

cytogenetischer Diversität, ähnlicher Fortpflanzungsbiologie und ähnlicher geographischer Verbreitung weisen sehr unterschiedliche Anzahlen von Biospezies auf, nämlich maximal 26 (*Galium pusillum*-Gruppe) und minimal nur 4 (*Galium palustre*-Gruppe). Erstere ist auf heterogenen Standorten verbreitet, letztere auf ziemlich einheitlichen sumpfigen Gebieten. Die anderen Gruppen sind bezüglich der Artenzahlen und der Standort-Diversität intermediär. Je mosaikartiger die Lebensräume gestaltet sind, desto stärker ist die Tendenz, lokal begrenzte, einheitliche und klar umgrenzte Spezies zu bilden (EHRENDORFER 1988, 321).

Bemerkenswerte Flexibilität. Das bekannte Klebkraut (*G. aparine*) weist eine erstaunliche Flexibilität auf. Bei guter Lichteinstrahlung und geringer Konkurrenz kann diese Art robuste Pflanzen mit hoher Samenproduktion ausbilden, während die Pflanzen im Schatten und bei stärkerer Konkurrenz zart sind und nur geringe Mengen an Samen produzieren. Diese Fähigkeit zur Modifikation (nicht-erbliche unterschiedliche Gestaltausprägung) ermöglicht dieser Art eine bemerkenswerte ökologische Vielseitigkeit.

Katastrophische Selektion. Untersuchungen an anderen Rubiaceen-Gattungen, *Valantia* und *Cruciata*, legen die Entstehung einjähriger Arten aus perennen (ausdauernden, mehrjährigen) nahe. Dabei handelt es sich um xerophile (trockenheitsliebende) Formen, die starke Veränderungen in der Fruchtverbreitung und in der Chromosomenzahl

erfahren haben: Während die perennen Arten die Chromosomengrundzahl $x=11$ aufweisen, besitzen die einjährigen Arten unterschiedliche Chromosomenzahlen bis herunter zu $x=5$ bzw. $x=9$. Der Karyotyp (Anordnung der Chromosomen) ist also beim Übergang zur einjährigen Lebensweise im trockeneren Habitat erheblich verändert worden. Übergangsformen sind nicht bekannt. Angesichts der deutlichen morphologischen Veränderung ergibt sich aus diesen Befunden, daß die dysploiden (mit abweichender Chromosomenzahl) einjährigen Gruppen das Resultat einer „katastrophischen“ Selektion (vgl. Lewis 1962) und sehr schnellen Evolution in kleinen Populationen sind, die durch den Streß der extremen Umweltbedingungen hervorgerufen worden sein dürfte. Damit liegt ein Hinweis vor, daß das Auftreten von Artaufspaltungen weniger eine Frage der Zeit, als vielmehr geeigneter Randbedingungen ist (vgl. JUNKER 1993).

Reinhard Junker

Literatur

- EHRENDORFER F (1988) Stability versus change, or how to explain evolution. In: GREUTER W & ZIMMER B (eds) Proceedings of the XIVth International Botanical Congress. Königstein i. T.: Koeltz, S. 317-333.
 JUNKER R (1993) Prozesse der Artbildung. In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 31-45.
 LEWIS H (1962) Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution* 16, 257-271.
 SCHERER S (1993, Hg) Typen des Lebens. Berlin,

Haeckel, Hox-Gene und Cladismus

Rückblick auf das Symposium: Das Biogenetische Grundgesetz und seine Folgen am 4. November 1995 am Zoologischen Institut der Universität Jena

Am 31. Oktober 1920 wurde im ehemaligen Wohnhaus des Jenaer Zoologen Ernst HAECKEL in der Villa Medusa ein Museum eröffnet, das Leben und Werk des Forschers und einflußreichen Kämpfers der Evolutionstheorie würdigt und mit eindrucksvollen Ausstellungsstücken präsentiert. Das 75. Gründungsjubiläum nahm man deshalb zum Anlaß für ein Symposium, um über den Wert des Biogenetischen Grundgesetzes und seine Folgen für die aktuelle Evolutionsforschung zu diskutieren. Der geschichtsträchtige Hörsaal des Zoologischen Institutes der Uni Jena bot dafür den würdigen äußeren Rahmen für die aus allen Teilen Deutschlands angereisten Phylogenetiker, Anatomen und Em-

bryologen. Und wie immer, wenn Ernst HAECKEL und seine Thesen im Mittelpunkt des Interesses stehen, boten die sachlich sehr aufschlußreichen Referate genügend Stoff für zuweilen sehr emotional geführte Auseinandersetzungen. Zwangsläufig offenbarten sich so auch generelle Schwachpunkte der gegenwärtigen, in den jeweiligen Evolutionsvorstellungen genutzten Argumentationen, die keineswegs verschwiegen wurden. Einige wesentliche inhaltliche Schwerpunkte dieser Tagung sollen kurz dargestellt werden. (Der darüber hinaus Interessierte sei auf den vom Veranstalter angekündigten Tagungsband verwiesen, der Ende 1996 im Fischer-Verlag Jena erscheinen soll.)

Der Institutsdirektor des Ernst-Haeckel-Hauses, Privatdozent Dr. Dr. BREIDBACH, ging in seinem Beitrag auf die von HAECKEL im Biogenetischen Grundgesetz entworfene und von vielen Evolutionsbiologen bis in die moderne Zeit hinein genutzte Metho-

Glossar

Biogenetisches Grundgesetz: Von Ernst HAECKEL 1866 im Sinne der Abstammungslehre uminterpretierte Ansicht J. Fr. MECKELS u.a., wonach ein Organismus während seiner individuellen Ontogenese morphologische Stadien der systematisch unter ihm stehenden Organismen durchläuft und die Phylogenese als Ursache für den ontogenetischen Gestaltwandel gilt.

Caenogenese (Fälschungsentwicklung): Nach HAECKEL die Herausbildung von ontogenetischen Spezialstrukturen (Placenta, Amnionhöhle), welche nicht mit adulten Merkmalen phylogenetischer Ahnen homologisierbar sind. Das Begriffspaar Palingenese – Caenogenese wird heute nicht mehr im Sinne HAECKELS verwendet.

Cladismus: Systematisierungsmethodik, welche primär anhand von Analysen biologischer Merkmals- und Musterverteilungen die Organismen (rezente und fossile) in dichotome Verzweigungsschemata (Cladogramme) einordnet. Das Cladogramm (Phylogramm) mit den wenigsten Verzweigungspunkten wird für die jeweils betrachtete Organismengruppe als wahrscheinlichste Widerspiegelung ihrer Phylogenese angesehen. Die Methodik des Cladismus schließt bewußt das Fragen

nach Evolutionsmechanismen aus.

Homöotische Gene (Hox-Gene): Gruppe von Genen, denen u.a. in der Frühphase der Ontogenese wichtige Kompartimentierungs- und Kontrollfunktionen zukommen. Kennzeichnend ist die große Ähnlichkeit bestimmter Genabschnitte (Homöobox) bei den unterschiedlichen Tierstämmen, weshalb den Hox-Genen auch eine Schlüsselrolle in der Evolution zugeschrieben wird.

Morphogenese: Der Wandel und die endgültige Bildung charakteristischer Formen und Strukturen eines Organismus im Verlauf der Ontogenese.

Ontogenese: Bezeichnung der Keimesentwicklung eines Organismus, welche bei Wirbeltieren von der Befruchtung bis zur Geburt dauert und die Blasto-, Embryo- und Fetogenese einschließt.

Palingenese (Auszugsentwicklung): Nach HAECKEL jene ontogenetischen Entwicklungsschritte, bei denen am Embryo bzw. Feten adulte Merkmale phylogenetischer Ahnen auftreten bzw. rekapituliert (wiederholt) werden. Bekanntestes Beispiel sind die sogenannten Kiemenbögen in der Embryogenese der Säugetiere.

dik des Vergleiches von Ontogenese und Phylogenese ein. Neben der Darstellung der geschichtlichen Verwurzelung in naturphilosophischen Vorstellungen wurde der von HAECKEL praktizierte Zirkelschluß zwischen Phylogenese und Ontogenese kritisch hinterfragt. Die Abstammungslehre deklarierte er bekanntlich als bewiesene und nicht zu hinterfragende Tatsache, ohne die eine kausale und deskriptive Auswertung der Ontogenese unmöglich sei. Die Ontogenese hingegen stellte er als entscheidenden Lichtträger für das Verständnis des Verlaufs der Phylogenese dar. Beide Argumentationslinien verband HAECKEL problemlos miteinander. So konnten ontogenetische Merkmale einmal als Wiederholungen von Strukturen phylogenetischer Ahnen oder als Beleg für fossil noch unbekannte phylogenetische Übergänge gewertet werden. Weiter führte BREIDBACH aus, daß die zumeist nur nach subjektiven Kriterien festzulegende Charakterisierung ontogenetischer Merkmale als palingenetisch oder caenogenetisch für das heutige Chaos konkurrierender Stammbaumentwürfe mit verantwortlich ist. Solange der exakte Ablauf der Phylogenese einer interessierenden Art nicht bekannt ist, kann eine sinnvolle Unterscheidung ontogenetischer Merkmale in die von HAECKEL vorgeschlagenen Kategorien nicht erfolgen. Ebenso bezeichnete BREIDBACH die für die phylogenetische Systematik so zentralen Begriffe „Homologie“ und

„Analogie“ als nach wie vor unbefriedigend definierte wissenschaftliche Kategorien. Grund dafür sei der auf HAECKEL und GEGENBAUR zurückgehende Ansatz, mit diesen Begriffen deskriptive Inhalte (Erfassung von Ähnlichkeitsgraden) und historisch-dynamische Prozesse (Abstammung von gemeinsamen Ahnen bzw. Konvergenzentwicklung) gleichzeitig beschreiben zu wollen. Während Ähnlichkeiten rein deskriptiv und statistisch nach festgelegten Kriterien faßbar sind, fehlt der historischen Interpretation dieser Merkmale als Evolutionsindizien ein analoger wissenschaftlicher Maßstab.

HAECKELS Arbeitsweise, so BREIDBACH weiter, entphysiologisierte die Morphologie. Funktionelle Aspekte zum Verständnis des Erscheinungsbildes eines embryonalen Merkmales, z. B. der Visceralbögen oder „Kiemenbögen“ in der menschlichen Embryogenese, traten zugunsten der phylogenetischen Deutung in den Hintergrund. Dem Biogenetischen Grundgesetz, so wie es HAECKEL verstand, könne deshalb heute nur noch ein wissenschaftshistorischer Wert zuerkannt werden. Es charakterisiere einen wichtigen Abschnitt der Evolutionsforschung. Das Scheitern der mit dem Biogenetischen Grundgesetz verknüpften und auf dem phylogenetischen

Homologieverständnis basierenden vergleichenden Morphologie fordere einen neuen methodischen Zugang zur systematischen Erfassung der biologischen Daten. Als Alternative wurde der Cladismus angesprochen, dem am Ende des Symposiums ein Referat gewidmet war.

Prof. Dr. Klaus SANDER, Entwicklungsphysiologe aus Freiburg, sprach sich dafür aus, daß zumindest im Stadium der Körpergrundgestalt (HAECKELS Pharyngulastadium) deskriptive Bezüge des Biogenetischen Grundgesetzes Gültigkeit behalten sollten. In diesem frühen ontogenetischen Abschnitt (beim Menschen anfangs der 4. Entwicklungswoche) zeigen fast alle Wirbeltiere – nach einer für die einzelnen Klassen recht unterschiedlichen Blastogenese, Gastrulation und Neurulation – einen ähnlichen embryonalen Körperbau. Dieser wird vor allem durch die gemeinsame Anlage einer Chorda dorsalis, der Pharyngealbögen und der Extremitätenknospen geprägt und repräsentiert besonders augenscheinlich homologe Strukturen und ihre phylogenetischen Verbindungen. Ein Indiz für das Vorliegen von Rekapitulation könnten, so SANDER, funktionelle Unsinnigkeiten sein, die sich auf molekulargenetischer Ebene nachweisen ließen. Im angesprochenen Stadium der Körpergrundgestalt agieren in Abhängigkeit von Raum- und Zeitkoordinaten homöotische Genkomplexe, die in wichtige Regulationskaskaden zur Festlegung der Merk-

malsausprägung entlang der rostrocaudalen (vom Kopf zum Schwanz) und dorsoventralen (vom Rücken zum Bauch) Körperachse eingeschlossen sind. In späteren Phasen sind diese Gene wieder aktiv, jedoch in anderen funktionellen Zusammenhängen. Die große Ähnlichkeit bestimmter Abschnitte (Homöodomänen) der homöotischen Gene bei den Wirbeltieren mit denen bei *Drosophila*, ihre Mehrfachverwendung im Verlauf der Ontogenese und das bei *Drosophila* beschriebene Phänomen einer doppelt negativen (und damit eigentlich sinnlos erscheinenden) Regulation sind u.a. für SANDER Hinweise auf das Vorliegen von Rekapitulationen genetischer Grundbausteine eines hypothetischen Urorganismus.

Die gegenwärtig forciert durchgeführte Erforschung der Hox-Gene wird manches Schlüsselproblem der morphogenetischen Zusammenhänge während der Ontogenese erhellen. Die Tatsache des Vorkommens dieser Genfamilien bei Insekten, Hemichordaten und Chordaten verlangt nach einem gemeinsamen Ursprung, der natürlich nur in der Evolution gesehen wird.

Im abschließenden Referat stellte der Direktor des Phyletischen Museums und des Zoologischen Institutes, Prof. Dr. FISCHER, Grundzüge des Cladismus zur Diskussion. Diese durch HENNIG 1950 begründete Systematik versteht sich als Alternative zur phylogenetischen, die bekanntlich durch die Homologieforschung bestimmt wird. Der Prozeß der Phylogenese umfaßt in HAECKELS Darstellungen im Grunde nur die Rekonstruktion der Entstehung der Typen, also den hypothetischen Verlauf auf hohem taxonomischen Niveau (Typogenese bei SCHINDEWOLF). Die Stammbaumrekonstruktionen vollzogen sich nur auf Ordnungs- oder Klassenebene und konnten deshalb niemals die Geschichte der gewordenen Arten auf niedriger taxonomischer Ebene widerspiegeln. Wie bereits von BREIDBACH kritisiert, so liegt auch für FISCHER dem Biogenetischen Grundgesetz und der phylogenetischen Systematik der gescheiterte Versuch zugrunde, anhand der Homologieforschung gleichzeitig das heutige Erscheinungsbild der Natur (Daten der Systematik, Paläontologie und Embryologie) zu ordnen und ihr geschichtliches Werden widerspruchsfrei nachzeichnen zu wollen. Wenn also zum Beispiel davon gesprochen wird, daß die embryonal auftretenden Pharyngealbögen der Säuger mit den Kiemen der Fische homolog sind, wird ein gewisser Grad der Ähnlichkeit dieser Strukturen erfaßt und ebenso ihre stammesgeschichtliche Verknüpfung postuliert. Während die graduelle Erfassung von Ähnlichkeiten entsprechend der festgelegten Kriterien wissenschaftlich nachvollziehbar ist, bleibt der mit dem Homologiebegriff verbundene historische Aspekt rein spekulativ. Die Erforschung der Natur als Ergebnis der Phylogenese, so FISCHER weiter, kann jedoch nur dann befriedigend gelingen, wenn beide Ebenen (d.h. das Sein im

gegenwärtigen Raum und das Werden in der Zeit) ihrer Charakteristik entsprechend begrifflich getrennt und methodisch differenziert angegangen werden. Der Cladismus ist gegenwartsbezogen, arbeitet rein deskriptiv und wertet auf statistischer Grundlage. So wird versucht, durch eine breit angelegte Merkmalsanalyse, in der morphologische, ontogenetische und funktionelle Daten gleichberechtigt erfaßt werden, das heutige Bild der biologischen Welt systematisch zu erschließen. In Cladogrammen ordnet man mittels statistischer Verteilungs- und Parsimoniekriterien (Sparsamkeitskriterien, streng dichotome Anordnung) die Organismen entsprechend des vorliegenden Datenmaterials ein. Der Wert von Fossilien liegt nach FISCHER nicht mehr in der Klärung systematischer Fragen – die aus ihnen erfaßbare Datenmenge sei zu begrenzt –, sondern in der Möglichkeit einer zeitlichen Skalierung der Cladogramme, insofern ihr absolutes Alter bekannt ist. Die dabei entstehenden Systeme können als Beleg und wahrscheinliches Abbild der Phylogenese gewertet werden. Dies stelle aber bereits eine Interpretation von sekundärer Bedeutung dar, auch wenn sie die einzig denkbare für FISCHER ist. Die Aufgabe der Evolutionsbiologie (nicht des Cladismus) besteht in der wissenschaftlichen Beschreibung von Ursachegefügen, welche für das historische Werden von Organen, Organsystemen und Arten verantwortlich sind. Da der Cladismus begrifflich und methodisch unabhängig von dieser kausalen Analyse arbeitet, ist das Fehlen begründeter Evolutionsfaktoren im Gegensatz zur Homologieforschung kein Argument gegen seine Ergebnisse.

In der Diskussion mußte FISCHER einräumen, daß trotz aller vorgegebenen Objektivität die verbindenden Linien in den Cladogrammen zwischen den dichotom angeordneten Taxa nicht auf analysierten Daten beruhen können, sondern auch vermutete verwandtschaftliche Beziehungen in der Zeit darstellen. Ein vom historischen Aspekt des Werdens völlig unabhängiges Cladogramm ist eigentlich nur durch eine Punktverteilung in einem Koordinatensystem darstellbar.

Ein Grundtenor prägte das Symposium: Die Trennung von HAECKELS propagierter und in der biologischen Welt tief verwurzelten phylogenetischen Methodik (Biogenetisches Grundgesetz, Homologieforschung) ist unumgänglich. Echte Alternativen zu den verworfenen Ansichten kann der Cladismus nicht liefern. Dessen Systematik löst nicht das Kernproblem der Evolution (und will es auch nicht), nämlich wie und wodurch die Lebensvielfalt in der Zeit entstand. Und das wird an dem Ort resümiert, wo vor 130 Jahren Ernst HAECKEL den extra für ihn eingerichteten Lehrstuhl für Zoologie mit überschäumenden Enthusiasmus übernahm und von dem aus die Abstammungslehre Deutschland erfaßte.