

Paul Overhage SJ

Transspezifische Evolution

Die Evolution des Lebendigen ist durch einen aufbauenden Ablauf gekennzeichnet. Er äußert sich in der Ausbildung von Strukturen und Funktionen, die den Organismus immer stärker und besser in seine Umwelt einpassen („Anpassungsvervollkommenungen“), auf weite Strecken aber auch durch einen „Biologischen Aufstieg“. Diese Höherentwicklung beruht auf fortschreitend verwickelter werdenden Geweben und Organen und auf zunehmender Wechselwirkung und Integration der von den Genen und Chromosomen gesteuerten Prozesse. Mit dieser morphologischen Vervollkommenung ist zugleich ein verstärktes und reicheres psychisches Erleben und damit eine erhöhte Autonomie der Einzelorganismen verbunden. Dazu äußert sich der aufbauende Ablauf der Evolution in einer gradweise abgestuften Mannigfaltigkeit oder einem hierarchischen Stufenbau der Organismenwelt nach Allgemeinheitsgraden („enkaptische Gradation“), vor allem durch Ausgliederung höherer und niederer systematischer Kategorien (Klassen, Ordnungen, Familien usw.), d. h. von Organismengruppen mit typischen Bau- und Organisationsplänen, die nebeneinander stehen oder aufeinander aufbauen, wie es im Natürlichen System der Organismen zum Ausdruck kommt. Diese Phänomene, die „Anpassungsvervollkommenungen“, der „Biologische Aufstieg“¹ und die „enkaptische Gradation“, sind aufs innigste, ja unlösbar miteinander verbunden und verflochten. Ihr Werden während des Ablaufs der Jahrmillionen langen Organismengeschichte bezeichnet man mit den Termini „Makrophylogenetese“ oder „Typogenese“, besser noch wohl mit den Ausdrücken „Transspeziation“ oder „transspezifische Evolution“.

Die crux der Evolutionsforschung

Die kausale Erklärung der Transspeziation ist vom paläontologischen und zoologisch-botanischen Standpunkt aus gesehen geradezu die crux der gesamten Evolutionsforschung. Das liegt letztlich daran, daß dieser ungeheure Vorgang, der sich in den Jahrmillionen der Organismengeschichte abspielte, nicht mehr reproduzierbar ist, auch nicht in einzelnen seiner Komponenten. Es ist offensichtlich unmöglich, im Laboratorium die Evolution des Pferdestammes oder auch nur der Fliegengattung „Drosophila“, des Forschungsobjektes der Genetiker, zu wiederholen. Die der Transspeziation zugrunde liegende Ursächlichkeit läßt sich deshalb nicht mehr direkt beobachten oder

¹ Siehe dazu P. Overhage, Der „Biologische Aufstieg“, in dieser Zschr. 170 (1962) 418–429.

analysieren. Es muß jedoch, wie Zimmermann (1962) mit Recht sagt, „das betreffende Geschehen ablaufmäßig bekannt sein, ehe man an eine Kausalanalyse herantreten kann. Wer kann aber den Weg der stammesgeschichtlichen (phylogenetischen) Herausbildung des menschlichen Auges auch nur einigermaßen zuverlässig schildern? ... Erst muß der Ablauf der Bildung von Synorganisationen bekannt sein, ehe eine Diskussion über die Ursachen überhaupt sinnvoll ist.“

Das der Forschung zur Verfügung stehende Material an Organismen der Vorzeit und Gegenwart weist nun einmal einen zweifachen empfindlichen Mangel auf. Zunächst stellt es nur das Ergebnis der abgelaufenen Evolution dar, das als solches keine direkte Einsicht in das kausale Zustandekommen der voraufgegangenen evolutiven Abläufe, die zu diesem Ergebnis führten, gewährt. Wir erfassen nur Endresultate, aber keine Ursachen. Alle Schlüsse von dieser Basis aus auf die Kausalität bleiben deshalb meist hypothetisch und zweideutig. Wo aber diese Abläufe – und das ist das zweite – in der Natur oder im Experiment zu beobachten sind, wie bei den Organismen der Gegenwart mit ihren aufeinanderfolgenden Generationen, umfassen sie im Vergleich zur Gesamtevolution oder auch nur zur Entwicklung einer Gattung oder Ordnung bloß einen außerordentlich winzigen Ausschnitt aus Raum und Zeit.

Selbstverständlich hat die direkte Beobachtung organischer Abläufe für die kausale Erschließung der gegenwärtig ablaufenden biologischen Vorgänge eine hohe Bedeutung; aber es fragt sich, ob das sich in einem derart winzigen Abschnitt und engen Ausschnitt abspielende kausale Geschehen für das der Vergangenheit typisch oder modellhaft ist und deshalb hinreichend gesicherte Schlüsse auf evolutive Prozesse erlaubt, die aus der Natur der Sache heraus nicht reproduziert werden können. Bei manchen Organismen der experimentellen Forschung lassen sich zwar durch künstliche Intensivierung von Abänderungen innerhalb einiger Generationen sichtbare Wirkungen erzielen, aber die ungeheure Verschiedenheit von der naturhaften Ablaufgeschwindigkeit läßt, wie Simpson (1960) sagt, gewisse Zweifel aufkommen, ob die Vorgänge wirklich voll und ganz die gleichen sind. Es läge nämlich durchaus im Bereich der Möglichkeit, daß die Abänderungsweisen, die sich in jahrzehntelanger experimenteller Forschung ergaben, während der Hunderte von Millionen Jahre dauernden Evolution bedeutungslos waren, während andere Wandlungen, die im Laboratorium bisher vernachlässigt wurden oder nicht erfaßt werden konnten, die wirkliche Organismengeschichte bestimmten.

Biologischer Aktualismus und Extrapolation

Die geschilderte Situation macht wohl deutlich, daß das kausale Zustandekommen der großen Evolutionsphänomene der Vergangenheit nur indirekt über Schlußfolgerungen aus den beobachteten erblichen Änderungen (Mutationen) und andern in der Gegenwart ablaufenden Vorgängen erschlossen werden kann, nicht aber durch direkte Beobachtung der transspezifischen Evolutionsprozesse selbst. Es werden, wie Kälin

(1959) sagt, durch das logische Verfahren des Analogieschlusses aus dem kontrollierten Geschehen im Rahmen der heute lebenden Arten die in paläontologischen Dokumenten belegten Formzustände der Vergangenheit zu einem gedachten Prozeß verknüpft, der den Rahmen der Art sprengt. Es liegt also eine unvollkommene Induktion vor. Eine echte kausale Erklärung ist deshalb nach Remane (1951) „hier wie bei allen historischen Komplexerzeugnissen unmöglich. Es bleibt nur der Weg der kausalen Deutung auf Grund der heute an Organismen erkannten Umänderungsprozesse, also die stets unsichere aktualistische Methode“.

Der aktualistischen Methode liegt die Auffassung zugrunde, wir hätten keinen Grund zu der Annahme, daß die Gesetze, die die Veränderlichkeit des Erbgutes heute beherrschen, in der Vergangenheit andere waren, daß also die heute zu beobachtenden Mutationsphänomene² „für lange Zeiträume gerechnet, auch die Grundlage für größere Entwicklungsabläufe, der Makrophylogenie, darstellen werden“. Man müsse deshalb die Vorgänge der Vergangenheit aus denen, die wir gegenwärtig beobachten, verstehen und „die im heutigen Lebewesen gegebenen Änderungsmöglichkeiten auf die Lebewesen der Vorzeit übertragen“ (Heberer 1949). Der biologische Aktualismus baut also auf dem Identitätsaxiom auf, daß nämlich die Grundgesetze des Organischen, die in der Gegenwart registriert werden, auch in der Vergangenheit gültig waren. Es würde diesem Axiom widersprechen, „wollte man der lebenden Materie der Vergangenheit grundlegende physiologische Möglichkeiten zuerkennen, welche den Organismen heute fehlen“ (Zdansky 1953). Gewiß ist das eine methodisch richtige Maxime, im Sinn des Aktualitätsprinzips mit den bekannten und experimentell nachgewiesenen Faktoren zu rechnen, auf der anderen Seite ist aber der Schluß, in den 600 Millionen Jahren paläontologisch belegter Organismengeschichte sei nichts anderes als auch in der Gegenwart geschehen, außerordentlich kühn, weil in dem winzigen, zur Zeit wissenschaftlich überschaubaren Zeitraum manche Faktoren und Gesetzmäßigkeiten vielleicht noch gar nicht erfaßt werden konnten. Die Fülle von Hypothesen über das Werden von Bau- und Leistungsplänen beziehungsweise des Entstehens höherer systematischer Kategorien macht nur allzu deutlich, daß die phylogenetische Kausalforschung das „Stadium der analogisierenden Parallelismen“ noch nicht überwunden hat.

Zweifellos besteht eine Extrapolationsberechtigung und -notwendigkeit. Extrapolation ist, wie Olson (1960) mit Recht sagt, eine von allen Wissenschaften angenommene Methode, die zwar erhebliche Gefahren birgt, aber bei verständiger Anwendung von hohem Wert sein kann. Die Evolutionsforschung macht von ihr reichlich Gebrauch und bemüht sich, „durch die teilweise Kausierung aktueller Prozesse im Rahmen der Art- und Rassengenese Modelle zu schaffen, mit denen die Wesenszüge historisch phylogenetischer Abläufe durch Extrapolation von dem analysierten Geschehen her zu erklären versucht werden können“ (Heberer 1959). Vor allem vertritt die mit den Faktoren der Populationsgröße, Mutation, Selektion und Isolation arbeitende popu-

² Über Mutation siehe in dieser Zschr. 175 (1964/65) 375–387: Mutation, Änderung im Erbgefüge.

lationsgenetische Theorie³, die man wohl auch als „Synthetische Theorie“ bezeichnet, soweit sie auch die Ergebnisse der Paläontologie, Systematik, Ökologie, Embryologie usw. berücksichtigt, einen vollständigen Aktualismus. Er besagt, daß die gegenwärtigen Modi der Art- und Rassenbildung auch in der Vergangenheit seit dem Auftreten von Organismen in gleicher Weise abgelaufen und allein für die Entwicklung der höheren systematischen Kategorien, die Transspeziation, verantwortlich gewesen sind. Sie stellt eine umfassende Extrapolation, besonders der der Experimentalgenetik zugänglichen Evolutionsmechanismen, auf das phylogenetische Gesamtgeschehen dar, „deren Kühnheit durch die massive Handgreiflichkeit der Grundvorstellung getragen wird; bei einer weniger anschaulichen Theorie würde man zweifellos Bedenken tragen, ein experimentell nur beschränkt kontrolliertes Prinzip kosmisch und weltweit auszudehnen“ (v. Ber-talanffy 1949).

Aus diesen Gründen darf natürlich jede Extrapolation, d. h. jede Verknüpfung phylogenetisch-historischer Abläufe mit einem experimentell erschlossenen Befund, nur mit äußerster Vorsicht und unter Berücksichtigung der gegebenen Grenzen vorgenommen werden. Es geht ja hier nicht nur um die Exaktheit des Experiments, sondern auch und vor allem um die Exaktheit der Verallgemeinerung. Sie ist wegen der außerordentlichen Komplexität der organischen Moleküle, der Verwickeltheit und Unterschiedlichkeit der Organisation lebendiger Systeme (Zellen, Organismen, Populationen) und der höchstverzweigten und hochkomplexen Prozesse, wie sie für das Lebendige charakteristisch sind, nur dann zu verantworten, wenn die gesamte bestehende Problematik im Bewußtsein steht. Remane (1959) erinnert deshalb an ein Wort von Spemann, „die Bruchpalten heilig zu halten“, weil gerade sie zur Vorsicht mahnen und zu neuen Fragestellungen anregen. Eine Überdeckung solcher Bruchpalten mit „logisch unreinem Kitt“ erzeuge zwar eine glatte Fassade ohne Unebenheiten, lähme aber die Forschung. Vor allem wird dann die Gefahr vermieden, daß aus Denkmöglichkeiten, wie es Extrapolationen zumeist sind, in der Organismengeschichte verwirklichte kausale Geschehnisse werden. Daß manche Vorgänge sich so abgespielt haben können, ist nun einmal kein Beweis, daß sie sich auch tatsächlich so ereignet haben.

Die mathematische Bearbeitung

Das gilt besonders von den zahlreichen mathematischen Lösungsversuchen für manche Probleme der Evolution. Der mathematischen Behandlung, die allerdings bisweilen mehr einer „genetischen Mathematik“ als einer „mathematischen Genetik“ gleicht, kommt gewiß eine erhebliche Bedeutung für ein logisch-analysierendes Eindrin-

³ Die populationsgenetische Theorie kam in dieser Zschr. ausführlich zur Darstellung in den Beiträgen: Biologische Auslese als differenzierte Fortpflanzung (176, 1965, 605–615); Die Entstehung der Art (179, 1967, 52–61); Zum monogenetischen Ursprung des Menschen (167, 1960/61, 410–415).

gen in die gegebenen, kausal zu erklärenden Phänomene zu. Sie kann deshalb einen wertvollen Beitrag zur Aufstellung flexibler Theorien liefern und Einblicke in die Wirksamkeit evolutiver Mechanismen vermitteln. Mathematische Modelle in der Populationsgenetik sind allerdings meist nur statistischer (probabilistischer) Art, fußen auf statistischen Gesetzmäßigkeiten und schließen sehr schwierige mathematische Techniken ein. Sie erweisen sich bisweilen als derart schwierig, „daß es besser sein dürfte, andere Annäherungen zu verwenden“ (Moran 1962). Die verwendeten Formeln enthalten die Faktoren (Parameter) des Auslesevorteils, der tatsächlichen Populationsgröße, der Mutationshäufigkeit usw., von denen aber die meisten zu ungenau bekannt sind oder derart vereinfacht eingesetzt werden, als daß sie zu sicheren Ergebnissen führen könnten. Das gilt auch für die Anwendung der Prinzipien der Kybernetik, der Wissenschaft von den Steuerungsmechanismen, auf die Evolution und für die Betrachtung der integrierten Einheit „Organismus-Population-Biogeozönose“ (Lebensgemeinschaft verschiedener Arten im ökologischen Gleichgewicht) als kybernetisches System, wie man es versucht hat (Lavocat, Schmalhausen).

Die mathematische Theorie hat wohl Vertrauen zur Wirksamkeit des natürlichen Ausleseprozesses und die Richtigkeit der Anwendung dieser Art von Argumentation auf das Gebiet der kontinuierlichen Variation eingeflößt, trotzdem bleiben die mathematischen Modelle der Populationsgenetiker nur „abstrakte Verallgemeinerungen, wie manche Anpassungen entstanden sein können. Die bestehenden statistischen Techniken vermögen aber nicht zu beweisen, wie eine bestimmte Anpassung tatsächlich entstanden ist“ (Davis 1949), auch wenn der Beweisgang einer mathematischen Behandlung nicht widerlegbar ist, ebensowenig wie viele Thesen, die sich in den Hypothesen verbergen. Aber eine nicht widerlegbare These ist noch keine bewiesene, eine Tatsache, an die man sich gerade bei der kausalen Erklärung der Transspeziation immer wieder erinnern sollte. Wir müssen uns sogar in acht nehmen, daß uns die mathematische Beweisführung nicht gegenüber der Wirklichkeit blind macht.

Lösungsversuche und Modellvorstellungen

Bei der vorliegenden naturwissenschaftlichen Situation kann es nicht weiter wundernehmen, daß man die verschiedensten Wege zur Lösung des Problems der Transspeziation beschritten hat. Der Formenwandel im Tier- und Pflanzenreich erschien in manchen Phasen der stammesgeschichtlichen Entwicklung vieler Organismengruppen derart erheblich, daß man sogar auf nichtnaturwissenschaftliche Faktoren zurückgreifen zu müssen glaubte und von „Entelechien“, „Dominanten“, „Lebenskraft“, „Gestaltungstrieb“, „élan vital“ und anderen, für die Naturwissenschaft „geheimnisvollen inneren Faktoren“ sprach. Derartige Vorstellungen helfen jedoch naturwissenschaftlich nicht weiter. Sie legen nämlich keine Kausalzusammenhänge offen und hemmen deshalb, gibt

man sich mit ihnen zufrieden, die Forschung, weil sie eher einem Verzicht auf eine naturwissenschaftliche Erklärung gleichkommen. Innerhalb der biologischen Forschung schwanken die Lösungsversuche zwischen starker Betonung von außen einwirkender Faktoren, wie Umwelt und Auslese (Ektogenese), und der Hervorhebung innerer, im Organismus liegender, steuernder Faktoren (Endogenese), zwischen sprunghaftem und kontinuierlichem Aufbau, zwischen aufsteigender und absteigender Ausgliederung der systematischen Kategorien und schließlich zwischen normalen intraspezifischen (mikrophyletischen) und besonderen transspezifischen (makrophyletischen) Prozessen als wirksamen oder mitwirkenden Faktoren. Wir haben an anderer Stelle⁴ nicht weniger als 28 hypothetische Lösungsversuche beschrieben und damit sicher noch nicht alle erfaßt. Gerade diese erstaunliche Fülle an sehr unterschiedlichen Hypothesen mit der Mannigfaltigkeit ihrer Ausgangspunkte, von denen jede eine Extrapolation darstellt, machen das Interesse an diesem Problem, aber auch seine Größe und die außergewöhnlichen Schwierigkeiten, die seiner Lösung entgegenstehen, deutlich.

Dieser „quälende Überfluß an Hypothesen, bisweilen von spekulativer Art“ (Remane 1961) mit ihren so unterschiedlichen Deutungen des Ablaufs und der Ursächlichkeit der Evolution beruht nach Remane (1959) zum guten Teil darauf, „daß das Gesamtgebiet zu groß ist, um von einem einzelnen übersehen zu werden. Infolgedessen ist der ‚Aspekt‘ je nach dem Arbeitsgebiet ein anderer. Jeder hat nur eine Stelle ‚deutlichen Sehens‘ und versucht von dieser aus das Gesamtgebiet zu erhellen“. Tatsächlich bilden die Ausgangs- und Schwerpunkte bestimmte beobachtete, je nach dem Arbeitsgebiet des Verfassers verschiedenartige, aber meist relativ einfache biologische Einzelphänomene oder Einzelprozesse, die dann auf das nicht direkt zu Beobachtende, nämlich die Prozesse der Transspeziation, extrapoliert, d. h. zu Modellvorstellungen verarbeitet werden.

Für alle Modellvorstellungen besteht nun aus der Natur der Sache heraus die Notwendigkeit einer Vereinfachung der komplexen Prozesse oder Situationen, zu deren Darstellung die Modelle gebildet werden. Der Versuch, hochkomplexe Vorgänge auf ein verständliches Niveau zu reduzieren, kann deshalb leicht zu einer unerlaubten und unrichtigen Vereinfachung des Problems führen, indem kritische Variablen ausgelassen oder übersehen werden und so die Realität verloren geht, ganz abgesehen davon, daß die Modelle von bestimmten biologischen Vorstellungen der Zeit, in der die Forscher leben, beeinflußt werden und vielfach zu abstrakt sind, so daß sie keine echte Erklärung bieten können. Es gibt heute eine solche Fülle von Modellvorstellungen, die beim Aufbau der Evolutionstheorie Verwendung finden, daß man mit Olson (1960) sogar sagen kann, die eigentliche Aufgabe der Evolutionsforschung bestehe in der Koordination dieser ausgedehnten Hierarchie einzelner Modelle und in ihrer Verflechtung. Jedoch ist noch keine klare und endgültige Scheidung möglich zwischen dem, was bloß

⁴ P. Overhage, Die Evolution des Lebendigen, Die Kausalität, Kap. V: Transspeziation, 2. Der Bestand an Hypothesen (*Quaestiones disputatae* Bd. 26/27, Freiburg 1965) 212–236.

zeitbedingt ist, und dem, was dauernden naturwissenschaftlichen Wert besitzt. Es läßt sich deshalb noch nicht sagen, welche Elemente der entwickelten Modelle für immer in eine kausale Theorie der Transspeziation eingehen werden.

Die populationsgenetische Theorie

Der Großteil der Forscher hält die Faktoren der populationsgenetischen Theorie⁵, vor allem kleine, ungerichtete Mutationen, zufällige Auslese- und Isolationswirkungen, die zahlenmäßige und räumliche Größe der Population usw., zur ursächlichen Erklärung der Transspeziation für ausreichend. Man kennt keine anderen Mechanismen und erwägt deshalb, meist noch mit einer „kleinen reservatio, ihre Universalität“ (Heberer 1959), d. h. ihre alleinige Geltung. Dieses Alleingenügen der Faktoren der populationsgenetischen Theorie wird vielfach mit erstaunlicher Selbstverständlichkeit und Sicherheit verkündet. Das geht bisweilen so weit, wie Schindewolf (1954) einmal sagte, daß jeder, der es wagt, auch nur leise Zweifel daran zu äußern, wir hätten damit die ganze Weisheit in der Hand, „als nicht ganz ernst zu nehmender Außenseiter“ behandelt wird. In Wirklichkeit würde die Meinung, das Problem der Entstehung der höheren systematischen Kategorien sei praktisch mit der derzeit vorliegenden populationsgenetischen Theorie gelöst, die Forschung lähmen. Die unbesehene und überzeugte Annahme, daß die kleinen, innerartlichen (intraspezifischen) Abänderungen und der Modus ihres Einbaues und ihrer Verbreitung über die Population allmählich zu großen Umformungen (Transformationen) von Familien- und Ordnungsrang führe, hieße die Augen vor Faktoren schließen, die wegen der erst kurzen vergangenen Periode biologisch-wissenschaftlicher Forschung bisher noch unentdeckt blieben, aber noch einmal gefunden werden können. Olson (1960) hält es sogar „für wichtig, wieder einmal zu betonen, daß ... Faktoren vorhanden sein mögen, von denen wir keine Kenntnis haben und höchst wahrscheinlich auch niemals haben werden ...“

So großartig die zusammenschließende wissenschaftliche Leistung, die in der erweiterten populationsgenetischen Theorie, der „Synthetischen Theorie“, vorliegt, auch ist, so sehr diese Theorie gleichsam als ein richtendes Prinzip Ordnung und Einheit in die verwirrende Fülle und Mannigfaltigkeit vielfach sich widerstreitender Forschungsergebnisse aus unterschiedlichen biologischen Disziplinen, wie Zoologie, Botanik, Embryologie, Systematik, Paläontologie, Genetik, Physiologie, Ökologie usw., hineingebracht hat, wir sind nach Mayr (1959) – trotz der fast universal angenommenen synthetischen Theorie – von einem vollen Verständnis fast jedes der besonderen Evolutionsprobleme noch weit entfernt, gleichgültig ob sie sich auf der Ebene des Chromosoms, der Zelle, der Art oder der phylogenetischen Linien stellen. Die Kausalität in der Biologie hat „noch einen weiten Weg bis zur Kausalität in der klassischen Mecha-

⁵ Vgl. Anm. 3.

nik“, so beschreibt Mayr (1961) die tatsächliche Situation. „Die Erklärungen für alle, auch die einfachsten Erscheinungen“, so begründet er sein Urteil, „enthalten für gewöhnlich ganze Bündel von Ursachen ... Jedes Bündel gleicht einer Parenthese (Pair of brackets), die vieles einschließt, was noch nicht analysiert ist, und vieles, was voraussichtlich niemals vollständig analysiert werden kann.“ Aus diesem Grund ist auch die Vorhersage in der Biologie, besonders über den weiteren Ablauf der Evolution, nicht, auch nicht mit einiger Wahrscheinlichkeit, möglich. „Was uns betrifft“, sagt Grassé (1959), „so sind wir der tiefen Überzeugung, daß unsere Unkenntnis der wirklichen Evolutionsmechanismen erheblich ist und daß uns sogar Mechanismen von wesentlicher Bedeutung entgehen.“

Derartige Stimmen mehren sich und machen sich immer vernehmlicher. So geht Simpson (1962) nur von der Annahme der „allgemeinen Richtigkeit der modernen Synthetischen Theorie“ aus und betont, „daß der Hauptbestandteil dieser Theorie im strengen Sinne noch nicht bewiesen sei“. Manche Forscher, wie z. B. Watson (1951), stellen sogar die Grundkonzeption der Theorie in Frage, wenn sie sagen, „daß der Ursprung der Arten eine Erscheinung darstellt, die wenig mit dem wesentlichen Ablauf der Evolution zu tun hat“. „Die Speziation“, sagt Brien (1959/60), „vollendet und modelliert die Typogenese, sie erklärt sie aber nicht ... Die Typogenese geht der Speziation voraus.“ „Die Evolution ist an der Speziation, an der Auslese, die erst später dazwischen tritt, unbeteiligt.“ So viel auch vom Mechanismus der Mutation als der Veränderung einzelner Merkmale von der Genetik klargestellt wurde, „so weit bleibt doch weiterhin die Bruchspalte zwischen dem erkannten Auftreten einer ‚Drosophila‘-Mutante und dem zu fordernden Entstehen neuer Arten, Gattungen, Familien usw. aus einem gemeinsamen Vorfahren“. Die bisher von der Genetik ermittelten Tatbestände reichen nicht aus „zu einem Verständnis der Entstehung komplizierter, noch gar nicht einmal exzessiver Strukturen“ (Illies 1959). Nach Remane (1956) ist das Ergebnis der bisherigen Versuche, die Triebkräfte der Phylogenie zu enträtseln, „recht gering. Kombinations- und Mutationsphänomene sind zweifellos an der Umbildung der Organismen beteiligt. Wir kennen recht genau die Mechanismen, die zur Artbildung führen; wir kennen die Grundlagen vieler Rassenbildungen, von Rückbildungsercheinungen, Symmetrieänderungen usw., an die organisatorische Umbildung der Lebewesen führen sie aber nicht heran.“ „Undurchschaubar bleibt“, so betont auch Kühn (1961), „die erdgeschichtliche Entwicklung neuer, stark voneinander abweichender Bau- und Leistungspläne, welche die Zusammenordnung vieler Einzelsequenzen zu einem neuen harmonischen Ganzen, eine neue Verknüpfung zahlreicher Genwirkketten, voraussetzt.“

Dabei weiß man den Wert, die Bedeutung und die Fruchtbarkeit der populationsgenetischen Theorie durchaus zu schätzen. Hat sie doch das Problem der Umwandlung der Arten mit Hilfe der Ergebnisse, besonders der Vererbungsforschung, aus dem Feld theoretischer Spekulation auf das der biologischen Experimentierarbeit versetzt. Ge-

rade deshalb ist man sich auch bewußt, daß sie ein großangelegter Versuch ist, durch Zusammenfassung und Verflechtung aller Beobachtungen, Mittel und Methoden, die die verschiedenen biologischen Disziplinen, vor allem aber die Genetik, anzubieten haben, die Evolution als ganze ursächlich zu erklären. Aber dieser großangelegte Versuch ist noch lange nicht beendet. Es gibt noch Bereiche, auf denen man jetzt mit Nachdruck zu arbeiten beginnt, z. B. die Molekulargenetik. Die zu erwartenden Ergebnisse müssen dann ebenfalls in die Theorie eingebaut werden. Die endgültige Synthese ist also noch nicht erreicht.

Einer der noch zu analysierenden Bereiche

Einer dieser Bereiche, in dem die von der populationsgenetischen Theorie gebotene Erklärung nicht befriedigt, ist die Erscheinung der Integration, die augenscheinliche Ganzheitlichkeit des evolutiven Geschehens⁶. Man zweifelt daran, ob sich die ganzheitlichen konstruktiven Prozesse, die ja das eigentliche Problem der Kausalanalyse ausmachen, einzig und allein durch die bisher herausgestellten Faktoren, nämlich ungerichtete Mutationen verschiedener Art, Neukombinationen der Gene innerhalb des Systems der Population und die Auslese als differenzierte Fortpflanzung, erklären lassen. Remane (1957) weist vor allem auf das Werden komplizierter Differenzierungen und Organbildungen, die „Synorganisationen“, d. h. die Bildung und Umbildung komplexer Apparate aus einzelnen Strukturen, hin, für die es keine Modelle aus der gegenwärtigen Organismenwelt gebe. Der Hinweis, das komplexe Ergebnis sei das Resultat zahlreicher Einzelmutationen, mache das Problem kaum leichter lösbar, weil die geforderten kleinen Mutationsschritte „in der Richtung der zu erklärenden Umbildung“ liegen müßten. Aus 500 Mutationen, die nicht auf eine Differenzierung hinzielen, lasse sich keine Differenzierung aufbauen. Es geht also um die harmonische Integration der Mutation oder um die erbliche Abwandlung eines hoch integrierten Systems. Die reine Summierungshypothese oder „additive Typogenese“, wie man sie auch bezeichnet hat, reicht hier nicht mehr aus.

Man sieht immer mehr, sagt mit Recht Heuts (1959), „daß dort, wo es sich um eine grundsätzliche Eigenschaft, wie z. B. die Vitalität, handelt, diese nicht von einer Summe irgendwelcher Einheiten, sondern von einer Interaktion zwischen Chromosomen oder Chromosomenteilen bestimmt wird. Auch Populationen erscheinen nicht mehr als ‚Genaggregate‘, sondern als integrierte Einheiten, die sich gar nicht durch additive Einheiten voneinander unterscheiden. Anders gesagt: Individuen und Populationen unterscheiden sich ganzheitlich, d. h. ihre Unterschiede können nicht durch einfache Additions-mathematik beschrieben werden.“ Die Erkenntnis dieses Befundes setzt sich immer

⁶ Über Integration, Korrelationen, Allometrien, Ganzheit und andere hier verwendete Begriffe siehe in dieser Zschr. 177 (1966) 12–24: Die Wiederentdeckung der biologischen Integration.

mehr durch. So besagt nach Heberer (1959) der Terminus „additiv“, den man in der populationsgenetischen Theorie so gerne verwendet, nicht bloß, „daß eine Summe sich mosaikartig aus einzelnen Bausteinen, die nach und nach aneinandergefügt worden sind, zusammensetze“, sondern darüber hinaus und vor allem, daß „jeder Baustein . . . ab initio – in einem System mit zahlreichen engeren und weiteren korrelativen Bedingungen“ stehe. Heberer spricht deshalb jetzt von einer „Aufsummierung und harmonischer Zusammenfassung“, womit ein neues und entscheidendes Element, das der Integration oder der Ganzheitlichkeit, in den Begriff der Addition eingeführt wird und dessen Inhalt wesentlich verändert. Das ist wohl ein Ergebnis der bezeichnenden und erfreulichen Wandlung, die durch die fortschreitende Entdeckung der Integration und der Korrelationen in der Genetik, über die wir an anderer Stelle⁷ gesprochen haben, in Gang gekommen ist.

Tatsächlich vollzieht sich zur Zeit eine „Substitution von Addierungseinheiten durch Integrationseinheiten“. Nicht die „Mutabilität“ allein ist der „phylogenetische Urprozeß“, sondern ebenso – sit venia verbo – die „Integrabilität“ (Heberer 1959). Man spricht deshalb im Bereich der Transspeziation beziehungsweise der Entstehung der höheren systematischen Kategorien jetzt wohl richtiger nicht mehr von „additiver Typogenese“, sondern, wie wir vorgeschlagen haben, von „integrativer Typogenese in kontinuierlichen Aufbauschritten“⁸. Eine ausreichende kausale Erklärung der Evolution ist deshalb erst dann und nur dann gegeben, wenn auch die kausalanalytische Erfassung der hochverwickelten Integrationsprozesse gelungen ist, durch die ja eine Mutation erst „evolutionspositiv“ wird, d. h. Bedeutung für die transspezifische Evolution erhält. Sie enthalten das „Geheimnis“ des „Biologischen Aufstiegs“ und der Entstehung der höheren systematischen Kategorien, kurz der Transspeziation.

Allerdings ist hier noch eine gewaltige Forschungsarbeit zu leisten. Nach Kosswig (1963) sind nämlich „Forschungen über die genetischen Grundlagen natürlicher evolutiver Prozesse, in deren Verlauf ein Apparat entstand oder wieder rückgebildet wurde, noch kaum in Angriff genommen worden“. Hinzu kommen die außergewöhnlichen Schwierigkeiten, die einer exakten Kausalanalyse dieser harmonisch, ganzheitlich, integrativ (holotrop) wirkenden Prozesse und zentralen Korrelationen entgegenstehen⁹. Es scheint aber, daß eine Reihe von Untersuchungen einen guten Schritt weiterbringen werden. So untersuchten Dalcq (1959/61), Brien (1959/60) und Tschumi (1964) die außerordentliche Regulationsfähigkeit des Keimes in seinen ersten ontogenetischen Stadien, die doch als eine sehr wesentliche Eigenschaft des Lebendigen zu betrachten ist. Stammer (1959) arbeitet über Parasiten und die bei ihnen zu beobachtenden zahlreichen Trends und betont, es gebe eine echte Orthogenese (nicht bloß Orthoselektion),

⁷ P. Overhage, Gebundene Mannigfaltigkeit, in: J. B. Metz, W. Kern, A. Darlapp, H. Vogrimaler (Hrsg.): Gott in Welt (Festgabe für Karl Rahner) Bd. 2 (Freiburg 1964) 816–849; ders., Die Wiederentdeckung der biologischen Integration, in dieser Zschr. 177 (1959/60) 12–24.

⁸ P. Overhage, Die Evolution des Lebendigen. Die Kausalität (Quaestiones disputatae Bd. 26/27, Freiburg 1965) 255.

d. h. „aktive Kräfte des Organismus“, die „Trends in der Evolution ausrichten“, jedoch nicht entelechial aufzufassen, sondern naturwissenschaftlich erforschbar seien. Die Arbeiten von Heuts (1959) über funktionelle Wachstumsallometrien verschiedener Fischarten weisen auf einen holotropischen Faktor für alle Wachstumsprozesse hin. Vor allem macht die Domestikationsforschung, soweit sie evolutive Trends, Parallelbildungen und Homologien untersucht, auf Erscheinungen aufmerksam, die sich nur ganzheitlich erklären lassen. Gewiß sind nach Herre (1959) Ordnungsprinzipien im Erbwandel wegen des geringen Wissens bislang nicht scharf zu fassen, aber die soeben erwähnten Phänomene seien ein sehr bemerkenswerter Sachverhalt. Auch Röhrs (1959) spricht von „innerartlichen und zwischenartlichen Ordnungsprinzipien“, die bei der transspezifischen Evolution wirksam waren. Sie seien bei allometrischen Untersuchungen, z. B. am Gehirn, zwar erkennbar, aber noch nicht exakt faßbar.

Alle diese Beobachtungen von ganzheitlichen Phänomenen und integrativen Wirkungen weisen eindeutig auf weitere, bisher noch nicht erfaßte und analysierte Evolutionsfaktoren hin. Sie liefern nach Remane (1956) Wahrscheinlichkeitsbeweise für die Existenz verschiedener phylogenetischer Prozesse. Erst deren weitere Aufdeckung und exakte kausale Analyse erlaubt eine befriedigendere Extrapolation der Ergebnisse von Beobachtungen an Organismen der Gegenwart, also aus dem intraspezifischen Bereich, auf die transspezifische Evolution. Erst dann ist das Kernproblem der Evolutionsforschung, ihre wirkliche crux, der Lösung wieder einen Schritt näher gebracht. Allerdings liegt vor uns noch, wie Kühn (1961) sagt, „eine unendliche Aufgabe; zur Erkenntnis führen kann uns nicht die Spekulation, sondern nur die strenge Forschung. Die schöpferische Phantasie nutzt uns noch nicht damit, daß sie ausdenkt, wie es sein könnte, sondern nur, indem sie neue Möglichkeiten ersinnt, durch Versuche die Natur zu befragen, wie sie ist“.

Eine ausführliche Darstellung der Probleme der transspezifischen Evolution findet sich in: P. Overhage, Die Evolution des Lebendigen. Die Kausalität, Kap. V: Transspeziation (Quaestiones disputatae 26/27, Freiburg 1965) 200–264. Dort finden sich auch die Literaturangaben über die Arbeiten der im Text zitierten Autoren.