

## Prinzipien der Evolution\*

von Bernhard Rensch<sup>1</sup>

### 1. Einleitung

Am Anfang unseres Jahrhunderts war die DARWINSche Selektionstheorie bereits ziemlich generell anerkannt, aber viele Forscher glaubten, daß daneben auch unmittelbare Umwelteinflüsse sowie Gebrauch und Nichtgebrauch von Organen die Erbsubstanz allmählich ändern könnten. Gerade die Höhlentiere legten eine solche lamarckistische Auffassung nahe. P. KAMMERER (1912) hatte gezeigt, daß der bekannte Grottenolm (*Proteus anguineus*) bei Aufzucht im Licht dunkles Hautpigment und auch verhältnismäßig normal gestaltete Augen ausbildet, während die Augenanlagen, speziell die sich bildenden Linsen, bei dunkel gehaltenen Tieren wieder weitgehend reduziert werden. Die starke Modifikabilität deutete darauf hin, daß bei anderen, erblich völlig augenlosen Höhlentieren die Augenrückbildung auf dem Wege einer zunächst nichterblichen Verkümmerng erfolgt sein könnte. Daß die Übereinstimmungen von erblichen Merkmalen und Modifikationen auch anders erklärt werden können, wurde vornehmlich erst durch R. GOLDSCHMIDTs Versuche über mögliche Parallelinduktion bei *Drosophila* (1929) erkannt. Heute wissen wir, daß solche Phänokopien bei sehr zahlreichen Merkmalen auftreten können, weil sowohl erblich als auch nichterblich bedingte Faktoren in verschiedenen Phasen des Entwicklungsprozesses in gleicher Weise steuernd eingreifen können.

Ich selbst habe 1929 in meiner Jugendschrift über das Prinzip geographischer Rassenkreise aus der Parallelität von erblichen und nichterblichen Merkmalen, die an gleiche Außenfaktoren angepaßt sind, auf die Möglichkeit lamarckistischer Deutungen geschlossen. Auch schien mir die Annahme eines Auslesewertes von geringen erblichen Färbungsunterschieden – wie etwa in kühleren Gebieten das Auftreten reingrauer statt bräunlichgrauer Fell- und Gefiederfärbungen – sehr unwahrscheinlich.

\* Etwas gekürzter Nachdruck eines in Cluj (Rumänien) gehaltenen Vortrages (mit freundlicher Erlaubnis von Prof. Dr. T. Orghidan, Bukarest), der großenteils dem am 2. 3. 1971 in Osnabrück gehaltenen Vortrage entspricht.

<sup>1</sup> Professor Dr. Dr. h. c. Bernhard Rensch, 44 Münster, Zoologisches Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität, Badestraße 9

Zu wenig war damals noch bekannt, daß sich die meisten Gene pleiotrop auswirken und daß mithin auch eine Auslese rein physiologischer Merkmale sich an vielerlei morphologischen Charakteren äußern kann. Seitdem haben es nun zahlreiche experimentelle Studien sowie die Verknüpfung von genetischen, entwicklungsphysiologischen und taxonomischen Untersuchungen ermöglicht, die Artbildungsvorgänge fast generell rein selektionistisch zu erklären.

## 2. Faktoren der Artbildung

Unzählige taxonomische Studien über Gliederung und Entstehung rezenter und fossiler Artengruppen, Arten und Unterarten bzw. geographischer Rassen sowie genetische Analysen und Selektionsexperimente haben gelehrt, daß folgende Faktoren zur Bildung neuer Arten führen: Mutationen verschiedener Art, Neukombinationen von Genen, Schwankungen der Genhäufigkeit in einer Population, Genausbreitung, stete Selektionsvorgänge, absolute oder relative Isolation von Populationen oder Populationsgruppen sowie gelegentlich Bastardierungen von Rassen und zum Teil auch von Arten. Alle diese Faktoren haben in den verschiedensten Kombinationen zusammengewirkt, und es haben auch einzelne Faktoren allein zur Bildung neuer Rassen, in einzelnen Fällen auch zu Arten geführt. Es gibt also sehr verschiedene Wege der Artbildung, eine Tatsache, die oftmals nicht genügend beachtet wurde (vgl. B. RENSCH 1947, 1954, E. MAYR 1963, 1967).

Wurde eine neue Rasse durch relativ wenige Individuen begründet, etwa infolge inselartiger Abtrennung auf dem Festlande oder auf kleinen Meeresinseln, oder bei Besiedelung von Höhlen, so kam manchmal schon dadurch eine neue geographische Rasse zustande, daß der Genbestand viel unvollständiger war als in der individuenreichen Ausgangspopulation. In sehr kleinen Inselpopulationen oder isolierten Höhlenpopulationen wirkten sich weiterhin wegen der geringen Individuenzahlen die normalen Schwankungen im Genbestand auch ohne Selektionseinflüsse viel intensiver aus als in großen Populationen, die Evolution lief dann beschleunigt ab, und es kam für manche Merkmale zur Homozygotisierung. Dieser zuerst von SEWALL WRIGHT mathematisch begründete Effekt wird besonders eindringlich an Eidechsenrassen auf den Scoglien des Mittelmeers verdeutlicht.

Sind die Selektionsbedingungen bei räumlich isolierten Populationen mehr oder minder gleich, wie das für viele Höhlen, aber auch für Tropenländer und besonders tropische Inselarchipele gilt, so herrscht der Mutationsdruck bzw. „Genkombinationsdruck“ vor, und die Rassen und Arten sind durch richtungslos auftretende morphologische

Merkmale unterschieden. Als Beispiel mag die Gruppe der Höhlenasseln der Gattung *Stenasellus* dienen, deren Arten über Südeuropa von der Iberischen Halbinsel bis zum Balkan verbreitet sind. Vogel- und Schmetterlingsrassen der malayischen, melanesischen und polynesischen Inselwelt zeigen entsprechende richtungslose Differenzen. Andererseits führen parallele Auslesefaktoren zu einer Gerichtetheit der Selektion und zur parallelen Ausprägung an die Umwelt angepaßter Merkmale. Die Lichtlosigkeit, gleichmäßige Feuchtigkeit und geringe Luftbewegung der Höhlen förderte die Entstehung unpigmentierter, zarthäutiger, mit guten Tastorganen ausgerüsteter Insektenformen. Die Winterminima kälterer Landgebiete führten zur Ausprägung größerer, kurzohriger und kurzschwänziger Säugetierrassen (BERGMANNsche und ALLENSche Regel). Die Intensität der Selektionsvorgänge läßt sich schon aus der ungeheuren Überproduktion an Nachkommen ermessen, die alle Lebewesen nötig haben, um ihre Art zu erhalten. Von der Geburt an, und zum Teil schon zuvor, macht jedes Tier eine Serie von Ausleseexamina durch infolge gelegentlicher extremer Witterungslagen, in kühleren Zonen speziell im Winter, oder infolge von Nahrungsmangel-Perioden oder Einwirkung von Feinden, Parasiten, Seuchen usw. Selbst bei Brutpflegenden Arten mit relativ geringer Nachkommenzahl gehen daher meist mehr als 90% der Nachkommen zu Grunde, ehe sie fortpflanzungsfähig werden. Zudem wirken sich die Auslesevorgänge oft in sehr komplexer Weise aus. Sie setzen jeweils an einem Merkmal an, treffen aber das ganze Individuum, d. h. ein ganzes Erbgefüge.

Die natürliche Auslese bestimmt aber nicht nur die Richtung der Artänderung, sondern sie wirkt stets auch Struktur-erhaltend. Fällt die Auslese für ein Merkmal fort, unterliegen also z. B. die Augen troglaphiler Tiere nicht mehr einer Selektion, so können sich Mutanten erhalten, welche die Sehfunktion stören. Da sich nun weitaus die meisten Mutationen als Störungen einer in langer Stammesgeschichte erworbenen entwicklungsphysiologischen Harmonie auswirken, ist bei Fortfall der erhaltenden Selektion stets eine Degeneration entsprechender Organe möglich. Dabei ist zu bedenken, daß z. B. für die Struktur funktionsfähiger Augen sehr viele Gene zusammenwirken müssen (die z. B. bei *Drosophila melanogaster* auf viele Örter aller 4 Chromosomen verteilt sind). Wenn von den verschiedenen Genen, die zur Bildung des Augenpigments eines troglaphilen Insekts nötig sind, auch nur dasjenige ausfällt, daß die Oxydase für die letzte Synthetisierungsstufe kontrolliert, so entsteht kein Farbstoff und die Augenfunktion ist erheblich vermindert. In vielen Fällen wirkte sich auch das Verhalten von Tieren richtunggebend auf die Umgestaltung erblicher Strukturen wie erblicher Verhaltensweisen anderer Tiere oder auf die Ausprägung von morphologischen Merkmalen bei Pflanzen aus. Schon seit langem ist bekannt,

daß bei den meisten von Insekten bestäubten Pflanzen eine wechselseitige Anpassung der Strukturen von Blüten und Insekten stattgefunden hat. Viele Blütenpflanzen haben zur Anlockung von Insekten Nektarien ausgebildet, und diese mußten so gelegen sein, daß die Insekten sie auch erreichen konnten. Andererseits mußten die Insekten genügend lange Saugorgane entwickeln und nervöse Strukturen ausbilden, die es bedingten, daß sie auf Blütenfarben und Düfte im Sinne erblicher Auslöser ansprachen.

Wie eigenartig sich solche wechselseitigen Anpassungen entwickeln konnten, mag an der Struktur europäischer Orchideen-Arten der Gattung *Ophrys* gezeigt werden. Bekanntlich weisen diese Pflanzen Insekten-ähnliche Blüten auf, die aber keinen Nektar bieten. Trotzdem werden sie von Bienenarten der Gattungen *Andrena* und *Eucera* sowie von Spheciden und Scoliidien angefliegen und befruchtet. Kennzeichnenderweise tun dies aber die Männchen der betreffenden Insektenarten. Durch die Beobachtungen von POUYANNE und GODFERY, vor allem aber durch die gründlichen Untersuchungen von B. KULLENBERG (1961) konnte nun eindeutig erwiesen werden, daß die Insektenmännchen die Blüten befliegen, weil diese charakteristische Merkmale ihrer eigenen Weibchen aufweisen. Mit ihrem Kopulationsapparat tasten sie das gewölbte Labelum ab und beladen sich dabei am Kopf mit den Pollenkolben, die dann auf die Narbe einer später besuchten Blüte übertragen werden. Durch ihre vergeblichen Kopulationsversuche führen sie also tatsächlich eine Befruchtung durch, aber bei einer Pflanze. Daß im Laufe der Stammesgeschichte die *Ophrys*-Blüte die für ihre Bestäuber passende Größe beibehält, regelt sich dadurch, daß bei zu großen Blütenvarianten die Insekten beim Kopulationsversuch mit dem Labellum nicht an die Narbe heranreichen. Zu kleine Blütenvarianten entsprechen nicht der Größe der Insekten-Weibchen und werden nur kurz angefliegen. Wie KULLENBERG experimentell zeigen konnte, werden die Männchen aber auch von spezifischen Duftstoffen der *Ophrys*-Blüten angelockt, die den Sexualduftstoffen der entsprechenden Insektenweibchen ähneln. In diesen Fällen ist also die stammesgeschichtliche Ausprägung von Blütenformen und Blüten-Duftstoffen selektiv durch die Verhaltensweisen bestimmter Insektenarten geleitet worden.

Bei verschiedenen Vogelarten, die so wie die meisten Kuckucke ihre Eier in die Nester anderer Vögel legen und ihre Jungen von diesen aufziehen lassen, wurde die stammesgeschichtliche Entwicklung vieler erblicher Strukturmerkmale und Instinkte durch das Verhalten der Wirtsvögel bestimmt. Von besonderem Interesse sind die Verhältnisse bei den Webefinken aus der afrikanischen Gruppe der Viduinen, die vor wenigen Jahren vor allem von J. NICOLAI (1964) aufgeklärt wurden. Die im männlichen Geschlecht langschwänzige braun, schwarz und weiß ge-

zeichnete Paradieswitwe *Steganura paradisaea* z. B. parasitiert bei dem kurzschwänzigen, grünlich und rot gefärbten Webefinken *Pytilia melba*. Beide Arten sind nicht näher miteinander verwandt. In Anpassung an den Wirt haben sich nun bei den frisch geschlüpften Nestlingen des Parasiten die gleiche rot, blau und schwarz gemusterte Rachenzeichnung und die Bettellaute und Bettelbewegungen mit eigenartigen Kopfdrehungen entwickelt, wie sie die Nestlinge der Wirtsart zeigen. Das ist sehr wichtig, denn die Webefinken füttern so wie die meisten Singvögel nur, wenn im Rachen der sperrenden Nestlinge das artspezifische Muster sichtbar wird. Späterhin haben dann auch die befiederten Jungvögel die gleiche mattbraune Färbung bei Parasit und Wirt.

Im Verhalten der Parasiten haben sich ebenfalls verschiedene merkwürdige Anpassungen herausgebildet. Die Männchen der Viduinen haben die Fähigkeit, andere Vogelgesänge zu imitieren. Sie lernen nun anscheinend jeweils die Strophen ihres Wirtsvogels. So singt das Männchen von *Steganura paradisaea* genau wie das Männchen von *Pytilia melba*. Daher wird das *Steganura*-Weibchen auch vom Gesang des Wirtsvogels angelockt. Es sieht dann auch dessen Nestbau- und Brutvorbereitungen und wird dadurch in seiner eigenen Fortpflanzungsphase entsprechend gestimmt. Zur Begattung spricht es aber nur auf Aussehen und Verhalten des eigenen Männchens an. Sein weißes, in der Färbung den Wirtsvögeln angepaßtes Ei – die *Steganura*-verwandten Arten haben gefleckte Eier – legt es dann in das *Pytilia*-Nest, denn die erbliche Anlage, selbst ein Nest zu bauen, ist verlorengegangen.

Die beiden besprochenen Beispiele einer eigentümlichen Mimikrie mögen andeuten, welche vielfältigen Ausleseprozesse nötig sind, um allmählich aus unzähligen Neukombinationen von Genen und neuen Mutanten so weitgehende Anpassung hervorgehen zu lassen. Daß dabei auch eine *nichterbliche* Komponente, die Imitation des *Pytilia*-Gesanges durch das *Steganura*-Männchen mitbestimmend sein kann, ist von besonderem Interesse.

Für die Entstehung von Höhlentieren kommt vor allem den sinnesphysiologisch bestimmten Verhaltensweisen eine große Bedeutung zu. Durch negative Phototaxis, positive Scototaxis, an Kälte oder Feuchtigkeit angepaßte Arten sind präadaptiert, Troglophile und eventuell allmählich Troglobionten zu werden, wie dies auch von vielen Biospeologen mit Recht angenommen wird (vgl. z. B. JEANNEL 1943, A. VANDEL 1964, Th. C. BARR 1968).

Andererseits ist bei der Artbildung zu bedenken, daß sich in manchen Fällen ein Gen *pleiotrop* in vielen Merkmalen auswirken kann. Ein bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* von H. L. CASPARI (1949) studiertes Gen z. B. wirkt sich in Änderungen der Pigmentierung von Augen (rot statt schwarz), Haut (farblos) und anderen Organen aus, aber auch in

der Reduktion des Sauerstoffverbrauchs, in einer Verlangsamung der Entwicklungsgeschwindigkeit und einer Verminderung der Vitalität. Gerade die häufig mit Mutationen verbundene Schwächung der Vitalität und Fertilität haben natürlich entscheidende Bedeutung für den Selektionswert einer Variante und damit für den Fortgang der Evolution.

Der primäre Effekt, der zu den genannten pleiotropen Auswirkungen des erwähnten Mehlmotten-Gens führt, ist sehr wahrscheinlich nur die Unfähigkeit, Kynurenin zu synthetisieren. Wie vielgestaltig sich Vorhandensein oder Mangel eines Stoffes auswirken kann, zeigen schon die Sexualhormone. Das Östron, eine chemisch genau definierte relativ einfache Verbindung, vermag bekanntlich nach mehrfachen Injektionen in die Allantois eines Hühnerembryos die ganze Organisation derart umzustimmen, daß statt eines genetisch determinierten Hahns eine Henne entsteht mit allen Eigenheiten der weiblichen Befiederung, Kammbildung, Sporenlosigkeit, Ausbildung eines Uterus und Ausprägung der weiblichen Instinkte. In morphologischer wie physiologischer Beziehung sind solche Differenzen der Geschlechter oft sehr viel abweichender als Differenzen verschiedener Arten.

Durch ein weibliches Ektohormon wird bekanntlich auch der extreme Unterschied zwischen den Weibchen und den durch viele larvale Charaktere ausgezeichneten Zwergmännchen der Gattung *Bonellia* hervorgeufen. Die zur gleichen Gruppe der Echiuroideen gehörige Gattung *Thalassema*, bei der die Männchen nicht durch ein weibliches Rüsselhormon beeinflusst werden, zeigen nur eine geringfügige Sexualdifferenz. Auch bei diesen Würmern ist also die vorhandene oder fehlende Auswirkung eines Stoffes, nämlich des Rüsselhormons von entscheidender Bedeutung für die gesamte Struktur der männlichen Tiere. Es scheint mir deshalb sehr wichtig zu sein, daß bei Höhlentieren in Zukunft speziell auch die Unterschiede der Hormondrüsen gegenüber verwandten, nicht troglolithen Arten studiert werden.

Schließlich ist zu bedenken, daß sich jede Strukturänderung in der Ganzheit eines Individuums korrelativ auch in der Weise auswirken kann, daß bei Vergrößerung von Organen, etwa der Antennen von Höhlen-Arthropoden, anderen, gleichzeitig wachsenden Organen Baustoffe entzogen werden. Die Annahme der evolutiven Wirksamkeit einer solchen, auch experimentell mehrfach erwiesenen Materialkompensation (B. RENSCH 1947, 1954) wird bei Höhlentieren z. B. nahegelegt durch den Befund K. H. LÜLINGS (1955), daß bei dem Höhlenfisch *Anoptichthys jordani* die Augenanlagen zunächst ziemlich normal entwickelt werden und die Reduktion erst einsetzt, wenn die Tiere geschlechtsreif werden. Es ist deshalb wünschenswert, daß die Organentwicklung von Höhlentieren unter besonderer Berücksichtigung der positiv und negativ allometrischen Wachstumsphasen der verschiedenen Organe untersucht wird.

Mit Recht hatte RACOVITZA aber auch betont, daß unter den Artbildungsfaktoren das „innere Milieu“ noch in einem generellen Sinne von großer Bedeutung ist. Um sich zu erhalten, muß eine Art nicht nur an die Umweltfaktoren angepaßt sein, sondern sie muß auch so strukturiert sein, daß sie von vielen Einflüssen der Umwelt unabhängig ist. RACOVITZA bezeichnete diese Bedingungen als „Séclusion“ (*secluziune*). Die Evolution hängt also auch von der Vorgeschichte einer Art ab. Ausdrücklich definierte deshalb RACOVITZA die Art als eine historische Einheit.

Es bestehen mithin außerordentlich vielfältige Möglichkeiten für die Umbildung der Arten. Einmal kann die pleiotrope Auswirkung von einzelnen Genen bzw. von einzelnen Primäreffekten wie z. B. der geschlechtsspezifischen Hormonbildung eine polyphäne Beeinflussung in der Entwicklung vieler Merkmale bedingen. Zum anderen können aber auch die verschiedenen erwähnten Evolutionsfaktoren in der mannigfachsten Weise kombiniert sein.

### 3. Gesetze und Regeln der Evolution

Wie erwähnt, ist alle Mutation völlig ungerichtet und kann unvorhersehbare erbliche Abweichungen hervorbringen. Auch ist die Zahl der möglichen Genkombinationen in einer Population bei fast allen Tieren und Pflanzen von geradezu astronomischem Ausmaß. Eine Folge davon ist es, daß alle Arten und zum Teil sogar die Individuen durch spezifische chemische Verbindungen, speziell durch spezifische Eiweißstoffe ausgezeichnet sind. Man könnte daher erwarten, daß alle stammesgeschichtlichen Wandlungen in ganz ungerichteter Weise abgelaufen sind. Das ist nun aber keineswegs der Fall gewesen. Im Gegenteil, die paläontologischen taxonomischen und genetischen Analysen der Artbildungsprozesse und auch das Studium der Herausbildung höherer Kategorien haben in zunehmendem Maße erkennen lassen, daß die Evolution von bestimmten Gesetzmäßigkeiten beherrscht war. Wegen der außerordentlichen biochemischen und funktionellen Komplikation der Lebewesen tritt bei allen derartigen Gesetzen aber auch ein mehr oder minder hoher Prozentsatz von Ausnahmen auf. Es ist deshalb üblich, nur von Regeln zu sprechen. Die Ausnahmen kommen aber offenbar im wesentlichen dadurch zustande, daß sich die Gesetzmäßigkeiten zum Teil gegenseitig durchkreuzen. Letztlich sind alle biologischen Abläufe kausal bestimmt, d. h. wahrscheinlich handelt es sich doch insgesamt um ein komplexes Gefüge gesetzlich bestimmter Abläufe.

Für die Beurteilung der Evolution der Organismen auf unserem Planeten ist es nun von entscheidender Bedeutung, abzuschätzen, in welchem

Ausmaß wir heute schon die Stammesgeschichte als einen durch solche Regeln bestimmten zwangsläufigen Ablauf ansehen können. Ich muß es mir natürlich hier versagen, nun etwa alle bislang bekannten Gesetze und Regeln im einzelnen anzuführen. Dafür sei auf meine früheren Zusammenfassungen (1954 und 1960) sowie auf meine jüngst erschienene „Biophilosophie“ (1968) verwiesen, in der ich 100 für die Tierwelt gültige Regeln aufzählte. Diese „runde“ Zahl sollte andeuten, daß es noch sehr viel mehr Regeln gibt, wenn wir auch diejenigen hinzuzählen, die nur für kleinere Tiergruppen oder die nur für Pflanzen gelten oder die als physiologische bzw. funktionell-anatomische Regeln gewissermaßen indirekt von Einfluß sind, indem sie die Evolutionsmöglichkeiten begrenzen. Ein Beispiel mag das letztere erläutern. Das HAGEN-POISSEUIL'sche Gesetz besagt, daß die durch einen Aderabschnitt in einer bestimmten Zeit fließende Blutmenge in ganz bestimmter Weise abhängig ist von der Gefäßweite, dem Druck und der Viskosität des Blutes. Das Blut eines Wirbeltieres kann sich daher nicht derart verändern, daß etwa seine Viskosität so groß wird, daß der Blutumlauf zu sehr verlangsamt und damit den Organen, vor allem dem Gehirn, nicht mehr genügend Sauerstoff zugeführt wird.

Um nun das Wesen der Evolutionsgesetze zu kennzeichnen, seien aber wenigstens einige von denen als Beispiele angeführt, die für alle oder doch die meisten Tiergruppen und zum Teil auch zugleich für die Pflanzen gültig sind.

1. Alle Organismen unterliegen einer zeitproportional und singulär auftretenden Mutation, die meist rezessive, seltener dominante richtungslose Abänderungen verursacht, welche überwiegend nachteilig sind, weil sie die Vitalität und Fertilität reduzieren.
2. Bei sexuell vermehrten Lebewesen vererben sich die Merkmale nach den MENDEL'schen Regeln.
3. Alle Lebewesen müssen ein Übermaß von Nachkommenschaft produzieren, weil eine natürliche Auslese die meisten Individuen vorzeitig vernichtet.
4. Die durch die stete Auslese bedingte Anpassung an die jeweiligen Lebensstätten wird normalerweise im Laufe der Stammesgeschichte zunehmend enger.
5. Kleine Populationen unterliegen einem schnelleren Artenwandel als große Populationen.
6. Die Entstehung besonders vorteilhafter neuer Konstruktionstypen führt meist zu einer lebhaften Formenradiation, die proportional mit der Erfüllung besiedelbarer Biotop sukzessive abklingt.
7. Die frühontogenetischen Stadien sind den stammesgeschichtlichen Änderungen weniger unterworfen als die späteren Stadien.

8. Feuchtwarme Landgebiete bedingen in den meisten Gruppen von Lebewesen die Entstehung einer reicheren Artenzahl als kühlere Zonen, in denen dafür die Individuenzahlen der Arten allgemein größer sind.

9. Die mit Nervensystemen versehenen Tiere tendieren zur Höherentwicklung durch sukzessive Ausbildung rationeller fungierender Strukturen, speziell durch Vergrößerung und Verbesserung der Gehirne. Dadurch wurden die höheren Tiere umweltunabhängiger und autonomer.

10. Zur Höherentwicklung tendieren im allgemeinen Tierformen, die innerhalb ihrer Gruppe relativ unspezialisiert geblieben sind. Es ist das E. COPEs „Law of the unspecialized“.

Alle diese Regeln tragen dazu bei, den speziellen Ablauf der Phylogenese kausal verständlich zu machen. Die große Zahl der weiteren, formulierbaren Regeln lassen nun schon heute die Annahme möglich erscheinen, daß die gesamte Stammesgeschichte einen Zwangsablauf darstellt, eine Annahme, die eigentlich schon aus der Tatsache folgt, daß offenbar alles biologische Geschehen nach Ursache und Wirkung bestimmt ist. Nachdem einmal Vorstufen des Lebenden entstanden und die Erbsubstanzen Mutationen unterworfen waren, ergab sich eine Variabilität und damit zwangsläufig eine natürliche Auslese zwischen besser und schlechter geeigneten Varianten. Diese Selektion wirkte stets sehr intensiv, da selbst eine Fortpflanzung durch einfache Zweiteilung eine Vermehrung in geometrischer Progression zur Folge haben würde, wenn nicht jeweils die Mehrzahl der Nachkommen vorzeitig ausgeschaltet würde.

Infolge der Tatsache, daß rationellere Strukturen vorteilhafter sind, setzte zugleich zwangsweise eine sogenannte Höherentwicklung, eine Anagenese ein. Die Entwicklung rationellerer Strukturen war nun in besonderem Maße möglich, wenn eine Arbeitsteilung der Funktionen einsetzte, und das wurde erleichtert durch die Entstehung einer Vielzelligkeit und durch Zunahme in der Komplikation der Strukturen. Mit zunehmender Körpergröße der Organismen erwies sich dann wieder eine Zentralisierung vieler Abläufe als vorteilhaft. So kam es zur Herausbildung von Herzen als zentralen Pumpstationen, von Zentralnervensystemen, von spezialisierten Drüsen usw.

Die Zwangsläufigkeit der Höherentwicklung macht es zugleich verständlich, daß manche vorteilhaften Strukturen und Funktionen in verschiedenen Tiergruppen parallel in ähnlicher Weise entwickelt wurden, wie dies die Zunahme des Vorderhirns in den verschiedensten Säugetierordnungen oder die parallel entwickelte völlige Trennung der Herzvorhöfen und die parallele Entwicklung der Homöothermie bei Vögeln und Säugetieren zeigen. Auf diese Weise wurde es möglich, daß Tiergruppen unabhängig voneinander die Stufe einer höheren taxonomischen Kategorie erreichten. So entstanden sowohl bei Säugetieren als

auch bei Reptilien und Amphibien kennzeichnende Merkmale ihrer Klasse polyphyletisch.

Was wir in dem Gefüge letztlich zwangsläufiger Abläufe noch nicht in ihrer Kausalität erfassen können, sind die spontanen Mutationen. Seit die DNS als die eigentliche Vererbungssubstanz erkannt wurde, ist nun aber doch schon in einzelnen Fällen die Verursachung von Genmutationen aufgeklärt worden, wie dies z. B. für die spezifische Wirkung jonisierender Strahlungen oder für manche mutagenen chemischen Verbindungen gilt, welche die Basenpaarungsmöglichkeiten der Nucleotide verändern (vgl. C. BRESCH 1965). Jedenfalls darf man von der so erfolgreich fortschreitenden Molekulargenetik erhoffen, daß auch der Beginn der Artwandlungen, soweit er durch Mutation erfolgt, weitgehend in seinen kausalen Zusammenhängen aufgeklärt wird.

Wenn die Annahme einer Zwangsläufigkeit der Evolution zutrifft, – und ich zweifle nicht daran, weil das Kausalgesetz lückenlos im Universum wirkt – so hat das eine wichtige Folge. Soweit unter den Hunderten von Millionen anderer Weltkörper einige vorhanden sind, die eine gleiche Entwicklung durchgemacht haben wie unsere Erde und soweit dabei auch die physikalischen, meteorologischen, geologischen und biochemischen Bedingungen gleich oder sehr ähnlich waren, mußten sich auch auf ihnen Lebewesen entwickeln, und auch bei diesen mußte eine Höherentwicklung einsetzen. Es ist das eine Konsequenz, die im Zeitalter der Raumfahrt nicht ohne Interesse ist.

#### 4. Probleme der Psychogenese

Die Tatsache, daß aus den Gesetzmäßigkeiten der Evolutionsprozesse und der generellen kausalen Bestimmtheit aller biologischen Vorgänge auf einen Zwangsablauf der Stammesgeschichte geschlossen werden kann, hat nun noch besondere Bedeutung im Hinblick auf die mit der Höherentwicklung der Tierwelt erfolgte Psychogenese (vgl. B. RENSCH 1967). Für die Annahme psychischer Prozesse bei Tieren können wir uns zwar nur auf Analogieschlüsse stützen, zumindest für höhere Tiere sind diese aber zwingend.

Bei *Affen* z. B. stimmt die anatomische wie die histologische und cytologische Struktur der Sinnesorgane und Gehirne noch weitgehend mit der des Menschen überein. Auch ist das Vorderhirn in ähnliche Funktionsgebiete gegliedert. In zahlreichen Experimenten wurde erwiesen, daß die meisten Affen Farben und Töne etwa im gleichen Bereich wie wir Menschen unterscheiden können und daß sie vielerlei lernen und langfristig im Gedächtnis behalten können. Sie können aber auch ziemlich weitgehend generalisieren, d. h. sie verhalten sich so, als ob sie averbale

(d. h. nicht mit Wortklängen verknüpfte) Begriffe bilden. Und schließlich können sie den großen Schatz ihrer Erfahrungen auch verwenden, um zu planen. Sie lassen dabei künftige Handlungsmöglichkeiten gewissermaßen erst experimentell im Gehirn, offenbar als Vorstellungsfolgen, ablaufen, wägen sie gegeneinander ab, wählen die günstigste Handlungsweise aus und schalten dann erst die motorische Innervation ein, d. h. sie handeln nun folgerichtig. Bei Labyrinthversuchen, die wir mit einer Schimpansin durchführten (B. RENSCH u. J. DÖHL 1968), erwies sich das Tier am Ende einer langen Versuchsreihe als fähig, zwischen zwei komplizierten, mit zahlreichen gewinkelten, blind endenden Seitenwegen versehenen Wegen jeweils denjenigen auszuwählen, der zum Ziele führte. Dazu überblickte die Äffin oft mehr als eine Minute lang das Labyrinth, um dann mit einem Magneten einen Eisenring den richtigen Weg entlang zu ziehen, ohne in eine der Sackgassen zu geraten. Das vorhergehende Planen kommt dem menschlichen Nachdenken über eine entsprechende Handlung sehr nahe.

Bei anderen Wirbeltieren ist die Struktur von Hirnen und Sinnesorganen weniger komplex, doch sind die Funktionen der entsprechenden Gewebe und Nervenzellen prinzipiell gleicher Art. Auch *Fische* können lernen, Farben und Gestalten zu unterscheiden und langfristig zu behalten. Sie erkennen erlernte Muster in recht weitgehenden Abwandlungen wieder, und sie unterliegen dem Simultankontrast und verschiedenen optischen Täuschungen nicht anders als wir Menschen.

Ähnliche Leistungen wie kleinere Fische zeigen nun auch die zu den Mollusken gehörigen *Cephalopoden* und die *Insekten*. Hier sind die Gehirne und die Sinnesorgane völlig anders gebaut, doch ist die Funktion der Nervenzellen immer noch im Prinzip die gleiche. Ein *Octopus* wie eine Biene oder eine Hummel vermögen ebenfalls zu lernen, optische Gestalten zu unterscheiden, und sie sind sogar fähig, drei derartige erlernte Zweifachaufgaben eine Zeitlang zugleich zu beherrschen. Es ist also möglich, ein „Sehen“ und ein „Gedächtnis“, d. h. psychische Leistungen auch wirbellosen Tieren zuzusprechen, ohne daß wir natürlich in der Lage sind, die Art der entsprechenden tierischen Phänomene zu beurteilen.

Es würde nun zu weit führen, auch die experimentellen Erfahrungen über entsprechende Leistungen noch einfacher strukturierter Tiere zu diskutieren. Ganz allgemein können wir sagen, daß bei allen mit Nerven und Sinnesorganen ausgerüsteten Tieren die Möglichkeit besteht, auch Sinnesempfindungen und ein Lernen, zumindest im Sinne bedingter Reflexe, sowie ein entsprechendes kurzfristiges Gedächtnis anzunehmen. Angesichts der ganz allmählichen, kontinuierlichen stammesgeschichtlichen Entwicklung der Lebewesen erscheint es mir zudem als sehr unwahrscheinlich, daß auf irgendeiner phylogenetischen Stufe das

Psychische als etwas fundamental anderes zu den materiellen physiologischen Abläufen hinzugetreten ist.

Weiterhin ist zu bedenken, daß die Nerven- und Sinneszellen letztlich aus keinen anderen Molekülen und Atomen zusammengesetzt sind, als wie sie auch in unbelebtem Zustande auftreten. Wie durch radioaktiv markierte Verbindungen erwiesen werden konnte, findet zudem in diesen Zellen eine stetige Aufnahme von Molekülen oder Molekülkomponenten aus der Nahrung und eine entsprechende Abgabe an die Exkretionsorgane und dann an die Umwelt statt. Es liegt deshalb nahe anzunehmen, daß die Materie prinzipiell auch psychische Eigenschaften besitzt bzw. psychischer Natur ist. Auf Grund einer solchen identistischen Auffassung, die auch noch durch Feststellungen anderer Art erhärtet werden kann, würde also anzunehmen sein, daß in dem Maße wie die Materie nach der Entstehung unserer Erde sich zu immer komplexeren Verbindungen und schließlich zu belebter Substanz integrierte, die protopsychischen Komponenten zu Protophänomenen und schließlich zu Empfindungen, nach der Herausbildung von Zentralnervensystemen auch zu Vorstellungen integriert wurden (vgl. B. RENSCH 1968).

Bei einer solchen Auffassung würde also die Entstehung der Weltkörper wie der Lebewesen als eine sukzessive Manifestierung der ewigen Weltgesetze im Sinne einer Epigenesis zu denken sein. Je komplizierter die Materie und die lebende Struktur wurde, um so mehr speziellere Gesetzmäßigkeiten konnten als Folgen der generellen Kausalgesetzmäßigkeit in Erscheinung treten. Erst nach der Entwicklung eines flüssigen und festen Aggregatzustandes konnten sich die Gesetze kommunizierender Röhren oder die Brechungsgesetze in Linsen manifestieren. Erst nach Entstehung von Lebewesen konnten physiologische Gesetze in Erscheinung treten und erst nach der Integration von protophänomenal zu denkender Materie in Gehirnen wurden psychische Gesetze möglich. Alle diese Gesetze waren aber mit der Weltgesetzmäßigkeit implicite schon bei der Bildung unseres Planeten aus einer gasförmigen Vorstufe potentiell gegeben.

Diese identistische Auffassung, für die unter anderem auch die Vererbung psychischer Eigenschaften durch Vermittlung der DNS-Moleküle spricht, will ich indes hier nicht weiter ausführen. Es ist das eine Auffassung, die sich meines Erachtens auch gut mit einer materialistischen Ansicht vereinen läßt.

##### 5. Problematik des tierischen Erbes im Menschen

Zum Schluß sei noch kurz auf die praktische Anwendung evolutionistischer Erkenntnisse auf das Leben des Menschen hingewiesen.

Bei unseren äffischen Vorfahren müssen wir so wie bei allen heute lebenden Affen eine relativ lange, sich über ein paar Jahre erstreckende Wachstums- und Jugendperiode voraussetzen. Bei der Entwicklung zum Menschen ist diese Wachstumsphase noch weiter verlängert worden, sehr wahrscheinlich deshalb, weil diese Eigenart einen besonderen Selektionswert hatte. Ist doch die Jugendperiode eine Zeit des Erfahrungssammelns und Erforschens der Aktionsmöglichkeiten. Dadurch entstand nun aber ein unverhältnismäßig großes Intervall zwischen der Zeit der Geschlechtsreife, die mit etwa 11–14 Jahren einsetzt, und der Zeit, in der die Menschen in der Lage sind, eine Familie zu gründen und genügend für die Nachkommenschaft zu sorgen. So kam der mit der Geschlechtsreife einsetzende Fortpflanzungsinstinkt in Konflikt mit den von den Notwendigkeiten der Lebensführung geformten Bräuchen und Sitten. Es entstand das sexuelle Problem.

Ähnliche Konflikte ergaben sich aus dem angeborenem Rangordnungsverhalten, das den Menschen so wie allen höheren sozialen Lebewesen innewohnt. Bekanntlich führt es nur allzu häufig zu übertriebenem Ehrgeiz, Neid, Herrschsucht oder sogar zu Kämpfen, wenn der zu Grunde liegende Instinkt nicht durch Erfolge im Beruf oder durch Auszeichnungen, Titel, Würden usw. befriedigt wird (vgl. B. RENSCH 1970). Eine andere, wahrscheinlich schon vor Zehntausenden von Jahren entstandene erbliche Sonderheit bereitet den heutigen Menschen noch erheblich größere Schwierigkeiten: die natürliche Vermehrungsziffer (vgl. M. BATES 1959, B. RENSCH 1970). Bei allen Lebewesen ist die Zahl der Nachkommen bedingt durch die normalerweise zu erwartenden Verluste, die ausgeglichen werden müssen, wenn die Art nicht aussterben soll. Die natürliche Vermehrungsrate des heutigen Menschen, wie sie durch die Dauer immer wieder ablaufender Ovulationszyklen und des Geschlechtstriebes bedingt ist, beträgt etwa 10–14 Kinder. Diese uns heute hoch erscheinende Zahl war durch Auslese entstanden in einer Zeit, in der die Verluste entsprechend hoch waren. Seit nun durch unsere Zivilisation, speziell durch die Fortschritte der Medizin die Überlebenschancen der Menschen außerordentlich gestiegen sind, ist diese natürliche Vermehrungsquote für fast alle Völker, speziell für solche in dicht besiedelten Ländern viel zu hoch. Sie führt, um ein modernes Schlagwort zu benutzen, zu einer Bevölkerungsexplosion. Trotz aller Intensivierung der Erzeugung kann die Produktion an Nahrung nicht mit dem Zuwachs an zu ernährenden Menschen Schritt halten. Die dadurch entstehenden Schwierigkeiten haben bekanntlich verschiedene Länder bereits gezwungen, trotz entgegenstehender Auffassungen von Sitten und Religionen zum Teil in ziemlich drastischer Weise eine Geburtenbeschränkung zu propagieren.

So wie bei allen Lebewesen, unterliegt auch beim Menschen die Erb-

substanz spontaner, richtungsloser Mutation. Es sind das seltene, aber nicht zu unterdrückende, zeitproportionale Ereignisse, die wegen der großen Zahl menschlicher Individuen in jeder Generation vielfach auftreten. Nun bedeuten die meisten Mutationen Störungen einer in langer Stammesgeschichte erworbenen Harmonie der individuellen Entwicklung. Mutationen sind daher zu mehr als 90 oder 95% der Fälle schädlich, z. T. sogar tödlich. Nun vererben sich die meisten Mutanten in rezessiver Weise. Sie wirken sich mithin an einem Individuum nur in homozygotem Zustande aus, d. h. wenn sie beiden Eltern eigen waren. Solange keine Inzucht stattfindet, was besonders bei Ehen zwischen nahen Verwandten der Fall ist, treten sie nicht in Erscheinung. Deshalb sind die Schäden der Erbsubstanz aber doch vorhanden und werden von Generation zu Generation weitergegeben.

Im Tierreich werden nun ungünstige Mutanten durch natürliche Auslese immer wieder ausgemerzt. Entsprechendes dürfen wir bei unseren Vorfahren voraussetzen, solange Zivilisation, medizinische Kunst und ethische Vorstellungen noch nicht dafür gesorgt haben, daß auch Individuen mit Erbschäden erhalten blieben. Beim heutigen Menschen ist nun diese natürliche Selektion weitgehend reduziert. Die meisten aufspringenden schädlichen Mutanten werden nicht ausgemerzt und häufen sich daher in der Folge der Generationen immer mehr an. Vorläufig werden wir davon wenig bemerken, da in einer Zeit der Erschließung aller Länder durch moderne Verkehrsmittel die Fremdheiraten immer häufiger werden und die Mutanten deshalb nicht so leicht in homozygotem Zustande auftreten. Aber das Erbgefüge der Menschheit insgesamt wird doch allmählich schlechter werden.

#### Zitierte Literatur

- BARR, TH. C., jr.: *Cave ecology and the evolution of troglobites*. *Evolutionary Biol.*, 2,35 bis 102, 1968
- BATES, M.: *Die überfüllte Erde*. München 1959
- BRESCH, C.: *Klassische und molekulare Genetik*. 2. Aufl. Berlin, Heidelberg, New York (Springer) 1965
- CASPARI, H. L.: *Physiological action of eye color mutants in the moths *Ephestia kuehniella* and *Ptychopoda sericata**. *Quart. Rev. Biol.* 24, 185–199, 1949
- GOLDSCHMIDT, R.: *Experimentelle Mutation und das Problem der sogenannten Parallelinduktion*. *Biol. Zentralbl.* 49, 437–448, 1929.
- JEANNEL, R.: *Les fossiles vivants des cavernes*. Paris (Gallimard) 1933
- KAMMERER, P.: *Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proteus anguineus* Laur.* *Arch. Entwickl. mech.* 33, 350–461, 1912
- KULLENBERG, B.: *Studies in *Ophrys pollination**. *Zool. Bidrag Uppsala* 34, 1–340, 1961
- LÜLING, K.H.: *Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs and Innes (*Characidae*)*. *Zool. Jahrb., Abt. Anat.* 74, 401–477, 1955
- MAYR, E.: *Artbegriff und Evolution*, Hamburg u. Berlin (Parey) 1967

- NICOLAI, J.: *Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem: Prägungsphänomene als Faktoren der Rassen- und Artbildung*, Z. f. Tierpsychol. 21, 129–204, 1964
- RACOVITZA, E. G.: *Speologia*, Bucuresti (Cultura Nationala) 1926
- RENSCH, B.: *Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution*. Stuttgart (Enke) 1. Aufl. 1947, 2. Aufl. 1954
- *The laws of evolution*. In S. Tax, *Evolution after Darwin*. Vol. 1, 95–116, 1960
  - *Homo sapiens. Vom Tier zum Halbgott*. Göttingen (Kl. Vandenhoeck-Reihe S. 70). 1. Aufl. 1956, 3. Aufl. 1970
  - *Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage*. Stuttgart (G. Fischer) 1968
- RENSCH, B. u. DÖHL, J.: *Wahlen zwischen zwei überschaubaren Labyrinthwegen durch einen Schimpansen*. Z. f. Tierpsychol. 25, 216–231, 1968
- VANDEL, A.: *Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles*. Paris (Gauthier-Villars), 1964