

Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.	82/83	S. 169–192	8 Abb.	0 Tab.	Freiburg 1994
-----------------------------------	-------	------------	--------	--------	---------------

Die unendliche Synthese – Erweiterungen der Evolutionstheorie seit 1950

von

Michael Schmitt, Bonn

Zusammenfassung

Die Evolutionstheorie wurde auch nach 1950 (dem Abschluß der Synthese durch DOBZHANSKY, HUXLEY, MAYR, RENSCH, SIMPSON und STEBBINS) weiterentwickelt. Als wesentliche neuere Beiträge werden hier vorgestellt: die Neutralitätstheorie (mehr Mutationen als davor vermutet wirken sich nicht fitness-erhöhend aus, der Zufall spielt also eine bedeutendere Rolle als ihm in der Synthetischen Theorie eingeräumt wird), der Punktualismus (die Rate evolutiver Änderung schwankte stärker als bisher angenommen, auch spielen nicht-lineare Gesetzmäßigkeiten eine so wichtige Rolle, daß die Chaostheorie adäquate Beschreibungen von evolutiven Vorgängen liefern kann), der Synökologische Ansatz (Wechselbeziehungen zwischen Organismen prägten den Verlauf der Evolution in höherem Maß als herkömmlicher Weise unterstellt, abgestuft von paarweiser über diffuse Koevolution bis zu relativer Unabhängigkeit von Evolutionslinien) und die Soziobiologie einschließlich der Verhaltensökologie (das früher gültige Konzept der Arterhaltung als „treibende Kraft“ der Evolution ist unhaltbar, entscheidend ist vielmehr die Vermehrung eigener Allele; Fortpflanzungssysteme, Verhalten und gestaltliche Merkmale erscheinen unter diesem Gesichtspunkt in neuem Licht).

1. Einleitung

Kritik an der herkömmlichen Evolutionstheorie ist derzeit häufig zu hören und zu lesen. Von fundamentalistischer Kritik, von der hier nicht die Rede sein soll, einmal abgesehen, werden in letzter Zeit zunehmend mehr Stimmen aus der Wissenschaft laut, die behaupten, „der Neodarwinismus“ (oder wie die Synthetische Theorie der Evolution eben sonst genannt wird) sei überholt, widerlegt, unbefriedigend oder unwissenschaftlich. Mit dem Vorwurf der Unwissenschaft-

lichkeit haben sich genügend Publikationen beschäftigt (vgl. RUSE 1982; VAN DONGEN & VOSSEN 1984; WILLIAMS 1982, 1985), er kann m.E. als entkräftet gelten. Solange die Theorie der Plattentektonik oder die Fallgesetze als wissenschaftlich gelten, ist auch die Evolutionstheorie legitimer Teil der Naturwissenschaft Biologie.

Allerdings soll nicht bestritten werden, daß etliche Behauptungen auch manche Lehrbuchmeinung – nicht den hypothetiko-deduktivistischen Maßstäben von Wissenschaftlichkeit (nach POPPER 1971) genügen. Das liegt zweifellos zum Teil an einer gewissen Laxheit ihrer Urheber in wissenschaftstheoretischen Dingen. Es darf aber nicht übersehen werden, daß die Evolutionsbiologie (die auf die Evolutionstheorie gründet) auch eine historische Wissenschaft ist, in der zu einem Teil grundsätzlich andere Aussagen und Erklärungen nötig sind als in einer rein empirischen Wissenschaft. In „nomologisch-deduktiven“ Erklärungen bilden ein Satz von allgemeingültigen Gesetzen und ein Satz von Ausgangs- und Randbedingungen das *explanans* (den Erklärungsgrund). Aus diesem folgt ein spezieller Schluß, das *explanandum* (das zu Erklärende). Solche nomologisch-deduktiven Erklärungen gelten an jedem Ort und zu jeder Zeit, solange die entsprechenden Gesetze gelten und die entsprechenden Ausgangs- und Randbedingungen herrschen. Von dieser Art von Erklärung sind die „historisch-narrativen“ Erklärungen zu unterscheiden. Sie erklären jeweils nur Einzelfälle aus ihren geschichtlichen Vorläufern. Dabei fußen sie selbstverständlich auf nomologisch-deduktiven Erklärungen, gehen aber über diese hinaus (s. BOCK 1991). Der Evolutionsbiologie vorzuwerfen, sie liefere nicht ausschließlich nomologisch-deduktive Erklärungen, heißt ihr Wesen zu erkennen. Die Evolutionsbiologie kann Evolution ohne historisch-narrative Erklärungen nicht vollständig erklären, so wenig wie der Ausgang der Schlacht von Waterloo durch die Gesetze der Physik erklärt werden könnte.

Die Evolutionstheorie als grundlegendes geistiges Werkzeug der Evolutionsbiologie ist also sicher nicht „unwissenschaftlich“. Es bleibt die Frage, ob sie widerlegt, überholt oder unbefriedigend ist. Um dies beurteilen zu können, wird zunächst geklärt, was überhaupt unter „die Evolutionstheorie“ verstanden werden soll.

2. Die geschichtlichen Voraussetzungen

2.1 Der Darwinismus

Auf Charles Robert DARWIN's (1809–1882) Werk fußt noch heute die Evolutionstheorie. Nach seinen Vorstellungen kam die Vielfalt der Lebewesen und ihre Angepaßtheit an die Gegebenheiten der Umwelt durch einen mehrstufigen Vorgang zustande: Erstens sind die Nachkommen eines Individuums bzw. Paars unter sich nicht völlig gleich. Zweitens geht diese Ungleichheit mit (leicht) ver-

schiedener Fähigkeit einher, unter gegebenen Umweltbedingungen zu leben und Nachkommen hervorzubringen. Drittens sind einige dieser Verschiedenheiten erblich, so daß die höhere Lebens- und Fortpflanzungsfähigkeit an die Nachkommen weitergegeben wird. In Anpassung an verschiedene Umweltbedingungen entstehen auf diese Weise unterschiedliche Rassen einer Art. Aus solchen kleineren Unterschieden entwickeln sich größere, so daß neue Arten, Gattungen etc. entstehen.

Diese Erklärung enthält zwei Prinzipien, die mit den Schlagworten „Abstammung mit Modifikation“ und „Anpassung durch Selektion“ gekennzeichnet werden können. Unter „Selektion“ wird dabei der in Abhängigkeit vom Grad der Angepaßtheit unterschiedliche Fortpflanzungserfolg verstanden.

DARWIN hatte keine genaue Vorstellung vom Mechanismus der Vererbung. Er hielt, vor allem in späteren Auflagen der „Entstehung der Arten . . .“, die Erblichkeit von Veränderungen für möglich, die durch Gebrauch und Nichtgebrauch von Organen verursacht wurden. Auch waren seine Ansichten von der Entstehung neuer Arten nicht sehr präzis, weil er keinen theoretisch klaren Begriff von „Art“ hatte. Für DARWIN war klar, daß die Entstehung und Umwandlung von Arten nur in kleinen Schritten vor sich gehen konnte. Sowohl für ihn als auch für spätere Wissenschaftler bestand zwischen dieser Grundannahme (des allmählichen Entstehens von Merkmalen) und den beobachteten großen Unterschieden zwischen den beobachteten Formen von Lebewesen eine Spannung, die von etlichen seiner Kritiker auch als Widerspruch formuliert wurde. In der Folge wurden Erbänderungen allein (Mutationismus) oder Umwelteinflüsse allein (Selektionismus) für ausreichende Erklärungen gehalten. Eine Zusammenschau und „Versöhnung“ der auseinanderstrebenden und zerstrittenen Richtungen in der Evolutionsbiologie brachte erst die „Synthese“ der Evolutionstheorie zwischen 1937 und 1950.

2.2 Synthetische Theorie

Beginnend mit dem Buch *Genetics and the Origin of Species* (1937) von Th. DOBZHANSKY (1900–1975) begann eine Phase von ca. 14 Jahren, in der die 6 „Architekten der synthetischen Theorie“ (MAYR 1984) Erkenntnisse aus Genetik, Populationsbiologie und Paläontologie zu einer umfassenden Erklärung der Evolution vereinigten. Es waren neben DOBZHANSKY der Ornithologe und Systematiker Ernst MAYR (*1904), der Zoologe Julian Sorell HUXLEY (1887–1975), der Paläontologe George Gaylord SIMPSON (1902–1984), der Zoologe und Biogeograph Bernhard RENSCH (1900–1990) und der Pflanzengenetiker G. Ledyard STEBBINS (*1906).

Die Kernaussage der Synthetischen Theorie wird oft mit „Mutation und Selektion“ umschrieben. Das ist im großen und ganzen auch zutreffend, gibt aber nur einen Teil des Ganzen wieder. Im wesentlichen besteht die Synthetische Theorie aus der Annahme von vier „Faktoren“, die Evolution bewirken:

1. Mutation, das ist die ungerichtete Änderung des Erbguts, 2. Selektion, das ist der differentielle Fortpflanzungserfolg in Abhängigkeit von der Angepaßtheit, 3. Isolation, das ist die Verhinderung des Austauschs von genetischer Information zwischen Individuen bzw. Populationen von Individuen und 4. Zufall (oder „genetische Drift“), das ist jede Änderung der genetischen Zusammensetzung einer Population (des Genpools), die nicht mit unterschiedlicher Angepaßtheit zusammenhängt. Manchmal wird die Rekombination der genetischen Information als eigener Faktor behandelt, manchmal, vor allem im deutschen Sprachraum, auch die Annidation (Einnischung, nach LUDWIG 1948). Diese klassische Mehrstufen-Theorie erklärt einerseits das Entstehen von neuer Erbinformation (durch die Mutationen), andererseits die Angepaßtheit der Organismen (durch die Selektion), sie erklärt aber auch den Ursprung und die Existenz von Arten (durch Isolationsmechanismen), und sie bezieht auch die Zufallsprozesse ein, deren Eintreffen und Auswirkungen nur durch statistische Verfahren bemerkt und beschrieben werden können.

Die Neuzusammensetzung des Vorrats an Erbinformation durch Austausch von Teilen desselben zwischen verschiedenen Individuen einer Art (in manchen Fällen auch zwischen Individuen verschiedener Arten) erhöht die Vielfältigkeit der Individuen in einer Population. Die Auswirkungen entsprechen denen von Mutationen, sie verstärken und beschleunigen jedoch das Wirken der Selektion, weil durch sie Genotypen schneller „ausprobiert“ werden als sie durch pure Mutationseffekte entstehen würden.

Unter „Annidation“ verstand Wilhelm LUDWIG (1901–1959) das Überleben von Genotypen, die eigentlich konkurrenzunterlegen wären, durch Ausweichen ihrer Träger auf noch nicht genutzte Umweltgegebenheiten. Das ist genau besehen ein Teil des Faktors „Selektion“, aber die Beschreibungsebene ist eine andere. „Annidation“ benennt einen bestimmten Vorgang, durch den manche Individuen ihre Fitness (= Eignung, gemeint ist der relative Fortpflanzungserfolg – gemessen an den erfolgreichsten Individuen der Population) erhöhen können.

Die Synthetische Theorie erklärt die Evolution der Organismen als einen stufenlosen Vorgang, in dem kleine Schritte sich bis hin zu großen Unterschieden aufsummieren. Die Entstehung von „Großgruppen“ (die als „Ordnungen“, „Klassen“, „Stämme“ oder „Reiche“ klassifiziert werden) soll dieser Theorie zufolge prinzipiell durch dieselben Vorgänge verursacht werden wie die Entstehung von Arten (es werden dieselben Mechanismen für die „Mega-“ und „Makroevolution“ angenommen wie für die „Mikroevolution“).

Vor allem sind es zwei Aspekte, die immer wieder zu Kritik oder Unbehagen Anlaß geben und geben: Zum einen der Primat der Selektion bei der Erklärung von Angepaßtheit und zum andern die Allmählichkeit und Stufenlosigkeit der evolutiven Veränderungen.

3. Erweiterungen nach 1950

3.1 Vorbemerkung

Ziel des vorliegenden Beitrags ist es, eine – notwendiger Weise persönlich gefärbte – Auswahl von wichtigen Ergänzungen und Ausweitungen der Evolutionstheorie vorzustellen. Es soll hier nicht eine Auseinandersetzung mit den vielen Kritiken und Widerlegungsversuchen geführt werden. In gewissem Umfang habe ich mich mit solchen Einwänden an anderen Orten beschäftigt (SCHMITT 1983, 1986, 1992b, 1993).

3.2 Neutralitätstheorie

Nicht jede Veränderung der genetischen Information führt auch zu einem veränderten Merkmal. Viele Mutationen bleiben „stumm“ Vor allem sind es Änderungen an der dritten Stelle eines jeden Basen-Triplets, die in den meisten Fällen keinen phänotypischen Effekt haben (wegen der „Degeneration“ des genetischen Code). Aber auch wenn eine Basensubstitution zu einer Veränderung der Protein-Primärstruktur führt, muß nicht eine sicht- und meßbare Veränderung der Fitness die Folge sein. In der Primärstruktur eines Eiweißmoleküls spielen viele Aminosäuren nur die Rolle von „Abstandshaltern“. Für die Funktion des Proteins ist es völlig unerheblich, von welchem Baustein diese Rolle ausgefüllt wird. Ob eine Mutation, die „stumm“ bleibt, in einer Population verloren geht oder bestehen bleibt, ist nur vom Zufall abhängig. Der Zufall bestimmt jedoch nicht nur das Schicksal von selektionsneutralen Mutationen. Auch vorteilhafte Mutationen gehen mit hoher Wahrscheinlichkeit zufällig wieder verloren, ohne eine Rolle in der Evolution gespielt zu haben. Darauf haben bereits John Burdon Sanderson HALDANE (1892–1964) und Ronald Aylmer FISHER (1890–1962) vor über 60 Jahren hingewiesen (1927 bzw. 1930). Beispielsweise wird eine Mutation mit einem Selektionsvorteil von 1 % (das ist ein vergleichsweise hoher Selektionsvorteil) nur in 2 % aller Fälle erhalten bleiben und in den übrigen 98 % zufällig verloren gehen. Umgekehrt können selektionsneutrale Mutationen sich auch rein zufällig ausbreiten und schließlich in einer Population eine Häufigkeit von 100 % erreichen (Abb. 1).

Motoo KIMURA (*1924) entwickelte in konsequenter Weiterverfolgung dieser Ansätze eine „Neutralitätstheorie der molekularen Evolution“ (1987 bzw. 1983). KIMURA zeigte mit umfangreichem Belegmaterial, daß auf der molekularen Ebene die überwiegende Mehrzahl der beobachtbaren Mutationen sich offensichtlich verhält wie von der „Neutralitätstheorie“ vorhergesagt (es handelt sich dabei nicht um „genotypische“ Merkmale im Unterschied zu „phänotypischen“ – „Phänotyp“ ist alles, was von der DNA abgelesen wird, also auch die Struktur von RNA-Molekülen und letztlich auch die räumliche Struktur der DNA, vgl. MAYR 1982). Im Gegensatz zu vielen anderen Kritikern der „Synthe-

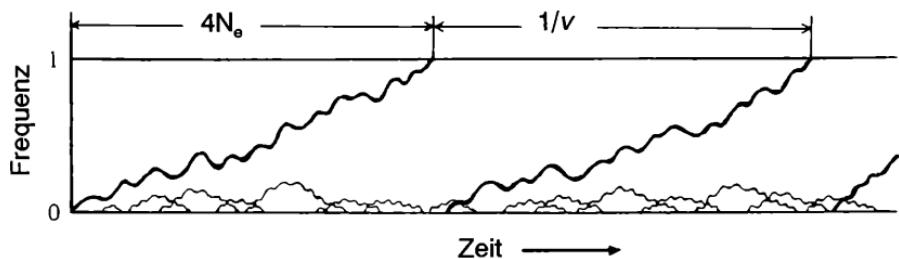


Abb. 1: Die Häufigkeitsentwicklung mutierter Gene nach ihrem Auftreten in einer endlichen Population. Die bis zur Fixierung (relative Häufigkeit 1) verlaufende Zunahme wird durch die dicken Linien beschrieben. N_e steht für die effektive Populationsgröße, v ist die Mutationsrate (nach KIMURA 1987).

tischen Theorie“ bestritt Kimura allerdings nie die Rolle der Selektion bei der Entstehung von Anpassung.

Aus der neutralistischen Sicht erwuchs die Vorstellung einer gleichmäßig gehenden „molekularen Uhr“, die zuverlässig „genealogischen Abstand“ anzeigen. Der „Uhrzeiger“ würde durch den Grad an struktureller Übereinstimmung gleicher Moleküle in verschiedenen Taxa gebildet. Der „Taktgeber“ bestünde in der konstanten Austauschrate von Basen (in DNA und RNA) oder Aminosäuren (in Proteinen). Diese Konstanz der Austauschrate ist umstritten. So fanden z.B. GOODMAN et al. (1975, 1982), daß die Aminosäuren-Austausche im Hämoglobin (einem häufig für derartige Untersuchungen herangezogenen Molekül) nicht gleichmäßig erfolgten; oder FITCH (1976) gestand zu, daß es verschiedene – und zwar ungenaue – molekulare Uhren gebe. Darüberhinaus führt jedes Einwirken von Selektion zu einer Abweichung von der Gleichmäßigkeit zufälliger Substitutionen. Da ja mindestens einige Änderungen auf der Molekülebene der Selektion unterliegen müssen (weil sie mit Merkmalen verbunden sind, die Angepaßtheit gewährleisten), kann es eine allgemeine molekulare Uhr nicht geben. Es müßte daher in jedem Einzelfall gezeigt werden, daß die Aminosäure- bzw. Nukleotid-Austauschrate in der Evolution konstant war. Somit sind alle Aussagen über phylogenetische Verwandtschaft, die auf der Annahme einer molekularen Uhr beruhen, mit kritischer Vorsicht zu betrachten. Noch zweifelhafter sind sicher alle absoluten Datierungen, die auf der Neutralitätstheorie fußen.

Allerdings wurde durch die Neutralitätstheorie das Weltbild der Evolutionsbiologie nachhaltig gewandelt. Einerseits prägen die Vorstellungen von der Rolle des Zufalls in der Evolution unsere Hypothesen über die Ursachen von Aussterbe-Ereignissen, Radationen und anderen Vorgängen in der Evolution, und andererseits kann für einige Fälle eine molekulare Uhr sehr wahrscheinlich gemacht werden z.B. für nicht abgelesene oder nicht exprimierte DNA-Abschnitte (repetitive Sequenzen, Introns). Diese Fälle können legitimer Weise

für die Ermittlung von Verwandtschaft herangezogen werden, wenn die entsprechenden Methoden angewandt werden.

3.3 Punktualismus

Sowohl der ursprüngliche Darwinismus als auch die Synthetische Theorie nahmen an, daß der Vorgang evolutiver Veränderung relativ gleichmäßig und graduell verläuft. „Relativ“ heißt in diesem Zusammenhang, daß weder Darwin noch die Begründer der Synthetischen Theorie ausschlossen, daß es in der Evolution einer Organismengruppe Phasen schnellen und Phasen langsamen Wandels geben könne. Wesentlich waren und sind jedoch die Grundannahmen, daß alle einzelnen Änderungsschritte klein sind, daß Selektion in allen Stadien eine entscheidende Rolle spielt, daß die Mechanismen von Mikro- und von Makroevolution dieselben sind und daß es keine allzu großen Unterschiede zwischen den „schnellen“ und den „langsam“ Abschnitten der Stammesgeschichte gibt, d.h. daß in der Evolution keine Schritte möglich sind, die wir als „Sprünge“ bezeichnen würden.

Niles ELDREDGE und Stephen Jay GOULD entfachten mit ihrer Veröffentlichung über „Durchbrochene Gleichgewichte: eine Alternative zum Phyletischen Gradualismus“ (1972) eine vehemente Auseinandersetzung über Stetigkeit oder Sprunghaftigkeit der Evolution. Ihre Theorie des Punktualismus besagt, daß in der Evolution lange Phasen von Konstanz (Stasis) und extrem kurze Abschnitte mit enormen Veränderungen (Punktuationen) abwechseln. Während der Stasis seien die Organismen in einem Gleichgewicht zwischen den Anforderungen der Umwelt und ihrer eigenen Ausstattung und deren Veränderung. Dieses Gleichgewicht würde mit den Punktuationen durchbrochen, indem plötzlich – verursacht durch größere Mutationsvorgänge – neue Formen entstünden, die primär nicht an die bestehende Umwelt angepaßt seien. Diese Annahme von prinzipiell verschiedenen Ursachen für Mikro- und Makroevolution wurde vor allem von GOULD (1980, 1982) ausgebaut und vertreten.

Der moderne Punktualismus baut auf Vorstellungen auf, die von Richard GOLDSCHMIDT (1878–1958) und von Otto Heinrich SCHINDEWOLF (1896–1971) schon in den 30er bzw. 50er Jahren ausgearbeitet worden waren. Als Alternative zum „Gradualismus“ DARWIN’s und der Synthetischen Theorie ist der Punktualismus nicht zu begründen: Einerseits ist dieser Gradualismus – wie erwähnt – nur relativ, und andererseits sprechen schwerwiegende Argumente gegen den von Gould vorgeschlagenen Evolutionsmodus als verbreiteten oder gar einzigen Weg evolutiven Wandels (s. GINGERICH 1984, GRANT 1983, SCHMITT 1986, 1992b). Eigentlich spricht nur der lückenhafte Fossilbefund für eine Sprunghaftigkeit der Evolution. Für diese Lücken gibt es jedoch viele und sparsame Erklärungen, so daß es unangebracht ist, eine Alternative zur Synthetischen Theorie im wesentlichen auf sie zu gründen. Zudem ist das Fehlen von Zwischenformen ein erkenntnistheoretisch denkbar schlechter Beleg für irgend-

eine Hypothese: Das Fehlen eines Beweises ist das Fehlen eines Beweises und nicht der Beweis des Fehlens (GINGERICH 1984).

Ob und um wieviel Organismen sich in einer Evolutionslinie verändert haben, kann nur an fossilem Material festgestellt werden. Fossil sind so gut wie nur unvollständige Organismen oder Lebensspuren erhalten. Wir wissen also extrem wenig über Verhaltensänderungen, Wechsel in der Physiologie, Veränderungen der zwischenartlichen Beziehungen usw. Jede Feststellung von „Gleichbleiben“ ist daher notgedrungen äußerst unzuverlässig und kann sich nur auf bestimmte Merkmale der äußeren Erscheinung beziehen. Nur selten einmal kann aus den Fundumständen geschlossen werden, daß ein Formenwandel tatsächlich plötzlich und schnell vonstatten gegangen sein soll, weil meist nicht befriedigend gut Faunenaustausche ausgeschlossen werden können (s. SCHMITT 1986: 24f.).

Meinungsverschiedenheiten über Gleichmäßigkeit oder Phasenhaftigkeit des evolutiven Formenwandels röhren nicht zuletzt von unterschiedlichen zeitlichen Maßstäben, die angelegt werden: Was für die Populationen „lang“ ist, z.B. 100 Generationen, ist mit paläontologischen Methoden selten überhaupt wahrnehmbar (z.B. 1000 Jahre Altersunterschied). Nach GOULD (1980) setzte sich jedoch auch die Übergangsphase zwischen zwei evolutiven „Gleichgewichtszuständen“ aus Populationen zusammen, in denen die allgemein akzeptierten Mikroevolutions-Mechanismen wirkten. Entscheidend ist seiner Ansicht nach, daß die Richtung des Wandels anfänglich nicht von der Selektion kontrolliert sei, sondern aus nicht-adaptiven Schritten bestehe. Für diese Nicht-Adaptivität gibt es keine empirischen Hinweise. Vielmehr erwächst auch hier das Problem der negativen Evidenz. Auch in der herkömmlichen Evolutionstheorie wird angenommen, daß es selbstverständlich nicht-adaptive Schritte in der Evolution gab und gibt (jede Mutation ist ein solcher). Der Punktualismus unterstellt aber, auch Artbildung könne primär nicht-adaptiv sein, wenn nämlich der erste Schritt die Entstehung reproduktiver Isolation sei. Das ist nach bisherigem Wissen in größerem Umfang nur bei Pflanzen durch Polyploidie-Mutationen möglich. Aber hier ist der äußere Formenwandel fast zu vernachlässigen. Manchmal sind Rassen mit verschiedenen polyploidem Genom äußerlich gar nicht zu unterscheiden. Andrerseits sind kleinste genetische Veränderungen, Punktmutationen, sowohl vorstellbar als auch bekannt, die zu erheblicher Veränderung der Körperform führen (Mutationen mit großem morphogenetischem Effekt). Die Annahme von „Großmutationen“ im Punktualismus ist demnach weder eindeutig, noch zu begründen, noch ist sie notwendig.

Die Debatte um das Modell vom Durchbrochenen Gleichgewicht hat jedoch den Blick der wissenschaftlichen Gemeinschaft geöffnet für eine Sicht, die in der Synthetischen Theorie wenig akzeptiert war: Es besteht kaum eine Beziehung (wenn überhaupt) zwischen dem Ausmaß der Veränderung auf der Ebene der DNA und dem Ausmaß der morphologischen, physiologischen, ethologischen und ökologischen Auswirkungen. Dadurch wurde es möglich, die Erklärungen und Modellvorstellungen der Chaostheorie und der Synergetik fruchtbringend

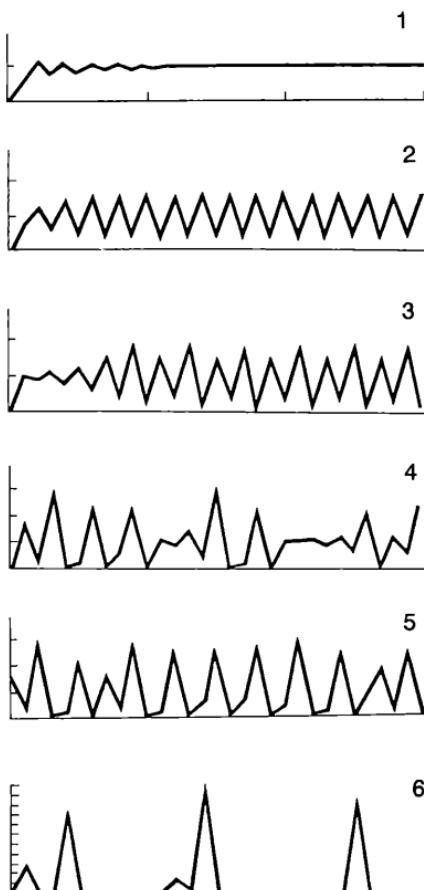


Abb. 2: Als Beispiel für nicht-lineare Prozesse, die regelhaft oder chaotisch verlaufen können, diene die Populationsdynamik. Die genaue Formel, nach der die Populationsentwicklung berechnet werden kann, lautet $N_{t+1} = N_t e^{r(1-N_t/K)}$ (N : Populationsgröße, $t+1$: Zeitpunkt 1 nach Beginn der Rechnung, e : Basis der natürlichen Logarithmen [2,718...], K : Kapazitätsgrenze des Biotops, r : Wachstumsrate der Population). Bei $r = 1,8$ stellt sich nach einer gewissen Zeit ein stabiles Gleichgewicht an der Kapazitätsgrenze ein (1). Bei höheren Werten beginnt die Kurve der Populationsentwicklung nach einer Einschwingphase um K herum regelmäßig zu schwingen (2 und 3). Bei $r = 3,3$ ist der Kurvenverlauf wesentlich von der Größe der Ausgangspopulation (N_0) abhängig: bei $N_0 = 0,075 K$ entwickelt sich die Population chaotisch (4), bei $N_0 = 1,5 K$ stellen sich dagegen starke regelmäßige Schwankungen ein (5). Bei $r = 5,0$ und $N_0 = 0,02 K$ ergibt sich ein fast regelmäßiger Kurvenverlauf mit sehr langer Schwingungsdauer (6) (nach MAY aus SCHMITT 1992a).

in die evolutionsbiologische Diskussion einzubringen (vgl. LORENZEN 1992). Wir erkennen heute zunehmend, daß die Wirkketten in der Natur weitgehend nicht-linearen Gesetzmäßigkeiten unterliegen. Das bedeutet, daß kleinste Ursachen riesige Wirkungen zeitigen können, aber nicht müssen. Und es heißt weiterhin, daß Vorhersagen über Entwicklungen, die von solchen nicht-linearen Zusammenhängen bestimmt sind, nur über den Zeitraum weniger Generationen (der betreffenden Organismen, nicht der menschlichen Untersucher!) zuverlässig möglich sind.

Nicht-lineare Prozesse können sowohl regelmäßig als auch chaotisch ablaufen. Wann sie das eine und wann das andere tun, hängt an den Ausgangs- und den Randbedingungen. Selbst kleinste Unterschiede und Schwankungen dieser Bedingungen können den Umschlag von regelmäßigen Mustern in unvorhersagbares Chaos zur Folge haben (Abb. 2). Diese Erkenntnisse müssen sich auch auf unsere Erklärungen von Mustern (z.B. Massenaussterben) im Ablauf der Evolution auswirken, denn auch in der Evolution spielen sicher nicht-lineare Prozesse eine erhebliche Rolle.

3.4 Synökologie

Daß kein Organismus für sich allein lebt, ist ein Gemeinplatz. Welche Bedeutung die Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Individuen (einer Art oder verschiedener Arten) für das Leben und damit die Evolution der Organismen haben, ist trotzdem nicht unumstritten in der Evolutionsbiologie. Seit den Arbeiten von Klaus GÜNTHER (1907–1975) entwickelten – vor allem im deutschen Sprachraum – Evolutionsbiologen eine Denkrichtung, in der die zwischenartlichen Wechselwirkungen die wichtigste Rolle spielen (z.B. OSCHE 1972, 1982, VON WAHLERT 1973, 1978a und b, ZWÖLFER 1978, 1990). Organismen ernähren sich von anderen Organismen (bis auf die meisten Pflanzen) und dienen anderen als Nahrung, sie konkurrieren um dieselben Lebensgrundlagen und sie nützen sich gegenseitig. Solche Wechselwirkungen sind nicht nur akut beobachtbar, sie haben auch in der Evolution eine Rolle gespielt. Diese Rolle ist naturgemäß nicht direkt beobachtbar, aber wenn sie als wirklich angenommen wird, können viele empirische Befunde zwanglos erklärt werden.

GÜNTHER (1950) formulierte ein Konzept der „Ökologischen Nische“, das ganz die Wechselwirkungen zwischen Art und Umwelt in den Mittelpunkt stellt (s. SCHMITT 1987a und b, 1991). Die „Ökologische Nische“ ist hier nicht ein Platz, der leer oder gefüllt sein kann, sondern die Summe aller Interaktionen zwischen einer Art und ihrer Umwelt (bildlich gesprochen: der Beruf einer Art). Dieses Konzept basiert auf der Idee von den Adaptationszonen (SIMPSON 1944), die ebenfalls nicht eine räumliche Einheit bezeichnen, sondern ein System von Umweltbeziehungen, sozusagen die „Branche“, einer Artengruppe. Von hier zu

der Vorstellung von „Überschichtung“ und „Koevolution“ ist kein weiter Weg mehr. Mit „Überschichtung“ meinten GÜNTHER & DECKERT (1950, weiter ausgeführt durch VON WAHLERT 1978a) die mehrmalige Erschließung derselben Lebensgrundlagen durch zeitlich aufeinanderfolgende Tiergruppen verschiedenen Stoffwechselniveaus (und damit mit verschiedenen Verhaltensmöglichkeiten). Beispielsweise sind bodenlebende Aasfresser im Meer unter den Krebsen, den Seeigeln und den Knochenfischen entstanden. „Koevolution“ bedeutet nicht immer dasselbe in der wissenschaftlichen Literatur (s. JANZEN 1980, PAULUS 1988). Einerseits werden mit diesem Begriff fast alle evolutiven Interaktionen zwischen verschiedenen Arten bezeichnet („Koevolution herrscht überall“, VON WAHLERT 1978a), andererseits auch nur enge wechselseitige Anpassungen zwischen je zwei Arten, z.B. bestimmten Blütenpflanzen und ihren Bestäubern (s. PAULUS 1978).

Die Evolution der Blütenpflanzen ist ein gutes Beispiel für den Erklärungsgehalt des Synökologischen Ansatzes. Im Fossilbefund fällt auf, daß zwischen dem Auftreten bestimmter Pflanzen- und bestimmter Insektengruppen ein Zusammenhang besteht. Vor den ersten Hautflüglern gab es nur ganz wenige Blütenpflanzen. Die Angiospermen sind erst nach den Hymenopteren entstanden. Die Asterales (Compositen) und die Apoidea (Bienenverwandten) treten ungefähr zur selben Zeit zum ersten Mal auf. Offensichtlich spielen die Schmetterlinge für die Entstehung der Fabales (Leguminosen) eine Rolle. Die ersten Blütenpflanzen, die Bennettiales, wurden wahrscheinlich von Käfern bestäubt (Abb. 3). Neben solchen allgemeinen Korrelationen, die natürlich alle auch als Kausalzusammenhänge gedeutet werden können (und es wahrscheinlich auch sind), gibt es auch sehr spezielle wechselseitige Passungen, die evolutionsbiologisch ohne die Annahme von Koevolution nicht vernünftig erklärt werden können. Ein Beispiel sind die Übereinstimmungen zwischen dem Bau bestimmter Blüten und der Schnabelform und -länge bei den sie bestäubenden Vögeln (Abb. 4).

ZWÖLFER (1978) stellte ein Modell vor für die Mechanismen der Wechselwirkungen zwischen den Arten auf verschiedenen trophischen Ebenen: Gefäßpflanzen stellten eine reiche Nahrungspalette für Insekten dar. In Anpassung an die Bedingungen verschiedener Nahrungspflanzen entstanden verschiedene phytophage Insekten. Die Pflanzenarten entwickelten Möglichkeiten, den Fraßverlust durch Insekten zu verringern. Diese Zunahme der Abwehrmechanismen führte – unter anderem – zu einer Zunahme der Artenzahl, diese erhöhte die Anzahl der Lebensmöglichkeiten für neu entstehende Insektenarten und so weiter. Jede neu entstandene phytophage Insektenart stellte eine neue Lebensgrundlage für entomophage (insektenfressende) Insekten dar. Abwehr und Unterwanderung derselben bildeten auch hier Rückkopplungen, die zu einer Zunahme der Artenzahl und der Vielfalt führten (Abb. 5). An die entomophagen Insekten könnten in diesem Modell unschwer Parasitoide angeschlossen werden, an alle Insekten zusammen insektenfressende Wirbeltiere und Spinnen und so weiter.

Wenn man diese Vorstellungen konsequent zu Ende denkt, erkennt man tat-

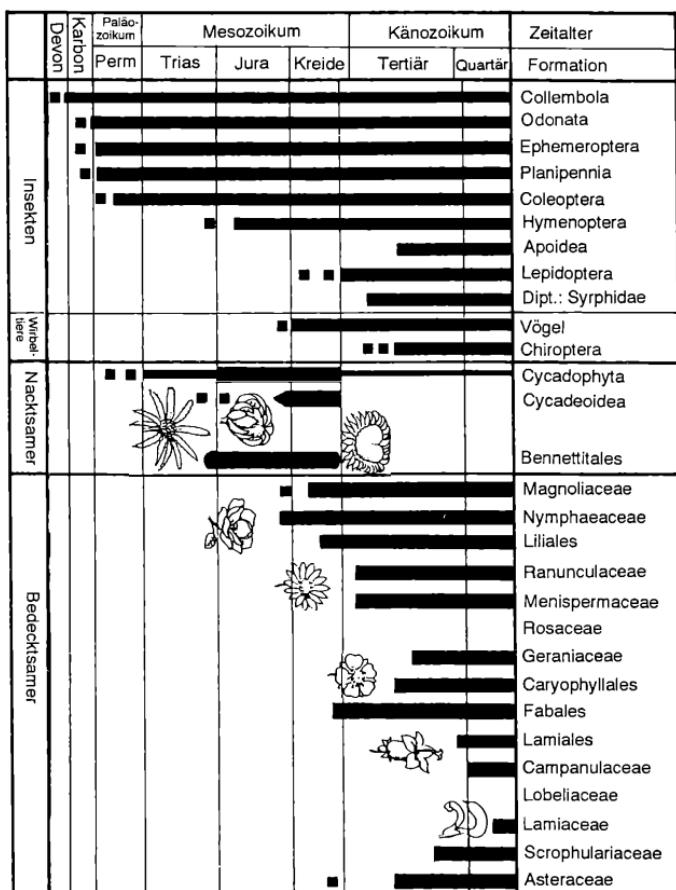


Abb. 3: Tabelle des zeitlichen Auftretens verschiedener Insekten-und Blütenpflanzengruppen. Die schwarzen Quadrate markieren die frühesten Fossilfunde der betreffenden Gruppe. Zu erkennen ist z.B. das zeitliche Zusammentreffen der Bienen (Apoidea) mit den Korbblüttern (Asterales) usw. Andererseits wird klar, daß für die Bennettitales, die ersten insektenbestäubten Pflanzen, im wesentlichen nur Käfer die Bestäuber gewesen sein konnten (nach PAULUS 1978 und SCHMITT 1986).

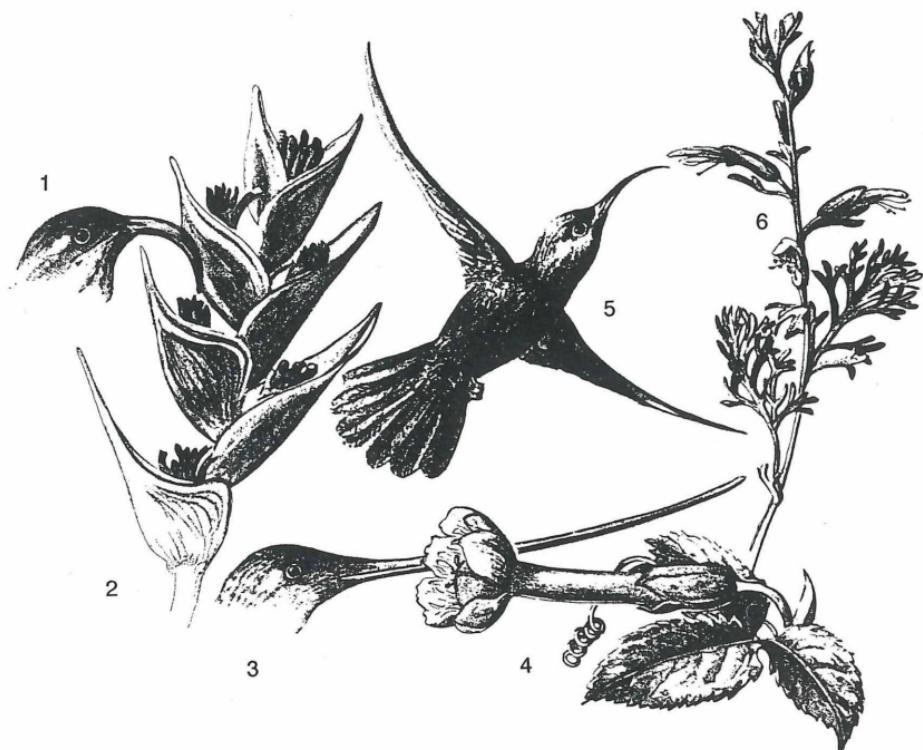


Abb. 4: Drei Kolibri-Arten und die von ihnen besuchten und bestäubten Blüten als Beispiel für enge paarweise Koevolution. (1) *Eutoxeres aquila* (Kolibri), (2) *Heliconia wagneriana* (bananenähnliche Pflanze aus der Familie Strelitziaeae), (3) *Ensifera ensifera* (Kolibri), (4) *Passiflora mixta* (Passionsblumengewächs), (5) *Lafresnaya lafresnayi* (Kolibri), (6) *Castilleja fissifolia* (tropischer Rachenblütler). Nach Snow aus SCHMITT (1992a).

sächlich abgestufte wechselseitige Abhängigkeiten durch das ganze Organismenreich. Das reicht von der paarweisen Koevolution zweier Arten über mehrartige, sogenannte diffuse, Koevolution, bis hin zu relativ unabhängiger Evolution. Sowohl wirken die Arten innerhalb einer Lebensgemeinschaft aufeinander als auch stehen die verschiedenen Lebensgemeinschaften in regem Austausch von Stoffen, Energie und Information. Natürlich hängt die Existenz des Pottwals nicht vom Überleben der Panzernashörner ab. Die Ökosysteme des festen Landes und des Meers werden jedoch durch die Atmosphäre verbunden; durch Küsten und Flussmündungen werden Stoffe ins Meer eingetragen, und Seevögel düngen mit den Resten ihrer Nahrung, die sie dem Meer entnehmen, festes Land. Daneben gibt es noch andere Wege des Austauschs zwischen Meer und

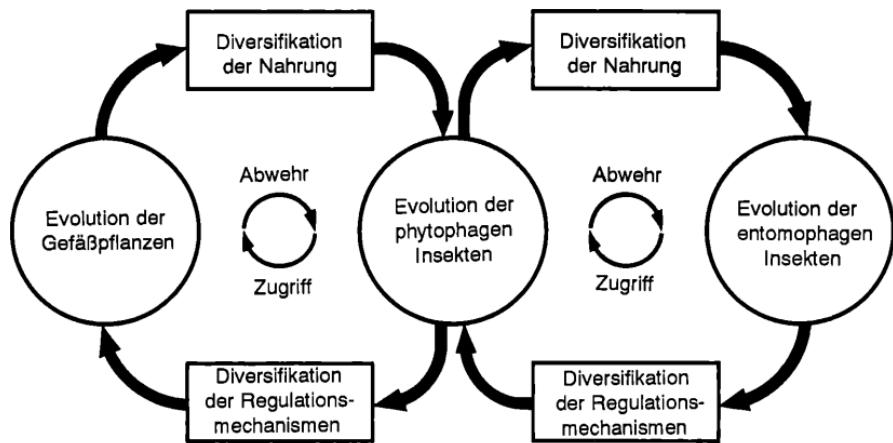


Abb. 5: Rückkopplungsprozesse in der Koevolution von Gefäßpflanzen, pflanzenfressenden (phytophagen) Insekten und insektenfressenden (entomophagen) Insekten (nach ZWÖLFER 1978).

festem Land, so daß der Pottwal, ganz indirekt natürlich, doch auch mit dem Panzernashorn verbunden ist. Im „Gaia“-Konzept vom „Superorganismus Biosphäre“ finden solche Erkenntnisse ihren – sicher auch übertriebenen – neuzeitlichen Ausdruck (LOVELOCK 1979).

3.5 Soziobiologie und Verhaltensökologie

DARWIN und die Synthetiker betrachteten, ebenso wie die „Klassiker“ der deutschsprachigen Evolutions- und Verhaltensbiologie (z.B. HEBERER 1967–1974, LORENZ 1963, REMANE 1952), als letzte Begründung für einen Selektionsvorteil die „Arterhaltung“. Schon seit den 60er Jahren des 20 Jh. betonten englischsprachige Verhaltensforscher und Evolutionsbiologen (HAMILTON 1964, MAYNARD SMITH 1964, TRIVERS 1971, 1972), daß diese Erklärung nicht schlüssig ist. Es ist mit der Selektionstheorie unvereinbar anzunehmen, ein Individuum könne sich angeborenermaßen zum Nutzen der Art verhalten, wenn es keinen eigenen Fortpflanzungsvorteil dabei erringt. Das ist nur konsequente Umsetzung der Überlegungen DARWIN's, aber selbst er verwendete häufig das Modell vom „Nutzen für die Art“. Die nur auf den ersten Blick überraschende Einsicht war, daß der einzige „letzte“ Grund für evolutive Veränderung die Ver-

mehrung eigener Erbanlagen ist. Es ist also zu erwarten, daß alle Individuen sich so verhalten und solche Merkmale ausbilden, daß der Anteil der eigenen Allele im Genpool der Population steigt (Häufig ist zu lesen, es sollten die eigenen „Gene“ vermehrt werden. Das ist eine nachlässige Formulierung und strenggenommen nicht richtig: Die Anzahl und die Art der Gene ist bei allen Individuen einer Art gleich). Dieser Einsicht tragen die Modelle von der „Individualselektion“, der „Gesamteignung“ (oder „Verwandtenselektion“) und vom „reziproken Altruismus“ Rechnung.

Mit den neuen Konzepten soll keineswegs behauptet werden, es *könne* keine Gruppenselektion (die zu einem Nachteil für ein einzelnes Individuum bei gleichzeitigem Vorteil für die ganze Gruppe führen kann) geben. Wir müssen uns nur darüber klar sein, daß wir für Gruppenselektion keine genetischen Mechanismen kennen, und daß es dem Sparsamkeitsprinzip (OCKHAM's Rasiermesser, s. WICKLER & SEIBT 1991, S. 173) zuwiderläuft, ohne Notwendigkeit spezielle Erklärungen zu akzeptieren, solange einfache und allgemeine Modelle dasselbe erklären („non sunt multiplicanda entia praeter necessitatem“: die Zahl der Dinge darf nicht über das Notwendige hinaus erhöht werden). Dieses „Prinzip der sparsamsten Erklärung“ ist, bei Lichte betrachtet, das umfassendste und beste Kriterium dafür, eine von zwei konkurrierenden Erklärungen zu bevorzugen. Da nun Individual- und Verwandtenselektion nachweisbar und denknotwendig sind und damit auch alle Phänomene erklärt werden können, die durch Gruppenselektion erklärt werden, muß das Modell von der Gruppenselektion vorläufig verworfen werden.

Das Konzept der Individualselektion besagt, daß das einzige „Interesse“ der Individuen darin besteht, möglichst viele Kopien der eigenen Allele in die folgende Generation weiterzugeben. Da sich Kopien der eigenen Allele nicht nur in den eigenen Keimzellen befinden, sondern auch in denen aller Blutsverwandten (und zwar durchschnittlich in einem Anteil, der dem Verwandtschaftsgrad, d.h. der Anzahl der gemeinsamen Vorfahren, proportional ist), ist zu erwarten, daß Organismen die Vermehrung solcher anderen Individuen fördern, die mit ihnen möglichst nahe verwandt sind. Immerhin enthalten zwei Nichten oder Neffen im Durchschnitt ebensoviele eigene Allele wie ein eigenes Kind. Die Vermehrung der eigenen Allele durch eigene Kinder wird „direkte Fitness“ oder „direkte Eignung“ genannt, die Vermehrung durch die Nachkommen von Verwandten „indirekte“ Fitness oder Eignung, und beides zusammen „inclusive Fitness“ oder „Gesamteignung“ (deren Höhe durch „Verwandtenselektion“ bestimmt wird).

Organismen sollten nur dann zugunsten nicht näher verwandter Individuen Fortpflanzungseinbußen in Kauf nehmen, wenn ein solcher „Altruismus“ auf Gegenseitigkeit beruht. Das besagt das Konzept vom „reziproken Altruismus“ Eltern sollten ihren Brutpflegeaufwand nach der Wahrscheinlichkeit richten, mit der das versorgte Kind seinerseits zur Fortpflanzung schreiten wird, also zum Beispiel bevorzugt Nachkommen mit besserer körperlicher Kondition zur Geschlechtsreife bringen. Dies wurde mit „elterliche Investition“ umschrieben.

Die erwähnten Erklärungsmodelle wurden 1975 von E. O. WILSON zu einer „Neuen Synthese“ vereint, die er „Soziobiologie“ nannte. Aus deren Teiltheorien folgten nicht nur spannende Fragestellungen und einleuchtende Erklärungen in der Verhaltensforschung (s. HRDY 1979, VOGEL 1989, WICKLER & SEIBT 1991, 1992), sondern auch in der Reproduktionsbiologie, der Ökologie und der Funktionsmorphologie, soweit sie nach evolutiven Erklärungen suchten (s. STEARNS 1976). Drei Beispiele sollen das erläutern.

REYER (1988) fand an afrikanischen Graufischern (*Ceryle rudis*, das sind Eisvögel, die in stabiler Paarbindung leben und Junge aufziehen), daß unverpaarte Männchen dreierlei taten: entweder sie unterstützten ihre Eltern bei der Aufzucht von Jungen (also ihren jüngeren Geschwistern) – REYER nannte sie „primäre Helfer“, oder sie unterstützen ein fremdes Paar („sekundäre Helfer“), oder sie lebten für sich allein ohne zu „helfen“. Es zeigte sich, daß die primären Helfer eine deutlich höhere Gesamteignung erreichten als die Nicht-Helfer, und daß die sekundären Helfer mit wesentlich höherer Wahrscheinlichkeit in der nächsten Fortpflanzungszeit verpaart waren als die Nicht-Helfer (Abb. 6). Zudem war der Fortpflanzungserfolg von Paaren mit Helfern am Naivasha-See nicht signifikant verschieden von dem von Paaren ohne Helfer, am Victoria-See jedoch doppelt so hoch. Dafür gibt es zwei ökologische Gründe: am Victoria-See ist wegen der rauheren Wasserbedingungen nur etwa jeder fünfte Tauchstoß erfolgreich, am Naivasha-See dagegen sind es drei Viertel; und die häufigsten Beutes fische im Victoria-See sind bedeutend energieärmer als die im Naivasha-See (Abb. 7).

Die zum Teil komplizierten, genau auf- und ineinanderpassenden Genitalorgane von Spinnen (s. Abb. 8) und anderen Arthropoden wurden in der „vorsoziobiologischen“ Evolutionsbiologie mit dem „Schlüssel-Schloß-Prinzip“ erklärt: So wie ein komplizierter Bau von Schlüssel und Schloß unberechtigtes Eindringen verhindern soll, so sollte durch komplizierte Kopulationsstrukturen verhindert werden, daß artverschiedene Individuen sich paarten. Allerdings wird so gut wie nie beobachtet, daß artverschiedene Individuen tatsächlich versuchen zu kopulieren und daß dies dann durch den Bau der Genitalorgane verhindert würde. Die Beobachtung, daß die meisten Weibchen mehrfach kopulieren, bevor sie Eier legen, lieferte den Schlüssel zu einer Erklärung, die mit der Forderung nach Maximierung des individuellen Fortpflanzungserfolgs vereinbar ist. Weibchen müßten nicht mit mehr als einem Männchen kopulieren, um genug Spermien für alle ihre Eier zu erhalten. Es sind die Männchen, die „daran interessiert“ sind, möglichst oft zu kopulieren, denn sie können mit jeder Spermaübertragung die Chance auf eigene Nachkommen erhöhen. Männchen bildeten demnach in der Evolution Strukturen aus, die eine möglichst effektive Übertragung ihres Spermas in die Weibchen gewährleisteten. Oft dienen die männlichen Kopulationsorgane auch dazu, Sperma eines „Vorgängers“ zu entfernen. Eine ähnliche Wirkung wird auch durch die Produktion und Übertragung von möglichst vielen Spermien erreicht. Das wird „Spermienkonkurrenz“ genannt (etwas

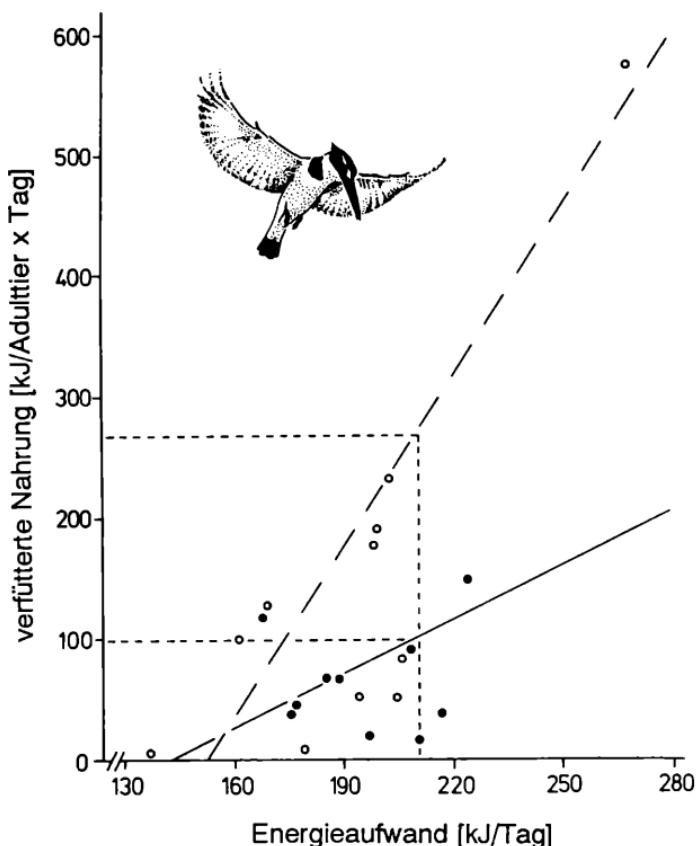


Abb. 6: Durchschnittlicher Bruterfolg von Graufischerpaaren am Victoria- und am Naivasha-See. Die Säulenhöhen zeigen die Mittelwerte an, die überstehenden Striche die Standardabweichung (nach REYER 1988).

unglücklich, weil ja nicht einfach gemeint ist, daß die Spermien konkurrieren, sondern verschiedene Männchen miteinander durch ihre Spermien). Die weiblichen Genitalstrukturen können erklärt werden durch die Unterstellung, daß die Weibchen einerseits eine beliebige Übertragung von Sperma und andererseits die völlige Entfernung von schon vorhanden Spermien geradezu verhindern „wollen“ (s. EBERHARD 1985).

Das letzte Beispiel ist die Frage nach der Entstehung von Sexualität in der Evolution. Herkömmlicher Weise wurde angenommen, Sexualität sei entstanden, weil es für „die Art“ günstiger sei, viele genetisch verschiedene Individuen zu haben, sozusagen auf Vorrat, für den Fall daß die Umweltbedingungen sich

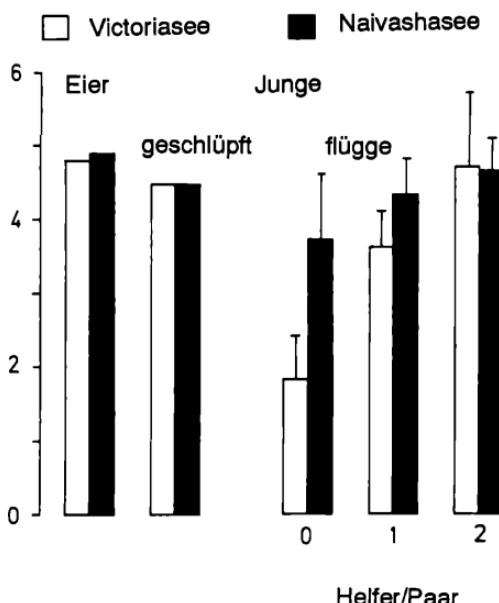


Abb. 7: Beziehung zwischen der Nahrungsmenge, die ein Altvogel täglich an seine Jungen verfüttet und dem dafür nötigen Energieaufwand am Naivasha-See (offene Kreise und unterbrochene Linie) und am Victoria-See (geschlossene Kreisflächen und durchgezogene Linie). Die gestrichelten Linien geben die mittlere Höchstleistung eines Altvogels an und die daraus resultierende verfüttete Nahrungsmenge (nach REYER 1988).

unvorhergesehen ändern. Das erklärt jedoch nur den Vorteil von genetisch verschiedenen zusammengesetzten Individuen, nicht jedoch die Entstehung von verschiedenen großen Keimzellen. Auch in der Soziobiologie wird die genetische Verschiedenheit der Nachkommen bei sexueller Fortpflanzung als Selektionsvorteil aufgefaßt, allerdings für die Elternindividuen, die so auch unter sich ändernden Umweltbedingungen eine gewisse Chance auf überlebende Nachkommen haben. Die Entstehung von verschieden großen Keimzellen kann zwangsläufig durch die Überlegung erklärt werden, daß Individuen bei gegebener Versorgung mit Nahrung umso mehr Keimzellen bilden können, je kleiner diese sind. Die Ausbildung von genau zweierlei Keimzellen, sehr großen nährstoffreichen (Eier) und sehr kleinen nährstoffarmen oder nährstofffreien (Spermien) ist wahrscheinlich das Ergebnis einer „evolutionär stabilen Strategie (ESS)“. Die Eizellen sind so nährstoffreich, daß sie sich auch ohne Spermium zu einem fertigen Organismus entwickeln könnten. Die Spermien sind reine „Gentransporteure“. Zwi-

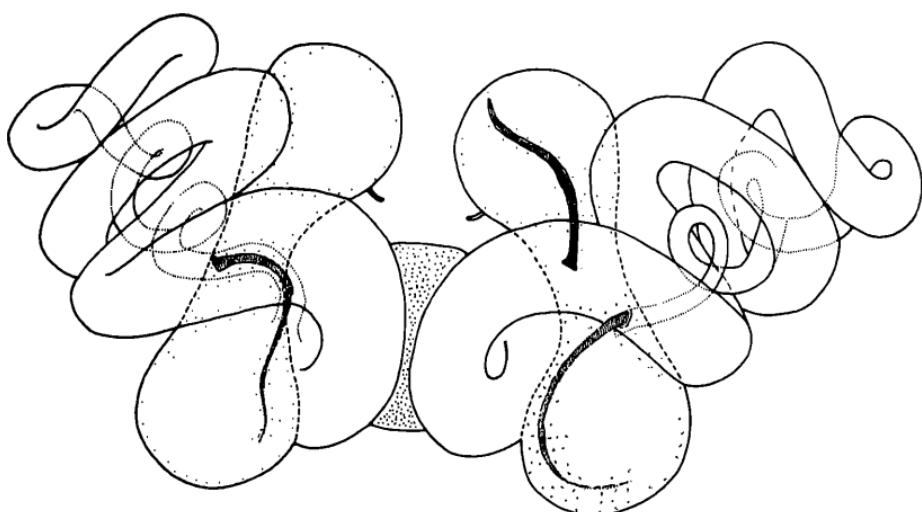


Abb. 8: Die Spermatothecae (Spermien-speicher, hell gepunktet) und die gewundenen Begattungsgänge einer Schwarzen Witwe (*Latrodectus* sp.). Die drei dunkel durchscheinend gezeichneten Strukturen stellen die abgebrochenen Spitzen von männlichen Kopulationsorganen dar, die im weiblichen Genitaltrakt liegen blieben. Diese Embolus-Spitzen brechen an einer Sollbruchstelle. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Männchen irgendeinen Vorteil davon haben (den man jedoch noch nicht kennt). Nach EBERHARD (1985).

schengrößen mögen in der Evolution einmal entstanden sein, konnten sich jedoch nicht durchsetzen, weil sie zur Entwicklung einen Partner mit Nährstoffen brauchten und doch nicht in so großer Zahl produziert werden konnten wie die „modernen“ Spermien.

Daraus folgt ein prinzipieller Unterschied im „Fortpflanzungsinteresse“: Männchen „wollen“ möglichst oft mit möglichst vielen Weibchen kopulieren und keinen Brutpflegeaufwand treiben, Weibchen „wollen“ selten kopulieren aber „holen sich“ von den Männchen Energie in Form von Brutpflegeaufwand oder von Material (z.B. Sperma), das sie verdauen. Das wirft neues Licht z.B. auf die „Brautgeschenke“ der Spinnen, die ehemals als „Besänftigung“ der kannibalistischen Weibchen interpretiert wurden, heute eher als Beitrag der Männchen zur Proteinversorgung ihrer eigenen Nachkommen. Die „Evolution der Sexualität“ wird mit mehr oder weniger weitreichenden Folgerungen im Zeichen des neuen „Paradigma“ angeregt diskutiert (z.B. MAYNARD SMITH 1978, MICHOD & LEVIN 1988, STEARNS 1987, WICKLER & SEIBT 1990).

4. Schluß

Die Evolutionstheorie von heute ist nicht mehr dieselbe wie die von 1950. Sie wurde weiterentwickelt, überarbeitet und zum Teil auch revidiert. Nach meiner Ansicht sind die wichtigsten neuen Elemente seit 1950: 1. die erweiterte Rolle des Zufalls, 2. die Erkenntnis von der relativen Unabhängigkeit des Ausmaßes der genetischen Änderung von der äußerlich sichtbaren, 3. die Vermutung, daß die evolutive Änderungsrate in höherem Maß variierte als davor angenommen, 4. die Einsicht in die Bedeutung der synökologischen Wechselbeziehungen und 5. die konsequente Umsetzung der Selektionstheorie in den Modellen der Soziobiologie. Selbstredend könnten andere Autoren und Autorinnen andere Akzente setzen. So wird derzeit beispielsweise heftig die Rolle von „Zwängen“ (constraints), von „Konstruktion“ und von „Systemisierung“ für die Evolution diskutiert (z.B. ALBERCH 1980, RIEDL 1980, SCHMIDT-KITTNER & VOGEL 1991). Doch wird die Bedeutung dieser Modelle meiner Meinung nach weit überschätzt (z.B. bei WUKETITS 1988). Daraufhin gibt es eine Vielzahl vermeintlicher Widerlegungen von DARWIN und der Synthetischen Theorie.

Die weitaus meisten der (selbsternannten) neuen Paradigmata verdienen meiner Ansicht nach diese Bezeichnung nicht. Mögen sie auch auf dem Jahrmarkt der Eitelkeiten hoch gehandelt werden, ihren Gebrauchswert für die Wissenschaft halte ich für äußerst mäßig.

Die Evolutionstheorie, wie DARWIN sie begründet hat, ist nicht am Ende, weder widerlegt noch ausgelaugt. Sie wächst und gedeiht. Ab welchem Stadium des Wachstums man sie für *prinzipiell* anders als die Synthetische Theorie hält, ist weitgehend eine Frage des persönlichen Geschmacks. Meiner Ansicht nach befindet sich die Evolutionstheorie derzeit nicht in einer „vorrevolutionären“ Phase (noch gar in einer Revolution). Ebensoweit ist sie aber auch von Stasis entfernt.

Angeführte Schriften

- ALBERCH, P. (1980): Ontogenesis and morphological diversification. – Amer. Zool. **20**, 653–667.
- BOCK, W.J. (1991): Explanations in Konstruktionsmorphologie and evolutionary morphology. – In N. SCHMIDT-KITTNER & K. VOGEL, eds.: Constructional Morphology and Evolution, 9–29, Berlin (Springer).
- DARWIN, Ch. R. (1963): Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. 693 S., Stuttgart (Reclam) [Original 1859].
- DOBZHANSKY, Th. (1937): Genetics and the Origin of Species. – New York (Columbia University Press) [deutsch: Die genetischen Grundlagen der Artbildung, Gustav Fischer, Jena 1939].

- EBERHARD, W. G. (1985): Sexual Selection and Animal Genitalia. – Cambridge, Mass. (Harvard Univ. Press).
- ELDREDGE, N. & GOULD, S. J. (1972): Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. – In T. J. M. SCHOPF, ed.: Models in Paleobiology, 82–115, San Francisco (Freeman, Cooper & Co.).
- FISHER, R. A. (1927): The Genetical Theory of Natural Selection. – Oxford (Oxford University Press).
- FITCH, W. M. (1976): Molecular evolutionary clocks. – In F. J. AYALA, ed.: Molecular Evolution, 160–178, Sunderland, Mass. (Sinauer).
- GINGERICH, Ph. D. (1984): Punctuated equilibria – where is the evidence? – *Syst. Zool.* **33**, 335–338.
- GOODMAN, M., MOORE, G. W. & MATSUDA, G. (1975): Darwinian evolution in the genealogy of hemoglobin. – *Nature* **253**, 603–608.
- GOODMAN, M., WEISS, M. L. & CZELUSNIAK, J. (1982): Molecular evolution above the species level: Branching pattern, rates, and mechanisms. – *Syst. Zool.* **31**, 376–399.
- GOULD, S. J. (1980): Is a new and general theory of evolution emerging? – *Paleobiol.* **6**, 119–130.
- GOULD, S. J. (1982): Darwinism and the expansion of evolutionary theory. – *Science* **216**, 380–387
- GRANT, V. (1983): The synthetic theory strikes back. – *Biol. Zentralbl.* **102**, 149–158.
- GÜNTHER, K. (1950): Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbs bei Tiefseefischen mit einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen. – In H. GRÜNEBERG & W. ULRICH, Hg.: Moderne Biologie. Festschrift zum 60. Geburtstag von Hans Nachtsheim, 55–93, Berlin (F. W. Peters).
- GÜNTHER, K. (1956): Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1939–1953. *Fortschr. Zool. N.F.* **10**, 33–278.
- GÜNTHER, K. (1962): Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1954–1959. *Fortschr. Zool. N.F.* **14**, 268–547
- GÜNTHER, K. & DECKERT, K. (1950): Wunderwelt der Tiefsee. – Berlin (Herbig Verlagsbuchhandlung, Walter Kahnert).
- HALDANE, J. B. S. (1927): A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part V. Selection and Mutation. – *Proc. Cambridge Phil. Soc.* **23**, 838–844.
- HAMILTON, W. D. (1964): The genetical evolution of social behavior. I.+II. – *J. Theoret. Biol.* **7**, 1–16, 17–51.
- HEBERER, G., Hg. (1967–1974): Die Evolution der Organismen. – 3. Aufl., Stuttgart (Gustav Fischer).
- HRDY, S. B. (1979): Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. – *Ethol. Sociobiol.* **1**, 13–40.
- HUXLEY, J. S. (1942): Evolution, the Modern Synthesis. – London (Allen & Unwin).
- JANZEN, D. H. (1980): When is it coevolution? – *Evolution* **34**, 611–612.
- LORENZ, K. (1963): Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression. – Wien (Borotha-Schoeler).
- LORENZEN, S. (1992): Chaostheorie und Synergetik in der Biologie. – In M. SCHMITT, Hg.: Lexikon der Biologie **10** (Biologie im Überblick), 499–504, Freiburg (Herder).
- LOVELOCK, J. E. (1979): Gaia: A new look at life on earth. – Oxford (Oxford Univ. Press).

- LUDWIG, W. (1948): DARWIN'S Zuchtwahllehre in modernen Fassung. – Aufs. Red. Senckenb. Naturf. Ges. 6, 1–36.
- MAYNARD SMITH, J. (1964): Group selection and kin selection: A rejoinder. – Nature 201, 1145–1147.
- MAYNARD SMITH, J. (1978): The Evolution of Sex. – Cambridge (Cambridge Univ. Press).
- MEYR, E. (1942): Systematics and the origin of species. From the viewpoint of a zoologist. – New York (Columbia Univ. Press).
- MEYR, E. (1982): Darwinistische Mißverständnisse. – In K. BAYERTZ, B. HEIDTMANN & H.-J. RHEINBERGER, Hg.: Darwin und die Evolutionstheorie, Dialektik 5, 44–57, Köln (Pahl-Rugenstein).
- MICHOD, R. E. & LEVIN, B. R., eds. (1988): The Evolution of Sex. An Examination of Current Ideas. – Sunderland, Mass. (Sinauer).
- OSCHE, G. (1972): Evolution. Grundlagen, Erkenntnisse, Entwicklungen der Abstammungslehre (Studio visuell). – Freiburg (Herder).
- OSCHE, G. (1973): Das „Wesen“ der biologischen Evolution. – In H. VON DITHFURTH, Hg.: Mannheimer Forum 73/74, 9–50, Mannheim (Boehringer).
- PAULUS, H. F. (1978): Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern. – Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg 2, 51–81.
- PAULUS, H. F. (1988): Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäuber-Systemen: Bestäuber als Schrittmacher in der Blütenevolution. – Verh. Deutsch. Zool. Ges. 81, 25–46.
- POPPER, K. R. (1971): Vermutungswissen: meine Lösung des Induktionsproblems. – In: Objektive Erkenntnis, 13–43, Hamburg (Hoffmann & Campe).
- REMANE, A. (1952): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I. – Leipzig (Akad. Verlagsges. Geest & Portig).
- RENSCH, B. (1947): Neuere Probleme der Abstammungslehre. – Stuttgart (F. Enke).
- REYER, H.-U. (1988): Ökologie und Evolution von kooperativer Jungenaufzucht bei Vögeln. – Verh. Deutsch. Zool. Ges. 81, 169–182.
- RIEDL, R. (1980): Homologien; ihre Gründe und Erkenntnisgründe. – Verh. Deutsch. Zool. Ges. 73, 164–176.
- RUSE, M. (1982): Darwinism Defended. A Guide to the Evolution of Controversies. – Reading, Mass. (Addison-Wesley).
- SCHMIDT-KITTNER, N. & VOGEL, K., eds. (1991): Constructional Morphology and Evolution. – Berlin (Springer).
- SCHMITT, M. (1983): Der scheintote Darwinismus. – Wechselwirkung 18, 32–36.
- SCHMITT, M. (1986): Theoretische Grundlagen der Evolutionsbiologie. – In: Studienbrief Evolution der Pflanzen- und Tierwelt 3, Deutsch. Inst. f. Fernstudien, 7–51, Tübingen.
- SCHMITT, M. (1987a): ‘Ecological niche’ sensu GÜNTHER and ‘ecological licence’ sensu OSCHE – two valuable but poorly appreciated explanatory concepts. – Zool. Beitr. N.F. 31, 49–60.
- SCHMITT, M. (1987b): Zoologische Systematik und Evolutionsökologie – Über Klaus GÜNTHERS wissenschaftliches Werk. – Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin N.F. 27, 165–182.

- SCHMITT, M. (1989): Die Geschichte der Tiere. – In Studienbrief Evolution der Pflanzen- und Tierwelt 5/2, Deutsch. Inst. f. Fernstudien, 9–132, Tübingen.
- SCHMITT, M. (1991): Die Geschichte des Begriffs „ökologische Nische“ – Freiburger Universitätsbl. 30 (113), 67–75.
- SCHMITT, M. (1992a): „Evolution“. – In J. H. REICHHOLF & G. STEINBACH, Hg.: Natur- enzyklopädie Europas Band 11 (Die Große Bertelsmann Lexikothek), 23–185, München (Mosaik).
- SCHMITT, M. (1992b): Evolutionstheorie zwischen Krisis und Patentrezept. In M. SCHMITT, Hg.: Lexikon der Biologie 10 (Biologie im Überblick), 505–510, Freiburg (Herder).
- SCHMITT, M. (1993): Über Grenzen des Wissens und voreiligen Verzicht auf den Darwinismus. – Ethik und Sozialwissenschaften Streitforum für Erwägungskultur 4, 68–70.
- SIMPSON, G. G. (1944): Tempo and Mode in Evolution. – New York (Columbia University Press) [deutsch: Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution. Musterschmidt, Göttingen 1951].
- STEARNS, S. C. (1976): Life-history tactics: A review of the ideas. – Quart. Rev. Biol. 51, 3–47.
- STEARNS, S. C., ed. (1987): The Evolution of Sex and Its Consequences. – Basel-Boston (Birkhäuser).
- STEBBINS, G. L. (1950): Variation and Evolution in Plants. – New York (Columbia University Press).
- TRIVERS, R. L. (1971): The evolution of reciprocal altruism. – Quart. Rev. Biol. 46, 35–57.
- TRIVERS, R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. – In B. CAMPBELL, ed.: Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971, 136–179, Chicago (Aldine-Atherton).
- VAN DONGEN, P. A. M. & VOSSEN, J. M. H. (1984): Can the theory of evolution be falsified? – Acta Biotheoret. 33, 35–50.
- VOGEL, Ch. (1989): Vom Töten zum Mord. – München und Wien (Carl Hanser).
- VON WAHLERT, G. (1973): Phylogenie als ökologischer Prozeß. – Naturwiss. Rundsch. 26, 247–254.
- VON WAHLERT, G. (1978a): Co-Evolution herrscht überall. – Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg 2, 101–125.
- VON WAHLERT, G. (1978b): Evolution als Geschichte des Ökosystems „Biosphäre“ In U. KATTMANN et al.: Evolutionsbiologie, 23–70, Köln (Aulis Verlag Deubner).
- WICKLER, W. & SEIBT, U. (1990): Männlich Weiblich. Ein Naturgesetz und seine Folgen. – München (Piper) [1. Aufl. 1983].
- WICKLER, W. & SEIBT, U. (1991): Das Prinzip Eigennutz. Zur Evolution sozialen Verhaltens. – München (Piper) [1. Aufl. 1977].
- WICKLER, W. & SEIBT, U. (1992): Geschichte der Verhaltensforschung. In M. SCHMITT, Hg.: Lexikon der Biologie 10 (Biologie im Überblick), 353–358, Freiburg (Herder).
- WILLIAMS, M. B. (1982): The importance of prediction testing in evolutionary biology. – Erkenntnis 17, 291–306.

- WILLIAMS, M. B. (1985): The scientific status of evolutionary theory. – Amer. Biol. Teacher 47, 205–210.
- WILSON, E. O. (1975): Sociobiology. The new synthesis. – Cambridge, Mass. (Belknap Press).
- WUKETITS, F. M. (1988): Evolutionstheorien. Historische Voraussetzungen, Positionen, Kritik. – Darmstadt (Wissenschaftl. Buchges.).
- ZWÖLFER, H. (1978): Mechanismen und Ergebnisse der Co-Evolution von phytophagen und entomophagen Insekten und höheren Pflanzen. – Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg 2, 7–50.
- ZWÖLFER, H. (1990): Disteln und ihre Insektenfauna: Makroevolution in einem Phytophagen-Pflanzen-System. In B. STREIT, Hg.: Evolutionsprozesse im Tierreich, 255–278, Basel (Birkhäuser).

Eingang des Manuskripts am 30. März 1993

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1992/1993

Band/Volume: [82-83](#)

Autor(en)/Author(s): Schmitt Michael "Theo"

Artikel/Article: [Die unendliche Synthese - Erweiterungen der Evolutionstheorie seit 1950 169-192](#)