

Über verschiedene Gesichtspunkte bei der Untersuchung von Evolutionsphänomenen

Von CURT KOSWIG*), Hamburg.

Eine Stellungnahme zu Phänomenen der Evolution ist von recht verschiedenartigen Gesichtspunkten her möglich. Der Phänomenalphylogenetiker beobachtet Gesetzmäßigkeiten im Lauf der phyletischen Umgestaltung, er findet Regeln, die sich prinzipiell in verschiedenen Verwandtschaftskreisen wiederfinden lassen. Der Vererbungsforscher, der Genetiker, andererseits untersucht die Gesetze der Übertragung der Erbanlagen (Gene), die für unterschiedliche Eigenschaften der Organismen verantwortlich sind; er studiert ferner die Mutabilität der Gene. Ohne gelegentliche Veränderungen von deren Struktur unter Aufrechterhaltung der Aquiproduktivität der mutierten Anlage gäbe es ja keine materielle Grundlage zum Studium von Vererbungs- und Evolutionsvorgängen. Für den Phänomenalphylogenetiker ist der Vergleich der Gestalten im Zusammenhang mit ihrem Lebensraum und mit ihrer mit Wahrscheinlichkeit rekonstruierbaren Geschichte die Grundlage seiner Forschung; von hier aus zieht er seine Schlüsse. Aus methodischen Gründen werden in der Phänomenalphylogenetik Formen und Formengruppen miteinander verglichen, die als Ergebnis längerer Evolution spezifisch voneinander verschieden geworden sind, also nicht mehr miteinander fruchtbar gekreuzt und auf die Art der erblichen Bedingtheit ihrer Unterschiede nicht mehr geprüft werden können. Die an den Genetiker von der „anderen Seite“ gelegentlich gestellte Aufforderung, er möge zeigen, wie dieser oder jener komplizierte Apparat und sein sichtlich sinnvoller Gebrauch entstanden seien, geht an dem eigentlichen Anliegen der Genetik vorbei. Für den Genetiker sind Erbgänge von unterschiedlichen Merkmalen nur dann analysierbar, wenn die beiden Träger verschiedener Merkmale miteinander gekreuzt und eine Mendelanalyse durchgeführt werden kann. Das Merkmal ist dem Genetiker nur Hilfsmittel für sein Studium der Übertragung und Lokalisation der Gene, ihrer Wirkungsweise und — gegebenenfalls — ihrer strukturellen Veränderlichkeit. All' dies ist normalerweise gerade nur innerhalb der Art möglich, deren Individuen zumeist in den Charakteren, die den Phänomenalphylogenetiker erst interessieren können, weitgehend identisch sind. Die Genetik liefert also in erster Linie Modellversuche für ein historisches Geschehen, das sich in der Evolution der Organismen in Jahrtausenden oder gar Jahrmillionen abspielte.

*) Der Verfasser sprach auf einem Vortragsabend des Vereins für naturw. Heimatforschung über verschiedene Betrachtungsweisen beim Studium der degenerativen Evolution. Unter dem obigen Titel wurden dort erörterte Probleme in einen allgemeineren Rahmen gestellt.

Trotz der Unterschiede in Methode und Fragestellung der beiden erwähnten Forschungsrichtungen, treffen sie sich auf dem Boden der Evolutionslehre. So ist es auch zu verstehen, daß sie gemeinsame Termini benutzen, auch wenn sie sie mit teilweise verschiedenen Inhalten ausstatten. Hierher gehört der Terminus Präadaptation. Für beide Forschungsrichtungen sind Präadaptationen Fähigkeiten, die eine Form (i. S. des Phänomenalphylogeneters) bzw. bestimmte Idiotypenträger (wie der Genetiker sagen würde) an andere Lebensverhältnisse angepaßt erscheinen läßt als nur an die, unter denen sie derzeit leben. Von beiden Richtungen werden dabei nicht Einzelindividuen als präadaptiert aus einem Kollektiv herausgenommen: Der Phänomenalphylogeneter beobachtet vielmehr, z. B. daß ein bestimmtes Merkmal eine oberirdische Art befähigt, auch in Höhlen zu leben, und er stellt fest, daß sich tatsächlich im Verwandtschaftskreis dieser Art „echte“ Cavernicole befinden. Der Genetiker sieht sich mit den Phänotypen konfrontiert, welche in einem Klon (Gruppe von Individuen gleichen Idiotyps, aus ein- oder ungeschlechtlicher Vermehrung hervorgegangen), in einer reinen Linie (d. i. die Nachkommenschaft eines absoluten Selbstbefruchters) oder in einer Population (d. i. ein panmiktischer Bestand, gegebenenfalls auch erblich verschiedener Individuen der gleichen Art) auftreten bzw. auftreten können. Er stellt fest, daß es verschiedene Wege gibt, durch die die Plastizität des Kollektivs bei Änderung der Umweltbedingungen es gestattet, sich mit den neuartigen Verhältnissen ins Gleichgewicht zu setzen. Das sind präadaptive Fähigkeiten im Sinne des Genetikers.

I. Der phänomenalphylogenetische Aspekt.

Neben anderen Prinzipien der Evolution, die der Phänomenalphylogeneter beim Vergleichen seines Materials mit morphologischen Methoden feststellen kann, treten zwei vielfach mit großer Deutlichkeit in Erscheinung. Das eine wird als radiative Adaptation, das andere als Orthogenese bezeichnet. Da von mancher Seite der Ausdruck Orthogenese als vorbelastet angesehen wird, indem mit ihm inhärente Entwicklungstendenzen im Sinne einer Prädestination verstanden werden könnten, wird er auch durch den neutralen „Orthevolution“ ersetzt. Daß dieser vom Sprachlichen her betrachtet sehr un schön ist, liegt auf der Hand.

Unter radiativer Adaptation wird folgende Situation verstanden: Eine Gruppe von miteinander auf Grund aller Kriterien als natürliche Einheit betrachtbarer Arten erweist sich in verschiedener Richtung spezialisiert. Alle diese Arten können auf einen gemeinsamen, noch unspezialisierten Vorfahren zurückgeführt werden. Dieser letztere verfügte bereits über Fähigkeiten, die in den sich aus ihm entwickelnden Nachkommen (= neue Arten) zu einer morphologischen und physiologischen Differenzierung und Spezialisierung führten. Berühmte Beispiele radiativer Adaptation bilden seit DARWINs Reise mit der Beagle die Galapagosfinken (Unterfamilie Geospizinae) oder die Drepanididae, eine auf den Hawaiiinseln endemische Singvogelfamilie. Bei ersteren kennen wir Körnerfresser mit dickem Schnabel, Insektenfresser, die fast wie ein Rotkehlchen aussehen und „Unspezialisierte“ in Nahrung und Schnabelbau. Auf Hawaii imponieren die Drepanididen durch eine noch größere Mannigfaltigkeit in Ernährung und Schnabelbau. In beiden Fällen wurden offenbar unspezialisierte Finkenvögel gelegentlich einmal über große ozeanische Strecken hinweg verschleppt, siedelten sich auf den viele freie ökologische Nischen bietenden Inseln an und erfuhren schrittweise eine Spezialisierung an dieselben. Der Vorfahre war vermutlich ein Allesfresser gewesen, der Insekten und Sämereien verzehrte, vielleicht gelegentlich Kleinstinsekten aus Blüten sammelte und so mit deren Nektar in Beziehung trat. Er besaß also gleichsam als Präadaptationen alle die Fähigkeiten, die unter \pm weitgehendem Umbau des Schnabels zur Entstehung der

verschiedenen Nahrungsspezialisten führte. Ob bei diesen radiativen Umgestaltungen die Form das Primat vor der Funktion hatte oder ob die erste Veränderung die Funktion betraf, der eine Veränderung des Schnabelbaues folgte, wird — da der Prozeß sich in der Vergangenheit abspielte — unsicher bleiben müssen. Die Leistungsfähigkeit der Präadaptationstheorie beruht aber gerade darin, daß sie lediglich einen in Form und Funktion unspezialisierten Vorfahren annimmt; von diesem aus kann sich ein Insektenfresser auf zwei Wegen ableiten. Entweder wird durch Veränderung des Schnabels der Nachfahre veranlaßt, lieber Insekten zu fangen als Körner zu bewältigen; oder es wird der Nachfahre infolge nicht ausreichender Körner-nahrung (aus welchen Gründen dies auch geschehe) bei im Vergleich zum Vorfahren zunächst noch unverändertem Schnabelbau Insekten fressen. Daß ein solcher Insektenfresser auch morphologische „Anpassungen“ mindestens ertragen wird, die zu einer Änderung der Schnabelform führten, ist leicht einzusehen.

In den Orthogenesen liegen in zeitlich aufeinanderfolgenden Arten oder in Gruppen miteinander verwandter heutiger Arten sich gleichsinnig weiter verändernde Merkmale oder Merkmalskomplexe vor. Die Zu- oder Abnahme der Körpergröße in vielen phyletischen Reihen, die sich steigernde Flugunfähigkeit vieler Inselvögel, die zunehmende Reduktion der Augen, des Pigments oft unter Verlängerung der Extremitäten und Antennen bei cavernicolen Arthropoden sind Beispiele dieser orthogenetischen Entwicklung. Als ihr Ergebnis treten wieder morphologische und physiologische Spezialisierungen auf, die so weit gehen können, daß sie nur bei Weiterbestehen oft sehr spezieller Lebensbedingungen Aussicht auf Erhaltenbleiben zu haben scheinen. Man hat von Luxusbildungen, von Hypertelien, gesprochen, um diese Situation zu kennzeichnen. REMANE, einer der führenden Phänomenalphylogenetiker, hat dies einmal in dem Satz zusammengefaßt: Erhalten bleibt, was nicht schadet. Daß jeweils unter bestimmten Lebensbedingungen nur bestimmte Merkmale oder Merkmalskomplexe betroffen werden, ist selbstverständlich. Im Fall des Ersatzes des Laufens mit Hilfe der beiden Extremitätenpaare durch Schlängelbewegungen, dank einer verlängerten Rumpfwirbelsäule, degenerieren die Vorder- und Hinterbeine bei vielen Reptilien „orthogenetisch“. Wenn Fliegen bei bestimmten Vögeln nicht mehr nützlich (z. B. bei Inselbewohnern) oder nicht mehr möglich (infolge Größenzunahme) ist, beginnen die verschiedenen Komponenten normalen Flugs (z. B. Schwanzfedern, Kohärenz der Federfahnen, Crista sterni, Größe des Gesamtflügels etc.) zu degenerieren. Es fehlt die züchtende, selektionierende Kraft der Natur, erhalten bleibt, was nicht schadet. Es ist nun wichtig und interessant, daß sich im Fall solcher orthogenetischer Entwicklungsreihen vielfach wiederum sehr deutlich diejenigen Präadaptationationen aufzeigen lassen, die schließlich mit weitgehenden Spezialisierungen in ökologischen Sackgassen münden können. Hinzu kommt, daß ähnliche Präadaptationationen bei nicht näher miteinander verwandten Tieren vorkommen, die zu konvergenter phyletischer Entwicklung führen. Flugunfähigkeit durch Flügelverlust oder -reduktion gibt es bei Vögeln wie bei Insekten, die auf Inseln leben, lichtscheue, nächtlich aktive Tiere sind die Vorfahren echter Troglobionten sowohl bei Fischen, Amphibien, Asseln, verschiedenen Käferfamilien, Schaben, Spinnen, Pseudoskorpionen u. v. a. Es ist wohl auch kein Zufall, daß keine Vogelordnung so viele flugunfähige Formen hervorgebracht hat wie die Rallen, deren geflügelte und flugunfähige Arten es vielfach vorziehen, sich im Pflanzendickicht zu drücken als davonzufliegen. Gehört doch womöglich sogar der berühmte Dodo, *Didus ineptus*, von den Maskarenen zu den Rallen und nicht, wie bislang meist angenommen, zu den Tauben.

II. Präadaptationen und Genetik.

Oben wurde darauf verwiesen, daß die einzige direkte Methode der Genetik das Kreuzungsexperiment ist, also die geschlechtliche Verbindung von Trägern verschiedenen Erbguts. Daneben bedient sich die Genetik der Variationsstatistik in weitem Umfang und benutzt alle Erkenntnisse der natürlichen Systematik der Organismen. Individuen, die der Genetiker als Untersuchungsobjekte wählt, sind Träger eines bestimmten Phänotypus und wir wissen, daß verschiedene Phänotypen nicht Träger verschiedenen Erbguts sein müssen. Denn der jeweilige Phänotypus ist das Ergebnis des Zusammenwirkens der Erbanlagen oder Gene, mit den Bedingungen des inneren und äußeren Milieus bei der Hervorbringung einer Eigenschaft. Vererbt wird nicht ein bestimmtes Merkmal, sondern eine gewisse Reaktionsnorm, dank derer recht verschiedenartige Phänotypen je nach den gebotenen Entwicklungsbedingungen möglich sind. Wenn eine bestimmte Primelsippe bei niederen Temperaturen rot, bei höheren weiß blüht, da ihr eine alternative Reaktionsnorm eigen ist, die auf die Temperatur z. Zt. der Blütenentwicklung mit einem von zwei möglichen Phänotypen reagiert, so wissen wir nicht, inwiefern dieser Unterschied (rotes oder weißes Modifikat) der Pflanze nützen könnte. Wenn man von verschiedenen Pflanzenarten ein hochwüchsiges Individuum aus dem Tiefland ungeschlechtlich vermehrt und diese Nachkommenschaft teils im Hochgebirge, teils wieder im Tiefland züchtet, so stellt sich heraus, daß die Träger gleichen Erbgutes im Gebirge und im Flachland ganz verschieden aussehen: erstere sind niedrig, ihre Hauptachse ist gestauht, die dem Boden eng anliegenden Blätter womöglich dicht behaart, relativ klein und hart, die Wurzel lang als Pfahlwurzel ausgebildet. Die erblich identischen Geschwisterpflanzen im Tiefland sind hochgeschossen, krautig, und haben eine verhältnismäßig wenig entwickelte Hauptwurzel. Der Anpassungswert jedes der beiden Phänotypen an die waltenden Umweltbedingungen ist deutlich. Wenn, um noch ein Beispiel aus der Botanik zu verwenden, bei vielen normalerweise im Wasser lebenden Blütenpflanzen und Farnen auch in die Luft Triebe gebildet werden, die im Habitus ganz an verwandte Landpflanzen erinnern, so ist auch in diesem Fall der adaptive Wert dieses Modifikats einzusehen. Der Phänotyp, der sich unter Wasser entwickelt, wäre am Lande nicht lebensfähig und umgekehrt. Auch bei Tieren sind erblich verankerte sehr breite Reaktionsnormen bekannt und ihre Leistungsfähigkeit in besonderen Versuchen geprüft worden. Viele Heuschrecken, aber auch die mit ihnen nicht näher verwandten Gottesanbeterinnen, sind dichroisch, d. h. sie kommen in einer grünen, laub- oder grasfarbigen, und einer gelblich-grauen bis braunen Form vor, die in trockenen Gebieten mit welcher Vegetation homochrom ist. Versuche zeigen, daß die jeweils homochrome Form von Feinden (Chamäleon) vorzugsweise übersehen wird. Es konnte eindeutig bewiesen werden, daß die beiden Farbphasen, grün versus gelbbraun, auf der Grundlage einer alternativen Reaktionsbasis je nach den Milieubedingungen auftreten und eine grüne Larve durch entsprechende Aufzucht bei der folgenden Häutung gelb wird und vice versa. Es liegt offenbar eine besondere biologische Bedeutung in diesem Farbwechselvermögen, das nicht einfach durch Veränderung der Menge oder des Kontraktionszustandes bestimmter immer anwesender Chromatophoren ermöglicht wird, sondern vom Aufbau chemisch ganz verschiedenartiger Pigmente begleitet ist und anscheinend einen übergeordneten hormonalen Kontrollmechanismus besitzt. Ist im Rahmen dieser alternativen Reaktionsnorm die Entscheidung für Realisation des nichtgrünen Phänotyps gefallen, so wird eine weitere Fähigkeit der Larven sichtbar: Wie ihr nicht grünes, mit Hilfe von Ompigmenten gebildetes Farbkleid nämlich aussieht, wird durch die Farbe des nicht grünen Milieus bestimmt, in dem sie

heranwächst. Auf terra rossa werden sie rostfarben, auf Kohle fast schwarz, auf Kalk hellweißlichgrau etc. Dieses Reagieren ist unabhängig vom Funktionieren der Augen. Auch Larven mit durch Lack verdeckten Augen machen den typischen Anpassungsfarbwechsel durch. In zahlreichen Linien nicht näher miteinander verwandter Heuschrecken (Acrididen ebenso wie Tettigoniiden) und Mantiden finden wir das gleiche Prinzip für ihr Farbwechselvermögen, sowohl was seine stoffliche Grundlage als auch was die Art der Verankerung im Erbgut mit Hilfe einer breiten Reaktionsnorm anbelangt. Wie diese Verankerung erfolgt, wo die zuständigen Anlagen lokalisiert sind und wie sie miteinander und mit der Umwelt zusammenspielen, ist unbekannt. Daß aber eine so weite Reaktionsnorm insofern als eine Präadaptation bezeichnet werden kann, als sie bei Milieuwechsel nicht nur dem aktuell betroffenen Träger von Vorteil ist, sondern „prospektiv“ auch spätere Generationen mitumfaßt, wird man behaupten dürfen. Zahlreiche Fälle, in denen Tierarten, sei es durch aktive Wanderung (wie die zahlreichen, erfolgreichen Eindringlinge ins Mittelmeer aus dem Roten Meer durch den Suezkanal), sei es durch Verschleppung, in einem ihnen bislang nicht zugänglichen Gebiet sich einnisten konnten, finden ihre einfachste Erklärung nicht mit der Annahme rapider Selektion zufällig geeigneter Mutanten, sondern mit der einer ihnen eigenen, normalerweise nicht erkennbar werdenden genügend breiten Reaktionsnorm. MÜLLER hat einmal darauf hingewiesen, daß Reaktionsnormen so breit sein können, daß die als ihr Ergebnis erfolgenden physiologischen Einstellungen dazu führen, daß zwei extreme Modifikate nicht mehr miteinander ohne weiteres im gleichen Lebensraum zusammengebracht werden können. So können Goldfische an hohe und niedere Temperaturen gewöhnt werden, die so weit auseinanderliegen, daß der Wärmefisch an Kälteschock, der Kältefisch an Sauerstoffmangel jeweils in dem Medium rasch abstirbt, das dem anderen im Lauf seiner physiologischen Einstellung von mittleren Temperaturen her adäquat geworden war. Höhlentiere sind typischerweise in vielen systematischen Gruppen pigmentlos. Aber ein so charakteristischer Höhlenbewohner wie der Grottenolm bildet bei Tageslicht nach einiger Zeit „immer noch“ Pigment. Troglaxene Fische wie Forellen oder Döbel, für längere Zeit der absoluten Dunkelheit der Höhlen ausgesetzt, werden blaß und kaum noch pigmentiert. Das Beispiel des Olms zeigt, wie normalerweise nie mehr aktivierte Seiten der alternativen Reaktionsnorm latent im Idiotyp unserer Form mitgetragen werden und gewinnt dadurch Bedeutung für solche Fälle, in denen das Vorhandensein einer breiten Reaktionsnorm supponiert werden muß. Man könnte sich vorstellen, daß Erwerb und Erhaltung einer möglichst breiten Reaktionsnorm selektionistisch einen Vorteil bedeutet; wenn man das tut, ist man veranlaßt, anzuerkennen, daß auch im Rahmen einer transspezifischen Evolution dasselbe System chemischer Reaktionen erhalten blieb, welches z. B. dem Dichroismus bei Mantiden und Heuschrecken oder ihrer Reaktionsfähigkeit auf verschiedene nicht grüne Farben im Rahmen ihres Anpassungsfarbwechsels zu Grunde liegt.

Beschränkungen in der Breite der Reaktionsnorm kommen vor. So ist unter den Gottesanbeterinnen die Fähigkeit, je nach den Umweltbedingungen grün oder braun bis gelb gefärbt zu sein, bei *Mantis religiosa* sowohl bei Larven als auch bei den Imagines wohl ausgeprägt. Die Entwicklung die Art fällt in die Frühjahrs- und Sommermonate, die Imagines trifft man im Herbst. Die Eier überwintern. Die ganze aktive Lebensperiode fällt also in eine Zeit, in der grüne und braun bis gelbe Milieus vorkommen. Bei *Empusa* dagegen trifft man die Larven im Mediterrangebiet im Herbst und Winter, wenn die Macchie vorwiegend braun, grau oder gelblich aussieht. Bei ihren Larven kommen nur entsprechende Farben vor; die Fähigkeit grün zu werden scheint ihnen völlig zu fehlen. Dafür sind die

Imagines, die im Mai zu finden sind, offenbar stets grün, entsprechend der um diese Zeit wieder voll entfalteten jungen Vegetation. Die Alternative grün/nicht grün ist bei *Empusa* offensichtlich zu einer Funktion einer Entwicklungsphase geworden, also von inneren Bedingungen abhängig im Gegensatz zu *Mantis*, bei der eine solche Abhängigkeit nicht besteht. Der Vergleich mit sogenannter phänotypischer Geschlechtsbestimmung liegt auf der Hand. Bei manchen Organismen manifestiert sich die alternative bisexuelle Reaktionsnorm in aktuellem Zwittertum, im gleichzeitigen Auftreten beiderlei Keimzellen; bei anderen, den transitorischen Zwittern, ist z. B. die Jugendphase männlich, später erfolgt ein Wechsel zum Weibchen.

Man könnte diesen Vergleich noch weiterführen: Geschlechtsrealisatoren sind mendelnde Gene, die auf der Basis der alternativen bisexuellen Reaktionsnorm die Ausbildung der Merkmale nur des einen Geschlechts ermöglichen. So könnte auch für andere breite Reaktionsnormen deren Einschränkung durch Gene denkbar sein. Wenn etwa bei einer Art die Eroberung neuer Lebensräume z. B. durch modifikatorische Anpassung dank einer entsprechenden Reaktionsnorm möglich war, so könnte nunmehr ein zufällig entstandenes Mutat dafür sorgen, daß der unter den gegebenen Milieubedingungen sowieso ausschließlich realisierte Phänotyp von offensichtlichem Anpassungswert im Erbgut fixiert wird. Die Parallelität zwischen Modifikation und Mutation, oder wie man besser sagen sollte, von modifikativ entstandenem und durch eine bestimmte Genkonstellation umweltunabhängig festgelegtem Phänotypus ist also nicht in lamarckistischem Sinne zu deuten, sondern ist das Ergebnis einer Mutation, die lediglich einen bereits bewährten Phänotyp sicherstellt. Dieses von BALDWIN aufgestellte Prinzip der „organic selection“ besagt also, daß ein Mutat unter dem Deckmantel eines bereits vorhandenen Modifikats sich erhalten und eventuell in der Population ausbreiten kann. Die ihrerseits erblich bedingte Reaktionsnorm und ein dank ihrer möglicher Phänotyp wären also die Präadaptationen, die zu einer erblichen gleichsam postadaptiven Fixierung eines schon bestehenden Zustandes führen.

In natürlichen Populationen gibt es neben einem allen Individuen gemeinsamen Genbestand, der unanalysierbar bleibt, weil er homozygot vorliegt, eine \pm große Zahl von verschiedenen Allelenpaaren; diese letzteren bilden den „gene-pool“, der die verschiedensten Kombinationen nicht alleler Gene ermöglicht. Oft sind solche Populationen aus für bestimmte Merkmale erblich verschiedenen Phänotypen aufgebaut, sogenannte polymorphe Populationen. In anderen Fällen sind alle Mitglieder einer Population einheitlich, trotz einem gewissen Grad von Heterozygotie in ihr. Letztere Situation kann zufällig sein, kann aber auch darauf beruhen, daß bestimmte homozygote Kombinationen ($A'A'$) unter den waltenden Lebensbedingungen als nicht angepaßt ausgemerzt werden. Dies müßte allerdings im Lauf der Zeit zur Verringerung und zum schließlichen Verlust der Heterozygoten führen, wenn nicht der heterozygote Zustand (AA') auch vitaler als der andere Homozygot AA ist. Solche Fälle von Heterosis sind vielfach nachweisbar. Dadurch wird es möglich, daß ein in dieser Population nicht lebensfähiger Homozygot grundsätzlich immer wieder gebildet wird. Dieser könnte sich bei Wechsel der Lebensbedingungen für die Population in loco als der nunmehr der Kombination AA' überlegene erweisen oder z. B. bei rechtzeitiger Verschleppung in ein anderes Milieu für dieses gerade gut angepaßt sein. Selbst Gene von vermindertem, negativen Selektionswert in einem Lebensraum können also für einen anderen von präadaptiver Bedeutung sein. Soweit ich sehe, sind diesen Vorstellungen recht ähnliche von ERWIN BAUR bereits vor etwa 30 Jahren entwickelt worden, nur hielt er \pm heterozygote Populationen für Vorstufen von homozygoten Rassen, die sich aus Populationen

bei entsprechender Isolation und gleichsinnig in Generationsfolgen wirkender Selektion entwickeln sollten. Heute neigen wir dazu, in homozygoten Stämmen normalerweise fremdbefruchtender Organismen Sackgassen der phylogenetischen Entwicklung zu sehen, welche die große Plastizität des gene pools verloren haben und in denen kein genügendes Vorrat an präadaptiv wertvollen Genen vorhanden ist. Nun ist andererseits die Mutabilität der Gene nicht ausschaltbar. Zwar wird ein bestimmtes Gen nur sehr selten mutieren, etwa mit einer Häufigkeit von $1:10^8$ bis 10^{12} . Bedenkt man aber, daß die Zahl der Gene bei höheren Organismen groß ist, vielleicht 50000, und daß jedes von ihnen in der obigen Rate „spontan“ mutiert, so müßte man erwarten, daß unsere oben noch als existent gedachte homozygote Rasse schon längst wieder, wenn auch eventuell für andere Allele in eine Population zurückverwandelt wurde, ihre phylogenetische Plastizität also wiedererlangte. Mit jedem in einer Population neu entstandenen Mutat wird die Zahl der im gene pool möglichen Genkombinationen verdoppelt, die der Selektion im Sinne DARWINS ausgesetzt sind. Der Selektionsdruck schaltet negativ selektionswertige Gene aus. Es kann aber nicht deutlich genug gesagt werden, daß die Selektionswertigkeit ein durchaus relativer Begriff ist. In einem Biotop mag ein Allel negativ selektionswertig sein, an einem anderen neutral oder gar positiv selektionswertig. Ebenso kann die Selektionswertigkeit eines Gens auch davon stark abhängig sein, in welcher Kombination mit anderen Genen es auftritt. Wesentlich ist, daß die Gene, die bei einem Wechsel des äußeren oder des inneren Milieus den best angepaßten Typ liefern, jeweils rechtzeitig im gene pool bereit stehen. Der gene pool einer Population ist das Instrument der Präadaptabilität im Sinne des Genetikers.

Man mißt den Selektionswert des Allels A' gegenüber A durch den Grad der Verschiebung der Frequenz beider im gene pool in Generationsfolgen. Die Häufigkeit der beiden Allele kann an den Phänotypen der drei möglichen Kombinationen AA, AA' und A'A' erkannt werden (bei vollständiger Dominanz von A über A' treten nur 2 Phänotypen auf). Voraussetzung einer solchen Beurteilung ist allerdings, daß die beobachteten Verschiebungen in der Frequenz der beiden Allele nicht auf zufällige Ursachen zurückgehen, wie das z. B. dann der Fall sein kann, wenn man aus einer großen Population mit einer für ihren gene pool nicht mehr repräsentativen Zahl von Individuen die Untersuchung startet. Es wäre nun denkbar, daß es selektionistisch neutrale Gene gibt (bei eigens zu charakterisierenden Bedingungen). Populationen, die solche neutralen Gene mit einer bestimmten Häufigkeit enthalten, sollten dann von Generation zu Generation den gleichen Prozentsatz an derartigen Genen aufweisen, wenn nur zufallsmäßige Schwankungen ausgeschlossen werden können. Man kennt nun tatsächlich aus der Natur Fälle eines „balancierten“ Polymorphismus: Bei dem mexikanischen lebendgebärenden Zahnkarpfen *Platyopocilus maculatus* haben sich bestimmte Farbmuster verursachende Gene offenbar seit Jahrzehnten in ihrer Frequenz unverändert gehalten. Allerdings muß hinzugefügt werden, daß dies nur unter einer wichtigen Einschränkung gilt. Die Farbgene, durch die wenige größere Melanophoren auf dem Körper verursacht werden, sind so harmlos bzw. offensichtlich selektionistisch neutral nur in einem ihnen zugeordneten Restgenotyp. Durch Kreuzung von Mitgliedern zweier, benachbarten Flüssen Mexicos angehörender Populationen kann die Wirkungsweise eines dieser Farbgene schon so gesteigert werden, daß nunmehr zahlreiche Melanophoren entstehen. Diese liegen so dicht, daß sie melanotische, tumorähnliche Wucherungen verursachen. Das Farbgene ist also auf das Zusammenspiel mit dem Restgenotyp in spezifischer Weise eingestellt; würde ein System modifizierender Gene nicht seine Wirksamkeit in bestimmten Grenzen halten, könnte es pathologisch wirken und würde

damit gewiß negativ selektionswertig sein. Ein Gen erscheint uns also deswegen gleichgültig, d. h. selektionistisch neutral, weil es einem bestimmten Restgenotypus — also einem polygenen System — koadaptiert ist.

Im Fall der cavernicolen Tiere sind wir beeindruckt von der degenerativen konvergenten Entwicklung in zahlreichen phyletischen Reihen. Höhlenbewohner sind zumeist bleich und pigmentlos, gleichgültig, ob es sich um Studelwürmer, Schnecken, Asseln, Flohkrebse, Käfer, Fische oder Amphibien handelt. Die dem Höhlenleben präadaptierten, noch oberirdisch lebenden Verwandten dieser Troglobionten waren sicher geübt und pigmentiert. Versuche, die degenerativen Merkmale der Höhlentiere in dem Sinne als adaptiv wertvoll zu bezeichnen, daß sie dank ihrer positiven Selektionswertigkeit entstanden, müssen wohl als mißlungen bezeichnet werden. Weder klingt es plausibel, daß Nahrungsmangel zur Rückbildung biologisch unwichtiger Strukturen führte und so die Augenlosen dank besserer Körperökonomie überlegen waren. Die meisten Höhlen sind relativ nahrungsreich. Ebenso ist es unwahrscheinlich, daß Materialersparnis durch Augerrückbildung für die Bildung kompensatorisch besser ausgebildeter anderer Sinnesorgane, etwa verlängerter Antennen, Material freimachte. DARWIN selbst sah in den degenerierten Organen geradezu einen Beweis für fehlende Selektion in einem Lebensraum, in dem sie biologisch nutzlos sind und daher nicht durch natürliche Auslese fit gehalten werden. Es liegt also näher, in den sogenannten Anpassungsmerkmalen der Höhlentiere Spezialisierungen zu sehen, die die Tiere zwar an einen sehr eigenartigen Lebensraum gleichsam postadaptiv binden, aber nicht durch positive Selektionswertigkeit der sie bedingenden Gene verursacht wurden. Die Erbanlagen also, die die degenerativen Merkmale der Cavernicolen hervorrufen, wären selektionistisch neutral? Ja und Nein! Sie sind neutral im oben charakterisierten Sinne DARWINS, im Hinblick auf den unter den Bedingungen des Höhlenlebens ertragbaren Verlust biologisch unwichtiger Organe. Vom Standpunkt der modernen Genetik liegen die Verhältnisse komplexer: Ein Merkmal oder eine Eigenschaft geht ja nicht auf ein einzelnes Gen zurück. In einer ganzen Genhierarchie sind viele Gene bei der Hervorbringung einer Eigenschaft beteiligt: Hauptgene schaffen erst die Voraussetzung für das Wirksamwerden von Folgegenen, die sich ihrerseits in ihren Wirkungen beeinflussen und ergänzen. Fällt also aus dem Zusammenspiel der Gene, die auf Augenausbildung Einfluß nehmen, eins aus, so muß nicht nur der neue Phänotyp unter den waltenden Bedingungen des Milieus lebensfähig sein, es muß auch die Störung in den verketteten Genreaktionen ertragbar sein. Ferner: Nicht allein sind zahlreiche Gene am Aufbau einer Eigenschaft beteiligt, sondern es greift auch jedes einzelne Gen in ganz verschiedene Entwicklungsprozesse ein, es ist, wie man sagt, pleiotrop. Stellen wir uns einmal vor, zum Aufbau eines Auges seien die Gene A, B, C, D und E in bestimmter Rangordnung nötig. Von diesen Genen wirken z. B. A und E zusammen mit F, G, H und I an der Erzeugung einer zweiten Eigenschaft mit, B sei mit K, L und M an der einer dritten beteiligt, usw. Mutiert A zu A', so wird also nicht allein die Reaktionskette verändert, welche zur Bildung eines Auges führt. Da A' so wie A auch mit E, F, G, H und I bei der Hervorbringung einer weiteren Eigenschaft zusammen wirkt, muß auch dieser veränderte Reaktionsablauf zu einem die Lebensfähigkeit nicht negativ beeinflussenden Zustand führen, wenn A' erhalten bleiben soll. Es ist denkbar, daß A', welches zwar eine Degeneration des Auges verursacht, für ein ganz anderes Merkmal des Tieres, z. B. für eine erhöhte Nachkommenschaft durch größerer Eierzahl, sogar positiv selektionswertig ist. Dann würde sich natürlich der auf Pleiotropie von A' beruhende degenerative Charakter in Generationsfolgen durchsetzen. Wäre A' in allen seinen pleiotropen Wirkungen selektionistisch neutral, so hängt sein Erhaltenbleiben in einer Population von Zu-

fallsfaktoren ab; je größer die Population, desto größer die Wahrscheinlichkeit, daß im gene pool die beiden Allele A und A' immer wieder im gleichbleibenden Prozentsatz vertreten sind. Ist die Population sehr klein, so kann es sehr rasch zum Überwiegen bzw. zur Homozygotie eines der beiden Allele kommen. Geht zufällig A' verloren, so könnte sich das Spiel später wiederholen, wurde zufällig A eliminiert, so hat unsere kleine Population einheitlich degenerierte Augen, nicht, weil dies einen Vorteil brachte, sondern weil erhalten blieb, was nicht schadete.

Zur Orientierung mögen die folgenden Literaturangaben gemacht werden. In den zitierten Arbeiten ausführlichere Schriftenverzeichnisse.

BAUR, E., 1932: Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*, Sektion *Antirrhinas atrum*. — *Z. f. ind. Abst. u. Vererbl.*, **63**: 256—302.

CUÉNOT, L., 1932: *La genèse des espèces animales*. Paris.

DARWIN, CH., 1872: *The origin of Species*. London, Oxford Univ. Press. A reprint of the Sixth Edition with a Preface by Sir Gavin de Beer.

KOSSWIG, C., 1949: Phänomene der regressiven Evolution im Lichte der Genetik. — *Communications Fac. Sc. Ankara*, **2**: 110—150.

—, 1960: Darwin und die degenerative Evolution. — *Verh. d. Naturw. Ver. Hamburg* (im Druck).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Vereins für
Naturwissenschaftliche Unterhaltung zu Hamburg](#)

Jahr/Year: 1961

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Kosswig Curt

Artikel/Article: [Über verschiedene Gesichtspunkte bei der
Untersuchung von Evolutionsphänomenen 1-9](#)