

Evolution

Der Ausdruck »Evolution« bildet seit gut 300 Jahren einen vornehmlich biologischen Begriff. Die ältere Wortbedeutung ist allerdings nicht die heutige, sondern bezieht sich auf die individuelle Entwicklung eines Organismus. Seit Ende des 17. Jahrhunderts steht das Wort zunächst allgemein für die Gesamtheit der Entwicklungsprozesse eines Individuums von dem Ei zum erwachsenen Stadium. Mitte des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck dann terminologisch für die eine Seite in dem grundlegenden Streit der Embryologie verwendet: Nach der Theorie der »Evolution« oder »Präformation« stellt die Ontogenese der Organismen eine bloße Entfaltung aller im Keim schon vorgeformt existierenden Organe dar; abgelehnt wird mit dieser Theorie damit die Annahme einer Neubildung von Strukturen (»Epigenese«) (↑Entwicklung).

Auf die Transformation der Organismen in einem generationenübergreifenden Prozess – also die heute dominante Bedeutung des Ausdrucks – wird das Wort »Evolution« erst in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts bezogen, u.a. von J.-J. Virey, G.W.F. Hegel und C. Lyell (s.u.). C. Darwin verwendet das Substantiv in der ersten Auflage seines Hauptwerks nicht, vermutlich um die Unabhängigkeit seines Ansatzes von den Theorien der Individualentwicklung eines Organismus deutlich zu machen. Mit der Verwendung bei H. Spencer setzt sich der Terminus aber allmählich durch und wird seit Ende des 19. Jahrhunderts insbesondere mit Darwins Theorie der Selektion als Mittel der Transformation verbunden.

Eine allgemeine, seit 1859 gebräuchliche Definition der Evolution lautet **Abstammung mit Veränderung** (Darwin 1859: »descent with modification«¹): Nach W. Carpenter besteht darin das Mittel, über das eine Vielzahl von Arten aus einigen wenigen Ausgangstypen entstanden ist (»the means by which an almost infinite variety of special forms has been evolved from a few fundamental types«²).

Die Evolution ist der Prozess der langfristigen (generationenübergreifenden) Veränderung von Organismen, der in der Abweichung der Merkmale der Nachkommen von denen der Vorfahren besteht (»Abstammung mit Veränderung«) und dessen Richtung durch die stärkere Vermehrung von besser angepassten Organismen (Selektion) sowie durch Zufallseffekte (Drift) bestimmt wird. In diesem Prozess kommt es zur beständigen Bildung neuer diskreter Typen von Organismen (Arten), indem Fortpflanzungsbarrieren zwischen Organismen verschiedener Populationen entstehen.

Migration (Browne 1646)
Evolution (Virey 1816)
Isolation (Blyth 1835)
Abstammung mit Veränderung (Darwin 1859)
Evolutionen (Leconte 1877)
monotypisch [Evolution] (Gulick 1888)
polytypisch [Evolution] (Gulick 1888)
Evolutionen (Cook 1901)
Geschichtlichkeit (Schaxel 1922)
Makroevolution (Philipschenko 1927)
Mikroevolution (Philipschenko 1927)
Genfrequenz (Wright 1929)
Drift (Wright 1929)
Isolationsmechanismen (Dobzhansky 1935)
Gründerprinzip (Mayr 1942)
Historizität (Ballauf 1949)
Annidation (Ludwig 1948)
Mosaikrevolution (de Beer 1954)
Adaptive Landschaft (Whittaker 1956)
Koevolution (Mode 1958)
Evolvon (Edström 1968)
nicht-darwinische Evolution (King & Jukes 1969)
Systemtheorie der Evolution (Kilian 1971)
phylogenetische Drift (Stanley 1979)
Kritische Evolutionstheorie (Gutmann & Bonik 1981)
Neutrale Theorie der Evolution (Tuomi 1981)

Wortgeschichte

Das lateinische Verb »evolvere« mit der Bedeutung »ausrollen, entfalten« tritt in der Substantivform »evolutio« bereits im klassischen Latein auf, allerdings nur sehr selten, z.B. einmal bei Cicero mit der Bedeutung »Aufschlagen, Entrollen (einer Schriftrolle)«³. Das Verb steht allgemein für die Tätigkeit des Entrollens und daneben auch metonymisch für die Lektüre. Im übertragenen Sinne wird es auf die zeitlich-kausale Entfaltung eines Gegenstandes, bei Augustinus auch schon auf die Keimung eines Samens angewandt.⁴ Auch im mittelalterlichen Latein tritt das Wort selten auf.⁵ Nikolaus von Kues verwendet es zur Bezeichnung des Verhältnisses einer Einheit zu einer Vielheit, insbesondere als mathematisch-geometrisches Phänomen und an Stelle seines häufigeren Entwicklungsbegriffs *explicatio*, der u.a. das Verhältnis von Gott zur Welt beschreibt.⁶

Trotz seiner allgemeinen Bedeutung in der Antike und im Mittelalter erscheint das Wort in der Neuzeit zunächst mit spezifischer Bedeutung in einzelnen Wissenschaften und Künsten, so zuerst (zu Beginn des 17. Jahrhunderts) im Militärwesen, dann in der Mathematik, Musikwissenschaft, Psychologie, Medizin und Sprachwissenschaft.⁷ Bevor das Wort seine große Karriere in der Biologie antritt, wird es im Englischen des 17. Jahrhunderts in der allgemeinen Bedeutung von »Ausfaltung, sukzessive Erscheinung« verwendet.⁸

In dem dynamischen Denken der Natur, das sich in der romantischen Naturphilosophie Ende des 18. Jahrhunderts etabliert, gewinnt auch der Ausdruck ›Evolution‹ eine prominente Stellung. F.W.J. Schelling verfügt über einen allgemeinen Begriff von Evolution, wenn er sie 1799 beschreibt als die Ursache für die Entstehung einer »Reihe«, an deren Anfang eine Größe steht, »die durch die ganze Reihe hindurchfließt« und in der »ursprünglich die ganze Unendlichkeit [der Reihe] concentrirt« sei.⁹ Im Gegensatz zur Entstehung durch Evolution steht bei Schelling die Vorstellung der Entstehung durch »Zusammensetzung«. Eine »dynamische Evolution«¹⁰ oder »dynamische Stufenfolge«¹¹ in der Natur unter Einschluss der Lebewesen schließt Schelling grundsätzlich nicht aus; er verwendet auch den Ausdruck »Evolution der Natur«¹² – allerdings meint der Ausdruck ›Evolution‹ bei Schelling meist keine empirisch-zeitliche Entfaltung, sondern ein Werden in einer gedanklichen oder ideellen Sphäre¹³. Schellings Begriff der Evolution kommt aber zumindest darin den späteren Evolutionsvorstellungen nahe, dass er die »Evolution der Natur«, anders als die Entwicklung eines individuellen Organismus, als »unendlich« und niemals »vollendet« beschreibt¹⁴: Verstanden als »allgemeine Productivität«, könne »die Evolution nicht stillestehen bey etwas, das noch Product ist, sondern nur bey dem rein *productiven*«¹⁵. Ausdrücklich hält Schelling die Hoffnung mancher Naturforscher für falsch, »den Ursprung aller Organisationen als *succéiv*, und zwar als allmähliche Entwicklung Einer und derselben ursprünglichen Organisation vorstellen zu können«; es sei das »Misverständniß einer Idee«, anzunehmen, »daß wirklich die verschiedenen Organisationen durch allmähliche Entwicklung aus einander sich gebildet haben«¹⁶ (↑Phylogenese). Als wesentliches Argument gegen eine Evolution der Organismen führt Schelling das begrenzte Entwicklungspotential differenzierter Organisationen an: Es gelte, dass »jede Organisation auf eine bestimmte Form beschränkt sei« und daher »jede Organisation ins Unendliche fort nur sich selbst reproducirt«.¹⁷

Der erste, der das Wort ›Evolution‹ eindeutig in seiner modernen Bedeutung zur Bezeichnung der Transformation der Arten verwendet, ist offenbar der französische Naturforscher J.-J. Virey im Jahr 1816. Virey verwendet den Ausdruck ausgehend von dem direkten Vergleich der Entfaltung des Lebens auf der Erde mit der Entwicklung eines einzelnen Organismus – ein Vergleich, der seit Ende des 18. Jahrhunderts oft gezogen wird (↑Entwicklung/biogenetisches Grundgesetz). Wörtlich heißt es bei Virey: »Il est donc vraisemblable que, par cette évolution

successive, la nature s'est élevée depuis la moissure imperceptible jusqu'au cèdre majestueux, au pin gigantesque, comme elle s'est élaborée et perfectionnée depuis l'animalcule microscopique jusqu'à l'homme, roi et dominateur de tous les êtres animés«.¹⁸ Bemerkenswert ist es, dass Virey auch eine rudimentäre Selektionstheorie entwickelt, indem er das Geschehen in der Natur mit den angeblichen Gepflogenheiten im antiken Sparta vergleicht, die schwachen Individuen auszumerzen (»La nature est semblable à la loi de Sparte qui livroit à la mort les enfans débiles et mal conformés«¹⁹). Nach der Beschreibung bei Virey ist diese Selektion aber nicht über Artgrenzen hinweg wirksam, sondern dient im Wesentlichen der Erhaltung der Arten. Bezug nimmt Virey auch auf die Theorie der Transformation der Arten J.B. de Lamarcks. Allerdings lehnt er den Mechanismus, den Lamarck für den Artenwandel angibt, ab – zumindest in der Form, in der er ihn bei Lamarck rekonstruiert.

Lamarcks Transformationstheorie ist insgesamt leitend für die Evolutionsvorstellungen der ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts. Im Englischen erscheint das Wort ›evolution‹ (oder seine Ableitungen) daher auch zuerst in einem Aufsatz aus dem Jahr 1826, der sich mit Lamarcks transformistischer Vorstellung auseinandersetzt und der wahrscheinlich von R. Jameson verfasst ist (der Autor erwägt, »that the various forms have been evolved from a primitive model, and that the species have arisen from an original generic form«²⁰).

An der Theorie Lamarcks orientiert sich wohl auch G.W.F. Hegel, wenn er 1830 schreibt: »Der Gang der Evolution, die vom Unvollkommenen, Formlosen anfängt, ist, daß zuerst Feuchtes und Wassergebilde waren, aus dem Wasser Pflanzen, Polypen, Molusken, dann Fische hervorgegangen seien, dann Landtiere; aus dem Tiere sei endlich der Mensch entsprungen«²¹. Uneindeutig bleibt allerdings, ob Hegel hier eine tatsächliche Abstammung im Auge hat.²² Und dass ausgerechnet Hegel einer der ersten ist, der das Wort ›Evolution‹ in einem der modernen Bedeutung nahe kommenden Sinn verwendet, hat eine gewisse Ironie. Denn im Grunde lehnt Hegel eine geschichtliche Entwicklung der Lebewesen ab, weil die Natur nach seiner ausdrücklichen Auffassung grundsätzlich keiner zeitlichen Entwicklung unterliegt, sondern allein die Kategorie der Natur eine begrifflich-dialektische Struktur aufweist.²³ Es lassen sich allerdings auch implizite Aussagen Hegels zum Evolutionsgedanken rekonstruieren, nach denen nicht nur der der Natur zugrunde liegende Begriff, sondern auch die Natur selbst eine Entwicklung zeigt.²⁴ Wichtig ist bei Hegel die Abgrenzung der Evolution als einer Höherent-

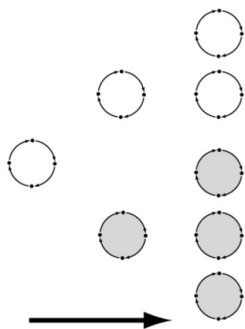


Abb. xxx. Die Evolution der Organismen (symbolisiert als Kreise) durch Entstehung von Varianten (Mutation; dunkle Kreise), die sich über Generationen hinweg im Laufe der Zeit (Pfeil) in der Population ausbreiten (Selektion).

wicklung von der »Emanation« als einer »Stufenfolge der Verschlechterung«.²⁵

In ihrem heutigen Sinn als Veränderung der Organismen in einem generationenübergreifenden Prozess, der über die Erdzeitalter die verschiedenen Formen der Organismen hat entstehen lassen, wird das Wort Anfang der 1830er Jahre von dem – von Darwin viel gelesenen – Geologen C. Lyell verwendet. Er schreibt zu den Testaceen (beschalte Mollusken), sie würden durch eine »graduelle Evolution« von einem Leben im Wasser zu einem Leben auf dem Land »verbessert« werden: »the testacea of the ocean existed first, until some of them, by gradual evolution, were improved into those inhabiting the land«.²⁶

Zwanzig Jahre später spricht H. Spencer in diesem Sinne von einer *Theorie der Evolution* (»theory of evolution«). Er versteht darunter im Wesentlichen das Phänomen der *Transmutation von Arten* (»transmutation of species«).²⁷ Die Formulierung »Transmutation der Arten« ist der alte Terminus, unter dem eine Veränderung der Arten seit dem Mittelalter diskutiert wird. Er wird u.a. bereits von Thomas von Aquin (»transmutatio corporalis«²⁸) und F. Bacon²⁹ verwendet (↑Art/Artumwandlung; Mutation).

Seit den 1840er Jahren wird das Wort »Evolution« in der neuen Bedeutung von verschiedenen Naturforschern verwendet. Unter ihnen ist auch der französische Botaniker F. Gérard, der von einer »allmählichen Evolution der Lebewesen« spricht (»l'évolution successive des êtres«). Er hält die Evolution für die einzige vollständige Erklärung der Vielfalt der Lebewesen (»la seule explication complète du phénomène de la variété des êtres«)³⁰ – und damit für die einzige wissenschaftlich akzeptable.

Für die Biologie revolutionär wird die Evolutionstheorie aber erst durch C. Darwins »The Origin of Species« aus dem Jahr 1859. Das Wort »Evolution« verwendet Darwin allerdings eher selten: In der ersten Auflage seines Hauptwerks taucht das Substantiv überhaupt nicht auf – nur das letzte Wort des Werks, enthalten in einer Passage, die bereits 1842 im ersten Entwurf seiner Theorie auftaucht³¹, lautet »evolved«.³² Auch in den späteren Auflagen erscheint das Substantiv nur als Variante seiner älteren Rede von der *transmutation* oder *modification* der Arten.³³ Der Grund für die Vermeidung des Terminus bei Darwin liegt in dessen Verbindung mit älteren embryologischen Theorien, und zwar entweder zur Bezeichnung der Theorie der Präformation³⁴ oder der Theorie der progressiven Epigenese³⁵ (↑Entwicklung). Offensichtlich will Darwin v.a. Distanz bewahren zu der Vorstellung einer Entfaltung eines immer schon Angelegten, die die ältere Evolutionstheorie charakterisiert.³⁶ Denn im Gegensatz zu den embryologischen Theorien der gesetzmäßigen Entfaltung vorgeformter Strukturen bezieht sich Darwins Vorstellung der Transformation gerade auf einen hinsichtlich des Ziels nicht determinierten, in die Zukunft offenen Prozess.

Auch nach der Etablierung von Darwins Theorie der Transformation von Organismen wird »Evolution« neben seiner engeren Bedeutung für Darwins Theorie weiterhin in einem weiten Sinn verwendet. So definiert H. Spencer den Ausdruck 1862 als ein universales Prinzip der Differenzierung: »Evolution is an integration of matter and concomitant dissipation of motion; during which the matter passes from an indefinite, incoherent homogeneity to a definite, coherent heterogeneity; and during which the retained motion undergoes a parallel transformation«³⁷. Spencers Formulierung ist angelehnt an K.E. von Baers »Gesetz« der Entwicklung der Tiere, »daß aus einem Homogenen, Gemeinsamen, allmählich das Heterogene und Spezielle sich hervorbildet«³⁸ (↑Entwicklung).

Im Deutschen verbreitet sich der Terminus »Evolution« in der durch Darwins Theorie beeinflussten Bedeutung erst Mitte der 1870er Jahre und zwar sowohl durch die Verwendung bei bekannten Biologen wie R. Virchow³⁹ als auch bei Soziologen⁴⁰. Führende Vertreter der Theorie sprechen aber meist nicht von der »Evolutionstheorie«, sondern von der »Entwicklungs-«, »Abstammungs-« oder »Deszendenzlehre« (↑Evolutionbiologie).⁴¹ Erst Ende der 1880er Jahre taucht das Wort in den deutschen enzyklopädischen Nachschlagewerken auf, wobei die biologische Bedeutung allein als eine Variante ei-

nes allgemeinen kosmologischen Prinzips behandelt wird: Die »Evolutionstheorie« wird definiert als die Lehre von einem einheitlichen Entwicklungsprozess »im gesamten Weltall, [...] dem sich sämtliche Zustände und Erscheinungsformen der anorganischen und organischen Natur, also auch der Himmelskörper unterordnen«⁴². Die alte umfassende Bedeutung hält sich bis ins 20. Jahrhundert: L. Plate betrachtet die biologische Deszendenztheorie 1912 als einen »Teil der allgemeinen Entwicklungslehre (Evolutionstheorie), welche behauptet, daß alles auf der Erde in beständiger Veränderung begriffen ist«.⁴³

In der ersten Jahrhunderthälfte erscheint der Terminus in der deutschsprachigen Biologie noch selten; bis 1940 sind es weniger als zehn biologische Monografien, die das Wort im Titel führen; am häufigsten dabei immer noch in physiologischer Bedeutung⁴⁴, seltener in phylogenetischer⁴⁵. In der heutigen weiten und für die Biologie fundamentalen Stellung etabliert sich »Evolution« aber erst nach dem Zweiten Weltkrieg, veranlasst v.a. durch J.S. Huxleys englischen Klassiker von 1942⁴⁶ und die ein Jahr später von G. Heberer herausgegebene und in mehreren Auflagen erscheinende systematische Darstellung auf Deutsch⁴⁷. Im Zuge dieser Etablierung des Ausdrucks »Evolution« in der Biologie tritt seine allgemeine, kosmologische Bedeutung in den Hintergrund. M. Briegel kann 1963 für die erste Hälfte des 20. Jahrhunderts konstatieren, dass »der anorganische Bereich dem Wort »Evolution« ganz allmählich verloren« ging.⁴⁸ Die außerbiologische Bedeutung ist aber bis in die Gegenwart nicht ganz verschwunden. Heute ist es weiterhin geläufig, neben der organischen Evolution eine anorganische anzunehmen, die sowohl den Kosmos (»kosmische Evolution«) als auch die Erde (»geologische Evolution«) umfasst.⁴⁹ Auch in den Enzyklopädien schlägt sich dies nieder, indem dort die Evolution gleichberechtigt auf Kosmogonie und Biologie bezogen wird.⁵⁰

Parallel zu der lateinischen Ableitung »Evolution« verbreitet sich im 20. Jahrhundert besonders im Deutschen das von E. Haeckel geprägte, auf eine griechische Wurzel zurückgehende Wort ↑*Phylogenese*. Beide Ausdrücke sind nach W. Zimmermann darin unterschieden, dass sich »Evolution« auf die »Ursachenzusammenhänge« bezieht, während die Phylogenie die »Verwandschaftsbeziehungen« bezeichnet.⁵¹

Heutige Wortbedeutung

Im heutigen Verständnis ist das Wort »Evolution« auch innerhalb der Biologie mehrdeutig. Vor allem drei verschiedene Bedeutungen werden mit dem Be-

griff verbunden: die Veränderung von Organismen in einem generationenübergreifenden Prozess (Variationsthese); die genealogische Verwandtschaft aller Organismen auf der Erde (Deszendenzbehauptung); und die besonderen Mechanismen der Veränderung der Organismen (Selektionstheorie). In den beiden ersten Bedeutungen kann kaum von einer *Theorie* der Evolution gesprochen werden, sondern eher von einer *Erzählung*, weil sie lediglich die Summe vieler Tatsachenbehauptungen der Verwandtschaft beinhalten. C.G. Hempel unterscheidet in diesem Sinne 1965 zwischen der *Evolutionserzählung* (»the story of evolution«) und der *Evolutionstheorie* (»the theory of the underlying mechanisms of mutation and natural selection«).⁵² E. Mayr fasst dagegen 1985 auch die These der genealogischen Verwandtschaft der Organismen verschiedener Arten als eine Theorie auf und spricht insgesamt von »Darwins fünf Theorien der Evolution« (vgl. Tab. xxx).⁵³

Am Ende des 19. und zu Beginn des 20. Jahrhunderts sind die verschiedenen Komponenten der Evolutionstheorie in unterschiedlichen Kombinationen vertreten worden (vgl. Tab. xxx). Bereits daran wird also ihre Unabhängigkeit voneinander deutlich.

Häufig ist seit Beginn des 20. Jahrhunderts die enge Verbindung, ja nicht selten die Identifikation der Evolutionstheorie mit der Selektionstheorie (↑Selektion). Die Verbindung von natürlicher Selektion und Evolution wird aber nicht immer als notwendig angesehen. Schon R.A. Fisher formuliert im ersten Satz seiner einflussreichen Monografie von 1930: »Natural Selection is not Evolution«.⁵⁴ Die Verbindung ist nicht notwendig und sogar irreführend, weil die Selektion gerade in der Stabilisierung der Eigenschaften von Organismen (und Genfrequenzen) bestehen kann und insofern der Evolution als Veränderung entgegenwirkt.⁵⁵ Und auch umgekehrt kann es eine Evolution geben, die nicht auf Selektion beruht (sondern auf Drift oder Züchtung).

Eine viel beachtete Bestimmung des Evolutionskonzepts gibt R. Lewontin 1968. Danach besteht der »Mechanismus« der Evolution nach dem »modernen Darwinismus« in drei Prinzipien: (1) *Variation* (»different individuals in a species have different morphologies, physiologies, behaviors, that is, there is variation«); (2) *Vererbung* (»there is a correlation between the form of the parents and the offspring, that is, the variation is heritable«) und (3) *differenzielle Reproduktion* (»different variants have different rates of survival and reproduction in different environments«).⁵⁶ In etwas anderer Begrifflichkeit ausgedrückt, lässt sich sagen, die Theorie der Evolution umfasst das Zusammenspiel von drei Momen-

ten, die durch die Begriffe der *Tradition*, *Variation* und *Selektion* bestimmt werden können.⁵⁷ Keine notwendige Bedingung für Evolution ist nach dieser Bestimmung – und entgegen den Vorstellungen Darwins – das Vorliegen von ↑Konkurrenz. Denn eine differenzielle Reproduktion von Organismontypen kann es auch dann geben, wenn die Ressourcen nicht limitiert sind.

Unangemessenheit des Wortes

Weil sie von der Wortbedeutung mit einer Präformationsvorstellung verbunden sind, sind die Ausdrücke »Entwicklung« und »Evolution« eher ungeeignet, den zukunfts offenen, nicht in einem Entwicklungsprogramm determinierten Verlauf der langfristigen Veränderung von Arten (oder besser »Metademen«; s.u.) zu bezeichnen. Die Worte erscheinen vielmehr angemessener für die älteren embryologischen Theorien, für die sie bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts fast ausschließlich verwendet werden. Das moderne Verständnis der Evolution als eines wesentlich auch durch Zufall geprägten Prozesses ohne Richtung und Programm ist der eigentlichen Wortbedeutung im Grunde sogar entgegengesetzt.⁵⁸ Gerade weil sie neue, vorher nicht existente Formen generiert, weil sie also »ursprüngliche Morphogenese« (N. Hartmann 1950)⁵⁹, und nicht wie die Ontogenese ein sich in vielen Individuen wiederholender und von präfigurierten Anlagen ausgehender Entfaltungsprozess ist, kann die Phylogenese keine Entwicklung oder Evolution im Wortsinne sein. Das Wort hat sich aber in dieser Bedeutung durchgesetzt und so lässt es sich mit H. Rickert nur noch bedauern, dass nach der modernen Wortbedeutung jedes Werden und jede Veränderung, auch wenn sie nicht mit einer Präformationsvorstellung verbunden ist und kein teleologisches Moment in sich enthält, als »Entwicklung« bezeichnet wird.⁶⁰ – Eine angemessenere Bezeichnung für die Entstehung des radikal Neuen in der langfristigen Transformation der Organismen wäre *Typogenese* (↑Phylogenese).

Antike und vortheorietisches Verständnis

Die organische Evolution, also die langfristige Veränderung der Lebewesen in der Geschichte der Erde, wird erst in der Neuzeit in Erwägung gezogen und diskutiert. Den Grundvorstellungen des antiken Denkens, das an der Vollendung und Harmonie des Kosmos orientiert ist, bleibt der Evolutionsgedanke weitgehend fremd. Selbst der platonische Demiurg erzeugt seine Welt nach ewigen und vollkommenen Ideen, die bereits vor seinem Schaffen vorhanden sind. Die Betonung der vollendeten Ordnung

der Welt und die Absage an die Vorstellung einer in die Zukunft offenen Entwicklung findet sich in der Philosophie Platons sogar besonders deutlich; er ist daher »der große Antiheld des Evolutionismus« genannt worden (E. Mayr).⁶¹ Aber auch die antiken Ansätze einer Entwicklungs- und Selektionstheorie (↑Selektion), wie sie bei Empedokles und Lukrez vorliegen, sind noch dadurch gekennzeichnet, dass sie weitgehend von einer Konstanz der Arten ausgehen und nicht die Entstehung des Neuen, sondern nur die Bildung vorgegebener harmonischer Figuren kennen.

Für Aristoteles ist die Konstanz der Arten eine wichtige Bedingung dafür, dass Lebewesen zu wissenschaftlichen Gegenständen werden können. Denn eine wissenschaftliche Untersuchung ist nach Aristoteles ausschließlich von konstanten, ewig gleich bleibenden Dingen möglich. Die Lebewesen haben für Aristoteles über den Kreislauf der Fortpflanzung am Ewigen teil.⁶² Aristoteles kann allerdings auch so interpretiert werden, dass seine Aussagen über die Ewigkeit der Arten sich nicht auf die Konstanz der körperlichen Strukturen von Organismen empirischer Arten beziehen, sondern auf eine Art im Sinne eines intelligiblen Eidos.⁶³ In dieser Interpretation ist eine Evolutionsvorstellung also durchaus vereinbar mit der Konstanz der Arten, ja die Konstanz der Arten (im Sinne von Ideen) bildet die Voraussetzung für die Feststellung eines Wandels von Populationen (↑Art/Artumwandlung).⁶⁴ Über diese mögliche Vereinbarkeit hinausgehend gibt es in den aristotelischen Schriften aber keine positiven Aussagen zu der tatsächlichen Veränderung der Lebewesen im Sinne einer generationenübergreifenden Evolution. Andererseits behauptet Aristoteles auch an keiner Stelle eine Unveränderlichkeit und Konstanz der Lebewesen in der Generationenfolge. Er berichtet vielmehr von der Kreuzbarkeit von Individuen verschiedener Arten, der Entstehung neuer Arten (in Afrika)⁶⁵ und der Vererbung erworbener Eigenschaften⁶⁶. Er gibt damit der Möglichkeit einer Veränderung von Arten breiten Raum. Auch Aristoteles' Schüler Theophrast und viele Autoren des Mittelalters gehen nicht von einer Unveränderlichkeit der Arten aus, sondern beschreiben vielmehr zahlreiche Formen der Umwandlung von Arten (↑Art). Die scharfe Gegenüberstellung von Arten als konstanten Typen und Varietäten als vorübergehenden, variablen Einheiten etabliert sich erst im 18. Jahrhundert. Nicht die ältere Tradition von Theorien der Veränderung von Arten, sondern das Bild der Arten als stabilen Typen bildet daher paradoxerweise den Hintergrund für die Formulierung der Evolutionstheorie: »The earlier belief that species

were ephemeral and mutable did not promote a belief in evolution. A scientific theory of evolution became possible only after the stability of species had been established« (Zirkle 1959).⁶⁷

Das antike, bis in die Neuzeit verbreitete Motiv, das am ehesten in die Richtung der modernen Phylogenie-Vorstellung weist, ist das Bild einer Stufenleiter der Natur (»scala naturae«; ↑Hierarchie) – aber charakteristisch ist für dieses Bild nach antiker und frühneuzeitlicher Vorstellung wiederum gerade seine Statik: Die von den anorganischen Körpern über die Pflanzen und Tiere bis zu dem Menschen reichende Stufenleiter drückt nicht einen dynamischen Prozess der Bildung von Formen, sondern deren beständige und stabile Ordnung aus.

Eine Voraussetzung für die Formulierung einer Evolutionstheorie bildet die Vorstellung der Gliederung der organischen Welt in diskrete Typen von Organismen, die gegeneinander isoliert sind, also das Konzept der biologischen ↑Art. Ohne die Anerkennung der Unterschiedenheit der Formen macht die Rede von einer Transformation keinen Sinn. In paradox anmutender Weise kann man also sagen, dass die Evolutionstheorie ohne das Dogma von der Konstanz der Arten nicht vorstellbar ist.⁶⁸ Dieses Dogma entwickelt sich jedoch in aller Schärfe erst seit dem 17. Jahrhundert. Vor dieser Zeit wird verschiedentlich beiläufig von einem Übergang der einen Form in eine andere berichtet, ohne dass diesen Beobachtungen große Beachtung geschenkt wird. So berichtet Thomas von Cantimpré von dem Erscheinen verschiedener Fischarten in solchen Gewässern, in denen anfangs nur Stichlinge vorhanden gewesen seien, und erklärt dies damit, dass diese aus den Stichlingen hervorgegangen seien.⁶⁹

Nicht nur im Weltbild der Antike, auch für die spontane, unbefangene Naturbeobachtung liegt die Evolutionsvorstellung zunächst nicht nahe, weil die Nachkommen des Organismus einer Art in der Regel ihren Vorfahren ähneln und somit die Entstehung von neuen Arten nicht direkt zu beobachten ist. Auf eine Evolution der Lebewesen (oder des Lebens) kann daher nur indirekt geschlossen werden. Die historische Entwicklung der Evolutionstheorie ist damit auch nicht das Ergebnis einer direkten, durch Experimente geleiteten, systematischen Naturbeobachtung, sondern erfolgt im Rahmen einer geistesgeschichtlichen Wende, die ihre Wurzeln in der Frühen Neuzeit hat, in einem Erfahrungshorizont, der durch Entdeckungsreisen und die Erforschung ferner Welten und Zeiten geprägt ist.⁷⁰ Der Erfahrung der Weite des Raums korrespondiert die Annahme langer Zeiträume, während derer die langsame, kontinuierliche

Veränderung der Lebewesen vorstellbar wird und die Natur damit insgesamt als ein dynamischer Prozess begriffen werden kann. Seit dieser Zeit werden verschiedene Vorstellungen darüber formuliert, wie es zu einer Veränderung der Lebewesen im Laufe der Erdgeschichte gekommen sein kann, zunächst hypothetisch und spekulativ, dann auf immer stärker methodisch geleitetem Weg.

Frühe Neuzeit

Der Perspektivenwechsel hin zu einem dynamischen Naturverständnis erfolgt in der Biologie parallel zu anderen Wissenschaften, insbesondere zur Geologie und zur Kosmologie. Im Ergebnis führt dieser Perspektivenwechsel für die Biologie zu einer Temporalisierung der »Stufenleiter« oder »Kette der Wesen«. Eine historische Interpretation der Erde liefert G.W. Leibniz schon am Ende des 17. Jahrhunderts. Er schließt daran auch die Vermutung einer Veränderung der Tierarten: Es sei eine glaubhafte Annahme, dass im Rahmen der großen Veränderungen der Erdkruste auch die Tierarten viele Male umgewandelt worden seien (»etiam animalium species plurimum immutatas«⁷¹). Später vermutet Leibniz, dass die frühesten Tiere im Meer lebten und die Amphibien und Landtiere später aus ihnen entstanden seien. Meist lehnt Leibniz derartige Überlegungen aber als »sündhaft« ab, weil sie den heiligen Schriften widersprächen.⁷²

18. Jh.: Neue Arten, Hybride, Degeneration

In den ersten Jahrzehnten des 18. Jahrhunderts wird die Hypothese einer realen Verwandtschaft vieler oder sogar aller Tiere und Pflanzen von verschiedenen Autoren aufgestellt (↑Phylogese). Zu diesen Autoren zählt B. de Maillet, der in einer 1715 unter Pseudonym veröffentlichten Handschrift die Vermutung äußert, die Vorfahren aller Organismen lebten ursprünglich im Wasser.⁷³ Weiter ausgearbeitet und mit einer einfachen Theorie der Selektion verbunden, sind die Überlegungen der französischen Materialisten zur Bildung von Arten: P.L.M. Maupertuis hält eine Urzeugung von Lebewesen aus der anorganischen Natur und die Entstehung *neuer Arten* (»nouvelle espece«) durch das zufällige Auftreten von Varianten für möglich⁷⁴; und Diderot entwirft das Bild einer aus sich heraus produktiven Natur, die sich in einem Prozess mit offenem Ende befindet⁷⁵. Selbst C. von Linné, der anfangs von der Konstanz der Arten überzeugt ist, vertritt in späteren Jahren die Theorie der Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung, d.h. durch Kreuzung von Individuen verschiedener Arten.⁷⁶ Zu einer echten Theorie der Evolution ent-

wickeln diese Autoren ihre Ansätze aber nicht weiter; sie sind eher im Sinne einer Theorie der Entstehung und Elimination von Varianten als einer Theorie der graduellen und kontinuierlichen ↑Phylognese und Evolution zu verstehen.

Für die Existenz einer Phylognese, die zumindest einige Tierarten miteinander verbindet (unter Einschluss des Menschen), plädiert Mitte des 18. Jahrhunderts auch G. Buffon (↑Phylognese). Buffon entwickelt seine Theorie des Artenwandels schrittweise. Anfangs ist er der Überzeugung, dass alle lokalen Veränderungen auf der Erde eher zyklischer als direktonaler Natur sind, weil sich die Wirkung der verschiedenen Kräfte ausgleicht. Die Arten selbst hält Buffon noch 1765 grundsätzlich für etwas ewiges (»êtres perpétuels«), die genauso alt und genauso dauerhaft wie die Natur selbst seien; er beschreibt sie als ein gleich bleibendes Ganzes, das der Ordnung der Zeit entzogen ist, also unabhängig von der Zeit besteht (»indépendant du temps; un tout toujours vivant, toujours le même«).⁷⁷ Trotz dieser klaren Aussagen ist die Annahme der Veränderung der Arten aber ausgehend von Buffons Begriff der ↑Art doch nahe liegend. Arten sind für Buffon nämlich nicht Ansammlungen von ähnlichen Individuen im Raum, sondern sie bestehen vielmehr in der Aufeinanderfolge und Erneuerung von Individuen in der Zeit. Die Verbindung von Individuen einer Art durch Reproduktion ist in diesem Artbegriff zentral – und es ist damit auch die Möglichkeit für eine Reproduktion mit Modifikation und damit die Bildung neuer Arten gegeben. Als Konkretisierungen eines Typus in der Zeit unterliegen die Arten – im Gegensatz zu dem Typus selbst – der Ordnung der Zeit und können damit Veränderungen erfahren. Buffons Gedanken zur Veränderung von Arten werden jedoch vorsichtig präsentiert: Er beurteilt die Entstehung neuer Arten in erster Linie als Ergebnis einer Degeneration bestehender und beschreibt den Gedanken vorsichtig als eine bloße Möglichkeit und gibt darüber hinaus zahlreiche Argumente gegen die Hypothese einer Phylognese (u. a. die Tatsache des Fehlens von Beschreibungen neu entstandener Arten oder natürlicher Hybriden und die allgemein anerkannte Beobachtung der Sterilität von Hybriden). Als Ursachen des Artenwandels führt Buffon im Wesentlichen drei Gründe an: klimatische Veränderungen (besonders der Temperatur), Einflüsse der Nahrung und die Veränderung aufgrund von Züchtung durch den Menschen (»La température du climat, la qualité de la nourriture & les maux d’esclavage, voilà les trois causes de changement, d’altération & de dégénération dans les animaux«).⁷⁸ Eine weitere Ursache der Verschieden-

heit der Individuen in der Natur liegt nach Buffon in der *Kombination* der Individuen durch Kreuzung artverschiedener Organismen (»la combinaison du nombre dans les individus«) – einer Variation also aufgrund rein biologischer Faktoren, die nicht als Reaktion auf äußere Einflüsse zurückgeführt wird.⁷⁹ Die Variation durch Kombination erscheint Buffon als ein so mächtiger Faktor, dass er es für möglich hält, dass die zweihundert von ihm behandelten vierfüßigen Tiere auf fünfzehn Gattungen und neun »isolierte Arten« sich zurückführen (»se réduire«) lassen, aus denen die anderen hervorgegangen seien (»toutes les autres soient issues«).⁸⁰ Die spätere Gliederung der Erdgeschichte in sieben »Epochen« erfolgt bei Buffon allerdings nicht auf der Basis organischer Faktoren, sondern ausgehend von seiner Vorstellung einer allmählichen Abkühlung der Erde nach ihrer Entstehung als Feuerball (↑Phylognese).⁸¹ Die Veränderung der Lebewesen in erdgeschichtlichen Dimensionen erklärt Buffon aufgrund der Anpassung an die sich wandelnden klimatischen Verhältnisse – ein eigenständiges biologisches Prinzip organischer Veränderung formuliert er in diesem Zusammenhang nicht.⁸²

Für die Vorstellungen von einer Veränderung der Arten im 18. Jahrhundert ist insgesamt kennzeichnend, dass sie meist nicht auf das gesamte Tier- oder Pflanzenreich bezogen werden, sondern nur einzelne Arten betreffen, die z.B. durch Hybridisierung gebildet werden (↑Phylognese). Dominant ist in dieser Zeit eine harmonische Vorstellung von der Natur insgesamt (»Ökonomie der Natur«; ↑Gleichgewicht) und von der geschlossenen Organisation einzelner Organismen insbesondere (↑Morphologie/Korrelation). Die Organismen werden als stabile Systeme aus einander wechselseitig stützenden Teilen konzipiert, die außerdem einen definierten Platz in der Ordnung der Welt einnehmen – als Systeme also, die sich sowohl von innen als auch von außen bedingt einer Veränderung widersetzen.

Lamarcks Transformationstheorie

An der Wende zum 19. Jahrhundert etabliert sich eine Mikrokosmos-Makrokosmos-Analogie, die für die frühen Evolutionstheorien grundlegend wird: der Vergleich der alten Stufenleitervorstellung mit der Ontogenese eines Individuums. Enthalten ist dieser Vergleich in der einflussreichen Entwicklungstheorie J. B. de Lamarcks (↑Phylognese). Die Transformationstheorie, die Lamarck formuliert bezieht sich – im Gegensatz zu den meisten seiner Vorgänger – nicht nur auf einige Arten, sondern auf die gesamte organische Natur. Diese verändert sich nach Lamarck

schrittweise und allmählich: »[la nature] ne fait rien brusquement, et [...] partout elle agit avec lenteur et par degrés successifs«⁸³. Er spricht von einem tatsächlichen Marsch der Natur (»la marche réelle de la nature«⁸⁴), der von den einfach gebauten Organismen ausgeht und zu den komplex gebauten hinführt. Die Vielfalt der Lebewesen erklärt sich Lamarck im Wesentlichen durch ein Nebeneinander von zwei Faktoren: einer auf linearen Fortschritt drängenden Kraft der Höherentwicklung und eines modifizierenden Einflusses, der von Faktoren der Umwelt ausgeht. Die Höherentwicklung wird nach Lamarcks Anschauung bedingt durch einen inneren Vervollkommenstrieb der langfristigen Entwicklung von einfachen zu komplexen Formen (↑Fortschritt) und eine Veränderung der Bedürfnisse der Organismen, die vermittelt über Gebrauch und Nichtgebrauch von Organen erbliche morphologische Konsequenzen hat. Nicht der direkte Einfluss der Umwelt, sondern das Verhalten der Organismen sind also das Mittel, das die Veränderungen bewirkt (»Vererbung erworbener Eigenschaften«; ↑Lamarckismus). Lamarck entwickelt trotz seiner Theorie der Transformation der Arten keine Theorie der Abstammung aller Organismen von einem einzigen gemeinsamen Vorfahren; er geht vielmehr von der wiederholten Urzeugung von Organismen aus, die dann im Laufe der Zeit komplexer werden und neue Stammbäume begründen. Aus der Komplexität eines Organismus könne daher auf das Alter seines Stammbaums geschlossen werden (↑Lamarckismus: Abb. xxx).⁸⁵

Goethes Metamorphosenlehre

Besonders von vielen deutschsprachigen Wissenschaftshistorikern wird bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts häufig J.W. von Goethe als ein Vorläufer der darwinschen Evolutionstheorie interpretiert.⁸⁶ Tatsächlich unterscheidet sich das dynamische Naturverständnis Goethes in seiner Metamorphosenlehre aber doch erheblich von dem Darwins. Denn ↑Metamorphosen sind für Goethe zwar reale Prozesse der organischen Gestaltveränderung; sie werden von ihm aber – dem entwicklungsbiologischen Modell der Ontogenese eines Individuums folgend – primär als die Entfaltung einer vorgegebenen Anlage oder eines Entwicklungspotenzials verstanden. In den Metamorphosen zeigt sich also ein Potenzial an Formveränderung, das zumindest als Anlage in einer jeweiligen Form schon vorhanden ist. Die Metamorphose nach Goethe stellt also nicht einen ungerichteten und zukunfts offenen Prozess dar, wie ihn später Darwin beschreibt.⁸⁷

19. Jh. vor Darwin: Katastrophen vs. Kontinuität

Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts ist es allgemein verbreitet, von einem göttlichen Ursprung aller Arten von Organismen auszugehen. Dieser Auffassung ist auch G. Cuvier, der führende vergleichende Anatom der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts. Der Evolutionsvorstellung entgegengesetzt ist Cuviers Verständnis der Organismen als harmonisch geordnete Ganzheiten, die aus aneinander perfekt angepassten Teilen zusammengesetzt sind (»Prinzip der Korrelation«; ↑Morphologie; Anpassung) und sich daher jeder Veränderung widersetzen. Außerdem lehnt Cuvier jede Form der Umwandlung von Arten mit dem Argument ab, dass diese perfekt an ihre Umwelt angepasst seien. Das Entstehen neuer Arten kann sich Cuvier allein durch erneute Schöpfungsakte nach einer natürlichen »Katastrophe«, also einer radikalen Veränderung der Umwelt, vorstellen (»Katastrophentheorie«; ↑Phylogenie). Trotz dieser offenen Ablehnung der Evolutionsvorstellung leistet Cuviers systematische Klassifikation der Fossilien und lebenden Formen entscheidende Beiträge zur allmählichen Durchsetzung eines Denkens in graduellen Unterschieden und zeitlichen Transformationen.⁸⁸ Mit Cuviers einflussreicher Einteilung der Lebewesen in vier nebeneinander stehende Hauptgruppen (↑Taxonomie)⁸⁹ findet die alte Vorstellung einer linearen Stufenleiter aller Lebewesen ihr wissenschaftliches Ende und es wird der Übergang von der Linie zum Baum als Darstellungsform der Verwandtschaft vorbereitet.

Abgelöst wird die Katastrophentheorie durch gradualistische Vorstellungen, die sich ausgehend von der Geologie im 19. Jahrhundert allmählich durchsetzen. Besonders einflussreich wird die Position des »Aktualismus« (vertreten u. a. von den Geologen J. Hutton und C. Lyell), die der Katastrophentheorie widerspricht und für die Vergangenheit keine anderen Kräfte annimmt als die in der Gegenwart wirksamen (»Prinzip der Uniformität«; ↑Phylogenie). Der Prozess der Veränderung der Organismen vollzieht sich demnach in einem sehr viel längeren zeitlichen Rahmen als zuvor angenommen, so dass eine kontinuierliche Umwandlung der Formen ohne göttlichen Eingriff nach natürlichen Prinzipien vorstellbar wird.

Auch die zunehmende Kenntnis der ↑Fossilien leistet in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts einen Betrag zur Verbreitung phylogenetischer Vorstellungen. Es können zwar selten graduelle Transformationsreihen über Fossilien belegt werden, es wird aber doch offensichtlich, dass die geologisch älteren, d.h. tieferen Erdschichten insgesamt weniger komplexe und den rezenten Formen weniger ähnliche Fossilien

enthalten als die jüngeren. Die fossilen Dokumente deuten also auf eine Geschichtlichkeit des Lebens auf der Erde im Sinne einer langsamen Komplexitätssteigerung. Eine eindeutige Interpretation in diese Richtung erfährt der fossile Befund in einer 1844 anonym veröffentlichten, Aufsehen erregenden Schrift von L. Chambers. Chambers meint, einen kontinuierlichen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Formen von Organismen beobachten zu können, und erklärt ihn als Ergebnis der sukzessiven und progressiven Entstehung der Formen auseinander, d.h. als eine Abstammung (»descent«; ↑Phylogenese).⁹⁰

Die Theorien der Evolution in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts – und anfangs auch noch Darwins Theorie – gehen meist von einer reaktiven Veränderung der Organismen als Antwort auf eine vorhergehende Umweltänderung aus (↑Umwelt/Umweltdetermination). Die Vorstellung einer langsamen Evolution der Lebewesen steht somit in Zusammenhang mit einer Abkehr von Katastrophentheorien in der Geologie und der Überzeugung, die Oberfläche der Erde sei durch langsame Veränderungen entstanden. So korrespondiert nach Lamarck die sukzessive Umwandlung der Organismen einer Veränderung der Umwelt: »les espèces n'ont réellement qu'une constance relative à la durée des circonstances dans lesquelles se sont trouvé tous les individus qui les représentent«.⁹¹ Auch C. Lyell vertritt eine Determination der Organismen durch die Verhältnisse der Umwelt. Für jede Umweltbedingung sei (von Gott) die organische Form geschaffen, die ihr am besten entspreche. Ähnlichen Lebensbedingungen würden so ähnliche Lebensformen korrespondieren.⁹²

C. Darwins Evolutionstheorie

Mit Darwins Theorie gelangt die Evolutionsvorstellung zu ihrem eigentlichen Durchbruch. Das Revolutionäre an Darwins Theorie zur Evolution der Organismen ist weniger die Behauptung einer tatsächlichen Verwandtschaft und Abstammung als vielmehr die in dem von ihm formulierten »Mechanismus« der Evolution enthaltene Absage an eine Teleologie, die eine Tendenz zur Höherentwicklung erzwingen würde. Die vielfältig vorhandenen Theorien der Phylogenese vor Darwin erklären die Transformation der Organismen entweder als Konsequenz von Umweltänderungen oder aufgrund eines in den Organismen liegenden Drangs zur Perfektionierung, der Entfaltung einer präexistierenden Potenz; sie sind damit oft an dem Modell der Ontogenese orientiert und Ausdruck eines »Essentialismus«, der von vorgegebenen Formen ausgeht, die sich auf vorgezeichneten Bahnen entfalten. Darwins revolutionä-

»One may say there is a force like a hundred thousand wedges trying [to] force every kind of adapted structure into the gaps [of] in the œconomy of Nature, or rather forming gaps by thrusting out weaker ones. »The final cause of all this wedgings, must be to sort out proper structure & adapt it to change [...]«

»Three principles will account for all
(1) Grandchildren. like. grandfathers [Heredity]
(2) Tendency to small change.. »especially with physical change« [Variation]
(3) Great fertility in proportion to support of parents [Superfecundity: Malthusian population pressure]«

Tab. ?? Die erste Formulierung des Selektionsprinzips durch Darwin vom 28. September 1838 (oben) und drei Prinzipien der Evolution nach Darwin am 27. November 1838 (aus Darwin, C. (1836-44). *Notebooks* (Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, Cambridge 1987): 375f. (D 135); 412 (E 58)).

rer Schritt besteht dagegen darin, die Phylogenese ausgehend von Prozessen auf der Ebene von Populationen (z.B. der Konkurrenz) zu betrachten; sein »Populationsdenken« (E. Mayr; ↑Population) macht nicht eine den Organismen innewohnende Tendenz zur Höherentwicklung, sondern allein ihre differenzielle Überlebenswahrscheinlichkeit und Reproduktion für die langfristige Veränderung der Formen verantwortlich. Der Fokus liegt dabei also weniger auf der Abfolge der Arten in der Zeit (»vertikale Evolution«) als auf der Interaktion der Organismen zu einem Zeitpunkt (aus denen sich die »Mechanismen der Evolution« ergeben). Wichtig für Darwins Theorie des Wandels ist damit die Konzipierung der Arten als flexible Populationen, nicht als fixe Typen, wie viele seiner Vorgänger die Arten verstanden haben. Es gibt in Darwins Theorie nicht mehr ein *Modell* für jede Art, das als *Norm* für alle Individuen gelten kann. Deshalb ist Darwins zentraler Terminus der *Variation* (↑Mutation), insofern er eine Norm oder einen Standard impliziert, in dieser Hinsicht nicht glücklich gewählt – wörtlich genommen sind es nicht Variationen, sondern *Individuen*, von denen Darwins Theorie handelt (↑Individuum). Die Entwicklung von Darwins Ansatz ausgehend von den Prozessen auf der Ebene von Populationen macht seine Theorie wesentlich zu einer *statistischen* Theorie. Lapidar formuliert dies sein Zeitgenosse C.S. Peirce 1877: »Mr. Darwin proposed to apply the statistical method to biology«⁹³. Die Konzipierung der Evolutionstheorie ausgehend von Individuen und nicht von Typen ermöglicht es Darwin, die Aspekte der Anpassung und Veränderung der Organismen, die bei Lamarck

Prämisse 1: Variation

Individuen unterscheiden sich in Merkmalen voneinander, die für ihre unterschiedliche Lebensdauer und Fortpflanzungsrate (wenn auch nur minimal) von Bedeutung sind.

Prämisse 2: Vererbung

Die Merkmale eines Organismus ähneln den Merkmalen seiner Vorfahren.

Prämisse 3: Vermehrung

In der Fortpflanzung eines Organismus werden mehr Nachkommen erzeugt als es Elternorganismen gibt.

Prämisse 4: konstante Populationsgrößen wegen limitierter Ressourcen

Die Populationsgrößen von Organismen bleiben in der Regel gleich, weil die zur Verfügung stehenden Ressourcen begrenzt sind.

Prämisse 5: Logischer Schluss

Wenn es (1) Unterschiede in der Lebensdauer und Fortpflanzungsrate von Organismen gibt, die (2) erblich sind und wenn (3) in der Fortpflanzung der Organismen eine Tendenz zur Vermehrung liegt, aber (4) die Populationen aufgrund begrenzter Ressourcen nicht wachsen, dann erfolgt eine Ausbreitung von denjenigen Typen in der Population, die eine höhere Überlebens- und Fortpflanzungsrate haben.

Konklusion: »survival of the fittest«

Es erfolgt eine Ausbreitung desjenigen Typen von Individuen in der Population, die eine höhere Überlebens- und Fortpflanzungsrate haben.

Tab. ??. Rekonstruktion von Darwins zentralem Argument, das das Prinzip der Natürlichen Selektion begründet.

noch in zwei getrennten Prinzipien formuliert sind, in einer geschlossenen Theorie zusammenzuführen.

Darwins Evolutionstheorie enthält die Verknüpfung der beiden Aspekte der ↑Phylognese und ↑Selektion, die bei vielen seiner Vorläufer getrennt voneinander diskutiert werden. Darwin stellt sich eine Veränderung der Arten (»transmutation«⁹⁴) als einen langsamen, graduellen Prozess vor, der durch die Akkumulation vieler kleiner erblicher Unterschiede im Laufe der Generationen zustande kommt (»the preservation and accumulation of [in der 1. Aufl.: infinitesimally] small inherited modifications«⁹⁵). Entscheidende Anstöße für seine Analyse der Mechanismen der Evolution erhält Darwin durch Lyells Betrachtung der möglichen Transformation von Arten (die Lyell selbst ablehnt) ausgehend von Prozessen, die sich auf der Ebene von Arten abspielen, z.B. der ökologischen Verhältnisse der Konkurrenz unter den Organismen und ihrer unterschiedlichen

Anpassung an die Umwelt.⁹⁶ Eine Diversifizierung der Formen in getrennte Arten ergibt sich für Darwin aus dem von ihm formulierten Prinzip der Divergenz (↑Phylognese): Aufgrund der Konkurrenz um die gleichen Ressourcen besteht ein relativer reproduktive Vorteil der ökologischen Spezialisierung in gesonderten ↑Nischen.

Rekonstruktion des Theoriekerns

Darwins Darstellung seiner Theorie ist insgesamt stark am empirischen Material orientiert. Eine rationale Rekonstruktion seiner zentralen Überlegungen führt dazu, das Argument für die Evolutionstheorie als einen Schluss aus vier empirischen Beobachtungen zu analysieren, nämlich der Variation und Vererbung von Merkmalen sowie der Tendenz zur Vermehrung der Organismen und der Konstanz der Populationen aufgrund limitierter Ressourcen (vgl. Tab. xxx).⁹⁷ In einem ersten Syntheseschritt wird aus diesen Prämissen der zentrale Begriff der ↑Konkurrenz (»struggle for existence«) gewonnen. Konkurrenz ist die notwendige Folge aus der Tendenz des unbegrenzten Wachstums von Populationen durch die Fortpflanzung ihrer Organismen und der Knappheit von gemeinsam genutzten notwendigen Gütern. Die Konsumtion eines Gutes durch ein Individuum verhindert die (angestrebte) Konsumtion des gleichen Gutes durch ein anderes Individuum. Durch die gemeinsame Nutzung von erschöpfbaren Ressourcen, die für ihre Vermehrung notwendig sind, behindern sich die Populationen von Organismen also gegenseitig in ihrer Tendenz, sich unbegrenzt zu vermehren.

Darwins wesentliches Argument für die Konkurrenz als Mechanismus der Evolution ist ein indirekter Beweis: Unter Voraussetzung der empirisch beobachteten Eigenart der Fortpflanzung, eine Vermehrung darzustellen, schließt er aus der vorgestellten Abwesenheit von Konkurrenz auf die unbegrenzte Vermehrung der Individuen einer Art (im Anschluss an T.R. Malthus denkt Darwin an ein Wachstum gemäß einer nicht konvergierenden geometrischen Reihe). Da dieses unbegrenzte Wachstum offenbar nicht vorliegt, muss auch Konkurrenz vorliegen. Die Tendenz zum ungebremsten exponentiellen Wachstum einer Population von sich vermehrenden Organismen führt nach Darwin also unweigerlich zur Konkurrenz: »A struggle for existence inevitably follows from the high rate at which all organic beings tend to increase«.⁹⁸

Nicht das harmonische Bild der Höherentwicklung aufgrund der Natur inhärenter Vervollkommnungstendenzen, sondern vielmehr Störungen der

Variationstheorie (»evolution as such«)

Populationen verändern sich im Laufe der Zeit, so dass die Nachkommen eines Organismus in einigen Fällen zu einer anderen Art als er selbst zuzurechnen sind.

Deszendenztheorie (»common descent«)

Organismen verschiedener Arten haben einen gemeinsamen Vorfahren; letztlich gehen damit alle Organismen auf nur einen Vorfahren zurück.

Gradualismustheorie (»gradualism«)

Die Entstehung neuer Arten erfolgt langsam und kontinuierlich aus bestehenden Arten.

Divergenztheorie (»multiplication of species«)

Die Entwicklung führt zu einer Vermehrung der Arten, und schließt damit nicht nur den Ersatz einer bestehenden durch eine neue Art ein. Die starke Konkurrenz unter ähnlichen Organismen begünstigt die Diversifizierung der Formen.

Selektionstheorie (»natural selection«)

Die Erbllichkeit individueller Variationen, ihr Einfluss auf Überleben und Fortpflanzung eines Organismus und die Überproduktion von Nachkommen sind die Faktoren, die zusammen den Mechanismus der Veränderung bilden.

Tab. ?? *Darwins fünf Theorien der Evolution (in Anlehnung an Mayr, E. (1985). Darwin's five theories of evolution. In: Kohn, D. (ed.). The Darwinian Heritage, 755-772).*

Harmonie stehen damit im Kern von Darwins Argument. Die Höherentwicklung der Organismen beruht in Darwins Theorie auf nichts anderem als auf der ständigen Störung des \uparrow Gleichgewichts in einer Population durch das Wechselspiel von Variation und Selektion; diese Störungen werden zum eigentlichen Motor der Veränderung in der Evolution. Die Bildung und fortschreitende Differenzierung von strukturierten Systemen wird in dem Modell Darwins also aus der Wirkung unstrukturierter Kräfte der Mutation und Selektion erklärt.⁹⁹

Züchtung von Haustieren als Modell

Für den besonderen Mechanismus der organischen Veränderung im Laufe der Evolution schlägt Darwin den Mechanismus der Natürlichen Selektion vor. Lebensweltlich vertraut war Darwin mit dem Phänomen der künstlichen Selektion von Haustieren durch seine Bekanntschaft mit Züchtern und eigene Experimente mit Tauben. Zweifellos hat die Kulturtechnik der Züchtungspraxis für Darwin also als praktisches, theoretisches und begriffliches Modell für seine Vorstellung von der Natürlichen Selektion gedient. Diese Auffassung wird in den 1990er Jahren besonders von

konstruktivistisch orientierten Wissenschaftstheoretikern vertreten. So betont M. Weingarten 1992, »daß die künstliche Züchtungspraxis von Darwin verwendet wird als *Modell*, an dem die Vorgänge der natürlichen Züchtung begriffen werden können«.¹⁰⁰ Darüber hinaus meint er, das »Geheimnis des Beweises der Evolutionstheorie« liege in der »menschlichen Züchtungspraxis«.¹⁰¹ Im Anschluss daran ist auch M. Gutmann der Auffassung, anhand der methodischen Rolle der Züchtungspraxis für die Evolutionstheorie könne allgemein die »*lebensweltliche* Grundlegung einer Wissenschaft« nachgezeichnet werden, genauer gehe es darum, »durch die Auszeichnung von lebensweltlichen Praxen Prädikatoren einzuführen, welche die Grundlage der späteren wissenschaftlichen Begriffsbildung abgeben«.¹⁰² Mit diesem konstruktivistisch motivierten Ansatz sind jedoch viele Probleme verbunden (\uparrow Selektion).

Darwin selbst sieht in der Züchtungspraxis die Möglichkeit einer experimentellen Überprüfung seiner Theorie (»an experiment on a gigantic scale«¹⁰³). Weil die Frage nach der empirischen Überprüfung der Theorie ein zentrales methodisches Problem für Darwin bildet, ist das Modell der künstlichen Selektion für ihn von großer Bedeutung. Darwin sieht die Züchtungspraxis also in erster Linie »als ein Experimentierfeld: als eine Anordnung, ein Verfahren, das es im Prinzip möglich machen sollte, die Evolutionstheorie auf experimentellem Wege zu begründen«.¹⁰⁴

Darwinsche Gedankenexperimente

In methodologischer Hinsicht kann das Innovative in Darwins Überlegungen in der Etablierung einer besonderen Form von Gedankenexperimenten gesehen werden. J.G. Lennox nennt diese *darwinsche Gedankenexperimente*: Ein darwinsches Gedankenexperiment besteht in Narrativen, die hypothetische Selektionsszenarien formulieren und auf diese Weise einen Test für die Theorie in konkreten Anwendungen liefern: Durch die Annahme bestimmter Vorteile aufgrund einer Struktur oder eines Verhaltens eines Organismus gegenüber seinen Konkurrenten kann der Weg der Evolution über besondere kausale Wege nachgezeichnet werden – zunächst als Gedankenexperiment, in einem zweiten Schritt dann durch die Überprüfung an dem empirischen Material.¹⁰⁵

Der entscheidende Ansatzpunkt der darwinschen Gedankenexperimente liegt in der Einbettung eines Merkmals in einen Populationskontext von alternativen Merkmalen. Die langfristige Veränderung der Organismen wird damit also nicht als Ergebnis der Veränderung einzelner Organismen erklärt, sondern allein ihres relativen Vorteils, gemessen in unter-

schiedlicher Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit. Die Selektionserklärung der Organismenveränderung enthält damit ein besonderes antireduktionistisches Moment: Es kann nicht aus der Kenntnis des einzelnen Organismus ermittelt werden, wie sich die Population als Ganzes verändern wird. Die Evolution ist vielmehr ein populationsübergreifendes Ereignis, das in der Dynamik der Population bei gleichzeitiger Statik der in ihr enthaltenen Organismen besteht.¹⁰⁶

Darwins Atomismus

Im Zentrum von Darwins Theorie zur Erklärung der differenziellen Reproduktion steht eine Auflösung der Organismen in einzelne Merkmale, die hinsichtlich ihres jeweiligen Beitrags zur Reproduktion beurteilt werden. Weil sie isoliert betrachtet werden und die letzten Form- und Rechnungseinheiten in der Theorie repräsentieren, bilden sie gleichsam die *selektionstheoretischen Atome* der Gestalt des Organismus. In der Evolutionsperspektive erfolgt damit eine radikale Umorientierung des Erklärungsprogramms der Biologie: Vor Darwin waren biologische Fragen zentriert um die Herstellung der Ganzheit eines Organismus, die Initiierung und Abschliefung eines selbstbezogenen Prozesses der Formbildung. Der Fokus lag auf der Integration des Organismus, der Korrelation von Teilen, die durch den wechselseitigen Bezug aufeinander bestimmt sind, und den bauplanbedingten Einschränkungen (»constraints«), die jeder Änderung des Organismus Grenzen auferlegen (↑Morphologie; Ganzheit). In der selektionstheoretischen Betrachtung bildet der einzelne Organismus aber nun gerade nicht mehr diejenige Einheit, deren optimierter Erhalt das Ergebnis der Konkurrenz ist, sondern in Konkurrenz stehen vielmehr v.a. seine Merkmale, die von ihm auf seine Nachkommen übertragen werden. Nach der Logik der Selektion werden sich von diesen Merkmalen nicht unbedingt diejenigen durchsetzen, die der Erhaltung des einzelnen Organismus dienen, sondern diejenigen, die ihre eigene Verbreitung relativ zu alternativen Merkmalen in der kommenden Generation maximieren. Weil dieser Prozess der differenziellen Reproduktion unabgeschlossen ist, liegt der Fokus der Theorie nicht auf der Stabilität einer einmal erreichten Struktur, sondern gerade auf der Kontinuität der Transformation. Der Organismus wird in der Serie der Transformationen entworfen als ein bloßes Durchgangsstadium, das nach dem Baukastenprinzip aufgebaut ist: Einzelne Teile werden variiert und frei miteinander kombiniert. Der Organismus wird so gedacht, wie der Mensch eine Maschine entwerfen würde: Jede

strukturelle Komponente hat ihre eigene Funktion und hat dementsprechend ihr eigenes spezifisches Design. Weitgehend außerhalb der Betrachtung sind damit Aspekte der Selbstorganisation, d.h. der Wechselwirkung der Komponenten in ihrer gegenseitigen Hervorbringung und Wirkung aufeinander.

Diese Maschinenvorstellung des Lebens hat in der Gedankenwelt Darwins ihren Ursprung in seiner frühen Beeinflussung durch die physikotheologische »Natural Theology« (1802) von W. Paley, in der die Anpassungsphänomene der Lebewesen als ein vielfältiger Beweis für die Existenz Gottes interpretiert werden. Wird ein Gott als Gestalter der Lebewesen angenommen, hat sich die Natur in den Organismen nicht selbst organisiert, sondern ihre einzelnen Teile sind – wie in den Artefakten der Menschen – für spezifische Funktionen individuell entworfen. Diese Annahme einer durchgehenden Anpassung der einzelnen Merkmale eines Organismus wird im Darwinismus beibehalten. J. Huxley kann daher anmerken, der Darwinismus sei in Teilen eine Wiederbelebung der Physikotheologie, mit der Selektion statt Gott als Designer: »Paley *redivivus*, one might say, but philosophically upside down, with Natural Selection instead of a Divine Artificer as the *Deus ex machina*«. ¹⁰⁷

Die Konzipierung des Organismus als ein Aggregat aus einzelnen isolierbaren und neu kombinierbaren Merkmalen stellt eine vielleicht noch grundlegendere und weitreichendere Neuerung in der Theorie Darwins dar als der von ihm vorgeschlagene Mechanismus der Evolution. Dieser Atomismus der Evolutionstheorie ist vielfach auf den Begriff gebracht worden: J. Schaxel spricht 1922 von einem »Aggregat gehäufte Anpassungen« oder »Eigenschaftsaggregat«¹⁰⁸ (↑Form); bei P. McLaughlin und H.-J. Rheinberger heißt es 1982, der Organismus bilde aus Sicht des Darwinismus ein »Flickwerk immer nur relativer Anpassungen«. ¹⁰⁹

Als überaus fruchtbar erweist sich dieser Ansatz in der populationsgenetischen Betrachtung der Evolution im 20. Jahrhundert. Denn die atomistische Zerlegung des Organismus in diskrete Merkmale ermöglicht die quantitative Analyse der Veränderung von Merkmalsverteilungen in mathematisch präzisen Modellen. Mit diesen Modellen erfolgt die Erklärung der Veränderung der organischen Organisationen im Rahmen einer Perspektive, in der sie gerade nicht als Organisationen aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen erscheinen, sondern eben als Aggregat von unabhängigen voneinander variierenden Merkmalen vorgestellt werden.

| | | Ansatzpunkt der Evolution | |
|---------------------------|-----------------|---------------------------|-------------------------|
| | | Individuum | Population |
| Mechanismus der Evolution | Bedürfnis/Trieb | <i>Lamarckismus</i> | <i>Orthogenese</i> |
| | Selektion | <i>Darwinismus</i> | <i>Synthet. Theorie</i> |

Tab. 9. Kreuzklassifikation zur typisierenden Unterscheidung der wichtigsten Theorien der Evolution

Evolutionstheorie als zentrale integrierende Theorie

Mit Darwin hat die Lehre der Evolution den Status einer zentralen vereinheitlichenden Theorie der Biologie erhalten. Nicht nur das kennzeichnende und vor Darwin naturwissenschaftlich rätselhafte Merkmal der \uparrow Anpassung der Organismen an ihre Umwelt, sondern auch viele andere Befunde aus den unterschiedlichsten Teildisziplinen der Biologie, sei es aus der vergleichenden Anatomie, Biogeografie, Entwicklungsbiologie oder Ethologie, finden in der Evolutionstheorie einen einheitlichen Interpretationsrahmen. Mit der Evolutionstheorie wird die Geschichte für die Erklärung der konkreten Gestalt von Organismen wesentlich; die Organismen werden zu Gegenständen, die in ihren Formen und Funktionen nur aus ihrer einmaligen Geschichte heraus zu erklären sind. Wegen ihrer Zusammensetzung aus verschiedenen, z.T. unabhängig voneinander stehenden Theorien (zur Phylogenese, Selektion, Populationsgenetik, Biogeografie) bildet die Lehre der Evolution nicht eine einheitliche geschlossene Theorie, sondern hat sich zu einer ganzen Teildisziplin der Biologie entwickelt, der \uparrow Evolutionstheorie.

19. Jh. nach Darwin: Vielgestaltigkeit

In den ersten Jahren nach ihrer Formulierung stellt die Evolutionstheorie keine scharf umrissene, geschlossene oder gar dogmatische Theorie dar, sondern sie besteht aus einer Menge lose miteinander verbundener Thesen und Argumentationen. Gerade diese Vieldimensionalität und Vielschichtigkeit der Theorie kann als ein Grund für ihre Verbreitung gelten: Sie bietet Anschluss in verschiedene Richtungen und kann flexibel an unterschiedliche Standpunkte angepasst werden. Darwin gewinnt daher in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts viele einflussreiche Anhänger, die durchaus nicht alle seine Ansichten teilen: So versteht sich T.H. Huxley als Anhänger Darwins, geht aber doch auf Distanz zum Selektionsprinzip und vertritt selbst saltationistische Vorstellungen (\uparrow Mutation); A.R. Wallace räumt die Möglichkeit eines göttlichen Eingriffs in der Evolution des Men-

schen ein (\uparrow Mensch); und Darwin selbst integriert zunehmend lamarckistische Elemente in seine Theorie (\uparrow Lamarckismus).¹¹⁰

Ambivalente Aufnahme in Deutschland

In Deutschland findet die Darwinistische Evolutionstheorie eine sehr widersprüchliche Aufnahme. Sie

wird einerseits enthusiastisch gefeiert, andererseits aber selbst von renommierten Biologen vehement abgelehnt. So nennt der Botaniker K.F. Schimper die »Zuchtlehre Darwins« 1865 drastisch »die kurzsichtigste, niedrig dummste und brutalste [Theorie,] die möglich« ist.¹¹¹ Kritisch wird besonders der historische Reduktionismus der Theorie gesehen, der die Gestaltbildung und Physiologie als historischen Prozess einer sukzessiven Anpassung deutet. K.E. von Baer führt dagegen 1876 ins Feld, dass der Grund für die Ähnlichkeit der Organismen nicht in ihrer gemeinsamen Abstammung liegen müsse, sondern auf die Ähnlichkeit der in ihnen wirksamen Kräfte zurückzuführen sei: »man suche das Schaffende in jedem Organismus«.¹¹² Bis in die ersten Jahrzehnte wird die Evolutionstheorie von führenden Biologen in Deutschland abgelehnt. Das Prinzip der Selektion könne nur ein sekundärer Faktor in dem Werden der Lebewesen sein, primär seien die gesetzmäßig wirksamen formbildenden Kräfte in jedem Organismus, argumentiert zusammenfassend O. Hertwig 1916.¹¹³ H. Driesch meint schon 1893, der historische Ansatz der Evolutionstheorie sei, wie jede Theorie, die wesentlich von bestimmten Orten und Zeiten ausgehe, einer »theoretisch allgemeinen Naturforschung« fremd.¹¹⁴ Auf der anderen Seite hat die Evolutionstheorie in Deutschland mit E. Haeckel aber auch den entschlossensten und kämpferischsten Fürsprecher. Ihm werden von dem Biologiehistoriker E. Rádl schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts die »Kampflust« und der »dogmatische Geist« attestiert, die für die Massenwirksamkeit einer Theorie notwendig seien.¹¹⁵ Die ambivalente Einschätzung der Theorie zieht sich bis in die ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts.¹¹⁶

Bezweifelt wird von den Kritikern der Evolutionstheorie, dass die biologische Formenmannigfaltigkeit und Zweckmäßigkeit der Organismen allein durch einen Mechanismus, der wesentlich auf Zufall beruht, entstanden sein könne. Es wird argumentiert, dass zumindest die Erklärung der Entstehung von Organis-

men mit neuen Bauplänen eines weiteren Prinzips bedarf, das über die zufällige Variationen zur Bildung neuer Arten hinausgeht (R. Goldschmidt: »Makromutation«; ↑Mutation). Nachdem in den 1920er und 30er Jahren von deutschen Biologen – u.a. von E. Baur¹¹⁷ und N.W. Timofëeff-Ressovsky¹¹⁸ – wichtige Beiträge zur Evolutionstheorie geleistet werden, tritt die Theorie aber danach ganz in den Hintergrund, so dass von einem »Niedergang des Darwinismus

in Deutschland nach 1933« (T. Junker) gesprochen wird. Als Gründe für diese Entwicklung können u.a. genannt werden: die starke morphologisch-typologische Tradition in der deutschen Biologie und der unterstellte Zusammenhang zwischen der NS-Ideologie und den darwinistischen Konzepten der Selektion und des »survival of the fittest«. Die Rede von einem »Niedergang« setzt allerdings voraus, dass die Theorie vorher allgemein akzeptiert ist. Viele führende deutsche Biologen betrachten aber auch in dem ersten Drittel des 20. Jahrhunderts die Evolutionstheorie nicht als die zentrale biologische Theorie als die sie von angloamerikanischen Autoren vielfach eingeschätzt wird. Sie sehen sie zumindest als ergänzungsbedürftig um eine morphologisch-typologische Grundlagentheorie. So heißt es 1933 bei M. Hartmann, das natürliche System und die vergleichende Morphologie wiesen eigene »Gesetzmäßigkeiten« auf und es sei »die Abstammungslehre an sich weit davon entfernt, eine kausale Erklärung dieser Gesetzmäßigkeiten geben zu können, wie das in naiver Weise der ältere Darwinismus angenommen hat«.¹¹⁹

Kritik am Anpassungspostulat

Symptomatisch für die unmittelbare Aufnahme der Evolutionstheorie in Deutschland ist F. Nietzsches Kritik an Darwins Theorie. Nietzsche wendet sich in seiner radikal formulierten Ablehnung gegen ein Verständnis von Lebewesen als passive Einheiten, die sich unter dem Druck der Konkurrenz an die äußere Umwelt anzupassen hätten: »das Leben ist nicht Anpassung innerer Bedingungen an äußere, sondern Wille zur Macht, der von innen her immer mehr »Äußeres« sich unterwirft und einverleibt«.¹²⁰ Nietzsche

| | Gemeinsame Abstammung | Graduelle Veränderung | Artbildung in Populationen | Natürliche Selektion |
|---------|-----------------------|-----------------------|----------------------------|----------------------|
| Lamarck | nein | ja | nein | nein |
| Darwin | ja | ja | ja | ja |
| Haeckel | ja | ja | ? | zum Teil |
| Nägeli | ja | ja | ja | zum Teil |
| Huxley | ja | nein | nein | unsicher |
| Vries | ja | nein | nein | nein |
| Morgan | ja | (nein) | nein | unwichtig |

Tab. xxx. Unterscheidung verschiedener Komponenten von Evolutionstheorien und ihre Verteilung über verschiedene Positionen und Versionen dieser Theorien im 19. und beginnenden 20. Jahrhundert. Eine allen Evolutionstheorien gemeinsame Komponente ist die Ablehnung einer statischen unveränderlichen Welt, d.h. die These der Veränderung der organischen Welt (leicht verändert nach Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 506).

meint daher: »der Einfluß der »äußeren Umstände« ist bei D[arwin] ins Unsinnige überschätzt; das Wesentliche am Lebensprozeß ist gerade die ungeheure gestaltende, von Innen her formschaffende Gewalt, welche die »äußeren Umstände« ausnützt, ausbeutet ...«¹²¹ (↑Anpassung; Umwelt). Nach Nietzsches Auffassungen zur Biologie – die wesentlich durch die Rezeption einer Arbeit von W.H. Rolph geprägt ist¹²² – kann das Leben weder von der Anpassung an die Umwelt noch von einem Prinzip der ↑Selbsterhaltung her verstanden werden, sondern allein von seiner Neigung zur Veränderung: Es gebe »Selbsterhaltung nur als eine der Folgen der Selbsterweiterung«¹²³, und: »an allem Lebendigen ist am deutlichsten zu zeigen, daß es alles thut, um nicht sich zu erhalten, sondern um mehr zu werden«.¹²⁴

Auch von biologischer Seite wird in Deutschland umfassende Kritik an dem evolutionstheoretischen Anpassungsbegriff geübt, so in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts von dem Botaniker K. Göbel und seit den 1970er Jahren von dem Zoologen W.F. Gutmann (↑Anpassung).

Radikal von Seiten der Evolution her interpretiert wird der Lebensbegriff in der *Lebensphilosophie* seit der Wende zum 20. Jahrhundert. Sehr einflussreich ist die Darstellung H. Bergsons, der in seiner »Évolution créatrice« (1907) schöpferische Entwicklungsprozesse als das Wesentliche des Lebens bestimmt (↑Leben). »Entwicklung« ist für Bergson »die entscheidende Eigenschaft des Lebens«.¹²⁵ Das »Leben« bildet in den Augen Bergsons einen »Strom«, der »im Überwandern von Generation auf Generation [...] sich verteilt an die Arten, sich versprüht an die Individuen«.¹²⁶ Erfasst werden können die Ent-

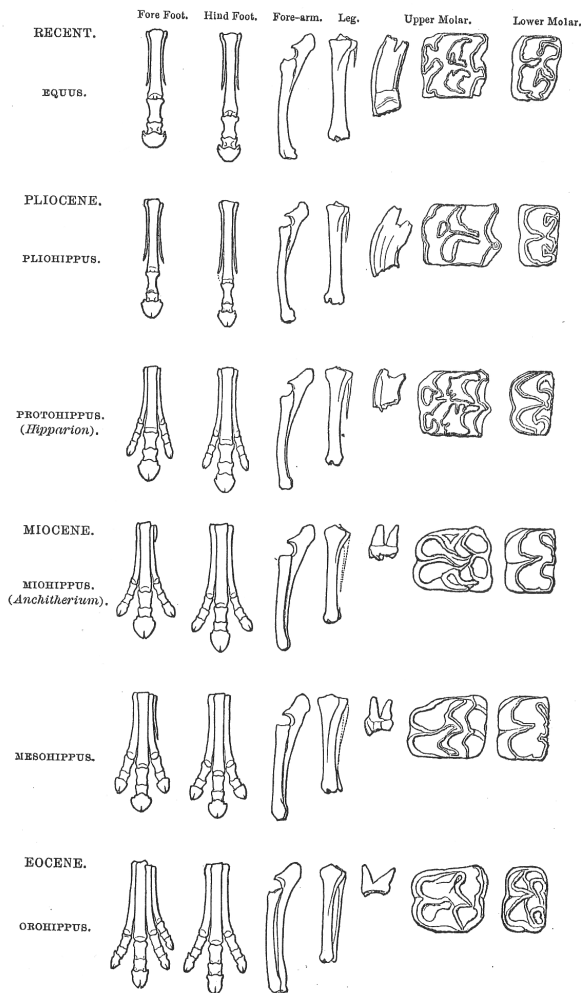


Abb. ?? . Evolution des Pferdes in den letzten 50 Millionen Jahren (vom Eozän bis in die Gegenwart: von unten nach oben). Die Extremitäten und Zähne zeigen eine zunehmende Anpassung an das Leben in der Steppe und eine Ernährung von Gräsern (aus Marsh, O.C. (1879). Polydactyl horses, recent and extinct. Amer. J. Sci. 17, 499-505: 505).

wicklungsprozesse nach Bergson weder durch eine an Wiederholungen und Gleichförmigkeiten ausgerichtete mechanistische Interpretation noch eine um Selbsterhaltung und Stabilisierung des Gegebenen kreisende finalistische Sicht. Alle gewohnten Denkkategorien seien daher ungeeignet, um das Dynamische des Lebens zu erfassen: »Alle Rahmen krachen. Sie sind zu eng, zu starr«.¹²⁷ Ähnliche Motive finden sich bei dem Soziologen G. Simmel, etwa wenn er 1918 behauptet, »die Gegenwart des Lebens besteht darin, daß es die Gegenwart transzendiert«¹²⁸ und dass das

»innerste Wesen« des Lebens darin gegeben sei, »über sich selbst hinauszugehen«¹²⁹.

Suche nach dem »Princip der Veränderlichkeit«
Ende des 19. Jahrhunderts ist die Evolutionstheorie in ihrem phylogenetischen Teil wissenschaftlich anerkannt: Es wird allgemein von einer genealogischen Verwandtschaft der Organismen ausgegangen. Umstritten sind aber die Faktoren und Ursachen, die der Veränderung der Organismen zugrunde liegen. Ein bloß auf zufälliger Variation aufbauender evolutiver Wandel wird meist abgelehnt. Stattdessen werden verschiedene andere Modelle bevorzugt.

Darwin ist in seinem Hauptwerk der Meinung, dass es zwei große »Gesetze« seien, die die Gestaltung der Organismen bestimmen: die *Einheit des Typus* (»unity of type«) und die *Umweltbedingungen* (»conditions of existence«).¹³⁰ Die Bedeutung der ersteren zeige sich in der Vererbung, die bewirke, dass viele Organismen über Strukturen verfügen würden, die in keiner Beziehung zu ihrer Lebensweise stehen. Das Gesetz von den Umweltbedingungen sieht Darwin als das »höhere Gesetz« an, weil in ihm das andere Gesetz durch die Anpassungen der Vorfahren an die Umwelt enthalten sei (↑Anpassung).¹³¹ Darwins Theorie enthält zwar entscheidende Elemente, nach denen die organische Veränderungen gerade nicht aus der Determination der Umwelt, sondern biotischen Interaktionen zu erklären sind (s.o.). Immer wieder streicht er aber auch die Bedeutung der Umwelt heraus. So formuliert er 1868 unmissverständlich, bei homogenen Umweltbedingungen sei eine Variation der Organismen nicht möglich: »If it were possible to expose all the individuals of a species during many generations to absolutely uniform conditions of life, there would be no variability«¹³² (↑Umwelt/Umweltdetermination).

Auch A. Weismann ist 1876 der Auffassung, der wesentliche Motor für die organischen Veränderung sei die Änderung der Umwelt, denn »der lebende Organismus enthält in sich selbst kein Princip der Veränderlichkeit, er ist das statische Moment in dem Entwicklungsprozesse der organischen Welt und würde stets nur wieder genaue Copien seiner selbst liefern«¹³³, so dass »ohne Veränderung der Aussenwelt keine Weiterentwicklung der organischen Formen hätte eintreten können«¹³⁴.

Andere Autoren postulieren dagegen gerade ein organisches Prinzip der Veränderung und vertreten damit orthogenetische Theorien der Evolution (vgl. Tab. xxx; ↑Fortschritt). So verlegt C. von Nägeli mit seinem organischen »Vervollkommungsprinzip« das Prinzip der Veränderung und Höherentwicklung in die Organismen selbst. Nach diesem Prinzip werden die organische Materie »mit innerer Notwendigkeit stetig complicirter und periodisch neue Organisationsanlagen fertig«.¹³⁵ Nägeli erläutert weiter: »nach Darwin ist die Veränderung das treibende Moment, die Selection das richtende und ordnende; nach meiner Ansicht ist die Veränderung zugleich das treibende und das richtende Moment«.¹³⁶ Nägeli schließt sich damit wieder der älteren Tradition an, nach der das Prinzip der Veränderung in der Reproduktion der Lebewesen selbst verortet wird. Auch von anderen Autoren wird als Reaktion auf Darwins Theorie immer wieder auf innere Faktoren zur Erklärung der Evolution verwiesen. Die Veränderung der Organismus ist nach diesen Auffassungen einem richtenden Prinzip zu verdanken, das sich aus deren Organisation ergebe und unabhängig von der Umwelt stehe (↑Phylogenese: Orthogenese; Fortschritt).¹³⁷

Darwins Innovation besteht demgegenüber gerade darin, die langfristige Transformation der organischen Gestalten nicht als Ergebnis der Reproduktion, sondern der Selektion zu konzipieren. Ein erst nach der Fortpflanzung wirksamer Faktor wird zu der eigentlich verändernden Kraft der Lebewesen. An die Stelle des harmonischen Bildes einer nach Vervollkommen strebenden Natur tritt bei Darwin die Vorstellung einer durch Kampf und ↑Konkurrenz bestimmten Naturordnung: In dem populationsbiologischen Rahmen, in dem Darwin die Evolution thematisiert, ist es nicht die Veränderung einzelner Organismen im Lauf ihres Lebens, die den langfristigen Formenwandel bedingt, sondern ihre unterschiedliche Fortpflanzungs- oder Überlebensrate.

Problematisch aus der Sicht der darwinschen Konzipierung der Evolution ist bereits die Suche nach einem »Prinzip der Veränderlichkeit« (Weismann). Die Möglichkeit einer nicht durch ein eigenes Prinzip geleiteten Veränderung ziehen viele Kritiker Darwins am Ende des 19. Jahrhunderts gar nicht in Betracht. Erst in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird es allgemein akzeptiert, den *Zufall* als das primäre Veränderungsprinzip in der Evolution anzusehen. Es ist damit die konstitutionelle *Labilität* der organischen Körper, die eine langfristige Veränderung möglich macht.¹³⁸ T. Boveri beschreibt die Wirkung der Selektion in dem Bild einer Falle »zum Einfangen glücklicher Zufälle«.¹³⁹ Von Darwin könne so der

Zufall für die »Vervollkommen der Organismen« verantwortlich gemacht werden.¹⁴⁰ Aufgrund dieser zufälligen und autogenen Veränderung ist für eine langfristige, generationenübergreifende Veränderung der Typen auch keine Änderung der Umwelt Voraussetzung. Evolution ist vielmehr »eine automatische« Folge der Beschaffenheit autoreproduktiver, mutabler Individualsysteme«, wie es R.W. Kaplan 1978 formuliert.¹⁴¹ Die langfristigen Veränderungen ergeben sich allein aus der nie vollkommen fehlerfreien Reproduktion der Organismen (W.F. Gutmann 1989: »Das Auftreten erbbedingter Veränderungen ist wegen der Ununterdrückbarkeit von Mutationen unvermeidlich«¹⁴²). So heißt es 1993 bei M. Weingarten: »Evolution ist [...] nicht etwas, was durch eine besondere Kraft erst konstituiert werden müßte, sondern sie ist eine logische Folge der nicht-identischen, erweiterten Reproduktion einer Gruppe von Varianten«.¹⁴³

Streit der »Biometriker« mit den Mendelianern

Zu einer kohärenten vereinheitlichenden biologischen Theorie entwickelt sich die Evolutionslehre durch den Nachweis ihrer Vereinbarkeit mit der Genetik in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts. Am Ende des 19. Jahrhunderts stehen die populationsbiologisch denkenden Anhänger der Evolutionstheorie (die »Biometriker«) den auf G. Mendels Ansätzen aufbauenden genetischen Theorien sehr distanziert gegenüber (↑Population).¹⁴⁴ Als unvereinbar mit der Evolutionstheorie galt insbesondere die mit Mendels Genetik verbundene Vorstellung einer sprunghaften Änderung von Merkmalen. Beide Seiten können sich dabei auf die Arbeiten von Darwins Vetter F. Galton berufen, weil Galton sowohl einen populationstheoretisch-statistischen Ansatz verfolgt als auch von der Sprunghaftigkeit der Änderungen überzeugt ist. Für Galton ist die Annahme sprunghafter Änderungen notwendig, weil sich sonst nach seinem »Regressionsgesetz« vorteilhafte Varianten in der Population nicht durchsetzen könnten (↑Population). Der sich entfaltende Streit zwischen den Biometrikern K. Pearson und W.F.R. Weldon auf der einen Seite und dem Mendelianer W. Bateson auf der anderen Seite trägt jedoch stark polemische Züge. Die tatsächliche Vereinbarkeit von darwinischer Evolution und mendelscher Genetik wird bereits 1902 von dem Mathematiker G.Y. Yule erwiesen, indem er zeigt, dass die Kombination mehrerer Faktoren zu kontinuierlich variierenden Merkmalen führen kann (»multiple factor hypothesis«).¹⁴⁵ Auch bereits Mendel selbst verweist in seinen Arbeiten auf die Möglichkeit der Kombination von diskreten Merkmalsträgern, die auf diese

Weise ein Kontinuum von Merkmalen (z.B. Farbstufen) erzeugen können.¹⁴⁶ Eine Zusammenarbeit der Biometriker mit den Mendelanhängern hätte hier schnelle Klärungen herbeiführen können.¹⁴⁷ Durch die unvermittelte Konfrontation der beiden Seiten sind die Evolutionsvorstellungen der ersten beiden Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts aber von saltationistischen Modellen geleitet, besonders einflussreich durch H. de Vries' »Mutationstheorie« (↑Mutation; Selektion). Weil die Selektion als unzureichend zur nachhaltigen Änderung von kontinuierlich variierenden Merkmalen in einer Population angesehen wird, gelten alle für die Evolution maßgeblichen Veränderungen als Ergebnis einschneidender Mutationen. Die Akzeptanz der Selektionstheorie steht daher um 1910 auf einem Tiefpunkt (Nordenskiöld 1921-24: »Periode der inneren Auflösung des Darwinismus«¹⁴⁸; J.S. Huxley 1942: »the eclipse of Darwinism«¹⁴⁹). Durch experimentelle Befunde und theoretische Einsichten in die langfristige Wirksamkeit kleiner Selektionsunterschiede ändert sich diese Situation erst am Ende des zweiten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts (↑Selektion). Die ersten entscheidenden Schritte zum Nachweis der Vereinbarkeit und Komplementarität von Darwinismus und Mendelismus werden dabei seit 1918 von R.A. Fisher gegangen.¹⁵⁰

Evolution und Populationsgenetik

Die streng populationsorientierte Fundierung der Evolutionstheorie findet sich bei Darwin zwar bereits angelegt, zu ihrer vollen Anerkennung gelangt sie allerdings erst durch die populationsgenetischen Studien in den 1920er und 30er Jahren, v.a. durch die Arbeiten R.A. Fishers und J.B.S. Haldanes.¹⁵¹ In Darwins Argumentationen ist es oft noch der einzelne Organismus, der als hauptsächlicher Gegenstand der Evolution erscheint. Besonders deutlich wird dies in der (von Malthus übernommenen) Metapher vom *Kampf ums Dasein* (»struggle for existence«; ↑Konkurrenz) und der (von Spencer stammenden) Rede vom *Überleben des Angepasstesten* (»survival of the fittest«; ↑Anpassung). In diesen Formulierungen wird eine Fokussierung auf das einzelne Individuum deutlich, die der populationszentrierten Fundierung der Evolutionstheorie nicht gerecht wird. Nicht das »Überleben« des einzelnen Organismus (im »Kampf« mit anderen Organismen), sondern seine Reproduktion, d.h. sein Beitrag zur Erzeugung der Organismen seiner Population, bildet die eigentlich evolutionstheoretisch relevante Größe.

Seit den 1930er Jahren verbreiten sich populationsgenetische Definitionen der Evolution. Evolution wird als die Änderung von Gen- oder Allelfrequenzen

in einer Population definiert (vgl. Tab. xxx). Mit der Fokussierung auf Gene, ihre Variation und die Verschiebung ihrer Häufigkeiten in einer Population als Grundlage der Evolution wird der Begriff der *Genfrequenz* zu einem zentralen theoretischen Konzept (Wright 1929: »gene frequency«¹⁵²; »Dobzhansky 1937: frequency of the genes«¹⁵³; vorher Fisher 1918: »relative frequency [of the] Mendelian factor«¹⁵⁴). S. Wright schreibt 1932, der elementare evolutionäre Prozess bestehe in der *Genfrequenzänderung* (»change of gene frequency«).¹⁵⁵ T. Dobzhansky formuliert 1937, Evolution sei eine Änderung in der genetischen Zusammensetzung von Populationen (»a change in the genetic composition of populations«).¹⁵⁶ Eine Definition dieses Typs legt auch J.S. Huxley 1942 nahe, wenn er nicht die einzelnen Organismen, sondern ihren *Genkomplex* (»gene-complex«) als den eigentlichen Gegenstand der Evolution bestimmt (↑Gen).¹⁵⁷ Derartige Definitionen dominieren bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts. So heißt es 1978 bei R. Brandon, Evolution sei die Ausweitung von Ähnlichkeitsklassen von Genotypen über die Zeit (»expansion of similarity classes of genotypes over time«).¹⁵⁸

Gegen diese populationsgenetischen Definitionen der Evolution werden verschiedene Einwände erhoben. E. Mayr weist 1982 darauf hin, dass Evolution nicht nur die Veränderung von Organismen (»the transformational component«), sondern in gleichem Maße auch ihre Diversifizierung (»the origin of organic diversity«) und Aufspaltung in Abstammungsgemeinschaften (»the multiplication of species«) beinhaltet.¹⁵⁹ Von anderer Seite wird darauf verwiesen, dass eine Veränderung von Allelfrequenzen nicht notwendig mit einer Änderung der Häufigkeiten von Merkmalen in einer Population einhergehen muss, weil epistatische und polygene Effekte wirksam sein können.¹⁶⁰ Eine Bestimmung allein der Genfrequenzen gibt also keinen Aufschluss über die Häufigkeit von *Genkombinationen* (in Genotypen), die aber doch für die Merkmale von Organismen entscheidend sind.¹⁶¹ Die Frage nach der Definition der Evolution berührt sich hier mit der Frage nach den Ebenen der ↑Selektion: Die populationsgenetische Definition der Evolution gewinnt ihre Plausibilität u.a. aus der Auffassung der Gene als Einheiten der Selektion.

Eine verbreitete allgemeine Definition der Evolution, die das populationsgenetische Kriterium erst in zweiter Linie nennt, gibt D.J. Futuyma 1986 (vgl. Tab. xxx). Verbreitet ist es seit Ende der 1980er Jahre, nicht jede genetische Änderung in Populationen als »Evolution« zu bezeichnen, sondern allein solche Schritte, die den als entscheidend angesehenen Pro-

zess der *Artbildung* einschließen. In vielen jüngeren Definitionen wird die Artbildung daher ausdrücklich als der die Evolution eigentlich charakterisierende Prozess bestimmt (z.B. Thompson 1989; Mahner & Bunge 1997; vgl. Tab. xxx). Diese Bestimmungen stehen damit in klarem Widerspruch zu den älteren Definitionen, die jede (adaptive) Veränderung im Genpool als Evolution deuten. So bestimmt R.A. Fisher die Evolution 1936 ausdrücklich als *progressive Anpassung* (»evolution is progressive adaptation and consists in nothing else«) und betrachtet alle daraus folgenden taxonomischen Effekte als Nebenprodukt (»a secondary by-product, produced incidentally in the process of becoming better adapted«).¹⁶²

»*Evolutionsmechanismus*« und »*Evolutionsfaktoren*«
Die These des genealogischen Zusammenhangs von Organismen verschiedenen Organisationstyps (†Phylogene) und die kausale Analyse der Faktoren der Transformation der Organismen können als zwei Komponenten der Evolutionstheorie Darwins unterschieden werden (vgl. Tab. xxx). Die erste Komponente betrifft eine Beschreibung der Abstammungsverhältnisse, die zweite eine kausale Analyse des Prozesses, eine Ursachenforschung – die *Ursachen der Evolution* (»The Causes of Evolution«¹⁶³), wie es J.B.S. Haldane 1932 nennt. Seit Mitte der 1930er Jahren ist in diesem Zusammenhang meist von den »*Mechanismen der Evolution*« die Rede.

Darwin verwendet in seinem Hauptwerk von 1859 und dessen späteren Auflagen nicht den Ausdruck »*Mechanismus*«. Er spricht vielmehr von »*Faktoren*« in dem Prozess der Veränderung von Organismen und führt regelmäßig zwei an: die Natur des Organismus (»the nature of the organism«) und die Natur der Bedingungen (»the nature of the conditions«) [der Umwelt].¹⁶⁴ Für wesentlich wichtiger hält er den ersten Faktor.

Haldane unterscheidet in seiner Darstellung fünf verschiedene Ursachen, nämlich die Selektion und vier Formen der Variation: zufällige erbliche Variation (Mutation), erbliche Variation aufgrund von Umwelteinflüssen (Vererbung erworbener Eigenschaften), nicht-zufällige Variation aufgrund von inneren Ursachen (zielgerichtete Variation, z.B. Bergs Prinzip der Nomogenese; †Fortschritt) und Variation durch Hybridisierung (Rekombination).¹⁶⁵

Der Ausdruck *Evolutionsmechanismus* erscheint zu Beginn des 20. Jahrhunderts im Singular (engl. J.A.T. 1904: »mechanism of evolution«¹⁶⁶; Woods 1907: »evolutionary mechanism«¹⁶⁷) und im Plural (Cook 1901: »mechanisms of evolution«¹⁶⁸; Emerson 1933: »evolutionary mechanisms«¹⁶⁹), wobei

anfangs v.a. Selektion und Isolation als zwei wesentliche Mechanismen der Evolution gelten. Mitte der 1930er Jahre etabliert sich der englische Ausdruck »mechanisms of evolution« allgemein, nachdem T. Dobzhansky ihn in seinem einflussreichen Buch von 1937 verwendet (und die Isolation als einen besonderen dieser Mechanismen bestimmt, s.u.).¹⁷⁰ Als *Evolutionsmechanismen* wird der Ausdruck Ende der 1930er Jahre ins Deutsche übernommen.¹⁷¹ Als »mechanisch« oder »mechanistisch« wird die Evolutionstheorie Darwins bereits von seinen unmittelbaren Nachfolgern im 19. Jahrhundert bezeichnet. So beantwortet A. Weismann 1876 die Frage »Sind die Principien der Selectionstheorie mechanische?« positiv, weil seiner Meinung nach, innerhalb einer Naturwissenschaft die mechanische Auffassung die einzig mögliche ist¹⁷² (†Organismus/Mechanismus). Und auch in der englischen Übersetzung eines Werks von G. Schmid, die wenig später erscheint, werden Darwins Theorien als »mechanistisch« bezeichnet (»the mechanistic system, or the negation of the organic vital force«¹⁷³; »mechanistic explanation of the world«¹⁷⁴).

Die Rede von *Evolutionsfaktoren* ist seit Ende des 19. Jahrhunderts nachweisbar (engl. Leconte 1877: »factors of evolution«¹⁷⁵; Welby 1891: »evolutionary factors«¹⁷⁶). In den 1930er Jahren ist sie besonders unter russischen Evolutionsbiologen verbreitet.¹⁷⁷ N.W. Timofëeff-Ressovsky unterscheidet 1939 vier »Evolutionsfaktoren«: Mutabilität, Populationswellen, Selektion und Isolation. Er gliedert diese in zwei Gruppen: »Die Mutabilität und die Populationswellen liefern das Evolutionsmaterial, die Selektion und die Isolation bilden die richtenden Evolutionsfaktoren.«¹⁷⁸ W. Ludwig betrachtet 1940 den Zufall aufgrund von Migration (Drift) neben Mutation und Selektion als dritten »Evolutionsfaktor«.¹⁷⁹ Später setzt sich die Verteilung der Faktoren von Timofëeff-Ressovsky durch¹⁸⁰, und der Ausdruck etabliert sich auch im Englischen (Mayr 1942: »factors of evolution«¹⁸¹). Wie bereits bei Weismann und Haldane wird auch später die Bedeutung der †Rekombination als eigenständiger Faktor betont. Als fünften Evolutionsfaktor schlägt B. Rensch 1947 die »gelegentliche sekundäre Bastardisierung«¹⁸² und Ludwig 1950 die »Einnischung« (*Annidation*)¹⁸³ (†Nische) vor.

Die Evolutionsfaktoren lassen sich verschiedenen Ebenen zuordnen (vgl. Tab. xxx). Der entscheidende darwinsche Mechanismus der »Selektion« kann in einer weniger intentionalistischen Sprache als differenzielle Kontinuation von Varianten oder als *Konstitutions-Kontinuations-Korrelation* (oder als »Konstitutions-Kontinuations-Kausalität«) bezeichnet

| Allgemeine Faktoren | Organische Faktoren | Darwinscher und genetischer Faktor | Erleichternde Faktoren |
|--|--|--|---|
| <i>Kontinuation</i> zeitlich kontinuierliche Existenz eines Gegenstandes, auch bei beständigem Wechsel seiner materiellen Teile (als »offenes System«) | <i>Individuation</i> räumlich und zeitlich begrenzte Existenz eines Kontinuanten | <i>Konstitutions-Kontinuations-Korrelation (»Selektion«)</i> Korrelation zwischen Konstitution und Dauer der Existenz (gemessen an der Lebensdauer und Reproduktionshäufigkeit) | <i>Rekombination</i> Mischung verschiedener Individuen |
| <i>Variation</i> Graduelle Veränderung eines Gegenstandes, die sich akkumulieren kann und damit auch wesentliche seiner Eigenschaften, d.h. seine Konstitution betreffen kann | <i>Reproduktion</i> Erzeugung eines neuen Individuums durch ein anderes oder mehrere andere zusammen | <i>Populationsgenetik</i> nicht die Kontinuation der Individuen, sondern ihre Reproduktion ist ausschlaggebend; Fitness entspricht dem reprodukt. Wert | <i>Isolation</i> Räumliche Trennung von Populationen |
| | <i>Heredität</i> Weitergabe von Eigenschaften an die Nachkommen über einzelne materielle Teile (»Gene«) | | <i>Aleation (»Drift«)</i> Zufällige Veränderung von Populationen |
| | | | <i>Kompetition</i> Wettbewerb um knappe Ressourcen |
| | | | <i>Annidation</i> Spezialisierung auf eine ökologische Rolle |

Tab. xxx. Gefüge der Faktoren der Evolution.

werden: Die besondere Konstitution von Organismen eines Typs wird für dessen Kontinuation, d.h. für seine Erhaltung und Ausbreitung in der Population, insbesondere auf dem Wege der Reproduktion der Organismen, kausal verantwortlich gemacht, so dass sich eine Korrelation zwischen Konstitution und Kontinuation ergibt. ↑Selektion liegt also vor, wenn sich die Veränderung in der Zusammensetzung einer Population nicht aus Zufallseffekten ergibt, sondern wenn ein systematischer und kausaler Zusammenhang zwischen den Merkmalen von Organismen (ihrer Konstitution) und ihrer Vermehrung (Kontinuation) besteht.

Objekte der Evolution

Bis in die Gegenwart strittig ist die Frage, welche Einheit das eigentliche Objekt der Evolution darstellt. Einigkeit besteht darin, dass es nicht der einzelne *Organismus* ist, weil die Evolution gerade in einem generationenübergreifenden Prozess besteht, so dass es sie auch geben kann, wenn sich kein Organismus im Lauf seines Lebens verändert. Die organische Evolution könnte geradezu definiert werden als ein Prozess der langfristigen und grundlegenden Veränderung von Gegenständen (den Organismen), die sich selbst im Laufe ihres individuellen Lebens (der Art nach) nicht ändern. Die Änderung erfolgt allein vermittelt

über die Fortpflanzung: Die Zusammensetzung einer Population verändert sich, weil Organismen mit verschiedenen Eigenschaften sich in regelhafter Weise in ihren Fortpflanzungsraten unterscheiden. Weil sich die Veränderung der Organismen also nur aus der unterschiedlichen Frequenz der Weitergabe von Eigenschaften ergibt, kann nicht mehr der Organismus die Einheit der Selektion sein (↑Selektion/Selektionsebenen). Evolution ist also der Prozess der Veränderung von Organismen, der nicht darauf beruht, dass sich die Organismen im Laufe ihres Lebens ändern, sondern darauf, dass sie sich in unterschiedlichem Maße reproduzieren, also auf »differenzieller Reproduktion« (Sober 1984: »Population change isn't a consequence of individual change but of individual stasis plus individual selection«¹⁸⁴; ↑Selektion).

Bemerkenswert ist außerdem, dass die einzelnen Organismen zwar nicht die »Einheiten« der Evolution sind, der für die Evolution charakteristische Prozess der Artbildung aber in dem Verschiedenwerden von Organismen besteht. Die einzelnen Organismen sind also die für die Evolution relevanten Träger qualitativ neuer Eigenschaften und können insofern die Einheiten der Artbildung (»speciating entities«¹⁸⁵) genannt werden. Die evolutionären Änderungen sind also abgeleitet von den Änderungen auf der (tiefer liegenden) Ebene der Organismen.¹⁸⁶

Wenn nicht der einzelne Organismus das Objekt der Evolution ist, die Evolution sich aber doch an der Veränderung der Organismen manifestiert, stellt sich die Frage, welche Einheit dann das Objekt der Evolution bildet. Seit dem 19. Jahrhundert verbreitet ist die Vorstellung, die *Art* als das Objekt der Evolution zu sehen: Es seien eben die Arten, die sich in der Evolution verändern.¹⁸⁷ Auf der anderen Seite kann eine \uparrow Art gerade als Zusammenfassung von einander ähnlichen Organismen zu einer solchen Menge verstanden werden, die einen Referenzpunkt für die Feststellung von Änderungen abgibt. Es wird daher argumentiert, dass nur vor dem Hintergrund der Konstanz der Arten überhaupt von einer Evolution gesprochen werden kann.¹⁸⁸

Von anderer Seite wird vorgeschlagen, jede mehrere Arten umfassende *Abstammungslinie* (»lineage«; \uparrow Phylogenese) als das eigentliche Objekt der Evolution zu verstehen (Hull 1978: »Species lineages [...] are the things which evolve«¹⁸⁹). Allerdings ist es problematisch, von einem bereits über seine zeitliche Erstreckung bestimmten Gegenstand wie einer Abstammungslinie zu sagen, er unterliege wiederum einer zeitlichen Veränderung.

Vorgeschlagen wird auch, eine *Population* von Organismen als Gegenstand der Evolution anzusehen (Simpson 1944: »the interbreeding group is the essential unit in evolution«¹⁹⁰; Bunge 1981: »Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve«¹⁹¹). Allerdings wird der Begriff der \uparrow Population in der Regel gerade darüber definiert, dass er eine Menge von Individuen einer Art umfasst, die für Evolution konstitutiven Artbildungsprozesse können sich dann also definitionsgemäß nicht in einer Population abspielen.

Aussichtsreicher ist es, den Kontinuanten der Evolution – analog zu dem \uparrow Individuum als dem Kontinuanten von individuellen Veränderungen (z.B. in der \uparrow Metamorphose) – über strukturelle Gesichtspunkte zu definieren. In diesem Sinne identifiziert J. Huxley 1942 eine Entität, die er *Genkomplex* (»gene-complex«) nennt, als dasjenige, das einer Evolution unterliegt.¹⁹² J. Hoffmeyer und C. Emmeche schlagen 1991 in ähnlicher Weise zur Bezeichnung des Gegenstandes der Veränderung den Ausdruck *Genomorph* vor, der die »Tiefenstruktur« oder morphologische Gestalt eines Genpools bezeichnen soll (\uparrow Genotyp/Phänotyp): »organic evolution concerns the change through time of the genomorph«.¹⁹³ Veränderungen des Genomorph können sowohl die Veränderung der Häufigkeit einzelner Gene als auch eine radikale Umstrukturierung des gesamten Gengefüges betreffen, die zur Bildung neuer morphologischer Typen führen (»epistemische Mutationen«¹⁹⁴).

Sinnvoll ist es auch, den Begriff der Evolution auf die *Biosphäre* als Ganzes anzuwenden: Parallel zu dem Vorgang der individuellen Veränderung eines Organismus in seinem Leben steht dann die Evolution des Lebens auf der Erde, wie dies bereits Haeckel in seinem Begriffspaar von Ontogenese und \uparrow Phylogenese zum Ausdruck bringt.

Naheliegender ist es schließlich auch, nicht konkrete Körper oder Mengen solcher Körper, sondern abstrakte Eigenschaften, wie die *Merkmale* von Organismen als die eigentlichen Objekte der Evolution anzusehen. Denn wesentliche quantitative Größen der Evolutionstheorie, z.B. die *Merkmalsfitness* (\uparrow Anpassung), stellen Verallgemeinerungen und Quantifizierungen über typologische Eigenschaften dar.¹⁹⁵ Schon Darwin bezieht den Prozess der Selektion offensichtlich auf Merkmale, wie besonders in seiner Formulierung deutlich wird, die Selektion bestehe in der *Erhaltung von vorteilhaften Variationen* (»Natural selection acts solely through the preservation of variations in some way advantageous«).¹⁹⁶

In terminologischer Hinsicht erscheint es angebracht, einen eigenen Terminus für die Einheit der Evolution zu verwenden. J.E. Edström macht 1968 den naheliegenden Vorschlag, die Einheit der Evolution (»the operational unit in evolution«) unabhängig von ihrer materiellen Verkörperung als *Evolvon* zu bezeichnen.¹⁹⁷ Ausgehend von der Ebene von Populationen und in Analogie zu einem Individuum, das einer Metamorphose unterliegt (einem »Metamorphon«) könnte die Einheit der Evolution auch *Metadem* genannt werden (\uparrow Population). Ein Metadem wäre dann zu bestimmen als eine Gruppe von Organismen, in der ein Artbildungsprozess stattfindet. Diese bildet den Kontinuanten, der sich im Laufe der Evolution ändert, aber über die Änderungen hinweg persistiert (analog zu einem Individuum, das sich in seiner Entwicklung verändert und doch dasselbe bleibt).

Evolution und Selbsterhaltung

Da der Fokus auf den Transformationen liegt, kann der Organismus in der Evolutionstheorie nicht mehr als der alleinige Bezugspunkt zur Analyse seiner Leistungen dienen. Vielmehr wird die Funktion der Fortpflanzung der Organismen zu einem derart bestimmenden Prinzip, dass alle organismischen Eigenschaften vor dem Hintergrund dieser einen Funktion interpretiert werden (\uparrow Vorwort: Tab. xxx). Mit der Zentrierung der Evolutionstheorie um die Fortpflanzung verliert die \uparrow Selbsterhaltung im Rahmen dieser Theorie ihren Status eines letzten funktionalen Erklärungsprinzips. Jede Eigenschaft eines Orga-

»descent with modification« (Darwin 1859, 331).

»Evolution is an integration of matter and concomitant dissipation of motion; during which the matter passes from an indefinite, incoherent homogeneity to a definite, coherent heterogeneity; and during which the retained motion undergoes a parallel transformation« (Spencer 1862/70, 396).

»Evolution is the history of a system undergoing irreversible changes« (Lotka 1925, 24).

»The elementary evolutionary process is [...] change of gene frequency« (Wright 1932, 359).

»evolution is progressive adaptation and consists in nothing else. The production of differences recognizable by systematists is a secondary by-product, produced incidentally in the process of becoming better adapted« (Fisher 1936, 58).

»[E]volution is a change in the genetic composition of a population« (Dobzhansky 1937, 11).

»Evolution ist eine Transformation der Organismen in Gestalt und Lebensweise, wodurch die Nachfahren andersartig als die Vorfahren werden« (Zimmermann 1953, 4).

»[M]odern Darwinism [...] asserts that the organisms now living have evolved from ancestral organisms of a different nature and offers the fossil record as direct evidence. Moreover, it asserts that the mechanism of this change is embodied in three principles: (1) different individuals in a species have different morphologies, physiologies, behaviors, that is, there is variation; (2) there is a correlation between the form of the parents and the offspring, that is,

the variation is heritable; and (3) different variants have different rates of survival and reproduction in different environments« (Lewontin 1968, 207).

»die Evolution – die Entwicklung der Lebewesen in großen Zeiträumen, die Transformation des Lebenden auf der Erde« (Timofeeff-Ressovsky, Voroncov & Jablovsk 1969/75, 17).

»expansion of similarity classes of genotypes over time« (Brandon 1978, 107).

»Biologische Evolution (oder Organische Evolution) ist der Wandel von Merkmalen in Populationen von Organismen, der die Lebenszeit eines einzelnen Individuums überschreitet. [...] Als evolutionär bezeichnet man Veränderungen in Populationen, die über das genetische Material von einer Generation zur nächsten vererbt werden« (Futuyma 1986, 8).

»Evolution is not just changes in gene frequencies, nor is it natural selection acting on populations. It is the formation of new groups of organisms (species) from existing species« (Thompson 1989, 10).

»Evolution is change across generations in the distribution and composition of populations of developmental systems. [...] From this perspective just as it is not organisms that develop, but organism-environment relations, so it is not populations that evolve, but rather population-environment relations« (Gray 1992, 182).

»[A] proper concept of evolution involves the concept of speciation in its ontological sense of the coming into being of a thing of a new kind. Thus, the ontological concept of evolution applies to all qualitative change that results in speciation« (Mahner & Bunge 1997, 311).

Tab. xxx. Einige Ansätze von Definitionsvorschlägen für den Evolutionsbegriff.

nismus ist evolutionstheoretisch nicht mehr primär danach zu beurteilen, welchen Beitrag sie zur Erhaltung des Organismus leistet, sondern welche Rolle sie in der Maximierung seiner Fortpflanzung spielt. Die Selbsterhaltung wird in den Rang eines Mittels in Bezug auf das eine übergeordnete Ziel der Reproduktion verwiesen. Mit der Funktion der Fortpflanzung in Verbindung mit der Vererbung und Rekombination von Merkmalen werden so die *Merkmale* (Eigenschaften) des Organismus zu den eigentlichen (atomistischen) Einheiten, auf die sich die biologische Theorie bezieht (s.o.). Aufgrund ihrer generationenübergreifenden Konstanz entwickeln die Merkmale eine über das Leben eines einzelnen Organismus hinausgehende eigene Existenzform – die vielfach in einer atomistischen Sicht in den ↑»Genen« verkörpert vorgestellt wird. Die Merkmale bleiben dabei aber immer Eigenschaften eines Organismus. Die Evolutionstheorie kann also nur aufbauend auf einer Theorie des Organismus entfaltet werden; Organisiertheit

und Reguliertheit sind Aspekte der Organismen, die die Evolutionstheorie voraussetzen muss (s.u.).

Die ↑Fortpflanzung wird von einigen Autoren wiederum als eine Form der Selbsterhaltung verstanden, als ein verlängertes Wachstum etwa. Diese Form der Selbsterhaltung schließt aber wesentlich das Potenzial zur Veränderung und Transformation ein. Zur Darstellung dieser begrifflichen Situation finden sich nicht selten Formulierungen mit einer paradoxen Struktur. So heißt es 1918 bei E. Cassirer: Es gebe ein »Subjekt« der Lebenserscheinungen, das »in allen Wandlungen sich selbst erhält, indem es sich selbst umgestaltet«.¹⁹⁸ Und P. Valéry formuliert noch knapper und elegant: »Bios. Se transformer et transformer pour conserver«.¹⁹⁹

Transzendierung der Organismusebene

Die Evolutionstheorie transzendiert eine Perspektive, die allein vom einzelnen Organismus ausgeht. Die Theorie macht deutlich, dass der Organismus

nur die eine Seite einer umfassenden biologischen Theorie bildet. Die Transzendierung in der Evolutionsperspektive besteht vor allem in der Betonung des historischen Charakters der biologischen Gegenstände – ihrer *Geschichtlichkeit* (Schaxel 1922)²⁰⁰ oder *Historizität* (Ballauff 1949)²⁰¹ (engl. Beckner 1959: »historicity«²⁰²).

Der Ausdruck »Geschichtlichkeit«, der seit Ende des 19. Jahrhunderts erscheint (anfangs in verschiedenen Bedeutungen, z.B. im Sinne des Wahrheitsgehalts eines Textes²⁰³), wird dabei erst im Laufe des 20. Jahrhunderts auf die biologische Welt bezogen. Im 19. Jahrhundert wird eine Geschichtlichkeit im eigentlichen Sinne dem Bereich des Organischen im Gegensatz zur Welt des Menschen nicht selten gerade abgesprochen. So heißt es bei F. Paulsen 1889: »Was dem menschlichen Leben gegenüber dem Tierleben seinen eigentümlichsten Charakter und seine einzigartige Bedeutung giebt, das ist die Geschichtlichkeit seines Daseins«²⁰⁴ (vgl. in diesem Sinne den »Ratschen-Effekt«; ↑Kultur).

Besonders deutlich herausgestellt wird die Abgrenzung der Geschichtlichkeit im Bereich der menschlichen Kultur von der Gesetzmäßigkeit im Bereich der Natur in den Überlegungen zur Methodologie der Kultur- und Naturwissenschaften des Neukantianers H. Rickert: »Unter logischen Gesichtspunkten müssen wir [...] zwischen historischer und naturwissenschaftlicher Biologie so unterscheiden, daß die einen den einmaligen Entwicklungsgang der Lebewesen individualisierend, die andere das biologische Material überhaupt generalisierend behandelt«²⁰⁵. Die naturwissenschaftliche Biologie hat nach Rickert auf die historische Methode zu verzichten und d.h. von der einmaligen Entwicklungsgeschichte des Lebens zu abstrahieren. Die Aufgabe der Biologie als Naturwissenschaft sei es, »Gesetze zu finden, nach denen sich das Leben aller Organismen bewegt, oder wenigstens Begriffe zu bilden, die gelten sollen, wo überhaupt Organismen vorkommen«²⁰⁶. Rickert plädiert daher dafür, die Erforschung der organischen Stammbäume nicht der Biologie, sondern eher der Geschichtswissenschaft zuzuordnen. Denn es gehe dabei nicht um gesetzliche Bestimmungen, sondern um »einen einmaligen Werdegang in seiner Individualität«²⁰⁷ und die individualisierende Begriffsbildung sei Sache der Geschichtswissenschaft. An anderer Stelle nennt er die »stammesgeschichtliche Biologie« aber auch eine »historische oder individualisierende Naturwissenschaft«²⁰⁸. »Historische Naturwissenschaft« ist eine Bezeichnung, die Haeckel bereits 1877 für die Evolutionslehre verwendet.²⁰⁹ Im Gegensatz zu Rickert bilden für

Haeckel diese Kennzeichnung und der alte Ausdruck »Naturgeschichte« aber »Ehrentitel«, denn er ist der Auffassung, »das wissenschaftliche Verständniß der organischen Formen gewinnen wir nur durch ihre Entwicklungsgeschichte«.²¹⁰

Für Rickert tragen dagegen ganz im Gegenteil die Berichte über die einmalige Entwicklung der verschiedenen Lebensformen nichts zur Biologie als eigentlicher, d.h. Gesetzeswissenschaft bei.²¹¹ Trotz ihrer logischen Trennung sieht Rickert in biologischen Darstellungen aber auch eine faktische Verschränkung der beiden Bereiche, insofern das »Tatsachenmaterial«, mittels dessen eine Geschichte des organischen Lebens geschrieben wird, sich »zum Teil nicht anders als auf Grund allgemeiner Theorien erschließen« lasse.²¹² Der Apparat allgemeiner Begriffe der Biologie wird von Rickert verstanden als das »Mittel«, durch welches das historische Material allererst aus den Quellen gewonnen wird.²¹³ Ihrem Wesen nach aber doch historisch seien die stammesgeschichtlichen Darstellungen, weil sie den »Charakter eines wertbezogenen historischen Zusammenhangs« aufwiesen, etwa in der Vorstellung des ↑»Fortschritts« und der »Wertsteigerung« von den einfach gebauten Lebensformen am Anfang und dem Menschen als dem »Höhepunkt« der Entwicklung am Ende.²¹⁴

Von anderen neukantianischen Autoren wird nicht nur in den biologischen Darstellungen der stammesgeschichtlichen Entwicklung, sondern auch bereits in dem Organismusbegriff ein Bezug zu individualisierender und wertbezogener, und damit nicht mehr im engeren Sinne naturwissenschaftlichen Begriffsbildung gesehen. So meint R. Kroner 1919, »daß die Naturwissenschaft, sobald sie ihr Augenmerk auf das Lebendige richtet, gezwungen wird, über die engeren Grenzen ihrer [generalisierenden] Begriffsbildung hinauszugehen und sich dem historischen Denken um einen großen Schritt zu nähern: die historische Individualität und Einmaligkeit findet nicht nur im Sinne der Besonderheit, sondern auch in dem der Werthbarkeit, Unzerteilbarkeit und Originalität [eines Organismus] ihr Analogon im Gebiete der Biologie«.²¹⁵ Auch der Allgemeinbegriff der ↑*Art* – »das spezifisch biologische Prinzip der Gesetzmäßigkeit« und »sozusagen ein abstrakter Organismus« – werde durch die deszendenztheoretische Vorstellung einer »Abstammung der Arten« wiederum als Konzept zur Bezeichnung einer historischen und individuellen Einheit betrachtet.²¹⁶

Dieser Wortgebrauch, der die Geschichte wesentlich dem Bereich des Menschen zuordnet, ändert sich seit Mitte des 20. Jahrhunderts grundlegend.

Das Lebendige wird zunehmend geradezu als der paradigmatische Fall eines geschichtlichen Gegenstandes verstanden. In den Worten des Physikers M. Delbrück von 1949: »any one cell represents more an historical than a physical event [...] any living cell carries with it the experiences of a billion years of experimentation by its ancestors«²¹⁷.

Als Ausdruck der Historizität der Organismen können v.a. die Verschiedenheiten des inneren Bauplans solcher Organismen gewertet werden, die sehr ähnliche Lebensweisen haben, aber nicht näher miteinander verwandt sind.²¹⁸ Auch nichtzweckmäßige Einrichtungen in einem Organismus (»Dysteleologien«), die in verwandten Organismen, in denen sie eine Funktion ausüben, ähnlich gebaut sind, gelten allgemein als ein Ausweis des historischen Charakters der Organismen, weil sie allein aus der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Organismus verständlich werden: »Nur aus der Sinnlosigkeit der Vogelmaskerade des Pinguins, aus der Zwecklosigkeit dieser Übereinstimmung mit fliegenden Tieren wird auf seine Abstammung von Organismen geschlossen, bei denen diese Eigenschaften zweckmäßig waren«²¹⁹. Nur seine Vergangenheit als fliegender Vogel erkläre viele der für seinen hauptsächlichen Aufenthalt unter Wasser unzuweckmäßigen Eigenarten, wie seine Notwendigkeit, an der Luft zu atmen oder seine Eier auf dem Trockenen abzulegen.

Die Historizität eines Organismus besteht also darin, dass er eine funktionale Organisation darstellt, die nicht für die Anforderungen einer jeweiligen Situation planvoll entworfen ist, sondern die vielmehr aus Transformationen von Strukturen entstanden ist, die Teile früherer Organisationen (der Vorfahren) mit anderen, z.T. noch nachweisbaren Funktionen bildeten. An den organischen Strukturen lassen sich daher vielfach Spuren ihrer Geschichte nachweisen. Von H. Bergson stammt das schöne Bild, dass ein Organismus wie ein offenes Buch ist, in das sich die Zeit einschreibt: »Pourtout où quelque chose vit, il y a, ouvert quelque part, un registre où le temps s'inscrit«.²²⁰

Evolution als gerichtete Veränderung ohne Ziel

Uneinheitlich ist im 19. Jahrhundert die Verbindung des Begriffs der Evolution mit der Vorstellung eines ↑*Fortschritts* oder einer Vervollkommenheit. Während Hegel²²¹ und Lyell²²² sowie am Ende des Jahrhunderts viele deutsche Naturforscher, u.a. Haeckel²²³, eine solche Verbindung ziehen, ist Darwin vorsichtiger. Er hält es für »absurd«, ein Tier für höher als ein anderes zu erklären, wie er in seinem ersten Notizbuch zum Artenwandel schreibt.²²⁴ Und in ei-

ner Randnotiz zu seiner Ausgabe von R. Chambers' »Vestiges of the Natural History of Creation« (1844) ermahnt Darwin sich selbst, die Worte »höher« und »niedriger« nicht zu verwenden (»never use the words higher or lower«²²⁵). Trotz dieses selbst auferlegten Verzichts auf ein Fortschrittsdenken enthält der von Darwin formulierte Mechanismus der Selektion eine jeweilige lokale Gerichtetheit. Darwin bemüht sich also darum, wie es R. Young 1971 beschreibt, eine *Gerichtetheit ohne Fortschritt* (»directionality without progression«) zu konzipieren.²²⁶

Ein solches Verständnis der Evolution ist bis in die Gegenwart leitend. Deutlich wird dies etwa an der Definition der Evolution durch W. Zimmermann, nach der Evolution in einer bloßen Veränderung der Nachfahren gegenüber ihren Vorfahren besteht (vgl. Tab. xxx).²²⁷ Die Annahme einer Notwendigkeit der beständigen Veränderung der Organismen in der Evolution wird nach einer Figur aus dem Roman »Through the Looking-Glass« (1871) von L. Carroll als *Rote Königin-Hypothese* bezeichnet (Van Valen 1973).²²⁸ Die Hypothese ergibt sich aus der wechselseitigen Bezogenheit der Organismen verschiedener Arten in einem Ökosystem: Jeder evolutionäre Fortschritt einer Art wird durch nachfolgende Anpassungen der anderen Arten wieder wettgemacht, so dass erneute Veränderungen notwendig sind, um einen evolutiven Vorteil zu erlangen. In der Koevolution zwischen Abstammungslinien von Parasiten und Wirtsorganismen können beispielsweise immer die selteneren Typen des Wirts einen Vorteil haben, weil der Parasit sich auf die häufigeren spezialisiert. Frequenzabhängige Selektion führt so zu einer beständigen Veränderung der Organismen einer Abstammungslinie. Die evolutiven Veränderungen weisen damit eine Selbstbezüglichkeit auf und der Prozess insgesamt eine Autodynamik. Allein die dauernde Veränderung ist damit also die Form, in der eine Abstammungslinie sich in der Evolution erhalten kann.

Gesetze und Regeln der Evolution

Mit dem historischen Aspekt der Evolutionstheorie verbunden ist ihr geringer prognostischer Wert. Weil es ein einmaliger Prozess ist, der in der Evolutionstheorie beschrieben wird, wird häufig anerkannt, dass sich kaum übergreifende Regeln oder Gesetze für den Verlauf der Evolution formulieren lassen. Der wesentliche Grund hierfür wird allgemein in der Komplexität der biologischen Verhältnisse gesehen: Die Biologie handelt nicht von Zwei-Körper-Problemen, sondern von der komplexen Interaktion vieler Körper, die sich darüber hinaus beständig verändern.²²⁹ Wenn aber auch keine Gesetze der Evolution

mit ausnahmsloser Gültigkeit gegeben werden können, so gibt es doch viele Versuche der Formulierung von Trends und Regeln der Entwicklung (vgl. Tab. xxx).²³⁰ Diese Regeln sind aber meist empirische Verallgemeinerungen, die viele Ausnahmen haben und denen eine theoretische Fundierung fehlt²³¹ – schon allein deshalb, weil für die meisten von ihnen kein evolutionärer Mechanismus angegeben werden kann.

Neben diesen allgemeinen Regeln des Evolutionsverlaufs sind viele spezielle für einzelne Gruppen gültige Verallgemeinerungen formuliert worden. Diese haben oft eine sehr begrenzte Anwendung. B. Rensch gibt 1968 eine Liste mit 100 »Evolutionsregeln«. Die 85. dieser Regeln lautet z.B. »Große Säugetiere haben eine relativ dünnere Retina als verwandte kleine Arten«.²³²

In methodischer Hinsicht kommt L. Dollos Gesetz der Irreversibilität der Evolution eine besondere Bedeutung zu. Mit der Irreversibilität wird der besondere historische Charakter der Evolution als einer Folge von einmaligen Zuständen herausgestellt, und es wird damit eine Begründung dafür geliefert, warum die Suche nach allgemeinen Gesetzen der Evolution vergeblich ist. Dollos Gesetz kann daher geradezu als das Gesetz von der Unmöglichkeit evolutionärer Gesetze verstanden werden.²³³

Gesetzeslosigkeit der Biologie

Die Auffassung, dass sich für die Biologie im Allgemeinen und die Evolution im Besonderen keine Gesetze formulieren lassen, hat eine lange Tradition. Schon L. Spallanzani stellt 1787 die rhetorische Frage, ob es in der organischen Welt ein einziges Gesetz mit universaler Reichweite gebe: »Avons-nous dans le monde organique une seule loi qui soit vraiment universelle?«²³⁴. Und N. Luhmann macht eben diese Plan- und Gesetzeslosigkeit zu einem Kriterium einer Evolutionstheorie: »eben das: daß man es nicht wissen, nicht berechnen, nicht planen kann, ist diejenige Aussage, die eine Theorie als Evolutionstheorie auszeichnet«.²³⁵

Auch viele Philosophen der Biologie teilen in der Gegenwart die These, dass es keine empirischen Gesetze der Evolution gibt. J. Beatty formuliert diese Auffassung 1995 als die *These der evolutionären Kontingenzen* (»evolutionary contingency thesis«): Alle Gesetze, die sich auf biologische Gegenstände beziehen, sind danach physikalische oder chemische Gesetze. Genuin biologische Gesetze gebe es dagegen nicht, weil die biologischen Gegenstände in einem zufällig verlaufenden einmaligen Geschehen der Evolution entstanden sind.²³⁶ E. Sober ist der Auffas-

sung, die spezifisch biologischen Verallgemeinerungen würden nicht in empirischen Gesetzen, sondern apriorisch gültigen mathematischen Modellen bestehen.²³⁷ Biologische Argumentationen gingen also in der Regel von einem mathematischen Modell aus, dieses erfahre anschließend eine empirische Interpretation – die Formulierung des Modells hat aber eine mathematische Grundlage. A. Rosenberg betrachtet im Gegensatz dazu »die Theorie der Natürlichen Selektion« als ein empirisches Gesetz, wenn auch als das einzige der Biologie.²³⁸ Unklar ist dabei aber, inwiefern es sich bei der Variation der Fitness um ein Gesetz handeln soll.

Evolutionstheorie und Biologie

Ungeachtet der fehlenden Gesetze gilt die Evolutionstheorie seit ihrer Formulierung durch Darwin vielfach als eine für die Biologie fundierende Theorie. Mittels der Theorie soll danach nicht allein ein Weg zur Erklärung der Veränderung von Organismen gegeben werden, sondern die Theorie wird als konstitutiv für die Biologie angesehen. Bekannt ist in diesem Zusammenhang die von T. Dobzhansky 1964 formulierte Behauptung, in der Biologie mache nichts Sinn, wenn es nicht im Lichte der Evolution betrachtet werde (»nothing makes sense in biology except in the light of evolution«).²³⁹ Ähnlich urteilt Rosenberg mit der These, ohne die Evolutionstheorie gebe es überhaupt keine Biologie (»without evolutionary theory there really is no biology at all«).²⁴⁰ Die Theorie bilde eine notwendige und hinreichende Bedingung zum Verständnis der Biologie.²⁴¹ Diese Ansichten können aber zumindest insofern ergänzt werden, als auch von anderen biologischen Teildisziplinen, z.B. der Molekularbiologie oder der Ökologie, behauptet werden kann, dass ohne sie in der Biologie nichts Sinn mache und es ohne sie auch keine Biologie gäbe.²⁴²

Die Bedeutung der Evolutionstheorie ist für die Biologie insbesondere deswegen von Bedeutung, weil mit ihr anerkannt wird, dass der einmalige historische Verlauf der Entwicklung für die Erklärung der konkreten Gestalt von Organismen wesentlich ist und dass deshalb ein rein physikalisch-strukturalistischer Ansatz den biologischen Gegenständen nicht gerecht. Auch der Zusammenhalt der Teildisziplinen und die Einheit der Biologie als Wissenschaft hängen zu wesentlichen Teilen an der historischen Perspektive, die mit der Evolutionstheorie begründet wird. Die Evolutionstheorie wird somit zur »biologischen Integrationstheorie«²⁴³, wie es W. Lefèvre 1984 formuliert: »Nur als historische Wissenschaft ist sie [die Biologie] eine einheitliche Wissenschaft, besteht unter ihren Teildisziplinen ein innerer Zusammenhang«.²⁴⁴

1. von Baers Gesetz der Differenzierung

Im Laufe der Entwicklung (zunächst allein ontogenetisch) erfolgt eine zunehmende Differenzierung der Teile, so »daß aus einem Homogenen, Gemeinsamen, allmählig das Heterogene und Specielle sich hervorbildet« (von Baer 1828, 153).

2. Bronns Gesetz der Funktionskonzentrierung

Ein Trend in der evolutionären Veränderung der Körper besteht in dem Zusammenrücken der Funktionen und Organe auf einen begrenzten Teil des Körpers: »Lokalisierung und Konzentrierung der Organen-Systeme« (Bronn 1858, 161).

3. Spencers Gesetz der Integration

Eine allgemeine Richtung der physikalischen, biologischen und sozialen Evolution besteht in der zunehmenden Integration und Koordination der Systeme: »Evolution is an integration of matter and concomitant dissipation of motion; during which the matter passes from an indefinite, incoherent homogeneity to a definite, coherent heterogeneity« (Spencer 1862/1901, 367).

4. Darwins Gesetz der Divergenz

Der Verlauf der Evolution ist gekennzeichnet durch eine Differenzierung der Typen als Ergebnis der Selektion zur Vermeidung von Konkurrenz: »the more diversified the descendants from any one species become in structure, constitution, and habits, by so much will they be better enabled to seize on many and widely diversified places in the polity of nature, and so be enabled to increase in numbers« (Darwin (1859, 112).

5. Warmings Gesetz der Konvergenz

Nicht miteinander verwandte Organismen, die unter ähnlichen Umweltbedingungen leben, können analoge Organe und eine ähnliche Lebensform ausbilden: »[Es] können Arten aus systematisch sehr verschiedenen Familien einander in den Formverhältnissen [...] höchst auffallend ähnlich sein. [Sie bilden] eine Lebensform, die [...] an bestimmte Lebensbedingungen angepasst ist« (Warming 1895, 4).

6. Bernards Gesetz der Emanzipation von den Umweltbedingungen

Die Höherentwicklung bedeutet eine zunehmende Emanzipation von Änderungen der Umweltbedingungen durch Ausbildung eines »inneren Milieus«: »Cette indépendance devient d'ailleurs d'autant plus grande que l'être est plus élevé dans l'échelle de l'organisation« (Bernard 1859, 9f.).

7. Copes Gesetz der ökologische Entspezialisierung

Arten von (ökologisch) unspezialisierten Organismen haben eine geringere Wahrscheinlichkeit des Aussterbens als solche von (ökologisch) spezialisierten Organismen: »the highly developed, or specialized types of one geologic period have not been the parents of the types of succeeding periods, but [...] the descent has been derived from the less specialized of preceding ages«; »extreme specialization [...] is unfavorable to survival« (Cope 1896, 173f.).

8. Depérets Gesetz der Größenzunahme

Die Körpergröße von Organismen nimmt in der Evolution einer Gruppe zu: »Gesetz der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume« (Depéret 1909, 180).

9. Owens (Willistons) Gesetz der Reduktion der Anzahl homologer Strukturen

Es erfolgt in der Evolution eine Reduzierung der Anzahl von homologen Strukturen bei gleichzeitiger Spezialisierung: »as they [the locomotive and prehensile appendages in invertebrate animals] become progressively perfected, varied, and specialised, they are reduced [in number]« (Owen 1843, 365); »Reduzierung der Zahlen homonymer Organe« (Bronn 1858, 161); »the course of evolution has been to reduce the number of parts and to adapt those which remain more closely to their special uses« (Williston 1914, 20f.).

10. Dollos Gesetz der Irreversibilität

Die Evolution ist irreversibel, d.h. eine Entwicklungslinie in der Evolution wird nicht noch einmal rückwärts durchlaufen: »un Organisme ne peut retourner, même partiellement, à un état antérieur, déjà réalisé dans la série de ses ancêtres. [...] L'évolution est [...] irréversible« (Dollo 1893, 165).

Tab. ?? Zehn so genannte »Gesetze« der Evolution, von denen einige allein Tendenzen oder empirische Verallgemeinerungen darstellen.

Evolutionstheorie und Organismusbegriff

Neben der historischen Perspektive der Evolutionstheorie stehen in der Biologie aber auch noch andere integrierende Konzepte von ähnlicher, vielleicht noch größerer Reichweite, z.B. das der †Organisation. *Organismen* werden in der Perspektive der Evolutionstheorie generell als bloße Zwischenstationen eines Entwicklungsprozesses betrachtet und sie verlieren damit den Status eigentlicher Akteure. Vielmehr

können sie als bloße Epiphänomene eines Umwandlungsprozesses von Strukturen begriffen werden. Sie werden zu einem Mittel der Weitergabe von Strukturen, die über ihr eigenes Leben hinaus Bestand erhalten. Im 19. Jahrhundert ist diese Sicht implizit bereits in den Anfängen der Genetik bei G. Mendel enthalten und sie wird besonders von A. Weismann propagiert. Das im eigentlichen Sinn Lebendige sind nach Weismann die Fortpflanzungszellen (Keimzellen) der

mehrzelligen Organismen, weil diesen eine potenzielle Unsterblichkeit zukommt, insofern sie über das Leben der Körperzellen hinaus in den Nachkommen weiter bestehen: »Der Körper, das Soma, erscheint unter diesem Gesichtspunkt gewissermaßen als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen.«²⁴⁵ Einhundert Jahre später, am Ende des 20. Jahrhunderts, findet diese Auffassung v.a. in den populären Schriften von R. Dawkins und der Betrachtung von Organismen als bloße »Vehikel« der Gene ihren Ausdruck (↑Gen; Selektion/Genselektion). Etwas vorsichtiger formulieren J. Hoffmeyer und C. Emmeche, wenn sie die Organismen 1991 als »die Hälfte des Lebens«²⁴⁶ beschreiben. Ergänzungsbedürftig sei diese Seite durch eine andere Hälfte, die die historische Dimension des Lebens umfasst.

Seit Ende des 19. Jahrhunderts haben viele Autoren als Erwiderung auf solche Auffassungen darauf hingewiesen, dass auch die Evolutionstheorie nicht ohne den Begriff des Organismus auskommt, diesen vielmehr schon voraussetzt und insofern nicht die (einzige) fundierende Theorie der Biologie sein kann (vgl. Tab. xxx).²⁴⁷ Diese Autoren streichen heraus, dass die Evolutionstheorie weder den Begriff des Lebewesens noch die elementaren organischen Funktionen, wie die Selbsterhaltung, Fortpflanzung und Vererbung, begründen kann, auf denen sie selbst doch beruht und die insofern »immer schon die Voraussetzung« (B. Bauch) bilden. Die Theorie könne zwar die Mechanismen der langfristigen Veränderung von Organismen formulieren, etwa mit den Begriffen »Variation« und »Selektion«, bleibe damit aber an die Voraussetzung gebunden, dass die Organismen schon als komplex strukturierte, hochorganisierte Systeme existieren, die über die Eigenschaften der Reproduktion und Variabilität verfügen. Die Evolutionstheorie ist insofern also keine Konstitutionstheorie der Organismen und damit der Biologie, sondern eine abgeleitete, nachrangige Theorie. Aus der Perspektive der Organisation des Lebendigen erscheint die Evolution daher als »nicht wesentlich« (H.R. Maturana), und die Vorstellung von Leben und Biologie ohne Evolution ist nicht ausgeschlossen (R. Rosen).

Vor dem Hintergrund dieser Einordnung der Evolutionstheorie ist dem Diktum Dobzhanskys nur insofern zuzustimmen als es sich auf konkrete Organismen bezieht: Jedes Merkmal eines konkreten Organismus ist durch seine Evolutionsgeschichte geprägt und kann daher nur im Lichte dieser Theorie erklärt werden. Daneben kann es aber auch »Sinn machen«, von der Evolutionsgeschichte zu abstrahieren und einen Organismus rein funktional zu analysieren, d.h. seine Funk-

tionssysteme zu identifizieren und ihre wechselseitige Bedingung zu untersuchen. Damit wird zwar keine Erklärung für die Anwesenheit eines Teils in dem Organismus gewonnen, aber andererseits kann der Organismus allein durch diese Analyse als eine Einheit, nämlich als funktionale Einheit der Wechselbedingung der Teile, beurteilt werden (↑Funktion; Zweckmäßigkeit). Kurz gesagt: Die Evolutionstheorie ist eher eine Theorie des *Überlebens* und der differenziellen Reproduktion als eine Theorie des *↑Lebens*.

»Organismische Evolutionstheorie« und »Evo-Devo«
Seit den 1970er Jahren wird in verschiedenen Ansätzen versucht, eine Evolutionstheorie ausgehend von Modellen des Organismus zu entwickeln. Dabei tritt die Beziehung des Organismus zu seiner Umwelt, die für die traditionellen Evolutionstheorien im Zentrum stehen, in den Hintergrund. Statt der »Anpassung« an die Umwelt werden organismusinterne Verhältnisse für die Umgestaltung der Organismen verantwortlich gemacht: Die Organismen werden zu »Subjekten« ihrer Evolution, wie es 1993 bei M. Weingarten heißt. Die Hauptvertreter dieser »organismuszentrierten« oder »organismischen« Evolutionstheorie sind in Deutschland mit dem Frankfurter Senckenberg-Museum verbunden. Ihr Programm ist es, die Formwandlung der Organismen aus ihrer Konstruktion, insbesondere ihres Hydroskelettes zu verstehen. In einer Zusammenfassung dieses Programms führt W.F. Gutmann 1989 aus: »Ein neues Evolutionsdenken baut auf einem Grundverständnis des Organismus als Energiewandler, mechanische Arbeit leistendem Selbstversorger und Reproduktion bewirkender Konstruktion auf. Angesichts der festen Bindung des Lebens an wässrige Lösungen in flexiblen membranösen Abschlüssen stellen lebende Organismen hydraulische Konstruktionen auf der Grundlage einer spezifischen Biotechnologie dar. Organismische Konstruktionen solcher Art können sich nur nach Maßgabe interner konstruktiver Bedingungen evolutiv verändern und entwickeln. Es sind durchweg und fast total die internen biomechanischen Konstruktionsgefüge-Beziehungen, die die Bahnen möglicher evolutiver Transformation festlegen, die Richtung bestimmen und die Sequenz konstruktiver Stadien determinieren. Lebewesen dringen nach Maßgabe der Leistungsfähigkeit ihrer Konstruktion in die Lebensbereiche der Erde vor, bestimmen durch ihre Konstruktion, was möglicher Lebensraum und Umweltbedingung für sie sein kann. In verschiedenen Lebensräumen kommt es unter bestimmten Bedingungen zu transformierenden Weiterentwicklungen, die immer durch die Vorläuferkonstruktion bestimmt

»Lebhafte Frage nach der Ursache [...] ist] von grosser Schädlichkeit« (Goethe, Maximen und Reflexionen).

»[Q]uestions concerning the mode in which the parts are united into a whole, must be dealt with before questions concerning the mode in which these parts become modified« (Spencer 1867/99, 4f.).

»[Es bleiben] die Urfactoren des Darwinismus, wie jeder anderen Descendenzlehre, die Fortpflanzungsfähigkeit, Erblichkeit, Entwicklungsfähigkeit stehen, ohne die gar kein Organismus existieren, kein Kampf um's Dasein stattfinden könnte. Und diese Factoren eben sind eminent und ausschließlich teleologische, mechanisch unerklärte, für Physik und Chemie unbegreifliche Urthatsachen in der lebendigen Natur« (Liebmann 1899, 257).

»Das Leben mit den Bestimmungen der Variabilität, Erblichkeit, Entwicklungsfähigkeit, Fortpflanzungsfähigkeit, bilden so auch für den Darwinismus immer schon die Voraussetzung, und dieser vermag lediglich die Gesetze der Umwandlung und Entwicklung der immer schon vorausgesetzten Lebewesen zu ermitteln [...] Es ist] zum mindesten sehr übereilt, nun in Darwin den Kantischen »Newton des Grashalms« zu sehen. Wie Kant sagt: gebt mir Materie und ich will euch erklären, wie daraus die Welt mechanistisch entsteht, so kann also Darwin sagen: gebt mir Lebewesen und ich will euch erklären, wie sie sich kausalmechanisch umbilden und entwickeln. Aber ebensowenig, wie Kant sagen konnte; ich will euch die Materie selbst erklären, so wenig hat Darwin sagen können: ich will euch aus der Materie das Leben selbst erklären« (Bauch 1911, 172f.).

»Fortpflanzung und Vererbung können nicht selbst als Einrichtungen aufgefaßt werden, die erst durch den Kampf ums Dasein herangezüchtet wurden, denn alle Zuchtwahl beruht auf ihnen« (Kroner 1913, 16f.).

»innerhalb der Lebenserscheinungen kann freilich rein ursächlich gezeigt werden, wie das folgende Glied der Entwicklung aus den vorhergehenden wird und entsteht: aber wir gelangen, soweit wir hierbei auch zurückgehen mögen, zuletzt immer nur auf einen Anfangszustand der »Organisation«, den wir als Voraussetzung zugeben müssen« (Cassirer 1918/21, 368).

»Die Rolle, die die Vererbung in der Theorie der natürlichen Zuchtwahl spielt, setzt den klaren Begriff des Lebens, wie wir ihn als grundlegend für die gesamte Biologie erkannt haben, voraus« (Haldane 1931, 9).

»[Es ist zu bemerken,] daß der Selektionismus gar nicht die organische Ganzheit erklärt, sondern sie vielmehr in den Lebensfunktionen der Organismen schon voraussetzt. Nur dadurch, daß sie »ganzheitserhaltende« oder »dauerfähige« Wesen sind, können die Organismen um ihr Dasein miteinander kämpfen. Der Darwinsche Zufall bedeutet

nichts anderes als den Verzicht auf die Einsicht in die Gesetze der Entwicklung der organischen »Zweckmäßigkeit« (von Bertalanffy 1932, 59).

»Wir behaupten, daß Fortpflanzung und Evolution keine konstitutiven Merkmale der Organisation des Lebendigen sind [...]. Im Gegensatz dazu behaupten wir, daß die Organisation des Lebendigen in unzweideutiger Weise nur dadurch genauer bestimmt werden kann, daß das Netzwerk der Interaktionen all der Teile dargestellt wird, die ein lebendes System als Ganzheit, d.h. als eine »Einheit« konstituieren. Wir behaupten, weiterhin, daß die gesamte biologische Erscheinungsvielfalt, Fortpflanzung und Evolution eingeschlossen, der Erzeugung dieser einheitlichen Organisation gegenüber sekundär ist« (Maturana, Varela & Uribe 1975, 157).

»Die Evolutionstheorie ist in eminentem Maße *Bedingungsforschung*. Sie gibt eine Fülle von Bedingungen an, erhärtet durch Beobachtung wie Experiment, nach welchen sich gegebene Organismen, im weiteren Sinn auch Materie oder menschliche Gruppen, entwickeln, *wenn sie einmal vorhanden sind*. [...] Bei allen Evolutionserkenntnissen wird es sich aber auch dann nie um mehr als um hypothetische Bedingungen dessen handeln, was am Ende als Resultat erscheint – *Bedingungen*, die das Bedingte nicht hervorbringen wie Ursachen Wirkungen« (Spaemann & Löw 1981, 277).

»Die gestaltende Kraft des Evolutionsgeschehens ist nicht den Organismen als Materiesystemen inhärent, sondern setzt diese als variable Elemente eines supraorganismischen Vorgangs voraus« (McLaughlin & Rheinberger 1985, 17).

»Darwin [...] had to begin with a preexisting kernel of *organization* – which could vary and be selected according to how well it did in the ecological arena. [...] Biological organization has the annoying quality of being circular, the existence of each part both cause and effect of the operation of the whole – the Kantian »natural purpose« motif. This circularity extends into genesis: Chickens requiring eggs requiring chickens, proteins requiring nucleic acids requiring proteins. While the Darwinian revolution has tended to blur the Kantian challenge, this basic problem of circularity remains unsolved« (Wicken 1988, 140; 160).

»[We cannot] answer the question »Why is an organism alive?« with the answer »Because its ancestors were alive.« Pedigrees, lineages, genealogies, and the like, are quite irrelevant to the basic question. Yet they are the very stuff of evolution. Ever more insistently over the past century, and never more so than today, we hear the argument that biology is evolution; that living things instantiate evolutionary processes rather than life [...] To me it is easy to conceive life, and hence biology, without evolution« (Rosen 1991, 254f.).

bleiben. Die neue Theorie beruht auf eigenständigen postdarwinistischen Prämissen, Anpassung gibt es als Erklärung lebender Konstruktion nicht.«²⁴⁸

Die Stoßrichtung, gegen die diese »organismisch-konstruktive Erklärung lebender Organisation und Evolution«²⁴⁹ gerichtet ist, bildet v.a. die Auffassung, nach der Anpassungen an die Umwelt die determinierende Größe der Evolution sind (↑Umwelt/Umweltdeterminismus). »Anpassung« ist für Gutmann ein Begriff, der in organismuszentrierten Evolutionstheorien überhaupt keinen Ort mehr findet, denn: »Mit der Vorstellung der Anpassung an die Umwelt ist jedes sinnvolle Organismus-Verständnis zerstört.«²⁵⁰ Nicht die Umwelt, sondern die Organismen selbst sind es nach Gutmanns Vorstellung, die über ihr Überleben entscheiden, weil ihre Konstruktion interne Zwänge für jede mögliche Veränderung festlegt; Gutmann spricht daher von »internen Selektionsmechanismen« (↑Selektion).²⁵¹ Zwar gesteht auch Gutmann der Umwelt eine Bedeutung für die Organismen zu, insofern diese offene Systeme sind und der Materie- und Energieversorgung bedürfen. Dem Einfluss der Umwelt werden zwar einschränkende Bedingungen für die Entwicklung der Organismen zugestanden. Es liege aber keine determinierende Beziehung von der Umwelt zum Organismus vor; verschiedene Konstruktionen könnten in der gleichen Umwelt bestehen. Die Bedeutung der Umwelt für die Entwicklung werde also durch den Organismus festgelegt: »Jede Erklärung geht also vom Organismus aus und nimmt von ihm aus Bezug auf Außen- und Umweltbedingungen. Insofern ist jede Aussage über Evolution organismuszentriert und bleibt organismusabhängig.«²⁵² Weil die Kritik des »Paläodarwinismus« und der »altdarwinistischen Dogmen« ein wichtiges Element von Gutmanns Position bildet, nennt er sie selbst, zusammen mit K. Bonik, 1981 *Kritische Evolutionstheorie*.²⁵³

Fraglich an diesen Auffassungen Gutmanns ist allerdings die Berechtigung seiner Frontstellung gegen den klassischen Darwinismus. Denn Darwin selbst erkennt die Bedeutung der inneren Bedingungen für die Selektion als wichtiger als die äußeren Bedingungen an (↑Selektion). Und auch der Begriff der ↑Anpassung muss nicht im Sinne eines Umweltdeterminismus verstanden werden.

Unabhängig von diesen Theorien Gutmanns und anderer Frankfurter Biologen zur *Konstruktionsmorphologie* (↑Morphologie) haben sich andere Ansätze entwickelt, die ein im Prinzip ähnliches Forschungsprogramm formulieren, z.B. die *Systemtheorie der Evolution* (R. Riedl; s.u.) und die *Evolutionäre Entwicklungsbiologie* (»Evo-Devo«; ↑Entwicklung).

Wissenschaftstheoretischer Status

Auch wenn die Evolutionstheorie wissenschaftlich fundiert und allgemein akzeptiert ist, ist ihr wissenschaftstheoretischer Status noch nicht vollständig geklärt. Verbreitet ist der Vorwurf gegen die Theorie, sie habe keinen empirischen Gehalt und liefere keine testbaren Hypothesen, sondern biete nur ein konzeptionelles Schema (»conceptual scheme«) zur Beschreibung des Prozesses der Veränderung von Organismen über die Generationen hinweg.²⁵⁴ Insbesondere gegen die Begriffe der Fitness und ↑Anpassung wird eingewandt, dass sie häufig in tautologischen Erklärungen verwendet würden, insofern durch sie das erklärt werde, was bereits vorausgesetzt sei (wenn die Fitness oder Anpassung über die tatsächliche Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit definiert werden).

Sehr unterschiedliche Antworten werden auf diese Vorwürfe gegeben (↑Anpassung). M. Beckner ist 1959 der Meinung, die Evolutionstheorie stelle keine einzelne Theorie dar, sondern bilde wegen ihrer Zusammensetzung aus unterschiedlichen Theorien und locker miteinander verbundenen Modellen (M. Beckner: »a family of related models«²⁵⁵) eher ein Forschungsprogramm (↑Evolutionsbiologie). Dieses Forschungsprogramm bestehe aus deskriptiven und explanativen Teilstücken von sehr unterschiedlicher Herkunft und Reichweite. Diese Elemente würden sich gegenseitig stützen, ohne aber in ein kohärentes und axiomatisch geordnetes Schema gebracht werden zu können.

Als die für die Evolutionstheorie basale Theorie identifiziert M. Ruse 1973 die Populationsgenetik (↑Population).²⁵⁶ Anerkannt ist dies allerdings nur insofern, als die von der Evolutionstheorie bestimmten Parameter auf der Ebene von Populationen gültig sind. Denn die speziellen mendelschen Mechanismen der Genetik sind keine Voraussetzungen für die Formulierung einer Evolutionstheorie, sondern können im Gegenteil als das Ergebnis einer Selektion erklärt werden. Und das für die mendelsche Genetik zentrale Hardy-Weinberg-Gesetz, das die Konstanz der Genfrequenzen innerhalb einer Population beschreibt, schließt eine Evolution sogar explizit aus.²⁵⁷

Weil es präzise als mathematischer Ausdruck formuliert werden kann, gilt das Kernstück der Evolutionstheorie, das Prinzip der Natürlichen Selektion, vielfach als nichtempirische Aussage mit einem apriorisch gültigen Status. So formuliert R. Brandon 1981: »the principle of natural selection has no empirical content of its own, i.e., it has no biological empirical content. It is simply an application of probability theory to a biological problem.«²⁵⁸ Das

Prinzip der Natürlichen Selektion ist für Brandon ein »organisierendes Prinzip« oder ein »schematisches Gesetz«, das der Strukturierung biologischer Erklärungen dient – und damit trotz seiner empirischen Leere eine wichtige methodologische Funktion ausübt.

Andere Autoren bezeichnen den sehr allgemeinen Rahmen der Evolutionstheorie als *metaphysisch* und sind der Auffassung, er stelle lediglich ein Schema für Argumentationen im Einzelfall bereit (K.R. Popper 1974: »Darwinism is not a testable scientific theory, but a metaphysical research programme – a possible framework for testable scientific theories«²⁵⁹). In diesem Sinne nennt auch K.F. Schaffner die Evolutionstheorie 1993 eine Rahmentheorie mit fast metaphysischem Charakter (»a background naturalistic framework theory at a nearly metaphysical level of generality and testability«²⁶⁰) und E. Sober spricht von der nichtempirischen mathematischen Wahrheit (»(nonempirical) mathematical truth«²⁶¹) der selektionstheoretischen Modelle.

Wenn diese Kennzeichnungen auch kontrovers diskutiert werden, so besteht doch Einigkeit darüber, dass in dem allgemeinen Rahmen der Evolutionstheorie von den Details der jeweiligen Evolutionsprozesse abgesehen und allein der durchschnittliche Erfolg eines Typus betrachtet wird, so wie er in dem probabilistischen und aggregierenden Maß der Fitness (↑Anpassung) quantifiziert wird. In der Evolutionstheorie erfolgt also, wie K. Sterelny und P. Kitcher dies 1988 nennen, eine »grobkörnige« Beschreibung, und ihr Weg liegt in einer »Strategie des Mittels«.²⁶²

A. Rosenberg beurteilt die Theorie 1994 als »instrumentalistisch«, insofern sie anders als die physikalisch grundlegenden Theorien nicht eine objektive Realität beschreibe, sondern ausgehend von unseren Interessen formuliert sei. Dieser Relativismus beruht nach Rosenberg auf den basalen Parametern der Theorie – so etwa dem Konzept der »Genfrequenz« (s.o.), das sich nicht auf die individualistisch-konkrete Ebene beziehe, auf der die Naturprozesse wirken, sondern ein statistisches Maß ist, das verschiedene Prozesse zusammenfasst und damit relativ zur kausalen Ebene ein Epiphänomen beschreibe.²⁶³

Die Transformation der Organismen von einer Art in eine andere lässt sich allerdings kaum anders als mittels aggregierender Parameter typologisch beschreiben. Als Theorie der Transformation von Organismen hat die Evolutionstheorie demnach das typologische Erbe, das zu bekämpfen sie angetreten ist, selbst noch nicht überwunden. Und auch der Selektionsprozess selbst lässt sich lediglich auf ty-

pologischer Grundlage beschreiben: In einer wichtigen Unterscheidung weist E. Sober 1981 darauf hin, dass die Objekte der Selektion zwar physische Körper sein können – in der *Selektion von Organismen* beispielsweise –, dass der kausale Hintergrund der Selektion aber typologische Eigenschaften betrifft – die *Selektion für* ein bestimmten Merkmal etwa (↑Selektion).²⁶⁴ In der Evolutionstheorie werden damit Allgemeinaussagen über nicht konkrete physische Körper gemacht; die Theorie basiert auf der Identifizierung von typologischen Merkmalen und auf der Quantifizierung über diese Merkmale: »it is part of the point of evolution theory to codify generalizations about what kinds of properties will be selectively advantageous in what kind of environment«.²⁶⁵ Indem auf diese Weise den organismischen *Merkmalen* als abstrakten Begriffen ein ontologischer Status eingeräumt wird, offenbart sich der Antinominalismus der Evolutionstheorie: »evolutionary theory is a particularly interesting counterexample to attenuated nominalism«²⁶⁶.

Allgemeine Einigkeit besteht darüber, dass der statistische Charakter der Theorie nicht auf einem physikalischen Indeterminismus beruht, sondern allein epistemischen Bedingungen zuzuschreiben ist. Insbesondere ist heute allgemein anerkannt, dass der Indeterminismus der Quantenmechanik nicht für den probabilistischen Charakter der Theorie verantwortlich ist.²⁶⁷ Probabilistisch wird die Theorie nur, weil sie die Veränderung von Organismen ausgehend von einer Populationsbetrachtung erklärt, und die Ursache der Veränderung, die Fitnessunterschiede zwischen Organismen, nur langfristig wirksam wird und das Ergebnis der Veränderung damit von vielen Einflussfaktoren, die von der Theorie nicht erfasst werden, (z.B. Drift, Umweltänderungen) modifiziert werden kann.²⁶⁸ Auch der »Zufall«, von dem in der Evolutionstheorie vielfach die Rede ist, ist nicht als physikalische Ursachelosigkeit oder Indeterminiertheit zu verstehen, sondern als Unabhängigkeit des primären Auftretens von Veränderungen (durch Mutationen) von ihrem Nutzen; »Zufall« meint hier also Afunktionalität, nicht Akausalität (↑Mutation).

Axiomatische und modelltheoretische Rekonstruktion der Evolutionstheorie

Zur Verbesserung der Transparenz der evolutionstheoretischen Argumentationen ist die Evolutionstheorie in ein axiomatisches System gebracht worden. Der bekannteste Ansatz dieser Art stammt von M.B. Williams aus dem Jahr 1970. Sie geht dabei von folgenden primitiven, d.h. in der Axiomatisierung vorausgesetzten und nicht definierten Begriffen aus: (1)

biologische Entität, z.B. Organismen, (2) die Relation ist ein Elternteil von, (3) Fitness für ein quantifizierbares Maß für den Erfolg einer biologischen Entität und (4) darwinscher Subclan für eine Menge von Organismen und deren Nachfahren, die in ähnlicher Weise auf Selektionskräfte reagieren. Weiter definiert Williams einen Subclan als eine Teilmenge eines darwinschen Subclans, die von Generation zu Generation in ihrer Größe schwanken kann. In zwei Axiomen wird festgelegt, dass jeder darwinsche Subclan einen Subclan hat, dessen Mitglieder eine höhere Fitness als andere Mitglieder des darwinschen Subclans haben und dass dieser Subclan innerhalb des Subclans expandiert bis alle anderen Mitglieder des Subclans verdrängt sind. Aus diesen und anderen Axiomen wird auf die grundlegenden Theoreme der differenziellen Fortpflanzung, der Fixierung eines Subclans und der Abstammung mit Modifikationen geschlossen (vgl. Tab. xxx).²⁶⁹

Neben diesem »syntaktischen« Ansatz zur Rekonstruktion der Evolutionstheorie entwickeln sich seit den 1980er Jahren »semantische« Ansätze. Diese zielen nicht mehr auf ein vollständiges und in sich widerspruchsfreies deduktives System, sondern formulieren nur lokal gültige »Modelle«. Den Hintergrund für das Aufkommen dieses Ansatzes stellt das Interesse an dem Aspekt der Dynamik und Vorläufigkeit vieler wissenschaftlicher Theorien dar. Die Theorien liegen aufgrund ihrer Entstehung in einem an vielen Fronten zugleich fortschreitenden Forschungsprozess vielfach eben nicht als fertige, in sich konsistente Aussagensysteme vor. Besonders geeignet ist dieser Ansatz außerdem für die Evolutionstheorie, weil diese offensichtlich aus mehreren nur locker miteinander verbundenen Teiltheorien besteht (der Populationsgenetik, Biogeografie, Phylogenetik, etc.). Im Rahmen der semantischen Theorierekonstruktion wird unter einem »Modell« eine außersprachliche, abstrakte mathematische Struktur verstanden, in der sich Gesetze formulieren lassen. Reale Phänomene können dann in einem zweiten Schritt durch Feststellung der Isomorphie mit dem Modell erklärt werden. So wie die tatsächlichen Theorien können auch die Modelle nebeneinanderstehende und sich zum Teil überlappende Strukturen aufweisen und müssen nicht in einem hierarchischen oder axiomatischen Verhältnis zueinander stehen. Sie ermöglichen damit eine flexible Anpassung an einen noch nicht abgeschlossenen, sich wandelnden Komplex von Theorien. Für die Evolutionstheorie wenden P. Thompson und E. Lloyd in den 1980er Jahren den semantischen Ansatz erfolgreich v.a. für den basalen Bereich der Populationsgenetik an.²⁷⁰ E.

Axiom 1: Darwinian subclan

Every Darwinian subclan is a subclan of a clan in some biocosm.

Axiom 2: Limited number of organisms

There is an upper limit to the number of organisms in any generation of a Darwinian subclan.

Axiom 3: Fitness

For each organism there is a positive real number which describes its fitness in its particular environment.

Axiom 4: Expansion of the fitter subclan

Consider a subclan D_i of D . If D_i is superior in fitness to the rest of D for sufficiently many generations [...], then the proportion of D_i in D will increase.

Axiom 5: Fixation of subclands

In any generation m of a Darwinian subclan D which is not on the verge of extinction, there is a subclan D_i such that: D_i is superior to the rest of D for long enough to ensure that D_i will increase relative to D ; and as long as D_i is not fixed in D it retains sufficient superiority to ensure further increases relative to D .

Theorem 1: Differential Perpetuation

In every generation of every Darwinian subclan there exist subclands D_1 and D_2 such that during the next several generations D_1 increases faster than D_2 .

Theorem 2: Fixation

In every generation of every Darwinian subclan D there is a fitter subclan which is not yet fixed in D but which is expanding under the influence of natural selection and will become fixed in D .

Theorem 3: Descent with modification

For any Darwinian subclan D which does not die out, there is an infinite sequence of subclands, D_1, D_2, \dots , such that each subclan is contained in its predecessor and each is fitter than its predecessor for long enough for natural selection to ensure that it becomes fixed in D .

Tab. ?? Ausschnitt aus der Axiomatisierung der Evolutionstheorie durch M.B. Williams (die Axiome und Theoreme sind allein in ihrer informellen Fassung formuliert) (aus Williams, M.B. (1970). *Deducing the consequences of evolution: a mathematical model*. *J. theor. Biol.* 29, 343-385).

Lloyd überträgt das Verfahren später auch auf einen Vergleich von Modellen zur Selektion.²⁷¹ Bisher hat dieser Ansatz allerdings kaum Einsichten gebracht, die über das in der weniger formalisierten Sprache der Biologen Formulierte hinausgingen.²⁷²

Empirischer Gehalt der Theorie

Nicht wenige Biologen und Theoretiker der Biologie haben nach der Formulierung der Evolutionstheorie

durch Darwin dafür argumentiert, die Theorie sei nicht allein durch das erdrückende empirische Material eine bestens belegte Theorie, sondern sie habe darüber hinaus einen quasi apriorischen, alternativen Status in der Biologie. So heißt es 1866 bei E. Haeckel: »Es giebt keine andere Theorie und es ist auch keine andere Theorie denkbar, welche uns die gesammten Form-Veränderungen der Organismen erklärt.«²⁷³ Und weiter: »Wir haben also bloss die Wahl zwischen dem völligen Verzicht auf jede wissenschaftliche Erklärung der organischen Natur-Erscheinungen und zwischen der unbedingten Annahme der Descendenz-Theorie.«²⁷⁴ Haeckel bezieht diese Beurteilung auf den phylogenetischen Teil von Darwins Theorie, die genealogische Verbundenheit von Organismen verschiedener Arten. Von den Theoretikern der Biologie wird auch der anderen Komponente der Theorie, dem Prinzip der Natürlichen Selektion, dieser Status zugeschrieben (s.o.). N. Hartmann bringt bereits 1950 diese Einschätzung zum Ausdruck, wenn er schreibt, das Selektionsprinzip sei »kein bloßer Erfahrungssatz, sondern eine echt apriorische Einsicht.«²⁷⁵ Es folgt eben aus wenigen Annahmen, im Prinzip bereits aus der Variabilität und Erbllichkeit der Fitness.

Es sind daneben aber noch andere Erklärungen zumindest »denkbar« (Haeckel), so dass sowohl die Deszendenz- als auch die Selektionstheorie selbstverständlich empirische und nicht apriorische Theorien sind. Die beiden möglichen anderen Erklärungen für die Vielfalt der Formen und ihre Veränderung sind *Design* (intentionale Schöpfung) und *Drift* (zufällige Häufigkeitsänderungen; s.u.). In der genetischen Drift liegt eine langfristige Veränderung von Organismen vor, die sich nicht systematisch auf die Eigenschaften der Organismen selbst zurückführen lässt, sondern auf Zufallsereignisse ihrer Umwelt. In einer Population, in der Drift wirksam ist, entspricht also die Rate des tatsächlichen Überlebens und der tatsächlichen Fortpflanzung von Organismen eines Typs nicht ihrer aus intrinsischen Eigenschaften abgeleiteten Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit (d.h. ihrer Fitness) (Brandon 2008: »Drift simply is the deviation from probabilistic expectation«²⁷⁶).

Die Debatte um den Kreationismus wird unter weltanschaulichem Vorzeichen bis in die Gegenwart geführt.²⁷⁷ Der Ausdruck *Kreationismus* (engl. »creationism«) wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts in verschiedenen theologischen Bedeutungen verwendet; seit den 1870er Jahren bezeichnet er eine Position, die als Alternative zu Darwins Evolutionstheorie diskutiert wird.²⁷⁸ Die modernen Anhänger des Kreationismus formieren sich seit Ende

des 20. Jahrhunderts unter dem Label *Intelligentes Design* – ein Ausdruck, der in dieser Bedeutung im Englischen bereits vor der Veröffentlichung von Darwins Theorie erscheint (Anonymus 1825: »Zoology [...] must be regarded, not only as an amusing and interesting study, but as a most important branch of natural theology, teaching, by the intelligent design and wonderful results of organization, the wisdom and power of the Creator«²⁷⁹). In der heute üblichen zugespitzten Alternative von *Design* versus *Evolution* erscheint der Ausdruck seit den 1960er Jahren (Jack 1965: »the null hypothesis would be: »Life on this planet is a chance result of natural processes«, and the test hypothesis would be: »Life on this planet is the result of intelligent design«²⁸⁰). Wissenschaftlich hat die Debatte keine Substanz.

Thermodynamik und Chemie der Evolution

Ein Ansatz, der in gewisser Weise dem Kreationismus entgegengesetzt ist, weil er sich darum bemüht, die Evolutionsvorstellung nicht aus der Naturwissenschaft herauszulösen, sondern sie im Gegenteil in ihr tiefer zu verankern, betrachtet die Evolution unter thermodynamischem Vorzeichen. Der Versuch einer thermodynamischen Fundierung der Evolutionstheorie liegt insofern nahe, als entscheidende abstrakte Konzepte der biologischen Beschreibung des Evolutionsverlaufs, wie *Ordnung*, *Komplexität*, *Richtung* und *Irreversibilität*, thermodynamisch exakt zu bestimmende Größen sind. Die Thermodynamik irreversibler Systeme erscheint insofern angemessen, zumindest einige Aspekte der biologischen Evolution physikalisch-chemisch zu erfassen. So zeigt die einmalige Geschichte des Lebens auf der Erde offenbar »Bifurkationspunkte«, die langfristige Veränderungen in eine zufällige Richtung bedingt haben können.²⁸¹

Diese Ansätze sind allerdings auch sehr umstritten, weil die Irreversibilität der Evolution nicht unbedingt eine Konsequenz der thermodynamischen Irreversibilität ist und die entscheidenden evolutionären Schritte wie die Prozesse der Artbildung nur unzureichend thermodynamisch modelliert werden können.²⁸²

In der Logik der Anwendung der Thermodynamik auf die organische Evolution liegt es, auch die Bildung anorganischer Strukturen thermodynamisch zu erklären. Theorien zur Entstehung der Vielfalt chemischer Strukturen in der Natur laufen seit Ende des 19. Jahrhunderts unter dem Titel *chemische Evolution*. Dieser Ausdruck erscheint in den 1860er Jahren zunächst noch nicht im engeren naturwissenschaftlichen Zusammenhang, sondern im Kontext

der Interpretation von altjüdischen Vorstellungen zur Entstehung des Kosmos (Pratt 1865: »decomposition being the first step in chemical evolution«²⁸³). Auf die Durchsetzung stabiler anorganischer Verbindungen gegenüber instabilen wird er ein Jahrzehnt später bezogen (Fiske 1874: »chemical evolution must have taken place before the first appearance of living protoplasm«²⁸⁴; Abbott 1887: »chemical evolution of the elements, in itself«²⁸⁵). Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird versucht, auch die Entstehung der komplexeren anorganischen Elemente nach dem Modell der organischen Evolution zu erklären (Crookes 1903: »the chemical elements owe their stability to being the outcome of a struggle for existence – a Darwinian development by chemical evolution – a survival of the most stable«²⁸⁶). Auch die Evolution des Lebens selbst kann als eine chemische Evolution beschrieben werden (Morris 1882: »The Chemical Evolution of Life«²⁸⁷).

Mikro-/Makroevolution

Als »Makroevolution« bezeichnet J. Philpitschenko 1927 einen Evolutionsprozess, der eine Artbildung einschließt, bei dem also eine neue Art aus der Aufspaltung einer Vorgängerpopulation entsteht.²⁸⁸ S.M. Stanley definiert den Terminus »Makroevolution« 1982 als den evolutionären Wandel in den biologischen Eigenschaften eines bestehenden höheren Taxons oder die Entstehung eines solchen Taxons (»evolutionary change in the biological properties of an existing higher taxon, or evolutionary change bringing about the origin of a new higher taxon«²⁸⁹).

Die Unterscheidung von Mikro- und Makroevolution spielt eine Rolle in den Auseinandersetzungen um die Frage, ob die kleinen Mutationsschritte (»Mikromutationen«; ↑Mutation), die zwischen Varietäten einer Art vorkommen, ausreichen, um die Übergänge zwischen Arten, d.h. die »transspezifische Evolution« (Rensch 1947)²⁹⁰ zu erklären.²⁹¹ O.H. Schindewolf²⁹² und R. Goldschmidt²⁹³ bezweifeln dies in den 1930er Jahren, und sie nehmen daher zusätzliche »Makromutationen« als notwendig an. Kritisiert wird diese Annahme besonders von G.G. Simpson und B. Rensch, die zeigen, dass langfristige Veränderungen auch als Summe kleiner Mutations- und Selektionsschritte vorstellbar sind, dass also die langfristigen Transformationsprozesse auf keinen anderen Prozessen beruhen als die Veränderungen innerhalb einer Art.²⁹⁴

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts werden daher in der Regel keine eigenen Mechanismen der Makroevolution mehr angenommen. Anerkannt wird

aber, dass die Makroevolution zu langfristigen Mustern der Entwicklung führen kann, die unter den Begriffen *phylogenetische Drift* (Stanley 1979: »phylogenetic drift«²⁹⁵), *gerichtete Artbildung* (»directed speciation«²⁹⁶) und *Artenselektion* (»species selection«²⁹⁷; ↑Selektion) beschrieben werden. Die Begriffe beziehen sich auf langfristige Trends in der Entwicklung von Stammeslinien.

Aber auch wenn seit den 40er Jahren ähnliche Mechanismen für Mikro- und Makroevolution angenommen werden, ist die Frage, ob die Evolution immer in kleinen Schritten gradualistisch verläuft damit noch nicht entschieden. Simpson postuliert 1944 eine sprunghafte Veränderung von organischen Formen mit der Entstehung neuer Typen in einer Phase raschen Wandels, der so genannten *Quantenevolution* (»Quantum Evolution«).²⁹⁸ Die Quantenevolution soll sich in kleinen isolierten Populationen abspielen. Ein ähnliches Modell des Wechsels von Phasen der Konstanz und des plötzlichen Umbruchs formulieren Eldredge und Gould in ihrer Theorie des *durchbrochenen Gleichgewichts* (»punctuated equilibrium«)²⁹⁹ (↑Phylogenese).

Auf einer rein sprachlichen Grundlage kritisiert Rensch die Begriffsbildung, weil griechische und lateinische Wortelemente zusammengeführt werden. Er schlägt stattdessen die Termini *infraspezifische* bzw. *transspezifische Evolution* vor.³⁰⁰

Koevolution

Der biologische Begriff der Koevolution geht zurück auf C.J. Mode, der damit 1958 die wechselseitige evolutionäre Anpassung von Parasiten und ihren Wirten bezeichnet und dafür ein mathematisches Modell formuliert.³⁰¹ P.R. Ehrlich und P.H. Raven, die später meist für die Begriffsprägung verantwortlich gemacht werden, beziehen den Ausdruck einige Jahre später auf die gegenseitige Beeinflussung der Eigenschaften von Pflanzen und herbivoren Insekten in ihrer jeweiligen Evolutionsgeschichte.³⁰² Die gegenseitigen evolutionären Antworten werden für die Diversifizierung der Formen sowohl auf Seiten der Pflanzen als auch der herbivoren Insekten verantwortlich gemacht. Die koevolutionäre Interaktion der beteiligten Arten wird 1971 – in der Wortwahl sicherlich nicht unabhängig von der weltpolitischen Lage – als ein *evolutionäres Wettrüsten* (»evolutionary arms race between plants and insects«) beschrieben.³⁰³

Das Konzept der Koevolution entspricht weitgehend dem älteren Begriff der *Koadaptation* (↑Anpassung), den bereits Darwin für eine interdependente Evolution von zwei Organismontypen verwendet.

Außerhalb der Biologie ist bereits 1902 für die Entwicklung der Musik von einer ›Koevolution‹ zwischen Harmonie und Akustik die Rede (»Co-evolution of Harmony and Acoustics«).³⁰⁴

Im Prinzip stellt die Koevolution eine einfache Konsequenz der langfristigen und nachhaltigen Interaktion der Organismen verschiedener Arten dar.³⁰⁵ Sie liegt vor, wenn in der Abstammungslinie einer Art ein Merkmal als Reaktion auf ein Merkmal der Organismen einer anderen Art entsteht, und wenn umgekehrt das Merkmal der letzteren als Reaktion auf das Merkmal der Organismen der ersten Art gebildet ist. G. Bateson definiert den Begriff in dieser Weise 1979: »Ein stochastisches System der evolutionären Veränderung, in dem zwei oder mehr Spezies so aufeinander einwirken, daß Veränderungen in der Spezies A die Stufe für die natürliche Selektion von Veränderungen in der Spezies B setzen. Spätere Veränderungen in der Spezies B setzen wiederum die Stufe für die Selektion von weiteren ähnlichen Veränderungen in der Spezies A.«³⁰⁶ In der Koevolution liegt also eine wechselseitige Anpassung vor. Ehrlich und Raven sprechen bei Schmetterlingen und deren Nahrungspflanzen von *reziproken evolutionären Verhältnissen* (»reciprocal evolutionary relationships of butterflies and their food plants«).³⁰⁷

Im eigentlichen Sinne kann von einer Koevolution erst nach der Formulierung der Evolutionstheorie durch Darwin gesprochen werden. Verhältnisse der wechselseitigen Anpassung zwischen Organismen verschiedener Arten werden aber auch schon vor Darwin beschrieben. Ein besonders prägnantes Beispiel sind die Verhältnisse zwischen Blütenpflanzen und Insekten, deren nähere Untersuchung C.K. Sprengel 1794 veröffentlicht und die in genau dieser Beschreibung auch Darwin stark beeindruckt. Sprengel formuliert als Ergebnis seiner Untersuchungen, »daß viele, ja vielleicht alle Blumen, welche Saft haben, von den Insekten, die sich von diesem Saft ernähren, befruchtet werden, und daß folglich diese Ernährung der Insekten zwar in Ansehung ihrer selbst Endzweck, in Ansehung der Blumen aber nur ein Mittel und zwar das einzige Mittel zu einem gewissen Endzweck ist, welcher in ihrer Befruchtung besteht«³⁰⁸. Weil außerdem umgekehrt die Befruchtung der Blumen für die Insekten allein ein Mittel ist (um an Nahrung zu gelangen), stehen Insekten und Blumen also in einem wechselseitigen Verhältnis von Mittel und Zweck zueinander. Sprengel belegt dies durch den Nachweis vieler anatomischer Eigenheiten der Insekten und Blumen, die allein durch ihre Beziehung auf den Partner funktional gedeutet werden können.

Detaillierte Untersuchungen zur Koevolution zwischen Pflanzen und Insekten werden in den 1920er Jahren von C.T. Brues durchgeführt.³⁰⁹ Neben der Koevolution von Pflanzen und Pflanzenfressern, die u.a. für die Vielfalt an sekundären Pflanzenstoffen besonders der Angiospermen verantwortlich gemacht wird, wird das Modell der Koevolution auf viele andere Räuber-Beute-Beziehungen oder kooperative Interaktionen angewandt. Außerdem ist auch von der Koevolution zwischen Organismus und Umwelt die Rede. So spricht L.J. Henderson 1913 nicht nur von der Anpassung der Organismen an die Umwelt, sondern auch der *Fitness der Umwelt* für die Organismen (»The Fitness of the Environment«).³¹⁰ In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird es üblich, die Beziehung von Organismus und Umwelt als eine Wechselseitigkeit oder Koevolution zu beschreiben (↑Umwelt).³¹¹

Mosaik-Evolution

Unter ›Mosaik-Evolution‹ wird der Vorgang der Evolution verstanden, bei dem verschiedene Teile eines Organismus sich in unterschiedlichen Raten verändern. Eingeführt wird der Ausdruck 1954 von G. de Beer in der Analyse des Nebeneinanders von Reptilien- und Vogelmerkmalen bei dem Urvogel *Archaeopteryx* (»mosaic evolution«³¹²): »It is a mosaic in which some characters are perfectly reptilian, and others no less perfectly avian. In its evolution from its reptilian ancestors, therefore, the modifications which it has undergone have affected some structures to produce their complete transformation while other structures have not yet been affected at all.«³¹³ Der Ausdruck wird später u.a. von E. Mayr aufgegriffen und verbreitet. Nach Mayr bildet jeder Organismus ein Mosaik aus primitive und abgeleiteten Merkmalen (»Every evolutionary type is a mosaic of primitive and advanced characters, of general and specialized features«³¹⁴).

Isolation

›Isolation‹ ist ein im 18. Jahrhundert aus dem französischen ›isolation‹ ins Deutsche entlehntes Wort. Dieses wiederum geht über das italienische Verb ›isolare‹ auf ›isola‹ »Insel« (vgl. lat. ›insula‹) zurück und hat also die ursprüngliche Bedeutung »zur Insel machen, abtrennen«. Am Ende des 18. Jahrhunderts steht der Ausdruck zumeist im Kontext der Elektrizitätslehre. In biologischer Bedeutung erscheint er zu Beginn des 19. Jahrhunderts bei J.-B. Lamarck, allerdings nicht in dem später dominanten biogeogra-

fischen Sinn, sondern zur Bezeichnung der Stellung einer taxonomischen Gruppe im System der Tiere (»l'isolation plus ou moins remarquable de beaucoup d'espèces, de certains genres et même de quelques petites familles«).³¹⁵ In biogeografischer Bedeutung erscheint der Ausdruck Mitte der 1830er Jahre (Blyth 1835: »Breeds [...] may possibly be sometimes formed by accidental isolation in a state of nature«³¹⁶; Webb & Berthelot 1836: »M. Mirbel has similarly had occasion to remark different instances of isolation [...] »Mountainous countries«, he says, »possess many species of limited or solitary habitats, which confine themselves to the heights, and are never found on the plains«³¹⁷).

Ohne den Ausdruck zu verwenden, weist L. von Buch 1825, also lange vor der Formulierung der Evolutionstheorie auf die Möglichkeit der Bildung von ↑Arten durch geografische Isolation hin: »Die Individuen der Gattungen auf Continenten breiten sich aus, entfernen sich weit, bilden durch Verschiedenheit der Standörter, Nahrung und Boden Varietäten, welche, in ihrer Entfernung nie von andern Varietäten gekreuzt und dadurch zum Haupttypus zurückgebracht, endlich constant und zur eigenen Art werden«.³¹⁸

Im Rahmen der Evolutionstheorie verwendet C. Darwin das Wort seit seinen ersten Entwürfen zur Evolutionstheorie. Darwin betont dabei die Bedeutung von Barrieren (»high importance of barriers«³¹⁹) und betrachtet die »Prinzipien« der Migration und Isolation als wichtige Faktoren für die Entstehung neuer Arten.³²⁰ Die Diskussion der geografischen Isolation als Evolutionsfaktor findet sich bei Darwin schon in Einträgen in seinen Notizbüchern aus den Jahren 1837–38 (»If species made by isolation, then their distribution (after physical changes) would be in rays – from certain spots«).³²¹ Auch in dem nicht veröffentlichten »Sketch« von 1842; taucht das Wort »isolation« bereits auf.³²² Anfangs geht Darwin davon aus, dass Artbildungen allein durch geografische Isolationen vor sich gehen, nicht nur auf Inseln, sondern auch auf dem Festland. In seinem Hauptwerk macht er dann die Bildung neuer Arten allerdings nicht von dem Vorliegen einer geografischen Isolation abhängig; er erwägt auch die Möglichkeit einer Isolation durch ethologische oder ökologische Differenzierung von am gleichen Ort lebenden Organismen,³²³ also eine *sympatrische Artbildung*, wie es später heißt (↑Art) (»I do not doubt that over the world far more species have been produced in continuous than in isolated areas«³²⁴). Außerdem hält er die Wahrscheinlichkeit der Entstehung und Ausbreitung von vorteilhaften Varianten in großen Populationen für größer als in kleinen, isolierten. Wiederholt betont Darwin

die große Bedeutung, die er der Isolation als Evolutionsfaktor beimisst: »Isolation [...] is an important element in the process of natural selection«.³²⁵

Anders als Darwin in den späten 1850er Jahren hält M. Wagner 1868 eine Artbildung ohne Isolation nicht für möglich, weil durch die ohne Isolation weiterhin vorhandene Vermischung der Merkmals-träger keine anhaltende Formveränderung möglich werde.³²⁶ Wagner weist also auf das Problem der mischenden Vererbung (»blending inheritance«) für eine Selektionstheorie hin (↑Selektion). Darwin, der anfangs die Mischung sogar als einen positiven Selektionsfaktor betrachtet, weil sie eine schnelle Ausbreitung vorteilhafter Formen ermögliche³²⁷, ist nach der Auseinandersetzung mit Wagner der Auffassung, eine Artbildung ohne Isolation sei unwahrscheinlich, er hält aber gleichzeitig daran fest, dass sie noch nicht hinreichend ist für eine Artbildung.³²⁸ Auf seine früheren Einsichten in die Möglichkeit einer Artbildung aufgrund ethologischer oder ökologischer Differenzierung kommt Darwin kaum zurück.

Für die Möglichkeit einer reproduktiven Isolation ohne die Ausbildung von geografischen Barrieren spricht sich seit den frühen 1870er Jahren J.T. Gulick aus. Gulick betrachtet die Trennung von Organismen einer Art – er nennt diesen Vorgang *Separation* (»separation«) – für einen biologischen Prozess, eine Bedingung der Art, wie er sagt, nicht aber der Umwelt dieser Art: »Separation [...] does not necessarily imply any external barriers, or even the occupation of separate districts«.³²⁹ Der biologische Vorgang der Separation kann nach Gulick zu einer *Segregation* (»segregation«) führen, d.h. zu dem stabilen Zustand der Kreuzung ähnlicher Formen und der Vermeidung der Kreuzung unähnlicher Formen.³³⁰ Die Folge der reproduktiven Separation ist nach Gulick eine *divergierende Evolution* (»divergent evolution«): Bei dieser Form der Evolution kommt es zu einer Transformation einer Art in verschiedene neue Arten (»Typen«), weshalb Gulick auch von einer *polytypischen Evolution* (»polytypic evolution«) spricht – diese steht im Gegensatz zu einer *monotypischen Evolution* (»monotypic evolution«), die allein in der Umwandlung einer Art ohne Aufspaltung besteht. Die zur Entstehung neuer Arten führende divergierende Evolution meint Gulick nicht über das Prinzip der Natürlichen Selektion erklären zu können; er will daher dem Gesetz der Selektion ein ebenso fundamentales *Gesetz der Segregation* an die Seite stellen.³³¹ Im 20. Jahrhundert werden die von Gulick »Separation« und »Segregation« genannten Phänomene, meist als »Isolation« bezeichnet. Entgegen der Wortverwendung bei Gulick, wird unter einer »Separation« manchmal al-

lein eine geografische Trennung verstanden, die von der biologischen ›Isolation‹ unterschieden wird.³³² Gulicks Einsicht, dass eine reproduktive Isolation von Populationen keine räumliche Trennung voraussetzt, sondern auf anderen (biologischen) Barrieren beruhen kann, wird vielfach bestätigt.

Bis in die 1930er Jahre wird ›Isolation‹ vielfach als ein primär räumlich-geografischer Begriff verstanden, der sich auf die *Ursachen* der biologischen Artbildung bezieht, nicht auf die biologischen Mechanismen selbst (Četverikov 1926: »the degree of differentiation within a species is directly proportional to the degree of isolation of its separate parts«³³³).

T. Dobzhansky führt 1935 die Bezeichnung *Isolationsmechanismen* (»isolating mechanisms«) ein.³³⁴ Er definiert sie als alle Strukturen, die eine Kreuzung von Individuen verhindern (»any agent that hinders the interbreeding of groups of individuals«).³³⁵ Dobzhansky versteht darunter sowohl nichtbiologische (»geografische«) als auch biologische (»physiologische«) Faktoren (wenn er auch besonderes Gewicht auf letztere legt: »the presence of physiological mechanisms making interbreeding difficult or impossible«³³⁶).

E. Mayr grenzt die Isolationsmechanismen 1942 auf rein biologische Faktoren ein.³³⁷ Organismen, die sich an geografisch weit voneinander entfernten Orten befinden, müssen daher nach der Definition Mayrs nicht reproduktiv gegeneinander isoliert sein (weil sie durch geografische und nicht biologische Ursachen voneinander getrennt sind). 1963 definiert Mayr Isolationsmechanismen als biologische Eigenschaften von Individuen: »isolating mechanisms are biological properties of individuals that prevent the interbreeding of populations that are actually or potentially sympatric«³³⁸. Isolationsmechanismen werden im Anschluss daran auf unterschiedlichen biologischen Ebenen identifiziert: auf ethologischer (z.B. Balzverhalten) und ökologischer (z.B. Einnischung) ebenso wie auf morphologischer (z.B. Form der Geschlechtswerkzeuge) und zytologischer (z.B. Polyploidie und andere Chromosomenunterschiede).

Ausgehend von der Populationsgenetik kann die morphologisch-physiologische Divergenz von Organismen nicht allein als eine Folge, sondern auch als eine Ursache der allmählichen (reproduktiven) Isolation von Arten und als eine Anpassung daran interpretiert werden. Denn Hybride zwischen verschiedenen Formen haben oft einen Fitnessnachteil gegenüber den »reinen« Formen; das etablierte Genom dieser Formen weist eine Integrität auf, die den Organismen einen selektiven Vorteil verleiht. Die

Selektion wirkt also in Richtung der Verbesserung der Isolationsmechanismen, weil die Kreuzungen zwischen den morphologisch und physiologisch verschiedenen Organismen in der Regel einer Art einen Fitnessnachteil haben (↑Art).³³⁹

Die Bedeutung der Isolation für die Entstehung neuer Arten wird seit den 1940er Jahren von E. Mayr betont. In seinen Untersuchungen der geografischen Variation der Vögel der Südsee stellt Mayr fest, dass die Individuen der peripheren Sektoren des Verbreitungsgebiets der Art am meisten von den für die Art typischen Vertretern abweichen. Aus dieser Beobachtung entwickelt Mayr das von ihm so genannte *Gründerprinzip* (»founder« principle)³⁴⁰, nach dem in der kleinen Population, die ein neues isoliertes Areal besiedelt, (also der »Gründerpopulation«) die besten Voraussetzungen für die Entstehung einer neuen Art gegeben sind. Denn die neue Population, die sich isoliert von ihrer Ausgangspopulation etabliert, enthält nur einen kleinen Teil der genetischen Vielfalt der Art und kann in Verbindung mit einer neuen Umwelt neue evolutionäre Wege einschlagen.³⁴¹ In der Gründerpopulation kann es zu genetischen Umstrukturierungen kommen, die geradezu den Charakter von »genetischen Revolutionen« annehmen können.³⁴²

Mayr betrachtet die Isolation in der Folge seiner Untersuchungen als einen eigenen evolutionären Faktor: Die wesentlichen Schritte der Artbildung vollziehen sich nach Mayr in der Regel aufgrund von Isolationsprozessen; die Rolle der sympatrischen Speziation schätzt Mayr dagegen eher gering ein.³⁴³

Migration

Das im 19. Jahrhundert ins Deutsche entlehnte Wort ›Migration‹ geht auf das bereits im klassischen Latein verwendete ›migratio‹ »(Aus-)wanderung« zurück.³⁴⁴ Im Rahmen der Biologie wird die Wanderung von Organismen – v.a. dann, wenn sie regelmäßig und in Gruppen erfolgt (z.B. von Vögeln) – seit dem 17. Jahrhundert als ›Migration‹ bezeichnet.³⁴⁵ Schriftliche und bildliche Darstellungen der im jahreszeitlichen Rhythmus erfolgenden Wanderungen von Organismen finden sich seit der Antike, z.B. Beschreibungen des Vogelzugs³⁴⁶ (besonders anschaulich auf den Wandgemälden der altägyptischen »Weltenkammern«³⁴⁷) und von Fischwanderungen³⁴⁸.

Besondere Aufmerksamkeit wird der Migration im Rahmen der Etablierung der Evolutionstheorie gewidmet. Zur Untersuchung der Ausbreitungsfähigkeit von Pflanzen führt C. Darwin im Keller seines Hauses in Down viele Versuche durch: So hält er

die Früchte zahlreicher Pflanzen in Salzwassertanks und prüft, wie lange sie ihre Keimfähigkeit behalten³⁴⁹; und bei Süßwasserschnecken untersucht er, inwieweit sie an den Füßen von Enten haften bleiben und auf diese Weise verbreitet werden können³⁵⁰. Die Schlüsse, die Darwin aus den Versuchen zur individuellen Ausbreitungsfähigkeit von Organismen zieht, können als Ergänzung und teilweise als Ersatz seiner älteren Überlegungen zur Rolle von geologischen und großräumigen geografischen Faktoren gewertet werden: Anstelle von ehemals größeren Kontinenten und untergegangenen Landbrücken betont Darwin seit Mitte der 1840er Jahre eher die Fähigkeit von einzelnen Organismen zur weiten Ausbreitung.³⁵¹ Dies stimmt damit überein, dass in der Entwicklung von Darwins Vorstellung von dem Prozess der Evolution intrinsische Eigenschaften der Organismen zunehmend an Bedeutung gewinnen, die Rolle, die externen Einflüssen wie geologischen Ereignissen oder geografischen Faktoren wie der räumlichen Isolation zugeschrieben wird, dagegen abnimmt (s.o.).

Zwar betrachtet Darwin die Migration als einen die Evolution erleichternden, aber doch nicht notwendigen Faktor.³⁵² Zu einem Widersacher Darwins in dieser Sache wird M. Wagner, der 1868 ein »Migrationsgesetz« aufstellt, nach dem die Migration eine »notwendige Bedingung der natürlichen Zuchtwahl« darstellt.³⁵³ Wagner versteht seine später von ihm »Separationstheorie« genannte Auffassung als Alternative zur Selektionstheorie Darwins. Wagners Vorstellungen finden allerdings keine weite Verbreitung. Die Bedeutung der geografischen Isolation wird erst in den 40er Jahren des 20. Jahrhunderts, insbesondere unter dem Einfluss E. Mayrs, als ein wichtiges Element in die synthetische Theorie der Evolution integriert (z.B. in Form des »Gründerprinzips«, s.o.). In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts gilt die Migration allgemein als ein wichtiger Evolutionsfaktor; er kann in verschiedene Komponenten zerlegt werden (vgl. Abb. xxx).

Genetische Drift

Als »genetische Drift« wird der Prozess der zufälligen Veränderung von Genhäufigkeiten in einer Population (aufgrund von Migration und Mortalität) bezeichnet. Das Wort geht auf S. Wright zurück, der 1929 von dem zufälligen Driften der Genfrequenzen

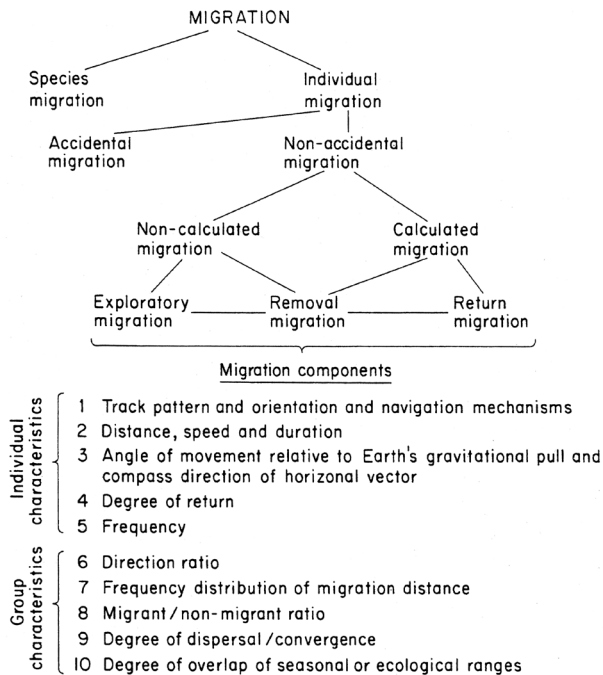


Abb. xxx. Hierarchie von Formen und Komponenten der Migration auf den Ebenen von Individuen und Gruppen (aus Baker, R.R. (1978). *The Evolutionary Ecology of Animal Migration*: 26).

in kleinen Populationen spricht: »those genes which are not controlled by moderately strong selections would ordinarily drift at random through the multiple dimensional system of gene frequencies«³⁵⁴.

Seit den 1940er Jahren wird die Drift als ein eigener, neben Mutation und Selektion stehender Evolutionsfaktor verstanden.³⁵⁵ Er ist v.a. bei der Abspaltung einer kleinen Population von einer Gesamtpopulation einer Art wirksam, wenn die kleine Population keine repräsentative Auswahl der Individuen aus der Gesamtpopulation darstellt. Der genetischen Drift liegt also der statistische Fehler eines zu kleinen Umfangs bei der Auswahl einer Stichprobe zu Grunde, wie schon Wright bemerkt (»accidents of sampling«³⁵⁶, später meist »sampling error«).³⁵⁷ Auch jede Mutation könnte als ein Faktor der Drift angesehen werden, weil sie eine zufällige Frequenzveränderung von Genen auf der Populationsebene bewirkt. Meist werden jedoch allein die Faktoren der Migration und Mortalität zur Drift gerechnet. Drift kann also auch wirksam sein, ohne dass Mutationen auftreten.

Bei Darwin ist die Vorstellung einer Drift nur angedacht: Er diskutiert die Gefahr des zufälligen Aussterbens bei solchen Arten, die nur wenige Individuen enthalten und die gegenüber Fluktuationen von

1. Mutation

Zufällige Veränderung des Genoms von Organismen, besonders bei der Fortpflanzung

2. Selektive Neutralität von Varianten

Verschieben der Genhäufigkeiten aufgrund des Fehlens eines Selektionsdrucks in Richtung einer Variante

3. Zufallsmortalität

Mortalität von Organismen (besonders durch Katastrophen), die nicht durch adaptive Unterschiede bedingt ist

4. Zufallsfertilität

Abweichung der Anzahl der Nachkommen eines Organismus von der aufgrund seiner intrinsischen Merkmale zu erwartenden Anzahl

5. Migration

Zu- oder Abwanderung von Organismen, die zusammen keine repräsentative Auswahl des Genpools der Population darstellen

5.1. Gründereffekt

Eine nicht-repräsentative Teilmenge einer Population gründet eine neue Population an einem anderen geographischen Ort

Tab. ?? *Formen der genetischen Drift.*

Umweltbedingungen anfällig sind (»any form which is represented by few individuals will run a good chance of utter extinction, during great fluctuations in the nature of the seasons«).³⁵⁸ Der erste, der den Zufall auf der Ebene der Population als einen wesentlichen Evolutionsfaktor postulierte, ist J.T. Gulick.³⁵⁹ Gulick ist über die hohe Variation der Färbung von Landschnecken verschiedener lokaler Populationen auf Hawaii überrascht, weil er keine damit einhergehende Umweltvariation feststellen kann. Die Unterschiede bei den Schnecken verschiedener Populationen können damit nicht als Anpassungen an die Umwelt gedeutet werden, und Gulick interpretiert sie als Zufallseffekte, die selektiv neutral sind (»indiscriminate destruction or failure to propagate«).³⁶⁰ Gulick diskutiert auch bereits den Fall einer zufälligen Veränderung der Merkmalsverteilung in einer Population trotz selektiver Unterschiede zwischen den Varianten, der durch eine natürliche Katastrophe (einen Vulkanausbruch) zustande kommt.

Mit der Etablierung der quantitativen Populationsgenetik in den 20er Jahren des 20. Jahrhunderts wächst das Interesse an diesen statistischen Effekten. Zwei holländische Forscher tragen viel Material dazu zusammen und diskutieren v.a. den Fall des Verlusts von Allelen in einer Population, der durch die zufällige Erzeugung von Nachkommen, die alle homozygot

mit nur einem der Allele sind.³⁶¹ R.A. Fisher nennt diese Art der Zufallsvariationen von Populationen nach den Autoren den »Hagedoorn Effekt«³⁶²; er hält diesen Effekt aber für einen evolutionär unbedeutenden Faktor. Unabhängig davon beschreibt der Genetiker H.J. Muller Phänomene der zufälligen genetischen Variation als Evolutionsfaktor bereits 1918 (»accidental decline and spread of certain lines«).³⁶³ Der Effekt wird auch von ökologischer Seite, z.B. 1927 von C. Elton diskutiert.³⁶⁴

Vor allem ist es aber S. Wright, der den Faktor der Drift bei seinen populationsbiologischen Überlegungen berücksichtigt und ihn in Bezug zu der nichtadaptiven Variation von Merkmalen setzt. Aufgrund seiner Untersuchungen zur Inzucht bei Meerschweinchen ist Wright der Überzeugung, dass die Inzucht ein wichtiger Faktor zur Erzeugung vorteilhafter genetischer Interaktionssysteme ist und dass die Evolution am schnellsten erfolgt, wenn eine Verbindung von Inzucht in kleinen Populationen mit Selektion vorliegt.³⁶⁵ Weil in den kleinen Populationen also Inzucht und Drift, d.h. Variation durch Zufallseffekte (»random variation of gene frequency«³⁶⁶ oder »random drifting of gene frequencies«³⁶⁷), auftritt, misst Wright ihr einen wichtigen Wert in der progressiven Evolution zu. Die Drift führt zur Entstehung neuer Genkombinationen, die dann einer Selektion unterworfen werden. Wegen der Bedeutung Wrights für die Analyse der Drift wird diese seit 1940 auch als *Sewall Wright-Effekt* bezeichnet.³⁶⁸

Über die Bedeutung des Faktors der Unterteilung einer Population in isolierte Subpopulationen und der damit zusammenhängenden Zufallsauswahl für den allgemeinen Lauf der Evolution entbrennt eine Auseinandersetzung zwischen Wright und Fisher. Während Wright 1931 behauptet, die zufälligen, nicht adaptiven Effekte der Drift (»non-adaptive radiation«) seien der einzige Mechanismus für eine progressive Evolution (»the only mechanism which offers an adequate basis for a continuous and progressive evolutionary process«³⁶⁹), stellt Fisher auch für die kleinen Populationen die Bedeutung der Anpassung an die jeweils verschiedenen Bedingungen der Umwelt als Evolutionsfaktor heraus.³⁷⁰ Weil Wright davon ausgeht, dass ein Gen für verschiedene Merkmale eines Organismus verantwortlich ist (Pleiotropie), kann es in seiner Sicht nicht einem einheitlichen Selektionsdruck unterliegen und die geringen Selektionsraten, die von Fisher angenommen werden, würden nicht ausreichen, die Frequenz eines Gens zu determinieren. Wright versteht die Drift aber durchaus nicht als alternativen Mechanismus zur Selektion, wie insbesondere aus späteren Stellungnahmen hervorgeht.

Die Wirkung der Drift besteht nach Wrights Ansicht im Wesentlichen in einer Erhöhung der Variabilität, an der dann die Selektion angreifen kann. Gemäß seiner *Theorie der Gleichgewichtsverlagerung* (»shifting balance theory«) ermöglicht die Drift die Entfernung der Genfrequenzen einer Population von einem lokalen Optimum der Fitness, um zu einem anderen Optimum fortschreiten zu können.³⁷¹ Sie bildet damit einen entscheidenden Weg, lediglich lokale Fitness-optima wieder zu verlassen.

Seit Ende der 40er Jahre streicht Wright die Vereinbarkeit von Selektion und Drift als Faktoren der Evolution heraus und versteht sogar einige Formen der Selektion als Drift. Er unterscheidet zwischen ungerichteten oder »Zufallsschwankungen« (»Random fluctuations«) und gerichteten oder »systematischen Änderungen« (»Systematic change«).³⁷² Später nennt er diese beiden Typen *zufällige Drift* (»random drift«) und *stetige Drift* (»steady drift«).³⁷³ Auch unter den Typ der zufälligen Drift fasst Wright Prozesse der Selektion, nämlich solche, bei denen sich die Selektionsdrücke zufällig verändern, so dass keine gleich bleibende Richtung der Evolution vorliegt (wie dies 1947 für die Farbbänderungen einer Motte von Fisher und Ford vorgeschlagen wurde³⁷⁴). Diese Ausweitung der Kategorie der Drift wird aber von den meisten Evolutionsbiologen nicht mitvollzogen und es bleibt die vorherrschende Auffassung, Drift als eine Alternative und nicht als ein Überbegriff zur Selektion zu verstehen.³⁷⁵ Der weite Driftbegriff Wrights wird vor dem Hintergrund verständlich, die Drift als einen wichtigen Evolutionsfaktor etablieren zu wollen und sie nicht nur als vereinbar mit, sondern als ein integrales Moment der Selektionstheorie zu interpretieren.

Über genetische Drift lässt sich insgesamt eine Alternative zur Natürlichen Selektion für die Veränderung der Merkmalsverteilung in einer Population formulieren. M. Bradie und M. Gromko gehen so weit zu behaupten, erst die empirische Möglichkeit von Drift mache die Formulierung des Selektionsprinzips nicht-tautologisch.³⁷⁶ Evolution und sogar Anpassung kann damit das Ergebnis eines rein zufälligen Veränderungsprozesses sein, ohne dass der Mechanismus der Selektion dafür vorliegen muss. Auch wenn es aber logisch möglich ist, dass auf diesem Wege ohne die Wirkung von Selektion auch die komplexen Organismen entstanden sind, ist dies doch nach empirischen Gesichtspunkten alles andere als wahrscheinlich.

Unter dem Einfluss von Wright und anderen wird die Drift in den 1930er und 40er Jahren für zahlreiche Formen der Variation, die offensichtlich nicht

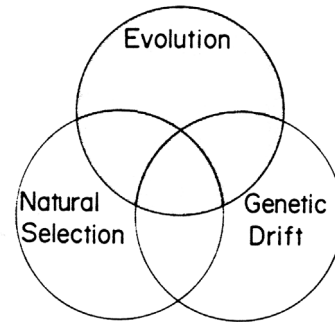


Abb. xxx. Die logische Unabhängigkeit von Evolution, Natürlicher Selektion und Genetischer Drift. Evolution im Sinne einer Abstammung mit Veränderung (»descent with modification«) kann sich als Ergebnis von Selektion, Drift oder einer Kombination von beidem ergeben. Es kann aber auch Selektion und Drift ohne Evolution geben (z.B. bei entgegengesetzten einander kompensierenden Selektionsdrücken); und umgekehrt kann Evolution auch noch andere Ursachen als Natürliche Selektion oder Drift haben (nämlich Züchtung, d.h. künstliche Selektion) (aus Endler, J.A. (1986). *Natural Selection in the Wild*: 7).

durch Anpassungen zu erklären sind, angeführt.³⁷⁷ Diese Erklärungen werden ab den 1940er Jahren aber zunehmend durch Deutungen auch der Variation im Rahmen von Selektionsmodellen verdrängt.³⁷⁸ Es wird argumentiert, dass aus dem nicht offensichtlichen Vorhandensein einer Selektion nicht auf deren Abwesenheit geschlossen werden dürfe (Cain 1951: »So-called non-adaptive or neutral characters in evolution«).³⁷⁹

Andererseits ermöglichen seit Ende der 50er Jahre genauere Untersuchungen natürlicher Populationen (z.B. der Schnecke *Cepaea nemoralis* oder der Blutgruppen beim Menschen) tatsächliche Nachweise von genetischer Drift.³⁸⁰ Die überzeugendsten Belege von Drift stammen jedoch aus molekularbiologischen Daten: Die hohe Variation auf der Ebene der Basensequenzen der DNA kann insbesondere deshalb als Ergebnis der Drift interpretiert werden, weil erkannt wird, dass unterschiedliche Basensequenzen für das gleiche Protein kodieren. Die Variation auf Ebene der DNA ist also in weiten Teilen neutral im Hinblick auf die Selektion und kann daher nicht durch Selektion erklärt werden (sondern durch »nicht-darwinsche Evolution« und »neutrale Theorie der Evolution«; s.u.).

Als eine besondere Form der Drift kann das von E. Mayr so genannte *Gründerprinzip* (»founder principle«; s.u.) verstanden werden: Weil die eine neue

Population begründende Auswahl von Organismen einer Mutterpopulation in der Regel keine repräsentative Stichprobenauswahl darstellt, enthält sie eine Verschiebung der Genfrequenzen. Mayr selbst thematisiert dieses Prinzip allerdings im Kontext der Artbildung und sieht es anfangs nicht als eine Form der Drift an; diese Einordnung nimmt Wright dagegen vor.³⁸¹

Die extrem selektionistische Interpretation der Evolution, die in den 50er Jahren ihren Höhepunkt erreicht, weicht verstärkt seit Ende der 70er Jahre integrativen Theorien der Evolution, in denen auch die Drift einen wichtigen Platz einnimmt. In dieser Richtung wirken etwa die Formulierung der »Neutralen Theorie der Evolution« durch Kimura (s.u.) und S.J. Goulds und R.C. Lewontins Kritik an der universalen Unterstellung, alle Merkmale seien durch Selektion geformt (»Adaptationismus«; ↑Anpassung)³⁸².

Gerade in der Konzeption S. Wrights sprengt der Faktor der Drift die traditionelle dichotome Gegenüberstellung von nichtadaptiven Zufallseffekten und der auf Anpassung gerichteten Selektion. Drift ist ein Faktor, der zwar eine starke Zufallskomponente enthält, trotzdem aber zu Adaptationen beitragen und diese auch erst ermöglichen kann. Denn, wie gesagt, kommt eine Population über den Faktor der Drift in die Lage, das Feld möglicher Anpassungen in einer Weise zu erproben, wie es aufgrund von Selektion alleine nicht möglich wäre.³⁸³ Der Zufall wird also zu einem positiven, selbst durch Selektion geförderten Faktor der Evolution (↑Mutation).

Auch in der philosophischen und wissenschaftstheoretischen Diskussion wird die Drift vielfach thematisiert. Für A. Rosenberg bildet das Konzept der Drift ein »epistemisches Feigenblatt«, das alle nichtadaptiven Kräfte in einem Evolutionsprozess umfasst, das aber allein für uns Beobachter notwendig ist, weil uns nicht in jeder Situation alle evolutionär wirksamen Faktoren bekannt sind; von einem allwissenden Standpunkt sei aber jeder Evolutionsschritt transparent und es könne folglich auf das Konzept verzichtet werden.³⁸⁴ Allerdings steht diese Sicht der Interpretation von Drift als Stichprobenfehler entgegen, denn Veränderungen einer Population aufgrund eines zu geringen Stichprobenumfangs sind doch etwas anderes als Unkenntnis über die Ursachen.³⁸⁵ Sinnvoll erscheint es, als Drift alle diejenigen evolutionären Veränderungen zusammenzufassen, die sich nicht auf intrinsische Eigenschaften eines Organismus beziehen, sondern sich aus nicht regelmäßig in dieser Richtung wirkenden, also in diesem Sinne zufälligen äußeren Einflüssen ergeben. Über Drift können daher Veränderungen in der Evolution erklärt

werden, die zunächst nicht als adaptiv zu beurteilen sind. Drift bezeichnet also diejenigen Anteile der differenziellen Reproduktion von Organismen innerhalb einer Population, die nicht aus der Konstitution der Organismen folgen. Es stellt sich dabei aber das Problem, zu bestimmen, was als Konstitution des Organismus zu werten ist. In dem einfachsten Fall liegt Drift vor, wenn phänotypisch identische Organismen (z.B. eineiige Zwillinge) eine verschiedene Anzahl von Nachkommen hinterlassen.

Wissenschaftstheoretisch ist durchaus nicht ausgemacht, ob es überhaupt eine präzise Möglichkeit der begrifflichen Unterscheidung zwischen Drift und Natürlicher Selektion gibt.³⁸⁶ Ein Weg der Bestimmung des Driftkonzeptes geht von der Unterscheidung zwischen *Individualfitness* und *Merkmalsfitness* aus (↑Anpassung/Fitness)³⁸⁷: Drift besteht in der Abweichung der tatsächlichen Fitness eines Individuums (*Individualfitness*) von der aufgrund seiner Merkmalsausprägung zu erwartenden Fitness (*Merkmalsfitness*). Drift liegt also, anders gesagt, immer dann vor, wenn die tatsächliche Merkmalsverteilung in einer Population nicht aufgrund der Merkmalsfitness erklärt werden kann. Weil die Merkmalsfitness selbst eine statistische Größe ist – der Durchschnitt und die Variation der Fitness eines Merkmals –, kann Drift damit als Ausdruck eines statistischen »Fehlers«, eben des Fehlers bei zu kleinem Stichprobenumfang, bestimmt werden.³⁸⁸

Die Auseinandersetzung um die relative Rolle von Drift und Selektion in der Evolution natürlicher Populationen hält bis in die Gegenwart an. Ausgehend von der evolutionstheoretischen Überzeugung, die Selektion sei der zentrale Faktor in der Formung von Organismen, sind die meisten Biologen der Auffassung, von der Annahme einer Selektion sei erst dann abzurücken, wenn ihre Unwirksamkeit bewiesen sei (↑Anpassung/Adaptationismus).³⁸⁹ Andererseits gilt anderen – besonders im molekulargenetischen Bereich – die Vermutung der Drift als die »Nullhypothese«, weil sie mit dem Faktor des Zufalls von den einfacheren Annahmen ausgeht; die Beweislast liegt damit auf Seiten derjenigen, die eine Formung durch Selektion annehmen.³⁹⁰

Insgesamt bildet das Konzept der Drift eine in sich heterogene Kategorie, die sehr unterschiedliche Formen der Evolution im Sinne einer Genfrequenzänderung zusammenfasst (vgl. Tab. xxx). Die meisten dieser Formen sind eine Konsequenz der materiellen und konkreten Natur von Organismen als Selektionseinheiten: Aufgrund ihrer konkreten Präsenz an einem Ort und zu einem Zeitpunkt unterliegen Organismen zufällig anderen Selektionsbedingungen

als andere, auch wenn diese in ihren intrinsischen Merkmalen identisch sind.

Adaptive Landschaft

Der Ausdruck »adaptive Landschaft« (engl. »adaptive landscape«) wird seit Mitte der 1950er Jahre verwendet (R.H. Whittaker 1956: »The genetic pattern and the more abstract adaptive landscape of a complex species, or of a genus or comparium, may be visualized as a complex topography of hills, peaks and ridges of different heights and extents«³⁹¹; Gerard, Kluckhohn & Rapaport 1956: »adaptation landscape«³⁹²; Lewontin & White 1960: »adaptive landscape«: »Using the distribution of genotypes [...] it is then possible to calculate W [the mean adaptive value, i.e. mean fitness] for any combination of gene frequencies q_1 and q_2 and this may be put in the form of a surface or topography«³⁹³; vgl. Abb. xxx).

Nach diesen Erläuterungen ist eine adaptive Landschaft also ein grafisches Modell zur Darstellung der Fitnessverteilung über die Typen von Organismen oder Genen (oder Genfrequenzen) in einer Population. Ablesbar sind dadurch die lokalen Maxima und Minima der Fitness.

Erste zweidimensionale adaptive Landschaften dieser Art entwirft 1896 M.A. Janet.³⁹⁴ Die Oberfläche, auf der die Position einer Art im Laufe seiner Evolution sich verändern kann, wird bei Janet durch die Umweltbedingungen definiert. Eine stabile Position ist durch das Gleichgewicht von inneren Kräften des Organismus und äußeren Kräften der Umwelt bestimmt: »nous sommes amenés à considérer l'espèce comme une position d'équilibre entre les phénomènes physiologiques de la vie animale et la réaction du milieu extérieur tout entier«³⁹⁵. Bei der Veränderung der inneren oder äußeren Bedingungen (insbesondere bei Umweltänderungen) verschiebt sich auch die Position der Art in der adaptiven Landschaft.

Besonders bekannt werden die adaptiven Landschaften, die S. Wright 1932 zeichnet, um damit seine Vorstellungen der genetischen Drift (s.o.) zu illustrieren (↑Selektion: Abb. xxx). Wright bezeichnet sein Diagramme als ein *Feld der Genkombinationen* (»field of gene combinations«).³⁹⁶

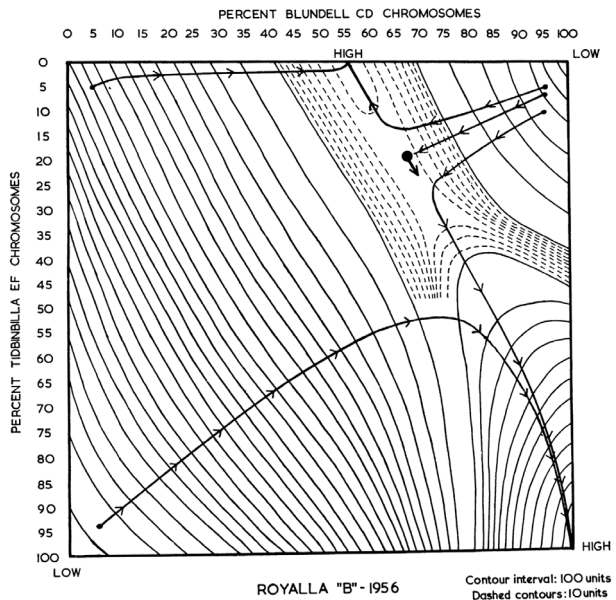


Abb. xxx. Adaptive Landschaft zur Darstellung der Fitness von zwei zytologischen Typen in unterschiedlicher Häufigkeit in einer Population von Heuschrecken. Die beiden zytologischen Typen (Genotypen) betreffen Varianten von zwei verschiedenen Chromosomen (»Tidbinilla« und »Blundell«, die jeweils eine akrozentrische Form der Chromosomen gegenüber der metazentrischen Form des Standardtyps darstellen). Die beiden Achsen repräsentieren die relative Häufigkeit der beiden Varianten in der Population; die Linien im Diagramm verbinden Punkte gleicher Fitness. Die Trajektorien geben, ausgehend von einem gewählten Startpunkt, den Verlauf der Änderung der Populationszusammensetzung als Wirkung der Selektion an. Datengrundlage bildet die empirisch ermittelte Lebensfähigkeit der verschiedenen Genotypen der Heuschrecken in einer Population in Australien, aus der die Fitness für verschiedene Häufigkeiten in der Population berechnet wurde. Die tatsächliche Häufigkeit der Chromosomentypen entsprach nicht den zu erwartenden Maxima oben in der Mitte oder unten rechts in der Grafik, sondern dem eingezeichneten Sattelpunkt. Spätere Analysen haben gezeigt, dass sich die Chromosomenhäufigkeiten im Laufe der Jahre ändern, und auch eine Änderung der adaptiven Landschaft in Abhängigkeit von den jeweiligen Umweltbedingungen eines Jahres ist wahrscheinlich (aus Lewontin, R.C. & White, M.J.D. (1960). Interaction between inversion polymorphisms of two chromosome pairs in the grasshopper, *Moraba scurra*. *Evolution* 14, 116-129: 127).

Neutrale Theorie der Evolution

Der Ausdruck »neutrale Theorie der Evolution« (»neutral theory of evolution«) wird regelmäßig etwa erst ein gutes Jahrzehnt nach der Formulierung dieser Theorie durch M. Kimura im Jahr 1968³⁹⁷ verwendet.³⁹⁸ Ihren Ausgang nimmt die Theorie von der Feststellung der großen Variation zwischen Individuen auf molekularer Ebene (v.a. der Ebene der DNA), wie sie Mitte der 1960er Jahre beobachtet wird.³⁹⁹

Die große Mehrzahl dieser Varianten resultiert nach der Neutralitätstheorie nicht aus der natürlichen Selektion für vorteilhafte Varianten, sondern aus der selektiven Neutralität dieser Varianten, die eine genetische Drift auch in großen Populationen bedingt. Es werden in dieser Variante der Evolutionstheorie also die geringen Fitnessunterschiede verschiedener Allele eines Gens betont, die eine Zufallsverteilung von Merkmalen bewirkt.⁴⁰⁰

Kimura begründet die selektive Neutralität der meisten Mutationen mit der großen Anzahl von genetischen Polymorphismen. Die verschiedenen Formen der Moleküle können ihre Funktion offenbar gleich gut erfüllen, so dass sie selektiv neutral sind. Kimura argumentiert auch umgekehrt: Wenn die hohe Variation in einer Population mit einer entsprechend hohen Variation der Fitness verbunden wäre – wenn die Varianten also selektiv nicht neutral wären –, dann wären in der Population viele Individuen mit einer geringen Fitness enthalten, die eine große »genetische Last« darstellen und den Bestand der Population gefährden würden.⁴⁰¹ Aufgrund der »Kosten«, die mit der Selektion verbunden sind, ist danach also eine Obergrenze der Evolutionsrate, die durch Selektion verursacht wird, gegeben. Die Obergrenze der selektionsbedingten Evolutionsrate, die sich einfach daraus ergibt, dass nicht alle Organismen einer Population verloren gehen können, liegt nun nach Kimura unter der tatsächlich beobachteten Evolutionsrate. Ein Teil der Evolution ist nach diesem Argument also nicht durch Selektion, sondern durch Zufallsereignisse bedingt.⁴⁰² In vielen Fällen ist nach Kimura das Prinzip der Evolution damit nicht das Überleben des am besten Angepassten (»survival of the fittest«), sondern das Überleben des Glücklichsten (»survival of the luckiest«).⁴⁰³

Kimura versteht seine Theorie nicht als Widerspruch zu der traditionellen Evolutionstheorie und gesteht durchaus zu, dass in einzelnen Fällen die Selektion für Veränderungen auf molekularer Ebene verantwortlich sein könne – nur für die Mehrzahl der Fälle gelte dies nicht.

Als ein Beleg für die Richtigkeit der neutralen Theorie führt Kimura die Tatsache an, dass Basensubstitutionen in denjenigen Orten eines Codons, die (aufgrund der Degenerativität des Codes; ↑Information) zu keinem Wechsel der durch das Codon kodierten Aminosäure führen, häufiger auftreten als an denjenigen Orten, die einen Aminosäurewechsel bedingen. Gleiches gilt für die größere Häufigkeit der Veränderung der Basensequenzen in den nicht kodierenden Bereichen des Genoms (den »Introns«) gegenüber den kodierenden Bereichen (»Exons«)

(↑Gen). Diese Befunde sind für Kimura ein Beleg seiner These, dass Veränderungen auf molekularer Ebene häufiger auftreten, wenn sie selektiv neutral sind, also nicht einer Selektion unterliegen. Die *neutrale Evolution* (»neutral evolution«) erfolgt nach Kimura daher schneller als die Evolution durch Selektion.⁴⁰⁴ Die höchste Evolutionsrate schreibt Kimura den funktionslos gewordenen Pseudogenen oder toten Genen (»dead genes«) zu.

Kritisch wird gegen die Kalkulation Kimuras eingewandt, dass sowohl seine Schätzung der natürlichen Evolutionsrate zu hoch als auch seine Schätzung der maximalen selektionsbedingten Evolutionsrate zu niedrig sei. Für die Unterschätzung der Evolutionsrate aufgrund von Selektion spricht v.a., dass in Kimuras Modell angenommen wird, dass die Selektion auf jeden einzelnen Genlokus unabhängig wirkt. Von verschiedenen Autoren wird aber darauf hingewiesen, dass der Angriffspunkt der Selektion nicht einzelne Gene, sondern ganze Organismen sind.⁴⁰⁵ Die Kosten der Selektion dürfen also nicht durch die Addition der Kosten von einzelnen Genen ermittelt werden.

Auch unabhängig von den genauen statistischen Argumenten wird von anderer Seite betont, dass die meisten morphologischen und ethologischen Merkmale von Organismen zu komplex sind, als dass sie durch die neutrale Theorie der Evolution erklärt werden könnten.⁴⁰⁶ Es bleibt aber eine bis heute offene empirische Frage, welcher Anteil der Variation von Organismen auf Selektion und welcher auf stochastische Prozesse zurückgeführt werden muss.

Nicht-darwinsche Evolution

Als »Nicht-darwinsche Evolution« (»non-darwinian evolution«) wird die generationenübergreifende langfristige Veränderung von Organismen bezeichnet, die nicht auf das Wirken von Natürlicher Selektion zurückzuführen ist. Aufgekommen ist der Begriff Ende der 1960er Jahre⁴⁰⁷, nachdem deutlich wurde, dass Organismen in natürlichen Populationen eine sehr hohe Rate von genetischem Polymorphismus aufweisen, d.h. viele Gene über Allele verfügen⁴⁰⁸ und diese Varianten als selektiv neutral eingestuft wurden (s.o.)⁴⁰⁹. Zumindest für einige Polymorphismen konnte allerdings eine Korrelation zwischen der Verbreitung eines Allels und Umweltbedingungen gefunden werden, so dass die selektive Neutralität des Polymorphismus für diese Fälle unwahrscheinlich ist.⁴¹⁰ Auch die Nicht-darwinsche Evolution wird damit in eine allgemeine neodarwinistische Theorie zu integrieren versucht.⁴¹¹ Selektiv neutrale Allele

können im Rahmen dieser Argumentation als zusätzlicher Beitrag zur genetischen Flexibilität einer Population und damit als zumindest potenziell relevant für die Selektion betrachtet werden.⁴¹²

Systemtheorie der Evolution

Eine Betrachtung der Evolution ausgehend von systemtheoretischen Standpunkten erfolgt seit Mitte des 20. Jahrhunderts. Im Mittelpunkt steht dabei anfangs die Modellierung der Selektion als eines kybernetischen Regelmechanismus (u.a. durch I.I. Schmalhausen⁴¹³; ↑Selektion). Der Ausdruck »Systemtheorie der Evolution« erscheint seit Anfang der 1970er Jahre; er tritt zuerst im psychologischen Kontext auf, in einer Analyse der »Bedingungen von Strukturkrisen selbstorganisierender Transformationssysteme«.⁴¹⁴

Seit Mitte der 1970er Jahre etabliert sich eine erweiterte Systemperspektive auf die Evolution, die über den neodarwinistischen Rahmen hinaus weitere Faktoren als grundlegend für die Evolution identifiziert. Ausgangspunkt bildet dabei die Ordnung der organischen Welt. R. Riedl bestimmt grundlegende »ordnende Mechanismen«, die die organische Gestaltbildung erklären können. Ihrer Struktur nach handelt es sich dabei um Rückkopplungsmechanismen, insofern behauptet wird, »daß die Wirkungen des Evolutionsmechanismus auf das, was wir seine Ursache nennen, selbst zurückwirken«.⁴¹⁵ So sind nach Riedl die Gene nicht einfach als Ursache der Merkmale zu verstehen, sondern Gene und Merkmale sind vielmehr zu einem »Gesamtsystem von Wirkungen« verbunden, weil auch die Merkmale an der Etablierung und Verbreitung der Gene entscheidend beteiligt sind. Es besteht hier nach Riedl ein Verhältnis der »Wechselabhängigkeit«. Zur Beschreibung des sich selbst regelnden Verlaufs der Evolution auf geordneten »Evolutionsbahnen« legt Riedl vier Prinzipien zugrunde: »Norm«, »Hierarchie«, »Interdependenz« und »Tradierung«.

Riedls Schüler F. Wuketits, bei dem sich der Terminus »Systemtheorie der Evolution« 1978 findet, versteht diese als eine »Evolutionstheorie der Systembedingungen« und betont insbesondere die »systeminternen Mechanismen« als Faktoren der Evolution: Die Selektion wird nicht primär als ein externer, sondern als ein *interner* Faktor für die Umgestaltung der Lebewesen gesehen.⁴¹⁶ Die Organisation der Organismen selbst wird damit als ein entscheidender Evolutionsfaktor erkannt. Insgesamt kann die Lehre von den »Systembedingungen der Evolution« mit der Betonung der funktionalen Integration von Bauplänen und der Hervorhebung der Bedeutung der

Entwicklung für evolutionäre Veränderungen als ein Vorläufer der *evolutionären Entwicklungsbiologie* (Evo-Devo) angesehen werden (↑Entwicklung).⁴¹⁷

Kritisch wird gegen die Systemtheorie der Evolution eingewandt, dass ihr die Synthese von Theorien der Integration und Transformation von Organismen nicht gelinge. Weil sie den Organismus als in sich integriertes System als Ausgangspunkt nehme, erreiche sie nicht die Ebene der Evolution.⁴¹⁸ Die Theorie wird jedoch weiter entwickelt und auf populationsgenetische Grundlage zu stellen versucht. Dabei wird die Abhängigkeit der organischen Veränderungen von der strukturellen Organisation des Genoms und dem epigenetischen System seiner Entfaltung herausgestellt – ohne den Einfluss der (neo-)darwinistischen Determination durch Mutation und Selektion in Frage zu stellen.⁴¹⁹ Weil in systemtheoretischer Perspektive jede Veränderung von allen Komponenten des organischen Systems abhängt, stellen die Komponenten füreinander wechselseitig die Umwelt dar, in der ihre Evolution erfolgt. Der Weg der Evolution hat damit insgesamt einen selbstdeterminierten, reflexiven Charakter. Die Anpassungs- und Evolutionsfähigkeit kann dabei selbst eine Optimierung erfahren.⁴²⁰

Andere systemtheoretische Ansätze, nach denen die »Neusynthese von Genen« nicht zufällig, sondern »nach kybernetischen Prinzipien« erfolgen soll und in der Evolution ein über die Selektion hinausgehendes »richtendes Prinzip« wirksam ist, das u.a. für die Entstehung komplexer, koadaptierter Prozesse (z.B. bei der evolutionären Entstehung des Auges) verantwortlich ist, finden nur geringe akademische Anerkennung.⁴²¹

Nachweise

- 1 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 331 und passim; Carpenter, W.B. (1860). Researches on the Foraminifera. Fourth and concluding series. Proc. Roy. Soc. London 10, 506-510: 510.
- 2 Carpenter (1860): 510.
- 3 Cicero, De finibus 1, 25.
- 4 Augustinus, De genesi ad litteram 5, 4.
- 5 Vgl. Briegel, M. (1963). Evolution. Geschichte eines Fremdworts im Deutschen: 19ff.
- 6 Nikolaus von Kues (1450). Idiota de mente: c. 9; ders., De ludo globi: Buch 1; nach Briegel (1963): 22.
- 7 Vgl. Briegel (1963): 24-104.
- 8 More, H. (1647). Philosophical Poems: 150; Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe: 878 (nach OED 1989).
- 9 Schelling, F.W.J. (1799.1). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 80.
- 10 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (Schellings Werke, Bd. 2, ed. M. Schröter, München 1927, 1-268): 61 (späterer Zusatz); vgl. Cho, Y.-J. (2006). Natur als Subjekt: 178f.
- 11 Schelling (1799.1) (AA): 116.
- 12 a.a.O.: 266; vgl. ders. (1799.2). Einleitung zu seinem Entwurf eines Systems der Naturphilosophie (AA, Bd. I, 8, 23-86): 44; 48f.
- 13 Vgl. Cho (2006): 183f.
- 14 Schelling (1799.2): 48.
- 15 a.a.O.: 47.
- 16 Schelling (1799.1): 112.
- 17 a.a.O.: 111.
- 18 Virey, J.-J. (1816). Animal. In: Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, 2. Aufl., Bd. 2, 1-81: 30; vgl. Corsi, P. (1983/88). Oltre il mito, Lamarck e le scienze naturali del suo tempo (frz.: Lamarck. Genèse et enjeux du transformisme, 1770-1830, Paris 2001): 210; ders. (2005). Before Darwin: transformist concepts in European natural history. J. Hist. Biol. 38, 67-83: 74.
- 19 Virey, J.-J. (1800). Histoire naturelle du genre humain, 2 Bde.: I, 53.
- 20 [Jameson, R.] (1826). Observations on the nature and importance of geology. Edinb. New Phil. J. 1, 293-302: 300; vgl. Secord, J. (1991). Edinburgh Lamarckians: Robert Jameson and Robert E. Grant. J. Hist. Biol. 24, 1-18: 9.
- 21 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 32f. (§249).
- 22 Vgl. dazu Briegel, M. (1963). Evolution: 168ff.
- 23 Hegel (1817/30): II, 33 (§249); vgl. Düsing, K. (1986). Die Idee des Lebens in Hegels Logik. In: Horstmann, R.-P. & Petry, M.J. (Hg.). Hegels Philosophie der Natur. Beziehungen zwischen empirischer und spekulativer Naturerkenntnis, 276-289: 281; Bonsiepen, W. (1985). Schellings und Hegels Evolutionstheorie. In: Heckmann, R., Krings, H. & Meyer, R.W. (Hg.). Natur und Subjektivität. Zur Auseinandersetzung mit Schellings Naturphilosophie, 367-374; Breidbach, O. (1986). Evolutionskonzeptionen in der frühen Romantik. Philos. Nat. 23, 321-336; ders. (1987). Hegels Evolutionskritik. Hegel Studien 22, 165-172.
- 24 Vgl. Wandschneider, D. (2002). Hegel und die Evolution. In: Breidbach, O. & Engelhardt, D. von (Hg.). Hegel und die Lebenswissenschaften, 225-240: 227.
- 25 Hegel (1817/30): II, 33 (§249).
- 26 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: II, 11.
- 27 Spencer, H. (1852). The development hypothesis (Essays, vol. 1, New York 1901, 1-7): 1.
- 28 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, II, 22, 3c.
- 29 Bacon, F. (1627). Sylva sylvarum or Natural History (Works II, London 1859, 325-680): 507 (§525).
- 30 Gérard, F. (1847). De la modification des formes dans les êtres organisés. Bull. Acad. Roy. Sci. Belg. 14, 25-43: 30f.
- 31 Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844 (Works, vol. 10, London 1986): 52.
- 32 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: ??
- 33 Darwin (1859/72): 180; 181; 192; 249; 369.
- 34 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 4.
- 35 Bowler, P.J. (1975). The changing meaning of "evolution". J. Hist. Ideas 36, 95-114: 103.
- 36 Vgl. Briegel, M. (1963). Evolution: 208.
- 37 Spencer, H. (1862/1901). First Principles: 367 (§145).
- 38 Baer, K.E. von (1828). Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere, Bd. 1: 153.
- 39 Virchow, R. (1877). Die Freiheit der Wissenschaft im modernen Staat: 21; vgl. auch Eimer, G.T.H. (1897). Die Entwicklung der Arten, Bd. 2. Orthogenesis der Schmetterlinge: 429; aber nicht in Weismann, A. (1875). Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 1; ders. (1895). Neue Versuche über Saisondimorphismus.
- 40 Lilienfeld, P. von (1875). Gedanken über die Sozialwissenschaft der Zukunft, Bd. 2: XXV; 408; Schäffle, A. (1878). Bau und Leben des sozialen Körpers, 2. Teil: 9f.
- 41 Vgl. z.B. Haeckel, E. (1863). Ueber die Entwicklungstheorie Darwin's. Amtl. Ber. Versamml. Deutsch. Naturforsch. Ärzte 38, 17-30; ders. (1877). Die heutige Entwicklungslehre im Verhältnisse zur Gesamtwissenschaft; Weismann, A. (1875-76). Studien zur Descendenz-Theorie, 2 Bde.; ders. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie; Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.
- 42 Meyers Konversations-Lexikon (*1889): V, 952; vgl. Meyers Hand-Lexikon des allgemeinen Wissens (*1888); nach Briegel, M. (1963). Evolution: 213f.
- 43 Plate, L. (1912). Deszendenztheorie. Handwörterb. Naturwiss., Bd. 2, 897-951: 897f.; ebenso in der 2. Aufl. (1933); vgl. auch Morosoff, N.A. (1910). Die Evolution der Materie auf den Himmelskörpern. Eine theoretische Ableitung des periodischen Systems.
- 44 Vgl. z.B. Hilty, H. (1908). Untersuchungen über die Evolution und Involution der Uterusmucosa vom Rind; Kahrs, G. (1932). Beitrag zur Evolution der Gebärmutter des Rindes.
- 45 Tietze, S. (1911). Das Rätsel der Evolution. Ein Versuch seiner Lösung und zugleich eine Widerlegung des Lamarckismus und der Zweckmäßigkeitslehre; vgl. auch Jollos,

- V. (1931). Genetik und Evolutionsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 34 (= Zool. Anz. Suppl. 5), 252-295.
- 46 Huxley, J.S. (1942). *Evolution. The Modern Synthesis*.
- 47 Heberer, G. (Hg.) (1943). *Die Evolution der Organismen. Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre*.
- 48 Briegel (1963): 216.
- 49 Vgl. z.B. Priester, W. (1984). Urknall und Evolution des Kosmos. Fortschritte in der Kosmologie; Taube, M. (1985). *Evolution of Matter and Energy on a Cosmic and Planetary Scale*; Wilhelm, F. (Hg.) (1987). *Der Gang der Evolution. Die Geschichte des Kosmos, der Erde und der Menschen*; Madsen, M.S. (1995). *The Dynamic Cosmos. Exploring the Physical Evolution of the Universe*; Chaisson, E.J. (2001). *Cosmic Evolution. The Rise of Complexity in Nature*.
- 50 Vgl. Brockhaus Enzyklopädie (²⁰1997), Bd. 6, 729.
- 51 Zimmermann, W. (1953). *Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse*: 7.
- 52 Hempel, C.G. (1965). *Aspects of Scientific Explanation*: 370.
- 53 Mayr, E. (1985). Darwin's five theories of evolution. In: Kohn, D. (ed.). *The Darwinian Heritage*, 755-772.
- 54 Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*: vii.
- 55 Vgl. Endler, J.A. (1986). *Natural Selection in the Wild*: 5.
- 56 Lewontin, R. (1968). The concept of evolution. In: Sills, D.L. (ed.). *International Encyclopedia of the Social Sciences*, vol. 5, 202-210: 207; vgl. ders. (1970). The units of selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1, 1-18: 1.
- 57 Vgl. Schnädelbach, H. (2003). *Geschichte als kulturelle Evolution*. In: Rohbeck, J. & Nagl-Docekal, H. (Hg.). *Geschichtsphilosophie und Kulturkritik*, 329-351: 338.
- 58 Vgl. Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 15; Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: II, 2.
- 59 Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 615.
- 60 Rickert, H. (1896-1902/1929). *Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung*: 408.
- 61 Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 304.
- 62 Aristoteles, *De an.* 415a, b.
- 63 Vgl. Pietsch, C. (1994). *Biologische Evolution und antike Ideenlehre. Antike Naturwissenschaft und ihre Rezeption* 4, 17-30: 22.
- 64 Vgl. Lennox, J.G. (1988). Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle's biology. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, 339-359.
- 65 Aristoteles, *De hist. anim.* 606b20; *De gen. anim.* 746b7; vgl. Plinius, *Naturalis historia* viii, 17, 42; Feinberg, H.M. & Solodow, J.B. (2002). Out of Africa. *J. African Hist.* 43, 255-261.
- 66 Aristoteles, *De gen. anim.* 721b.
- 67 Zirkle, C. (1959). Species before Darwin. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103, 636-644: 643.
- 68 Lefèvre, W. (1984). *Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie*: 22.
- 69 Vgl. Balss, H. (1947). *Albertus Magnus als Biologe*: 52f.
- 70 Vgl. Mayr (1982): 309f.
- 71 Leibniz, G.W. (ca. 1693). *Protogaea* (Göttingen 1749; dt. Stuttgart 1949): 88.
- 72 a.a.O.: 24.
- 73 [Maillet, B. de] (1715). *Telliamed, ou Entretien d'un philosophe indien avec un missionnaire français sur la diminution de la mer* (anonyme Handschrift; Erstdruck 1748), 2 Bde.: II, 135 (Sixième Journée).
- 74 Maupertuis, P.L.M. (1751). *Système de la nature* (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-168): 164 (§XLV); vgl. Lovejoy, A.O. (1904). Some eighteenth century evolutionists. *Pop. Sci. Monthly* 65, 238-251; 323-340; Glass, B. (1959). Maupertuis, pioneer of genetics and evolution. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). *Forerunners of Darwin, 1745-1859*, 51-83.
- 75 Diderot, D. (1754). *Pensées sur l'interprétation de la nature* (Œuvres complètes, Bd. 9, Paris, 1981, 1-111): 95 (LVIII, 2); vgl. Crocker, L.G. (1959). Diderot and eighteenth century french transformism. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). *Forerunners of Darwin, 1745-1859*, 114-143; Roger, J. (1963/71). Les sciences de la vie dans la pensée Française du XVIIe et XVIIIe siècle: 585ff.
- 76 Linné, C. von (1744). *Dissertatio botanica de Peloria* (Amoenitates academicae, Bd. I, 55-73): 55f.; vgl. Larson (1968): 293f.; ders. (1971). Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl Linnaeus: 90-103.
- 77 Buffon, G.L.L. (1765). *De la nature. Seconde vue* (Œuvres Philosophiques, Paris 1954, 35-41): 35; vgl. Rheinberger, H.-J. (1990). Buffon: Zeit, Veränderung und Geschichte. *Hist. Philos. Life Sci.* 12, 202-223: 204f.
- 78 Buffon, G.L.L. (1766). *De la dégénération des animaux* (Œuvres Philosophiques, Paris 1954, 394-413): 396.
- 79 a.a.O.: 399; vgl. Rheinberger (1990): 209.
- 80 a.a.O.: 408.
- 81 Buffon, G.L.L. (1779). *Les époques de la nature* (Edition critique, Paris 1962).
- 82 Rheinberger (1990): 221.
- 83 Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 80.
- 84 a.a.O.: I, 7.
- 85 Vgl. Lefèvre, W. (1984). *Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie*: 37; Bowler, P.J. (1984/89). *Evolution. The History of an Idea*: 85.
- 86 Vgl. Wenzel, M. (1982). *Goethe und Darwin. Goethes morphologische Schriften in ihrem wissenschaftshistorischen Kontext*. Phil. Diss.; ders. (1983). *Goethe und Darwin. Der Streit um Goethes Stellung zum Darwinismus in der Rezeptionsgeschichte der morphologischen Schriften*. *Goethe-Jahrbuch* 100, 145-158.
- 87 Vgl. Breidbach, O. (2006). *Goethes Metamorphosenlehre*: 27; 69; 242.
- 88 Vgl. Asma, T.S. (1996). *Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science*: 74.
- 89 Cuvier, G. (1817). *Le règne animal, distribué après son organisation*.
- 90 [Chambers, L.] (1844). *Vestiges of the Natural History of Creation* (10th ed.): 202.
- 91 Lamarck (1809): I, 55.
- 92 Lyell, C. (1830-33). *Principles of Geology*, 3 vols.: I, 146f.; vgl. Ospovat, D. (1978). Perfect adaptation and teleo-

logical explanation: approaches to the problem of the history of life in the mid-nineteenth century. *Stud. Hist. Biol.* 2, 33-56: 40.

93 Peirce, C.S. (1877). The fixation of belief. *Pop. Sci. Month.* 12, 1-15: 15 (CP 5.364).

94 Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). *Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844*, 167-236: B 227.

95 Darwin (1859/72): 74.

96 Lyell (1830-33): II, 56; vgl. Lyell, K. (ed.) (1881). *Life, Letters, and Journals of Sir Charles Lyell*: I, 467-469; Coleman, W. (1962). Lyell and the "reality" of species. *Isis* 53, 325-338; Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 405.

97 Vgl. auch Ruse, M. (1975). Charles Darwin's theory of evolution: an analysis. *J. Hist. Biol.* 8, 219-241: 222f.

98 Darwin (1859/72): 53.

99 Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. *Biol. Philos.* 11, 301-320: 303.

100 Weingarten, M. (1992). Organismuslehre und Evolutionstheorie: 36.

101 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? *Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie*: 35.

102 Gutmann, M. (1996). Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand: 33; Gutmann, M. & Weingarten, M. (1999). Gibt es eine Darwinsche Theorie? Überlegungen zur Rekonstruktion von Theorie-Typen. In: Brömer, R., Höbfeld, U. & Rupke, N.A. (Hg.). *Evolutionsbiologie von Darwin bis heute*, 105-130: 121ff.; Gutmann, M. & Neumann-Held, E.M. (2000). The theory of organism and the culturalist foundation of biology. *Theor. Biosci.* 119, 276-317.

103 Darwin, C. (1868). *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2 vols.: I, 3.

104 McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1982). Darwin und das Experiment. *Dialektik* 5, 27-43: 30.

105 Vgl. Lennox, J.G. (1991). Darwinian thought experiments: a function for just-so stories. In: Horowitz, T. & Massey, G.J. (eds.). *Thought Experiments in Science and Philosophy*, 223-246; ders. (2005). Darwin's methodological evolution. *J. Hist. Biol.* 38, 85-99.

106 Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*: 150; 155.

107 Huxley, J.S. (1942). *Evolution. The Modern Synthesis*: 23.

108 Schaxel, J. (1919/22). *Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie*: 12ff.

109 McLaughlin & Rheinberger (1982): 40; vgl. dies. (1985). Darwin und der Begriff des Organismus. In: Bayertz, K. (Hg.). *Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie (=Aufsätze und Reden der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft 35)*, 7-22.

110 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). *Evolution. The History of an Idea*: 194f.

111 Schimper, K.F. (1865). Gruß und Lebenszeichen für die zu Hannover versammelten Freunde und Mitstrebenenden (Flugblatt), in: *Kleine naturwissenschaftliche Schriften von Karl Friedrich Schimper nebst Mitteilungen über ihn*; vgl. Sachs, J. (1875). *Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860*: 182.

112 Baer, K.E. von (1876). *Ueber Darwins Lehre (Reden*

gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts. Zweiter Theil, 235-480): 480.

113 Hertwig, O. (1916). *Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwin's Zufallstheorie*: 658.

114 Driesch, H. (1893). *Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft*: 27; vgl. auch: Rickert, H. (1896-1902/1929). *Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften*: 252.

115 Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: II, 294.

116 Vgl. Bowler, P.J. (1983). *The Eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900*; Junker, T. (1989). *Darwinismus und Botanik. Rezeption, Kritik und theoretische Alternativen im Deutschland des 19. Jahrhunderts*; Engels, E.-M. (Hg.) (1995). *Die Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert*; Junker, T. & Höbfeld, U. (2001). *Die Entdeckung der Evolution*.

117 Baur, E. (1925). Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungsleh.* 37, 107-115.

118 Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1939). Genetik und Evolution. *Z. indukt. Abst.- Vererbungsleh.* 76, 158-218.

119 Hartmann, M. (1933). *Die methodologischen Grundlagen der Biologie (Gesammelte Vorträge und Aufsätze II. Stuttgart 1956, 54-72)*: 59.

120 Nietzsche, F. (1886-87). Fragment 7[9] (KSA 12, 295).

121 Nietzsche, F. (1886-87). Fragment 7[25] (KSA 12, 304).

122 Rolph, W.H. (1882). Biologische Probleme, zugleich als Versuch einer rationalen Ethik; vgl. Müller-Lauter, W. (1978). Der Organismus als innerer Kampf. Der Einfluss von Wilhelm Roux auf Friedrich Nietzsche. *Nietzsch-Studien* 7, 189-235: 222f.; Pfotenhauer, H. (1985). *Die Kunst als Physiologie. Nietzsches ästhetische Theorie und literarische Produktion*: 73.

123 Nietzsche, F. (1885-86). Fragment 2[68] (KSA 12, 92).

124 Nietzsche, F. (1888). Fragment 14[121] (KSA 13, 301); vgl. Hogg, A. (2000). *Nietzsches Lebensbegriff. Versuch einer Rekonstruktion*.

125 Bergson, H. (1907). *L'évolution créatrice (dt. Schöpferische Entwicklung, Jena 1912/21)*: 29.

126 a.a.O.: 32.

127 a.a.O.: 2.

128 Simmel, G. (1918). *Lebensanschauung (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425)*: 220.

129 a.a.O. 224.

130 Darwin (1859/72): 152.

131 ebd.

132 Darwin, C. (1868). *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2 vols.: II, 255.

133 Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., *Studien zur Descendenz-Theorie*, Bd. 2, 275-330: 306f.

134 a.a.O.: 310.

135 Nägeli, C. von (1884). *Mechanisch-physiologische*

Theorie der Abstammungslehre: 284.

136 a.a.O.: 285.

137 Vgl. z.B. Nägeli, C. von (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 30; ders. (1884); Caullery, M. (1931). Le problème de l'évolution.

138 Vgl. Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 658.

139 Boveri, T. (1906). Die Organismen als historische Wesen: 22.

140 a.a.O.: 23.

141 Kaplan, R.W. (1978). Der Ursprung des Lebens: 51; vgl. 151

142 Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung: 43.

143 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution?: 99.

144 Vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 25ff.

145 Yule, G.Y. (1902). Mendel's laws and their probable relations to intra-racial heredity. New Phytol. 1, 193-207; 222-238: 234f.; vgl. Provine (1971): 81ff.

146 Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden (Braunschweig 1970): 52.

147 Vgl. Provine (1971): 64.

148 Nordenskiöld, E.N. (1921-24). Biologiens Historia (dt. Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 574.

149 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: §22-28; vgl. Bowler, P.J. (1983). The Eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900.

150 Fisher, R.A. (1918). The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. Roy. Soc. Edinb. 52, 399-433.

151 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection; Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 83-110.

152 Wright, S. (1929). The evolution of dominance. Comment on Dr. Fisher's reply. Amer. Nat. 63, 556-561: 559; ders. (1930). The genetical theory of natural selection. A review. J. Heredity 21, 349-356: 350.

153 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 52.

154 Fisher (1918): 402.

155 Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. Sixth Intern. Congr. Genet. 1, 356-366: 359.

156 Dobzhansky (1937): 11.

157 Huxley (1942): 68.

158 Brandon, R. (1978). Evolution. Philos. Sci. 45, 96-109: 107.

159 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 400; vgl. 247.

160 Endler, J.A. (1986). Natural Selection in the Wild: 8.

161 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 4.

162 Fisher, R.A. (1936). [Discussion statement]. Proc. Roy. Soc. London B 121, 58-62: 58; vgl. Beurton, P. (1999). Was ist die Synthetische Theorie? In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950,

79-105: 100.

163 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution; vgl. Hagedoorn, A.L. & Hagedoorn, A.C. (1921). On the Relative Value of the Processes Causing Evolution.

164 Darwin (1859/72): 15f.; 101; 141.

165 Haldane (1932): 11-13.

166 J.A.T. (1904). Rez. Jaekel, O. (1902). Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Nature 69, 484; J. A. T. Conklin, E.G. (1908). The mechanism of heredity. Science 27, 89-99: 99.

167 Woods, E.B. (1907). Progress as a sociological concept. Amer. J. Sociol. 12, 779-821: 801; Caullery, M. (1916). The present state of the problem of evolution. Science 43, 547-559: 551.

168 Cook, O. F. (1901). A kinetic theory of evolution. Science 13, 969-978: 976.

169 Emerson, A.E. (1933). Review: Benson, S.B. (1933). Concealing coloration among some desert rodents of the southwestern United States. Univ. Calif. Publ. Zool. 40, 1-70. Ecology 14, 407.

170 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 8; vgl. Mayr, E. (1959). Agassiz, Darwin, and evolution. Harv. Libr. Bull. 13, 165-194: 190.

171 Ludwig, W. (1938). Beitrag zur Frage nach den Ursachen der Evolution auf theoretischer und experimenteller Basis. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 182-193: 182; ders. (1940). Selektion und Stammesentwicklung. Naturwiss. 28, 689-705: 697; Reinig, W.F. (1939). Die Evolutionsmechanismen, erläutert an den Hummeln. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 170-206.

172 Weismann, A. (1876). Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 2. Über die letzten Ursachen der Transmutationen: 284; 330.

173 Schmid, R. (1883). The Theories of Darwin (Übers. G.A. Zimmermann): 209.

174 a.a.O.: 232; beide Zitate nicht im deutschen Original von 1876.

175 Leconte, J. (1877). On critical periods in the history of the earth, and their relation to evolution. Amer. Nat. 11, 540-557: 547; Packard, A.S. (1888). On certain factors of evolution. Amer. Nat. 22, 808-821.

176 Welby [Lady] (1891). An apparent paradox in mental evolution. J. Anthropol. Inst. Great Brit. Ireland 20, 304-329: 327; Welch, W.H. (1897). Adaptation in pathological processes. Science 5, 813-832: 816.

177 Schmalhausen, I.I. (1938). Integrierende Faktoren der Evolution. Die Natur, Nr. 6 (russ.); ders. (1946). Die Evolutionsfaktoren (russ.; engl.: Factors of Evolution. The Theory of Stabilizing Selection, 1949).

178 Timofëeff-Ressovsky, N.W. (1939). Genetik und Evolution. Z. indukt. Abst.- Vererbungsl. 76, 158-218: 205; vgl. Junker, T. (2004). Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950: 268.

179 Ludwig (1940): 695.

180 Ludwig, W. (1943). Die Selektionstheorie. In: Heberer, G. (Hg.). Die Evolution der Organismen, 479-520: 485.

181 Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species: 10.

182 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstam-

mungslehre. Die transspezifische Evolution: 13f.

- 183** Ludwig, W. (1948). Darwins Zuchtwahllehre in moderner Fassung (Aufs. Reden Senckenb. Naturf. Ges. 6): 27; ders. (1950). Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als fünfter Evolutionsfaktor. In: Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie (Klatt-Festschrift; seit 1944 im Druck), 516-537.
- 184** Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 150.
- 185** Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 317.
- 186** Cracraft, J. (1989). Species as entities of biological theory. In: Ruse, M. (ed.). What the Philosophy of Biology Is, 31-52: 47.
- 187** Vgl. Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 205.
- 188** Mahner, M. (1993). What is a species? A contribution to the never ending species debate in biology. J. Gen. Philos. Sci. 24, 103-126; ders. (1998). Warum es Evolution nur dann gibt, wenn Arten nicht evolvieren. Theor. Biosci. 117, 173-199.
- 189** Hull, D. (1978). A matter of individuality. Philos. Sci. 45, 335-360: 347.
- 190** Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution: 31; vgl. Mayr, E. (1949). Speciation and systematics. In: Jepsen, G.L., Mayr, E. & Simpson, G.G. (eds.). Genetics, Paleontology, and Evolution, 281-298; Burma, B.H. (1949). The species concept: a semantic review. Evolution 3, 369-373; Carter, G.S. (1951). Animal Evolution; Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life: 26.
- 191** Bunge, M. (1981). Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve. Behav. Brain Sci. 4, 284-285.
- 192** Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 68.
- 193** Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166: 158.
- 194** a.a.O.: 159.
- 195** Vgl. Sober, E. (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties. Philos. Stud. 40, 147-176: 169.
- 196** Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 109; vgl. Gayon, J. (1992). Darwin et l'après-Darwin. Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle (engl.: Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection, Cambridge 1998): 62f.
- 197** Edström, J.E. (1968). Masters, slaves and evolution. Nature 220, 1196-1198: 1198.
- 198** Cassirer, E. (1918/21). Kants Leben und Lehre: 379.
- 199** Valéry, P. (1900-45). Bios. Cahiers, Bd. XVI: 432.
- 200** Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 261.
- 201** Ballauff, T. (1949). Das Problem des Lebendigen: 58; Heberer, G. (1960). Die Historizität als Wesenszug des Lebendigen. Philos. nat. 6, 145-152: 145.
- 202** Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought: 6.
- 203** Weiß, B. (1882). Das Leben Jesu, Bd. 1: VIII; 101 (nach DWB Arch.).
- 204** Paulsen, F. (1889). System der Ethik: 582 (nach DWB Arch.).

205 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 260.

- 206** a.a.O.: 252.
- 207** ebd.
- 208** a.a.O.: 617.
- 209** Haeckel, E. (1877). Ueber die heutige Entwicklungslehre im Verhältnisse zur Gesamtwissenschaft. Amtl. Ber. 50. Vers. Deutsch. Naturf. Ärzte 50, 14-22: 16.
- 210** a.a.O.: 15.
- 211** Rickert (1896-1902/1929): 261.
- 212** a.a.O.: 462.
- 213** a.a.O.: 463.
- 214** a.a.O.: 465.
- 215** Kroner, R. (1919). Das Problem der historischen Biologie: 34f.
- 216** a.a.O.: 29.
- 217** Delbrück, M. (1949). A physicist looks at biology. Zitiert nach: Blackburn, R.T. (ed.) (1966). Interrelations: The Biological and Physical Sciences, 117-129: 119.
- 218** Vgl. Boveri, T. (1906). Die Organismen als historische Wesen: 7; Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen: 166.
- 219** Wolff (1933): 166.
- 220** Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 16.
- 221** Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 33.
- 222** Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: II, 11.
- 223** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 257.
- 224** Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: B 74.
- 225** Vgl. Mayr, E. (1983). The concept of finality in Darwin and after Darwin. Scientia 118, 97-117: 113.
- 226** Young, R. (1971). Darwin's metaphor: does nature select? Monist 55, 442-503: 451.
- 227** Nachweise zu Tab. xxx: Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 331; Spencer, H. (1862/1901). First Principles: 367 (§145); Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 24; Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics 1, 356-366: 359; Fisher, R.A. (1936). [Discussion statement]. Proc. Roy. Soc. London B 121, 58-62: 58; Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 11; Zimmermann, W. (1953). Evolution: 4; Lewontin, R. (1968). The concept of evolution. In: Sills, D.L. (ed.). International Encyclopedia of the Social Sciences, vol. 5, 202-210: 207; Timofeeff-Ressovsky, N.V., Voroncov, N.N. & Jablovkov, A.V. (1969/75). Kurzer Grundriß der Evolutionstheorie (russ.; dt. Jena 1975): 17; Brandon, R. (1978). Evolution. Philos. Sci. 45, 96-109: 107; Futuyma, D.J. (1986). Evolutionary Biology (dt. Basel 1990): 8; Thompson, P. (1989). The Structure of Biological Theories: 10; Gray, R. (1992). Death of the gene: developmental systems strike back. In: Griffiths, P. (ed.). Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology, 165-209: 182; Mahner, M. & Bunge, M. (1997).

Foundations of Biophilosophy: 311.

228 Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1, 1-30; vgl. ders. (1974). Two modes of evolution. *Nature* 252, 298-300; (1977). The red queen. *Amer. Nat.* 111, 809-810; Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 44f.; Maynard Smith, J. (1976). A comment on the red queen. *Amer. Nat.* 110, 325-330.

229 Vgl. Hull, D. (1974). *Philosophy of Biological Science*: 62.

230 Nachweise zu Tab. xxx: Baer, K.E. von (1828). *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere*, Bd. 1: 153; Bronn, H.G. (1858). *Morphologische Studien über Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere*: 161; Spencer, H. (1862/1901). *First Principles*: 367; Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 112; Warming, E. (1895). *Plantensamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi* (dt.: *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*, Berlin 1896): 4; Bernard, C. (1859). *Leçons sur les propriétés physiologiques et les altérations pathologiques des liquides de l'organisme*, Bd. 1: 9f.; Cope, E.D. (1896). *The Primary Factors of Organic Evolution*: 173f.; Depéret, C. (1907). *Les transformations du monde animal* (dt. *Die Umbildung der Tierwelt*, Stuttgart 1909): 180; Williston, S.W. (1914). *Water Reptiles of the Past and Present*: 20f.; vgl. Owen, R. (1843). *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals*: 365; Bronn (1858): 161; Dollo, L. (1893). *Les lois de l'évolution*. *Bull. Soc. Bel. Geol. Paleontol.* 7, 164-166: 165.

231 Hull (1974): 82.

232 Rensch, B. (1968). *Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage*: 113.

233 Gould, S.J. (1970). Dollo on Dollo's law: irreversibility and the status of evolutionary laws. *J. Hist. Biol.* 3, 189-212: 208f.

234 Spallanzani, L. (1787). *Expériences pour servir à l'histoire de la generation des animaux et des plantes*: 404.

235 Luhmann, N. (1997). *Die Gesellschaft der Gesellschaft*, 2 Bde.: I, 426.

236 Beatty, J. (1995). The evolutionary contingency thesis. In: Wolters, G. & Lennox, J. (eds.). *Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences*, 45-81: 46f.

237 Sober, E. (1997). Two outbreaks of lawlessness in recent philosophy of biology. *Philos. Sci.* 64, S458-S467: S467.

238 Rosenberg, A. (1994). *Instrumental Biology or the Disunity of Science*.

239 Dobzhansky, T. (1964). *Biology, molecular and organismic*. *Amer. Zool.* 4, 443-452: 449; vgl. ders. (1973). Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Amer. Biol. Teach.* 35, 125-129.

240 Rosenberg, A. (1985). *The Structure of Biological Science*: 119.

241 a.a.O.: 121.

242 Sober, E. (1993). *Philosophy of Biology*: 7.

243 Lefèvre, W. (1984). *Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie*: 107.

244 a.a.O.: 18.

245 Weismann, A. (1884). *Über Leben und Tod* (Aufsätze

über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 123-190): 165.

246 Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). *On Semiotic Modeling*, 117-166: 154.

247 Nachweise für Tab. xxx: Goethe, J.W. von, *Maximen und Reflexionen* (Hamburger Ausgabe, Bd. 12, Nr. 608): 448; Spencer, H. (1867/99). *The Principles of Biology*, vol. 2: 4f.; Liebmann, O. (1899). *Organische Natur und Teleologie*. In: *Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien*. Zweites Heft, 230-275: 257; Bauch, B. (1911). *Studien zur Philosphie der exakten Wissenschaften*: 172f.; Kroner, R. (1913). *Zweck und Gesetz in der Biologie*: 16f.; Cassirer, E. (1918/21). *Kants Leben und Lehre*: 368; Haldane, J.S. (1931). *The Philosophical Basis of Biology* (dt. Berlin 1932): 9; Bertalanffy, L. von (1932). *Theoretische Biologie*, Bd. 1: 59; Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1975). *Autopoiesis: The organisation of living systems, its characterization and a model* (dt. in: Maturana, H.R., *Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit*, Braunschweig 1982, 157-169): 157; vgl. Maturana, H.R. (1970). *Biology of cognition* (dt. in: ebd., 32-80): 37; Spaemann, R. & Löw, R. (1981). *Die Frage Wozu? Geschichte und Wiederentdeckung des teleologischen Denkens*: 277; McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1985). *Darwin und der Begriff des Organismus*. In: Bayertz, K. (Hg.). *Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie*. (=Aufsätze und Reden der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft 35), 7-22: 17; Wicken, J.S. (1988). *Thermodynamics, evolution, and emergence: ingredients for a new synthesis*. In: Weber, B.H., Depew, D.J. & Smith, J.D. (eds.). *Entropy, Information and Evolution: New Perspectives on Physical and Biological Evolution*, 139-169: 140; 160; Rosen, R. (1991). *Life Itself. A Comprehensive Inquiry Into the Nature, Origin, and Fabrication of Life*: 254f.

248 Gutmann, W.F. (1989). *Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung*: 9.

249 a.a.O.: 10.

250 a.a.O.: 15.

251 a.a.O.: 47.

252 a.a.O.: 54.

253 Gutmann, W.F. & Bonik, K. (1981). *Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen*.

254 Manser, A.R. (1965). *The concept of evolution*. *Philosophy* 40, 18-34: 34.

255 Beckner, M. (1959). *The Biological Way of Thought*: 160.

256 Ruse, M. (1973). *The Philosophy of Biology*: 148f.

257 Rosenberg, A. (1985). *The Structure of Biological Science*: 135.

258 Brandon, R. (1981). *A structural description of evolutionary theory*. In: Asquith, P.D. & Giere, R.N. (eds.). *Philosophy of Science Association 1980*, vol. 2, 427-439: 432.

259 Popper, K.R. (1974). *Darwinism as a metaphysical research programme*. In: Schilpp, P.A. (ed.). *The Philosophy of Karl Popper*, vol. 1, 133-143: 134.

260 Schaffner, K.F. (1993). *Discovery and Explanation in*

Biology and Medicine: 359.

- 261 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 70; kritisch dazu: Rosenberg, A. (1996). Sober's *Philosophy of Biology* and his philosophy of biology. *Philos. Sci.* 63, 452-464.
- 262 Sterelny, K. & Kitcher, P. (1988). The return of the gene. *J. Philos.* 85, 339-361: 345.
- 263 Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 64.
- 264 Sober, E. (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties. *Philos. Stud.* 40, 147-176: 166.
- 265 a.a.O.: 169.
- 266 a.a.O.: 174.
- 267 Rosenberg (1985): 216f.
- 268 Vgl. Hodge, M.J.S. (1987). Natural selection as a causal, empirical, and probabilistic theory. In: Krüger, L. et al. (eds.). *The Probabilistic Revolution*, vol. 2, 233-270: 245.
- 269 Williams, M.B. (1970). Deducing the consequences of evolution: a mathematical model. *J. theor. Biol.* 29, 343-385; vgl. dies. (1973). The logical status of the theory of natural selection and other evolutionary controversies. In: Bunge, M. (ed.). *The Methodological Unity of Science*, 84-102.
- 270 Thompson, P. (1983). The structure of evolutionary theory: a semantic perspective. *Stud. Hist. Philos. Sci.* 14, 215-229; ders. (1989). *The Structure of Biological Theories*; Lloyd, E.A. (1984). A semantic approach to the structure of population genetics. *Philos. Sci.* 51, 242-264; dies. (1988). *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*.
- 271 Lloyd, E.A. (1989). A structural approach to defining units of selection. *Philos. Sci.* 56, 395-418; dies. (1988), 2. Aufl. 1994.
- 272 Vgl. Ereshefsky, M. (1991). The semantic approach to evolutionary theory. *Biol. Philos.* 6, 59-80; Krohs, U. (2005). Wissenschaftstheoretische Rekonstruktionen. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). *Philosophie der Biologie*, 304-321.
- 273 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 290.
- 274 a.a.O.: 294.
- 275 Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 646.
- 276 Brandon, R. (2008). Natural selection. *Stanford Encyclopedia of Philosophy* (online).
- 277 Vgl. Pennock, R.T. (ed.) (2001). *Intelligent Design Creationism and its Critics*; Kutschera, U. (Hg.) (2007). *Kreationismus in Deutschland. Fakten und Analysen*.
- 278 Nisbet, D.D. (1873). Darwinism. *Baptist Quarterly* 7, 204-227: 226; Gill, W.I. (1875). *Evolution and Progress. An Exposition and Defence*: 99; Gray, A. (1880). *Natural Science and Religion*: 89.
- 279 Anonymus (1825). Prospectus of a society for introducing and domesticating new breeds or varieties of animals. *Philos. Mag.* 66, 65-68: 65; vgl. auch schon (in anderer Bedeutung): Stephen, J. (1806). *War in Disguise*: xiii.
- 280 Jack, H. (1965). A recent attempt to prove god's existence. *Philos. Phenomenol. Res.* 25, 575-579: 578.
- 281 Vgl. Prigogine, I., Nicolis, G. & Babloyantz, A. (1972). Thermodynamics of evolution. *Physics today* 25, 23-28, 38-44; Wicken, J.S. (1980). A thermodynamic theory of evolution. *J. theor. Biol.* 87, 9-23; Wiley, E.O. & Brooks, D.R. (1982). Victims of history – a non-equilibrium approach to evolution. *Syst. Zool.* 31, 1-24; Brooks, D.R. & Wiley, E.O. (1986). *Evolution as Entropy: Toward a Unified Theory of Biology*; Wicken, J.S. (1987). *Evolution, Thermodynamics, and Information: Extending the Darwinian Paradigm*; Weber, B., Depew, D.J. & Smith, J.D. (eds.) (1988). *Entropy, Information and Evolution: New Perspectives on Physical and Biological Evolution*; Brooks, D.R., Collier, J., Maurer, B.A., Smith, J.D.H. & Wiley, E.O. (1989). Entropy and information in evolving biological systems. *Biol. Philos.* 4, 407-431.
- 282 Løvtrup, S. (1983). Victims of ambition: comments on the Wiley and Brooks approach to evolution. *Syst. Zool.* 32, 90-96; Berry, S. (1995). Entropy, irreversibility and evolution. *J. theor. Biol.* 175, 197-202.
- 283 Pratt, H.F.A. (1865). *The Oracles of God: An Attempt at a Re-interpretation*, vol. 1: 76.
- 284 Fiske, J. (1874). *Outlines of Cosmic Philosophy, Based on the Doctrine of Evolution*, vol. 1: 433.
- 285 Abbott, H.C. de S. (1887). Comparative chemistry of higher and lower plants. *Amer. Nat.* 21, 719-730: 720.
- 286 Crookes, W. (1903). Modern views on matter: the realization of a dream. *Science* 17, 993-1003: 996.
- 287 Morris, C. (1882). Organic physics. *Amer. Nat.* 16, 470-483: 470.
- 288 Philiptschenko, J. (1927). *Variabilität und Variation*: 93.
- 289 Stanley, S.M. (1982). Macroevolution and the fossil record. *Evolution* 36, 460-473: 471.
- 290 Rensch, B. (1947). *Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution*.
- 291 Vgl. Dietrich, M.R. (1992). Macromutation. In Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 194-201.
- 292 Schindewolf, O.H. (1936). *Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese*.
- 293 Goldschmidt, R. (1933). Some aspects of evolution. *Science* 78, 539-547; ders. (1940). *The Material Basis of Evolution*.
- 294 Simpson, G.G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*; Rensch (1947).
- 295 Stanley, S.M. (1979). *Macroevolution*: 183; vgl. Raup, D.M. & Gould, S.J. (1974). Stochastic simulation and evolution of morphology – towards a nomothetic palaeontology. *Syst. Zool.* 23, 305-322.
- 296 Stanley (1979): 184.
- 297 Stanley (1979): 186; vgl. Levinton, J. (1988). *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*.
- 298 Simpson (1944): 199; 206.
- 299 Eldredge, N. & Gould, S. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T. (ed.). *Models in Paleobiology*, 82-115; Gould, S. & Eldredge, N. (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiol.* 3, 115-151.
- 300 Rensch (1947): 1.
- 301 Mode, C.J. (1958). A mathematical model for the coevolution of obligate parasites and their hosts. *Evolution* 12, 158-165.
- 302 Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18, 586-608.

- 303** Whittaker, R.H. & Feeny, P.P. (1971). Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science* 171, 757-770: 759.
- 304** Westerby, H. (1902). The dual theory in harmony. *Proc. Mus. Assoc.* 29, 21-72: 21.
- 305** Patten, B.C. (1975). Ecosystem as a coevolutionary unit: a theme for teaching systems ecology. In: Innis, G.S. (ed.). *New Directions in the Analysis of Ecological Systems Part 1*, 1-8: 6.
- 306** Bateson, G. (1979). *Mind and Nature*: 227 (dt. Geist und Natur, Frankfurt/M. 1982: 274).
- 307** Ehrlich & Raven (1964): 606.
- 308** Sprengel, C.K. (1793). *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*: 3.
- 309** Brues, C.T. (1920). The selection of food-plants by insects, with special reference to lepidopterous larvae. *Amer. Nat.* 54, 313-332; ders. (1924). The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. *Amer. Nat.* 58, 127-144.
- 310** Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment.
- 311** Brandon, R.N. & Antonovics, J. (1995). The coevolution of organism and environment. In: Wolters, G. & Lennox, J.G. (eds.). *Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences. The Second Pittsburgh-Konstanz Colloquium in the Philosophy of Science*, 211-232.
- 312** De Beer G. (1954). *Archaeopteryx and evolution*. *Advancem. Sci.* 42, 160-170: 163; ders. (1954). *Archaeopteryx lithographica*.
- 313** a.a.O.: 162.
- 314** Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*: 598.
- 315** Lamarck, J.-B. de (1801). *Système des animaux sans vertèbres*: 17; vgl. 28.
- 316** Blyth, E. (1835). An attempt to classify the "varieties" of animals. *Mag. Nat. Hist.* 8, 40-53: 45.
- 317** Webb, P.B. & Berthelot, S. (1836). *Histoire naturelle des Iles Canaries* (engl.: *Vegetation of the Canary Islands*). In: Hooker, W.J. (ed). *Companion to the Botanical Magazine 1*, 332-344: 342).
- 318** Buch, L. von (1825). *Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln*: 132f.
- 319** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species* (London 1985): 347.
- 320** Vgl. Sulloway, F.J. (1979). Geographical isolation in Darwin's thinking: the vicissitude of a crucial idea. *Stud. Hist. Biol.* 3, 23-65.
- 321** Darwin, C. (1837). *Notebook B*: 155 (<http://darwin-online.org.uk/>).
- 322** Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: *The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844* (Works, vol. 10, London 1986): 32.
- 323** a.a.O., 149; vgl. Kottler, M.J. (1978). Charles Darwin's biological species concept and theory of geographic speciation: the transmutation notebooks. *Ann. Sci.* 35, 275-297; Sulloway, F.J. (1979). Geographical isolation in Darwin's thinking: the vicissitude of a crucial idea. *Stud. Hist. Biol.* 3, 23-65.
- 324** Darwin, C. [1856-58]. *Natural Selection* (Charles Darwin's *Natural Selection*, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975): 254; vgl. ders. (1859/72): 80.
- 325** Darwin (1859/72): 79.
- 326** Wagner, M. (1868). *Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen*.
- 327** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species* (London 1968): 150; vgl. Vorzimmer, P. (1965). Darwin's ecology and its influence upon his theory. *Isis* 56, 148-155: 152.
- 328** Vgl. Darwin, F. (1887). *The Life and Letters of Charles Darwin*, 3 vols.: II, 335f.; Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 564.
- 329** Gulick, J.T. (1872). Diversity of evolution under one set of external conditions. *J. Linn. Soc. Zool.* 11, 496-505: 498f.
- 330** Gulick, T. (1888). Divergent evolution through cumulative segregation. *J. Linn. Soc. Zool.* 20, 189-274: 200.
- 331** Gulick (1888); vgl. Lesch, J.E. (1975). The role of isolation in evolution: George J. Romanes and John T. Gulick. *Isis* 66, 483-503.
- 332** Willmann, R. (1985). *Die Art in Raum und Zeit*: 17.
- 333** Četverikov, S.S. (1926). O nekotorych momentach evoljucionnogo processa s točki zrenija sovremennoj genetiki (engl.: On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 105 (1961), 167-195): 180.
- 334** Dobzhansky, T. (1935). A critique of the species concept in biology. *Philos. Sci.* 2, 344-355: 349.
- 335** Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 230; vgl. ders. (1937). Genetic nature of species differences. *Amer. Nat.* 74, 119-135.
- 336** Dobzhansky (1935): 349.
- 337** Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*: 247.
- 338** Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*: 91.
- 339** Mayr, E. (1948). The bearing of the new systematics on genetical problems: the nature of species. *Adv. Genet.* 2, 205-237: 223f.; vgl. ders. (1969). The biological meaning of species. *Biol. J. Linn. Soc.* 1, 311-320: 316; ders. (1996). What is a species, and what is not? *Philos. Sci.* 63, 262-277: 264.
- 340** Mayr (1942): 237.
- 341** Mayr (1942): 237; vgl. ders. (1959). Isolation as an evolutionary factor. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103, 221-230.
- 342** Mayr, E. (1954). Change of genetic environment and evolution. In: Huxley, J., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (eds.). *Evolution as a Process*, 157-180.
- 343** Mayr, E. (1959). Isolation as an evolutionary factor. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103, 221-230; ders. (1963): 449f.
- 344** Vgl. z.B. Cicero, *Epistulae ad familiares* IX, 8, 2; XVI, 7, 1.
- 345** Browne, T. (1646). *Pseudodoxia Epidemica*: 223; Ray, J. (1691/1704). *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation*: 149 (nach OED 1989).
- 346** Aristoteles, *De hist. anim.* 596b20ff.
- 347** Vgl. Edel, E. (1961-63). Zu den Inschriften auf den Jahreszeitenreliefs der „Weltenskammer“ aus dem Sonnenheiligtum des Niuserre, 2 Teile. *Nachr. Gött. Akad. Wiss.* 1961/Nr. 8; 1963/Nr. 4 und 5.
- 348** Aristoteles, *De hist. anim.* 597b32ff.; vgl. auch Gamer-Wallert, I. (1970). *Fische und Fischkulte im alten Ägypten*.
- 349** Darwin (1859): 358.
- 350** Darwin (1859): 385.

- 351 Vgl. Browne, J. (1983). The Secular Ark: 199f.
- 352 Darwin (1859/72): 79.
- 353 Wagner, M. (1868). Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen: VII.
- 354 Wright, S. (1929). The evolution of dominance. Comment on Dr. Fisher's reply. *Amer. Nat.* 63, 556-561: 561; ders. (1930). The genetical theory of natural selection. A review. *J. Heredity* 21, 349-356: 354.
- 355 Ludwig, W. (1943). Die Selektionstheorie. In: Heberer, G. (Hg.). Die Evolution der Organismen, 479-520: 485.
- 356 Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. *Proc. Sixth Intern. Congr. Genet.* 1, 356-366: 360.
- 357 Beatty, J. (1984). Chance and natural selection. *Philos. Sci.* 51, 183-211.
- 358 Darwin (1859/72): 82.
- 359 Gulick, J.T. (1872). On the diversity of evolution under one set of external conditions. *Journal of the Linnean Society, Zoology* 11, 496-505.
- 360 Gulick, J.T. (1889). Intensive segregation, or divergence through independent transformation. *J. Linn. Soc. Zool.* 23, 312-380: 337.
- 361 Hagedoorn, A.L. & Hagedoorn, A.C. (1921). On the Relative Value of the Processes Causing Evolution.
- 362 Fisher, R.A. (1922). On the dominance ratio. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 42, 321-341: 328.
- 363 Muller, H.J. (1918). Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors. *Genetics* 3, 422-499: 481; vgl. ders. (1940). Bearings of the 'Drosophila' work on systematics. In: Huxley, J.S. (ed.). *The New Systematics*, 185-268: 216.
- 364 Elton, C. (1927). *Animal Ecology*: 187.
- 365 Wright, S. (1922). The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea pigs. *Bull. U.S. Dep. Agric.* 1099 & 1121; vgl. Provine (1971): 161f.
- 366 Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97-159: 106; vgl. Provine, W.B. (1986). Sewall Wright and Evolutionary Biology: 277ff.
- 367 Wright (1931): 151.
- 368 Huxley, J.S. (1940). Introductory: Towards the new systematics. In: ders. (ed.) *The New Systematics* (Oxford 1952), 1-46: 369 Wright, S. (1931). Statistical theory of evolution. *Journal of the American Statistical Association* 26 (Suppl.), 201-208: 208.
- 370 Fisher & Ford (1950).
- 371 Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. *Proc. Sixth Intern. Congr. Genet.* 1, 356-366.
- 372 Wright, S. (1949). Adaptation and selection. In: Jepsen, G.L., Simpson, G.G. & Mayr, E. (eds.). *Genetics, Paleontology, and Evolution*, 365-389: 369.
- 373 Wright, S. (1955). Classification of the factors of evolution. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20, 16-24: 17-19.
- 374 Fisher, R.A. & Ford, E.B. (1947). The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula*. *Heredity* 1, 43-74.
- 375 Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*: 204f.; vgl. Beatty, J. (1992). Random drift. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 273-281: 277f.
- 376 Bradie, M. & Gromko, M. (1981). The status of the principle of natural selection. *Nature and System* 3, 3-12: 8.
- 377 Dobzhansky, T. & Queal, M.I. (1938). Genic variation in populations of *Drosophila pseudoobscura* inhabiting isolated mountain ranges. *Genetics* 23, 463-484; Diver, C. (1940). The problem of closely related snails living in the same area. In: Huxley, J.S. (ed.). *The New Systematics*, 303-328; Wright, S. (1940). The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation. In: Huxley, J.S. (ed.). *The New Systematics*, 161-184.
- 378 Dobzhansky, T. (1943). Genetics of natural populations, IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 28, 162-186; Wright, S. & Dobzhansky, T. (1946). Genetics of natural populations, XII. Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 31, 125-150; Cain, A.J. & Sheppard, P.M. (1950). Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity* 4, 275-294; dies. (1954). Natural selection in *Cepaea*. *Genetics* 39, 89-116; Clarke, C.A. (1961). Blood groups and diseases. *Progr. Med. Gen.* 1, 81-119; vgl. Beatty, J. (1987). Dobzhansky and drift: facts, values, and chance in evolutionary biology. In: Krüger, L. et al. (eds.). *The Probabilistic Revolution*, vol. 2; ders. (1992): 277.
- 379 Cain, A.J. (1951). So-called non-adaptive or neutral characters in evolution. *Nature* 168, 424; ders. (1951). Non-adaptive or neutral characters in evolution. *Nature* 168, 1049.
- 380 Lamotte, M. (1959). Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24, 65-84; Cavalli-Sforza, L.L. (1969). Genetic drift in an Italian population. *Sci. Amer.* 223(2), 26-33.
- 381 Mayr (1963): 204ff.; 534; Wright, S. (1959). [Discussion statement]. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24, 84.
- 382 Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 205, 581-598.
- 383 Vgl. Hodge, M.J.S. (1987). Law, cause, chance, adaptation and species in Darwinian theory in the 1830s, with a postscript on the 1930s. In: Heidelberger, M. et al. (eds.). *Probability since 1800. Interdisciplinary Studies of Scientific Development* (Report Wissenschaftsforschung 25), 287-329: 324.
- 384 Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 73.
- 385 Walsh, D.M., Lewens, T. & Ariew, A. (2002). The trials of life: natural selection and random drift. *Philos. Sci.* 69, 452-473: 458.
- 386 Vgl. Millstein, R.L. (2002). Are random drift and natural selection conceptually distinct? *Biol. Philos.* 17, 33-53.
- 387 Walsh, Lewens & Ariew (2002); Ariew, A. (2003). Ernst Mayr's 'ultimate/proximate' distinction reconsidered and reconstructed. *Biol. Philos.* 18, 553-565: 562f.
- 388 Walsh, Lewens & Ariew (2002): 466.
- 389 Vgl. z.B. Mayr, E. (1983). How to carry out the adap-

tationist program. *Amer. Nat.* 121, 324-334: 326.

390 Selander, R.K. (1985). Protein polymorphism and the genetic structure of natural populations of bacteria. In: Ohta, T. & Aoki, K. (eds.). *Population Genetics and Molecular Evolution*, 85-106: 87f.

391 Whittaker, R.H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.* 26, 1-80: 28.

392 Gerard, R.W., Kluckhohn, C. & Rapoport, A. (1956). Biological and cultural evolution. *Behavioral Science* 1, 6-34: 14.

393 Lewontin, R.C. & White, M.J.D. (1960). Interaction between inversion polymorphisms of two chromosome pairs in the grasshopper, *Moraba scurra*. *Evolution* 14, 116-129: 120.

394 Janet, M.A. (1896). Considérations mécaniques sur l'évolution et le problème des espèces. 3me Congrès International de Zoologie, times 395 Janet (1896): 138.

396 Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. *Proc. Sixth Intern. Congr. Genet.* 1, 356-366: 360.

397 Kimura, M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217, 624-626.

398 Tuomi, J. (1981). Structure and dynamics of Darwinian evolutionary theory. *Syst. Zool.* 30, 22-31: 28.

399 Vgl. Suárez, E. & Barahona, A. (1996). The experimental roots of the neutral theory of molecular evolution. *Hist. Philos. Life Sci.* 18, 55-81.

400 Kimura (1968); ders. (1983). The Neutral Theory of Molecular Evolution; ders. (1992). Neutralism. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 225-230.

401 Kimura, M. & Crow, J.F. (1964). The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics* 49, 725-738.

402 Vgl. Dietrich, M.R. (1994). The origins of the neutral theory of molecular evolution. *J. Hist. Biol.* 27, 21-59.

403 Kimura, M. (1989). The neutral theory of molecular evolution and the world view of the neutralists. *Genome* 31, 24-31; ders. (1992): 230.

404 Kimura (1992): 228.

405 Sved, J.A., Reed, T.E. & Bodmer, W.F. (1967). The number of balanced polymorphisms that can be maintained in a natural population. *Genetics* 55, 469-481; King, J.L. (1967). Continuously distributed factors affecting fitness. *Genetics* 55, 483-492; Milkman, R.D. (1967). Heterosis as a major cause of heterozygosity in nature. *Genetics* 55, 493-495; Maynard Smith, J. (1968). "Haldane's dilemma" and the rate of evolution. *Nature* 219, 1114-1116.

406 Maynard Smith, J. (1978). Optimization theory in evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9, 31-56.

407 King, J.L. & Jukes, T.H. (1969). Non-Darwinian evolution. *Science* 164, 788-798.

408 Lewontin, R.C. & Hubby, J.L. (1966). A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations, II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54, 595-609.

409 Kimura, M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217, 624-626; ders. (1983). The Neutral Theory of Molecular Evolution.

410 Vgl. z.B. Koehn, R.K. (1969). Esterase heterogeneity: dynamics of polymorphism. *Science* 163, 943-944.

411 Richmond, R.C. (1970). Non-darwinian evolution: a critique. *Nature* 225, 1025-1028.

412 Thoday, J.M. (1975). Non-darwinian "evolution" and biological progress. *Nature* 255, 675-677.

413 Schmalhausen, I.I. (1958). Grundlagen des Evolution-sprozesses vom kybernetischen Standpunkt. *Probl. Kybern.* 4 (1964), 151-188.

414 Kilian, H. (1971). Das enteignete Bewusstsein. *Zur dialektischen Sozialpsychologie*: 24.

415 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. *Systembedingungen der Evolution*: 6.

416 Wuketits, F.M. (1978). Wissenschaftstheoretische Probleme der modernen Biologie: 149f.; vgl. Riedl, R. (1977). A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena. *Quart. Rev. Biol.* 52, 351-370.

417 Vgl. Wagner, G.P. & Laubichler, M.D. (2004). Rupert Riedl and the re-synthesis of evolutionary and developmental biology: body plans and evolvability. *J. Exper. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 302, 92-102.

418 Regelmann, J.-P. (1982). Historische und funktionelle Biologie: Die Unzulänglichkeit einer Systemtheorie der Evolution. *Acta Biotheor.* 31, 205-235; vgl. Wagner, G.P. (1983). On the necessity of a systems theory of evolution and its population biologic foundation: comments on Dr. Regelmann's article. *Acta Biotheor.* 32, 223-226.

419 Frazzetta, T.H. (1975). Complex adaptations in evolving populations; Layzer, D. (1978). A macroscopic approach to population genetics. *J. theor. Biol.* 73, 769-788; Wagner, G.P. (1985). Über die populationsgenetischen Grundlagen einer Systemtheorie der Evolution. In: Ott, J.A., Wagner, G.P. & Wuketits, F.M. (Hg.). *Evolution, Ordnung und Erkenntnis*, 69-81.

420 Rechenberg, I. (1973). Evolutionsstrategie. Optimierung technischer Systeme nach Prinzipien der biologischen Evolution.

421 Schmidt, F. (1985). Grundlagen der kybernetischen Evolution – eine neue Evolutionstheorie; ders. (1988). Grundlagen der Theorie der kybernetischen Evolution. In: ders. (Hg.). *Neodarwinistische oder kybernetische Evolution*, 46-57.

Literatur

- Fothergill, P.G. (1952). Historical Aspects of Organic Evolution.
- Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse.
- Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. (eds.) (1959). Fore-runners of Darwin: 1745-1859.
- Briegel, M. (1963). Evolution. Geschichte eines Fremdworts im Deutschen. Phil. Diss., Freiburg/Br.
- Günther, K. (1967). Zur Geschichte der Abstammungslehre (Mit einer Erörterung von Vor- und Nebenfragen). In: Heberer, G. (Hg.). Die Evolution der Organismen, Bd. 1, 3-60.
- Ruse, M. (1979). The Darwinian Revolution. Science Red in Tooth and Claw.
- Mayr, E. & Provine, W.B. (eds.) (1980). The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology.
- Altner, G. (Hg.) (1981). Der Darwinismus. Geschichte einer Theorie.
- Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea.
- Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie.
- Mayr, E. (1991). One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought.
- Hodge, M.J.S. (1991). Origins and Species. A Study of the Historical Sources of Darwinism and the Contexts of Some other Accounts of Organic Diversity from Plato and Aristotle on.
- Young, D. (1992/2007). The Discovery of Evolution.
- Gayon, J. (1992). Darwin et l'après-Darwin. Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle (engl.: Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection, Cambridge 1998).
- Tort, P. (ed.) (1996). Dictionnaire de darwinisme et de l'évolution, 3 Bde.
- Junker, T. & Hoßfeld, U. (2001). Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte.