©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

PETER JOHN BEURTON

Worauf beruht die Kohäsion der biologischen Art?

Zusammenfassung
Es ist bis heute nicht geklärt, wodurch eine biologische Art zusammengehalten wird. Hinreichende Indizien sprechen dafür, daß der im biologischen Artbegriff unterstellte Genfluß nicht genügend effektiv ist, um als verbindendes Agens fungieren zu können. Hier wird argumentiert, daß die Identität der Art durch mehr oder weniger beständige selektive Verbreitung von immer neuen Allelen (Genzirkulation) laufend reproduziert wird. Daraus folgen einige grundlegende evolutionstheoretische Konsequenzen. Anhand der Genzirkulation wird evident, daß das typologische Denken einen rationellen Kern besitzt. Weiter folgt, daß sich biologische Arten ständig wandeln müssen, um ihre Identität zu bewahren.

Abstract
Contrary to the received view of the synthesis, there ist a growing body of evidence that gene flow is insufficient to account to the unity of species. I advocate therefore that continual spreading, by selection, of advantageous genes (gene circulation) is a major source of species unity. This view engenders various theoretical consequences. Among them is the important conclusion that there is a rational element in typological thinking. Another one is that species have to keep on changing to maintain their identity.

Autor
Dr. phil. habil. PETER JOHN BEURTON, Forschungsschwerpunkt Wissenschaftsgeschichte und -theorie, Förderungsgesellschaft wissenschaftliche Neuvorhaben mbH, Jägerstraße 10/11, D-10117 Berlin, Deutschland.

1. Das Problem

Der biologische Artbegriff ist eine der großen Leistungen aus der Frühzeit der synthetischen Theorie und in seinem theoretischen Status durch deren naturalistische Orientierung bestimmt: Die Vertreter der synthetischen Theorie, wie etwa Th. DOBZHANSKY, E.B. FORD, J. HUXLEY, E. MAYR oder G.L. STEBBINS waren sämtlich sogenannte Naturalisten, d.h. Feldbiologen, die ihre evolutionstheoretischen Vorstellungen im Anschluß an eine fast unüberschaubar große Menge empirischer Beobachtungen, Daten und Befunde entwickelten. Nur sie konnten daher überhaupt in der Lage sein, einen Artbegriff zu entwickeln, der der empirischen Wirklichkeit halbwegs gerecht wurde. Bei allgemeinen Thesen über die Evolution - und der biologische Artbegriff war in gewissem Sinne eine solche allgemeine These - blieb immer die Mannigfaltigkeit und Einzigartigkeit des Einzelnen das eigentliche Thema der synthetischen Theorie. (Darin unterschieden sich die Naturalisten von vornherein von den Vertretern der klassischen oder mathematisierenden Populationsgenetik, wie R.A. FISHER oder J.B.S. HALDANE, wo-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

rüber später mehr zu sagen sein wird.) Dieser biologische Artbegriff, als Destillat solcher umfassenden empirischen Kenntnisse, läßt sich kurz und bündig so definieren:

"Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations, which are reproductively isolated from other such groups." (MAYR 1942: 120).

Es war nun gerade die Orientierung an den wirklichen Naturverhältnissen, die immer wieder dazu führte, die Wirksamkeit des Genflusses - die als so selbstverständlich unterstellt ist, daß er in dieser Definition gar nicht erst erwähnt wird - bei der Aufrechterhaltung der Integrität biologischer Arten (Kohäsion, Einheit; alle diese Termini stehen für die gleiche Sache) in Zweifel zu ziehen. Noch bevor MAYR seine Artdefinition anfang der 40er Jahre lieferte, machte DOBZHANSKY (1935) darauf aufmerksam, daß die Lokalpopulationen einer Art vielfach über Jahrhunderte weitgehend voneinander isoliert sein können und daher häufig kaum ein genetischer Austausch zwischen ihnen stattfindet. Und da unter solchen und ähnlichen Umständen die natürliche Auslese bei unterschiedlichen Lokalbedingungen zu immer stärkerer Divergenz der Populationen führen dürfte, ist gesagt worden:

"The problem seems not one of why local races are formed but rather why such differentiation is not proceeding more prevalently and at a faster rate than it apparently is." (DIVER 1940: 312)

Trotz dieser und ähnlicher Einwände hat sich die biologische Artdefinition rund drei Jahrzehnte einigermaßen unangefochten - und, wie es zu jener Zeit schien, äußerst siegreich - halten können, bis das Problem durch EHRLICH & RAVEN (1969) in einer nur wenige Seiten umfassenden Arbeit erneut und verschärft zur Debatte gestellt wurde. Diese Autoren zeigten anhand längst in der Literatur vorliegender Daten, daß der Genfluß zwischen Pflanzenpopulationen, sobald sie nur wenig mehr als zehn m voneinander entfernt sind, kaum mehr als ein Quantum von 1 % überschreitet, und vergleichbare Verhältnisse konnten sie auch für tierische Populationen plausibel machen. Die Bedeutung dieser kleinen Arbeit bestand darin, daß sie gegenüber den im wesentlichen nur qualitativen Schlüssen Mayrs erstmals die Möglichkeit ungefährer quantitativer Erfassung von Genflußdaten in Aussicht stellte und diese nahelegten, daß der Genfluß im allgemeinen so geringfügig ist, daß er **unmöglich** für die Kohäsion der Art verantwortlich sein könne. In den Worten der Autoren:

"...there seems no possibility that gene flow "holds together" its widely scattered populations... such a situation has never, to our knowledge, been demonstrated convincingly in either plants or animals." (EHRLICH & RAVEN 1969: 1229)

Dieser Arbeit sind eine Vielzahl weiterer empirischer Untersuchungen gefolgt, z.B. von LEVIN & KERSTER (1974), ENDLER (1977), GRANT (1980) oder JONSELL (1984), die die quantitativen Angaben EHRLICH & RAVENS z.T auf wesentlich breiterer empirischer Grundlage bestätigen konnten.

Aber auch MAYR selbst hatte bereits 1963 geschätzt, daß die Diffusion eines Gens durch eine weitverbreitete Art eigentlich astronomische Zeiträume beanspruchen müßte. Dennoch hat er später die von EHRLICH & RAVEN ausgehenden Kritiken als

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

"highly arbitrary and unrealistic assumptions" zurückgewiesen (MAYR 1982a). Aber auch das hatte seinen Grund. Denn inzwischen gab es quantitative Erhebungen, die entgegen EHRLICH & RAVEN zu bestätigen schienen, daß der Genfluß allemal effektiv genug sei, um die Koheränz der Art zu gewährleisten (z.B. JACKSON & POUNDS 1979; POUNDS & JACKSON 1981). Beide Positionen haben also ihre Anhänger, und insofern darf diese Kontroverse, die den Artbegriff der synthetischen Theorie von Anfang an begleitet hat, kaum als gelöst gelten. Dies ist auch eines der Gründe, weshalb in den letzten zwei Jahrzehnten verstärkt nach völlig neuen Artkonzepten gesucht worden ist, worauf hier nicht näher eingegangen wird (einen nützlichen Überblick gibt WILLMANN 1984).

Aber zwei Argumente, die daher andere Umstände als nur den Genfluß für die Identität der Art verantwortlich zu machen suchen und bereits bei MAYR bzw. bei EHRLICH & RAVEN eine Rolle spielen, müssen hier erwähnt werden. Erstens wird in diesem Zusammenhang gern zusätzlich auf die Homeostasis verwiesen: Die Evolution soll zur Ausbildung von ontogenetischen Entwicklungsprogrammen führen, die, vermittelt über epigenetische Interaktionsprozesse, derartig flexible Reaktionen auf die jeweiligen Umweltverhältnisse ermöglichen, daß die Organismen der Selektion schließlich keinen Angriffspunkt mehr bieten. Mit anderen Worten: die mangelnde Divergenz zwischen den Lokalpopulationen beruhe auch darauf, daß die Homeostasis schließlich jede weitere selektive Wandlung der Organismen verhindere. Diese Auffassung ist besonders von Ernst MAYR (1963; 1975) und allen, die den biologischen Artbegriff verteidigen, vertreten worden. - Aber mehr oder weniger alle Organismen besitzen homeostatische Mechanismen und unterliegen dennoch meist der Selektion. Genannte Erklärung bedürfte daher des Nachweises des Wirkens **besonderer** homeostatischer Mechanismen, um diese postulierte Nichtwandlung der Organismen wirklich zu erklären. Ein solcher Nachweis fehlt bisher vollständig. Das aber heißt: es wird nur aus der Gleichheit der Lokalpopulationen auf die angebliche Existenz solcher besonderen homeostatischen Mechanismen geschlossen, um dann sogleich umgekehrt diesen Schluß als Ursache jenes Gleichseins auszugeben. Dies ist eine Tautologie oder, wie DARWIN sagen würde, bloß eine Wiederholung des zu erklärenden Sachverhalts in gehobener Sprache.

In der Tradition von EHRLICH & RAVEN (1969) beruft man sich dagegen in der Regel auf die stabilisierende Selektion. Diese soll aufgrund gleichbleibender Umweltbedingungen in jeder Generation alle Individuen eliminieren, die nur irgendwie von der "Norm" abweichen. Wird im Fall der Homeostasis die Identität der Art mittels Eigenschaften, die den Individuen innewohnen, erklärt, so soll hier die Gleichförmigkeit der Umwelt die Divergenz zwischen den Individuen oder Lokalpopulationen verhindern. Aber auch hier versagt jede Untersuchung, die die entsprechende Identität in den Umweltbedingungen der Lokalpopulationen empirisch belegen könnte. Es wird also auch hier nur aus der Gleichförmigkeit der Individuen auf jene der Umwelt geschlossen, um gleichzeitig diesen Schluß als Erklärung für die Gleichheit der ersteren einzusetzen. Solange dies der Fall ist, genügt es voll und ganz, den gesunden Menschenverstand gegen den Glauben an eine solche Wirkung der stabilisierenden Selektion einzusetzen, etwa mit den Worten: "I can´t imagine such a thing happening" (GOULD 1975: 372).

Wie aber soll dann die Identität der biologischen Arten erklärt werden, die immerhin soweit geht, daß der Taxonom häufig Schwierigkeiten hat, überhaupt irgendwelche

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Unterschiede zwischen den Individuen aus verschiedenen Populationen festzustellen, selbst wenn diese Populationen geographisch weit voneinander entfernt sind.

2. Genfluß und Genzirkulation

Um einer Antwort näherzukommen, ist es zunächst wichtig, sich genau zu vergewissern, was unter Genfluß verstanden wird. Der Genfluß stellt eine Art Brownsche Molekularbewegung der Populationsgenetik dar, die sich über die Zufallspaarung der Organismen realisiert und die Diffusion beliebiger Allele innerhalb und zwischen den Lokalpopulationen zum Inhalt hat, ohne dabei die artweite Häufigkeit der Allele zu verändern. Im Idealfall würde dieser Prozeß lediglich zu einer räumlich homogenen Verteilung aller zu einem beliebigen Zeitpunkt in der Artpopulation vorhandenen Allele über das gesamte Areal der Art führen. Das sich so einstellende Gleichgewicht bildet die Grundlage für die Gültigkeit des HARDY-WEINBERG-Gesetzes. Es ist ohne weiteres einsichtig, daß solch ein Diffusionsprozeß durch Migration der Individuen oder bei Pflanzen etwa durch Windbestäubung gefördert werden könnte. Der Genfluß soll in der Tendenz der Ausbildung lokal unterschiedlicher Anpassungen innerhalb der Art entgegenwirken und so die Art zusammenhalten. Ein Gedankenexperiment kann das homogenisierende Prinzip des Genflusses verdeutlichen: Man gebe den Genpool der Art in eine Wanne, rühre gründlich um und lasse die Individuen sich einigemal paaren (wobei natürlich keiner unterstellt, daß der Genfluß in der Natur von solch drastischer Wirkung ist).

Es gibt nun einen ganz anderen Prozeß, der eigenartigerweise im Rahmen des hier vorgestellten Artproblems und auch weit darüberhinaus niemals ernsthaft diskutiert worden (allerdings häufig auch gar nicht erst vom Genfluß unterschieden worden) ist, der aber - m.E.- die alles entscheidende Crux für die Klärung der Natur des Artzusammenhangs darstellt: Es genügt ganz einfach, Darwinist zu sein, d.h. die Evolution in ihrer analytischen Fassung als allmählichen Wandlungsprozeß der Arten, der durch die natürliche Auslese bewirkt wird, anzuerkennen, und man wird sofort einsehen, daß dieser Wandel durch immer wieder erfolgende mehr oder weniger artweite Verbreitung vorteilhafter Allele bewerkstelligt wird [1]. Ich gehe davon aus, daß es diese **selektive Verbreitung** vorteilhafter Allele ist, die auch die Art zusammenhält, und bezeichne diesen Prozeß auch als **Genzirkulation** (BEURTON 1991).

Die Wirkungsweise dieses Prozesses ist am einfachsten in der Gegenüberstellung mit der des Genflusses zu erläutern. Beide Prozesse haben eigentlich nur eines gemeinsam: sie wirken beide in der horizontalen Dimension der Art. Während es aber (wenigstens theoretisch) möglich ist, daß ein lokal konzentriertes Allel bereits mit dem Übergang in die nächste Generation durch Migration und Genfluß artweit homogen verteilt wird, ist die Genzirkulation eine mehr vermittelte. Diese horizontale Dimension der Selektion setzt sich nur über viele Generationen durch. Sie wird erst sichtbar, wenn man gedanklich mehrere Generationen aufeinander projiziert, um dann die Wirkung

1) Wenn im folgenden von artweiter Fixierung neuer Allele gesprochen wird, so muß diese nicht ausnahmslos für alle Populationen gelten, sondern natürlich nur soweit, wie diese an der künftigen Wandlung der Art als ganzes teilnehmen.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

der Selektion auf den Verbreitungsprozeß der Allele zu betrachten. Entscheidend ist jedoch die langfristige Wirkung der Genzirkulation. Ein Allel mit einem Selektionsvorteil von nur 0,1 % kann sich nach immerhin 24000 Generationen artweit durchsetzen (HALDANE 1937). Dies scheint eine sehr lange Zeit zu sein, ist aber, bemessen an geologischen Dimensionen, immer noch ein explosiver Vorgang. Zwar ist diese Aussage über die Effektivität der Genzirkulation auch nur eine theoretische, von der aus praktischen Gründen wieder Abstriche gemacht werden müssen (vgl. unten). Dafür aber ist das Ergebnis letztlich die artweite Fixierung neuer Allele, während der Genfluß, wie bemerkt, überhaupt keine Veränderung von Allelfrequenzen beinhaltet.

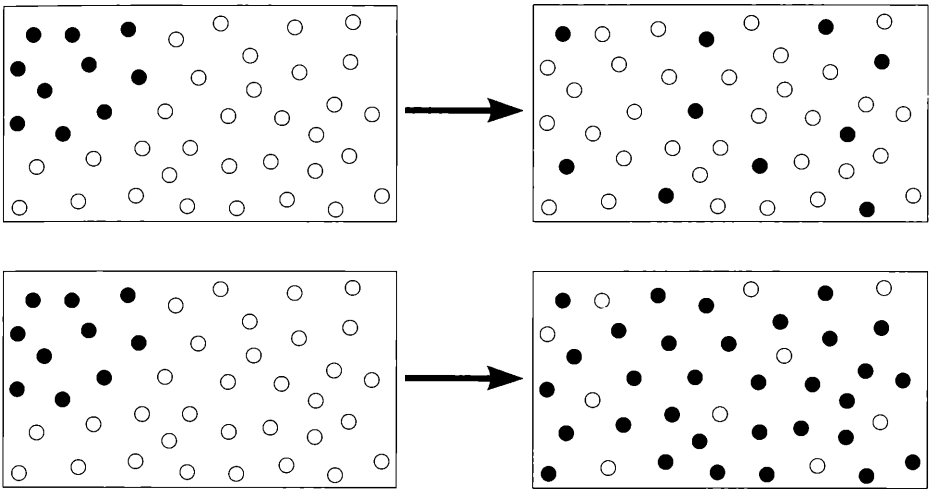

Abbildung 1. Genfluß (oben) und Genzirkulation (unten); nach BEURTON (1991).

Angesichts der grundsätzlich so einfach durchschaubaren Natur der Genzirkulation und ihrer klaren Unterschiedenheit vom Genfluß erhebt sich die Frage, wieso sie nie als Erklärung für die Kohäsion der Art angeführt worden ist. Dieses Prinzip der selektiven Verbreitung von Allelen ist immerhin Fundament der klassischen Populationsgenetik, wie sie durch R.A.FISHER (1930), J.B.S.HALDANE (1932), H.J. MULLER (1929) u.a. begründet worden ist. Man muß dazu wissen, das diese klassische Populationsgenetik im Gegensatz zur Populationsgenetik der synthetischen Theorie überhaupt nicht naturalistisch orientiert war und sich nur wenig um die in der Natur beobachtbaren empirischen Verhältnisse kümmerte. Sie war stark mathematisch orientiert und arbeitete mit idealisierenden Modellvorstellungen. So sah FISHER (1930: 78 u. 77) jede vorteilhafte Mutation (sofern gewisse Randbedingungen erfüllt sind) "sweeping over the entire species", und dies mit "utmost regularity and precision".So wichtig diese idealisierenden Modellvorstellungen ursprünglich für die Begründung der Populationsgenetik waren, sosehr wußten andererseits die Feldbiologen wie DOBZHANSKY, MAYR, usw., wie wenig diese Modelle den unmittelbar in der Natur zu beobachtenden Vorgängen gerecht werden. Zwar ist diese klassische Populationsgenetik in gewissem Sinn Vorläufer der synthetischen Theorie, und dennoch bildet die synthetische Theorie mit ihrer naturalistisch orientierten Populationsgenetik einen ausgesprochenen Gegenentwurf zu dieser. Für MAYR (1984) gehört daher FISHER zur Zeitperiode der "pre-synthesis" Für die synthetische Theorie gibt es in der Natur keine solchen geradlinigen Pro-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

zesse, i. S. HALDANES und FISHERS, sondern eher schon eine Mannigfaltigkeit an Regellosigkeiten. So wird in der Populationsgenetik der synthetischen Theorie der aktuelle Selektionswert eines Allels mitbestimmt von der jeweiligen Genkombination, in der es sich befindet, vom jeweiligen genetischen Hintergrund oder dem genetischen Milieu (CETVERIKOV 1926,1961), von den lokalen Umweltbedingungen, den lokal jeweils vorhandenen und ständig wechselnden adaptiven Gipfeln und Tälern usw. Diese Prozesse hoben daher die Naturalisten gegenüber den Idealisierungen der klassischen Populationsgenetik hervor. Und das Prinzip der Zufallspaarung und des regellosen Genflusses eignet sich in der Tat am besten, um sowohl die Einzigartigkeit allen organischen Geschehens als auch die von ihnen immer wieder beobachtete lokale Mannigfaltigkeit zu erklären.

Das kann aber natürlich nichts daran ändern, daß sich im Sinne darwinistischer Evolution letztlich dennoch immer wieder bestimmte Allele, die sich als vorteilhaft erweisen, trotz vieler Rückschläge artweit durchsetzen. Diese einfache Tatsache gerät bei den vielen naturalistischen Kritikern am Schematismus der mathematisierenden Populationsgenetik, und bei gleichzeitiger Betonung der Einzigartigkeit allen organischen Daseins, immer wieder aus dem Blickfeld. Daher kann man auch sagen, daß hier die klassische Populationsgenetik **trotz** ihres Schematismus die besseren Argumente besitzt. Daher werden aber auch von der klassischen Populationsgenetik die mannigfaltigen lokalen Zufallsereignisse wiederum nur als evolutives Rauschen abgetan, so daß sich für sie der gesamte Evolutionsprozeß auf die bloß atomistisch gedachte Akkumulation kleinster genetischer Bausteine reduziert - ohne jede Bedeutung von Interaktionsprozessen. Und natürlich erscheint dies den Naturalisten unverzeihlich.

Man kann aber gewiß die Positionen beider Parteien zusammenbringen, wenn davon ausgegangen wird, daß mittels des vielfachen hin-und-her Selektierens (gerade daher der Vorschlag, diese selektive Verbreitung als Genzirkulation zu bezeichnen) und abermaligen Neukombinierens der Gene deren Selektionswerte überhaupt erst generiert werden. In diesem Sinn könnte sich auch das, was aktuell als lokale Unwägbarkeit oder Rückschlag erscheint, retrospektiv als positives und konstitutives Moment in der selektiven Verbreitung von Allelen erweisen. Diese Andeutungen zu diesen Problemen müssen an dieser Stelle genügen; hier war zunächst nur zu zeigen, weshalb die Vertreter der synthetischen Theorie die Genzirkulation bisher nicht in Rechnung gestellt haben.

Es gibt noch einen Grund, weshalb die Naturalisten die Genzirkulation nicht recht erfassen. Zwar ist zunächst unbestreitbar, daß die artweite Fixierung eines Allels Folge seiner selektiven Verbreitung sein muß. Aber bei einer aus vielen Lokalpopulationen bestehenden Art kann ein neues Allel dennoch nur durch Migration und anschließend Zufallspaarung durch Genfluß also (wie es scheint) von einer in die nächste Lokalpopulation gelangen. Man bemerkt, wie es möglich ist, die Genzirkulation aus der Tatsache des Artenwandels zu erschließen, dann aber, sozusagen bei näherem Hinsehen, immer wieder auf den Genfluß zu reduzieren und damit für das Denken zum Verschwinden zu bringen. Dann aber kann die Selektion nur noch in ihrer lokal anpassenden Wirkung wahrgenommen werden. So sagt MAYR:

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

"A species is a single large Mendelian population pervaded in all directions by gene flow. It is this cohesive force of gene flow that ... gives physiological unity to a species but increases the necessity for local adjustments to local conditions. The sensitivity of this process of local adaptation is evidence of the universality of natural selection, and this is the crucial point of the entire question." (MAYR 1976a: 216)

Die Selektion erscheint so nur noch in lokal differenzierender Funktion, während deren horizontale Wirkung voll dem Genfluß überantwortet ist.

Es gibt aber eine Interpretationsmöglichkeit des ganzen Prozesses, nach der die Genzirkulation wieder das übergreifende Moment bildet, d.h. ohne sozusagen von Population zu Population durch den Genfluß unterbrochen zu werden. Man unterstelle, daß es immer schon ein gewisses Ausmaß an Migration und Zufallspaarung über die Grenzen jeder einzelnen Population hinaus gibt, und weiter, daß in einer bestimmten Lokalpopulation ein neues Allel entstanden ist, welches sich als vorteilhaft erweist. Dann wird dieses Allel durch die Selektion zunächst lokal verbreitet, es unterliegt lokaler Genzirkulation. Eben diese lokale Verbreitung durch die Selektion ist aber dann auch die eigentliche Ursache dafür, daß dieses Allel verstärkt in migrierende Individuen eingebaut wird und es so in weitere Lokalpopulationen gelangt.

"Selection is needed in each recipient population to boost the frequency of the immigrant allele to a level which statistically favors its inclusion in the next group of migrants" (GRANT 1980: 166)

Hiermit wird sofort deutlich: keineswegs ist die Migration und Zufallspaarung per se (und damit der Genfluß) für die Übertragung dieses Allels in weitere Populationen verantwortlich, denn Individuen können auch migrieren, ohne dieses Allel zu besitzen. Vielmehr wird diese Übertragung durch die - zunächst nur lokal wirkende - Genzirkulation verursacht, die auf diese Weise immer größere Kreise zieht!

MAYRs Darstellung der Selektion als nur lokal wirkend ist grundfalsch. Allerdings sind seine Formulierungen nicht immer derart eindeutig, und häufig geschieht es ihm, daß sich hinter dem Terminus des Genflusses dieser ganz andere Prozeß der Genzirkulation zu verbergen beginnt (ohne, daß er je den Unterschied expliziert hätte), etwa so:

"What is so important about gene flow, in contrast to mutation, is that it supplies "pretested" genes and gene combinations, that is, genes and gene combinations that have already been tested by natural selection in other populations." (MAYR 1976b: 59)

Wir halten jedenfalls fest: selbstverständlich ist die Migration und Zufallspaarung über die Grenzen der lokalen Populationen hinaus (outcrossing) notwendige Bedingung dafür, daß Allele in andere Populationen gelangen können. **Outcrossing fördert aber keineswegs den Genfluß, sondern vielmehr die differenzielle Verbreitung vorteilhafter Allele**, die Genzirkulation also! Es ist ein leicht zu bereinigender Denkfehler zu meinen, dieses outcrossing müsse unbedingt in Genfluß münden. Im Kontext der

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Selektion ist die Zufallspaarung der Organismen eine Realität, die Genzirkulation auch, der Genfluß aber ein **bloßes Gedankenkonstrukt** [2]. (Es mag sein, daß eine solche Nichtigkeitserklärung des Genflusses übertrieben erscheint. Ich komme später hierauf zurück).

3. Der rationelle Kern typologischen Denkens

Eine Konsequenz, die allein aus der Annahme der Realität des Genflusses, nicht aber der Genzirkulation folgt, und die ich daher für ebensowenig haltbar erachte, ist der Antitypologismus der synthetischen Theorie. Soll dieser kritisiert werden, so ist es aber zunächst wichtig zu wissen, welchen Typologismus die Naturalisten über Bord zu werfen versuchen. Sofern damit nur bestimmte überwundene orthogenetische oder finalistische Theorien gemeint werden (MAYR 1963: 4-5), ist weiter nichts zu sagen. Auch identifiziert MAYR den Typologismus (=Essentialismus) mit PLATONS Lehre vom Eidos und zitiert POPPER zwecks Begriffsbestimmung:

"I use the name methodological **essentialism** to characterize the view, held by PLATO and many of his followers, that it is the task of pure knowledge or "science" to discover and to describe the true nature of things, i.e. their hidden reality or essence..."
(MAYR 1969: 66)

Aber die sich in der heutigen Evolutionsbiologie breitmachende Variante typologischen Denkens ist in den Augen der Naturalisten insbesondere die der mathematisch orientierten Populationsgenetik. Diese wird daher von MAYR auch als "Bohnenkorbgenetik" bezeichnet. Dies geschieht insofern nicht ganz zu Unrecht, wie diese Populationsgenetiker die Allele tatsächlich so behandeln, als besäßen sie ein für allemal feststehende Selektionswerte. So z.B. bereits FISHER:

"...whereas genetic diversity may exist, perhaps in hundreds of different loci, yet in the great majority of loci the normal condition is one of genetic uniformity. Unless this where so the concept of the wild type gene would be an indefinite one."
(FISHER 1930: 123).

Während bei den obigen idealistischen Varianten der Typologie der Typus sozusagen von außen hinzukommt und die Individuen zu Arten formt, besitzt hier die Art einen Typus, weil jedes einzelne Individuum Träger mehr oder weniger der gleichen Allele ist; dieser Typus ist nicht platonisch, sondern aristotelisch, den Individuen innewohnend. Daher wird diese Typologie auch als konstitutive Typologie bezeichnet (SOBER 1980).

Tatsächlich erscheint ja die Aussage FISHERS, daß die Mehrzahl der Genloci uniform seien, eine im Prinzip empirisch überprüfbare Feststellung, und spätestens mit den

2) Es wäre wohl möglich, im Zusammenhang mit der Neutralevolution oder vielleicht auch mit Hinblick auf die genetische Drift - außerhalb des Kontextes der Selektion also - von einem Genfluß zu sprechen, worauf hier aber nicht eingegangen wird.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

durch HUBBY & LEWONTIN (1966) sowie LEWONTIN & HUBBY (1966) entwickelten Elektrophoresemethoden, die die Feststellung der in natürlichen Populationen vorhandenen genetischen Variabilität mit relativ geringem Aufwand ermöglichen, scheinen die Naturalisten mit ihrer Ansicht, daß Populationen regelrechte Speicher genetischer Variabilität sind (CETVERIKOV 1961) bestätigt. Damit ist es - entgegen FISHER - empirisch korrekt zu sagen, daß es auch in großen Populationen keine zwei Individuen gibt (eineiige Zwillinge ausgenommen), die genetisch vollständig identisch sind, und auch jedes neue Individuum, indem es als Folge der Zufallspaarung aus der Verschmelzung von zufälligen Anteilen zweier elterlicher Genotypen hervorgeht, immer wieder einmalig ist. MAYR hält es aber nun darüber hinaus auch für korrekt zu formulieren, jedes Individuum sei von **absoluter** Einmaligkeit. Das bedeutet für ihn entgegen den Aussagen der klassischen Populationsgenetik mit ihrer konstitutiven Typologie:

"...only the individuals of which the populations are composed have reality. ...the type (average) is an abstraction and only the variation is real. No two ways of looking at nature could be more different." (MAYR 1963: 5).

D.h. aber, daß diese Typologiekritik nicht nur diese oder jene Art von Typologie treffen soll, sondern zugleich die Ablehnung jeder Art von ontologisch Allgemeinem zum Hintergrund hat, selbst also auf dem Boden des Nominalismus steht. Den Individuen einer Population (Art) wird so jede Art von Allgemeinheit aberkannt und das Allgemeine ausschließlich als Gedankenkonstrukt zugelassen.

Man setze nun anstelle der Vorstellung vom Genfluß das Konzept der Genzirkulation, und man wird sofort den rationellen Kern typologischen Denkens erfassen. Das Allgemeine der Art erweist sich als der **Prozeß**, in dem sich Genkombinationen und Allele durch die Artpopulation hindurchsetzen. Die Allgemeinheit der Art wird im Prozeß der Genzirkulation als naturgegebene Realität erzeugt und beständig neuerzeugt, ohne daß deshalb irgendwelche Genloci uniform besetzt oder jemals zwei Individuen genetisch identisch sein müssen. In Form dieses über die Zufallspaarung vermittelten Durchsetzungsprozesses erhält dieses Allgemeine, das aus Sicht des Genflußprinzips ausschließlich als geistig Allgemeines, als willkürliche Bildung von Durchschnittswerten zwischen allen zu einem gegebenen Zeitpunkt existierenden Individuen erscheint, sein reales Pendant. Die geistige Abstraktion hat die ihr in der Natur vorangehende und mittels der Genzirkulation bewirkte Genesis des Allgemeinen durch mehr oder weniger beständig stattfindende Allelverbreitung in der Art einschließlich vieler Rückschläge und der zu jedem Zeitpunkt existierenden transienten und polymorphen Strukturen zur Grundlage. Das Allgemeine der Art ist in diesem Sinne nicht einfach ein Zustand, sondern eine artkonstituierende **Bewegung**.

Es ist aber gleichermaßen instruktiv zu erfahren, woher sich die antitypologische Sicht der Naturalisten praktisch rekrutiert. Man stelle sich dazu MAYR oder wen auch immer am Ufer eines Tümpels in der Wildnis vor, wie er die sich paarenden Frösche beobachtet. Er wird nicht anderes wahrnehmen als das Prinzip der Zufallspaarung und wird daher (als Folge der Naturnähe der synthetischen Theorie also) durchaus notwendig auf die absolute Einmaligkeit der Individuen schließen. Daß sich gerade mittels der Zufallspaarung und der Selektion eine Veränderung der Allelfrequenzen tendenziell

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

durchsetzt, ist unmittelbarer Beobachtung nicht zugänglich, sondern realisiert sich versteckt hinter den zufälligen Erscheinungen. Dies ist in der Tat die von POPPER unter Berufung auf PLATO angeführte "hidden reality"; es gibt sie!

Da MAYR sich auf POPPER beruft, sei weiter darauf hingewiesen, daß POPPER (1979) selbst einen "modified essentialism" als wissenschaftliche Erklärungsmethode vorgeschlagen hat, der weder akzeptiert, daß das Allgemeine ausschließlich den Dingen aristotelisch innewohnt, noch natürlich eine Verkörperung außerweltlicher platonischer Ideen sei, wohl aber Ausdruck allgemeiner Gesetze der Natur (auch wenn Gesetze bei ihm wiederum nur als "conjectural descriptions" zugelassen werden und er insofern wieder mit MAYR eins wird). Noch interessanter aber scheint mir in diesem Kontext, daß POPPER (1992: Anmerkung 54 zu Kap.11) der aristotelischen Position so gar nichts abgewinnen kann (wie MAYR), mit seiner modifizierten Version des Essentialismus aber (natürlich anders als MAYR) einen rationellen Kern des platonischen Essentialismus aufgehoben sieht (und häufig beklagt, wie wenig Aristoteles dies doch begriffen habe). Hiermit arbeitet POPPER, gewollt oder nicht, auf eine Position hin, nach der das Allgemeine zwar nicht einfach von außen an die Dinge herangetragen wird, noch ihnen schlechthin innewohnt, wohl aber diese transzendiert, d.h. eine ontologisch eigenständige Dimension besitzt.

Weiter ist interessant, daß in den letzten 20 Jahren in der Wende gegen bestimmte Traditionen der "ordinary language philosophy", das Allgemeine nur subjektiv als linguistische Tatsache zuzulassen, in der englischsprachigen Philosophie mit der Diskussion um die sog. "natural kinds" wieder auf eine ontologische Dimension des Allgemeinen Kurs genommen wird. Bei dieser neueren Diskussionen spielt der Umstand verstärkt eine Rolle, daß es (ähnlich wie bei WITTGENSTEINS "Familienähnlichkeiten") gewisse Objekte gibt, die auch dann ein wenigstens intuitiv wahrnehmbares Allgemeines bilden können, wenn es keine einzige analytisch fixierbare Eigenschaft gibt, die ihnen ausnahmslos allen gemeinsam ist. So z.B. die Diskussion PUTNAMS (1977) um die Zitronen, die gelb sind, aber manchmal eben auch grün, oval, manchmal aber rund, sauer, selten aber auch süß usw. Es sei denn, so PUTNAM, - und dies ist wichtig - man benennt ihre eine einzige gemeinsame Eigenschaft: alle diese Individuen sind - Zitronen. Gerade das Prinzip der Genzirkulation (von dem letzten Endes wohl auch die Zitronen leben) ist m.E. hervorragend geeignet, diesen Gesichtspunkt in der neueren Diskussion um das Allgemeine zu fundieren. Um zu wiederholen: Nicht kraft des Besitzes irgendeiner bestimmten Genkombination qualifizieren die Individuen sich als artzugehörig, sondern mittels ihrer Teilname oder, um einen Terminus PLATONS zu verwenden, ihrer Teilhabe an der Genzirkulation. Kurz: die PLATONsche Typologie hat auch einen materialistischen Kern.

Es besteht aber immer eine gewisse Gefahr des schwarz-weiß-Malens: Wenn Autoren wie MAYR das Allgemeine der Art wirklich leugneten und damit zwangsläufig die Existenz biologischer Arten, wie kann dann MAYR als der Begründer des biologischen Artkonzeptes gelten, der er doch ist!? Tatsächlich erfolgt diese Leugnung des Allgemeinen durch MAYR auf mannigfaltige Weise höchst inkonsequent. Und es ist im Gegenteil gerade sein rüstiges Streiten für die Realität der Art (etwa gegen die vielen Autoren, die aus der mangelnden Effizienz des Genflusses mit genau dem gleichen Recht auf die Irrealität der Art schließen), das umgekehrt MAYRS nominalistischen Trend häu-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

fig schwer wahrnehmbar macht. So wiederholt MAYR in jedem größeren Werk und vielen Artikeln zwar Sätze wie diese:

"...what is so important... is the individual, not the type. The differences between biological individuals are real, while the mean values which we may calculate in the comparison of groups of individuals (species, for example) are man-made inferences. " (MAYR 1982b: 46-47).

aber eben auch mitunter Sätze wie diese:

"If only individuals existed, and the diversity of nature were continuous, it would be difficult to sort them into groups and distinguish ´kinds´ (...) The nominalists deny the existence of ´real´ universals For them only individuals exist, while species are man-made abstractions...Any naturalist, whether a primitive native or a trained population geneticist, knows that this is simply not true. Species and animals are not human constructs..." (MAYR 1969: 23 u.25).

Auch wenn man versucht sein sollte zu sagen, daß mit solchen Äquivokationen der Willkür in der Wissenschaft Tür und Tor geöffnet wird - man wird so MAYR nicht gerecht. Es gibt Wege, auf denen selbst diese beiden Aussagen als im Denken MAYRs miteinander halbwegs konsistent rekonstruiert werden können, denn für MAYR bedeutet sowohl Einzelnes als auch Allgemeines in unterschiedlichen Zusammenhängen mitunter sehr verschiedene Dinge. So versteht er unter Nominalismus nur solche Aussagen der physikalischen Wissenschaften, die sich (nach seiner Auffassung) ausschließlich auf Klassen von uniformen Einzeldingen beziehen (und unter solchem "Physikalismus", wie er es nennt, subsumiert er die mathematisierende Populationsgenetik). Wer hingegen die Einzigartigkeit und Individualität alles Einzelnen betont, mit der es die naturalistisch orientierten Biologen zu tun haben, ist in MAYRs Terminologie gerade kein Nominalist. Und wenn MAYR plötzlich positiv von "real universals" spricht oder an anderer Stelle (MAYR 1986) ungezwungen von "properties in common" redet, die den Individuen einer Art zukommen können, so fügt er an der zuletztgenannten Stelle erklärend hinzu: er verstehe das Postulat solcher gemeinsamen Eigenschaften nur dann als essentialistisch oder typologisch, wenn diese als ein Indiz für die Unveränderlichkeit einer biologischen Art für alle Zeiten genommen werden. Da sich aber Arten wandeln, so MAYR weiter, besitzen sie keine Essenz. D.h. also, wenn ich ihn recht verstehe, daß Arten zwar im Wandlungsprozeß gerade kein typologisches Moment zukommen soll, sie aber sehr wohl, nämlich solange von ihrer Wandlung abstrahiert werden kann, gemeinsame Eigenschaften besitzen können. Soviel zur Klärung obiger widersprüchlicher Aussagen MAYRs.

Weiter hängt aber diese Sichtweise, nach der die Existenz eines Allgemeinen in der biologischen Art mit ihrer Nichtevolution einhergehen soll, wieder ganz eng mit der Genflußvorstellung zusammen. Der Genfluß soll der Ausbildung lokal divergierender Anpassungen innerhalb der Art entgegenwirken, d.h., lokal ausgebildete adaptive Gipfel in der Tendenz abtragen und so die Art zusammenhalten. Der Genfluß wirkt in diesem Sinn retardierend (MAYR 1963). Die Einheit der biologischen Art wäre demnach

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

gewissermaßen Produkt ihres erfolgreichen evolutiven Stillstands (nicht unähnlich jenem Denken, nachdem die Brownsche Molekularbewegung im Sinne des zweiten Hauptsatzes der Wärmelehre zum Wärmetod des Weltalls führen soll).

Dies alles entspricht durchaus der Art und Weise, wie jedem Studenten in Einführungsseminaren das Prinzip biologischer Evolution erläutert wird: Man stelle sich eine biologische Art als große Population vor, die sich in einem Gleichgewichtszustand befindet. Alle in der Population vorhandenen Allele sind artweit homogen verteilt. Es herrscht das bekannte HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht. Dieser Zustand wird als der grundlegende mitgeteilt. Damit es Evolution gebe, sind daher noch einige Faktoren vonnöten, erfährt der Student weiter, die diesen Grundzustand "stören" Solche Faktoren sind in erster Linie die Mutationen und die Selektion. Das aber hieße, daß die Evolution eine Eigenschaft ist, die in der einen oder anderen Weise dem fundamentaleren Gleichgewichtszustand der Materie erst aufoktroyiert werden muß. Dementsprechend hat MAYR auch immer wieder darauf bestanden, (z.B. 1948, 1957, 1987), die Eigenschaft der Evolution nicht in die Definition biologischer Arten aufzunehmen. Daher hat aber auch G.G.SIMPSON (z.B.1980, 1982) die MAYRsche Fassung des Artbegriffs als "nonevolutionary" und "preevolutionary" charakterisiert und als Alternative seine eigene Definition einer evolutiven Art entworfen:

"An evolutionary species is a lineage (an ancestral-descendent sequence of populations) evolving seperately from others and with its own evolutionary role and tendencies." (SIMPSON 1961).

Man bemerkt sofort, daß in SIMPSONS Definition der Genfluß keine Rolle spielt, und SIMPSON hatte bereits 1951 erklärend hinzugefügt, daß man interbreeding besser nur als Indikation dafür nehme, ob tatsächlich eine solche eigenständige evolutive Einheit vorliege. Es ist daher erstaunt ausgerufen worden, daß so der Genfluß zu einem bloßen Hilfskriterium reduziert werde (REIF 1984). Aber genau darum geht es: Die Unverbindlichkeit Simpsons bezüglich der genetischen Mechanismen des Zusammenhalts der Art bei gleichzeitigem Beharren darauf, daß die Art eine evolutive Einheit ist, d.h., die Evolution mit in die Definition der Art hineingehört, verlangt geradezu danach, diese durch das Prinzip der Genzirkulation zu ergänzen. Damit wird das in studentischen Grundkursen vermittelte Bild vom Kopf auf die Füße gestellt: die Evolution gehört mit zum Grundzustand der Arten. Die über die Genzirkulation immer wieder mehr oder weniger artweit erfolgende Fixierung neuer Allele (die Wandlung der Arten also) ist ontologisch ebenso fundamental, wie deren "bloße" Existenz, denn ohne diese Wandlung bilden diese keine Einheiten, besitzen sie also keine Existenz. **Arten müssen sich fortlaufend wandeln, um zu existieren.**[3)]

Die Wandlung der Art besteht also nicht in einer Abweichung von einem als fundamental vorgestellten Gleichgewichtszustand im Sinne von HARDY-WEINBERG. Vielmehr

3) Die Genzirkulation wird auch nicht im Rahmen möglicher Stasis einer Art gegenstandslos. Stasis impliziert nicht, daß populationsgenetische Evolutionsfaktoren je zum Erliegen kommen. Es ist sogar denkbar, daß beständige Genzirkulation Voraussetzung relativer morphologischer Konstanz ist. Stasis ist keinesfalls mit Nichtevolution zu verwechseln!

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

sind solche Gleichgewichtsvorstellungen Resultat abstraktiven Denkens, welches die durch die beständige Wandlung der Art realisierte Einheit derselben zur Voraussetzung hat.

Wir hatten weiter oben festgestellt, daß es in der Natur, sofern die Selektion wirkt, überhaupt keinen Genfluß gibt und gefragt, ob diese These nicht vielleicht nur eine Übertreibung in der entgegengesetzten Richtung sei. Wir können hier hinzufügen: der Genfluß hat das gleiche Verhältnis zur Realität, wie das sich angeblich in seiner Folge einstellende HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht, von dem nämlich bekannt ist, daß es zu keinem Zeitpunkt (sofern wir an Evolution denken) realisiert ist.

4. Literatur

BEURTON, P. (1991): What keeps a species together? - In: WOODWARD, W.R. & COHEN, R.S. (eds.): World views and scientific discipline formation: 293-298; Dordrecht (Kluwer Academic Publishers).

CETVERIKOV (CHETVERIKOV), S.S. (1961): On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. - Proc. Amer. Philos. Soc., **1O5**: 167-195.

DIVER, C. (1940): The proplem of closely related species living in the same area. - In: HUXLEY, J. (ed.): The New Systematics: 303-328; Oxford (Allen & Unwin).

DOBZHANSKY, Th. (1935): A critique of the species concept in biology. - Philos. Sci., **2**: 344-355.

EHRLICH, P.R. & Raven, H. (1969): Differentiation of populations. - Science, **165**: 1228-1232.

ENDLER, J.A. (1973): Gene flow and population differentiation. - Science, **179**: 243-250.

FISHER, R.A. (1930): The genetical theory of natural selection. - 272 S.; Oxford (Clarendon Press).

GOULD, S.J. (1975): (Diskussionsbemerkung). - Proc. 8th Intern. Conference on Numerical Taxonomy: 372; San Francisco.

GRANT, V. (1980): Gene flow and the homogeneity of species populations. - Biol. Zbl., **99**: 157-169.

HALDANE, J.B.S. (1932): The causes of evolution. - 235 S.; New York (Longmans, Green).

HALDANE, J.B.S. (1937): The effect of variation on fitness. - Amer.Nat., **71:** 337-349.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

HUBBY, J.L. & LEWONTIN R.C. (1966): A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophoila pseudoobscura*. - Genetics, **54:** 577-594.

JACKSON, J.F. & POUNDS J.A. (1979): Comments on assessing the dedifferentiating effects of gene flow. - Syst. Zool., **28:** 78-85.

JONSELL, B. (1984): The biological species concept reexamined. - In: Grant, W.F. (ed.): Plant Biosystematics: 159-168; Toronto (Academic Press).

LEWIN, D.A. & KERSTER, .W. (1974): Gene flow in seed plants. - Evol.Biol., **7**: 139-220.

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

MAYR, E. (1942): Systematics and the origin of species. - 334 S.; New York (Columbia University Press).

MAYR, E. (1948): The bearing of the new systematics on genetical problems. The nature of species. - Adv. in Genetics, **2:** 205-237.

MAYR, E. (1957): Species concepts and definitions. - In: MAYR, E. (ed.): The species problem: 1-22; Washington (Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 50).

MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. - 797 S.; Cambrige (Mass.) (Belknap Press).

Mayr, E. (1969): Principles of systematic zoology. - 428 S.; New York (McGraw-Hill).

MAYR, E. (1975): The unity of the genotype. - Biol.ZBl., **94**: 377-388.

MAYR, E. (1976a): Geographical character gradients and climatic adaptation. - In: MAYR, E. Evolution and the diversity of life: 211 - 217; Cambridge (Mass.) (Belknap Press).

Mayr, E. (1976b): Population size and evolutionary parameters. - In:MAYR, E.: Evolution and the diversity of life: 53 - 63; Cambridge (Mass.) (Belknap Press).

MAYR, E. (1982a): Processes of speciation in animals. - In: BARIGOZZI, C. (ed.): Mechanisms of speciation: 1-19; New York (Alan R. Liss).

Mayr, E. (1982b): The growth of biological thought. - 974 S.; Cambridge (Mass.) (Belknap Press).

Mayr, E. (1984): The triumph of the evolutionary synthesis. - Times Literary Suppl. 2.November 1984: 1261-1262.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

MAYR, E. (1987): The ontological status of species: Scientific progress and philosophical terminology. - Biol. Philos., **2**: 145-166 u. 212-220.

MULLER, H.J. (1929): The method of evolution. - Sci. Monthly, **29**: 481-505.

POPPER, K. (1979): The aim of science. - In: POPPER, K.: Objective knowledge: 191-205; Oxford (Clarendon Press).

Popper, K. (1992): Die offene Gesellschaft und ihre Feinde. Bd.2. - 526 S.; Tübingen J. C. B. Mohr (Paul Siebeck).

POUNDS, J.A. & JACKSON, J.F. (1981): Riverine barriers to gene flow and the differentiation of fence lizard populations. - Evolution, **35**: 516-528.

PUTNAM, H. (1977): Is semantics possible? - In: SCHWARTZ, S.P. (ed.): Naming, necessity, and natural kinds: 102-118; Ithaca (Cornell University Press).

REIF, W.-E. (1984): Artabgrenzung und das Konzept der evolutionären Art in der Paläontologie. - Z. zool. Systematik und Evolutionsforsch., **22**: 263-286.

SIMPSON, G.G. (1951): The species concept. - Evolution, **5**: 285-298.

SIMPSON, G.G. (1961): Principles of animal taxonomy. - 247 S.; New York (Columbia University Press).

SIMPSON, G.G. (1980): Why and how. Some problems and methods in historical biology. - 263 S.; New York (Pergamon).

SIMPSON, G.G. (1982): Autobiology (Besprechung von E.MAYR 1982b). - Quart.Rev.Biol., **57**: 437-444.

SOBER, E. (1980): Evolution, population thinking, and essentialism. - Philos.Sci., **47**: 350-383.

WILLMANN, R. (1984): Die Art in Raum und Zeit. - 207 S.; Hamburg (Paul Parey).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland Beihefte

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Beurton Peter John

Artikel/Article: Worauf beruht die Kohäsion der biologischen Art? 5-19