

Die Entstehung von grundsätzlich Neuem in der Evolution

Die Frage, die **Philipschenko** 1927 (also noch vor der Evolutionären Synthese) in der Arbeit, in welcher er das Begriffspaar 'Mikroevolution vs. Makroevolution' für diese Problematik geprägt hat, stellte, ist auch heute noch aktuell:

Genügen aber alle diese uns bekannten Faktoren der Evolution zur Erklärung des allgemeinen Ganges des Evolutionsprozesses, insofern es sich schon nicht mehr um die "Entstehung der Arten" handelt, sondern der Merkmale sozusagen höherer Ordnung, worunter wir Merkmale der größeren Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen usw. verstehen? (**Philipschenko** 1927: 90)

Auf welche Weise im Laufe der Geschichte des Lebens konkret grundlegend Neues entstanden ist bzw. immer noch entstehen kann ist wohl die grundsätzliche Frage der Evolutionsbiologie. Über diese Frage scheint auch heute noch keine Einigkeit zu herrschen. Spätestens seit der Evolutionären Synthese sind zwar eine Reihe von Evolutionsmechanismen allgemein anerkannt, mit denen zumindest eine Anpassung an Selektionsdrücke durchaus befriedigend erklärt werden kann. Offen ist allerdings die Frage, inwieweit diese Mechanismen in der Lage sind, die Entstehung von grundlegend Neuem, also eine sogenannte Makroevolution, zu bewirken.

Es verwundert daher nicht, dass im Laufe der Geschichte eine große Zahl unterschiedlicher Ansätze vertreten wurden, an denen sich teilweise heftige Kontroversen entzündeten. Eine besondere Bedeutung gewinnt diese Fragestellung auch dadurch, dass sich alle bedeutenderen Kontroversen in der neueren Geschichte der Evolutionsforschung um genau diese Frage drehen.

Zur Komplexität dieses Themas trägt bei, dass Diskussionen über Evolutionsmechanismen selbstverständlich immer in einem wissenschaftlichen und gesellschaftlichen Umfeld erfolgen. Aus diesem Grund spielen auch eigentlich sachfremde Bereiche (beispielsweise die Reduktionismusproblematik, das 'Ansehen' einer Forschungsdisziplin¹ gar oder die Frage nach einem Schöpfer) für die Diskussion eine nicht unbedeutende Rolle. Eine detaillierte Darstellung dieser Zusammenhänge würde den Rahmen dieser Arbeit bei weitem sprengen, daher wird auf diese Punkte nur insoweit einzugehen sein, wie das zum Verständnis der diskutierten Auffassungen erforderlich ist. Zudem wird zu zeigen sein, inwiefern die Forschungsrichtung, in der ein Autor tätig ist, zumindest für bestimmte Schwerpunkte der von ihm vertretenen Auffassungen beiträgt.

Ziel meiner Arbeit soll es sein, anhand einer Kategorisierung auf Grund der unten näher dargestellten Begriffspaare die Auffassungen von Vertretern der verschiedenen wichtigeren Ansätze bezüglich der Entstehung von grundsätzlich Neuem in der Evolution in der Zeit seit der Prägung des Begriffspaares 'Mikro- vs. Makroevolution' (**Philipschenko** 1927) bis zum vorläufigen Abschluss der Diskussion um die Durchbrochenen Gleichgewichte (etwa 1985) zu ordnen und in ihrer Bedeutung für die Entwicklung der Evolutionsforschung einzuschätzen.

1 **Ruse** beispielsweise argumentiert, dass ein wichtiges Motiv für **Goulds** Eintreten für die Durchbrochenen Gleichgewichte das Ziel war, der Paläontologie einen gleichberechtigten Platz neben den eher experimentell orientierten Neontologen zu verschaffen (1999). **Eldredge** (1995 <2071>) stellt diese Aufwertung der Paläontologie in *Reinventing Darwin: The Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory* (der Titel des Buchs ist eine Anspielung auf einen Artikel von **Maynard Smith** (1984)) ausführlich dar.

A.1. Bedeutung des Begriffspaares 'Mikroevolution vs. Makroevolution' für die Evolutionsforschung

Zunächst ging ich davon aus, dass eine Untersuchung der Verwendung des Begriffs 'Makroevolution' grundlegende Ansätze bezüglich der Vorstellung der Entstehung von grundsätzlich Neuem in der Evolution liefern würde. **Wilkins** (1997: URL) hat beispielsweise unter Bezug auf **Eldredge** (1995: 126f) dargestellt, dass allein schon die Verwendung dieses Begriffs von bestimmten Autoren (vor allem Anhängern der 'reinen Linie' der eher reduktionistisch orientierten Synthetischen Theorie der Evolution) als eine Art 'Lackmus-Test auf Orthodoxie' gesehen wird. Es hat auch nicht an Versuchen gefehlt, das Begriffspaar 'Mikroevolution vs. Makroevolution' aus der Diskussion zu verbannen oder durch weniger belastete zu ersetzen. Ich habe daher versucht, in der Literatur Arbeiten zu finden, die sich mit der Verwendung des Begriffs 'Makroevolution' befassen. Da sowohl der Begriff 'Mikroevolution' als auch dessen Inhalt kaum umstritten sind, habe ich meine Recherchen auf den Begriff 'Makroevolution' konzentriert.

Diese Untersuchungen erbrachten zwar eine große Zahl von Definitionen des Begriffs 'Makroevolution', die meist aber als solche - auch unter Berücksichtigung des Kontexts - nicht allzu aufschlussreich waren. In den meisten Fällen handelt es sich eher um 'en passant'-Definitionen, bei denen die Autoren davon ausgingen, dass dem Leser zumindest in groben Zügen vertraut ist, was unter diesem Begriff zu verstehen ist. Einige Autoren² haben aber weit reichende Überlegungen bezüglich des Bedeutungsumfangs dieses Begriffs bzw. der dahinter stehenden Konzepte angestellt. Es wird auf jeden Fall lohnend sein, derartige Arbeiten hinsichtlich der Auffassungen über die Entstehung von grundsätzlich Neuem in der Evolution näher zu analysieren.

A.2. Einwände gegen die Synthetische Theorie der Evolution

Eine Darstellung der Kontroversen um die Synthetische Theorie der Evolution, die ihren 'Alleinvertretungsanspruch', zumindest hinsichtlich der Erklärung der Entstehung von grundsätzlich Neuem, inzwischen verloren hat, würde den Rahmen meiner Arbeit bei weitem sprengen. Die Beschäftigung mit Kontroversen um die Synthetische Theorie der Evolution schien mir aber einen sinnvollen Einstieg in die Gesamtproblematik zu ermöglichen, weil in diesem Zusammenhang häufig auch auf ältere Auffassungen hingewiesen wird.

Im Rahmen der Diskussion um die Durchbrochenen Gleichgewichte wurde beispielsweise wieder diskutiert, inwieweit Positionen **Goldschmidts**, die seit der Evolutionären Synthese eigentlich als obsolet galten, möglicherweise immer noch gültig sind³. Interessant scheint in diesem Zusammenhang auch zu sein, inwiefern damalige Widerlegungen im Lichte neuer Erkenntnisse noch haltbar sind. Könnte es eventuell sein, dass durch neue Erkenntnisse der Molekulargenetik Mechanismen, beispielsweise für Saltationen vorstellbar würden⁴, die nach dem damaligen Stand der genetischen Forschung als widerlegt galten? Derartige Überlegungen sollen aber nur am Rande in meiner Arbeit angesprochen werden.

2 Vor allem **Levinton** (1988: 2), **Hoffman** 1989 : 87f), **Charlesworth; Lande; Slatkin** (1982), **Greenwood** 1979 und (**Bock** 1970), aber auch ältere Arbeiten, beispielsweise von **Heberer** oder **Zimmermann**.

3 Beispielsweise **Gould** 1977)

4 **Schwartz** hat in seinem Buch *Sudden Origins. Fossils, Genes and the Emergence of Species* versucht, auf der Basis von neuen Untersuchungen über Homöoboxen ein Modell für sprunghafte Entwicklungen aufzuzeigen. **Conway Morris** 1994 deutet in seiner anlässlich einer 1993 erschienen englischen Übersetzung von **Schindewolfs Grundfragen der Paläontologie** (1950) ansonsten bezüglich **Schindewolfs** Auffassungen vernichtenden Rezension immerhin an, dass sich dort Einsichten in Phänomene der Ontogenese finden, die 'modern' anmuten.

A.3. Wissenschaftstheoretische Grundlagen

Die Fragestellung meiner Arbeit bewegt sich im Grenzbereich zwischen Wissenschaftstheorie und Wissenschaftsgeschichte. Aus diesem Grund habe ich mich auch mit eher philosophischen Arbeiten beschäftigt. Diese zeigen, sozusagen von 'höherer Warte' aus, auf, an welchen Stellen noch Klärungsbedarf besteht.

Die Tatsache, dass Philosophen 'gebeten' werden, zur Klärung eher fachwissenschaftlicher Kontroversen beizutragen⁵, zeigt anschaulich, dass über die Herangehensweise an die Erforschung der Evolution durchaus noch kein Konsens besteht. Interessant ist in diesem Zusammenhang vielleicht auch, dass bisher noch nicht einmal geklärt ist, was eigentlich konkret unter 'Synthetische Theorie der Evolution' zu verstehen ist⁶. Daher stellen viele Kontroversen Scheingefechte dar, bei denen eher aneinander vorbei geredet wird.

A.4. Wie möchte ich weiter vorgehen?

Aufgrund der in Teil B geschilderten Bedeutung des Begriffspaars 'Mikroevolution vs. Makroevolution' für die Diskussion der genannten Fragestellung scheint mir die Prägung dieses Begriffspaars (1927) ein sinnvoller Einstieg zu sein. Er liegt noch vor der Evolutionären Synthese, deren Beginn mit dem Erscheinen von **Dobzhansky's *Genetics and the Origin of Species*** (1937) angesetzt werden kann. Als (zeitlichen) Endpunkt meiner Untersuchung möchte ich den vorläufigen Abschluss der Kontroverse über die Durchbrochenen Gleichgewichte (Ende der 1980er Jahre) ansetzen. Diese teilweise mit großer Schärfe geführte Diskussion hat zu einer näheren Untersuchung etlicher grundlegender Fragen beigetragen, die bis dahin eher vernachlässigt wurden oder fälschlicherweise gar als geklärt galten. Dennoch ist die Synthetische Theorie der Evolution immer noch als der Standard zu betrachten, an dem sich alle Theorien messen lassen müssen. Es ist davon auszugehen, dass es für die Beurteilung, inwiefern sich alternative Ansätze zur Synthetischen Theorie der Evolution als fruchtbar erweisen werden, noch zu früh ist. Viele dieser Ansätze könnten durchaus auch in die Synthetische Theorie der Evolution integriert werden und stellen daher, streng genommen, keine Alternativen dar. Ich gehe davon aus, dass in dem gewählten Zeitraum alle Auffassungen hinsichtlich der Entstehung von grundlegend Neuem in der Evolution vertreten wurden, deren Bedeutung einigermaßen abschließend beurteilt werden kann.

Meine bisherigen Untersuchungen haben gezeigt, dass es erforderlich ist, 'ad fontes' zu gehen, also konkret anhand von Original-Arbeiten, vor allem aus der Zeit der Evolutionären Synthese, zu erforschen, wie sich diese Autoren jeweils die Entstehung von Neuem in der Evolution konkret vorgestellt haben. Im Vergleich zu den Kontroversen, die sich vor der Evolutionären Synthese abspielten, scheinen mir die neueren Diskussion wissenschaftshistorisch eher von geringerer Bedeutung zu sein.⁷

Daher habe ich vor, Arbeiten der Hauptvertreter der jeweiligen Auffassungen von Evolutionsvorstellungen anhand eines hier vorgestellten Rasters aus Begriffspaaren darauf hin zu untersuchen, wie diese sich konkret die Entstehung von grundsätzlich Neuem vorgestellt haben. Meine derzeitigen Überlegungen, wie dieses Raster aussehen könnte, und ein Versuch dieses auf **Philipschenko** anzuwenden, wird in Teil C geschildert.

5 Derartige 'Aufforderungen' erwähnen beispielsweise **Burian** (1988) oder **Gayon** (1990)

Aus philosophischer Sicht erfolgen auch **Grene's** Analysen, beispielsweise 1958 oder 1990.

6 Vgl. beispielsweise **Burian** (1988) oder **Reif; Junker; Hoßfeld** (2000)

7 **Junker** ist zuzustimmen, der schreibt:

Bei der Betrachtung der Kontroversen über die Ursprünge der Evolutionären Synthese wird leicht das *gemeinsame* Anliegen aus den Augen verloren, das in den frühen Schriften ihrer Begründer ganz im Vordergrund stand. In gewisser Weise sind die hier vorgestellten Kontroversen auch ein Ausdruck des großen Erfolges der Synthetischen Theorie, dem mangels ernstzunehmender äußerer Gegner innere Auseinandersetzungen folgten. Eher oberflächliche Divergenzen werden bis in die Gegenwart von den verbliebenen Gegnern hochgespielt, um darüber hinwegzutäuschen, daß sich die Synthetische Theorie als erstaunlich widerstandsfähig erwiesen hat. (**Junker** 1999 : 71f)

B Bedeutung des Begriffspaares 'Mikroevolution vs. Makroevolution' für die Untersuchung von Auffassungen über die Entstehung von grundsätzlich Neuem in der Evolution

Vorbemerkung

Das Ziel meiner Arbeit wird zwar vornehmlich die Frage sein, wie die Entstehung von grundlegend Neuem in der Evolution im Laufe der Zeit gesehen wurde. Seit dem von mir zu untersuchenden Zeitraum war diese Frage immer auch mit der Frage verbunden, ob die Mikroevolution die Makroevolution erklärt und wurde (und wird) im Rahmen dieser Begriffe diskutiert. Daher schien es angebracht, die Einführung und Verwendung dieses für die Diskussion zentralen Begriffspaares näher zu untersuchen. Die zugrunde liegende Problematik, konkret, ob die Anpassungsentwicklung die Stammesentwicklung erklärt, ist allerdings noch älter. Diese Zusammenhänge sollen zunächst etwas eingehender dargestellt werden.

Nach einer kurzen Darstellung der Prägung und Einführung des Begriffspaares 'Mikroevolution vs. Makroevolution' soll gezeigt werden, dass der Begriff 'Makroevolution' auch in der aktuellen Diskussion noch eine große Rolle spielt. Dabei soll darauf eingegangen werden, wie heutzutage 'Evolution im großen Maßstab', also die Entstehung von grundlegend Neuem, gesehen wird. In Anlehnung an eine Arbeit von **Beurton** (1967) soll dann gezeigt werden, wie die Stellung zum Problem des Verhältnisses von Mikroevolution zu Makroevolution zur Einteilung von Evolutionstheorien verwendet werden kann.

B.1 Herkunft des Begriffspaares 'Mikroevolution vs. Makroevolution' und Darstellung des betreffenden Umfelds

Die Prägung des Begriffspaares 'Mikroevolution vs. Makroevolution' wird allgemein **Philipstschenko**⁸ zugeschrieben. Als 'locus classicus'⁹ gilt folgende Passage aus **Philipstschenko**s *Variabilität und Variation*:

Auf diese Weise hebt die heutige Genetik zweifellos den Schleier von der Evolution der Biotypen, Jordanone und Linneone (eine Art Mikroevolution), dagegen jene Evolution der höheren systematischen Gruppen, welche von jeher die Geister besonders für sich in Anspruch genommen hat (eine Art Makroevolution), liegt gänzlich außerhalb ihres Gesichtsfeldes, und dieser Umstand scheint uns die von uns oben angeführten Erwägungen über das Fehlen einer inneren Beziehung zwischen der Genetik und der Deszendenzlehre, die sich ja hauptsächlich mit der Makroevolution befaßt, nur zu unterstreichen. (Philipstschenko 1927 : 93f, Hervorhebungen im Original)¹⁰

8 In dieser Arbeit wird der Name **Philipstschenko** verwendet, unter dem Jurii Aleksandrovich **Filipchenko** in deutscher und französischer Sprache publizierte (**Adams** 1990: 302).

9 So beispielsweise **Adams** in seiner Biographie **Philipstschenko**s (1990: 299), aber auch **Reif** 1999 : 152, **Hoffman** 1989 : 87f, **Wappler** 1973 : 27, **Heberer** 1958 : 47, **Schindewolf** (1945) nach **Reif** 1983 : 186, **Remane** 1939 : 217)

10 Die von **Philipstschenko** an dieser Stelle verwendeten Begriffe ('Biotypen', 'Jordanone' und 'Linneone') sind zumindest im nicht-russischen Sprachraum wenig gebräuchlich. Nach **Burian** (1994 : 133) sind 'Biotypen' reine Linien, 'Jordanone' Rassen oder Unterarten. **Mayr** (1967: 384 fn 7) erwähnt, dass **Lotsy** die Elementararten (meist apomiktische Klone und aneuploide Reihen), mit denen sich Alexis **Jordan** (1814 - 1897) beschäftigt hatte, 'Jordanone' nannte.

In einer älteren Arbeit, die sich mit der Klassifikation von Bakterien beschäftigt, findet man folgende Definition von 'Linneon':

New terms were introduced for the determination of species subdivision, such as "biotype", "pure line", "jardanon", "linneon", etc. ["Jardanon"--a simple means of classification of lower organisms. "Linneon"--the complex of "jardanons"--according to the Russian concept, the inner species variety of forms does not exceed the limits of qualitative unity of the species.]. (**Krasil'nikov** 1958 : URL)

Es ist davon auszugehen, dass 'Linneon' für **Philipstschenko** in etwa 'biologische Art' bedeutet. Der Bereich der Mikroevolution, zu deren Klärung die Genetik berufen ist, ist für **Philipstschenko** offensichtlich auf den Bereich einschließlich der biologischen Art eingeschränkt.

Die zitierte Passage befindet sich auf den vorletzten Seiten eines dünnen Bandes, dessen letztes Kapitel sich mit dem Zusammenhang von Variation und Evolution beschäftigt.

Philipstschenkos Definition erscheint auf den ersten Blick eher 'en passant' zu erfolgen. Man könnte daher vermuten, dass **Philipstschenko** auf eine explizite Definition in einer anderen Arbeit anspielt. Da **Alexandrov** (1994, S. 50) **Philipstschenko** als 'undoubtedly the most prolific Russian writer of his day in his field' bezeichnet und auch erwähnt, dass **Philipstschenko** auch extensiv über evolutionstheoretische Fragen publiziert hat, liegt diese Vermutung nahe. Diesbezügliche Recherchen in **Philipstschenko**s Schriften sind mir aufgrund fehlender Beherrschung der russischen Sprache leider nicht möglich. In der mir zur Verfügung stehenden Literatur fanden sich jedoch keine Hinweise, dass das Begriffspaar 'Mikroevolution vs. Makroevolution' auf eine andere als die oben angeführte Stelle **Philipstschenko**s oder gar einen anderen Autor zurückgeführt wird. Da auch **Adams** in seiner autoritativen Biographie **Philipstschenko**s (**Adams** 1990 <2101>) die oben genannte Stelle anführt, ist davon auszugehen, dass es sich hier tatsächlich um den 'locus classicus' handelt.

B.2 Einführung des Begriffspaares 'Mikroevolution vs. Makroevolution' in die evolutionstheoretische Diskussion

Philipstschenko verstarb bereits 1930, also vor der Evolutionären Synthese, deren Beginn meist mit dem Erscheinen von **Dobzhansky**s *Genetics and the Origin of Species* (1937) angesetzt wird. **Philipstschenko** hat aber indirekt über seinen Schüler **Dobzhansky** und seinen Freund **Goldschmidt** einen großen Einfluss auf die Entwicklung der Evolutionstheorie im Westen ausgeübt. **Philipstschenko** und **Dobzhansky** standen bis zum Tode **Philipstschenko**s in regem Briefkontakt Dieser wurde aber aber meines Wissens trotz einer Ankündigung¹¹ bisher noch nicht ausgewertet und in englischer Sprache publiziert.

Adams stellt in seiner Biographie **Philipstschenko**s (die **Alexandrov** 1994: 49 fn 1 als 'most complete and informative biography of **Filipchenko**' bezeichnet) diese Bedeutung **Philipstschenko**s für die Evolutionsforschung wie folgt dar:

In the West, however, **Filipchenko**'s distinction between microevolution and macroevolution had an impact on the development of evolutionary theory in the 1930's and 1940's. The distinction was employed by **Filipchenko**'s protégé Theodosius **Dobzhansky** in *Genetics and the Origin of Species* (1937), a key work in the development of the synthetic theory of evolution. The same distinction became the organizing principle of the most outspoken attack on that theory, *The Material Basis of Evolution* (1940), by **Filipchenko**'s friend Richard **Goldschmidt**. By the 1940's the relationship between microevolution and macroevolution had become a central issue in evolutionary theory. In challenging the relevance of population genetics to macroevolution and highlighting the importance of morphological, embryological, physiological, and developmental factors, **Filipchenko** helped to shape the problematics and discourse of modern evolutionary biology. (**Adams** 1990 : 302)

Hier zeigt sich zudem der Einfluss der russischen Evolutionsforschung auf den internationalen Bereich, der bisher von der Wissenschaftsgeschichtsschreibung, die sich im Zusammenhang

11 **Burian** schreibt:

That correspondence [zwischen **Philipstschenko** und **Dobzhansky**, vor allem in der Zeit nach **Dobzhansky**s Ausreise nach Amerika, T.W.], which will be available in the Library of the American Philosophical Society, will be published by Mark **Adams** in due course. (**Burian** (1994: 129)

Eine detaillierte Auflistung der dort verwahrten Dokumente findet man im Internet unter dem URL <http://www.amphilsoc.org/library/browser/d.htm>

Erwähnt wird dort:

Dobzhansky Russian Collection, 1925-1975

B D65.u; 0.25 linear feet. Correspondence with Iurii Filipchenko, Nikolai Medvedev, and N.N. Vavilov, in Russian.

mit deren 'hardening'¹² meist auf Beiträge aus dem angelsächsischen Bereich beschränkt, eher vernachlässigt wurde.

Nach **Adams** beruht die Verbreitung des Begriffspaares 'Mikroevolution vs. Makroevolution' auf dessen Verwendung durch **Dobzhansky**:

Almost twenty years after Dobzhansky's death, we still think about evolution the way he taught us to, and his legacy lives in the language we use: it was he who introduced such terms as microevolution, macroevolution, and gene pool into English. (**Adams** 1994 a: 3)

In dem Sammelband über **Dobzhansky**, aus dem auch die oben erwähnten Angaben **Adams**' stammen (**Adams** 1994b), schreibt **Burian** unter Berufung auf **Adams** zudem, dass auch **Goldschmidt** diese Begrifflichkeit von **Dobzhansky** übernommen hat.¹³

Wenn die Angaben von **Burian** und **Adams** zutreffen, wäre **Dobzhansky's** *Genetics and the Origin of Species*, das Buch, das als Grundlage der Evolutionären Synthese gilt, auch dafür verantwortlich, dass das Begriffspaar 'Mikroevolution vs. Makroevolution' in die Diskussion eingeführt wurde. Zudem scheint mir auch wesentlich, dass **Goldschmidt** dieses Begriffspaar als Grobgliederung seines zwar umstrittenen, aber viel beachteten und daher häufig zitierten Werks *The Material Basis von Evolution* verwendete¹⁴.

Die Akzeptanz des Begriffspaares 'Mikroevolution vs. Makroevolution' beruhte auf der einen Seite sicher auf dessen 'Griffigkeit'. Eine Differenzierung in 'Mikro vs. Makro' ist in vielen Bereichen üblich. Wesentlicher scheint mir aber zu sein, dass **Philippschenko** mit seiner explizit 'dualistischen'¹⁵ Auffassung eine Fragestellung thematisierte, die innerhalb der Evolutionsforschung, wie oben gezeigt, auch heute noch bedeutend ist. Das Begriffspaar 'Mikroevolution vs. Makroevolution' ist, wie an anderer Stelle ausführlicher dargestellt, nur eins einer ganzen Reihe ähnlicher, die genau auf diese 'dualistische' Auffassung hinweisen.

Diese explizit dualistische Konnotation scheint auch die Ablehnung dieses Begriffspaares durch die Vertreter der Synthetischen Theorie der Evolution zu erklären. Es hat nicht an Versuchen gefehlt, vor allem den Begriff 'Makroevolution' aus der Diskussion zu verbannen. Auch darauf wird unten näher eingegangen.

B.3 Derzeitige Verwendung des Begriffs 'Makroevolution' im Zusammenhang mit der Entstehung von grundlegend Neuem

Vorbemerkung: Bei meinen Literaturrecherchen habe ich eine größere Zahl von Definitionen des Begriffs 'Makroevolution' zusammengetragen. Im ersten Entwurf, der Ihnen vorliegt, wurde bereits eine Übersicht über unterschiedliche Definitionen und die Verwendung dieses Begriffs und eine erste Einteilung derselben erstellt. Diese Analyse werde ich im Rahmen meiner Arbeit weiter verfolgen. An dieser Stelle sei lediglich umrissen, welche Bedeutung diesem Begriff in der aktuellen Diskussion zukommt.

12 **Reif; Junker; Hoßfeld** (2000 : 41f) beklagen, dass eine 'Verhärtung' (also ein Aufgeben eines eher pluralistischen Ansatzes) nicht nur für die Inhalte der Synthetische Theorie der Evolution, wie beispielsweise von **Gould** konstatiert, sondern auch für deren Historiographie, festzustellen ist.

13 **Burian** schreibt dort:

E.g. **Goldschmidt** 1940. As **Adams** points out, **Goldschmidt's** use of the terms micro- and macroevolution derives from **Dobzhansky**, who got them from **Filipchenko**. See Note 3. [**Burian** verweist auf Arbeiten **Adams**', unter anderem den Briefwechsel zwischen **Dobzhansky** und **Philipschenko**, T.W.] (**Burian** 1994 : Fußnote 5 auf S. 132)

14 Wenn diese Darstellung zutrifft, sollte das Begriffspaar 'Mikroevolution vs. Makroevolution' erst nach 1937 verwendet werden. Im Rahmen weiterführender Recherchen wird zu klären sein, ab wann das erwähnte Begriffspaar in der Evolutionsliteratur verwendet wird.

15 Die Qualifizierung 'dualistisch' findet sich in **Harwood** (1993). Auf diese Einschätzung wird weiter unten näher eingegangen.

Lewin beginnt seinen Bericht über die Konferenz über Makroevolution in Chicago im Jahre 1980 mit der folgenden kleinen Geschichte:

Overheard at breakfast on the final day of a recent scientific meeting: "Do you believe in macroevolution?" Came the reply: "Well, it depends how you define it." (**Lewin** 1980: 883)

Dieses Zitat scheint mir die aktuelle Einstellung zum Begriff 'Makroevolution' treffend zu charakterisieren. Auf der einen Seite ist dieser Begriff fest etabliert, die Forscher sind sich aber bewusst, dass der Begriff eine nicht unproblematische Konnotation aufweist.

Sehr deutlich formuliert dies beispielsweise **Wagner**:

Der Begriff »Makroevolution« ist vieldeutig und wegen der Vereinnahmung durch vitalistische Autoren belastet. Wenn hier trotzdem dieser Begriff verwendet wird, so in dem eingeschränkten Sinn, [...] (**Wagner** 1985 : 99)

Aus der Tatsache, dass Autoren klar erkennen, dass die Wahl eines Begriffes problematisch ist und sie trotzdem nicht auf diesen verzichten wollen, wird deutlich, dass der Begriff sich zumindest 'bewährt' hat.

Es hat allerdings nicht an Versuchen gefehlt, den Begriff 'Makroevolution' aus der Begrifflichkeit der Evolutionsforschung zu tilgen¹⁶. Daran waren aus naheliegenden Gründen, auf die noch ausführlich einzugehen sein wird, vor allem Vertreter der Synthetischen Theorie der Evolution 'interessiert'. Diese Versuche waren allerdings nicht erfolgreich. Auch der Versuch, das Begriffspaar 'Mikroevolution vs. Makroevolution' durch Ersetzung durch andere Begriffspaare zu ersetzen, scheiterte. Das von **Heberer** in die Diskussion eingebrachte Begriff 'Makrophylogenie vs. Makrophylogenie' konnte sich nicht einmal in deutschen Sprachraum etablieren. Das von **Rensch** geprägte Begriffspaar 'infraspezifische vs. transspezifische Evolution' findet man zwar durchaus auch in internationalen Veröffentlichungen, es ist aber nicht erkennbar, dass es das Begriffspaar 'Mikroevolution vs. Makroevolution' abgelöst hätte. **Simpson** hat seinen Begriff 'Megaevolution', der in gewissem Sinn eine 'Konkurrenz' zu 'Makroevolution' darstellt, wieder zurückgezogen, so weit ich sehe, aus genau demselben Grund, warum andere Autoren den Begriff 'Makroevolution' gerne aus der Diskussion entfernen möchten.

Wie oben gezeigt, macht **Wagner** darauf aufmerksam, dass der Begriff 'Makroevolution' durch vitalistische Autoren 'belastet' ist. Zutreffender als 'vitalistisch' scheint mir **Harwoods** Charakterisierung als 'dualistisch'¹⁷ das Kernproblem zu bezeichnen. Nicht nur vitalistisch eingestellte Autoren gingen und gehen davon aus, dass es für eine Makroevolution andere Mechanismen geben sollte als für die Mikroevolution. **Philipstchenko**, der das Begriffspaar prägte, vertrat eine explizit dualistische Auffassung. Nachdem die Anhänger der Synthetischen Theorie der Evolution davon davon überzeugt waren, gezeigt zu haben, dass ein einheitlicher Evolutionsmechanismus für die Erklärung der gesamten Evolution gefunden wurde, gingen sie

16 In der in englischer Sprache erschienenen Fassung seines Vortrags schreibt **Willmann**:

Macroevolution is not only not decoupled from microevolution, in fact it does not exist.

Apart from the primarily uniparental organisms the diversity of life is subdivided into reproductively isolated units, that is, species. Thus all evolutionary change must occur within species - and intraspecific change is microevolution. Furthermore, it becomes evident that the term "macroevolution" in the sense of the origin of "higher taxa" refers to the result of a large amount of microevolution.

A result is however, not a process, while "evolution" is. Thus the term "macroevolution" is misleading and unfortunate, and it should be abandoned. Only "microevolution is related to a causal process." (**Willmann** 1988 : 900)

17 **Harwood** schreibt in einer Arbeit über den Biologen **Woltereck** in der Zeit der Weimarer Republik:

Like many evolutionists during the interwar period, in Germany as elsewhere, **Woltereck** adopted what I have called a "dualist" position. [in **Harwood** 1993: Kap. 3>, T.W.] That is, he believed that micro- and macro-evolution proceeded by different mechanisms, acting upon different forms of heredity. (**Harwood** 1996 : 357)

Dieser Dualismus wurde von manchen Autoren konkret auf plasmatische vs. chromosomengebundene Vererbung bezogen. Hier sei nur an **Plates** Erbstock vs. Mendelstock und auf **Philipstchenkos** Auffassung, auf die weiter unten näher eingegangen wird, erinnert.

natürlich davon aus, dass man nun nicht, sozusagen durch die Hintertür, wieder die alte 'dualistische' Auffassung von verschiedenen Evolutionsmechanismen hereinlassen sollte.

Am Rande sei noch angemerkt, dass das Begriffspaar 'Mikroevolution vs. Makroevolution' auch in der weltanschaulichen Diskussion zwischen Kreationisten und Evolutionsanhängern eine wesentliche Rolle spielt, interessanterweise in der eigentlich obsoleten dualistischen Konnotation. Als Beispiel soll hier die Definition aus dem 'kritischen Lehrbuch' einer deutschen kreationistischen Vereinigung (Wort und Wissen), das im Gegensatz zu den meisten kreationistisch orientierten Traktätchen von promovierten oder gar habilitierten Naturwissenschaftlern verfasst wurde, wiedergegeben werden:

Makroevolution: Entstehung neuer, bisher nicht vorhandener Organe, Strukturen und Bauplantypen; damit verbunden auch die Entstehung *qualitativ* neuen genetischen Materials. In diesem Sinne wird hier der Begriff 'Höherentwicklung' (Anagenese) verwendet. (**Junker; Scherer** 1998: 53)

Die Kreationisten scheinen ebenfalls erkannt zu haben, dass an der Tatsache einer Mikroevolution nicht mehr zu zweifeln ist. Deshalb ziehen sie sich auf die Position zurück, dass auf diese Weise zwar die Anpassung an Umweltbedingungen erklärbar wird, verneinen aber explizit, dass eine Makroevolution im Sinne des obigen Zitats ohne Einfluss eines Schöpfers möglich sei. Die Vereinnahmung des Begriffs 'Makroevolution' durch diese Gruppe hat sicher nicht dazu beigetragen, dessen Akzeptanz im Rahmen der naturalistischen Evolutionsforschung zu steigern.

Die derzeit verbreitete Auffassung hat **Grantham** (1995) anschaulich dargestellt:

Although the term "macroevolution" has been used sporadically over the last 50 years, no single definition is widely accepted. For the purposes of this paper, I consider macroevolution to be the domain of evolutionary phenomena that require time spans long enough to be studied using paleontological techniques. This domain includes (but is not limited to) the emergence of higher taxa, the emergence of major "evolutionary novelties," adaptive radiations, long-term phyletic evolution, and mass extinctions. Notice that this definition is agnostic with respect to the causes of these phenomena. Because the correct explanation of these phenomena is precisely the point at issue my definition should not presume that macroevolutionary events involve distinct processes. (**Grantham** 1995: 302)

Grantham stellt zunächst fest, dass der Begriff 'sporadisch' in den letzten 50 Jahren verwendet wurde, was allerdings eine starke Untertreibung darstellen dürfte. Obwohl es, wie schon erwähnt, Autoren gab (und gibt), die auf den Begriff 'Makroevolution' ganz verzichten wollen und dafür auch plausible Begründungen anführten, hat er sich offenbar als derart nützlich erwiesen, dass er ganz selbstverständlich beibehalten wird.

In aktuellen Lehrbüchern (beispielsweise **Futuyma** 1998, **Kämpfe** 1992, **Ridley** 1996, **Strickberger** 2000) findet man durchgängig den Begriff 'Makroevolution'. **Der** Begriff wird zudem zur Strukturierung eingesetzt, beispielsweise von **Futuyma**, der den Teil 5 seines Lehrbuchs (1998) mit *Macroevolution: Evolution above the Species Level* bezeichnet oder auch der letzte Teil der Aufsatzsammlung von **Mayrs** *Eine neue Philosophie der Biologie* (**Mayr** 1991a). Diese Reihe ließe sich nahezu beliebig fortsetzen.

Dass sich ein Begriff 'etabliert' hat, sieht man indirekt auch daran, dass er in vielen Arbeiten nicht mehr explizit definiert wird. Selbst in so bedeutenden Werken wie *Macroevolution. Pattern and Process* (**Stanley** 1979) findet sich keine explizite Definition dieses Begriffs. Ähnliches gilt auch für das von **Skelton** 1993 herausgegebene Lehrbuch *Evolution. A Biological and Palaeontological Approach*. Darin wird der Begriff 'Makroevolution' zwar für die Gliederung (neben Mikroevolution, Evolution von Arten und Fallstudien) verwendet, taucht aber im Glossar nicht auf.

Ein Indiz für die Bedeutung dieses Begriffs ist zudem der Erfolg, den die Eingabe in eine Suchmaschine im Internet oder in einem Schlagwortkatalog einer Bibliothek erzielt. Bei PubMed, einer sehr umfänglichen Datenbank, in der Zeitschriftenartikel aus dem naturwissenschaftlichen Bereich recherchiert werden können, ergab im März 2001 die Eingabe von 'macroevolution' 49 Treffer, die von 'makroevolution' immerhin noch einen. Diese Datenbank umfasst vor allem neuere Literatur, weil die Katalogisierung in Richtung auf ältere

Jahrgänge hin erst nach und nach erfolgt. Daher sind diese Einträge ein sicheres Indiz, dass der Begriff 'Macroevolution' auch in der aktuellen Diskussion eine Rolle spielt. Dass man den deutschen Begriff 'Makroevolution' hingegen sehr selten findet, liegt vermutlich vor allem daran, dass die meisten Zeitschriften in englischer Sprache erscheinen.

Die Suche im Internet nach diesen Begriffen (beispielsweise mit google oder Meta-Suchmaschinen) erzielt Tausende von Treffern, von denen die meisten allerdings zu Seiten führen, die kreationistischen Inhalts sind. Man findet so aber auch beispielsweise Vorlesungsverzeichnisse oder Ankündigungen von Veranstaltungen an Hochschulen, die sich mit dieser Thematik befassen. Der Begriff 'Makroevolution' wird also in der aktuellen Diskussion durchaus verwendet.

Granthams These, dass 'keine einzelne Definition allgemein anerkannt' sei, ist dagegen zuzustimmen. Aus der noch zu erstellenden Übersicht über den Begriffsumfang von 'Makroevolution' wird deutlich werden, dass dieser Begriff inhaltlich durchaus unterschiedlich verwendet wurde und wird.

Die Definition, die **Grantham** in der erwähnten Arbeit verwendet

[...] macroevolution to be the domain of evolutionary phenomena that require time spans long enough to be studied using paleontological techniques. This domain includes (but is not limited to) the emergence of higher taxa, the emergence of major "evolutionary novelties," adaptive radiations, long-term phyletic evolution, and mass extinctions. (**Grantham** 1995: 302)

ist 'modern' in dem Sinn, dass 'Makroevolution' im Sinne einer reinen Klassifizierung verwendet wird. Wie später bei der Analyse des Begriffsumfangs noch auszuführen sein, wird der Begriff 'Makroevolution' inzwischen nahezu ausschließlich deskriptiv für Vorgänge verwendet, die den Zeitrahmen eines Forscherlebens sprengen und mit der Entstehung von grundsätzlich Neuem sowie 'Großabläufen' zu tun haben.

Aus der Tatsache, dass **Grantham** nach dieser Begriffsklärung für die aktuelle Arbeit anführt, dass seine Definition 'agnostisch' gegenüber Mechanismen für die erwähnten Phänomene sei, lässt sich aber erkennen, dass die Problematik, die hinter der Trennung von Makroevolution vs. Makroevolution steckt, bis heute noch nicht geklärt ist.

Notice that this definition is agnostic with respect to the causes of these phenomena. Because the correct explanation of these phenomena is precisely the point at issue my definition should not presume that macroevolutionary events involve distinct processes. (**Grantham** 1995: 302)

Die strittige Frage ist immer noch, ob die Evolutions-Mechanismen, die bisher entdeckt und vor allem im Rahmen der Synthetischen Theorie der Evolution zu einem Theoriegebäude vereinheitlicht wurden, ausreichen, um *alle* Phänomene der Evolution zu erklären.

Die zugrunde liegende liegende Problematik war bis in die jüngste Zeit zudem Inhalt einer ganzen Reihe von Kongressen und Symposien. **Rutsch** erwähnt in der Einleitung zu den veröffentlichten Beiträgen der Diskussionssitzung über Mikro- und Makroevolution in Bern 1952 (**Rutsch** 1952: 357) eine Diskussionssitzung in Paris (1947) mit dem Titel 'Paléontologie et Transformisme' sowie das 'gross angelegte Symposium des "Committee on common problems of Genetics, Paleontology and Systematics" an der Princeton University' im selben Jahr, dessen Ergebnisse dann in **Jepsen; Mayr; Simpson; eds.** (1949) veröffentlicht wurden. **Rutsch** verweist zudem auf eine 1949 von Paläontologen in El Paso über das Thema 'Distribution of evolutionary explosions in geologic time' durchgeführte Diskussionssitzung. Dass das Thema auch in jüngerer Zeit noch aktuell ist, zeigt die 1980 in Chicago durchgeführte Konferenz über dieses Thema, vor allem die durchaus unterschiedliche Wertung¹⁸. Auch das von J. **Remane** organisierte 30. "Phylogenetische Symposium" (1987, Bericht 1998 in den *Eclogae Geol. Helv.* Band 81: 893ff) stand unter dem Thema "Makroevolution".

Sean B. **Carroll** hat in seinem erst vor kurzer Zeit erschienenen Artikel *The big picture* (**Carroll** 2001) den Stand der Diskussion über die Erforschung der Evolution im großen Rahmen, also

¹⁸ Man vergleiche diesbezüglich etwa **Lewin** (1980), **Maynard Smith** (1981), **Futuyma; Lewontin; Mayer; Seger; Stubblefield** (1981) und **Dawkins** 1982 (: 102).

die Entstehung von grundlegend Neuem, sehr treffend dargestellt. Weil in dieser Arbeit sozusagen 'in nuce' viele für diese Untersuchung wesentliche Überlegungen zusammengefasst sind, soll etwas detaillierter auf diese Arbeit eingegangen werden.

Carroll stellt **Futuymas** Definition von Makroevolution

Macroevolution. A vague term for the evolution of great phenotypic changes, usually great enough to allocate the changed lineage and its descendants to a distinct genus or higher taxon. (**Futuyma** 1998: Glossar)

vor seine Überlegungen. Daraus wird ersichtlich, dass der Begriff 'Makroevolution' im Zusammenhang mit der Entstehung von evolutiven Neuerungen eine zentrale Stellung einnimmt. Die unterschiedlichen Bedeutungen, die mit dem Begriff 'Makroevolution' verbunden wurden, werden an anderer Stelle dieser Arbeit ausführlich analysiert werden, hier soll nur darauf hingewiesen werden, dass **Futuymas** Definition eine 'moderne' Definition in dem Sinne ist, dass 'Makroevolution' rein deskriptiv verwendet wird und keinen Hinweis auf eventuell vorliegende Unterschiede in den Mechanismen zwischen Mikro- und Makroevolution enthält.

Carroll charakterisiert anschließend die derzeit noch offene Diskussion wie folgt:

Evolutionary change occurs on different scales: 'microevolution' is generally equated with events at or below the species level whereas 'macroevolution' is change above the species level, including the formation of species. A long-standing issue in evolutionary biology is whether the processes observable in extant populations and species (microevolution) are sufficient to account for the larger-scale changes evident over longer periods of life's history (macroevolution). (**Carroll** 2001: 669)

Die Ebene, die Makroevolution und Mikroevolution trennt (Artgrenze), ist inzwischen offenbar allgemein anerkannt, während die Frage, wie weit die Erklärungsmächtigkeit der Phänomene, die auf der Ebene der Art wirken, reicht, durchaus umstritten ist. Aus **Carrolls** Zitat wird deutlich, dass die Frage **Philipschenkos**, die oben zitiert wurde, auch heute noch aktuell ist.

Carroll erwähnt, dass sich diese Diskussion eher in Fachkreisen abspielt und von der Öffentlichkeit eher unbemerkt abläuft. **Carroll** stellt zudem heraus, dass die Frage des Reduktionismus (oder, je nach Sichtweise, Extrapolationismus oder auch Aktualismus) durchaus unterschiedlich gesehen wird. Auch der Auffassung, dass beide Enden des Spektrums überzeugte Anhänger aufweisen können, dass es aber viele Forscher gibt, die für sich keine Entscheidung getroffen haben, ist zuzustimmen. Für die meisten Projekte, die im Bereich der Evolutionsforschung durchgeführt werden, dürfte eine Klärung dieser Fragen nicht zwingend erforderlich sein. **Carroll** weist zudem auf die Tatsache hin, dass üblicherweise die Evolutionsgenetiker dafür eintreten, dass die Mechanismen der Mikroevolution die Makroevolution erklären, während 'einige' Paläontologen Prozesse vertreten, die jenseits der Ebene der Mikroevolution wirken und so evolutionäre Trends bewirken. Die jeweilige berufliche Sozialisation spielt offenbar für die Auffassung über die Reichweite der Erklärungsmächtigkeit von Evolutionsmechanismen eine wichtige Rolle. **Carroll** erwähnt auch die interessante Alternative, dass möglicherweise beide Seiten Recht haben könnten.

Carroll bezieht sich auf **Simpson**, der schon vor einem halben Jahrhundert die bis heute nicht geklärte Frage stellte, ob Makroevolution sich grundlegend oder nur im Ausmaß von der Mikroevolution unterscheidet. **Carroll** plädiert dafür, dass die Klärung dieser Frage nicht nebensächlich ist. Sie hat sogar eine 'politische' Dimension: Kreationisten in den USA versuchen, aufgrund der These, dass Makroevolution kontrovers diskutiert wird, diese aus dem Unterricht an öffentlichen Schulen zu verbannen.

Diese Einschätzung trifft vor allem für die Situation in den Vereinigten Staaten zu. Man vergleiche diesbezüglich beispielsweise die bisher erschienenen drei Auflagen von **Futuymas** 'Evolutionary Biology' hinsichtlich des Umfangs, der der Diskussion mit kreationistischen Auffassungen dort eingeräumt wird. In Europa scheint diese Bedrohung des naturalistischen Ansatzes nicht so virulent zu sein. Auch in umfänglicheren Büchern über Evolution findet man nur kurze Erwähnungen (wie in **Ridley** 1996 oder **Kämpfe** 1992), in **Skelton** (1993) ist der Begriff 'Kreationismus' nicht einmal im Register aufgenommen.

Carroll gelangt, nachdem er dargestellt hat, dass es keine erkennbaren Unterschiede zwischen den Mechanismen in den grundlegenden genetischen Mechanismen zwischen den verschiedenen Ebenen der Evolution gibt, am Ende seines Beitrags zu folgendem Schluss:

Macro- = Micro- = Evolution

The 'big picture' of evolution continues to grow, with diverse disciplines addressing biological mechanisms across many levels of organization (molecules, organisms, populations) and timescales. The subdivision of evolution into two scales no longer reflects our understanding of the unity and diversity of evolutionary mechanisms. However, more important than redefining macroevolution is recognizing that discipline- or scale-bound considerations of only one component of evolution, or of solely extrinsic or intrinsic mechanisms, are inadequate. Long-standing boundaries between evolutionary disciplines are dissolving, to allow richer concepts of evolution to emerge. (**Carroll** 2001: 669)

Eine Trennung von Mikro- und Makroevolution im Sinne eines 'Dualismus', wie er bereits charakterisiert wurde, ist nicht mehr aufrecht zu erhalten. Charakteristisch scheint mir dagegen zu sein, dass zuallererst ein Synthese in dem Sinn eingefordert wird, dass verschiedene Disziplinen mit unterschiedlichen Methoden gemeinsam auf ganz verschiedenen Ebenen an dem gemeinsamen Ziel arbeiten sollten. Dieser Ansatz ist selbstverständlich hierarchisch, Ansätze, die nur eine Ebene berücksichtigen sind unzureichend.

B.4 Gliederung für die zu untersuchenden Auffassungen aufgrund ihrer Haltung zum Verhältnis von Mikro- und Makroevolution

In dem 1967 verfassten Beitrag *Zum Verhältnis von Mikro- und Makroevolution*, der in der *Deutschen Zeitschrift für Philosophie* erschien, hat Peter **Beurton** aus der Sicht des dialektischen Materialismus das Verhältnis zwischen Mikro- und Makroevolution näher untersucht. Die dort dargelegten Gedanken sind zwar für diese Arbeit weniger relevant, **Beurton** hat aber eine Einteilung der verschiedenen Auffassungen für diesen Themenkomplex vorgeschlagen, die in veränderter und erweiterter Form als Gliederung für meine Arbeit dienen soll.

B.4.1 Gliederung von Peter Beurton

Zunächst soll die Gliederung **Beurtons** kurz dargestellt werden.

Es gibt gar keinen Unterschied zwischen Mikro- und Makroevolution. Beide Phänomene sind aufeinander rückführbar.

Die *erste* Auffassung tendiert dazu, ausschließlich in der Mutation und Selektion von Genen den Inhalt der biologischen Evolution zu sehen. Dieser Standpunkt zeigt sich besonders in den Äußerungen einer Reihe von Vertretern der synthetischen Theorie der Evolution. (**Beurton** 1967: 811)

Beurton zeigt auf, dass diese Haltung vor allem dann vertreten wird, wenn die Ergebnisse der Populationsgenetik in den Vordergrund gestellt werden. Als Belege führt er Zitate von **Takhtajan** und **Dobzhansky** an. Vor allem die eher reduktionistisch orientierten Vertreter der Synthetischen Theorie der Evolution gehen davon aus, dass sich die Makroevolution letztlich auf die Mechanismen der Mikroevolution zurückführen lässt.

Mikro- und Makroevolution sind zwei qualitativ verschiedene Formen der Evolution

Die Vertreter der *zweiten* Gruppe sind der Auffassung, daß es zwei qualitativ verschiedene Formen der Evolution, eine Mikro- und eine Makroevolution, gibt [...]. (**Beurton** 1967: 811)

Beurton zählt **Olson** und **Remane** zu dieser Gruppe. Interessanterweise gehört auch **Rensch** nach **Beurton**s Auffassung in diese Gruppe¹⁹.

¹⁹ Auf diesen interessanten Gesichtspunkt (**Rensch** wird üblicherweise als Vertreter der Synthetischen Theorie der Evolution angesehen) kann an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden. **Beurton** stützt seine Auffassung auf angebliche Widersprüche in **Rensch**s *Neuere Probleme der Abstammungslehre*.

Mikroevolution und Makroevolution wesentlich unterschieden, als konkreter Mechanismus werden Makromutationen gefordert

Die *dritte* Gruppe betont ebenfalls die qualitative Verschiedenheit von Mikro- und Makroevolution, geht dabei aber noch einen Schritt weiter. [...] Im Bemühen um ein Verständnis solcher u. a. Phänomene [Fossilücken, T.W.] postulierten einige Evolutionstheoretiker Makro- oder Großmutationen. (**Beurton** 1967: 812)

Beurton erwähnt in dieser Gruppe lediglich **Goldschmidt** und **Schindewolf**, als 'Schritt weiter' werden hier Makromutationen verstanden.

Mutation und Selektion von Genen prinzipiell nicht hinreichend für Erklärung der Stammesentwicklung

In dieser Gruppe fasst **Beurton** Auffassungen zusammen, die von autogenetischen oder bewusst idealistischen Ansichten ausgehen. Auch lamarckistische Anschauungen gehören nach Beurton in diese Gruppe.

Gemäß der *vierten* Gruppe ist der Mutations- und Selektionsprozeß von Genen nicht nur nicht hinreichend für die Erklärung der Stammesentwicklung, sondern nicht einmal ihre notwendige Voraussetzung: Jeder Tierstamm sei selbst ein höherer Organismus, der ähnlich dem Individuum eine Jugend-, Reife- und Altersphase durchlaufe. (**Beurton** 1967: 812 f)

Beurton geht davon aus, dass sich die Auseinandersetzung mit diesen Positionen heute nicht mehr lohnt. Als Vertreter dieser Position erwähnt Beurton lediglich **Troll** und **Daqué**.

B.4.2 Mögliche Gliederung für meine Arbeit

Beurtons Artikel erschien 1967, also noch zur 'Blütezeit' der Synthetischen Theorie der Evolution, als diese unangefochten die Auffassungen über Evolution beherrschte. Seit dieser Zeit hat sich der Stand der Diskussion durchaus verändert²⁰, die Synthetische Theorie der Evolution hat ihren 'Alleinerklärungsanspruch' verloren, nicht zuletzt deshalb, weil konkrete Modelle aufgestellt wurden, die, zumindest nach Meinung deren Vertreter, mit der Synthetischen Theorie der Evolution nicht vereinbar sind beziehungsweise diese erweitern.

Auch die neueren Ansätze lassen sich aber sinnvoll in **Beurtons** Einteilung einordnen. Historisch gesehen bietet sich aber eine andere Reihenfolge an. **Beurtons** vierte Gruppe, also die Fülle eher metaphysisch orientierter Ansätze, wurde vor allem in der Zeit zwischen **Darwins** *Origin of Species* und der Evolutionären Synthese vertreten. Die Vertreter der Synthetischen Theorie der Evolution (**Beurtons** erste Gruppe) konnten bekanntlich damals zeigen, dass diese alternativen Ansätzen entweder nicht haltbar oder überflüssig waren.

Während der Zeit, als sich die Synthetische Theorie der Evolution durchzusetzen begann, gab es Autoren, die, auf der Basis der damaligen Kenntnisse der Genetik, daran zweifelten, dass Makroevolution letztendlich auf Mikroevolution zurückgeführt werden könnte (**Beurtons** zweite Gruppe). Aber auch die Ansätze der dritten Gruppe **Beurtons** wurden zu dieser Zeit vertreten, verloren aber durchweg an Bedeutung, weil die geforderten Mechanismen, also Makromutationen, durch die damaligen Ergebnisse der Genetik widerlegt werden konnten. Durch die molekulargenetische Forschung der letzten Jahre, vor allem der Entwicklungsbiologie, konnten allerdings Mutationsprozesse plausibel gemacht werden, die von der Auswirkung her Makromutationen entsprechen, obwohl sie, molekulargenetisch gesehen, durchaus den Rahmen 'üblicher' Mutationen nicht sprengen. Die Rolle der Embryonalentwicklung für die Evolution, die nach Ansicht vieler Kritiker von der Synthetischen Theorie der Evolution eher vernachlässigt wurde, gewinnt hingegen immer mehr an Bedeutung. Amerikanische Forscher haben dieser Forschungs-Richtung den einprägsamen Namen 'evodevo' gegeben (**Wieser** 2000: 371). Aus diesem Grund soll diese Gruppe, da deren Ansätze immer noch erweitert werden, an letzter Stelle besprochen werden.

20 Eine Darstellung findet man beispielsweise in **Senglaub** 1998

Aufgrund ihrer Haltung zum Problem der Makroevolution könnte man Evolutionstheorien in folgende Gruppen einteilen:

Mutation und Selektion von Genen sind prinzipiell nicht hinreichend für eine Erklärung der Stammesentwicklung

Diese Gruppe ist äußerst heterogen. Die Ansätze reichen von Auffassungen, nach denen eine Evolution gar nicht möglich ist (dass also spezielle Schöpfungsakte erforderlich sind), solchen, die die Rolle des Zufalls und damit die Selektionstheorie ablehnen bis hin zu Theorien, die zwar eine Mikroevolution durch Mutation und Selektion anerkennen, darüber hinaus aber richtende Faktoren irgendwelcher Art postulieren. Diesen Ansätzen ist gemein, dass sie zwar (teilweise durchaus berechtigte) Kritik an den naturalistischen Evolutionstheorien üben, sich aber sich auf Mechanismen berufen, die letztendlich mit den Methoden der Naturwissenschaften nicht mehr fassbar sind. Streng genommen schließen sie sich so von einer wissenschaftlichen Diskussion aus.

Derartige Ansätze werden auch heute noch vertreten, allerdings nicht im Rahmen der 'üblichen' Wissenschaft. Nur am Rande sei vermerkt, dass das Motiv für die Annahme derartiger 'übernatürlicher' Mechanismen in den meisten Fällen religiös motiviert ist.

Konkrete Evolutionsmechanismen werden von den Autoren dieser Gruppe kaum genannt. Meist werden naturwissenschaftlich nicht fassbare Triebkräfte der Evolution postuliert.

Mit dieser heterogenen Gruppe, in die beispielsweise der Lamarckismus, Orthogenesen, Zyklustheorien oder auch eine theistische Evolution einzuordnen sind, habe ich mich bisher noch nicht eingehend beschäftigt. Mein Ziel ist es, die Fülle dieser Auffassungen so weit zu erfassen, wie diese in der Diskussion über die Entstehung von grundsätzlich Neuem in der Evolution eine Rolle gespielt haben. Konkret bedeutet das, ob diese Autoren so ernst genommen wurden, dass sie widerlegt werden mussten.²¹

Mikroevolution und Makroevolution wesentlich unterschieden, als konkreter Mechanismus werden Makromutationen gefordert

Diese Gruppe ist etwas 'künstlich', da man sie, mit gewissen Einschränkungen, auch mit der vierten Gruppe vereinigen könnte. Den Vertretern dieser Auffassung ist gemein, dass sie von Mechanismen ausgehen, die nicht mit denen der Synthetischen Theorie der Evolution vereinbar sind. Von den Vertretern der ersten Gruppe unterscheidet die Autoren dieser Gruppe, dass sie auf dem Boden des Naturalismus stehen und ganz konkrete Mechanismen vorschlagen, die mit den Methoden der Naturwissenschaften fassbar sind.

Als wesentlicher Evolutionsmechanismus, der über die von der Synthetischen Theorie der Evolution hinaus diskutiert wird, werden 'Makromutationen' bzw. Systemmutationen gefordert.

Diese Theorien werden heute kaum noch vertreten²², wenn auch einige Ansätze in neuem Gewand wieder auftauchten. Die von diesen Autoren postulierten Mechanismen ließen sich letztlich widerlegen, aber die Diskussion erwies sich, im Gegensatz zu der mit den Autoren der ersten Gruppe, als äußerst fruchtbar, weil in diesem Zusammenhang viele Positionen geklärt werden mussten. Deshalb ist die Einordnung dieser Autoren (das gilt vor allem für **Goldschmidt** und **Schindewolf**²³) in eine eigene Gruppe durchaus gerechtfertigt.

21 Eine ausführliche Darstellung der hier nur aufgeführten Theorien gibt **Bowler** in seinem Buch über den Niedergang des Darwinismus nach der Wiederentdeckung von **Mendels** Arbeiten über die Vererbung (**Bowler** 1983).

22 Vor allem **Løvtrup** tritt auch in jüngster Zeit für die Bedeutung von Makromutationen ein, z.B. 1976 <0121> oder 1982 <1973>.

23 Besonders interessant ist die Beschäftigung mit Autoren, deren Auffassungen zwar inzwischen als obsolet gelten, die aber immerhin solches Ansehen genossen, dass sie widerlegt werden mussten. Das scheint mir vor allem für **Schindewolf** und **Goldschmidt** zu gelten. Letzterer schien so 'gefährliche' Auffassungen zu vertreten, dass eher versucht wurde, ihn lächerlich zu machen, als sich genauer mit seinen Theorien

Es gibt gar keinen Unterschied zwischen Mikro- und Makroevolution. Beide Phänomene sind aufeinander rückführbar

Hierbei handelt es sich um die Haltung **Darwins** und der eher reduktionistisch orientierten Vertreter der Synthetischen Theorie der Evolution: die Wirkungen der experimentell untersuchbaren Mechanismen, die in Populationen wirken, können extrapoliert werden und so alle Phänomene der Evolution erklären.

Als Evolutionsmechanismen wurden, theoretisch aus dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht hergeleitet, 'Mutation, Selektion, Zufall, Abweichungen von der Panmixie = Isolation'²⁴, diskutiert.

Diese Auffassung war lange Zeit herrschendes Paradigma. Auch wenn um Detailfragen immer noch gestritten wird, ist doch festzustellen, dass es bisher keine ernsthafte Alternative zu diesen Evolutionsvorstellungen gibt. Hinter die auf der Basis dieser Forschungsrichtung gewonnenen Erkenntnisse darf nicht mehr zurückgegangen werden.

Mikro- und Makroevolution sind zwei qualitativ verschiedene Formen der Evolution

Obwohl die Ergebnisse der Synthetischen Theorie der Evolution hinsichtlich der Mikroevolution bald allgemein anerkannt wurden, blieben immer Zweifel, ob es so möglich ist, auch die Makroevolution zu erklären. Charakteristisch an den hier zusammengefassten Auffassungen ist, dass sie auf der Basis der Evolutions-Mechanismen der Synthetischen Theorie der Evolution versuchen, diese zu erweitern.

Problematisch scheinen mir in diesem Zusammenhang zumindest zwei Bereiche zu sein. Auf der einen Seite ist nicht geklärt, was eigentlich unter 'Synthetische Theorie der Evolution' zu verstehen ist. **Burian** hat sich einmal darüber beschwert, dass diese ein 'moving target' sei²⁵. Wann immer ein Autor sich beispielsweise darüber beschwert, dass die Vertreter der Synthetischen Theorie der Evolution einen bestimmten Gesichtspunkt außer Acht gelassen oder in seiner Bedeutung nicht erfasst haben, wird ihm entgegengehalten, dass das nicht der Fall sei, weil genau dieser Punkt von einem Autor der Synthetischen Theorie der Evolution in seine Theorie eingebaut worden sei. Auf diesen Punkt wird vor allem im Zusammenhang um die Diskussion über die Durchbrochenen Gleichgewichte näher einzugehen sein. Auf der anderen Seite wird von vielen Autoren versucht, durch bewusst provokante Überzeichnungen der angeblichen Bedeutung des eigenen Ansatzes den Anschein zu erwecken, dass sie nun die Synthetische Theorie der Evolution widerlegt hätten, selbst wenn bei näherer Betrachtung erkennbar wird, dass diese Theorie problemlos in den Rahmen der Synthetischen Theorie der Evolution eingebaut werden könnte.²⁶

In vielen Fällen werden nicht einmal alternative Mechanismen gefordert, die Autoren wehren sich aber meist dagegen, dass alle Phänomene auf der Basis von Extrapolationen der Vorgänge in Populationen erklärt werden können. Viele dieser Ansätze gehen von Hierarchien in der Natur aus und weisen darauf hin, dass ein Reduktionismus letztendlich nicht möglich ist.

auseinanderzusetzen. **Gould** schreibt:

Who then was this **Goldschmidt** whom so many reviled in ignorance? First of all - and this must be a general principle for objects of intense ridicule - he could not have been a minor or second-rate thinker, for such scientists are not worth the emotional energy devoted to **Goldschmidt's** intellectual persecution. (**Gould** 1982 : xv <not 0716>)

24 Details findet man bei **Ludwig** (1943).

25 **Burian** 1988: 250.

26 Sehr interessante Gedanken über die Problematik der Einschätzung der Synthetischen Theorie der Evolution finden sich in **Junker** 1999. Auf die metatheoretischen Probleme im Zusammenhang mit der Synthetischen Theorie der Evolution verweisen auch beispielsweise **Reif; Junker; Hoßfeld** 2000 : 42 oder **Gayon** 1990

Die Autoren dieser Gruppe zeigen keine konkreten alternativen Mechanismen auf, sondern formulieren eher ihre Grundüberzeugung, dass die von der Synthetischen Theorie der Evolution diskutierten Mechanismen ergänzt werden müssten.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass diese Theorien nicht mehr den Stellenwert als 'Konkurrenten' der Synthetischen Theorie der Evolution besitzen, wie ihn beispielsweise Autoren wie **Goldschmidt** oder **Schindewolf** aufwiesen.

Die Einträge in der folgenden Liste sind daher durchaus nicht 'gleichwertig' in dem Sinn, dass es sich um ausgearbeitete Theorien handelt. Die Zukunft wird zeigen, welche dieser Ansätze sich als fruchtbar erweisen werden.

Wichtigere Ansätze scheinen mir zu sein (die Reihenfolge ist durchaus als Wertung zu sehen):

- Durchbrochene Gleichgewichte (Punktualismus)
- Hierarchische Theorien
- Systemtheorie der Evolution
- Neutrale Theorie
- Kritische Evolutionstheorie
- Kybernetische Evolution
- Semantische Theorie

C Begriffspaare und Konzepte, die durch alle Gruppen hindurchreichen

Vorbemerkung

Im Laufe meiner Recherchen habe ich festgestellt, dass sich Kontroversen häufig durch Begriffspaare charakterisieren lassen. Sie sind in vielen Fällen Hinweise auf die zentralen Konzepte, die hinter einer bestimmten Auffassung stehen. Um Missverständnisse zu vermeiden sei vorweg geschickt, dass nicht versucht werden soll, durch Dichotomisierungen komplexe Auffassungen 'in Schubladen zu zwängen'. Die genannten Begriffe bilden sozusagen nur die Gegenpole eines kontinuierlichen Spektrums, in dem es zwischen 'schwarz' und 'weiß' noch viele Graustufen gibt. Darüber hinaus gibt es durchaus auch Auffassungen, die eine Kombination dieser scheinbaren Gegensätze oder gar einen Mechanismus, der bezüglich dieser Alternativen sozusagen dialektisch auf einer 'höheren Ebene' wirkt, vertreten. Die polaren Gegensätze, die hier aufgezeigt werden, dienen deshalb vornehmlich als Ordnungsschema und sollen die Übersicht erleichtern.

Es wird zunächst zu untersuchen sein, inwiefern sich konkrete Auffassungen anhand der vorgeschlagenen Begriffspaare kategorisieren lassen. Dabei wird es sich zeigen, ob eventuell weitere Begriffspaare aufgenommen werden sollten. Dann wird zu entscheiden sein, ob diese Einteilung sinnvoll ist. Diese Paare sind zudem weder gleichwertig noch voneinander unabhängig. Eine typologische Auffassung beispielsweise wird wohl immer zusammen mit einem Saltationismus verknüpft werden. Derartige Zusammenhänge sollen in einem späteren Schritt näher herausgearbeitet werden. Vermutlich ist nicht davon auszugehen, dass sich alle Begriffspaare auf jede Auffassung sinnvoll anwenden lassen.

Im Falle einer Bewährung könnte man diese Gegensatzpaare auch als Dimensionen auffassen und damit die Ansichten bestimmter Autoren sozusagen als Werte-Tupel bezüglich derartiger Skalen in einem vieldimensionalen 'Raum' auftragen. Es könnte so eventuell möglich sein, anhand von Aussagen in einer Veröffentlichung zu entscheiden, ob die Selbsteinschätzung eines Autor hinsichtlich der Zugehörigkeit zu einer bestimmten Auffassung korrekt ist. Dazu wäre erforderlich, die jeweiligen 'Schulen' als Cluster in dem erwähnten Raum darzustellen. Wenn ein Autor dann Auffassungen vertritt, die sich außerhalb dieser 'Bereiche' befinden, wäre

er, streng genommen, nicht mehr selbiger zuzuordnen. Ob dies mit dem skizzierten Raster leistbar ist, kann erst nach Abschluss der geplanten Untersuchungen entschieden werden.

Im Folgenden möchte ich die Begriffspaare bzw. Konzepte, die mir für die weitere Diskussion der Auffassungen von der Entstehung von grundsätzlich Neuem wesentlich erscheinen, vorstellen und erläutern. Zur Veranschaulichung dieses Ansatzes wurde die Bedeutung des Gradualismus für verschiedene Evolutionsvorstellungen etwas ausführlicher dargestellt.

C.1 Beschreibung der Gegensatzpaare

C.1.1 Monistische vs. dualistische Einstellungen

Unter 'Monismus' soll hier die Auffassung verstanden werden, dass für die gesamte Evolution nur ein einziger Mechanismus verantwortlich ist. 'Dualistische Einstellungen' bezeichnen die Haltung, dass zwischen einer Anpassungsentwicklung und einer Höherentwicklung zu differenzieren ist, für die jeweils andere Mechanismen gelten sollen.²⁷

Das von mir näher untersuchte Begriffspaar 'Mikroevolution vs. Makroevolution' ist nur eins aus einer ganzen Reihe ähnlicher, die sich letztendlich damit befassen, ob mit den Mechanismen, durch welche die Anpassungsentwicklung erfolgt, auch die Stammesentwicklung erklärt werden kann. **Gould** weist darauf hin, dass man diese Unterscheidung schon bei **Lamarck** und **Chambers** findet:

[...] **Lamarck** had contrasted local adaptation, induced by "l'influence des circonstances," with progress up life's ladder, caused by "the force that tends, incessantly, to complicate organization." And **Chambers**, author of the anonymous Vestiges, had separated diversification within type from transition between types as products of different mechanisms of change. (**Gould** 1982b: xxf)

Ähnlich zeigt auch **Zirnstern**, dass schon bei **Lamarck** die später in verschiedener Form wiederkehrende Auffassung von 2 Hauptprozessen der Evolution zu finden ist.²⁸

Da **Lamarck** als der erste Vertreter einer naturwissenschaftlichen Evolutionstheorie gilt (vgl. beispielsweise **Mayr** 1984), ist davon auszugehen, dass diese Unterscheidung so alt ist wie die eigentliche Evolutionsforschung. Schon diese frühen Auffassungen waren 'dualistisch' in dem Sinn, dass es (mindestens) zwei Arten von Evolution gibt.

Diese Differenzierung war (ist?) sehr verbreitet. Man findet daher für diese Auffassung in der Literatur eine Fülle von Begriffspaaren. **Parr** unterscheidet 'Adaptiogenese und Phylogenese' (**Parr** 1926). **Heberer** (1943: 553) schlägt das Begriffspaar 'Typogenese vs. Adaptiogenese' vor und erwähnt in diesem Zusammenhang die Begriffspaare 'Typenentwicklung vs. Anpassungsentwicklung' (**Schuh** 1937), 'Aristogene vs. Alliometrone' (**Osborn** 1938) sowie 'Aromorphose vs. Idioadaptation' (**Sewertzoff** 1931).

Heberer (1943: 553), obwohl ein Vertreter der Synthetischen Theorie der Evolution, also einer Schule, die von einem einheitlichen Evolutionsmechanismus ausgeht, erwähnt die erwähnten Konzepte im Zusammenhang mit einer Kritik an den von ihm so genannten 'Zweiphasen-Theorien' der Paläontologen (am bekanntesten, weil am konkretesten ausgeführt, war wohl **Schindewolfs** Typostrophienlehre (beispielsweise **Schindewolf** 1950)) und will damit eine deutliche Begrifflichkeit für die Diskussion einführen.

27 Die Bezeichnung 'dualistisch' für diesen Sachverhalt stammt wie bereits erwähnt von **Harwood**, beispielsweise in (1996 : 357).

28 Nach **Zirnstern** findet man diese Unterscheidung später bei **Nägeli** und **Sewertzow**:

Bei **Lamarck** findet sich also jene später in verschiedener Form wiederkehrende Auffassung von 2 Hauptprozessen in der Evolution. G. **Nägeli** (1884) unterschied nach 1. den von innen heraus erfolgenden (autogenetischen) Vervollkommungsprozeß und 2. die Entstehung der Anpassungen. Ohne Bezugnahme auf innere oder äußere Faktoren gab es später etwa den Unterschied von 1. Aromorphosen, 2. Idioadaptationen (A. N. **Sewertzow**; 1931, S. 190). (**Zirnstern** 1979: 0348)

C.1.2 Reduktionismus vs. Hierarchiedenken

Eng verbunden mit der oben angeführten Problematik (monistische vs. dualistische Auffassung) ist die Frage, ob Mechanismen, die auf einer Ebene wirken, Phänomene auf einer höheren Ebene (vollständig) erklären können, also auf diese 'reduziert' werden können. Umgekehrt kann man auch fragen, ob Ergebnisse einer Ebene auf höhere Ebenen übertragen, also 'extrapoliert' werden können.

In anderer Form tritt dieses Problem auch im Zusammenhang mit der Frage auf, ob eine Theorie²⁹ grundsätzlich mehr als Konsistenz-Argumente liefern kann: ist eine Theorie erklärungsmächtig genug, wenn sie Befunde auf einer höheren Ebene mit denen einer tieferen lediglich in Einklang bringen kann, obwohl keine kausale Erklärung möglich ist? Kann man in diesem Fall behaupten, dass weitergehende Überlegungen, also beispielsweise Gesetze, die nur auf 'höheren' Hierarchiestufen gelten, nicht benötigt werden?

Die hier kurz anzureißende Reduktionismusproblematik ist sehr komplex und wird in der Wissenschaftstheorie kontrovers diskutiert. Es würde den Rahmen dieser Arbeit bei weitem sprengen, diese Problematik auch nur einigermaßen ausführlich darzustellen. Es ist aber nützlich, einige Differenzierungen vorzunehmen.

Grantham (1995: 304) unterscheidet 3 Typen von Reduktionismus: ontologischen, explanatorischen und methodologischen.

Der *ontologische* Reduktionismus geht davon aus, dass es gar keine besonderen Prozesse oder Eigenschaften auf höheren Hierarchie-Ebenen gibt. Der *explanatorische* Reduktionismus erkennt zwar Hierarchien an, geht aber davon aus, dass eine Theorie auf einer höheren Ebene vollständig durch Begriffe beschrieben werden kann, die eine Theorie auf einer tieferen Ebene verwendet. Der *methodologische* Reduktionismus dagegen ist ein Forschungsprogramm, das darin besteht, komplexe Systeme in deren Teile zu zerlegen und diese zu isoliert zu untersuchen. Unter 'Reduktionismus' soll in dieser Arbeit stets ontologischer Reduktionismus verstanden werden.

Grantham verweist auf Forscher (**Granthamer** bezeichnet sie als 'Emergentisten'), die den ontologischen Reduktionismus ablehnen. Diese Richtung grenzt sich allerdings wie auch der Reduktionismus sehr bewusst vom Vitalismus ab, sie fordert keinerlei 'Entelechien' oder ähnliche immaterielle Wirkkräfte. Der methodologische Reduktionismus als Forschungsstrategie wird durchaus anerkannt. Vertreter des Emergentismus weisen aber darauf hin, dass einige Phänomene oder Prozesse nicht einmal begrifflich auf niedrigere Stufen reduziert werden können. Es sei beispielsweise unmöglich, 'Signalsequenzen' von Genen in Begriffen von DNA-Sequenzen zu definieren, weil diese Eigenschaft erst im Rahmen einer bestimmten biochemischen Gesamt-Struktur 'entsteht'. Daher sei nicht einmal ein explanatorischer Reduktionismus haltbar. Es ist daher auf jeden Fall davon auszugehen, dass Hierarchien existieren und dass man zur Beschreibung der Wirklichkeit explanatorisch hierarchische Theorien benötigt. Daher wird in dieser Arbeit Hierarchie-Denken als Gegensatz zum Reduktionismus verwendet.

Reduktionistische Auffassungen dagegen gehen davon aus, dass sich die Entstehung von grundsätzlich Neuem in der Sprache von Molekülen (beispielsweise Genen) vollständig erklären lässt, während hierarchisch orientierte Ansätze davon ausgehen, dass hier Phänomene auftreten, die nur auf einer höheren Ebene und mit deren Beschreibungssprache dargestellt werden können.

²⁹ Der Begriff 'Theorie' wird leider in der wissenschaftstheoretischen Diskussion sehr unterschiedlich verwendet. In den Arbeiten, die im Rahmen dieser Arbeit untersucht werden sollen, wird 'Theorie' meist im Sinne von 'bestätigter Hypothese' oder 'Gedankengebäude' gebraucht. Auch wenn viele Autoren (beispielsweise **Mahner**; **Bunge** (1997)) den Begriff 'Theorie' für hypothetico-deduktive Systeme reservieren möchten, soll der Begriff 'Theorie' im Rahmen wie oben beschrieben verwendet werden. Nur am Rande angemerkt sei, dass es, wenn man strenge Standards anlegt, bis heute bestenfalls Ansätze für eine Evolutions'theorie' gibt.

C.1.3 Gradualismus vs. Saltationismus

Unter 'Gradualismus' als Extremform soll in dieser Arbeit verstanden werden, dass die Lebensformen graduierlich, sozusagen in infinitesimal kleinen Schrittschritten, ineinander übergehen können, 'Sprünge' ('Saltationen') als Gegenpol hingegen, dass die Lebensformen durch 'unbridgeable gaps' (**Goldschmidt**) voneinander getrennt sind.

Dieser Unterschied lässt sich in einer sehr anschaulichen Metapher darstellen ('**Galtons** Polyeder³⁰). Im Fall des Gradualismus wären die Lebewesen perfekte Kugeln, die sich kontinuierlich bewegen können. Wenn die Organismen aber eher mit Polyedern zu vergleichen wären, könnte ein Wandel, je nach Gestaltung des Polyeders, nur in Form eines größeren oder kleineren Sprunges erfolgen.

Grundlegend Neues entsteht nach Auffassung des Gradualismus sozusagen unmerklich und wird erst in der Rückschau auf die kumulierten Schritte als solches erkennbar, während im Falle des Saltationismus das Neue sozusagen in einem Schritt in Erscheinung tritt.

Der Gradualismus kann in erster Näherung als ein Forschungsprogramm bezeichnet werden, das vornehmlich aus theoretischen Gründen vertreten wird, während der Saltationismus konkrete Beobachtungstatsachen erklären soll.

Reif schreibt beispielsweise als Zusammenfassung einer Arbeit neueren Datums:

The purpose of the present paper is to show that gradualism can not be regarded as a theory within **Darwin's** theory-complex; rather it is a research program that is firmly embedded in uniformitarianism and in **Darwin's** concepts of organisms and of populations. Gradualism can also not be regarded as a core-element of the Synthetic Theory of Evolution; rather it is a metaphysical, untestable proposition. (**Reif** 2000 : 670)

Ein Haupteinwand gegen gradualistische Vorstellungen beruht auf Beobachtungen, sowohl auf der Ebene des Fossilbefunds als auch rezenter Organismen: in beiden Fällen findet man durchaus Lücken. Die in der 1980er Jahren durchaus heftig geführte Diskussion um die Durchbrochenen Gleichgewichte hat viel zu der Klärung der Auffassungen hinsichtlich des Fossilbefunds beigetragen.

Indirekt ist auch die Rolle der Selektion von dieser Fragestellung betroffen: wenn 'echte' Sprünge erforderlich sind, kann die Selektion kaum der richtende Faktor für dieselben sein. Dieser Aspekt wird an anderer Stelle ausführlicher diskutiert.

Veranschaulichung

Die Problematik, ob und wie Übergänge zwischen Lebensformen möglich sind, gehört zu den zentralen Fragestellungen der Evolutionsbiologie. Daher verwundert es nicht, dass sich viele Kontroversen um diese Auffassung abspielten.

30 **Gould** beschreibt unter Bezug auf **Mivart** sehr anschaulich das Polyeder-Modelle **Galtons**

I shall call it Galton's polyhedron. **Mivart** writes (1871, pp, 228-229):

"This conception of such internal and latent capabilities is somewhat like that of Mr. **Galton** [...] according to which the organic world consists of entities, each of which is, as it were, a spheroid with many facets on its surface, upon one of which it reposes in stable equilibrium. When by the accumulated action of incident forces this equilibrium is disturbed, the spheroid is supposed to turn over until it settles on an adjacent facet once more in stable equilibrium. The internal tendency of an organism to certain considerable and definite changes would correspond to the facets on the surface of the spheroid."

Under strict selectionism, the organism is a sphere. It exerts little constraint upon the character of its potential change; it can roll along all paths. Genetic variation is copious, small in its increments, and available in all directions - the essence of the term "random" as used to guarantee that variation serves as raw material only and that selection controls the direction of evolution. (**Gould** 1980 : 129)

Typenlehren

Wenn Lebewesen in essentialistischer Auffassung als Realisierungen von (eventuell in der Art platonischer Ideen gedachten) immateriellen Wesenheiten ('Typen') aufgefasst werden, sind kontinuierliche Übergänge, zumindest zwischen den Typen, schlicht unvorstellbar. **Reif**³¹ hat am Beispiel der Typostrophen-Lehre **Schindewolfs** deutlich gemacht, dass typologisches Denken zwangsläufig Sprünge erfordert.

Die 'Grenze' zwischen zwei Lebensformen kann nach dieser Auffassung nur in einem Sprung überwunden werden. Lediglich innerhalb einer Lebensform sind kontinuierliche Übergänge zwischen den Formen möglich. Die Selektion wirkt dabei nicht richtend, sondern ausmerzend.

Derartige Auffassungen waren zur Zeit der Evolutionären Synthese in der Form von Typostrophen-Lehren (**Schindewolf**, beispielsweise 1950) oder 'hopeful monsters' (**Goldschmidt**, beispielsweise 1940), aber auch in Form von anderen Formen typologischen Denkens, zu denen die idealistische Morphologie und Schöpfungs-Vorstellungen gehören, wohl die ernsthaftesten 'Konkurrenten' der Synthetischen Theorie der Evolution.

Darwinismus und Synthetische Theorie der Evolution

In **Darwins** Selektionstheorie nimmt der Gradualismus eine zentrale Stellung ein. Die Veränderung der Lebewesen muss in kleinsten Schritten erfolgen, weil es sich bei den Organismen um fein ausbalancierte Systeme handelt, die größere Änderungen kaum tolerieren würden³². Sie sind in ihrer jeweiligen Ausprägung zudem an Selektionsdrücke angepasst, daher wäre es sehr unwahrscheinlich, dass sie durch eine sprunghaft erfolgende tief greifende Veränderung einen Selektionsvorteil erlangen würden.

Darwins Vorstellung von einer Höherentwicklung beruhte auf der richtenden Wirkung der Selektion, die aus den in jeder Generation vorhandenen erblichen Varianten die jeweils geeignetsten ausliest. Diese Entwicklung konnte daher nur gradualistisch und, was ebenfalls bedeutend ist, nur dann erfolgen, wenn jeder dieser kleinen Schritte von der Selektion bevorzugt wurde. Die Synthetische Theorie der Evolution, die auf den Auffassungen **Darwins** aufbaut, vertritt aus ähnlichen Gründen wie **Darwin** eine gradualistische Auffassung.

Der Zusammenhang zwischen Gradualismus und der Synthetischen Theorie der Evolution wird durchaus unterschiedlich gesehen. Nach **Reif** (2000 : 670, s.o.) ist der Gradualismus kein wesentlicher Bestandteil der Synthetischen Theorie der Evolution, sondern 'lediglich' ein Forschungsprogramm.

Reduktionistisch orientierte Vertreter der Synthetischen Theorie der Evolution wie beispielsweise **Dawkins** zeichnen ein durchaus anderes Bild:

Darwin appealed to the idea of a gradual series of small steps as a means of overcoming this kind of incredulity. You may find it hard to imagine an Amoeba turning into a man, the argument runs; but you do not find it hard to imagine an Amoeba turning into a slightly different kind of Amoeba. From this it is not hard to imagine it turning into a slightly different kind of slightly different kind of . . . , and so on. As we saw [...], this argument overcomes our incredulity only if we stress that there was an extremely

31 **Reif** schreibt dort:

It is impressive and convincing how **Schindewolf** arrives at a strong (1950) or a weak (1969) version of typostrophism (despite alternative views and strong criticism from biologists). In other words, it seems inevitable that an evolutionary theorist regards types as the main actors in the evolutionary play if he bases his morphological world-view on the type concept. (**Reif** 1997 : 366)

32 **Darwin** formuliert das sehr deutlich:

It may be doubted whether sudden and considerable deviations of structure, such as we occasionally see in our domestic productions, more especially with plants, are ever permanently propagated in a state of nature. Almost every part of every organic being is so beautifully related to its complex conditions of life that it seems as improbable that any part should have been suddenly produced perfect, as that a complex machine should have been invented by man in a perfect state. (**Darwin** 1894 : 31)

large number of steps along the way, and only if each step is very tiny. **Darwin** was constantly battling against this source of incredulity, and he constantly made use of the same weapon: the emphasis on gradual, almost imperceptible change, spread out over countless generations. (**Dawkins** 1986 : 249)

Nach **Dawkins** ist Evolution offensichtlich nur intelligibel, falls man von einem Gradualismus ausgeht.

Der Gradualismus in der Evolutionslehre wird teilweise auch aus einem ganz 'wissenschaftsfernen' Grund verteidigt: er bietet angeblich die einzige rationale Alternative gegenüber einer Schöpfung. Selbstverständlich ist das kein gültiges Argument (es könnte durchaus einen Schöpfer geben, die naturalistische Auffassung ist lediglich heuristischer Natur). Nach Auffassung eher reduktionistisch orientierter Anhänger der Synthetischen Theorie der Evolution ist es aber gerade der Gradualismus, der die Evolutionsauffassung religiösen oder metaphysischen Auffassungen gegenüber überlegen macht. Sehr anschaulich formuliert das **Dawkins** im Rahmen einer Besprechung eines Buchs von **Eldredge** (1985):

Gradualness is of the essence. In the context of the fight against creationism, gradualism is more or less synonymous with evolution itself. If you throw out gradualness you throw out the very thing that makes evolution more plausible than creation. Creation is a special case of saltation - the saltus is the large jump from nothing to fully formed modern life. When You think of what **Darwin** was fighting against, is it any wonder, that he continually returned to the theme of slow, gradual, step-by-step change? (**Dawkins** 1985 : 683f)

Nur am Rande sei erwähnt, dass **Dawkins** seine Einschätzung in einem ganz speziellen Kontext macht: dem 'Kampf' gegen Kreationisten. Hier schließt sich der Bogen zu **Darwin**: bekanntlich bestand dessen Leistung weniger darin, den an sich durchaus schon eingeführten Evolutionsgedanken zu verbreiten, als vielmehr mit seiner Selektionstheorie einen plausiblen naturalistischen Mechanismus für eine solche Evolution vorzuschlagen. **Darwin** konnte die Beispiele, die **Paley** in seiner 'Natural Theology' für das Wirken eines Schöpfers anführte, einfach übernehmen und durch seine Theorie erklären. Nach **Dawkins'** Auffassung wären 'Sprünge' sozusagen Einfallstore für den Kreationismus.

Durchbrochene Gleichgewichte

Im Gegensatz zum Gradualismus vollzieht sich nach der Auffassung der Vertreter der Durchbrochenen Gleichgewichte³³ bedeutsamer evolutionärer Wechsel nicht in Form eines graduellen Wandels, der in lediglich mit unterschiedlicher Geschwindigkeit verläuft (transformationelle Evolution in Form eines einphasigen Prozesses), sondern als Alternation zwischen Speziationseignissen, in deren Verlauf die wichtigen evolutionären Veränderungen stattfinden und langen Phasen der Stagnation (**Mayr** 1991 : 391f)³⁴.

33 In der deutschen Ausgabe von **Mayrs** *Toward a New Philosophy of Biology* (1988 *Eine neue Philosophie der Biologie* 1991a) wird der Begriff 'punctuated equilibria' mit 'punktierte Gleichgewichte' übersetzt. Diese recht wörtliche Übersetzung hat zwar den Vorteil, dass dadurch auf den Begriff 'Punktualismus' hingewiesen wird, mit dem dieses Konzept von vielen Autoren bezeichnet wird (beispielsweise **Kämpfe** 1992: 140). Das Adjektiv 'punktiert' finde ich aber sprachlich in diesem Zusammenhang unpassend (es erinnert an 'angestochen', beispielsweise um überschüssige Gewebsflüssigkeit abzulassen, **Dawkins** spielte mit dem Begriff in diesem Sinn, als er das Kapitel über Durchbrochene Gleichgewichte 'Puncturing punctuationism' benannte, 1986). Ich habe mich deshalb für die Verwendung von 'Durchbrochene Gleichgewichte' entschieden, die beispielsweise auch bei **Junker** (1999) zu finden ist. Diese Übersetzung hat zudem den Vorzug, nur mit deutschen Begriffen auszukommen und beschreibt den zugrunde liegenden Sachverhalt (Gleichgewichte werden 'durchbrochen') ebenfalls zutreffend.

34 **Mayr** charakterisiert die Durchbrochenen Gleichgewichte wie folgt:

Der Kern der Theorie war, »daß bedeutsamer evolutionärer Wandel sich aus dem Zusammenfallen mit Ereignissen sich verzweigender Speziation und nicht so sehr durch die Transformation von Stammeslinien als ganzen ergibt« (**Gould** 1982; 1983). Dies unterschied sich von der vorher vorherrschenden Auffassung evolutionären Wandels in folgender Hinsicht: Traditionellerweise hatte man Evolution als einphasiges Phänomen graduellen Wandels, der manchmal langsam, manchmal schnell abläuft, betrachtet. Nun faßte man Evolution als ein Alternieren zwischen Speziationseignissen, in deren Verlauf die wirklich wichtigen evolutionären (insbesondere morphologischen) Veränderungen stattfinden, und langen Phasen der Stagnation auf. (**Mayr** 1991 : 391f)

Interessanterweise erfolgte im Rahmen der Kontroverse um diese Auffassung eine Diskussion über den genauen Inhalt des Begriffs 'Saltation'. **Mayr** (1991c: 398f) zeigt auf, dass der Begriff 'Punktualismus' (**Mayr** meint damit die Durchbrochenen Gleichgewichte, er diskutiert jedoch in diesem Zusammenhang, ob **Goldschmidt** ein Vorläufer des Punktualismus war, daher kann der Begriff hier in etwa mit 'Saltation' gleichzusetzen ist) in vier verschiedenen Varianten gebraucht wird:

1. Systemmutationen, durch die ein Individuum als Repräsentant einer neuen Art oder sogar eines höheren Taxons hervorgebracht wird.
2. Alle wesentlichen evolutionären Änderungen finden im Verlauf von explosionsartigen Speziationen statt, danach folgt eine Stase.
3. Phyletische Linien können sich zwar allmählich zu neuen Arten und sogar Gattungen entwickeln, die deutlicher ausgeprägten evolutiven Veränderungen finden jedoch während der Speziationsereignisse statt.
4. Vervielfachung von Arten findet zwar statt, der meiste evolutive Wandel erfolgt jedoch graduierlich durch Veränderungen innerhalb der Stammeslinien.

Mayr stellt klar, dass nur die erste Auffassung, eben die Theorie **Goldschmidts**, der Synthetischen Theorie der Evolution widerspricht. Ähnlich äußert sich auch **Dawkins** (1986 :253 ff), der aufzuzeigen versucht, dass auch die Durchbrochenen Gleichgewichte streng genommen einen Gradualismus vertreten, lediglich mit unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeiten. Es dürfte aber unumstritten sein, dass die Diskussion gezeigt hat, dass zumindest eine 'naive' Vorstellung von Gradualismus nicht haltbar ist.

Andere Evolutionsvorstellungen

Die Auffassung, dass Organismen in kleinen Schritten beliebig wandelbar sind (die eigentliche Grundlage des Gradualismus), wird in vielfältiger Form kritisiert. Je nach Autor werden diese Auffassungen als 'unity of genotype' (**Mayr**), 'constraints' (beispielsweise **Gould**), 'Kanalisation', 'Systemzustände' etc. benannt. Diesen Konzepten ist gemeinsam, dass Organismen nicht beliebig wandelbar sind. Die Frage, ob diese Auffassungen in den Rahmen der Synthetischen Theorie der Evolution 'eingebaut' werden können, ist durchaus umstritten. Zudem ist noch zu klären, ob diese Auffassungen Sprünge für die Entstehung von Neuem erfordern. Ergebnisse der Systemtheorie scheinen nahe zu legen, dass 'Kipp-Phänomene' zwischen verschiedenen Systemzuständen durchaus einen interessanten Ansatz für die Untersuchung der Entstehung von grundsätzlich Neuem darstellen könnten.

C.1.4 Internalismus vs. Externalismus


Ein wesentlicher Punkt scheint mir auch zu sein, inwiefern die Mechanismen, die für eine Höherentwicklung verantwortlich sind, in der Umwelt oder in den Organismen selber liegen. Im einen Extremfall ('Internalismus') entwickeln sich die Organismen aufgrund innerer Gegebenheiten sozusagen autonom, die Selektion durch die Umwelt ist dann nur noch eine 'Ausmerze', die nicht-geeignete Versuche ausselektiert. Im zweiten Fall ('Externalismus') sind die Organismen durch die Einwirkungen der Umwelt formbar. Die Selektion erlangt dadurch gewissermaßen schöpferische Kraft, weil sie die Organismen zu Leistungen veranlasst.

Diesen Unterschied hat **Galton** in einer anschaulichen Metapher³⁵ verdeutlicht, auf die sich **Gould** bezieht:

³⁵ Diese Metapher wurde bereits im Zusammenhang mit dem Begriffspaar Gradualismus / Saltationismus diskutiert. Dies ist ein weiterer Hinweis auf das Phänomen, dass sich verschiedene Auffassungen wechselseitig beeinflussen oder gar bedingen.

Im Zusammenhang mit Gradualismus / Saltationismus bezog sich die Metapher aber auf das Minimum des Ausmaßes einer Änderung der Organismen (sozusagen auf die Größe eines 'Quantensprungs'), im Zusammenhang Internalismus / Externalismus hingegen darauf, welche relative Bedeutung den Eigenschaften der Organismen bzw. der Umwelt zukommt.

Under strict Darwinism, with its emphasis on adaptive, gradual change guided by natural selection, organisms move where selective pressures push them. In Galton's metaphor (see Gould, 1980, pp. 128-29), organisms are spheres pushed by the pool cue of natural selection along preferred paths constructed by environments (for the table is not smooth). Accumulated micromutation becomes a viable mechanism for all evolutionary change. But if organisms are polyhedrons, then they "push back" and resist change, can only alter in certain directions, and flip from one stable system to another when they do change. Natural selection may still be the only pool cue, but the "internal" factors of organic integration constrain and direct the possible paths of pushing. The polyhedron may slide on its current facet in adapting to local environments by micromutation, but the flip from facet to facet, or macroevolution, may require other styles of genetic change. (Gould 1982: xxvi)

Im ersten Fall (Externalismus) entsprächen die Organismen Billard-Kugeln, deren Weg lediglich durch die Struktur der Oberfläche des Billard-Tisches bestimmt würde. Im zweiten Fall (Internalismus) würde man anstelle der Kugeln Polyeder verwenden. Deren Weg würde dann, zumindest in gewissem Umfang, auch von 'internen' Faktoren abhängen. An diesem Beispiel kann man zudem anschaulich zeigen, dass es kein Entweder-Oder gibt: letztendlich handelt es sich auf jeden Fall um eine Wechselwirkung. Zu klären wäre allerdings in dieser 'Terminologie' die Frage, wie 'rau' die Polyeder im Verhältnis zur Oberfläche des Billard-Tisches sind. 

Für die Entstehung von grundsätzlich Neuem ist diese Frage sehr bedeutsam. Im Falle des Externalismus wären durch entsprechende Selektionsbedingungen sozusagen beliebige Formen erreichbar, während ein reiner Internalismus lediglich die Entfaltung von Entwicklungspotenzen ermöglichte.

C.1.5 Transformationelle vs. Divergenz-Evolution

Diese beiden Alternativen kann man auch als 'vertikale vs. horizontale Dimension der Evolution' bezeichnen. Die vertikale Evolution reicht sozusagen durch die Zeit-Ebenen, sie betrachtet das Werden einer Stammeslinie im Verlauf der Zeit. Die horizontale Evolution hingegen befasst sich eher mit der Entstehung von Vielfalt, konkret dem Aufspalten von Stammeslinien.

[...] daß die Interessen der Paläontologen und vergleichenden Anatomen sich bemerkenswerterweise auf die vertikale (transformationelle) Komponente der Evolution beschränkten. In den Werken von **Simpson**, **Rensch** und **Huxley** wird dies ganz deutlich. Es fällt auf, daß eine gründliche Erforschung des tatsächlichen Ursprungs organischer Vielfältigkeit und insbesondere des Zusammenhangs zwischen Speziation und dem Ursprung höherer Taxa in dieser Literatur fehlte. Schließlich können makroevolutionäre Prozesse, mehr als fast alle anderen Prozesse in der Evolutionsbiologie, nur indirekt erschlossen werden, und in einer im Übermaß experimentell-reduktionistisch orientierten Zeit gab es beträchtliche Widerstände, derlei Schlußfolgerungen anzustellen. Man übersah dabei, daß einige der interessantesten Aspekte der Evolution für immer im Dunkel bleiben würden, wenn man sich nicht bemühte, Prozesse, die in der Vergangenheit abgelaufen waren, zu rekonstruieren. (**Mayr** 1991 : 319f)

In ähnlicher Form hat **Lewontin** (zitiert nach **Burian**³⁶) 'transformational evolution' von 'variational evolution' geschieden. Im ersten Fall geht es um die Entfaltung von immanenten Eigenschaften der Mitglieder einer evolvierenden Population, im zweiten um die Verstärkung vorhandener Varianz.

C.1.6 Phänomene vs. Prozesse

Mit diesen Begriffen sollen Theorien, die lediglich Phänomene beschreiben, also eher deskriptiv vorgehen, von solchen abgegrenzt werden, die konkrete Mechanismen diskutieren. Theorien, die vornehmlich Phänomene beschreiben, werden auch als 'narrativ' oder 'deskriptiv'

36 **Burian** stellte **Lewontin**'s Unterscheidung wie folgt dar:

As Ernst **Mayr** noticed, the discussion in the remainder of this section may well have drawn, unconsciously, on R. **Lewontin**'s distinction between transformational evolution and Darwinian variational evolution. (See, e. g., **Lewontin**, 1983, esp. pp. 63-66.) The former includes stellar and Lamarckian evolution; it involves the unfolding of immanent properties of members of the evolving population, perhaps triggered by environmental conditions. The latter treats evolution as drawing upon and amplifying historically induced or available variations, which are independent of any functional needs or relations of the members of the evolving population to the outer world. (**Burian** 1988 : 260 fn)

bezeichnet. Einige Autoren möchten zudem die Qualifikation 'wissenschaftlich' auf die Theorien beschränken, die sich auf experimentell nachvollziehbare Sachverhalte beziehen, also über das Stadium der Beschreibung hinaus gehen.

Ein Problem bei der Lektüre von Werken über Evolutionsvorstellungen besteht darin, dass der Begriff 'Evolution' zumindest in zwei verschiedenen Konnotationen gebraucht wird: Diskussionen über Evolutionsmechanismen und Überlegungen zur Phylogenese. **Mayr** hat dies in seiner Analyse der 'Kritischen Evolutionstheorie' (1982: 46) treffend formuliert³⁷:

In keinem Land bestand ein größeres Interesse an der Konstruktion von Stammesgeschichten als in Deutschland, angeregt durch **Haeckels** Begeisterung und die grundlegende Arbeit von **Gegenbaur** und mehreren anderen vergleichend-anatomischen Schulen. In der Tat waren viele deutsche Biologen so voreingenommen für vergleichende Anatomie und Stammesgeschichte, daß das Wort Evolution für sie gleichbedeutend war mit Phylogenie. W. **Zimmermanns** (1953) großartige Geschichte der evolutionären Biologie z. B. befaßt sich hauptsächlich mit der Geschichte der Phylogenie und beinahe überhaupt nicht mit der Geschichte der Erforschung der Evolutionsmechanismen. Die Schriften von **Gutmann** und seiner Gruppe gehören zu dieser Tradition, und in etwa der Hälfte aller Fälle, in denen er das Wort Evolution benutzt, meint er in Wirklichkeit Phylogenie. (**Mayr** 1982 : 46)

Evolution als historische Tatsache ('Phänomen', meist wurde von 'Deszendenz' gesprochen) war schon vor **Darwin** zumindest unter Geologen und Biologen nicht unbekannt. Entscheidend war, dass es **Darwin** mit seiner Selektionstheorie in den Augen seiner Zeitgenossen gelang, einen konkreten Mechanismus ('Prozess') aufzuzeigen, der Evolution zu erklären schien. Es ist allerdings zu fragen, inwiefern diese Auffassung einen 'echten' Mechanismus darstellt. Auf der einen Seite ist zu erwarten, dass Organismen, die zu 'descent with modification' in der Lage sind, sich in Anpassung an Selektionsbedingungen im Rahmen ihrer 'constraints' entwickeln werden. Die eigentlich interessante Frage, wie diese Systeme entstehen, blieb unbeantwortet. Wie das aber konkret erfolgen kann, war mit den Mitteln der Evolutionsforschung bis vor wenigen Jahren kaum formulierbar. Es gibt zwar theoretische Modelle, die sich vor allem damit befassen, wie sich Allele in Populationen verbreiten, aber dabei handelt es sich bestenfalls um Modelle bzw. Beschreibungen. Um diese zu 'echten' Erklärungen zu erweitern, wären Daten erforderlich, die auch heute noch nicht vorliegen.

Wassermann hat das so formuliert:

In fact, any utopian theory that might try to account for the whole process of evolution would require knowledge of the precise history of the gene pools of vast numbers of extinct populations and of the phenotypes of members of these populations and the modes of interactions of these phenotypes with appropriate past ecological niches inhabited by their owners. Such a utopian 'Theory of Evolution' would also demand knowledge of the precise history of millions of speciation events and the history of myriads of adaptations in these millions of species. Thus, it is more than the mere gaps in the fossil record that exclude any viable theory of the whole evolutionary process. (**Wassermann** 1981 : 419)

Doch selbst wenn diese Daten vorliegen würden, wäre zu fragen, ob es sich nicht immer noch lediglich um eine Beschreibung, die auf der Ebene der Transmissions-Genetik verbleibt, handelt. Eine 'echte' Erklärung würde zusätzlich noch Angaben darüber erfordern, wie die in den Genen vorhandene Information in der Ontogenese der Organismen konkret umgesetzt wird.

Nur nebenbei sei erwähnt, dass die im Rahmen der wissenschaftstheoretischen Untersuchungen der Evolutionslehre geforderte Möglichkeit zur Falsifizierung ebenfalls auf den

³⁷ In ähnlicher Weise äußerte sich **Mayr** auch bezüglich der geringen internationalen Rezeption des 'Phylogenetischen Symposiums'

[...] die Ursache für das weitgehende Ignorieren der Symposien im angelsächsischen Sprachraum sei auch in spezifisch "deutschen" Ursachen zu sehen. In einem Brief dazu an U. **Hossfeld** von (6.8.97) bemerkte er [**Mayr**, T.W.]: "The main reason why they were largely ignored outside of Germany is that at that time the center of interest in the rest of the world were the evolutionary mechanisms while the study of phylogeny was considered oldfashioned. At the same time in Germany virtually nobody studied,"evolution" as it was defined abroad. I know that **Kosswig**, **Herre**, and **Remane** still thought that phylogeny was the central problem of evolution and, of course, **Hennig** and his school do this even today. Actually, with the availability of the new molecular methods the study of phylogeny indeed has again become very interesting." (**Kraus; Hoßfeld** 1998 : 184)

beiden genannten Ebenen eingelöst werden soll: Bei **Haldane's** berühmtem Kaninchen (von autochthon eingebettetes Kaninchen in einer präkambrischen Schicht) handelt es sich um ein Phänomen. Eher auf Mechanismen bezogen sind andere Beispiele von **Darwin's** (unmittelbar zweckmäßige Zweckmäßigkeit³⁸) und **Maynard Smith's** (Pflanzen) mit Punkten, deren Anzahl immer aus Primzahlen bestünde, erwähnt in **Burian** 1988: 252 Fn).

C.1.7 Selektion als Ausmerze vs. 'schöpferische Selektion'

Unterschiedlich wird auch die Rolle der Selektion für die Höherentwicklung gesehen. Selektion wird von vielen Autoren als 'Ausmerze' verstanden. Ihr kommt lediglich die Rolle einer Bewahrerin des 'status quo' zu, indem sie dafür sorgt, dass die Lebensformen, die weniger angepasst sind oder auch nur vom Typus abweichen, vernichtet oder doch zumindest im Fortpflanzungserfolg eingeschränkt werden. Als Idealfall wird in dieser Anschauung von einer genetisch einheitlichen Population ausgegangen, Abweichungen werden von der Selektion eliminiert.

'Schöpferische Selektion' hingegen macht nur im Rahmen einer Population mit einer großen Varianz Sinn, die sozusagen ständig Alternativen erzeugt und der Selektion 'darbeitet'. Durch Auslese der jeweils am besten Angepassten kann nach dieser Auffassung Neues entstehen.

C.1.8 Art als gemeinsamer Typus vs. Fortpflanzungsgemeinschaft

Die biologische Art wird im ersten Fall dadurch charakterisiert, dass ihre Angehörigen durch gemeinsame Merkmale verbunden sind. Neue Arten entstehen dann dadurch, dass neue Merkmale bzw. Merkmalskombinationen auftreten. Der Art kommt in diesem Fall gegenüber anderen Taxa keine ausgezeichnete Bedeutung zu. Wesentlich ist die Entstehung von neuen Merkmalen, deren Träger dann als neues Taxon betrachtet werden.

Im zweiten Fall bildet sie die absolut zentrale Evolutionseinheit. Solange eine Fortpflanzungsgemeinschaft (also Genfluss) vorliegt, erfolgt die Entwicklung in eine gemeinsame Richtung. Sobald allerdings eine Fortpflanzungsbarriere etabliert ist, kann eine unterschiedliche Entwicklung erfolgen. Entscheidend sind also keinesfalls irgendwelche Neuheiten, sondern lediglich die reproduktive Isolation.

C.1.9 Transmissionsgenetik vs. physiologische Genetik

Im ersten Fall (Transmissionsgenetik) handelt es sich letzten Endes um die von **Mayr** als 'bean bag genetics' (**Mayr**, beispielsweise 1959: 2 oder 1992 : 22) bezeichnete Auffassung, für die Gene aus unabhängigen Faktoren bestehen, die an die nächste Generation weitergegeben werden. Selbstverständlich wurde dieser Ansatz aufgrund der Erkenntnisse über Pleiotropie und Polygenie verfeinert, im Grunde wird aber immer noch das 'Durchfegen von Genen durch Populationen' modelliert.

Unter 'physiologischer Genetik' soll hier die Auffassung verstanden werden, dass es weniger auf die einzelnen Gene als auf die Wechselwirkung der durch diese codierten Genprodukte ankommt.

38 **Darwin** schrieb:

If it could be proved that any part of the structure of any one species had been formed for the exclusive good of another species, it would annihilate my theory, for such could not have been produced through natural selection. (**Darwin** 1894 : 152)

Dietrich³⁹ stellt beispielsweise in einer Analyse der Bedeutung **Goldschmidts** für die Synthetische Theorie der Evolution dar, dass dieser Gene im Prinzip als Enzyme mit einer komplexen Auswirkung auf die Ontogenese betrachtete. Eine solche Auffassung führt natürlich zwangsläufig zu anderen Einschätzungen der Genwirkung, als wenn diese lediglich als 'Faktoren' betrachtet werden.

C.2 Veranschaulichung der Verwendung der Begriffspaare am Beispiel der Auffassungen Philiptschenkos

Vorbemerkung

Diese Ausführungen sind vorläufig und eher zur Veranschaulichung gedacht. Die meisten Arbeiten **Philiptschenkos** erschienen in russischer Sprache und sind mir daher nicht zugänglich. Als einzige Originalquelle wurde *Variabilität und Variation* herangezogen (**Philiptschenko** 1928) herangezogen. Zwei der oben dargestellten Gegensatzpaare ließen sich auf der Grundlage der zitierten Arbeiten nicht sinnvoll anwenden.

C.2.1 Monistische vs. dualistische Einstellungen

Bei der Einführung des Begriffspaares 'Mikroevolution vs. Makroevolution' ging **Philiptschenko** explizit von einer dualistischen Auffassung von Evolution aus: die sogenannte Mikroevolution wird durch die chromosomalen Gene ('Mendelian factors') bewirkt, während die Makroevolution durch plasmatische Vererbung erfolgt (**Adams** 1990: 298f). Da eine exakte Erforschung der Letzteren durch die Genetik nicht möglich ist, plädiert **Philiptschenko** für eine Trennung von Genetik und Deszendenzlehre.

C.2.2 Reduktionismus vs. Hierarchiedenken

Für die Mikroevolution erkennt **Philiptschenko** durchaus an, dass deren Mechanismen geklärt sind.

Mit einem Wort, sofern die Rede von der Evolution der niederen systematischen Einheiten ist, von den Biotypen bis zu den Arten (vielleicht sogar bis zu den Gattungen, besonders nicht den Linnéschen, sondern den der heutigen Systematiker), ist sie gut durch die uns heutzutage bekannten Faktoren zu erklären, in erster Linie durch Mutationen, zu denen die Bildung neuer Kombinationen und Selektion hinzukommt. (Philiptschenko 1927 : 90 Hervorhebungen im Original, T.W.)

Philiptschenko stellt dann explizit die auch heute noch aktuelle Grundfrage:

Genügen aber alle diese uns bekannten Faktoren der Evolution zur Erklärung des allgemeinen Ganges des Evolutionsprozesses, insofern es sich schon nicht mehr um die "Entstehung der Arten" handelt, sondern der Merkmale sozusagen höherer Ordnung, worunter wir Merkmale der größeren Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen usw. verstehen? (**Philiptschenko** 1927 : 90)

und beantwortet sie wie folgt:

Aber der Gedanke selbst einer Entstehung der Merkmale der höheren systematischen Kategorien durch irgendwelche andere Faktoren, als die Entstehung der niederen taxonomischen Einheiten, scheint auch uns im höchsten Grade wahrscheinlich. (Philiptschenko 1927 : 91 Hervorhebungen im Original, T.W.)

³⁹ **Dietrich** schreibt dort:

The chromosome was made up of a number of these enzymes that created a coordinated reaction system. The action of genes controlling 'development' was, thus, explained in terms of genetic material controlling reactions with specific rates or velocities, which were in tune with other reactions. In this system, mutations were changes in the number of genes that in turn altered the reaction velocities underlying the differentiation of the character in question. (**Dietrich** 1995 : 436)

Philipstschenko ging explizit von (mindestens) zwei Ebenen aus, auf denen Evolution stattfinden kann: der der chromosomalen Gene und der der extra-chromosomalen plasmatischen Vererbung:

Granting that traits characterizing species are carried by genes localized in the chromosomes of the sex cells, he considered it likely that traits of a generic character depend on "entirely special carriers located not in the nucleus, but in the plasm of the sex cells" [...]. (**Adams** 1990 : 298f)

Die Frage allerdings, ob **Philipstschenko** diese unterschiedlichen Faktoren hierarchisch auffasste, muss noch näher untersucht werden.

C.2.3 Gradualismus vs. Saltationismus

Philipstschenko erkennt, wie oben dargestellt, durchaus an, dass durch kleine Mutationsschritte und Selektion eine Anpassungsentwicklung stattfinden kann. Nach seiner Auffassung entstehen aber höhere systematische Einheiten in einem Schritt aus gleichwertigen Taxa.

[...] ist es noch unrichtiger anzunehmen, daß nach den heutigen Anschauungen ein Jordanon sich im Evolutionsprozeß in ein neues Linneon verwandeln kann oder muß. Im Gegenteil, uns scheint, daß sich bei der Evolution die verschiedenen taxonomischen Einheiten so verhalten, daß Gleiches Gleiches erzeugt. Aus einem Biotyp entsteht durch Mutation ein neuer Biotypus, aus einem Jordanon bildet sich - durch eine Neugruppierung der ihn bildenden Biotypen, sowie durch das Auftreten einiger neuer - ein zweites Jordanon; endlich zerfällt ein aus mehreren Jordanonen bestehendes Linneon infolge des Verschwindens einiger von ihnen in zwei selbständige Linneone. Es ist vollkommen richtig, daß niemand eine Umwandlung der Rassen in eine Art beobachtet hat, aber das braucht auch nicht zu sein, da im Prozeß der Evolution eine neue Art oder Arten gewöhnlich aus einer alten Art, eine neue Gattung aus einer anderen Gattung usw. entstehen. (**Philipstschenko** 1927 : 89f)

Philipstschenko geht davon aus, dass eine systematische Einheit direkt durch eine Mutation aus einer gleichwertigen entsteht. Das ist als ein Sprung zu werten.

C.2.4 Internalismus vs. Externalismus

Adams zitiert einige Passagen aus russisch-sprachigen Arbeiten **Philipstschenkos**, aus denen eindeutig hervorgeht, dass **Philipstschenko** eine internalistische Auffassungen vertrat:

Citing as a "general law" that "each whole develops primarily under the influence of its own internal causes and impulses that may be affected only secondarily by external ones" (a view referred to as "autogenesis" in Russian scientific literature), **Filipchenko** concluded with the assertion that "in general organic evolution originates primarily under the influence of causes lying within organisms, which the action of their surrounding environment can affect only in a purely secondary way" [...]. (**Adams** 1990 : 298)

Interessant ist in diesem Zusammenhang auch die Einschätzung **Philipstschenkos** durch **Alexandrov**:

Like many other Petersburg biologists of his generation, **Filipchenko** was deeply influenced by vitalism and holism. His philosophical approach can be characterized as a kind of organicism. (**Alexandrov** 1994 : 50)

Philipstschenko ging offensichtlich davon aus, dass Evolution (verstanden als Makroevolution) vor allem durch Faktoren erfolgt, die in den Organismen selber zu suchen sind.


C.2.5 Transformationelle vs. Divergenz-Evolution

Diesbezügliche Auffassungen **Philipstschenkos** müssten noch näher untersucht werden.

C.2.6 Phänomene vs. Prozesse

Philipstschenko stellt klar, dass die Ergebnisse der Genetik zu seiner Zeit nicht hinreichen, eine Makroevolution zu erklären. Nach **Philipstschenkos** Auffassung ist die Genetik (verstanden als Transmissionsgenetik) eine exakte Wissenschaft, während die Deszendenzlehre eher spekulative Merkmale aufweist.

Bei einer solchen Sachlage [Makroevolution kann nicht erklärt werden, T.W.] muß zugegeben werden, daß die Entscheidung der Frage über die Faktoren der größeren Züge der Evolution, d. h. dessen, was wir Makroevolution nennen, unabhängig von den Ergebnissen der gegenwärtigen Genetik geschehen muß. So vorteilhaft es für uns auch wäre, uns auch in dieser Frage auf die exakten Resultate der Genetik zu stützen, so sind sie doch, unserer Meinung nach, zu diesem Zweck ganz unbrauchbar, da die Frage über die Entstehung der höheren systematischen Einheiten ganz außerhalb des Forschungsgebietes der Genetik liegt. Infolgedessen ist letztere auch eine exakte Wissenschaft, während die Deszendenzlehre heute, ebenso wie auch im XIX. Jahrhundert, einen spekulativen Charakter trägt. (**Philipschenko** 1927 : 94)

Man muss sich in diesem Zusammenhang vor Augen halten, dass 'Genetik' in diesem Zusammenhang stets 'Transmissionsgenetik' bedeutet.  deren Methodik besteht im Wesentlichen darin, Organismen mit verschiedenen Merkmalskombinationen zu kreuzen und die Verteilung dieser Eigenschaften in der Nachkommenschaft zu untersuchen. Arten lassen sich (per definitionem) nicht kreuzen, daher kann die Transmissionsgenetik als exakte Wissenschaft, auch in Form der Populationsgenetik, über Fragen der Makroevolution keine Aussagen machen. Sie kann bestenfalls einen Rahmen abstecken, innerhalb dessen sich Mechanismen bewegen müssen.

Philipschenkos Kenntnisse, auch die in den eher mathematischen Aspekten der Populations-Genetik, waren über jeden Zweifel erhaben. Dennoch war er der Auffassung, dass diese Mechanismen nicht in der Lage waren, die Makroevolution zu erklären. **Philipschenko** ging konkret von einer dualistischen Auffassung aus: die Makroevolution beruht nicht auf chromosomaler Vererbung. **Philipschenko** stellt zunächst dar, dass noch nicht bewiesen ist, dass letztendlich die Gene (auf den Chromosomen im Kern) für die Vererbung der Merkmale der höheren systematischen Kategorien verantwortlich sind.

Endlich besteht der Hauptunterschied der Merkmale der Biotypen, Jordanone und Linneone von den Merkmalen der höheren systematischen Kategorien, wie uns scheint, darin, daß die Träger der ersteren Gene sind, für die zweiten dagegen dieses noch niemand bewiesen hat; im Gegenteil, die Ergebnisse der Entwicklungsmechanik zeugen eher dafür, daß die Gattungsmerkmale und auch die der höheren systematischen Kategorien, ebenso wie die ersten Entwicklungsstadien des Eis, nicht durch den Kern, sondern durch das Plasma bestimmt werden. (**Philipschenko** 1927 : 92)

Philipschenko will keine neue Evolutionstheorie entwickeln, er sieht aber die Beweislast bei den Befürwortern einer ausschließlich durch chromosomale Gene bewirkten Evolution:

Wir wollen uns hier bei dieser Frage nicht länger aufhalten, da wir nicht die Absicht haben, zu ihrer Lösung irgendwelche neue Tatsachen hinzuzufügen. Wir können aber nicht umhin zu erwähnen, das das onus probandi hier, wie auch bei der Behandlung der Frage über die Vererbung der erworbenen Eigenschaften, denen zukommt, die behaupten, nicht aber denen, die leugnen. Wir leugnen bloß, daß alle Eigenschaften des Organismus auf die genotypische Struktur zurückzuführen sind, und schließen uns der Meinung Loeb's an, der sagt: "the organism is not to be considered a mere mosaic of Mendelian factors" (1916, S. 247). Solange das Gegenteil nicht bewiesen ist, nämlich daß auch die Merkmale höherer systematischer Kategorien auf Gene zurückführbar sind, können wir unbeirrt Johannsens Gedanken vertreten, daß die uns bekannten Erscheinungen, wie Mutationen und Kombinationen, "kaum ein direktes Interesse für das Verständnis der größeren Züge der Evolution beanspruchen können". (**Philipschenko** 1927 : 93)

Philipschenko wendet sich konkret gegen eine Darstellung der Evolution auf der Ebene der Prozesse (die in den Bereich der Genetik, also der exakten Wissenschaften gehören würde), sondern stellt Phänomene dar, die bisher auf der Basis der bekannten Mechanismen nicht erklärt werden können.

C.2.7 Transmissionsgenetik vs. physiologische Genetik

Philipschenko versteht sich als Genetiker und damit Vertreter einer exakten Naturwissenschaft. Er tritt explizit für eine Trennung von Genetik und Evolutionsforschung (die er, wie damals üblich, als 'Deszendenzlehre' bezeichnet) ein.

Aus diesem Grunde kann und darf die Genetik als solche kein der Evolution als Ganzem oder auch nur solchen Fragen, wie Artbildung u. dgl., gewidmetes Kapitel enthalten. Alles dieses muß sie der Deszendenzlehre überlassen, welche als selbständige biologische Disziplin viel früher, als die Genetik entstanden ist, wenn sie diese auch hervorgerufen hat, aber nicht nach dem Umbildungs-, sondern

nach dem Knospungstypus, d. h. sie ist nicht selbst zur Genetik umgewandelt worden und hat sich verhältnismäßig wenig in ihrem Umfang verringert. Eine derartige Deutung der gegenseitigen Beziehungen dieser beiden Disziplinen ist neuerdings auch von vielen anderen Autoren durchgeführt worden und kann unserer Meinung nach sowohl für die Genetik, als auch für die Deszendenzlehre nur zum Vorteil gereichen. (**Philipstschenko** 1927 : 84)

Philipstschenko hat sich sehr intensiv mit Artkreuzungen beschäftigt. Die so gewonnenen Ergebnisse sind in seinen Augen exakte Wissenschaft. Da diese Methoden aber auf die eigentlich interessanten Phänomene der Evolution nicht angewendet werden können, handelt es sich bei der Deszendenzlehre um eine eher beschreibende Wissenschaft. Genetik in dem von **Philipstschenko** verwandten Sinn ist Transmissionsgenetik.

C.2.8 Selektion als Ausmerze vs. 'schöpferische Selektion'

Diesbezügliche Auffassungen **Philipstschenkos** müssten noch näher untersucht werden.

C.2.9 Art als gemeinsamer Typus vs. Fortpflanzungsgemeinschaft

In der Definition im 'locus classicus' (**Philipstschenko** 1927: 93 f, s.o.) scheint auf den ersten Blick der Art eine Schlüsselrolle zuzukommen, wie das in vielen Definitionen des Begriffspaares 'Mikroevolution vs. Makroevolution' der Fall ist. **Alexandrow** verneint das aber ausdrücklich:

It may seem that Filipchenko would have regarded speciation as the watershed between micro- and macroevolution, but this is not the case. Filipchenko never considered speciation as the central problem of evolution. In his view, speciation was the same gradual process of differentiation of groups as any other microevolutionary change, governed by natural selection, "at first biotypes, then Jordanons and, finally, new species or Linneons." For him, the distinction between Linnean species and Jordanons was only quantitative. (**Alexandrow** 1994 : 53)

Diese Aussagen scheinen mir eher für eine Auffassung von 'Art' als gemeinsamer Typus zu sprechen. **Philipstschenko** scheint nicht davon auszugehen, dass eine Art vor allem als Fortpflanzungsgemeinschaft aufzufassen ist.

DLiteraturliste

Vorbemerkung: Einige Arbeiten stehen nur im Internet zur Verfügung. Als Quelle wurde in diesem Fall der URL des betreffenden Artikels angegeben. Da immer die Gefahr besteht, dass Internet-Seiten gelöscht werden, wurden die angegebenen Artikel lokal gesichert. Bei Bedarf können Kopien bei mir angefordert werden. Da Internet-Artikel üblicherweise keine Seitenangaben aufweisen, habe ich in diesem Fall 'URL' angegeben. Es dürfte jedoch kein Problem bereiten, bei Bedarf die zitierte Stelle mit Hilfe der Suchen-Funktion des Browsers aufzufinden.

- Adams, M.B. 1990 'Filipchenko [Philipstschenko], Jurii Aleksandrovich' in: Holmes; F.L. (ed.) 'Dictionary of Scientific Biography. Vol. 17, supp. 2' New York, Scribner's, S. 297-303
- Adams, M.B. 1994a 'Introduction: Theodosius Dobzhansky in Russia and America' in: Adams; M.B. (ed.) 'The Evolution of Theodosius Dobzhansky. Essays in His Life and Thought in Russia and America' Princeton, Princeton University Press, S. 3-11
- Adams, M.B. 1994b 'Preface' in: Adams; M.B. (ed.) 'The Evolution of Theodosius Dobzhansky. Essays in His Life and Thought in Russia and America' Princeton, Princeton University Press, S. vii-x
- Alexandrow, D.A. 1994 'Filipchenko and Dobzhansky: Issues in Evolutionary Genetics in the 1920s' in: Adams; M.B. (ed.) 'The Evolution of Theodosius Dobzhansky. Essays in His Life and Thought in Russia and America' Princeton, Princeton University Press, S. 49-62

- Beurton, P.J. 1967 'Zum Verhältnis von Mikro- und Makroevolution' *Deutsche Zeitschrift für Philosophie* 24:810-826
- Bock, W.J. 1970 'Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models' *Evolution* 24:704-722
- Bowler, P.J. 1983 'The Eclipse of Darwinism [Duplikat]' Baltimore, John Hopkins University Press
- Buchner, P. 1938 'Allgemeine Zoologie', Quelle & Meyer
- Burian, R.M. 1988 'Challenges to the Evolutionary Synthesis' in: Hecht; Wallace 'Evolutionary Biology, Vol. 23' New York; London, Plenum Press, S. 247-269
- Burian, R.M. 1994 'Dobzhansky on Evolutionary Dynamics: Some Questions about His Russian Background' in: Adams; M.B. (ed.) 'The Evolution of Theodosius Dobzhansky. Essays in His Life and Thought in Russia and America' Princeton, Princeton University Press, S. 129-140
- Carroll, S.B. 2001 'The big picture' *Nature* 409:669-669
- Charlesworth, B.; Lande, R.; Slatkin, M. 1982 'A neo-Darwinian commentary on macroevolution' *Evolution* 36:474-498
- Conway Morris, S. 1994 'Wonderfully, gloriously wrong. Basic Questions in Paleology: Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics' *Trends in Evolution and Ecology* 9:15-16
- Darwin, C. 1894 'The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life' London, John Murray
- Dawkins, R. 1982 'The Extended Phenotype' Oxford; San Francisco, W. H. Freeman
- Dawkins, R. 1985 'What was all the fuss about' *Nature* 316:683-684
- Dawkins, R. 1986 'The Blind Watchmaker' Essex, Longman
- Dietrich, M.R. 1995 'Richard Goldschmidt's 'Heresis' and the Evolutionary Synthesis' *Journal of the History of Biology* 28:431-461
- Dobzhansky, T. 1937 'Genetics and the Origin of Species' New York, Columbia University Press
- Eldredge, N. 1985 'Time Frames. The Evolution of Punctuated Equilibria' Princeton, New Jersey, Princeton University Press
- Eldredge, N. 1995 'Reinventing Darwin: The Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory' New York, John Wiley
- Futuyma, D.J. 1998 'Evolutionary Biology' Sunderland (Mass.), Sinauer Associates, Inc.
- Futuyma, D.J.; Lewontin, R.C.; Mayer, G.G.; Seger, J.; Stubblefield, J.W. 1981 'Macroevolution conference' *Science* 211:770
- Gayon, J. 1990 'Critics and criticism of the modern Synthesis. The viewpoint of a philosopher' *Evolutionary Biology* 24:1-50
- Goldschmidt, R.B. 1940 'The Material Basis of Evolution' New Haven, Yale University Press
- Gould, S.J. 1977 'The return of hopeful monsters' *Nat. Hist.* 86:22-30
- Gould, S.J. 1980 'Is a new and general theory of evolution emerging?' *Paleobiology* 6:119-130
- Gould, S.J. 1982a 'The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution' in: Milkman; R. (ed.) 'Perspectives on Evolution', Sinauer, Sunderland, S. 83-104
- Gould, S.J. 1982b 'The uses of heresy: an introduction to R. Goldschmidt's: The Material Basis of Evolution' in: Goldschmidt 'The Material Basis of Evolution' New Haven, London, Yale University Press, S. xiii-xlii
- Gould, S.J. 1983 '[Answer to Schopf and Hoffman]' *Science* 219:4-
- Grantham, T.A. 1995 'Hierarchical Approaches to Macroevolution: Recent Work on Species Selection and the "Effect Hypothesis"' *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26:301-321
- Greenwood, P.H. 1979 'Macroevolution - myth or reality?' *Biological Journal of the Linnaean Society* 12:293-304

- Grene, M. 1958 'Two Evolutionary Theories' *British Journal of the Philosophy of Science* 9:110-127; 185-193
- Grene, M. 1990 'Is evolution at a crossroads?' *Evol. Biol.* 24:51-80
- Harwood, J. 1993 'Styles of Scientific Thought. The German Genetics Community 1900-1933' Chicago, Chicago University Press
- Harwood, J. 1996 'Weimar Culture and Biological Theory: A Study of Richard Woltereck (1877 - 1944)' *History of Science* 34:347-377
- Heberer, G. 1943 'Das Typenproblem in der Stammesgeschichte' in: Heberer, G. (ed.) 'Die Evolution der Organismen' Jena, G. Fischer, S. 545-585
- Heberer, G. 1958 'Zum Problem der additiven Typogenese' *Uppsala Univ. Arsskr.* 1:40-47
- Hoffman, A. 1989 'Arguments on Evolution. A Paleontologist's Perspective' New York, Oxford, Oxford University Press
- Jepsen, G.L.; Mayr, E.; Simpson, G.G.; eds., 1949 'Genetics, Paleontology, and Evolution' Princeton, Princeton University Press
- Junker, R.; Scherer, S. 1998 'Evolution. Ein kritisches Lehrbuch. 4. Auflage' Weyel, Gießen
- Junker, T. 1999 'Was war die Evolutionäre Synthese? Zur Geschichte eines umstrittenen Begriffs' in: Junker; Engels; Hrsg. 'Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930 - 1959' Berlin, VWB, S. 31-78
- Kämpfe, L.; (Hrsg.), 1992 'Evolution und Stammesgeschichte der Organismene' Jena, Gustav Fischer Verlag
- Krasil'nikov, N.A. 1958 'Soil Microorganisms and Higher Plants (Original: Mikroorganizmy pochvy i vysshie rasteniva) Transl. Dr. Y. Halperin', URL
- Kraus, O.; Hoßfeld, U. 1998 '40 Jahre "Phylogenetisches Symposium" (1956 - 1997): eine Übersicht - Anfänge, Entwicklung, Dokumentation und Wirkung -' *Jb. Gesch. und Theorie d. Biol.* V:157-186
- Levinton, J. 1988 'Genetics, Paleontology and Macroevolution' Cambridge; New York; New Rochelle; Melbourne; Sydney, Cambridge University Press
- Lewin, R. 1980 'Evolutionary Theory Under Fire' *Science* 210:883-887
- Lewontin, R.C. 1983 'Organism as subject and object of evolution' *Scientia* 118:65-82
- Loeb, J. 1916 'The Organism as a Whole From a Physico-Chemical Viewpoint' New York, G. P. Putnam's Sons
- Ludwig, W. 1943 'Die Selektionstheorie' in: Heberer, G. (ed.) 'Die Evolution der Organismen' Jena, G. Fischer, S. 479-520
- Mahner, M.; Bunge, M. 1997 'Foundations of Biophilosophy', Springer, Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo
- Maynard Smith, J. 1981 'Macroevolution' *Nature* 289:13-14
- Maynard Smith, J. 1984 'Palaeontology at the high table' *Nature* 309:401-402
- Mayr, E. 1959 'Where are we?' *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:1-14
- Mayr, E. 1982 'Darwinistische Mißverständnisse' *Dialektik* 5:44-57
- Mayr, E. 1984 'Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt', Springer, Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo
- Mayr, E. 1988 'Toward a new Philosophy of Biology' Cambridge, Mass.; London, Cambridge University Press
- Mayr, E. 1991a 'Eine neue Philosophie der Biologie', Piper, München; Zürich
- Mayr, E. 1991b 'Einführung (zum Kapitel Makroevolution)' in: Mayr 'Eine neue Philosophie der Biologie', Piper, München; Zürich, S. 319-322
- Mayr, E. 1991c 'Speziationsevolution durch punktierte Gleichgewichte' in: Mayr 'Eine neue Philosophie der Biologie', Piper, München; Zürich, S. 388-426
- Mayr, E. 1992 'Controversies in retrospect' *Oxford Surv. Evol. Biol.* 8:1-34
- Mivart, St.G. 1871 'On the genesis of species' London, MacMillan

- Nägeli, C.W.V. 1884 'Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre' Leipzig; Jena; Berlin
- Osborn, H.F. 1938 'Eighteen principles of adaptation in Alliomitons and Aristogenes', *Paleobiologica*
- Parr, A.E. 1926 'Adaptogenese und Phylogenese. Zur Analyse der Anpassungserscheinungen und ihrer Entstehung' Berlin, Abh. Theorie organ. Entwicklung
- Philipschenko, J. 1927 'Variabilität und Variation' Berlin, Borntraeger
- Reif, W.-E. 1983 'Evolutionary theory in German paleontology' in: Grene, M. (ed.) 'Dimensions of Darwinism. Themes and Counterthemes in Twentieth-Century Evolutionary Theory' Cambridge, Cambridge University Press, S. 173-203
- Reif, W.E. 1997 'Typology and the Primacy of Morphology: The Concepts of O. H. Schindewolf' *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 205:355-371
- Reif, W.E. 1999 'Deutschsprachige Paläontologie im Spannungsfeld zwischen Makroevolutionstheorie und Neo-Darwinismus (1920 - 1950)' in: Junker; Engels; Hrsg. 'Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930 - 1959' Berlin, VWB, S. 151-188
- Reif, W.-E. 2000 'Darwinism, gradualism and uniformitarianism' *N. Jb. Geol. Paläont* 11:669-680
- Reif, W.-E.; Junker, T.; Hoßfeld, U. 2000 'The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis' *Theory Biosci* 119:41-91
- Remane, A. 1939 'Der Geltungsbereich der Mutationstheorie' *Zool. Anz. Suppl.* 12:206-220
- Ridley, M. 1996 'Evolution' Abingdon, Blackwell Science
- Ruse, M. 1999 'Stephen Jay Gould. Speaking Out for Paleontology' in: Ruse 'Mystery of Mysteries. Is Evolution a Social Construction?' Cambridge, Massachusetts; London, Harvard University Press, S. 135-152
- Rutsch, R.F. 1952 'Diskussionssitzung über Mikro- und Makroevolution' *Eclog. Geol. Helvet* 45:357-
- Schindewolf, O.H. 1945 'Darwinismus oder Typostrophismus?' *Kulönnyomat a Magyar Biol. Kutat. Munkaibol* 16:107-177
- Schindewolf, O.H. 1950 'Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeitmessung, Organische Stammesentwicklung, Biologische Systematik' Stuttgart, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung
- Schindewolf, O.H. 1969 'Über den "Typus" in morphologischer und phylogenetischer Biologie' *Akad. d. Wissensch. Mathem. Naturwiss. Klasse* 4:56-131
- Schuh, F. 1937 'Gedanken über die bei der tierischen Entwicklung hervortretenden Entwicklungsrichtungen', *Paläont. Z.*
- Senglaub, K. 1998 'Neue Auseinandersetzungen mit dem Darwinismus' in: Jahn; (Hrsg.) 'Geschichte der Biologie' Jena; Stuttgart; Lübeck; Ulm, Fischer, S. 558-579
- Sewertzoff, A.N. 1931 'Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution' Jena, G. Fischer
- Skelton, P. (ed.), 1993 'Evolution - A Biological and Palaeontological Approach' Harlow; mult., Prentice Hall
- Stanley, S.M. 1979 'Macroevolution: Pattern and Process', W. H. Freeman, San Francisco
- Strickberger, M.E. 2000 'Evolution' Sudbury; mult, Jones and Bartlett
- Wagner, G.P. 1985 'Über die populationsgenetischen Grundlagen einer Systemtheorie der Evolution' in: Ott; Wagner; Wuketits; (Hrsg.) 'Evolution, Ordnung und Erkenntnis' Berlin; Hamburg, Paul Parey, S. 97-111
- Wappler, S. 1973 'Philosophische Studien zum Problemkreis Genetik und Evolution' Jena, VEB Gustav Fischer Verlag
- Wassermann, G.D. 1981 'On the nature of the theory of evolution' *Philos. Sci.* 48:416-437
- Wieser, W. 2000 'Die Evolutionsbiologie (Beitrag zur Umfrage 'Die großen Themen der Biowissenschaften')' *BiuZ* 30(6):370-371
- Wilkins, J. 1997 'Macroevolution' <http://www.talkorigins.org/faqs/macroevolution.html>, url

- Willmann, R. 1988 'Microevolution as the only evolutionary mode' *Eclogae Geol. Helv* 81:895-903
- Zirnstein, G. 1979 'Die Hauptaspekte von Lamarcks Evolutionshypothese' *Biol. Rdsch.* 17:345-366