

Die Wiederentdeckung der biologischen Integration

Paul Overhage SJ

Der Formenreichtum des Lebendigen

Eines der großartigsten Phänomene des Lebendigen, das in seiner eindrucksvollen Anschaulichkeit bei jedem besinnlichen Betrachter immer wieder ein Staunen hervorruft, ist der beinahe verwirrende Formenreichtum, die gewaltige, im wahrsten Sinne des Wortes geradezu unbeschreibliche Mannigfaltigkeit der Gestaltung, von der die lebendige Substanz während ihrer Jahrtausenden langen Geschichte in jeder geologischen Periode und auf jedem Zeithorizont weltweit gekennzeichnet war und heute noch ist. Es gibt in der Gegenwart etwa 70 000 verschiedene Wirbeltierarten, unter ihnen 6000 Säuger-, 28 000 Vogel- und 20 000 Fischarten. Die bis heute beschriebenen Weichtierarten schätzt man auf etwa 104 000; davon entfallen 88 000 auf die Schnecken und 15 000 auf die Muscheln. Die Gliedertiere sind nicht nur nach Individuen-, sondern auch nach Artenzahl in kaum mehr vorstellbaren Massen vorhanden: 750 000 Insektenarten, unter ihnen die Käfer mit 250 000, die Spinnen mit 19 000 und die Krebse mit 16 000 Arten.

Diese Zahlen würden unabsehbar in die Höhe schnellen, wäre uns von jeder Tierart der Vorzeit ein Vertreter fossil überliefert. Gewiß bleibt der „embarras de richesse“ an fossilen Lebewesen, die die paläontologische Forschung in mühseliger, ziselierender Arbeit dem Erdboden entreißen konnte, weit hinter der tatsächlichen Formenfülle zurück, jedoch läßt allein schon die systematische Gliederung der vorzeitlichen Tierwelt den Reichtum und die Mannigfaltigkeit der Gestaltung ahnen. Die kieferlosen Panzerfische (Agnathen) des Ordovizium, Gotlandium und Devon repräsentieren sich (nach Romer) in 5 Ordnungen mit 18 Familien und 80 Gattungen, die Panzerfische mit gelenktem Unterkiefer (Placodermen) des Gotlandium und Devon in 6 Ordnungen mit 29 Familien und 137 Gattungen. Bei den echten Knochenfischen, die sich seit dem Devon entfalten, unterscheidet man 18 Ordnungen mit 445 Familien und 930 Gattungen, bei den Reptilien (seit dem Karbon) 16 Ordnungen mit 197 Familien und 1236 Gattungen. Die seit dem Jura auftretenden Vögel gliedern sich in 34 Ordnungen mit 200 Familien und 610 Gattungen. Von den höheren Säugern sind seit dem Alttertiär 25 Ordnungen mit 206 Familien und 2397 Gattungen fossil bekannt. Der Formenreichtum der Wirbellosen

ist nicht geringer. Die Trilobiten z. B. haben sich vom Kambrium bis zum Perm in 34 Familien mit 996 Gattungen aufgespalten. Von den Ammoniten (Ordnung Ammonitaceae, Perm bis Kreide) werden weit über 1000 Gattungen unterschieden. Die Artenzahl dieser Gruppen liegt natürlich wesentlich höher, läßt sich aber wegen der bruchstückhaften Überlieferung (meist nur Skelettreste) nicht annähernd so genau angeben.

Das gleiche Schauspiel enormer Mannigfaltigkeit bietet auch die Pflanzenwelt der Gegenwart und Vorzeit. Allein schon die Blütenpflanzen (Angiospermen) treten in solcher Vielfalt in Erscheinung, „daß die Arten, die allein von den Sinnen des Menschen unterschieden werden können, sich ... beinahe auf eine Viertelmillion belaufen, eine Zahl in sich so groß, daß es kaum ein Fleckchen der Erdoberfläche gibt, das nicht einige von ihnen beherbergt“ (Good 1956). Nimmt man die andern Pflanzenklassen, die Nacktsamer (Gymnospermen) nach Art unserer Nadelbäume, die Sporenpflanzen nach Art der Farne, Moose und Schachtelhalme und schließlich noch das Heer der Pilze, Algen und einzelligen Formen hinzu, so steigert sich die Fülle und Mannigfaltigkeit ins Unermeßliche. Es gibt Pflanzenarten für jeden Standort, für Meer- und Süßwasser, für stehende und fließende Gewässer, für Sümpfe, Moore und Gezeitenzonen (Strand- und Schlickböden), für trockene und feuchte, kalte und heiße Klimaregionen, für nährstoffreiche und ausgesprochene Sand- und Steinböden. Auch die Tierwelt hat jeden Lebensraum, der irgendwelche Existenzmöglichkeiten bietet, besiedelt, selbst wenn dazu die eigenartigsten Strukturen gestaltlicher und physiologischer Art herausgebildet werden mußten.

Ausschöpfen der organischen Möglichkeiten

Das Phänomen der unermeßlichen Formenmannigfaltigkeit in der Organismenwelt bietet „das Bild eines weitgehenden Ausschöpfens der biologisch überhaupt tragbaren Möglichkeiten“ (Rensch 1954). Diesem Eindruck kann man sich kaum entziehen. Die Formdifferenzierung erstreckt sich von den mächtigsten Vertretern (Riesensaurier, Riesenflugechsen, Riesensäuger, Riesennadelbäume nach Art der kalifornischen Sequoien) bis hinab zu den winzigsten, vielfach mikroskopisch kleinen Lebewesen und von den extrem an eine Lebensweise angepaßten Organismen bis zu den wenig spezialisierten mit großer Plastizität und Umwelttoleranz. Auch in der Körperform sind alle nur denkbaren Gestaltungen verwirklicht, von der Kugelform der Seeigel bis zur Fadenform der Fadenwürmer (Nematoden), von der radiären Form der Hohltiere (Coelenteraten), wie der Quallen, bis zur mehr oder weniger bilateralen Symmetrie der Wirbeltiere, von ungegliederten bis zu reich gegliederten Körpern und von extremitätenlosen bis zu solchen, die fast nur aus Extremitäten zu bestehen scheinen. Die Schalen der Schnecken (Gastropoden)

sind napf-, mützen-, röhren-, nadel- oder bienenkorbformig, flachspiralig, stumpf oder spitzkegelig, kugelig mit teilweiser oder völlig gelöster Spirale, mit ungleichförmigen oder mit sich überdeckenden Spiralwindungen. Sie können mehr oder weniger rückgebildet, zart oder derb, undurchsichtig oder glasig ausgebildet und dabei mit Längs- oder Querrippen, mit Büscheln, Stacheln, Blättchen, Haaren und andern Auswüchsen versehen sein. Die Gehörne der Antilopen sind gerade und glatt oder querskulpturiert, einfach gebogen und glatt oder quergemustert, gebogen mit Wechsel der Biegungsrichtung, lang oder kurz, gabelig verzweigt oder unverzweigt (Rensch 1954).

Die Blätter der Pflanzen können nadel-, binsen-, spatel-, ei-, schild-, nieren-, herz-, pfeil- und spießförmig, linealisch, lanzettlich, elliptisch, kreisrund, bzw. paarig, unpaarig, doppelt, mehrfach, kammförmig und unterbrochen gefiedert, handförmig geteilt, gefingert, gelappt usw. ausgebildet und wirtelig, wirtelig gekreuzt, gegenständig, zweizeilig wechselständig und spiralig am Stamm angeordnet sein. Nicht minder mannigfaltig ist die Ausbildung der Blüte, z. B. der Orchideenblüte mit ihrer Fülle von Formabwandlungen. Es besteht auch in der pflanzlichen Ausformung eine erstaunliche Streubreite.

Auch bei einer funktionellen Betrachtung stößt man auf das gleiche Phänomen. Von festsitzenden, kaum sich rührenden Tieren bis zu frei- und hochbeweglichen gibt es alle möglichen Zwischenstufen in reichster Abwechslung. Die Fortbewegung selbst ist auf unterschiedlichste Art und Weisen verwirklicht. Reptilien und Säuger bewegen sich als Läufer, Springer, Kriecher, Schleicher, Wühler, Kletterer, Schwimmer und Flieger, wobei der Bewegungsapparat jedesmal eine andersartige mechanisch-funktionelle Konstruktion erhalten hat. Säuger leben als Fleisch-, Insekten-, Pflanzen- und Allesfresser, Insekten überdies noch als Kot-, Wachs-, Holz-, Pollen- und Nichtsfresser, als Blut- und Nektarsauger. Die Nahrung wird in der Tierwelt bald durch die gesamte Körperoberfläche, bald durch eine Mundöffnung aufgenommen, bald aktiv ergriffen, bald herbeigestrudelt. Ihre Aufschließung erfolgt entweder intrazellulär oder extrazellulär, entweder intratestinal oder extratestinal, bisweilen in einem Sackdarm, bisweilen im Verlauf eines kontinuierlichen Nahrungsstromes bei einem mit After versehenen Darm. Rensch (1954) weist weiter auf die Fülle unterschiedlicher Verhaltensweisen, z. B. bei den Paarungsspielen und Balzgewohnheiten, auf die verschiedenen Überwinterungsweisen der Schmetterlinge als Ei, Raupe, Puppe oder Imago und auf die verschiedenartigen Bindungen der Tiere aneinander hin, wie Symbiose, Karpnose, Kommensuralismus, Parasitismus, Tierstaaten, Schlaf-, Freß-, Paarungs-, Brutgemeinschaften, Familienverbände usw.

Beschränktes Mutationsspektrum

Das soeben geschilderte Phänomen einer Verwirklichung der heterogensten Wege der Formbildung und Lebenserhaltung oder eines Erschöpfens der biologisch tragbaren Möglichkeiten ist nach Rensch (1954) wesentlich durch richtungslose Mutationen und zufällige Auslesewirkungen zustande gekommen, ja ein Beweis für die Richtungslosigkeit der transspezifischen Evolution. „Es wäre gar nicht möglich, die Mannigfaltigkeit der Formbildungen zu begreifen, wenn wir dieses richtungslose ‚Durchprobieren‘ konstruktiver Abwandlungsmöglichkeiten in der Phylogenese nicht in Rechnung stellen würden.“ Man stutzt unwillkürlich bei diesem Erklärungsversuch, weil die Fülle von Tier- und Pflanzenarten durchaus keinen Formenwirrwarr oder ein Formendurcheinander, sondern eine klare, gradweis abgestufte Mannigfaltigkeit, einen hierarchischen Aufbau nach Allgemeinheitsgraden (enkaptische Gradation) zeigt und die Evolution des Lebendigen nach Ausweis der Fossilüberlieferung durch einen aufbauenden Ablauf, ja auf vielen Strecken auch durch einen „Biologischen Aufstieg“, kurz von einer erstaunlichen Ordnung charakterisiert ist, wie sie im natürlichen System der Pflanzen und Tiere so eindrucksvoll zum Ausdruck kommt. Trotzdem soll dieser Stufenbau wesentlich durch Mutationen, die man als „richtungslos“, „zufällig“, „dem blinden Zufall unterworfen“, als „zufällige Unfälle“ oder „Reproduktionsfehler“ bezeichnet, zusammen mit zufälligen Auslesewirkungen entstanden sein.

Es ist das eine Ausdrucksweise, die leicht mißverstanden werden kann, wenn man nicht hinzufügt, worauf sich die „Zufälligkeit“ und „Richtungslosigkeit“ bezieht, nämlich auf die Außeneinflüsse und die Anpassungen. Mutationen sind nur in dem Sinne zufällig, sagt mit Recht Dobzhansky (1954), „daß, welche Gene mutieren und wann sie abändern, nicht mit der möglichen Nützlichkeit oder Schädlichkeit der Mutationen für ihre Träger zu tun hat“. Das bedeutet schon eine erhebliche Einschränkung der Richtungslosigkeit. Dazu vermag der Prozeß der Mutation, der ja kein momentaner, sondern ein zeitlich ausgedehnter Vorgang mit drei Phasen ist¹, nicht alle denkbaren Richtungen einzuschlagen und alle möglichen Abänderungen hervorzurufen. Der Mutationsvorrat jedes Genortes ist nämlich durch seine Struktur festgelegt, die nur Modifikationen auf bestimmten Wegen erlaubt. Diese Wege mögen zahlreich sein, sind aber nicht von unendlicher Mannigfaltigkeit. Simpson (1953) betont sehr stark die erstaunlich hohe Integration und Beständigkeit des genetischen Systems. Es sei augenscheinlich, „daß selbst innerhalb der Grenzen eines gegebenen Reaktionssystems nicht alle denkbaren Mutationen auftreten und diejenigen, die sich ereignen, es mit ungleicher Häufigkeit tun“. Kossowig (1959) weist weiter auf die Verflechtung jedes einzelnen Gens mit seinem genetischen Hintergrund, dem Restgenotyp, beim Hervorbringen einer Eigenschaft

¹ Vgl. P. Overhage, „Mutation. Änderung im Erbgefüge“, in dieser Ztschr. 175 (1964/65), H. 5, 379 f.

hin. Auf dem hohen Bindungsgrad der einzelnen Gene an diesen Restgenotyp, der kanalisierend nur bestimmte Entwicklungsrichtungen gestatte, beruhe die Einengung der durch Mutationsprozesse hervorgerufenen Entwicklungsmöglichkeiten. Dobzhansky (1953) spricht von einem „begrenzten Feld“, innerhalb dessen sich erbliche Änderungen vollziehen.

Schon Bauer und Timoféeff-Ressovsky (1943) hatten betont, daß bei einem gegebenen Organismus die Zahl der möglichen Mutationen eine endliche ist und gewisse Merkmale bei der ihm eigenen Variabilität niemals vorkommen, z. B. grüne Fellfärbung bei Mäusen oder blaue Augen bei der Fruchtfliege „*Drosophila*“. Tatsächlich haben Beobachtungen an „*Drosophila*“ immer wieder gezeigt, daß nicht das ganze Spektrum zur Verfügung steht. Mutationen der Augenfarbe – sehen wir vom Weiß ab – liegen samt und sonders im Rötlichen, niemals im Grün oder Blau, während bei andern Insekten auch diese Farben vorkommen. Dazu zeigen die Mutationen immer wieder eine bestimmte Abstufung der Augenfarbe vom normalen dunklen Rot der Wildfarbe über korallenrote, blutrote, eosinfarbige und andere Zwischenstufen bis zum Weiß. Diese Befunde legen nahe, daß andere Farbmутanten und andere mutative Abläufe nicht möglich sind. Jede Art von „*Drosophila*“ hat allem Anschein nach ihre charakteristische Garnitur von phänotypischen Aberrationen, die leicht erzeugt werden können, so daß sich manche Mutationen so oft wiederholen, daß die Genetiker deren Auftreten nicht mehr vermerken. Auch die Untersuchungen von Stubbe (1959) am Mutationspektrum der wilden und kultivierten Form der Gerste machen offenbar, daß unter den Merkmalsänderungen, die durch induzierte Mutationen erzeugt werden, praktisch keine auftreten, die nicht auch in Wildpopulationen gefunden werden können. Die Art der auftretenden Mutationen erscheint also an die strukturelle Verfassung jeder einzelnen organischen Gruppe gebunden und von ihr bestimmt zu sein. Das legen auch die unermeßlich zahlreichen Parallelevolutionen nahe, wie sie in ganzen Bündeln parallel verlaufender, verwandter Deszendenzreihen vom Rang einer Ordnung, Familie, Gattung und Art in Erscheinung treten. Sie stimmen in den wesentlichen Merkmalen des jeweiligen taxonomischen Niveaus überein, unterscheiden sich aber in andern.

Einfluß des Organisationsgefüges

Der ausschlaggebende Einfluß der strukturellen Verfassung oder der Organisationsgrundlage einer Organismengruppe auf die Variation wird besonders an der Fülle der Anpassungen deutlich, die trotz des gleichen Lebensmilieus auf verschiedenen Wegen in vielseitiger Art und Ausformung erfolgten. So hatten z. B. die ausgestorbenen Ichthyosaurier, Plesiosaurier und Mosasaurier, Wirbeltiere aus der Klasse der Reptilien, die gleichen mechanischen und ökologischen Außenbedingun-

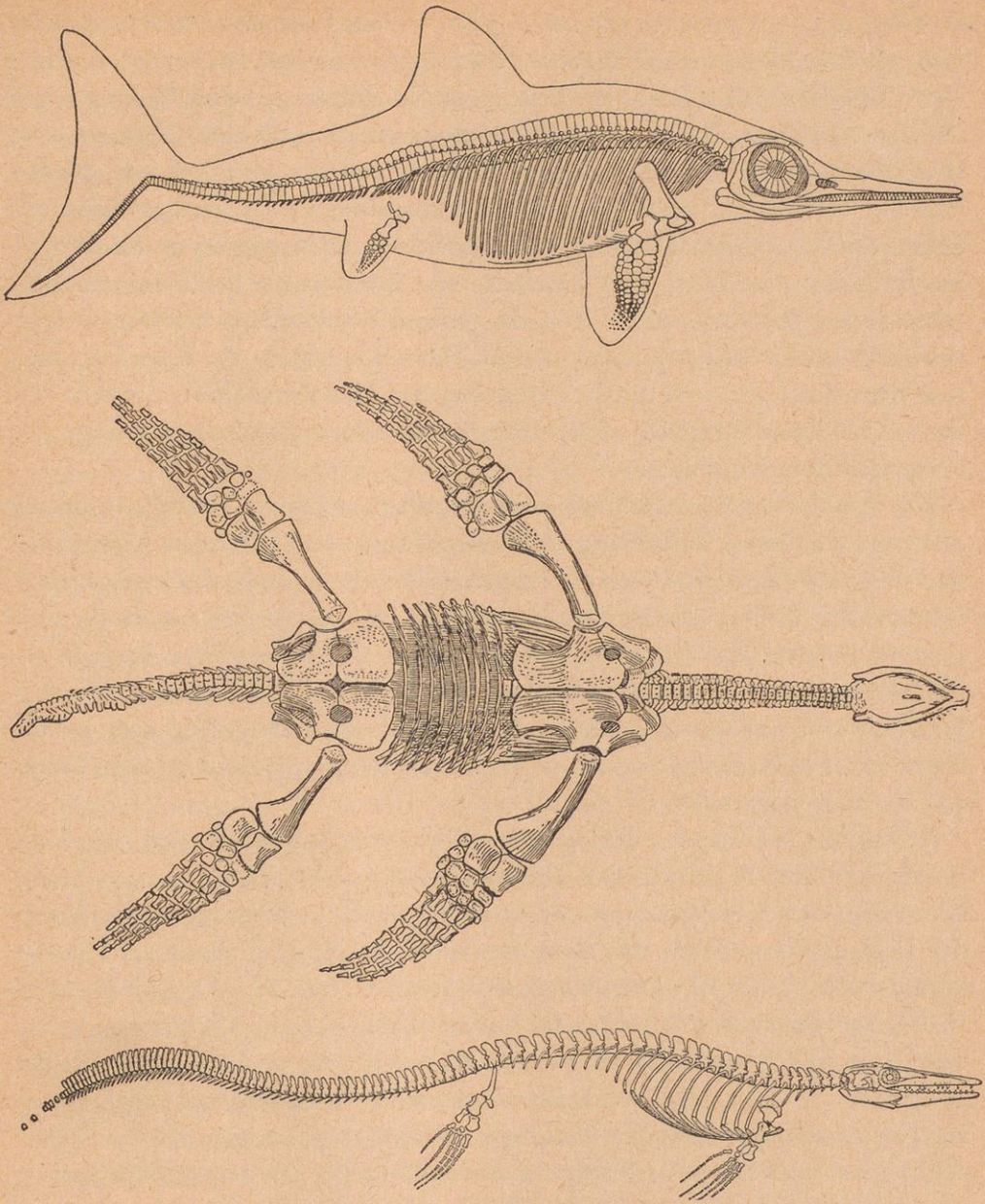


Abb. 1: Meeresreptilien. Oben: Jurassischer Ichthyosaurier; Mitte: Jurassischer Plesiosaurier („Thaumatosauros“); unten: Mosasaurier („Tylosaurus“) aus der Kreide. Nach Stromer, Williston und Osborn aus Romer 1945.

gen, wie sie ein Leben im Meer mit sich bringt, zu bewältigen. Beides, der Wirbeltierbauplan nach Art der Reptilien und die gleiche Umwelt, macht zahlreiche Übereinstimmungen und Ähnlichkeiten verständlich, nicht aber die unterschiedliche Art und Weise, wie jede dieser drei Gruppen den Anforderungen des Wassermilieus

im einzelnen Rechnung getragen hat (Abb. 1). Bei den Ichthyosauriern hat sich der Hals stark verkürzt, bei den Plesiosauriern sogar verlängert. Beider Extremitäten sind zu Ruderpaddeln geworden, aber jeweils in anderer Art und Weise. Bei den Plesiosauriern steht das Ruderpaddel durch einen relativ langen Oberarm bzw. Oberschenkel ziemlich weit vom Rumpfe ab, so daß hier gleichsam ein „Ruderboot“ entstanden ist, im Gegensatz zum „Torpedotyp“ der Ichthyosaurier mit kaum gestielten Flossen. Die Mosasaurier erreichten die Anpassung an die schwimmende Lebensweise durch einen Weiterbau vom Eidechsentyp aus. Diese und zahlreiche andere Unterschiede, die trotz des gleichen Wassermilieus bestehen, erscheinen durch das Evolutionsstadium oder die Entwicklungshöhe der Grundorganisation bzw. durch die strukturelle Verfassung der Vorfahrenformen bedingt, von der aus die Transformation zu Meerestieren hin einsetzte und das jeweilige Mutationsspektrum bestimmte.

Der Pappus der Körbchenblütler (Kompositen) mit seiner Fallschirmwirkung dient zur räumlichen Verbreitung der Samen. Es gibt aber zahlreiche Kompositen ohne Pappus-Bildungen, die ebenso weitverbreitete Arten sind. „*Anemona alpina*“ besitzt einen Griffel, der zu einem Flugorgan vergrößert und ausgestaltet ist, „*Anemona narcissiflora*“ hat diesen Apparat nicht. Dennoch gedeihen beide Pflanzen nebeneinander am gleichen Standort. Daß die hier sich offenbarende Mannigfaltigkeit so ist, wie sie in Erscheinung tritt, und nicht noch größer, geht auf die Gestaltungsmöglichkeiten zurück, die der betreffenden Gruppe als erbliche Potenzen zur Verfügung stehen.

Wir stoßen hier auf das Problem der „Pluripotenz“. Dieser Begriff bringt die Vorstellung zum Ausdruck, daß Umformungen und Neubildungen von Merkmalen nach Ordnungsprinzipien vonstatten gehen, die in den Grundeigenschaften des Organisationsgefüges, das einen entscheidenden Einfluß ausübt, erblich begründet sind, eine Auffassung, die schon Darwin vertrat. Sie ist am deutlichsten in dem Satz formuliert: „Die Art der Variation hängt in viel höherem Grade von der Natur oder Konstitution des Wesens als von der Natur der veränderten Bedingungen ab.“ Wegen der vorhandenen oder nicht vorhandenen erblichen Potenzen gibt es deshalb z. B. in der Gattung „*Accacia*“ zwar Formen, die den Phylocladus- und den Fiederblatt-Habitus in unterschiedlicher Weise ausgebildet haben, aber keine mit Stammessukkulenz wie bei den Kaktusartigen.

Auf das Mit- und Nachwirken der gegebenen Organisationsgrundlage bei evolutionen Wandlungen hat Bock (1959) in seiner Arbeit über die unterschiedliche Ausbildung der Unterkiefer-Oberkiefergelenke bei Vögeln hingewiesen. Nach ihm schließt die Evolution der meisten Strukturen alte mit ein. Er lehnt deshalb die Termini „Richtungslosigkeit“ und „Opportunismus“ ab, weil sie die stillschweigende Folgerung enthalten, daß die von den Organismen eingeschlagenen Wege „wesentlich zufällig“ seien. „Das ist nicht wahr; denn der von einem bestimmten Organismus eingeschlagene Weg hängt in weitem Ausmaß von dessen

Vorgeschichte ab“. Es gibt also in der Evolution des Lebendigen einen Rahmen oder ein Gefüge, das durch das mutative Wandlungsgeschehen nicht ohne weiteres gesprengt werden kann, sondern beharrt und durch seine Struktur das Mutationspektrum einschränkt und so auf weitere Transformationen entscheidenden Einfluß nimmt. Insektenbeine werden sich deshalb niemals bei Wirbeltieren und Wirbeltierextremitäten nie bei Insekten ausbilden. Die naturhafte Variabilität des Organischen ist begrenzt. Es gibt zahlreiche Wege der Evolution, nicht aber beliebig viele.

Korrelationen

Die paläontologischen Dokumente der Organismengeschichte haben seit langem erkennen lassen, daß sich bei der Evolution einer Tiergruppe nicht nur ein einzelnes Merkmal in einer Richtung abwandelt, sondern daß meist ein ganzer Merkmalskomplex von der Um- und Weiterbildung in gleichsinniger Weise erfaßt wird. So wurden z. B. beim Werden der Lauftiere in den verschiedenen Wirbeltierordnungen, wie Rensch (1954) sagt, „nicht nur die Beine verlängert und die bewegend Muskeln kräftiger, sondern es wurden auch die Zehenzahl stets reduziert, der Aufhängemechanismus der Beine, wie das Becken, verstärkt; die Sohle wurde stärker gefestigt und gepolstert. Herz und Lungen auf stärkere Beanspruchung umgestellt, die Augen meist relativ vergrößert und auch Instinkte im Verhalten gegenüber Feinden (z. B. Verstärkung der Fluchtinstinkte) oder gegenüber Artgenossen ausgebildet.“ Es bestehen Wechselbeziehungen oder ein Abgestimmtsein, z. B. zwischen der Bezahnung des Ober- und Unterkiefers, damit das Maul geschlossen und das Fressen vollzogen werden kann, oder zwischen dem Zahn- und Verdauungssystem entsprechend der zu verarbeitenden Nahrung. Viele Merkmale neigen wegen der zwischen ihnen bestehenden funktionellen Beziehungen dazu, gemeinsam aufzutreten und abzuändern. Schon seit Cuvier spricht man deshalb vom „Prinzip der Korrelation“. Nach Darwin ist „von allen Gesetzen, die die Variabilität leiten, das der Korrelation das wichtigste“.

Die Fülle der in einem organischen System bestehenden Korrelationen wirkt sich am auffälligsten bei allen Proportionsänderungen aus, wie sie in der transspezifischen Evolution die Regel sind. Ihr Einfluß ist umfassend, weil die ungeheure Verschiedenheit der lebendigen Gestalten zu einem guten Teil auf unterschiedlichen Körper- und Organproportionen beruht bzw. durch das Wirken unterschiedlicher Wachstumsallometrien geworden ist. Ein gewaltiges Gefüge von Korrelationen erfährt jedesmal eine harmonische Abänderung, wenn sich z. B. der Körper unter Wahrung der lebensnotwendigen gestaltlichen und funktionellen Beziehungen zwischen den Körperteilen und Organen vergrößert oder verkleinert. Mit Recht haben deshalb Olson und Miller (1958) die Bedeutung der „covariance“ für das Verständnis der morphologischen Integration stark hervorgehoben.

Die genetischen Grundlagen der Korrelationen konnten in einigen Bereichen analysiert werden. So stellte sich heraus, daß ein Einzelmerkmal vielfach von mehreren Genen bestimmt wird. In diesen Fällen spricht man von einer Genkopplung oder Polygenie (Abb. 2). Die Beispiele für diese Erscheinung werden immer zahlreicher. Beim Mais z. B. hat man mindestens 50 Genloci in den Chromosomen entdeckt, die alle bei der Herstellung von Chlorophyll mitwirken. Bei „Drosophila“ wird die Augenfarbe von mehr als 40 Genloci beeinflusst. Mit der Flügelbildung und Flügeladerung stehen Hunderte von Einzelgenen in Zusammenhang. „Dazu kommt, daß es Hunderte von Organen gibt, die grundsätzlich nicht anders determiniert sein können als die Flügel, was doch besagt, daß alle Gene bzw. örtlichen Besonderheiten des Keimgefüges in Bindungsbeziehungen zu allen Eigenschaften aller Organe des Körpers stehen“ (Kühn 1961). Merkmalsbildungen lassen sich deshalb nicht mehr von der Vorstellung „ein Gen – ein Merkmal“ her einsichtig machen, d. h., daß jedes Gen ein Merkmal kontrolliert bzw. jedes Merkmal von einem Gen kontrolliert wird. Bei den allermeisten Eigenschaften vielzelliger Organismen ist die Beziehung zwischen Genen und Merkmalen die eines langen, viel-dimensionalen Netzwerkes von Wechselbeziehungen zwischen zahlreichen Genen und den Folgen ihrer sich untereinander verflechtenden Reaktionen.

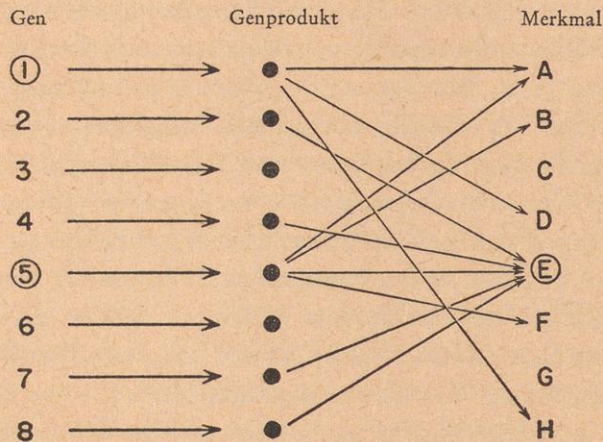


Abb. 2: Gen und Merkmal. Das chemische Produkt eines Gens vermag auf viele Merkmale einzuwirken (Pleitropie, z. B. 1 und 5; ein Merkmal kann von den chemischen Produkten vieler Gene beeinflusst werden (Polygenie, z. B. E). Das Schema zeigt das in der Wirklichkeit bestehende, ungeheuer verwickelte Netz direkter und indirekter Wechselbeziehungen und Wechselwirkungen selbstverständlich in äußerster Vereinfachung. Nach Mayr 1963.

Infolge dieser netzähnlichen Beziehungen und korrelativen Verflechtungen zwischen Genen und Merkmalen wirkt umgekehrt ein einzelner Erbfaktor meist oder sogar immer auf mehrere morphologische oder physiologische Merkmale ein, so daß die Abänderung eines Gens zugleich auch eine Abänderung der verschiedenen,

von ihm beeinflussten Merkmale nach sich zieht. Es ist das die Pleiotropie der Gene (Abb. 2). Sie ist wohl bei allen Erbänderungen von „*Drosophila*“ vorhanden, was aber in der Bezeichnung der Mutanten gewöhnlich nicht zum Ausdruck gebracht wird. Mutierte Gene werden nämlich nach dem auffälligsten Merkmal, das sie hervorrufen, benannt, z. B. das Gen „white“ nach der weißen Augenfarbe, „vestigial“ nach den Stummelflügeln, „stubloid“ nach der Borstenverkürzung. In Wirklichkeit verändert die Mutation „white“ auch noch die Farbe der Hodenmembran, die Form der Spermatheken, die Lebensdauer und die allgemeine Vitalität; „vestigial“ verkleinert außerdem die Flügel, verändert die Halteren, richtet einige Borsten auf, die sonst horizontal liegen, verändert die Flügelmuskulatur, die Form der Spermatheken, die Wachstumsgeschwindigkeit und die Vitalität; „stubloid“ verändert zusätzlich die Borsten, Flügel, Beine, Antennen und die Lebensfähigkeit. Wegen dieser Befunde genügt das rein elementaristische Bild der Vererbung, nach dem jeder Höcker und jeder Zahn von einem besonderen Gen beherrscht wird, nicht mehr. Die meisten Gene wirken sich pleiotrop aus.

Integrierte Systeme

Das Genom und die Chromosomen werden wegen dieser Befunde in der Genetik nicht mehr als eine bloße Summe oder ein Mosaik selbständiger, einzeln wirkender Anlagen aufgefaßt, sondern als ein System, das als Ganzes den fertigen Organismus hervorbringt. Man spricht jetzt von einer „hierarchischen Ordnung innerhalb der Wirksysteme, der Chromosome und des gesamten Genoms“ (Goldschmidt), vom „System polygenischer Vererbung“ (Lerner), von „wesentlicher Verbundenheit“ (Waddington), von „gekoppelten, balancierten polygenischen Komplexen“ (Bodmer und Pearsons), von der „Ganzheit‘ des Genotyps als Folge seines epigenetischen Systems“, vom Genotyp als „physiologischem Team“, von der „gegenseitigen Abhängigkeit der Gene“ bzw. der „Wechselwirkung der Gene“ (Mayr), von „konstruktiven Genen“, die „eine vielseitige bzw. ‚ganzheitliche‘ und mehr oder minder harmonische Auswirkung“ haben (Rensch). Nach Dobzhansky ist der Genotyp ein „integriertes System“ mit „innerem Zusammenhalt“, der nach Clausen und Hiesey durch „Zusammenhalts-Mechanismen“ bewirkt wird, die im Chromosom verankert sind².

² Nach Lerner (1950) bilden die wirkenden Einheiten nicht die einzelnen Gene, sondern wahrscheinlich ganze „polygenic blocks“, die Eigenschaften besitzen, die über die der Einzelgene, aus denen sie sich aufbauen, hinausgreifen. Benzer (1957) spricht von „Cistrons“, d. h. von funktionellen Einheiten für bestimmte phänotypische Ausprägungen, die sich einem begrenzten Segment der genetischen Karte eines Chromosomes zuordnen lassen und sich aus verschiedenen Mutationsorten, sog. „Mutons“ bzw. „Recons“, d. h. kleinsten, austauschbaren Kombinationseinheiten zusammensetzen. Aber auch die Cistrons erscheinen nach den neuesten Forschungen schon nicht mehr als unbedingt abgeschlossene Einheiten, weil sie sich überlagern können. Nach Dobzhansky (1959) wirken die Chromosome oder bestimmte Abschnitte, besonders was die Lebensfähigkeit ihrer Träger betrifft, „nicht als mechanische Aggregationen von unabhängig voneinander wirkenden Genen, sondern als Supergene“, d. h. als „Integrationseinheiten des Erbmateri als“. Sie sind vor einem Genaustausch (crossing over) geschützt und werden wie ein einzelnes Gen übertragen (Mayr 1963). Die Untersuchungen darüber sind in vollem Gange.

Auch die Population, d. h. die lokal begrenzte, zusammenhängende Fortpflanzungsgemeinschaft einer Art und Rasse, die heute im Mittelpunkt der experimentellen Forschung steht, betrachtet man wegen der in ihr vorhandenen, durch Befruchtung potentiell oder faktisch immer wieder austauschbaren Masse an Erbmaterial, dem „Erbgutreservoir“ oder „gene pool“, als ein „fein integriertes System“ im „genetischen Gleichgewicht“ mit einer „fein ausbalancierten Struktur“ und einer „wohlgeordneten Verteilung der Individuen“, das eine „Selbstregulation für optimale Existenzbedingungen und Überleben (Homeostasis)“ mit „Rückkopplungsmechanismen“ aufweist. Emerson (1960) bezeichnet dieses „sich selbst regulierende polymorphe System“ als einen „Epiorganismus“ oder „Superorganismus“ mit „endgerichteten oder teleonomischen Eigenschaften“. Damit ist die Integration für alle Organisationsstufen des Lebendigen anerkannt.

Die Entdeckung der umfassenden korrelativen Beziehungen und die Einführung und Verwendung der vorher erwähnten Termini „konstruktiv“, „harmonisch“, „ganzheitlich“, „endgerichtet“, „teleonomisch“, „integriertes System“, „innerer Zusammenhalt“, „Kovarianten“, „Kopplung“, „Rückkopplung“, „Selbstregulation“ (Homeostasis) usw. machen das wachsende Abrücken der genetischen Forschung vom „Zufall“, von der völligen „Richtungslosigkeit“ und den rein „additiven“ Vorstellungen mit der „Summation von Effekten“ unabhängig voneinander wirkender Gene bzw. Mutationen offenbar. Alle diese Termini, die von einer geistigen Umstellung künden, „werden als Modelle verwendet, die uns helfen, das Wirken der Gene im Entwicklungsprozeß zu veranschaulichen. Sie dürfen uns aber nicht gegenüber der fundamentalen Unwissenheit über die genauen Einzelheiten blind machen, durch die die beobachtete universale Regulation im Verlauf der Entwicklung zustandekommt“ (Mayr 1963). Sie alle sind noch weit von einer exakten Definition und erst recht von einer kausalen Erklärung dessen, was sie bezeichnen, entfernt und stellen deshalb ebensoviele offene Fragen dar. Aber sie heben das eigentliche, ungeheuer schwierige Problem der transspezifischen Evolution, das noch einer Lösung durch exakte kausale Forschung harrt, scharf heraus: das Problem der Integration.

Gebundene Mannigfaltigkeit

Das Heer der im Chromosom, im Genom, in der Zelle, im Organismus und in der Population wirksamen Korrelationen, von denen wir nur einige wenige aufzeigen konnten, vermittelt eine Ahnung von dem unermeßlich komplexen Geschehen, das sich bei der phylogenetischen Transformation oder transspezifischen Evolution abgespielt und das Organismenreich der Vergangenheit und Gegenwart in seiner Vielfalt und seiner hierarchisch aufgebauten Mannigfaltigkeit der Tiere und Pflanzen hervorgebracht hat. Korrelationen äußern sich in der Polygenie und

Pleiotropie der Gene und bestimmen Proportionsänderungen und Wachstumsallometrien. Allenthalben stößt man auf abgestimmte Reaktionsgeschwindigkeiten und korrelative Verflechtungen, auf eine „covariance“ bei der morphologischen und physiologischen Integration. Es bestehen bestimmte Regelmäßigkeiten oder Gefügesetzmäßigkeiten, die das Mutationsspektrum eingrenzen. Sie stellen „Systemeigenschaften der organismischen Ganzheit“ dar, d. h. „Relationen, die nur unter steter Rückbesinnung auf den ganzheitlichen Zusammenhang geklärt werden können“ (Rensch 1954), und bedingen oder bewirken, daß sich transspezifische Änderungen konstruktiv und harmonisch vollziehen.

Auf der anderen Seite machen die ungeheure Mannigfaltigkeit der organischen Gestalten, aber auch die eingeschlagenen Wege der Organbildung und Existenzsicherung deutlich, daß es eine Pluripotenz oder zahlreiche Wege der Evolution gibt, daß es „so, aber auch anders“ geht, wie Rytz (1945) einmal formulierte. Es besteht zweifellos eine Freiheit der Gestaltung, die aber weder eine absolute noch eine völlig ungerichtete und zufällige ist. Günther (1950) spricht von einer „Spielraumfreiheit“ oder „Freiheit in der Begrenzung“. Diese „gebundene Mannigfaltigkeit“, wie wir dieses bedeutsame Phänomen genannt haben, stellt ein Ordnungsprinzip im Organischen dar und gehört zu den Grundeigenschaften des Lebendigen. Dadurch hat die so überaus abwechslungsreiche Formen- und Strukturfülle, die vom Lebendigen hervorgebracht wurde und geradezu den Anschein eines Erschöpfens der biologischen Möglichkeiten erweckt, keinen ungerichteten Formenwirrwarr erzeugt, wie er bei völlig richtungsloser Mutation und zufälligen Auslesebedingungen zu erwarten gewesen wäre. Die Evolution des Lebendigen konnte von Anbeginn, wie Günther (1962) sagt, „gleichsam nur in eine Matrix hinein ablaufen“, wobei die „Differenzierungsmöglichkeit des Folgenden stets von der Besonderheit des Vorausgegangenen“ abhängig blieb. Das Natürliche System der Pflanzen und Tiere mit seinen Klassen, Ordnungen, Familien, Gattungen und Arten legt davon ein anschauliches und eindrucksvolles Zeugnis ab.

Die Wiederentdeckung der biologischen Integration

Man hat in der Biologie und Evolutionsforschung das Phänomen der organischen Integration wieder entdeckt, und zwar nicht als ein Phänomen irgendwelcher entelechialer Art, sondern als eine Erscheinung, die mit naturwissenschaftlichen Methoden angreifbar und kausal analysierbar ist. Damit hält aber zugleich auch die Teleologie wieder ihren Einzug in die biologische Forschung, aus der man sie verbannt hatte, und zwar ebenfalls nicht als ein entelechiales, sondern als ein naturwissenschaftliches, auf weite Strecken hin lösbares Problem. Bisher wurde die Teleologie, wie Davis (1961) sagt, „als eine Dame behandelt, ohne die zwar kein Biologe leben kann, – aber jeder schämte sich, mit ihr in der Öffentlichkeit ge-

sehen zu werden. Wenn die Änderung des Namens – z. B. in Teleonomie – bedeutet, daß die Verbindung der Dame mit der Biologie einen legitimen ehelichen Status erlangt hat, dann werden auch ihre zahlreichen Kinder recht bald eine Anerkennung erhalten“. Jetzt, da Simpson (1963) sogar das Wort „Teleologie“ wieder verwendet und betont, daß alle Forscher, die jede Art teleologischer Betrachtung aus der Biologie ausschließen, damit „alle die ganz realen und naturwissenschaftlichen Probleme herauswerfen, die die Teleologie zu lösen versuchte“, dürfte die Teleologie in der biologischen Forschung wieder hoffähig werden. Simpson weist mit Recht darauf hin, daß die Antwort auf die Frage nach dem bloßen „Wie?“ (z. B. Wie wird die Erbllichkeit übertragen? Wie kontrahieren die Muskeln?) zwar eine naturwissenschaftliche Erklärung biete, aber doch nur eine „reductionist explanation“, die in Begriffen der Physik, Mechanik und Chemie gegeben werde. In der Biologie müsse aber noch eine weitere Art der Erklärung hinzutreten, nämlich die Antwort auf die Frage „Wozu?“, also „die schreckliche teleologische Frage“. Sie sei nicht nur legitim, sie müsse sogar bei Lebensphänomenen gestellt werden. Hier zeichnet sich eine sehr erfreuliche Wendung ab, die ein tieferes und richtigeres Erfassen der organischen Wirklichkeit einleitet, weil sich das Organische, gleichgültig auf welchem Organisationsniveau, nicht zuletzt durch eine ausgesprochene und hochgesteigerte Integration charakteristisch vom Anorganischen unterscheidet. Die Antwort auf die Frage, ob und wann man bei dem äußerst schwierigen Unternehmen einer kausalen Analyse der biologischen Integration auf eine Grenze stoßen wird, mag man getrost der Zukunft überlassen.

Literatur:

Eine ausführliche Darstellung des Problems der Integration findet sich in: P. Overhage, „Die Evolution des Lebendigen. Die Kausalität“, Kap. II: „Integration“, 59–92 (Quaestiones disputatae, H. 26/27, Freiburg 1965). Die Arbeiten der zitierten Autoren sind folgende: Bauer, H. u. Timoféeff-Ressovsky, N. W., Genetik und Evolutionsforschung, in: G. Heberer (Hrsg.): Die Evolution der Organismen (Jena 1943) 335–429; Benzer, G., The elementary units of heredity, in: W. D. McElroy, B. Glass (Ed.): The chemical basis of heredity (Baltimore 1953) 70–93; Bock, W. J., Preadaptation and multiple evolutionary pathways, in: Evolution 13 (1959) 194–211; Davis, B. D., Opening address: The teleonomic significance of biosynthetic control mechanisms, in: Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 26 (1961) 1–10; Dobzhansky, Th., Genetics and the origin of species, 3. Aufl. (New York 1953); Ders., Evolution as a creative process, in: IX. Internat. Congr. Genetics Bellagio 1953 (Firenze 1954) 435–449; Ders., Evolution of genes and genes in evolution, in: Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24 (1959) 15–30; Emerson, A. E., The evolution of adaptation in population systems, in: S. Tax (Ed.): Evolution after Darwin, Bd. I (Chicago 1960) 307–348; Good, R., Features of evolution in flowering plants (London 1956); Günther, K., Phylogenetik, Teleologie und Freiheit, in: H. Grünberg, W. Ulrich (Hrsg.): Moderne Biologie (Berlin 1960) 94–130; Ders., Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1954–1959, in: Fortschr. Zool. 14 (1962) 268–547; Kosswig, C., Phylogenetische Trends, genetisch betrachtet, in: Zool. Anz. 162 (1959) 208–221; Kühn, A., Grundriß der Vererbungslehre, 3. Aufl. (Heidelberg 1961); Lerner, I. M., Population genetics and animal improvement (Cambridge 1950); Mayr, E., Animal species and evolution (Cambridge, Mass. 1963); Rensch, B., Neuere Probleme der Abstammungslehre, 2. Aufl. (Stuttgart 1954); Rytz, W., Der Weg des „auch anders“ als Theorie für die prinzipielle Richtung bei der Phylogenie (Artenstehung), in: Arch. Jul. Klaus-Stiftung 20 (1945) 268–276; Simpson, G. G., The major features of Evolution (New York 1953); Ders., Biology and the nature of science, in: Science 139 (1963) 81–88; Stubbe, R., Considerations in the genetical and evolutionary aspect of some mutants of Hordeum, Glycine, Lycopersicon and Antirrhinum, in: Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24 (1959) 31–40.