

Jane Maienschein Darwinismus und Entwicklung

Entwicklung und Evolution, Embryonen und Vorfahren: Die Beziehungen zwischen Embryologie und Evolution haben die Biologen wenigstens so lange beschäftigt, seit Darwin unsere Aufmerksamkeit auf die Vorgänge des zeitlichen Wandels gelenkt hat, unter Hinweis auf die von ihm wahrgenommenen Parallelen zwischen individueller und Artentwicklung.

Embryologen in medizinischen Fakultäten etwa konzentrierten sich auf die „proximaten“ Einzelheiten in der Entwicklung des menschlichen Individuums, während die „ultimate“, entferntere Evolutionsgeschichte für sie wenig unmittelbare Bedeutung zu besitzen schien. Während man dort die mangelnde Aufmerksamkeit für Evolution mit medizinischen Interessen erklären kann, bestehen in der Entwicklungsbiologie vielfältigere Gründe für die Ansicht, dass Evolutionstheorie für die konkrete Forschung keine wesentliche Rolle spielt. Zumeist haben Entwicklungsbiologen die Evolutionstheorie nicht abgelehnt oder bekämpft, außer wenn es darum ging, ob ein Pflichtkurs für Biologiestudenten in Evolutionstheorie oder in Entwicklungsbiologie eingeführt werden sollte, oder in Fällen direkter Konkurrenz der beiden Gebiete um Stellenbesetzungen und Forschungsmittel. Anders ausgedrückt, es gab zwar keinen direkten Widerstand, aber ebenso wenig bestand ein herzliches Gefühl gemeinsamer Ziele oder ein Drang, Embryologie näher an die Evolutionsforschung heranzuführen. Umgekehrt haben Historiker und Biologen häufig bemerkt, dass die Embryologie bei der Schaffung der „Synthetischen Theorie“ in den 1950-er Jahren weitgehend außen vor gelassen worden war.

Das hat sich in den letzten circa fünfzehn Jahren gewandelt, und es ist keineswegs nur so, dass es den Forschern gelungen ist, die Embryologie verspätet in die inzwischen etablierte Synthetische Theorie einzufügen. Vielmehr zeigen sich neue Wege der Verbindung dieser Gebiete sowie neue Gründe für die Suche nach einer neuen, anderen Synthese. Daher rührt das Bedürfnis, einen ansprechenden neuen Namen für das vereinte Feld zu finden, um Forschung (und Finanzierung) für „Evo-Entwicklung“ (*Evo-Devo*) anzuregen. Der vorliegende Aufsatz untersucht ausgewählte Beiträge zu dieser Diskussion bis in die jüngste Zeit und entwickelt die Auffassung, dass die gegenwärtigen Bestrebungen einer Annäherung von Evolutionsforschung und Embryologie sowohl für die Entwicklung der Wissenschaft als auch aus praktischen außerwissenschaftlichen Gründen von Bedeutung sind.

Im August 1985 erschien der Tagungsband *Development as an Evolutionary Process*, den Rudolf und Elizabeth Raff nach einem Treffen in der meeresbiologischen Station Woods Hole, Massachusetts, herausgegeben hatten. Das Interesse der Herausgeber lag in „sowohl der Anregung dieses neuen Gebiets als auch in der ersten zusammenhängenden Darstellung experimenteller Studien zu aktuellen größeren theoretischen Probleme in evolutionärer Ontogenetik“ (Raff & Raff 1987, Schutzumschlag). Obwohl, in den Worten von Raff & Raff, eine beachtliche Menge

an Arbeit in Entwicklungsbiologie wie auch in Evolutionsforschung geleistet worden war, und zwar durchaus auch an Berührungspunkten der beiden Gebiete; „Was gefehlt hat ist eine konsequente Konzentration auf diese Schnittfläche als eine vollgültige experimentelle Disziplin mit genereller Bedeutung für beide größeren Gebiete (ebd.).

Darüber hinaus hat jede der beiden Disziplinen ihre eigenen Fragen, Ziele und Traditionen, mit unterschiedlichen Methoden, Herangehensweisen und Hilfsmitteln sowie einen anerkannten, grundlegenden Datenbestand. Jede kann daher

mehr als nur eine geringe Schwierigkeit damit haben, Fragen zu stellen, die von Angehörigen der anderen Disziplin als nichttrivial angesehen werden. In einem allgemeineren Sinn macht es das Fehlen einer gemeinsamen Disziplin schwierig für Forscher, nicht nur Probleme zu erkennen, sondern auch die geeigneten Organismen und experimentellen Methoden auszuwählen (Raff & Raff 1987, S. xiii).

Dies ist die typische Herausforderung für jemanden, der sich anschickt, die Kluft zwischen zwei getrennten Gebieten zu überbrücken: Unterschiedliche Annahmen und Ziele bringen unterschiedliche grundlegende epistemologische Normen mit sich, bis hin zu Differenzen darüber, was auf elementarstem Niveau als Wissen gelten kann (Maienschein 2000). Sogar was ein legitimes Forschungsprogramm ist unterliegt konkurrierenden Deutungen.

Die Raffs empfanden diese Notwendigkeit in besonderer Weise, ausgehend von ihrem eigenen Hintergrund. Daher organisierten sie ein Symposium, unterstützt von der *National Science Foundation*, zur Annäherung an das Gebiet der „Evolutionären Ontogenetik“. Ihr Schwerpunkt lag dabei auf einer Einbringung von Evolutionstheorie in die Erforschung von Entwicklung und Genetik. Dieser Ansatz erschien umso gangbarer, als Entdeckungen bekannt wurden, dass Homöobox-DNA-Sequenzen zwischen verschiedenen Arten von Lebewesen hochgradig konservativ sind. Im Laufe der nächsten Jahre wuchs die anfangs kleine Gruppe rasant, und das Forschungsgebiet gewann beträchtlich an Stärke – unter dem Schlagwort „Evo-Entwicklung“. Man beachte die implizite Reihenfolge: evolutionäre-Entwicklung. Monographien von Raff & Raff, Stephen Jay Gould und anderen, Berichterstattung in den Medien und die ständige Betonung der Wichtigkeit, diese beiden Gebiete zusammenzubringen, hat ebenso dazu beigetragen wie Forschungserfolge beim Verständnis von Entwicklungsgenetik und bezüglich molekularer Faktoren bei der Individualentwicklung, die es ermöglichten, evolutionäre Beziehungen sowie Ursachen und Wirkungen derartiger molekularer Beziehungen zu untersuchen (Raff & Kaufman 1983; Gould 1977).

Aber die Raffs hatten von Anfang an erkannt, dass ihre Gruppe nichts grundlegend Neues unternahm. Vielmehr wollten sie verlorene Kenntnisse wieder beleben und in neuen Richtungen entwickeln. Als Beleg für die Möglichkeit solcher Studien verwiesen sie auf Arbeiten, die Anfang des zwanzigsten Jahrhunderts an der meeresbiologischen Station durchgeführt worden waren. Es lohnt sich daher, auf einige dieser historischen Forschungen zurückzukommen, um die Entwicklung

der Beziehung zwischen Evolutionsforschung und Embryologie von Darwin bis heute zu erkunden und Chancen für die Zukunft zu betrachten

Darwin über Entwicklung

In der ersten Auflage seines *Origin* brachte Darwin seine Begeisterung für Embryologie als Lieferant der zwingendsten Belege für Evolution als gemeinsame Abstammung zum Ausdruck, „die an Bedeutung keinem anderen Gebiet in der Naturgeschichte nachsteht“ (Darwin 1859, S. 450). Er warf die Frage auf:

Wie dann können wir diese zahlreichen Tatsachen in der Embryologie erklären, - nämlich die sehr weit reichenden, aber nicht universalen Strukturunterschiede zwischen dem Embryo und dem Ausgewachsenen; - zwischen Teilen desselben einzelnen Embryos, die schließlich sehr unähnlich werden und verschiedenen Zwecken dienen, während sie in dieser frühen Wachstumsperiode gleich sind; - zwischen Embryonen verschiedener Arten in derselben Klasse, die sich generell, aber nicht völlig gleichen; - dass die Struktur des Embryo nicht eng mit seinen Existenzbedingungen verbunden ist, außer wenn der Embryo zu irgendeiner Zeit seines Lebens aktiv wird und für sich selbst sorgen muss; - dass der Embryo offenbar gelegentlich eine höhere Organisation besitzt als das reife Tier, zu dem es sich entwickelt.

Die Antwort kam von der Evolution, denn „ich glaube, dass alle diese Fakten sich im Folgenden erklären lassen, aus der Sichtweise der Abstammung mit Veränderung“ (Darwin 1859, S. 442-3).

Die Darwinforschung hat großen Wert darauf gelegt zu erfahren, was genau Darwin wusste, wann er es wusste, woher, und was er daraus folgerte, wann und warum. Darwin war deutlich beeinflusst von deutschen embryologischen Untersuchungen, und seine Ideen wurden unterstützt durch Karl Ernst von Baers „Gesetz“, dass Embryos ähnlicher Typen im Wesentlichen ähnlich bleiben und erst später dem Typ gemäß voneinander abweichen. Historiker haben darauf hingewiesen, dass bezeichnenderweise die empirischen Grundlagen für Darwins wichtigste Belege überwiegend von überzeugten Gegnern der Evolutionstheorie kamen. Aber das passt genau in Darwins Denkweise, der aufzugreifen pflegte, was verfügbar war (etwa William Paleys Formulierung des Bauplanarguments von 1802), um es als glänzenden Beleg in seine Theorie der Evolution als gemeinsame Abstammung durch natürliche Zuchtwahl einzupassen. In der Methodik von Darwins Denken lieferte jeder Beleg, der sich im Rahmen der Evolutionstheorie erklären ließ, eine Bestätigung ebendieser Theorie. Insofern hatte Darwin eher eine Entwicklungs-Evolutionsperspektive, ausgehend von Embryologie, um Evolution zu begründen. (Vielleicht sollte man besser von Embryo-Evolution sprechen, denn die spätere Entwicklungsbiologie, nach dem Zweiten Weltkrieg, hieß zu Darwins Zeit Embryologie, und „Entwick(e)lung“ bezog sich oft auf die Entfaltung im Verlauf der Evolution.)

Darwins Betonung der Beziehungen zwischen Embryonen sorgte dafür, dass Embryologie Ende des neunzehnten Jahrhunderts zu einem lebhaften Forschungsgebiet wurde, da Wissenschaftler empirische Belege für oder gegen Evolutionstheorien suchten. Das Aufzeigen der Einzelheiten morphologischer Entwicklungsmuster bei einzelnen Typen von Organismen lieferte Daten, und die offenbare Möglichkeit, durch embryonale Beziehungen genealogische Verwandtschaft und damit auch Beziehungen zwischen adulten Organismen aufzuklären, versorgte zahlreiche Embryologen mit Arbeit. Darwin selbst hatte dazu aufgefordert, detaillierte Beschreibungen der Embryonalentwicklung einzelner Arten anzufertigen. Dies war allerdings nicht die „evolutionäre Ontogenetik“ im Sinne der Raffs, ausgerichtet auf die Erforschung der Individualentwicklung, sondern vielmehr Embryologie als Hilfsmittel zur Konstruktion evolutionärer Stammbäume, mehr Entwicklungsrevolution. Sehr bald lieferte Ernst Haeckel eine höchst sichtbare theoretische Grundlage zur Organisation dieser aufblühenden Forschungsrichtung.

E. Haeckel

Wie Ernst Mayr kürzlich dargestellt hat, gehörte Haeckel Anfang des zwanzigsten Jahrhunderts und davor praktisch zur Pflichtlektüre für aufgeweckte Schüler und Studenten. Wegen seines „monistischen Materialismus“ galt Haeckel als etwas unanständig, und Lehrer an öffentlichen Erziehungsanstalten hatten eigentlich kein Interesse daran, dass ihre Zöglinge sich mit derartigen Dingen auseinandersetzen (Mayr 1999). Aber Haeckel erlangte rasch so sehr an Popularität und Überzeugungskraft, dass er sich nicht aus den Klassenzimmern verbannen ließ. So konnten kluge Schüler mit Haeckelzitate ihre Lehrer verärgern und zugleich ihre Mitschüler beeindrucken. So hat Haeckel offenbar zumindest bei einem jungen Mann dazu beigetragen, zu einem der weltweit führenden Evolutionsbiologen zu werden.

Ausgehend von früheren Studien in der Tradition der Naturphilosophie skizzierte Haeckel Vergleiche zwischen der Abfolge von Wandlungen bei der Individualentwicklung (Ontogenie) und der Artentwicklung (Phylogenie). Er wollte damit den Wert der vergleichenden Ontogenetik für die Aufdeckung anders nicht fassbarer phylogenetischer Beziehungen belegen. Haeckel stellte seine Auffassungen an verschiedenen Stellen in unterschiedlichen Formen dar, für deutschsprachige ebenso wie für angelsächsische Leserkreise, denn die meisten seiner Bücher wurden rasch übersetzt und in allgemein verständlichen Fassungen publiziert. Aussagen seiner Theorie, ihre Folgerungen und Implikationen wurden oft verzerrt, manchmal sogar von Haeckel selbst. Aber die Grundprinzipien blieben ziemlich klar und beständig. Auf der untersten Ebene betrachtete Haeckel Ontogenie und Phylogenie als eng verbunden, nicht als getrennte Vorgänge. Für ihn war dies das „Grundgesetz der organischen Entwicklung“:

Die Ontogenie ist eine kurze Recapitulation der Phylogenie; oder etwas ausführlicher: Die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande

durchläuft, ist eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die thierischen Vorfahren desselben Organismus (oder die Stammformen seiner Art) von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben (Haeckel 1874, S. 6-7)

Weiter beschreibt dieses Gesetz eine Kausalbeziehung, in deren Rahmen die phylogenetischen Veränderungen die reale Ursache des ontogenetischen Formwandels sind. Allerdings ist die Rekapitulation nicht vollständig, sondern die Ontogenie ist eine verkürzte und beschleunigte Wiederholung der Phylogenie,

bedingt durch physiologische Funktionen wie Vererbung (Reproduktion) und Anpassung (Ernährung). Das organische Individuum [...] wiederholt während des raschen und kurzen Durchganges seiner Individualentwicklung die wichtigsten Formwandel, welche seine Vorfahren während des langen und langsamen Verlaufs ihrer paläontologischen Evolution auf Grund der Gesetze der Vererbung und Anpassung durchgemacht haben (Haeckel 1866, Bd. 2, S. 300).

All dies stellte er unter besonderer Betonung der Rolle der Keimblätterentwicklung dar, die einen geeigneten Ausgangspunkt für die Forschung bot, jedoch schließlich zu ernststen Problemen für die Theorie führte, da nämlich frühere Entwicklungsstadien vor der Keimblätterbildung nicht dieselben augenscheinlichen embryonalen Parallelen aufwiesen, die Haeckel so begeistert hatten. Haeckel hatte zuzugeben, dass sekundäre Anpassungen zu Abweichungen von den ererbten Mustern führen konnten, aber er sah darin lediglich Zusatzinformationen für unser Verständnis der Evolution. So wurde diese Theorie als „Biogenetisches Grundgesetz“ oder Rekapitulationsgesetz bekannt.

Zur Unterstützung seiner umfang- und oft wiederholungsreichen Bücher lieferte Haeckel in der Regel überzeugende Tafeln mit vergleichenden Darstellungen, um seine Ansichten klar zu machen. Bei allen Debatten über Haeckels tatsächliche Fähigkeiten als Mikroskopiker und darüber, inwieweit er seine Daten fälschte oder Ergebnisse in seinem Sinne manipulierte, muss festgestellt werden, dass diese Auseinandersetzungen oft von Gegnern der Evolutionstheorie geführt wurden, denen daran lag, den in ihren Augen stärksten Beleg zu Gunsten der Evolution zu diskreditieren. Zu seiner Zeit wurden Haeckels viele dicke Bücher in den Vereinigten Staaten ebenso begeistert aufgenommen wie in Deutschland und anderswo. Sie wurden in so großen Auflagen von populären Verlegern produziert, dass sie heute noch in Antiquariaten zu niedrigen Preisen zu finden sind.

Während Haeckel mit seinen Thesen über embryologische Parallelen und Rekapitulation großes Ansehen errang, erfuhr er später heftige Ablehnung als bloßer Popularisierer und intellektuell unbedeutend, wenn nicht gar ein bewusster Betrüger. Wir können hier nicht über Haeckels wissenschaftliche Reputation urteilen und wollen auch nicht seine Debatten mit Carl Gegenbaur, Anton Dohrn und anderen wiedergeben, sondern vielmehr darauf hinweisen, dass Haeckel, mehr als jeder andere einzelne Autor außer Darwin selbst, seine Aufmerksamkeit auf die Beziehungen zwischen Embryonen und Vorfahren, zwischen Entwicklungslehre und Darwinismus konzentriert hat (Nyhart 1995). Seine Wirksamkeit wird nicht

zuletzt dadurch bestätigt, dass die Seiten so renommierter Zeitschriften wie *Science* und *Nature* heute noch über Diskussionen von Haeckels Beiträgen berichten, wenn auch häufig äußerst kritisch (Richards 1992; Haeckel-Haus-Archiv in Jena). Durch seine Art der Verbindung von Evolution und Embryologie bereitete Haeckel aber auch die Bühne für eine Zurückweisung der besonders spekulativen Beziehungen, die embryologische Vergleiche im Sinne der Evolution nahe zu legen schienen. Indirekt trug Haeckel dazu bei, Widerstand gegen das Ziel der Phylogenisierung oder Entwicklungsevolution zu provozieren und förderte eine Konzentration auf eine unabhängige Embryologie. Embryologen riefen zunehmend nach einer Erklärung der Mechanismen und proximatoren Ursachen der Ontogenie und drängten die Evolution immer weiter in den Hintergrund. Bezeichnenderweise half dies wiederum dabei, für mehr als ein Jahrhundert einen scharfen Keil zwischen Embryologie und Evolutionsforschung zu treiben.

E. B. Wilson

Der amerikanische Biologe Wilson vernahm diesen Ruf, Embryologie zu studieren, im Rahmen der Zelltheorie. Wilson sah Evolutionstheorie und Zelltheorie als die beiden wesentlichen Grundlagen der Biologie, und Entwicklungsbiologie als zentralen Teil der Zelltheorie (Wilson 1896, S. 1). In seinem Aufsatz "Some Aspects of Progress in Modern Zoology" erläuterte der führende Biologe die zunehmende Divergenz zwischen Interessenten für Evolutionstheorie und solchen für Embryologie. Während Darwin für einige Zeit die Aufmerksamkeit auf Evolution und phylogenetische Beziehungen gelenkt hatte, waren die

Postdarwinisten wieder einmal zu dem tiefen Interesse erwacht, das in der genetischen Zusammensetzung und den Fähigkeiten der lebenden Objekte in ihrer heutigen Form liegen. Sie wandten sich ab von allgemeinen Evolutionstheorien und deren deduktiver Anwendung auf spezielle Abstammungsfragen, um vielmehr objektive Experimente zu Variation und Vererbung um ihrer selbst willen durchzuführen (Wilson 1915, S. 6).

Dies lag keineswegs daran, dass sie die Evolutionstheorie ablehnten, ganz im Gegenteil. Die Evolution wurde in der Tat zu einer grundlegenden Hintergrundannahme, vor der Individualentwicklung und Verhalten zu verstehen war. Aber die unmittelbare Bedeutung des Hintergrundes verblich in dem Maße, wie Forscher sich auf individuelle Strukturen und Funktionen und deren Entwicklung konzentrierten. An Stelle evolutionärer Verwandtschaft fanden Embryologen und Genetiker neue Forschungsgebiete, und die in ihren Augen angemessene exakte Wissenschaft Biologie entwickelte sich rasch in diese Richtung.

Wilson sah, dass die Embryologen mit einer reichen Ernte sorgfältiger, detaillierter empirischer Beschreibungen der Entwicklungsstadien auf relativ sicherem Grund bleiben konnten, während sich die Evolutionisten auf dünnem metaphysischem Eis bewegen und in ihren Spekulationen nur knapp an dem "habitat of the

mystic" vorbeigehen (Wilson 1915, S. 8). In Wilsons Sicht beruhte die Embryologie, wie auch die Genetik, auf Chemie und Physik und war somit zuverlässiger in empirischer Wissenschaft begründet.

Komplexe epistemologische Präferenzen diktierten diese Schlussfolgerung, geprägt von Wilsons eigener Ausbildung an der Johns Hopkins Universität, verstärkt durch seine Forschungen an der Stazione Zoologica in Neapel und im Marine Biological Laboratory in Woods Hole (Maienschein 1991). Er war eine Führungspersönlichkeit unter den Biologen, und er verkörperte die neue Einstellung von Spezialisten, die sich Jahrzehnte später Zell- und Entwicklungsbiologen nennen sollten. Wir können bereits im ersten Jahrzehnt des zwanzigsten Jahrhunderts beobachten, wie sich die Embryologie von der Evolutionsforschung entfernt: andere Fragen, andere Ansätze, andere Methoden, andere Forscher und andere Werte. Entwicklung mochte eine Grundlage der Biologie sein, und Evolution eine ständig wirkende formende Kraft, aber für die Studierenden der Biologie waren dies zwei unterschiedliche Ecksteine, keineswegs eng miteinander verzahnt. Für Wilson lag die „exakte“ (und daher erstrebenswerteste) Wissenschaft seiner Zeit bei Embryologie und Genetik (oder Vererbung und Entwicklung). Einstweilen, so betonte er, war nicht verstehbar, wie das ererbte Material „der Keimzelle in dieser Weise auf das Spiel der physischen Kräfte, dem es ausgesetzt ist, antworten kann, dass es eine adaptive Variation hervorbringt“. Darüber hinaus erschien die Distanz von der Welt des Anorganischen zum einfachsten Leben so groß, dass man schwerlich verstehen konnte, wie diese Kluft überbrückt werden könnte. Daher schloss Wilson 1896:

Ich kann nur meiner Überzeugung Ausdruck verleihen, dass die Größe des Entwicklungsproblems, ob ontogenetisch oder phylogenetisch, unterschätzt worden ist (Wilson 1896, S. 330).

Die Zelltheorie hatte große Fortschritte beim Verständnis der Grundphänomene des Lebens gemacht, aber es blieb noch viel zu tun. Und die Erforschung von Entwicklung und Evolution blieben weit getrennt, mit unterschiedlichen Schwerpunkten und Herangehensweisen.

Im Wesentlichen konzentrierte sich Wilson weiterhin auf die Morphologie. Während er Zellstrukturen und -elemente und ihre Veränderungen während der Stadien der Individualentwicklung untersuchte, sah dieser führende Zytologe nicht, wie die morphologischen Muster der Individuen zu verknüpfen waren mit denen der Arten, zu denen sie gehörten und aus denen sie im Laufe der Evolution hervorgegangen waren. Erst als sie tiefer in die Zellen eindringen und Verbindungen der physikalisch-chemischen Zusammensetzung erkannten, machten die Forscher den nächsten Schritt zu Überbrückung der Kluft.

T. H. Morgan

Drei Jahrzehnte später kam ein anderer Amerikaner, ein Freund und Kollege von Wilson, Thomas Hunt Morgan, mit einem Vorschlag, wie sich die zunehmend

sichtbaren Differenzen ausgleichen lassen könnten. Zu diesem Zeitpunkt hatte er bereits seine grundlegenden Arbeiten zur Genetik der weißäugigen Drosophila durchgeführt, für die er mit dem Nobelpreis ausgezeichnet wurde, als er 1932 sein Buch *The Scientific Basis of Evolution* veröffentlichte. Sein achttes Kapitel betrachtete "Embryonic Developments and Its Relation to Evolution". Wie dieser Architekt der Genetik ausführte: "One of the important chapters of the Evolution Theory concerns the interpretation of the evidence form embryonic development". All die Diskussionen über Rekapitulation ausgelöst von Darwin und Haeckel hätten zu einer großen Debatte und zahlreichen neuen Studien geführt, so Morgan, aber es war kein nennenswerter Fortschritt erzielt worden beim Versuch, „die entfernte Vergangenheit der Evolution zu enträtseln“ (Morgan 1932, S. 171). Darwins Behauptung, dass „die Gemeinsamkeit embryonaler Strukturen gemeinschaftliche Abstammung enthüllt“, trug nicht weit zur Erklärung, wie eine solche Enthüllung geschehen sollte, noch bezüglich ihrer Einzelheiten. Wie Morgan betonte, kommen wir nicht weit, wenn wir wissen, ob Affenembryonen oder adulte Affen die nächsten Vorfahren des Menschen waren. Nach seiner Meinung müssten wir weit mehr als das wissen, um bei den wichtigen Fragen der Biologie irgendeinen Fortschritt zu erzielen (Morgan 1932, z.B. S. 177).

Dieses Wissen konnte nur durch genaues Studium der chemischen und physikalischen Details von Eizelle und Embryo erlangt werden. Insbesondere Genetik war für Morgan der Schlüssel dazu. Gene sollten Individualentwicklung und Evolution miteinander verbinden, da Gene der Vererbung unterliegen, die Individuen über die Generationen hinweg zusammenhält und die Entwicklung steuert. Gene konnten zu Veränderungen in frühen Embryonalstadien führen und dadurch weitreichende spätere Effekte hervorrufen. Die Risiken so früher Veränderungen mochten erklären, warum diese Frühstadien so hoch konservativ waren, während spätere Stadien häufiger variieren. Kurz, Genetik konnte die Muster in Embryologie und Evolution erklären, die wir beobachten. Aber für Morgan war es eindeutig die wichtigere, berechtigtere und fortschrittlichere Wissenschaft, eine starke Brücke von der evolutionären Vergangenheit zum gegenwärtig sich entwickelnden Organismus zu bauen, nämlich durch Genetik. Er wäre sicherlich froh gewesen über das Ziel einer „evolutionären Ontogenetik“.

G. de Beer

Natürlich blieb Morgans Genetik in den 1930-er Jahren selbst recht embryonal, aber die Betonung der individuellen Vererbung als Band zwischen den beiden Feldern lieferte wichtige Schlüssel. Gavin de Beer zeigte in größerer Tiefe, wie dies funktionieren könnte, als er 1930 sein Buch *Embryology and Evolution* veröffentlichte, gefolgt von *Embryos and Ancestors* (1940, zweite Auflage 1951). Er versuchte ausdrücklich, über die einfachen rekapitulationistischen Ideen vom entwicklungsevolutionistischen Typ hinauszugehen, die Darwin und Haeckel anfangs

angeregt hatten, und die angesammelten neuen Daten und neuen Ansätze zu ihrer Auswertung einzubeziehen.

De Beer lieferte ein ganz geradliniges Argument mit klar ausgedrückten Prinzipien, um zu zeigen, dass „Embryonen eine Entwicklung durchmachen; Vorfahren haben Evolution durchlaufen, aber zu ihrer Zeit waren sie auch Produkte der Entwicklung“ (de Beer 1951, S. 1). Letztendlich resultiert die Ontogenese aus internen Reaktionen individueller Organismen, auf Grundlage von Vererbung durch ihre Eltern, auf äußere Reize. Ontogenesen in der selben Stammeslinie sind durch Vererbung miteinander verwandt, aber die einzelnen Ontogenesen variieren auf Grund variabler innerer und äußerer Bedingungen. Phylogenesen stellen Reihen adulter Formen dar, deren jede aus einer Ontogenese hervorgegangen ist. Neue Merkmale können in jedem Stadium der Ontogenese auftreten und an nachfolgende Individuen weitergegeben werden. Evolution beruht demnach auf „Erwerbung qualitativer Neuerungen, und auf der Produktion neuer Bedingungen durch quantitative Veränderung der Wirkungsrate interner Faktoren“ (de Beer 1951, S. 138).

Rekapitulation in irgendeinem kausalen Sinn kommt in dieser Sichtweise nicht vor, und de Beer räumte ein, dass vieles in früheren Diskussionen die beiden getrennten Kategorien Embryologie und Evolutionstheorie vermischt hatte. Tatsächlich ist es aber notwendig, die beiden deutlich zu trennen, um tiefere Einsicht in ihre Beziehungen zu gewinnen. Es sind die Reaktionen des Einzelorganismus auf Vererbung, die eine wichtige Verbindung erschließen. Dabei ist wichtig zu bemerken, dass Vererbung und individuelle ontogenetische Entwicklung Evolution nicht „erklären“. De Beer forderte, sich vom Rekapitulationismus und der daraus resultierenden „geistigen Zwangsjacke, die beklagenswerte Auswirkungen auf den Fortschritt der Biologie gehabt hat“ zu befreien. Was, so fragt de Beer, „ist die Natur des Beitrages, welchen jede Studie der anderen liefern kann?“ Das bleibt zu sehen, aber lasst uns an den Einzelheiten von Vererbung und Entwicklung arbeiten und dann an der Reihe von individuellen Vererbungs- und Entwicklungslinien, welche die Evolution ausmachen.

Da die Phylogenie nur das Ergebnis einer modifizierten Ontogenie ist, besteht die Möglichkeit einer kausalanalytischen Untersuchung der gegenwärtigen Evolution in einer experimentellen Erforschung von Variabilität und der genetischen Vorgänge in der Ontogenese. [...]

Schließlich kann es sogar möglich sein dass uns, wenn wir uns von den Rie-men und Fesseln befreien, die das Denken so lange behindert haben, das gesamte Tierreich in einem neuen Licht erscheint (de Beer 1951, S. 141, 142).

De Beer wollte effektiv Evolution und Entwicklungslehre zusammenbringen, wobei Genetik eine Brücke für beide Richtungen bilden sollte, eine Art genetischer Evolution & Entwicklung.

Evo-Devo

Embryologie mag wohl den Weg in die selbst ernannte „Evolutionäre Synthese“ der 1950-er Jahre nicht gefunden haben, und die Forscher haben eine Weile gebraucht, um einen Weg zum Studium der Beziehungen von Evolution und Embryologie zu finden. Aber die gegenwärtige Begeisterung für Evo-Entwicklung präsentiert uns eine ermutigende größere Verschiebung im Denken, die tatsächlich das „neue Licht“ bringen könnte, das de Beer vorausgesehen hatte. Dieses synthetische Feld hat das Potenzial, die epistemologischen, methodologischen und theoretischen Klüfte zu überbrücken, die im letzten Jahrhundert Entwicklungsbiologie und Evolutionstheorie getrennt haben.

Evo-Devo ist offenbar dabei, volljährig zu werden, mit Berichten in *Science*, einer neuen Berufsorganisation und einer neuen Zeitschrift. Selbstverständlich betrifft dieses neue Unternehmen Evolution und Entwicklung, aber was ist die Verbindung? Ist es einfach evolutionäre Ontogenetik, oder mehr, oder etwas anderes?

Michael K. Richardson bietet eine Website für eine „Evo-Devo Research Group“ an (die als erste erschien, wenn man in eine gebräuchliche Suchmaschine im Internet „evo-devo“ eingab). Er erläutert dass

Evo-Entwicklung der Spitzname eines Wissenschaftszweiges ist, der auf ein Verständnis der Modifizierung von Entwicklungsmechanismen während der Evolution abzielt. Evo-Entwicklung hat seine Wurzeln in Arbeiten von Forschern wie von Baer und Haeckel. Aber sie entsteht in ihrer modernen Form mit dem Aufkommen der Molekularbiologie.

Das klingt nach evolutionärer Ontogenetik, mit Betonung der Einführung evolutionistischen Denkens in Entwicklungsbiologie und Entwicklungsgenetik. Es verringert dagegen den Wert der Entwicklungslehre für die Evolutionistik, der Teil einer wirklich ausgewogenen Interdisziplinarität wäre.

Ein solcher Mix von Ansichten ist nicht überraschend in einem im Entstehen begriffenen Arbeitsfeld. Wade Roush und Elizabeth Pennisi verwiesen auf die „Growing Pains“ in ihrem Artikel in *Science*, wo sie erklärten, dass „Evo-Devo Researchers Straddle Cultures“ (Roush & Pennisi 1997). Typische Evolutionsbiologen versuchen, den Verlauf der Evolution zwischen den Arten und über die Zeit zu dokumentieren, während Entwicklungsbiologen auf die Veränderungen in der Entwicklung während des Lebens individueller Modellorganismen sehen. Wie der Entwicklungsbiologe Greg Wray in dem zitierten Artikel ausführte:

Evolutionärsbiologen haben den konzeptionellen Hintergrunde [der Evolution], aber sehr oft verstehen sie diese Daten nicht. Entwicklungsbiologen haben die Daten, aber wissen nicht wirklich etwas damit anzufangen (Roush & Pennisi 1997, S. 5322).

Idealerweise kombinieren Evo-Entwicklungsforscher die individuellen Daten mit der Perspektive und den Daten bezüglich der Evolutionsmuster. Genetik und molekulare Informationen bilden die Bindeglieder.

Aber eine solche Arbeit ist nicht einfach, da es schwierig ist, tiefe und fest etablierte Fächergrenzen zu überschreiten, insbesondere wenn die Daten auf beiden Seiten unvollständig sind und man notwendigerweise auf Annahmen zurückgreifen muss. Forscher auf der einen Seite mögen die auf der anderen beargwöhnen oder ihnen misstrauen, so dass diejenigen, die die Grenze übertreten wollen, sich auf beiden Gebieten auszeichnen müssen, um glaubwürdig zu sein. So betont etwas Gunter Wagner an der Yale University, dass Evolutionsbiologie viel theoretischer ausgerichtet ist als Molekularbiologie. Die Evo-Entwicklungsbiologen müssen deshalb die molekularen Details beherrschen, die entwicklungsbiologischen Daten produzieren und auswerten, und gleichzeitig im größeren theoretischen Rahmen der Evolutionsbiologie arbeiten. Für einen jüngeren Wissenschaftler ohne Dauerstelle kann das riskant sein.

In der Tat gibt es zunehmend Bedenken. Wie Martin Martindale 1997 einräumte, blieb die Finanzierung unzuverlässig und begrenzt. „Evo-Entwicklung wird am Stammtisch diskutiert, aber wenn's drum geht, die Zeche zu bezahlen, sind die Leute pragmatischer“, berichtete er (Roush 1997, S. 5322). Andere kommen zurecht, weil sie als etablierte Forscher ihre Arbeiten aus regulären Fonds mitfinanzieren können. Aber die Erfolge sind anregend für diejenigen, die es schaffen, und zwei Jahre später finden sich zunehmend Hinweise auf diesen Erfolg, und es zeichnet sich eine Forschergemeinschaft ab, die bereit ist, die Risiken auf sich zu nehmen, um am Bau effektiver Brücken teilzuhaben.

Die Society for Integrative and Comparative Biology, SICB (früher American Society of Zoologists, eine der ältesten noch bestehenden biologischen Gesellschaften der Vereinigten Staaten) kündigte in ihrem Frühjahrsrundbrief 1999 die Bildung einer neuen „Division of Evolutionary Biology“ an. Der SICB-Vorstand erklärte, dass dieses neue Gebiet Evo-Entwicklung „zunehmende Aufmerksamkeit von der biowissenschaftlichen *community*, akademischen Einrichtungen, Förderungsorganen und größeren Zeitschriften“ erfuhr (SICB 1999, S. 2). Als Mitorganisator mit Scott Gilbert forderte Billie Swalla die Mitglieder auf, das erste Symposium dieser Gruppe im Rahmen des Jahrestreffens der SICB in Atlanta im Januar 2000 zu besuchen.

Dieses Treffen brachte Forscherinnen und Forscher zusammen, die sich mit Evo-Devo beschäftigen und auf Wege verwiesen, wie Evolution Entwicklung prägt, und andere, die über Devo-Evo sprachen und betonten, wie Entwicklungsbiologie ihnen hilft, die Konstruktion phylogenetischer Stammbäume zu begründen. Zeitweilig, bei aller Begeisterung über das gemeinsame Gespräch auf demselben Podium im Laufe des Tages bei hervorragenden Vorträgen erschien die Kluft dennoch groß, aber der Wille, sie zu überbrücken, ist eindeutig stark und enthusiastisch. In der Abschluss-Sitzung forderte Rudolf Raff „neue experimentelle Ausrichtungen“, die in Zusammenarbeit zwischen den einst disparaten Disziplinen entstehen könnten. Und Gunter Wagner vertrat die Ansicht, dass das Gebiet der Evo-Entwicklung das von dem Biologen Gunther Stent einst so genannte „romantische“ und „enthusiastische“ Stadium durchschritten und das viel schwierigere „akademische“ Stadium erreicht habe.

In dieser reiferen Phase wird es für das Feld notwendig zu klären, worum es wirklich geht, und eine breite multidisziplinäre Herangehensweise an Evolution, Entwicklung und Genetik zu erarbeiten, durch die das Feld Fortschritte erzielen kann. Es liegen methodologische, epistemologische, konzeptionelle und ganz konkret praktische Herausforderungen voraus, wie aus dem ständigen Appell an unterschiedliche Ansätze, Probleme und an die Betrachtung verschiedener Arten von Dingen als anregende Ergebnisse deutlich wird. Aber die Begeisterung für ein Engagement in einem Gebiet wie Evo-Devo, das ernsthaft versucht, die Einsätze von Evolutionsbiologie und Entwicklungsforschung mit der Genetik zusammenzuführen, ist deutlich und stark. Konkrete Beispiele dafür, wie derartige Forschung eine wesentliche Veränderung in der praktischen Arbeit herbeiführen kann, beginnen sich gerade erst abzuzeichnen, aber eine wachsende Gemeinschaft lebt der Überzeugung, dass es sie gibt. Peter Hollands Artikel in der *Nature*-Ausgabe vom 2. Dezember 1999 gibt eine klare Perspektive auf diese Möglichkeiten (Holland 1999).

Ein noch stärkerer Beleg für Wandel, und eine Schlüsselposition für die Beobachtung der Möglichkeit aufregenden wissenschaftlichen Fortschritts ist die seit Juli/August 1999 von Rudolf Raff neu herausgegebene Zeitschrift *Evolution and Development*. In dem einleitenden Editorial, "Chronicling the birth of a discipline" weisen die Herausgeber darauf hin, dass die Disziplinen Evolutions- und Entwicklungsbiologie während des gesamten zwanzigsten Jahrhunderts weitgehend getrennt geblieben waren. Evolution, stellen sie fest, beschäftigte sich vorwiegend mit Populationen unter Betonung von Diversität und Variation, während Entwicklungsbiologie nach Gemeinsamkeiten suchte und sich auf individuelle, proximate Kausalmechanismen konzentrierte. Dennoch,

trotz eines gewissen wechselseitigen Nichtverstehens, das aus so unterschiedlichen Sichtweisen resultiert, ist deutlich geworden, dass die Muster der Makroevolution sich nicht ohne eine Vermählung dieser verschrobene, unvereinbaren Partner verstehen lassen werden.

Nun ist die Zeit für Visionäre gekommen, die die Bedeutung der Verbindung sehen und eine neue synthetische Disziplin entwickeln, und so ist „am Ende diese merkwürdige Disziplin gewachsen“. In deren Interesse

begrüßt diese Zeitschrift Beiträge zu allen oben genannten Themen, und setzt sich ein für eine Synthese zwischen verschiedenen Disziplinen und Ansätzen. Wir wollen über Modell-Systeme hinausgehen und die Mechanismen, die in der *black box* der Entwicklung wirken, mit der Vielfalt des Lebens auf der Erde zusammenbringen. Letztendlich wollen wir nicht weniger als eine integrale Wissenschaft von der biologischen Form (Raff et al 1999, S. 1-2).

Schluss

Wenn wir die offensichtliche Begeisterung für eine wirklich integrative Verbindung von Evolutionsbiologie und Embryologie betrachten, bleibt die Frage, was all dies bringt. Wird es der Biologie wirklich einen Vorteil bringen, oder breitere Bedeutung erlangen? Tatsächlich bin ich der Meinung, dass diese Bewegung von ausschlaggebender Bedeutung ist und die Führung übernehmen kann bei dem Versuch, die Biologie ganzheitlicher zu gestalten, anstelle einer Summe unverbundener und oft widerstrebender Einzelteile (wie Molekular- gegen Entwicklungs- gegen physiologische gegen Umweltbiologie usw.). Angesichts der gegenwärtigen Begeisterung für das, was die Leiterin der National Science Foundation der USA, Rita Colwell, als „Biokomplexität“ bezeichnet, könnte dies neue Möglichkeiten innerhalb der Wissenschaft eröffnen. Darüber hinaus gibt es wichtige Auswirkungen auf die weitere Gemeinschaft.

In dem gegenwärtigen entmutigenden politischen Klima in den Vereinigten Staaten, wo staatliche Erziehungsbehörden es für angemessen halten, den Unterricht in Evolutionstheorie für „umstritten“ zu erklären und aus dem Lehrplan zu streichen, haben Kritiker hoch erfreut auf molekulare Belege verwiesen, die anscheinend „Mikroevolution“ unterstützen und der Makroevolution im Sinne von Darwins Abstammung mit Modifikation widersprechen. Kritiker wie Michael Behe erhalten viel zu viel Glaubwürdigkeit und Aufmerksamkeit, wenn sie erklären „Ich bin ein Molekularbiologe“ und dass eindeutig die „irreduzible Komplexität“ lebender Wesen beweist, dass es einen Bauplan gibt und dass ein Planer ihn ausgeführt haben muss (Behe 1996). Im Namen der Wissenschaft befördern diese Leute ihr ideologisches Programm, aber wir haben es ihnen auch leicht gemacht. Die Öffentlichkeit findet sich allzu leicht überfordert, wenn Biologen anscheinend miteinander zanken oder in getrennten Kabuffs in entgegengesetzte Richtungen arbeiten. Man kann leicht zu dem Schluss kommen dass „sogar Wissenschaftler über die Evolution streiten“, wenn Entwicklungsbiologen, Genetiker und Molekularbiologen sagen, dass Evolution nicht wirklich wichtig ist sondern nur irgendwo im Hintergrund steht. Es ist leicht, den Hintergrund zu übersehen, wie wir festgestellt haben.

Nur wenn wir Entwicklungslehre und Genetik vollständig in den theoretischen Rahmen der darwinschen Evolutionstheorie integrieren, können wir solchen unglücklichen Behauptungen effektiv begegnen. Aus wissenschaftlichen wie öffentlichen Gründen brauchen wir Evo-Devo. Wir müssen die disziplinären Abgründe zwischen der Ontogenese- und der Evolutionsforschung überbrücken, und zwar so überzeugend wie möglich, mit der besten Wissenschaft von beiden Seiten. Wir müssen eine neue Disziplin gestalten, die tatsächlich „nicht weniger sein darf als eine integrierte Wissenschaft der biologischen Form“. Dies ist völlig konsistent mit Darwins Sicht der Natur, und es ist anregend, endlich ein Erfolg versprechendes Erbe zu sehen, das Darwinismus und Entwicklungslehre vereint.

Übersetzung aus dem Englischen (Amerikanischen): Rainer Brömer

Literatur

- Behe, Michael (1996): *Darwin's Black Box. The Biochemical Challenge to Evolution*. New York: Free Press.
- Creath, Richard & Jane Maienschein Hgg. (2000): *Biology and Epistemology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Darwin, Charles (1859): *On the Origin of Species*. London: John Murray. Reprint (1964) Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- De Beer, Gavin R. (1951): *Embryos and Ancestors*. Oxford: Clarendon Press.
- Gould, Stephen Jay (1977): *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Haeckel, Ernst (1866): *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin: Reimer.
- (1874): *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*. Leipzig: Engelmann.
- Holland, Peter (1999): The future of evolutionary developmental biology. *Nature* 402: C41-C44.
- Maienschein, Jane (1991): *Transforming Traditions in American Biology, 1880-1915*. Baltimore, Maryland: The Johns Hopkins University Press.
- (2000): Competing Epistemologies and Developmental Biology. In: Creath & Maienschein Hgg. (2000), S. 122-137.
- Mayr, Ernst (1999): Persönliches Gespräch während eines Dibner-Institut Seminars in Biologiegeschichte zum Thema: "Why Haeckel?" im Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Massachusetts.
- Morgan, Thomas Hunt (1932): *The Scientific Basis of Evolution*. New York: Norton and Company. (21935)
- Nyhart, Lynn (1995): *Biology takes Form*. Chicago: University of Chicago Press.
- Paley, William (1802): *Natural Theology*. (Reprint 1972) Houston, Texas: St. Thomas Press.
- Raff, Rudolf A. & Thomas C. Kaufman (1983): *Embryos, Genes, and Evolution*. New York: MacMillan Publishing Company.
- & Elizabeth C. Raff Hgg. (1987) *Developmental as an Evolutionary Process*. New York: Alan Liss.
- Richards, Robert J. (1992). *The Meaning of Evolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- Roush, Wade (1997): Evo-Devo Funding: "Still Only a Trickle." *Science*: 5322.
- & Elizabeth Pennisi (1997): Growing Pains: Evo-Devo Researchers Straddle Cultures. *Science*: 5322.
- SICB (Society for Integrative and Comparative Biology) (Fall 1999) Newsletter, p. 2.
- Wilson, Edmund B. (1896): *The Cell in Development and Inheritance*. New York: Macmillan. (1966 reprint) New York: Johnson Reprint Corporation.
- (1915): Some Aspects of Progress in Modern Zoology. *Science* 41: 1-11.

“Darwinism” today typically means “evolution” and “development” has meant embryonic development of form, though in Darwin’s time “development” for many meant the unfolding of form following heredity. The embryological developmental of individuals and the evolutionary development of species complemented each other. Darwin, Haeckel, and others emphasized the parallels. Yet, in the past century, studies of individual and species development have increasingly diverged, often being segregated into two different disciplines with different questions, methods, and epistemologies. Embryology was largely left out of the so-called “evolutionary synthesis,” for example. Only recently have the two fields began to work toward and new – and different – synthesis, coming together as “Evo-Devo.” This paper looks at some of the steps along the way, and suggests that the current move toward integration is not only good science but important for larger practical reasons.

Jane Maienschein

Professorin für Philosophie und Biologie an der Arizona State University in Tempe.
Unter den neueren Veröffentlichungen sind zu nennen:

Transforming Traditions in American Biology, 1880-1915 (Johns Hopkins University Press)

100 Years Exploring Life, 1888-1988 (Jones and Bartlett, Publishers)

Herausgeberin, mit Richard Creath: Biology and Epistemology (Cambridge University Press)

– mit Michael Ruse: Biology and the Foundations of Ethics (Cambridge University Press)

– : Defining Biology (Harvard University Press)

Anschrift

Professor of Philosophy and Biology
Director of Biology and Society Program
Arizona State University
Tempe, AZ 85287-2004 USA

Tel.: +1-480-965-6105

Fax: +1-480-965-0902

E-mail: Maienschein@asu.edu