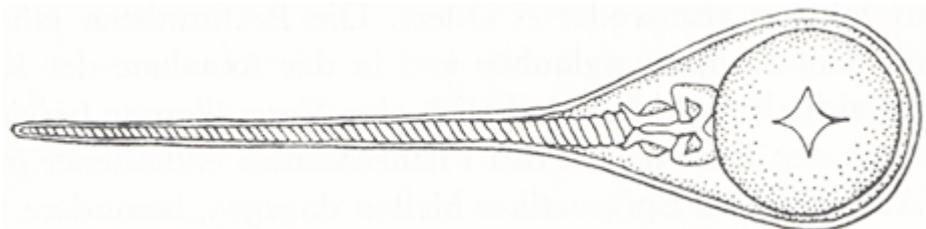


Abb. 27: Menschliches Spermatozoon in der präformistischen (animalkulistischen) Vorstellung (Darstellung aus dem Anfang des 18. Jahrhunderts). Die präformierten Tiere wurden von den Animalkulisten in den Samenzellen gesehen, während die Ovulisten wähten, sie seien in den Eizellen enthalten.

Durch Genetik und Evolutionstheorie erhielt das Problem des Verhältnisses von vorgegebenen Strukturen und Neubildungen in der Individualentwicklung prinzipiell neue theoretische Voraussetzungen. Der Begriff des Präformierten gewann durch den Begriff der genetischen Information bzw. des genetischen Programms einen qualitativ neuen Inhalt und wurde abge-

löst. Die Evolution ergab sich als ein Vorgang, in dem neue genetische Information entsteht, die Individualentwicklung als ein Vorgang, in dem genetische Information realisiert wird. Dazu gewinnt der Organismus aus seiner Wechselwirkung mit der Umwelt epigenetische Information für sich, die das genetische Programm ergänzt.

Für die Realisierung der genetischen Information ist bedeutsam, daß all die nacheinander entstehenden, vielfältig differenzierten Zellen jedes vielzelligen Organismus im Prinzip den gleichen Bestand an genetischer Information enthalten. Das bedeutet z. B., daß alle Wirbeltierzellen die genetische Information besitzen, um Insulinmoleküle zu synthetisieren, obwohl dieses Hormon nur von bestimmten Zellgruppen der Bauchspeicheldrüse gebildet wird – von Insulin, dessen Struktur bei den verschiedenen Arten homolog ist und dessen Strukturunterschiede für merkmalsphylogenetische Untersuchungen genutzt werden. Oder auch, daß sie die genetische Information für die Synthese von Sexualhormonen besitzen, die in der Hypophyse und den Keimdrüsen erzeugt werden und in einem bestimmten Entwicklungsstadium des Organismus die Geschlechtsreife (Fortpflanzungsreife) bewirken.

Daraus folgt, daß genetische Information nicht überall und zugleich, sondern an bestimmten Stellen im Organismus sowie in einer bestimmten zeitlichen Abfolge in Stoffwechselprozesse und -produkte umgesetzt wird. Das genetische Programm enthält mit dem „Bauplan“ des Organismus zugleich auch einen „Fahrplan“ seiner Verwirklichung im Selbstaufbau des lebenden Systems. In diesem Zusammenhang unterscheidet man zwischen „Strukturgenen“, von denen die Synthese der Eiweiße ausgeht, und „Regulatorgenen“, die die Strukturgene in Funktion treten lassen und ausschalten. Somit beruht die Individualentwicklung auf der verschiedenzeitigen Aktivität und dem dialektisch-widersprüchlichen Wechselspiel verschiedenzeitiger, koordinierter und sich bedingender Ein- und Ausschaltungen (Induktion und Repression von Genaktivitäten).

Mit ihrem genetischen Programm sind Individualentwicklung und Ontogenese Resultat der Evolution und vollzieht sich die weitere Evolution der Organismen als evolutionäre Veränderung der Ontogenesen (Abb. 28). Daher gibt der Vergleich von Ontogenesen bei verschiedenen Arten Aufschluß über die phylogenetische Verwandtschaft von Taxa. „Mögen zwei oder mehrere Tiergruppen im erwachsenen Zustand noch so sehr im Bau und in der Lebensweise voneinander [112]* abweichen, wir können trotzdem, wenn sie sehr ähnliche Zustände durchlaufen, sicher sein, daß sie alle von derselben Stammform abstammen und also nahe verwandt sind. Gemeinsamkeit des embryonalen Baues bedeutet deshalb gemeinsame Abstammung; andererseits ist aber Ungleichheit der embryonalen Entwicklung noch kein Beweis für verschiedene Abstammung, denn in einer von zwei Gruppen können Entwicklungszustände unterdrückt oder durch Anpassung an neue Lebensweisen so stark abgeändert worden sein, daß sie nicht mehr erkennbar sind. Selbst in Gruppen, in denen die Erwachsenen in höchstem Grade verändert sind, können wir oft die gemeinsame Abstammung am Bau der Larven erkennen“⁹⁶, schrieb Darwin dazu.

Wird hier Bezug auf Abschnitte der Individualentwicklung genommen, betrafen die „Vergleichenden Untersuchungen“ des Botanikers Wilhelm Hofmeister über „die Entwicklung höherer Cryptogamen und Gymnospermen“ (1851) die Struktur ganzer Ontogenesen. Im Vergleich des Generationswechsels bei den Gefäßpflanzen (Kormophyten) wies er die weitgehende Homologie der Fortpflanzungsorgane und -vorgänge zwischen Moosen, Farnen und Samenpflanzen nach. Wie sich im Lichte der Deszendenztheorie ergab, belegte er damit die stammesgeschichtliche Verwandtschaft zwischen Moosen, Farnen und Samenpflanzen.

* Auf der Seite 111 befindet sich die Abbildung 28.

⁹⁶ Ch. Darwin: Die Entstehung der Arten, a. a. O., S. 497.

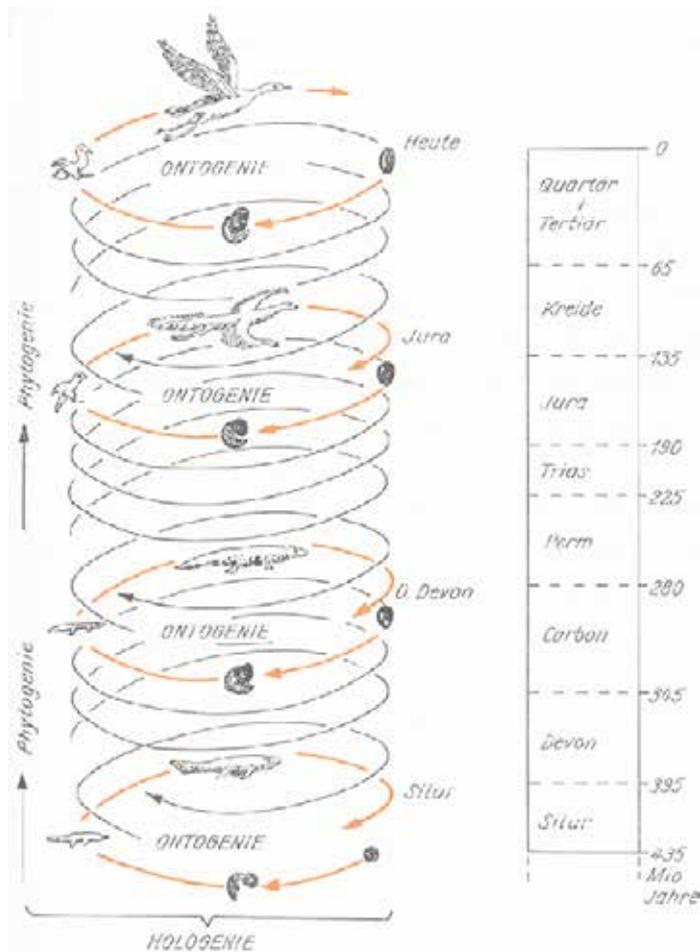


Abb. 28: Hologenese-Spirale. Der von W. Zimmermann eingeführte Begriff der Hologenese (Hologenie) bezeichnet die Einheit von Ontogenese (Ontogenie) und Phylogenese (Phylogenie), letztere recht eingengt verstanden als Aufeinanderfolge erwachsener Stadien. Die Spirale symbolisiert die Aufeinanderfolge der Ontogenesen (vgl. Abb. 26).

Die Definition der Ontogenese gibt das Bezugssystem für den Vergleich der Ontogenesen an, mit denen stammesgeschichtliche Beziehungen zwischen den Arten nachgewiesen werden. Eben dafür wurde der Ausdruck „Ontogenese“ auch von dem Zoologen Ernst Haeckel eingeführt. Seither wird er, mit Haeckel beginnend, in der biologischen Literatur zumeist gleichbedeutend mit a) Embryonalentwicklung oder b) Entwicklung des Organismus bis zum Erwachsenenstadium oder c) bis zum Tode verwendet. Bei Haeckel findet sich allerdings ebenfalls die umfassendere Definition: „Die individuelle oder *biontische Entwicklung* (Ontogenese) umfaßt die ganze Reihe der Formveränderungen, welche das physiologische *Individuum* (Bion) und der durch eines oder mehrere verschiedene Bionten repräsentierte *Zeugungskreis* (Cyclus generationis) während der gesamten Zeit seiner individuellen Entwicklung durchläuft.“⁹⁷ Doch wird bei dieser Definition das Verhältnis von Individualentwicklung und „Zeugungskreis“ nicht klar. Sie blieb für diesen auch ohne ausgeführte Konsequenz und verlor sich zudem im Übermaß jener engeren Auffassungen des Ontogenese-Begriffs, die beim Vergleichen der Ontogenesen höherer Organismen gewöhnlich auch ausreichen.

Das Erfordernis einer umfassenderen Definition resultiert vor allem aus den Phänomenen des Generationswechsels bei Tieren und Pflanzen, wo die Gleichsetzung von Ontogenese und Individualentwicklung bzw. Stadien von ihr offen läßt, wie der Vergleich der Generationen zu handhaben ist. Es ergibt sich ferner aus der Existenz der Einzeller, bei denen von Embryonalentwicklung nicht die Rede sein kann. Die Auffassung der Ontogenese als ganzheitlicher Ent-

⁹⁷ E. Haeckel: Prinzipien der Generellen Morphologie der Organismen. Berlin 1906, S. 346.

wicklungszyklus, der durch den Kernphasenwechsel konstituiert wird, gibt für die Eukaryoten das allgemeine objektive Bezugssystem Ontogenesen vergleichender Untersuchungen an.

Diese Auffassung präzisiert und verallgemeinert die Konzeption des Botanikers [113] Carl von Nägeli, der schrieb: „Die niedersten Pflanzen sind Zellen, die wieder ganz gleiche Zellen erzeugen; alle Generationen sind einander gleich, und die Kenntnis einer Generation genügt zur vollständigen Erkenntnis der Pflanze. Sowie die Zellgenerationen ungleich werden und somit ein Zellgenerationswechsel eintritt, bedarf es zu dieser Erkenntnis nunmehr der Kenntnis eines ganzen Cyclus von Generationen, nämlich der Reihenfolge von einer Zelle bis zur Wiederkehr einer ganz gleichen Zelle. Dieser Cyclus von Zellgenerationen ist das Element für die Vergleichung der Organismen und als *ontogenetische Periode* zu bezeichnen. Die ontogenetische Periode umfaßt also den Abschnitt der phylogenetischen Entwicklungsbewegung zwischen zwei je gleichen Punkten.“ Zum Begriff der ontogenetischen Periode merkt Nägeli noch an: „Ich habe diesen Begriff früher (Systemat. Übersicht der Erscheinungen im Pflanzenreich. 1855), um einen neuen Namen zu vermeiden, in weniger passender Weise als ‚Artperiode‘ bezeichnet. Die von Haeckel eingeführten Worte ‚Ontogenie‘ und ‚Phylogenie‘ drücken die für die Abstammungslehre allgemeinsten Begriffe sehr gut aus, wenn unter Ontogenie nicht die Geschichte des Individuums, sondern der sich wiederholende Cyclus, mag er aus einem oder aus vielen Individuen bestehen, verstanden wird.“⁹⁸

Die Beziehungen zwischen Ontogenese und Phylogenese befinden sich seit der Darwinschen Wende in der Biologiegeschichte im wissenschaftlichen Meinungsstreit, wobei Forschung und Diskussion vorwiegend auf das Verhältnis von Individualentwicklung in der Diplophase der Metazoen und Stammesgeschichte konzentriert sind. Zunächst wurde der Meinungsstreit aufgrund der Befunde vergleichender Embryologie, Anatomie und Physiologie geführt. Aus der Genetik und der Zuwendung der Molekularbiologie zur Individualentwicklung der Eukaryoten haben sich neue Gesichtspunkte ergeben. Dazu kommt eine wachsende Aufmerksamkeit für die Beziehungen von Individualentwicklung und Evolution in ihrer Integration in sich wandelnde ökologische und biogeographische Beziehungsgefüge, wie sich dies in der theoretischen Populationsökologie abzeichnet. Ihren Anfang nahm die auf dem Boden der Deszendenztheorie geführte Diskussion über die Beziehungen zwischen Ontogenese und Phylogenese mit der evolutionären Interpretation zweier Konzeptionen aus der Zeit vor der Darwinschen Wende, der von den Zoologen Lorenz Oken, Johann Friedrich Meckel u. a. vertretenen Rekapitulationslehre und der Lehre K. E. von Baers von der embryonalen Ähnlichkeit der Tiere gemeinsamen Bauplans.

Die Rekapitulationslehre war mit der Vorstellung von einer mit abgestufter Vollkommenheit vom Niederen zum Höheren aufsteigenden Stufenleiter der Dinge verbunden (Abb. 30). Diese bis auf Aristoteles zurückgehende Vorstellung wurde als zeitlose, unveränderliche Struktur gedacht und seit dem späten 18. Jahrhundert auch im philosophischen Entwicklungsdenken der bürgerlichen Aufklärung und romantischen Naturphilosophie als zeitliche Abfolge umgedeutet. Mineralreich, Pflanzenreich und Tierreich betrachtete man als ineinander übergehende Abschnitte dieser Stufenleiter. Die Rekapitulationslehre nun besagte, daß die Stadien der Embryonalentwicklung der Tiere, die auf der Stufenleiter weiter oben, höher stehen, die Erwachsenenstadien jener Tiere wiederholt (rekapituliert), die sich [115]^{*} unter ihnen befinden. Jedes Tier erklimmt gleichsam mit seiner Individualentwicklung die Stufenleiter, bis es auf seinem Platz angelangt ist. Die Stufenfolge der erwachsenen Individuen und die Embryonalentwicklung wurden als parallele Erscheinungen aufgefaßt. Für Agassiz ergab sich gar eine dreifache Parallelität zwischen der Stufenfolge der gegenwärtigen Tiere, ihrer Embryonalentwicklung und den erdgeschichtlich aufeinanderfolgenden Fossilien.

⁹⁸ C. v. Nägeli: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884, S. 426 f.

* Auf der Seite 114 befindet sich die Abbildung 29.



Abb. 29: Ausschnitt aus der von dem Naturforscher Charles Bonnet im 18. Jahrhundert konstruierten Stufenleiter, in der die Dinge linear und lückenlos nach dem Grade ihrer „Vollkommenheit“ angeordnet sind. Bonnet verknüpfte Schöpfungsglauben, Annahme der Artkonstanz, Präformationslehre und Stufenleiteridee zu einem umfassenden metaphysischen Lehrgebäude. Bei der naturphilosophischen Umdeutung solcher Stufenleitern in zeitliche Aufeinanderfolgen entfielen die Stufen oberhalb des Menschen gewöhnlich, d. h. Engel, Erzengel, seraphische Engel und Gott. [Bildbeschreibung auf S. 115 des Buches.]

Baer aber lehnte die Rekapitulationslehre entschieden ab und erklärte, daß kein höheres Tier in seiner Embryonalentwicklung irgendein Erwachsenenstadium wiederholt. Anstatt parallel zur Stufenleiter zu verlaufen und die Erwachsenenstadien anderer Tiere zu rekapitulieren, entferne sich die Embryonalentwicklung von ihnen. Nach Baer erscheinen in der Entwicklung aus dem Ei die allgemeinen Merkmale vor den besonderen (vgl. S. 19 f.). Aus den allgemeineren Merkmalen gehen die weniger allgemeinen, zuletzt die artspezifischen und individuellen hervor. Jedes Tier weicht während seiner Entwicklung mehr und mehr von der Form anderer Tiere ab. Die Jugendstadien in der Entwicklung eines Tieres gleichen nicht den

Erwachsenenstadien anderer, niederer Tiere, sondern den Jugendstadien dieser Tiere. Aus undifferenzierter Homogenität der Merkmale entwickelt sich das Individuum zu differenzierter Heterogenität, vom Allgemeinen (Gemeinsamen) zum Besonderen.

Im Rahmen der Abstammungslehre erfuhren die Lehre von der embryonalen Ähnlichkeit und die Rekapitulationslehre ein neues Verständnis. Während Darwin sich grundlegend auf die Baersche Konzeption stützte, arbeiteten Haeckel, Weismann u. a. die Vorstellung aus, daß die Ontogenese ihrem Wesen nach die Rekapitulation von Erwachsenenstadien phylogenetischer Ahnen sei. Diese Auffassung wurde viele Jahrzehnte lang vorherrschend und hat ihren Einfluß bis heute noch nicht verloren. In Haeckels „biogenetischem Grundgesetz“ fand sie einen konzentrierten Ausdruck, der sehr populär wurde. „Die Ontogenese ist die kurze und schnelle Rekapitulation der Phylogenese, bedingt durch die physiologischen Funktionen der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernährung)“, lautet dieses Haeckelsche „Gesetz“.⁹⁹

Diese Umdeutung der vordarwinschen Rekapitulationslehre schloß ein, daß die Mechanismen gründlich umgedacht wurden, die die Rekapitulation bewirken sollten. So erklärte Oken in seiner naturphilosophischen Entwicklungsvorstellung die vorgebliche Parallelität zwischen Stufenleiter und Individualentwicklung mit einem der Natur innewohnenden Streben vom Niederen zum Höheren. Diese einzige und universelle Entwicklungstendenz sollte sich sowohl in der als zeitliche Abfolge gedachten Stufenleiter als auch in der Entwicklung des Individuums [116] äußern. Die Kiemenspalten z. B., die beim menschlichen Embryo angelegt und beim erwachsenen Fisch ausgebildet sind, waren für Oken Ausdruck des gleichen Stadiums der universellen Entwicklung. Für Haeckel und die anderen evolutionären Rekapitulationisten aber waren die menschlichen Kiemenspaltenanlagen Merkmale eines erwachsenen Vorfahren. Sie meinten, daß im Verlaufe der Evolution im erwachsenen Zustande von den Organismen erworbene adaptive Veränderungen am Ende ihres individuellen Werdens hinzugefügt und allmählich angehäuft werden, während die Individualentwicklung gleichsam unter der Last der neuen Zusätze zusammengedrängt wird.

Die individuelle Entwicklung wiederholt also nach Ansicht der evolutionären Rekapitulationisten die stammesgeschichtliche Entwicklung nicht vollständig und getreu, weil sie durch sekundäre Zusammenziehung verwischt und verkürzt wird. Deshalb soll sie einen der vorangegangenen Stammesgeschichte gegenüber immer geraderen Weg einschlagen. Die Rekapitulation sei um so vollständiger, je länger die Reihe der nacheinander durchlaufenen Jugendzustände sei. Zudem werden sie dadurch „gefälscht“ und abgewandelt, weil sich die Lebewesen sekundär auch während ihrer Jugendstadien an neue Lebensverhältnisse anpassen. Daher sei die Wiederholung um so getreuer, je gleichartiger die Existenzbedingungen seien, unter denen sich ein Lebewesen und seine Vorfahren entwickelt haben.

Demgemäß unterschied Haeckel an der Ontogenese die Wiederholungsentwicklung (Palingenese) und die durch sekundäre Anpassung bedingte Störungsentwicklung (Coenogenese). Zur Coenogenese zählte er auch zeitliche Verschiebungen (Heterochronien) der Ausbildung von Merkmalen und Organen: die Verfrühung (Acceleration), wenn in der Embryonalentwicklung ein Merkmal oder Organ eher erscheint, sich rascher ausbildet, als es im Verhältnis zu den übrigen Merkmalen und Organen früher in der Stammesgeschichte der Fall war, und die Verspätung (Retardation), wenn in der Embryonalentwicklung ein Organ oder Merkmal später auftritt, als es den phylogenetischen Verhältnissen entspricht.

Als grundlegend wird für die Hypothese von der ontogenetischen Rekapitulation der Phylogenese also ein Mechanismus vorausgesetzt, der bewirken soll, daß die Ontogenese die Stammesgeschichte kurz und schnell wiederholt, und zwar Stadien bzw. Merkmale erwachsener

⁹⁹ E. Haeckel, a. a. O., S. 347.

Ahnen in früheren Stadien der Individualentwicklung der Nachkommen. Zwei Prozesse machen diesen Mechanismus aus: die terminale Addition neuer Entwicklungsschritte und die Kondensation, die die Individualentwicklung zusammendrängt und beschleunigt. Mit der Kondensation wurde eine bestimmte Art und Weise angenommen, wie sich der zeitliche Verlauf der Individualentwicklung verändert, so daß sich daraus Beziehungen zwischen Ontogenese und Phylogenese, Parallelen zwischen Individualentwicklung und Stammesgeschichte, ergeben (Abb. 30). Was nicht in dieses Schema paßte, wurde als störende Fälschung bewertet.

Haeckel war vor allem historischer Phylogenetiker; das „biogenetische Grundgesetz“ hatte für ihn, wie der Zoologe und Evolutionsmorphologe A. N. Sewertzow vermerkte, „hauptsächlich eine *methodologische Bedeutung* als ein Mittel, die Phylogenese der Tiere aufgrund embryologischer Beobachtungen zu rekonstruieren. [117] Darum haben für ihn eben die Palingenesen einen besonderen Wert; die Coenogenesen sind dagegen unangenehme und lästige ‚Störungen‘ und ‚Fälschungen‘.“¹⁰⁰ Die palingenetische Seite der Embryonalentwicklung aber stellte für Haeckel eine lebende Ahnengalerie dar, der er manches vorzeitliche Lebewesen entnahm, das nie irgendwo anders existiert hat als nur auf den Seiten seiner Schriften, um Stammbaumentwürfe zu vervollständigen.

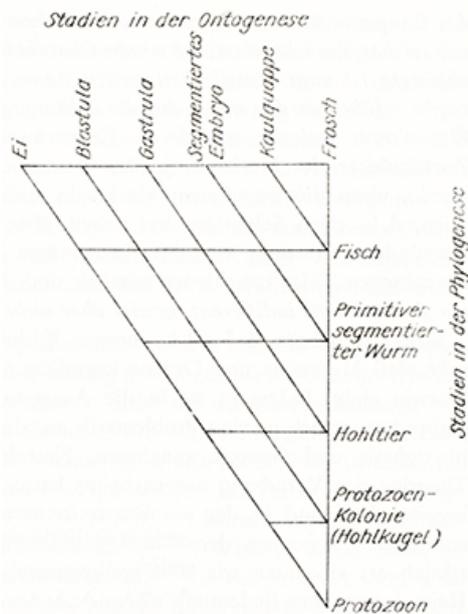


Abb. 30: Im Sinne der Rekapitulationshypothese dargestellter Zusammenhang von Ontogenese und Phylogenese (A. Dendy, 1912)

Ehe Haeckel sein „biogenetisches Grundgesetz“ aufstellte, hatte der Zoologe Fritz Müller erklärt: „Die Nachkommen gelangen... zu einem neuen Ziele, entweder indem sie schon auf dem Wege zur elterlichen Form früher oder später abirren oder indem sie diesen Weg zwar unbeirrt durchlaufen, aber dann statt stille zu stehen noch weiter schreiten.“¹⁰¹ Die erste der hier aufgezeigten Möglichkeiten bedeutete eine evolutionäre Deutung der Baerschen Lehre von der embryonalen Ähnlichkeit und wies über die Rekapitulationshypothese hinaus, die der zweiten, von den Rekapitulationisten verabsolutierten Möglichkeit entspricht. Diese vereinnahmten allerdings großzügig sowohl Baer als auch Darwin und Müller als Zeugen für ihre Auffassung.

Während Haeckel das „biogenetische Grundgesetz“ durch die ektogenetische Annahme der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ zu untermauern suchte, bezog sich Weismann dafür auf die natürliche Auslese. Bei der vergleichenden Untersuchung der ontogenetischen Ausbildung von Zeichnungsmustern auf Schmetterlingsraupen stellte er fest, daß die Selektion allein nicht ausreichte, um die phylogenetische Kondensation der Ontogenese zu erklären.

¹⁰⁰ A. N. Sewertzoff: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution der Tiere. Jena 1931, S. 250.

¹⁰¹ F. Müller: Für Darwin. Leipzig 1864, S. 75.

„Allein in der Entwicklung [118] der Raupenzeichnung scheinen nun Tatsachen vorzuliegen, welche beweisen, *dass ein solches Zurückrücken der neuen Charaktere bis zu einem gewissen Grad unabhängig ist vom Nützlichkeitsprinip, dass es daher auf eine andere Ursache zurückgeführt werden muss: auf die Bildungsgesetze, welche innerhalb eines jeden Organismus walten*“, schrieb er. Er vermutete, daß das stammesgeschichtliche Zurückrücken der Merkmale in der Ontogenese durch die Selektion beschleunigt werde, wenn die betroffenen Merkmale auch für das jüngere Stadium nützlich seien, d. h. einen Selektionswert haben, aber auch unabhängig davon stattfinden. Begründend führte er an, „dass in manchen Fällen Charaktere, welche bei dem erwachsenen Thier entschieden nützlich sind, in jugendliche Stadien zurückrücken, *wo sie höchstens indifferent, gewiss aber nicht nützlich sein können*“. ¹⁰²

In der Annahme, daß solche inneren Bildungsgesetze existieren, auf denen beruht, daß Merkmale und Organe korreliert auftreten, wußte sich Weismann mit Darwin einig. Indem er sie in die Ausgestaltung der Rekapitulationshypothese einbrachte, sprach er eine Problematik an, deren sich bald darauf Entwicklungsphysiologie und Genetik annahm. Nachdem Weismann seine „Keimplasma-Theorie“ der Vererbung ausgearbeitet hatte, mit der er der Genetik den Weg bereiten half und in der er „Determinanten“, Vorläufer der Gene im wissenschaftlichen Erkennen der Vererbung, als materielle Vererbungsträger annahm, schrieb er: „Könnten wir die Determinanten sehen, ihre Zusammenordnung im Keimplasma, ihre Bedeutung für die Ontogenese direkt erkennen, so würden wir gewiß viele Erscheinungen der Ontogenese und deren Beziehungen zur Phylogenese verstehen, die uns rätselhaft bleiben oder zu deren Erklärung wir doch weiterer Hypothesen bedürften.“ ¹⁰³ Damit war das Problem der Vererbung und erblichen Veränderung klar als das Schlüsselproblem erkannt, dessen Lösung entscheidend sein würde, um die Ursachen, Bedingungen und Gesetzmäßigkeiten der ontogenetischen Entwicklung und ihrer phylogenetischen Veränderung aufzuhellen.

Diese Lösung fiel allerdings ganz anders aus, als die Vertreter des „biogenetischen Grundgesetzes“ erwarten konnten. In den zwanziger Jahren unseres Jahrhunderts kam die Rekapitulationshypothese durch die Genetik zu Fall, nachdem bereits die Entwicklungsphysiologie darauf hingewirkt hatte. Sie war besonders durch Haeckels Ansicht, die Phylogenese sei die „mechanische Ursache“ der Ontogenese und die Entwicklungsphysiologie überflüssig, herausgefordert worden. Der Rekapitulationsmechanismus von terminaler Addition und Kondensation konnte ja in der Tat als solche „mechanische Ursache“ verstanden werden. Wo sie wirken sollte, führten Genetik und Entwicklungsphysiologie zur Sachkenntnis. Aus ihr ergaben sich nicht nur keine Anhaltspunkte für den von der Rekapitulationshypothese vorausgesetzten Mechanismus, sondern mit seiner Annahme unvereinbare Tatsachen.

Vor allem führte die Genetik zu der Einsicht, daß die durch Mutationen erzeugten erblichen Veränderungen der Individualentwicklung in keiner Weise irgendeines ihrer Stadien bevorzugen. Sie können jeden Punkt der Ontogenese mehr oder weniger stark und folgenreich verändern, begünstigen also weder das Erwachsenenstadium für die Ausbildung evolutionärer Neuheiten und terminale Addition, [119] noch halten sie sich an den von Haeckels Coenogenese gesteckten Rahmen für die Veränderung von Jugendstadien. Damit wurde, wie der Paläontologe Stephen Jay Gould konstatiert, „von Baers Angriff auf die Rekapitulation von ‚niederen‘ Erwachsenen (ebenso wie Darwins evolutionäre Umformung desselben Arguments) vollständig gerechtfertigt. Die Mutationen der Nachkommen äußern sich an verschiedenen Punkten der Individualentwicklung. Vor diesen Punkten sind die Ontogenien von Vorfahren und Nachkommen identisch, danach divergieren sie. Die Kiemenspalten eines menschlichen Embryos sind nicht die erwachsener Fische; sie repräsentieren den gemeinsa-

¹⁰² A. Weismann: Studien zur Descendenz-Theorie II. Leipzig 1876, S. 70.

¹⁰³ A. Weismann: Vorträge über Descendenz-Theorie, Bd. 2, a. a. O., S. 171.

men embryonalen Zustand aller Wirbeltiere. Sie bezeugen gemeinsame Abstammung, aber sie stellen keine Parallele zwischen Ontogenese und Phylogenese her“.¹⁰⁴

Zusammen mit dem Fall der Rekapitulationshypothese und des „biogenetischen Grundgesetzes“ – das auch eine Umbenennung in „biogenetische Grundregel“ nur künstlich konserviert – setzte sich eine neue Sicht auf die Zusammenhänge von Ontogenese und Phylogenese durch. Forscher wie Th. H. Morgan, W. Garstang, G. de Beer, A. N. Sewerzow, I. I. Schmalhausen u. a. arbeiteten neue Auffassungen des Verhältnisses von Ontogenese und Phylogenese aus, die zur heutigen biologischen Theorie der Evolution gehören, und setzten sich kritisch mit der Rekapitulationshypothese auseinander. Als erstes grundlegendes Werk in dieser Sache erschien de Beers „Embryology and Evolution“ (1930; erweitert unter dem Titel „Embryos and Ancestors“ [Embryonen und Ahnen], 1940, und in 3. Auflage 1958 veröffentlicht), gefolgt von A. N. Sewerzows „Morphologischen Gesetzmäßigkeiten der Evolution“ (1931). Eine 501 Seiten umfassende Bestandsaufnahme der Geschichte und des aktuellen Wissens- und Problemstandes sowie wichtige weiterführende Beiträge hat Gould 1977 mit „Ontogeny and Phylogeny“ vorgelegt.

Grundsätzliches über die Beziehungen zwischen Individualentwicklung und Stammesgeschichte hat de Beer im genannten Werk wie folgt zusammengefaßt:

1. Qualitative evolutionäre Neuheiten können auftreten und treten tatsächlich auf allen Stufen der Individualentwicklung bis zur Erwachsenenphase auf und nicht nur in dieser.
2. Zeit und Ordnung des Auftretens von Merkmalen in der Individualentwicklung der Nachkommen verändern sich relativ zu den Verhältnissen bei den Vorfahren.
3. Neben der Einführung qualitativer Neuheiten in die Individualentwicklung spielen quantitative Unterschiede der Merkmalsausbildung, die aus der zeitlichen Veränderung ihres Auftretens (Heterochronie) resultieren, in der Phylogenie eine Rolle.
4. Die verschiedenen Merkmale eines Organismus evolvieren nicht notwendig alle auf die gleiche Weise (Mosaikrevolution der Merkmale).

In der Rekapitulationshypothese war mit dem Prozeß der Kondensation eine bestimmte Art und Weise, wie sich der zeitliche Ablauf der Individualentwicklung verändert, für phylogenetisch bedeutsam gehalten worden. Nachdem diese Hypothese widerlegt war, wurden neben und in Verbindung mit dem Entstehen qualitativer Neuheiten der zeitliche Verlauf der Individualentwicklung und seine Veränderung überhaupt zum entscheidenden Gesichtspunkt für die Evolution der Ontogenese. Damit wurde ein weites Blickfeld gewonnen, auf dem sich ergab, daß sowohl die relative Beschleunigung (Akzeleration) als auch die relative Verzögerung (Retardation) der Entwicklung von Organen und Teilen des Organismus gegenüber anderen Organen und Teilen eine Reihe von Weisen evolutionärer Veränderungen der Individualentwicklung und Beziehungen zwischen Ontogenese und Phylogenese hervorbringen. Dabei wird die Erscheinung der Rekapitulation von Merkmalen des Erwachsenenstadiums phylogenetischer Ahnen in vorangehenden Entwicklungsphasen der Nachkommen keineswegs in Abrede gestellt. Nur kommt diese Erscheinung auf andere Weise zustande, als es die Vertreter der Rekapitulationshypothese sich vorstellten. Und sie ist nicht das Wesentliche in den Beziehungen zwischen Ontogenese und Phylogenese. Sie ist ein in sich verschiedenes, heterogenes Ergebnis zweier verschiedener Prozesse, Ausdruck zweier Möglichkeiten evolutionären Wandels der Individualentwicklung unter anderen. Zur Rekapitulation kam ein zweiter heterogener Komplex von Erscheinungen, die Pädomorphy, d. h. das Erhaltenbleiben von Merkmalen jugendlicher Stadien der Vorfahren in späteren Stadien der Nachkommen.

Generell ergeben sich, wie Gould gezeigt hat, folgende Möglichkeiten (Abb. 31): Retardation kann zur Pädomorphy führen durch an Stärke abnehmendes Langsamwerden der somati-

¹⁰⁴ S. J. Gould: Ontogeny and Phylogeny. Cambridge (Mass.) and London (England) 1977, S. 204.

schen Entwicklung (Neotenie) oder zur Rekapitulation durch Hinauszögern der Geschlechtsreife (Hypermorphose). Auch Akzeleration kann zur Pädormorphose führen, wenn sie das Eintreten der Geschlechtsreife beschleunigt (Progenese), oder zur Rekapitulation, wenn sie die somatische Entwicklung beschleunigt (Akzeleration im engeren Sinne).

Relative zeitliche Verschiebung der Merkmalsausbildung (Timing)

Somatische Merkmale	Reproduktive Organe	Name des Prozesses (nach G. de Beer)	Morphologisches Ergebnis
Akzeleriert		Akzelerieration	Rekapitulation (durch Akzeleration)
	Akzeleriert	Paedogenese (= Progenese)	Paedomorphose (durch Trunkation (Abkürzung))
Retadiert		Neotenie	Paedomorphose (durch Retardation)
	Retadiert	Hypermorphose	Rekapitulation (durch Prolongation (Verlängerung))

Abb. 31: Formen und morphologische Ergebnisse der Heterochronie [Abb. 31 auf S. 121 des Buches]

Die Kenntnisse über die evolutionären Veränderungsweisen der Ontogenese dienen dazu, die Entstehung und morpho-physiologische Evolution der verschiedenen Tier- und Pflanzensippen zu erklären. Dabei kommt auch das hypothetische Entwerfen von Ahnenformen und ihrer Evolution bis zu einem bekannten Zustand allein aufgrund vergleichender Embryologie vor, wie es seinerzeit Haeckel mit Hilfe seines „biogenetischen Grundgesetzes“ betrieb. Dazu bemerkt der Zoologe P. B. Medawar, es sei „immer deutlicher geworden – seitdem Garstang und de Beer zum ersten Male unsere Gedanken in diese Richtung lenkten –, daß *Paedomorphose* ein elementarer Kunstgriff der Evolution ist – daß Tiere also gewissermaßen den letzten Teil ihres Werdegangs abstreifen und ihren Stammbaum auf Larven- oder sogar Embryonalformen neu aufbauen können... Ich sehe mich aber veranlaßt zu berichten, daß die Spekulation über Paedomorphose dazu neigt, uns ein wenig aus dem Griff zu geraten. Wenn früher ein Tier A im Verlauf seines Werdegangs ein B-ähnliches Stadium hatte, so wurde das als sicherer Beweis dafür angesehen, daß sich A aus B entwickelt hat und daß sein vorübergehender B-ähnlicher Zustand ein Beispiel für Haeckels ‚Gesetz der Rekapitulation‘ sei, d. h., daß ein Tier im Verlauf seiner Entwicklung seinen eigenen Familienstammbau hinaufklettert. Heute glaubt niemand mehr an Rekapitulation in dieser einfachen Form, und wenn A ein B-ähnliches Stadium in seinem Werde-[121]gang hat, so versucht man das so zu erklären, daß B durch Paedomorphose aus einem mit A verwandten Vorfahren entstand. Jeder Beweis, von dem man einmal glaubte, er erkläre die Rekapitulation, wird jetzt umgekehrt und als Beweis für einen paedomorphen Ursprung verwendet: Haeckel wird noch immer verehrt, wenn auch sein Bild verkehrt hängt: auf jeden Fall aber kann er seine alte Autorität ohne einen besseren Beweis, als ihn seine Nachfolger bisher zu liefern in der Lage waren, nicht mehr ausüben“.¹⁰⁵

Medawar verdeutlicht das Problematische und Provisorische so manchen Bemühens um die ideelle Rekonstruktion konkreter Ahnenformen unter unzulänglichen Voraussetzungen. Gould bemängelt darüber hinaus generell, daß die evolutionäre Bedeutung von Rekapitulation und Pädormorphose früher nur in den Dimensionen der Makroevolution bedacht wurde –

¹⁰⁵ P. B. Medawar: Die Einmaligkeit des Individuums. Frankfurt/Main 1969, S. 8 f.

die Rekapitulation als Weg evolutionären Voranschreitens durch das Hinzufügen neuer Entwicklungsschritte und danach die Pädomorphose als Weg aus den Sackgassen der Spezialisierung auf neue Möglichkeitsfelder. Demgegenüber lenkt er die Aufmerksamkeit auf die unmittelbare Bedeutung von Akzeleration und Retardation für die Evolution von lebensgeschichtlichen Strategien (Lebensstrategien) der Anpassung an die ökologischen Gegebenheiten. Dabei ist besonders bedeutsam, wann die Geschlechtsreife (Fortpflanzungsreife) eintritt und wie das Eintreten in diese Entwicklungsphase variiert wird. Unter diesem Gesichtspunkt erweist sich, daß die Prozesse, die zur Heterochronie der Ausbildung von Merkmalen führen, von fundamentalerer Bedeutung sind als ihre morphologischen Resultate. So gehen z. B. die beiden Formen der Pädomorphose auf natürliche Auslese unter verschiedenen Typen ökologischer Bedingungen zurück: Pädomorphose durch Akzeleration (Progenese) auf r-Selektion und Pädomorphose durch Retardation (Neotenie) auf K-Selektion.

„K-Selektion“ und „r-Selektion“ sind Begriffe der theoretischen Populationsökologie, einer Forschungsrichtung, die sich – ausgehend von einer impulsgebenden Arbeit Dobzhansky über „Evolution in den Tropen“ (1950) – in den siebziger Jahren herausgebildet hat. „r“ ist der Exponent in der Differentialgleichung des [122] Populationswachstums in einer es nicht begrenzenden Umwelt ($dN/dt = rN$). Er bedeutet die genetische Bedingtheit der Wachstumsgeschwindigkeit von Populationen, das ihr innewohnende reproduktive Potential, während „N“ für die Individuenzahl und „t“ für die Zeit steht. Bei Umweltbedingungen, die das Populationswachstum begrenzen, wird die Formel länger: $dN/dt = rN (K-N/K)$. Hier ist „K“ die Konstante, die die maximale Tragfähigkeit (Tragekapazität) eines Lebensraumes für eine Population, ihre größtmögliche Individuenzahl, bedeutet. K-Selektion und r-Selektion in „reiner“ Form sind als Enden eines r-K-Kontinuums zu verstehen. In ihm befinden sich jeweils die konkreten Selektionsbedingungen der verschiedenen Populationen und verändern sich, wobei beide Selektionsformen mit unterschiedlichen Anteilsproportionen beteiligt sind und sich längerfristig vorherrschende Tendenzen abzeichnen.

Die r-Selektion kommt allgemein in ökologischen Situationen zum Zuge, die ein rasches Wachstum der Populationsgröße begünstigen. Entweder ist das der Fall, weil die Umweltbedingungen so instabil und wenig dauerhaft sind, so rasch wechseln, daß die Population am besten überlebt, wenn sie soviel Nachkommen als möglich hervorbringt. Je mehr Nachkommen hervorgebracht werden, um so wahrscheinlicher ist es, daß einige von ihnen den nächsten Wechsel überstehen und zur Fortpflanzung gelangen. Oder aber nur zeitweilig verfügbare Lebensbedingungen treten im Überfluß auf, so daß Lebewesen sie am besten nutzen können, wenn sie rasch große Populationen aufbauen, ehe die Ressourcen unvermeidlich wieder verschwinden. K-Selektion bezieht sich demgegenüber auf die Individuen von Populationen, die gewöhnlich in relativ stabilen, beständigen Umweltverhältnissen leben und sich an der Grenze der Tragekapazität ihrer Umwelt oder nahe dieser Grenze befinden. K-selektive Bedingungen begünstigen, daß wenige sich langsam entwickelnde, in Form und Funktion ihrer Umwelt wohlangepaßte Nachkommen erzeugt werden, die sich bei von der Populationsdichte abhängiger Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit im Ringen um die Existenz als wettbewerbsfähig erweisen.

Progenese nun ist Ausdruck einer Verkürzung der Individualentwicklung durch frühe Fortpflanzungsreife und entspricht r-selektiven Bedingungen, die begünstigen, daß möglichst früh und schnell zahlreicher und sich rasch entwickelnder Nachwuchs hervorgebracht wird. In der Neotenie andererseits kommt zum Ausdruck, daß die somatische Entwicklung hinsichtlich bestimmter Organe und Körperteile retardiert wird. Sie entspricht K-selektiven Bedingungen, unter denen der Körperbau auf die unmittelbaren ökologischen Bedingungen abgestimmt ist. Damit wird deutlich, daß unter dem Begriff der Pädomorphose Ergebnisse zweier verschiedener Prozesse zusammengefaßt werden, denen die Eigenschaft „verjünglicher“. Morph gemeinsam ist.

In der Makroevolution spielen, wie Gould ebenfalls dargelegt hat, Progenese und Neotenie verschiedene Rollen. Durch Progenese können gelegentlich neue höhere Taxa entstehen, weil die natürliche Auslese in der Individualentwicklung des morpho-physiologischen Merkmalsgefüges eine günstige Mischung von Jugend- und Erwachsenenmerkmalen herbeiführt. Diese Möglichkeit beruht darauf, daß [123] die frühe Geschlechtsreife gewöhnlich einige Merkmale in ihrem jugendlichen Zustand beläßt, während die Entwicklung anderer, stärker mit dem Reifeprozess korrelierter Merkmale beschleunigt wird. Die Evolution eines neuen höheren Taxons kann sehr rasch erfolgen und zum großen Teil zufällig – zufällig in dem Sinne, daß die Selektion hier nicht direkt auf die Erzeugung einer neuen Morph hinwirkt. Die Neotenie aber stellt eine flexible Alternative zur hypermorphen Überspezialisierung dar, von der eine Verzögerung der Reifung gewöhnlich begleitet wird. Das war z. B. für die Evolution des komplizierten Sozialverhaltens bei den höheren Wirbeltieren bedeutsam. Die Verzögerung von Wachstum und Entwicklung kann zur Grundlage von Rangordnungen in Tiersozietäten werden, oder sie kann die Cerebralisation vergrößern, weil sie das für den Embryo kennzeichnende rapide Gehirnwachstum in das spätere Leben hinein verlängert.

Den relativen zeitlichen Verschiebungen der Ausbildung von Merkmalen und Organen (Heterochronien) im Verlaufe der Evolution liegen offenbar Veränderungen in der Regulation der Genaktivität zugrunde, die Unterschiede in der Aktivierungszeit und/oder im Aktivitätsgrad von Genen bewirken und die Systeme beeinflussen, die die Embryonalentwicklung und die ganze Individualentwicklung regulieren. Sie können aus Genmutationen von Regulatorgenen oder aus Chromosomenumbauten (Chromosomenmutationen) hervorgehen. Mit ihren genetischen Grundlagen und als Ausdruck natürlicher Auslese unter verschiedenartigen ökologischen Bedingungen auf unterschiedliche Lebensstrategien fügen sich die evolutiven, stammesgeschichtlichen Wandlungen der Ontogenesen in die Erklärung der Evolution durch die biologische Evolutionstheorie ein.

Fortschritt und Rückschritt in der Evolution

Aus dem Zusammenwirken der einander entgegengesetzten und ineinandergreifenden Evolutionsfaktoren erklärt sich die Evolution des Lebenden als Selbstbewegung der Materie, die keinerlei außerhalb befindlicher oder in ihr verborgener zwecktätiger und zielgerichteter Triebkräfte bedarf. Die Veränderungen der Auffassungen über die Beziehungen von Ontogenese und Phylogenese belegt für ein Teilgebiet der Evolutionsforschung, was der Zoologe Julian Huxley generell feststellt: „Die Biologen des 19. Jahrhunderts waren hauptsächlich an den Ursprüngen interessiert. Die Biologen des 20. Jahrhunderts befassen sich in zunehmendem Maße mit Möglichkeiten. Die neue Vorstellung von der Evolution, die im Entstehen begriffen ist, entspricht einem dialektischen Prozeß, der zur Realisierung neuer Möglichkeiten neigt, aber ständig in den aufeinanderfolgenden Trends durch Grenzen, die nicht überschreitbar sind, gehemmt wird. Strukturelles Farbsehen und Temperaturregulation sind Beispiele neuer Möglichkeiten, die nur auf bestimmten Stadien der evolutiven Geschichte realisierbar sind. Aber es bestehen Grenzen für die Sehschärfe und für die Genauigkeit der homöothermischen Regulation.“¹⁰⁶

Im Realisieren von Möglichkeiten, die sich einerseits aus dem Genbestand und [124] andererseits aus der Umwelt ergeben, schreitet der Evolutionsprozeß im Wandel und in der Aufeinanderfolge der Arten auf sich selbst regelnden und gestaltenden Evolutionsbahnen voran. Genetische Mannigfaltigkeit als Ausdruck innewohnender Vergangenheit ist die Grundlage für die unumkehrbare evolutive Veränderung, die das Entstehen von Neuem bedeutet. Evolutive Veränderungen des Genpools der Populationen und Arten hängen damit von den Verän-

¹⁰⁶ J. Huxley: Darwin und der Gedanke der Evolution, in: Hundert Jahre Evolutionsforschung, hrsg. von G. Heberer und F. Schwanitz. Stuttgart 1960, S. 8.

derungen ab, die ihnen vorausgegangen sind. Sie bedingen und begrenzen die inneren Möglichkeiten der Populationen und Arten. Zugleich gibt es aufgrund der genetischen Mannigfaltigkeit stets viele Möglichkeiten der Anpassung an Umweltveränderungen. Auf die Herausforderungen durch die Umweltveränderungen reagieren die Populationen und Arten aus ihrer innewohnenden Vergangenheit heraus, über die sie in ihrem Genpool verfügen. Wie die Antwort ausfällt, welche Möglichkeit realisiert wird, hängt von den Genen und Genkombinationen, hängt von den Genotypen derjenigen Individuen ab, die zu der Zeit an dem Orte sind, an dem die Veränderung der Umwelt stattfindet. An welchen der im Genpool gelegenen Möglichkeiten adaptiver Veränderung die natürliche Auslese ansetzt, ist somit nicht minder zufällig und zugleich nicht minder gesetzmäßig als das Auftreten erblicher Veränderungen. Dabei können die Populationen und Arten Erfolg haben oder scheitern. Nicht „Versuch und Irrtum“ ist hier das Prinzip, sondern „Versuch und Erfolg“. „Versuch und Irrtum“ unterstellt, daß aus Irrtümern, aus Mißerfolgen gelernt werden kann; Mißerfolge der Populationen und Arten bei der Anpassung an die Umwelt aber verurteilen sie zum Aussterben. Sie bedeuten ihren Untergang, während die Erfolge zu innewohnender Vergangenheit werden.



Abb. 32: Viele Jahrmillionen, ehe der Mensch das Vorteilhafte genormter Bauteile erkannte, entstand Norm als ein strukturelles Grundmuster der Ordnung des Lebendigen. Es erscheint in den gleichen Fischschuppen ebenso wie in den gleichen Zellen jedes Gewebes.

Auf diese innewohnende Vergangenheit bezieht sich Riedls als Beitrag zum Problem der „Evolution der Evolution“ bereits erwähnter theoretischer Entwurf zur Makroevolution. Riedl weist darauf hin, daß zwischen den Genen und Erbänderungen auf der molekularen Ebene des Lebenden und den Phänotypen, unter denen die natürliche Auslese stattfindet, eine Differenz des Komplexitätsgrades besteht, die die Größenordnung von Trillionen und Quadrillionen (10^{18} - 10^{24}) erreichen kann. Dieser Bereich wird von Riedl als ein Bereich evolutiv entstandener innerer Systembedingungen der Evolution begriffen, als ein vielschichtiges [125] Wechselwirkungsgefüge von Gen-Entscheidungen und Phän-Ereignissen. Nach dem Umfange der von ihnen ausgelösten Phän-Ereignisse reichen die Gen-Entscheidungen von der Synthese einzelner Biomoleküle (Nukleinsäuren, Proteine) bis zum Selbstaufbau des Gesamtorganismus. Doch hängen in diesem System nicht nur die Phän-Ereignisse von den Gen-Entscheidungen ab. Vielmehr liegt ein vertikaler Rückkoppelungsmechanismus vor, der Entscheidungen und Ereignisse über die Erfolgchancen ihrer Änderung in wechselseitige Abhängigkeit bringt. Daraus ergibt sich eine bestimmte Anzahl von Abhängigkeitsmustern, von denen jedes mit jedem zusammenhängt und von allen anderen abhängt. Sie sind im Lebenden überall anzutreffen, führen es universell, kennzeichnen seine Ordnung, ermöglichen sein evolutives Werden, wie sie auch sein Ergebnis sind, und kanalisieren seinen Verlauf.

Norm (Standard), Interdependenz, Hierarchie und Tradierung nennt Riedl diese Muster. Im Molekularbereich bedeuten sie zunächst vier Schaltmuster der Entscheidungen in den Wechselwirkungen der Gene und dann auf dem anschließenden Wege von den Genen zu den Phänen vier mit den Schaltmustern korrespondierende strukturelle (morphologische) Grundmuster der Ereignisse. Norm als strukturelles Grundmuster zeichnet sich darin ab, daß im Selbstaufbau der lebenden Systeme allgemein genormte, standardisierte Bauteile verwendet werden, die in beliebig vielen Exemplaren, aber in einer begrenzten Anzahl von Typen vorkommen (Abb. 32). Das zeigt sich bei den im Stoffwechsel synthetisierten Molekülen ebenso

wie bei den Individuen der Arten oder den Individuensätzen koloniebildender Tiere (Tierstöcke). Eindrucksvolle Beispiele sind u. a. die 435 Wirbel in der Wirbelsäule der Python-
schlange, die 10^7 Haare eines Grizzlybären, die 10^9 Nadeln einer großen Fichte, die 10^{10} Nervenzellen im menschlichen Gehirn oder die 10^{15} roten Blutzellen, die während eines Menschenlebens gebildet werden. Die Anzahl gleicher Zellorganellen (z. B. Cilien, Ribosomen) mag 10^{18} betragen, die gleicher Biomoleküle 10^{21} .

Das zweite strukturelle Grundmuster, die Interdependenz, ist überall dort gegeben, wo Merkmale und die zu ihnen führenden ontogenetischen Entwicklungsschritte so voneinander abhängen, daß keines der Merkmale ohne das andere seine lebensdienliche Funktion zu erfüllen vermag, daß sie eine funktionelle Einheit bilden, wie dies z. B. bei Organsystemen der Fall ist. Weiter ausgeformt, zeigt sich Interdependenz im dritten Grundmuster, in der Hierarchie: Die Strukturen des Lebenden werden durch Normbauteile verschiedener Strukturebenen gebildet (Moleküle, Zellorganellen, Zellen, Gewebe usw.), die in einem System von Rahmen ineinander geschachtelt zusammengefügt sind, sich gegenseitig erfordern und bestimmen. Tradierung als viertes strukturelles Grundmuster schließlich äußert sich darin, daß es – wie Riedl formuliert – „keinen organischen Strukturzustand gibt, der ohne seinen Vorgänger denkbar ist. Das Tradierungsmuster beruht also darauf, daß alle Bauzustände Aufeinanderfolgen von Abstimmungen darstellen; und zwar wiederum so zwingend, daß kein zu durchlaufender Zustand ohne jenen, den er erzeugt, ‚Sinn‘ hätte und kein Endzustand ohne alle seine Vorläufer möglich wäre. Ähnlich wie die Buchstabenfolgen ‚padre‘, ‚vater‘, ‚father‘ oder ‚père‘ [126] nur aus einer Kette kaum merklicher Veränderungen der Buchstabenfolge ‚pater‘ in ihrer Diskrepanz von Ungleichheit und Gleichsinn zu verstehen sind“.¹⁰⁷ (Abb. 33)

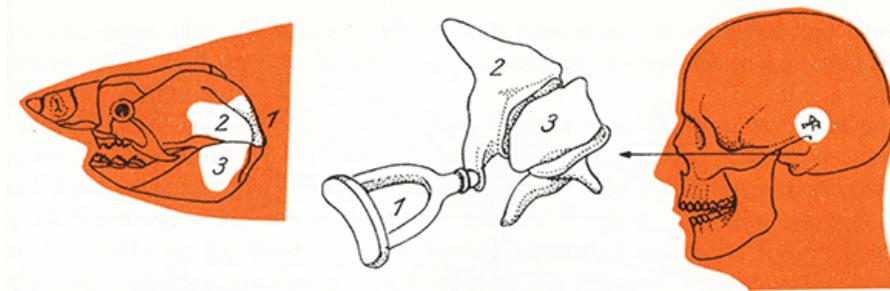


Abb. 33: Das strukturelle Grundmuster der Tradierung erscheint u. a. im stammesgeschichtlichen Zusammenhang zwischen den drei mächtigen Knorpeln des Hai-Kiefers und den drei winzigen Ohrknöcheln des Menschen, die den Knorpeln des Hai-Kiefers homolog und aus solchen Gebilden gemeinsamer Knorpelfisch-Ahnen phylogenetisch entstanden sind. [Abb. 33 auf S. 127 des Buches]

Im Bereich der Gene zeichnet sich das Muster der Norm, der Vervielfachung identischer Einheiten, in der DNS-Replikation, in der Transskription der genetischen Information durch RNS und ihrer Translation durch die Proteinsynthese an den Polyribosomen ab. Interdependenz und Hierarchie finden sich im Wechselspiel von Regulatorgenen und Strukturgenen und in der Regulation der Genaktivitäten insgesamt, während Tradierung bei jeder Zellteilung und von den Vorfahren auf die Nachkommen stattfindet. In der Stammesgeschichte sind Phänomene wie die Koadaptation der Gene des Artgenoms, konvergente Evolution (Parallelevolution) und evolutionäre Trends mit dem Interdependenzmuster verbunden, erscheint das Hierarchiemuster in den Homologien, steht das Tradierungsmuster im Zusammenhang mit den Beziehungen von Ontogenese und Phylogenese, mit den Atavismen und den rudimentären Organen.

Die Riedlschen Abhängigkeitsmuster, die der Forscher system- und informationstheoretisch begründet, führen die Evolution des Evolutionsmechanismus hinsichtlich der inneren Bedingungen der evolvierenden biotischen Systeme, der Organisation des evolvierenden Substrats,

¹⁰⁷ R. Riedl: Die Ordnung des Lebendigen, a. a. O., S. 83.

vor Augen. Damit gelangt die innewohnende Vergangenheit als Untergrund der Evolution zu vertiefter Darstellung, wobei noch vieles aufzuklären und zu präzisieren ist.

Je nach den inneren und äußeren Bedingungen verläuft die Evolution in der Aufeinanderfolge der Arten in verschiedenen Richtungen. Sie zeigen sich im Rückblick auf die stammesgeschichtlichen Abläufe beim Vergleich der Formen an verschiedenen Punkten der Vergangenheit und in der Gegenwart. Dabei zeigt sich auch, daß sich die Evolutionsrichtungen im Laufe der Zeit ändern können, und dies nicht nur einmal. Als Grundrichtungen in der Vielfalt des Geschehens zeichnen sich ab (Abb. 34): 1. die morpho-physiologische Progression vom Niederen zum Höheren, vom Einfachen zum Komplizierten, zu höheren Formen der Organisation lebender Systeme; 2. die Spezialisierung auf dem Niveau einer gegebenen Entwicklungshöhe der Organisation; 3. die morpho-physiologische Regression, die Rückbildung des morpho-physiologischen Organisationsniveaus. Spezialisierung und Rückbildung haben die morpho-physiologische Höherentwicklung zur grundlegenden Voraussetzung, zweigen von ihr ab.

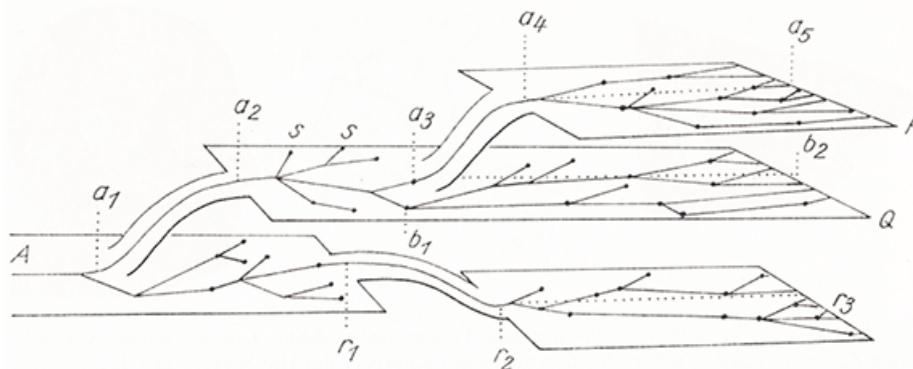


Abb. 34 Vereinfachtes Diagramm der Grundrichtungen morpho-physiologischer Evolution aus A. N. Sewerzows Werk „Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution“ (1931). Sewerzow erläutert: „Hier sehen wir, wie sich auf einem gewissen Stadium der Evolution der Tierform A eine Reihe progressiver Merkmale, d. h. eine Aromorphose, entwickelt hat, und wie dadurch eine Erhöhung der Organisation der Nachkommen von A eintrat; die Steigerung der Organisationshöhe ist auf unserem Diagramm durch die Erhöhung der Linie a_1 - a_2 symbolisiert.

Nach der Aromorphoseperiode beginnt für die Nachkommen von A eine Periode der Idioadaptation (s, s, b_1 - b_2): sie passen sich den verschiedenen Bedingungen der Umwelt an und zerfallen in eine Anzahl von Tochtergruppen, von denen eben eine jede den besonderen Bedingungen ihrer Umgebung angepaßt ist. Die Tatsache, daß die Nachkommen der Initialgruppe A in eine große Anzahl von Tochterformen aufspalten, ist auf unserem Diagramm durch die dichotomische Subdivision der Linie (a_2 - a_3 , b_1 - b_2), welche den Gang der Evolution aufzeigt, symbolisiert. Der Leser wird hier die bekannte Form des monophyletischen Stammbaumes wiedererkennen. Um die Tatsache, daß während dieser Periode der Idioadaptation keine Erhöhung der Organisation (Aromorphose) geschehen ist, hervorheben zu können, haben wir diesen Stammbaum auf eine Horizontalfläche (Q) projiziert.

Nach dem Anfang der Idioadaptationsperiode (a_2 - a_3) kann eine neue Reihe von progressiven Veränderungen, d. h. eine neue Periode der Aromorphose, einsetzen: auf dem Schema ist das durch ein neues Steigen der Linie a_3 - a_4 symbolisch dargestellt. Darauf folgt im Schema eine neue Periode der Idioadaptation (a_4 - a_5 , Horizontalfläche R), usw., usw.

Aber zur selben Zeit kann sich ein Teil der noch primitiven Nachkommen von A (A - r_1 , a_2 - b_1 - b_2) idioadaptiv weiter verändern und, die primitiven Merkmale behaltend, bis zu unseren Tagen überleben. Auf unserem Schema ist das dadurch symbolisiert, daß solche Formen auf der Horizontalfläche Q verbleiben

Auf dem Diagramm ist auch der dritte Typus der Evolution, nämlich die allgemeine Degradation, graphisch dargestellt: dabei geht die Linie, die den Gang der Evolution der degradierenden Nachkommen der Gruppe A graphisch ausdrückt, nach unten (r_1 - r_2), und dann beginnt eine neue Reihe der Idioadaptationen (r_2 - r_3 , P), wodurch die degradierten Nachkommen von A sich an die verschiedenen Bedingungen ihrer Umgebung anpassen.“

Die Frage der Evolutionsrichtungen und speziell der Höherentwicklung wird immer wieder heftig diskutiert. Die Meinungen dazu reichen von der Annahme, daß sich alles ständig vom Niederen zum Höheren entwickle, bis zum Bestreiten dessen, daß es so etwas wie Höherentwicklung in der Natur überhaupt gebe, weil ja alle Lebewesen ihrer Umwelt angepaßt sind. Doch spricht jedermann von „niederen“ und „höheren“ Pflanzen und Tieren. Die Verwirrung wird perfekt, wenn man hört oder liest, daß die Evolution vom Niederen zum Höheren sich dadurch vollzieht, daß sich die Lebewesen immer besser an ihre Umwelt anpassen. „Das Malariaplasmodium ist nicht weniger angepaßt als der Mensch und die Anopheles, auf

die das Plasmodium seine Existenz aufteilt“¹⁰⁸, konstatierte der Genetiker [127] N. K. Kolzow. Die Lebewesen haben sehr verschiedene Umwelten, und das Angepaßtsein und der ständige Prozeß der Anpassung an ihre Existenzbedingungen sind eine Frage von Sein oder Nichtsein und nicht irgendeiner Richtung der morpho-physiologischen Evolution.

Der Prozeß der Anpassung vollzieht sich unabdingbar in und mit jedem evolutionären Vorschreiten. Seine Erfolge zeigen sich in dem, was Sewerzow in seinen grundlegenden Untersuchungen über die phylogenetischen Entwicklungsrichtungen der Tiere die „biologisch (ökologisch) progressive Evolution“ genannt hat. Diese biologisch-ökologische Progression ist dadurch charakterisiert, daß die Anzahl der Individuen einer Art zunimmt, daß sich ihr Verbreitungsareal vergrößert und die Art sich in Unterarten differenziert und neue Arten aufspaltet. Ihr steht die biologisch (ökologische) regressive Evolution gegenüber: Die Individuenzahl geht bei einer Art oder Artengruppe von Jahr zu Jahr zurück, ihr Areal schrumpft zusammen, die Organismengruppe stirbt allmählich aus; bestenfalls existieren an einigen weit voneinander entfernten Orten Restbestände fort. Letzteres verweist auf eine dritte Möglichkeit, die allerdings keineswegs nur solche Reliktformen betrifft: die evolutionäre Stagnation, die biologisch-ökologischen wie morpho-physiologischen Charakters und besonders prägnant bei den „lebenden Fossilien“ realisiert ist. Mit biologisch (ökologisch) progressiver Evolution gehen alle Richtungen morpho-physiologischer Evolution einher, seien sie progressiven, idioadaptiven oder regressiven Charakters. Sie sind verschiedene Möglichkeiten biologisch-ökologischen Fortschritts.

Als morphologische Kriterien des morpho-physiologischen Fortschritts gelten die wachsende Kompliziertheit der organismischen Organisation durch das Auftreten neuer Organe und Funktionen, fortschreitende Differenzierung und Integration der Teile, Reduzierung der Anzahl der Teile mit gleicher Funktion und in sich differenzierte Ausbildung von wenigen Organen bis zu einem Organ für bestimmte Funktionen (Zentralisation). Damit entstehen neue Formen, die zugleich höhere sind, weil sie das Alte dialektisch negieren, d. h. darüber hinausgehen und [128] es zugleich abgewandelt und integriert in sich aufbewahren, so daß quantitativ und qualitativ reichere und vielfältigere innere und äußere Beziehungen des lebenden Systems entstehen. Solche evolutive Komplizierung der morpho-physiologischen Organisation verleiht den Organismen Vorteile allgemeinen Charakters im Ringen um die Existenz, d. h. Vorteile, die über die Grenzen der Umwelt, in der sie entstanden, hinausreichende Bedeutung haben. Sie ermöglichen Arten und [129] Artengruppen, über die Grenzen der Umwelt hinauszutreten, in denen ihre Vorfahren lebten, und neue, auch davon sehr verschiedene Lebensstätten zu besiedeln (adaptive Radiation).

Beispiele für solche Vorteile allgemeinen Charakters in der morpho-physiologischen Höherentwicklung der Pflanzen sind u. a. die Ausbildung des Leitsystems, der Epidermis, der Spaltöffnungen und anderer die Anpassungsfähigkeit steigernder Anpassungen. Sie ermöglichten den höheren Pflanzen, das Festland zu besiedeln, während die Entstehung der Samenanlagen und später des Pollenschlauches den Befruchtungsvorgang vom Vorhandensein flüssigen Wassers unabhängig machte. Der Erwerb der Fähigkeit, Luft zu atmen, führte zur Herausbildung der Gliederfüßer des Festlandes. „Aromorphosen“, wie Sewerzow solche morpho-physiologischen Fortschritte genannt hat, sind weiter die Vervollkommnung der Lungen bei den Vögeln und Säugetieren und die völlige Trennung von arteriellem und venösem Blut in ihren Herzen, die Entwicklung der Warmblütigkeit bei diesen Tieren, die mit dem Erwerb des Gefieders bei den Vögeln und der Behaarung bei den Säugetieren verbunden ist, die Erwerbung der Eihaut bei den höheren Wirbeltieren sowie das Lebendgebären, die Differenzierung des

¹⁰⁸ N. K. Kolzow: Probleme progressiver Evolution, in: Biologisches Journal (russ.), 2. Jg. (1932), S. 475 (zit. nach N. V. Timofeeff-Ressovsky, N. N. Voroncov, A. N. Jablovkov: Kurzer Grundriß der Evolutionstheorie. Jena 1975, 8. 268).

Gebisses und insbesondere die Ausbildung der Großhirnrinde bei den Säugetieren. Es sind generell Errungenschaften, die das Leben unter labilen, schwankenden, zeitweilig fehlenden Umweltbedingungen ermöglichen, die Lebewesen relativ unabhängig davon machen.

Von den „Aromorphosen“, von der morpho-physiologisch progressiven Evolution, heben sich die „Idioadaptationen“ (Sewerzow), die Spezialisierung für bestimmte Umwelten, deutlich ab. Der Schnabel des Flamingos als Anpassung an die Futtersuche im Schlamm oder die vielfältigen Einrichtungen von Xerophyten und Hydrophyten für das Leben in Trockenheit und Dürre bzw. an feuchten Standorten und in Gewässern ermöglichen ihre biologisch-ökologische Progression in den betreffenden Umwelten, bringen aber unter anderen Bedingungen keinen Vorteil.

Im Grenzfall kann Idioadaptation in regressive Evolution umschlagen, d. h. bis zum Verlust von Organisationsmerkmalen gehen. Biologisch-ökologischer Fortschritt wird hier für den Preis des morpho-physiologischen Rückschritts erlangt und ist damit verbunden, daß er unter Lebensbedingungen geschieht, die im Vergleich mit denen der stammesgeschichtlichen Vorfahren vereinfacht sind. Solche regressiven Veränderungen zeigen sich u. a. bei unter Wasser lebenden Blütenpflanzen, bei ständig im Boden oder in Höhlen lebenden Tieren, bei Meerestieren, die im Verlaufe ihrer Evolution von ortsbeweglicher zu festsitzender Lebensweise übergegangen sind, und bei dem großen Heer parasitisch lebender Mikroorganismen, Pflanzen und Tiere.

Die auf dem Populations- und Artniveau in verschiedenen Richtungen verlaufende biologisch-ökologische und morpho-physiologische Evolution schließt nicht nur die Evolution der Lebensstrategien und Ontogenesen ein, sondern auch die Evolution der Art-Organisation des Lebenden. So sind der stammesgeschichtliche Übergang von zweieltrig-geschlechtlicher Fortpflanzung zu den verschiedenen [130] Formen eineltriger Fortpflanzung Ausdruck idioadaptiver und regressiver morphophysiologischer Evolution. Zugleich verändert sich mit der Evolution der Populationen und Arten das ökologische Beziehungsgefüge, in dem sich ihre Umwelten befinden, denen die Populationen als Teile von Biozönosen angehören. Über die dadurch bewirkte Evolution der Biozönosen gerät letztlich die Evolution der Biosphäre ins Blickfeld.

Mit der Evolution der Art-Organisation des Lebenden und der Evolution der Ökosysteme bis hin zur Biosphäre sind weitere Kapitel genannt, die heute zur biologischen Evolutionswissenschaft gehören. Andere solche Kapitel sind – um nur noch einige zu nennen – die Entstehung der Organisationsmerkmale, die die obersten Taxa der Lebewesen kennzeichnen, angefangen von der eukaryotischen Organisation der Zelle, die Evolution des Verhaltens und des Psychischen in der Stammesgeschichte der Tiere, die Abstammung und Evolution des Menschen und die Evolution des Lebenden unter seinem Einfluß. Konsequenzenreich für das Verständnis der Evolution des Lebenden sind Kybernetik und Informationstheorie sowie der Umstand, daß sich die nichtlineare Thermodynamik irreversibler Prozesse in offenen Systemen fernab vom Gleichgewicht zu einer physikalischen Rahmentheorie von Entwicklungsvorgängen in der nichtlebenden wie in der lebenden Natur gestaltet. So gehört noch vieles zum heutigen „Jeweilsbild“ vom Werden des Lebendigen, über das hier nicht mehr berichtet werden kann. Das von Darwin in die Biologie und die gesamte Naturwissenschaft eingebrachte naturwissenschaftliche Entwicklungsdenken hat ihr machtvolle theoretische und methodische Grundlagen und Impulse des Fortschritts gegeben.

Um ausschnitthaft einen Eindruck davon zu vermitteln, wurden daraus, ohne Anspruch auf Vollständigkeit zu erheben, Ergebnisse, Probleme und Erkenntniswege vorgestellt, in denen sich der Fortschritt des wissenschaftlichen Erkennens, die Erweiterung und Vertiefung des wissenschaftlichen Weltbildes sowie die Materialität und objektive Dialektik des Lebendigen kundgeben. Zugleich wurde die Auswahl des Behandelten so vorgenommen, daß es eine selbständige Weiterbeschäftigung mit dem modernen Wissen über das Werden des Lebendigen ermöglicht. Wer dafür Interesse hat, sei auf die angegebene weiterführende Literatur verwiesen.

Weiterführende Literatur

Allgemeine Biologie. Gesamtdarstellungen und Sammelbände zur Abstammungslehre

Autorenkollektiv: Biologische Evolutionstheorie und Medizin. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1982 (Reihe „Medizin und Gesellschaft“)

Beljajew, D. K., u. a.: Allgemeine Biologie. Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin 1969

Böhme, H., R. Hagemann, R. Löther (Hrsg.): Beiträge zur Genetik und Abstammungslehre. Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin 1978 (2. Aufl.)

Füller, H.: Das Bild der modernen Biologie. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1980

Kämpfe, L. (Hrsg.): Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1980

Kleine Enzyklopädie Leben. VEB Bibliographisches Institut, Leipzig 1982

Libbert, E. (Hrsg.): Kompendium der allgemeinen Biologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1976

Löther, R.: Biologie und Weltanschauung. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1974 (2. Aufl., Reihe „Wissenschaft und Weltbild“)

Scharf, J.-H. (Hrsg.): Evolution. Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Halle/Saale 1975 (Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, Nr. 218, Bd. 42)

Vogel, G., H. Angermann: Taschenbuch der Biologie, Bd. 1 und II. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1971

Wissenspeicher Biologie. Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin 1980

Geschichte der Abstammungslehre

Blei, W.: Erkenntniswege zur Erd- und Lebensgeschichte. Akademie-Verlag, Berlin 1981 (WTB, Bd. 219)

Darwin, Ch.: Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Verlag Philipp Reclam jun., Leipzig 1980 (Universal-Bibliothek)

Darwin, Ch.: Erinnerungen an die Entwicklung meines Geistes und Charakters (Autobiographie) 1876–1881/Tagebuch des Lebens und Schaffens (Journal)

1838–1881/F. Darwin, Erinnerungen aus meines Vaters täglichem Leben (1887). Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1982

Jahn, I.: Charles Darwin. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1982

Jahn, I., R. Löther, K. Senglaub (Hrsg.): Geschichte der Biologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1982

Plesse, W., D. Rux (Hrsg.): Biographien bedeutender Biologen. Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin 1982 (2. Aufl.)

Resnik, S. J.: Dem Geheimnis des Daseins auf der Spur. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin 1982 (Reihe „Weltanschauung heute“)

Zirnstein, G.: Charles Lyell. BSB B. G. Teubner Verlagsgesellschaft, Leipzig 1980 (Biographien hervorragender Naturwissenschaftler, Techniker und Mediziner, Bd. 48)

Zirnstern, G.: Charles Darwin. BSB B. G. Teubner Verlagsgesellschaft, Leipzig 1982 (Biogr. hervorr. Naturw., Techniker und Mediziner, Bd. 13; 4. Aufl.)

Grundlagen, Methoden und Probleme der Abstammungslehre

Autorenkollektiv: Pflanzenwelt der Erde. Urania-Verlag, Leipzig• Jena Berlin 1979

Bănărescu, P., N. Bosain: Biogeographie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978

Djochkin, W. W.: Leben und Umwelt. Verlag Mir, Moskau, und Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1978

Frolow, I. T., S. A. Pastušny: Der Mendelismus und die philosophischen Probleme der modernen Genetik. Akademie-Verlag, Berlin 1981 (WTB, Bd. 228)

Gottschalk, R.: Wie Pflanzen und Tiere wurden. Urania-Verlag, Leipzig – Jena –Berlin 1968

Gruner, H.-E.: Einführung, in: Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Bd. 1/1, hrsg. von H.-E. Gruner. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1980

Guntau, M.: Der Aktualismus in den geologischen Wissenschaften. VEB Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie, Leipzig 1967 (Freiberger Forschungshefte D 55)

Hennig, W.: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin 1950

Hennig, W.: Wirbellose 1. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1979 (Taschenbuch der Zoologie, Bd. 2, 4. Aufl.)

Herre, W.: Grundfragen zoologischer Domestikationsforschung. Deutsche Akademie der Naturforscher, Halle/Saale 1980 (Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, Nr. 241, Bd. 52)

Herre, W., M. Röhrs: Haustiere – zoologisch gesehen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973

Heywood, V. H.: Taxonomie der Pflanzen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1971 Hörz, H.: Zufall – Eine philosophische Untersuchung. Akademie-Verlag, Berlin

1980 (Schriften zur Philosophie und ihrer Geschichte, Bd. 24) Hörz, H., R. Löther, S. Wollgast (Hrsg.): Wörterbuch Philosophie und Naturwissenschaften. Dietz Verlag, Berlin 1978

Hörz, H., C. Nowinski (Hrsg.): Gesetz – Entwicklung – Information. Akademie-Verlag, Berlin 1979 (Schriften zur Philosophie und ihrer Geschichte, Bd. 16)

Hörz, H., U. Röseberg (Hrsg.): Die materialistische Dialektik in der physikalischen und biologischen Erkenntnis. Akademie-Verlag, Berlin 1981 (Schriften zur Philosophie und ihrer Geschichte, Bd. 26)

Hohl, R. (Hrsg.): Unsere Erde, Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1974 Kühne, W. G.: Paläontologie und dialektischer Materialismus. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1979 (Reihe „Philosophie und Biowissenschaften“)

Kugler, H., M. Schwab, K. Billwitz: Allgemeine Geologie, Geomorphologie und Bodengeographie. VEB Hermann Haack, Gotha – Leipzig 1980 (Studienbücherei Geographie für Lehrer, Bd. 4)

Löther, R.: Der Beherrschung der Mannigfaltigkeit. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1972

Löther, R.: Das Reduktionismusproblem in der Biologie. Akademie-Verlag, Berlin 1979 (Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften der DDR, Jg. 1979, Nr. 5/N)

Meißner, K.: Homologieforschung in der Ethologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1976 (Reihe „Philosophie und Biowissenschaften“)

- Nowak, E.: Die Ausbreitung der Tiere. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt 1975 (Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 480)
- Rawitsch, M. G.: Die Rätsel Gondwanas. Verlag Mir, Moskau, und BSB B. G. Teubner Verlagsgesellschaft, Leipzig 1975
- Remane, A.: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig 1956 (2. Aufl.)
- Savadski, K. M., A. S. Mamsin: Philosophische Probleme der modernen Biologie, in: Forschungen – Vorbeugen – Heilen, hrsg. von R. Löther und A. Thom. VEB Verlag Volk und Gesundheit, Berlin 1974
- Schellhorn, M.: Probleme der Struktur, Organisation und Evolution biologischer Systeme. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1969
- Schellhorn, M.: Logisches und Historisches in den Biowissenschaften. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1979 (Reihe „Philosophie und Biowissenschaften“)
- Sedlag, U.: Die Tierwelt der Erde. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1972
- Serschantow, W. F.: Einführung in die Methodologie der modernen Biologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978 (Reihe „Philosophie und Biowissenschaften“)
- Schmidt, A.: Philosophische Studien zur Populationsgenetik. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1970 (Reihe „Philosophie und Biowissenschaften“)
- Stugren, B.: Grundlagen der Allgemeinen Ökologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978
- Sucker, U.: Philosophische Probleme der Arttheorie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978 (Reihe „Philosophie und Biowissenschaften“)
- Tembrock, G.: Grundlagen des Tierverhaltens. Akademie-Verlag, Berlin 1977 (WTB, Bd. 215)
- Tembrock, G.: Grundriß der Verhaltenswissenschaften. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1980 (3. Aufl.)
- Vent, W. (Hrsg.): Widerspiegelung der Binnenstruktur und Dynamik der Art in der Botanik. Akademie-Verlag, Berlin 1974
- Voigt, W.: Homologie und Typus in der Biologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973 (Reihe „Philosophie und Biowissenschaften“)
- Wappler, 8.: Philosophische Studien zum Problemkreis Genetik und Evolution. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973 („Philosophie und Biowissenschaften“)

Biologische Evolutionstheorie

- Čiček, F., D. Hodánová: Evolution als Selbstregulation. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1971
- Dobzhansky, Th., E. Boesiger, D. Sperlich: Beiträge zur Evolutionstheorie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1980 (Genetik, Beitrag 10)
- Holland, H.-J., U. Nürnberg, L. Reinbrecht: Biologie – Agrarpopulation (Lehrbuch der Agraringenieurschulen). VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin 1977
- Lange, E.: Mechanismen der Evolution. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt 1971 (Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 433)
- Senglaub, K.: Sie sind veränderlich. Eine Einführung in die Fortpflanzungs- und Evolutionsbiologie der Tiere. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1982

Sperlich, D.: Populationsgenetik. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973 (Grundlagen der modernen Genetik, Bd. 8)

Stebbins, G. L.: Evolutionsprozesse. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1968 Timofeeff-Ressovsky, N. W., A. N. Jablokov, N. V. Glotov: Grundriß der Populationslehre. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1977 (Genetik, Beitrag 8)

Timofeeff-Ressovsky, N. V., N. N. Voroncov, A. N. Jablokov: Kurzer Grundriß der Evolutionstheorie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1975 (Genetik, Beitrag 7)

Entstehung und Evolution des Lebenden

Akimuschkin, I.: Vom Aussterben bedroht? VEB F. A. Brockhaus Verlag, Leipzig 1981 (3. Aufl.)

Daber, R., J. Helms: Das große Fossilienbuch. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1978

Eigen, M.: Das Urgen. Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Halle! Saale 1980 (Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, Nr. 243, Bd. 52)

Kamschilow, M. M.: Das Leben auf der Erde. Verlag Mir, Moskau, und Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1977

Klausnitzer, B.: Die Stammesgeschichte der Gliedertiere. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt 1981 (Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 541)

Körner, U.: Wie das Leben entstand. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1977 (Reihe „Wir und die Natur“)

Körner, U.: Probleme der Biogenese. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978 (2. Aufl.)

Krumbiegel, G. und B.: Fossilien der Erdgeschichte. VEB Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie, Leipzig 1980

Mägdefrau, K.: Paläobiologie der Pflanzen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1956 (3. Aufl.)

Nürnberg, U.: Biologie und Geschichte unserer Kulturpflanzen. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig 1965 (Kleine naturwissenschaftliche Bibliothek, Reihe Biologie, Bd. 1)

Parthier, B.: Die cytologische Symbiose am Beispiel der Biogenese von Zellorganellen. Akademie-Verlag, Berlin 1981 (Sitzungsberichte der Sächsischen Akademie der Wissenschaften zu Leipzig, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Bd. 114, Heft 4)

Reinbothe, H.: Molekül – Mikrobe – Mensch. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1973 (Reihe „Wir und die Natur“)

Reinbothe, H., G.-J. Krauß: Entstehung und molekulare Evolution des Lebens. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1981

Senglaub, K.: Wildhunde – Haushunde. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1981 (2. Aufl.)

Spinar, Z. V.: Leben in der Urzeit. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1975. Stephan, B.: Die Evolution der Sozialstrukturen. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin 1977 (Weltanschauung heute, Bd. 20)

Takhtajan, A.: Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1973

Tasnádi-Kubacska, A. (Hrsg.): Bevor der Mensch kam. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1968

Thenius, E.: Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1980 (2. Aufl.)

Abstammung und Evolution des Menschen

Feustel, R.: Abstammungsgeschichte des Menschen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1976

Foerster, I.: Anthropogenese und materialistische Dialektik. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1981 (Reihe „Philosophie und Biowissenschaften“)

Freye, H.-A.: Kompendium der Humanökologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1978

Freye, H.-A.: Humangenetik. VEB Verlag Volk und Gesundheit, Berlin 1981 (3. Aufl.)

Frolov, I. T.: Wissenschaftlicher Fortschritt und Zukunft des Menschen. Akademie-Verlag, Berlin 1978 (Zur Kritik der bürgerlichen Ideologie, Bd. 89)

Heberer, G.: Der Ursprung des Menschen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1972 (3. Aufl.)

Herrmann, J.: Die Entwicklung der Menschheit. Akademie-Verlag, Berlin 1974

(Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften der DDR, Jg. 1973, Nr. 16) Herrmann, J.: Spuren des Prometheus. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1975

Jelinek, J.: Der große Bildatlas des Menschen in der Vorzeit. Artia Verlag, Praha 1980

Johst, V. (Hrsg.): Biologische Verhaltensforschung am Menschen. Akademie-Verlag, Berlin 1982 (2. Aufl.)

Klix, F.: Erwachendes Denken. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin 1980

Mania, D., A. Dietzel: Begegnung mit dem Urmenschen. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1980

Schlette, F. (Hrsg.): Die Entstehung des Menschen und der menschlichen Gesellschaft. Akademie-Verlag, Berlin 1980

Schmidt, H.-D., E. Richter: Entwicklungswunder Mensch. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1980

Straaß, G.: Sozialanthropologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1976 (Reihe „Philosophie und Biowissenschaften“)

Straaß, G.: Rassen – Herkunft und Zukunft. Verlag Neues Leben, Berlin 1978 (nl-konkret, Bd. 35)

Straaß, G.: Zwischen genetischer Katastrophe und Übermensch. Verlag Neues Leben, Berlin 1979 (nl-konkret, Bd. 42)

Tscheboksarow, N. N., I. A. Tscheboksarowa: Völker – Rassen – Kulturen. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1979

Ullrich, H.: An der Schwelle der Menschheit. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1974 (Reihe „Wir und die Natur“)

Wolf, J., Z. Burian: Menschen der Urzeit. Urania-Verlag, Leipzig – Jena – Berlin 1979