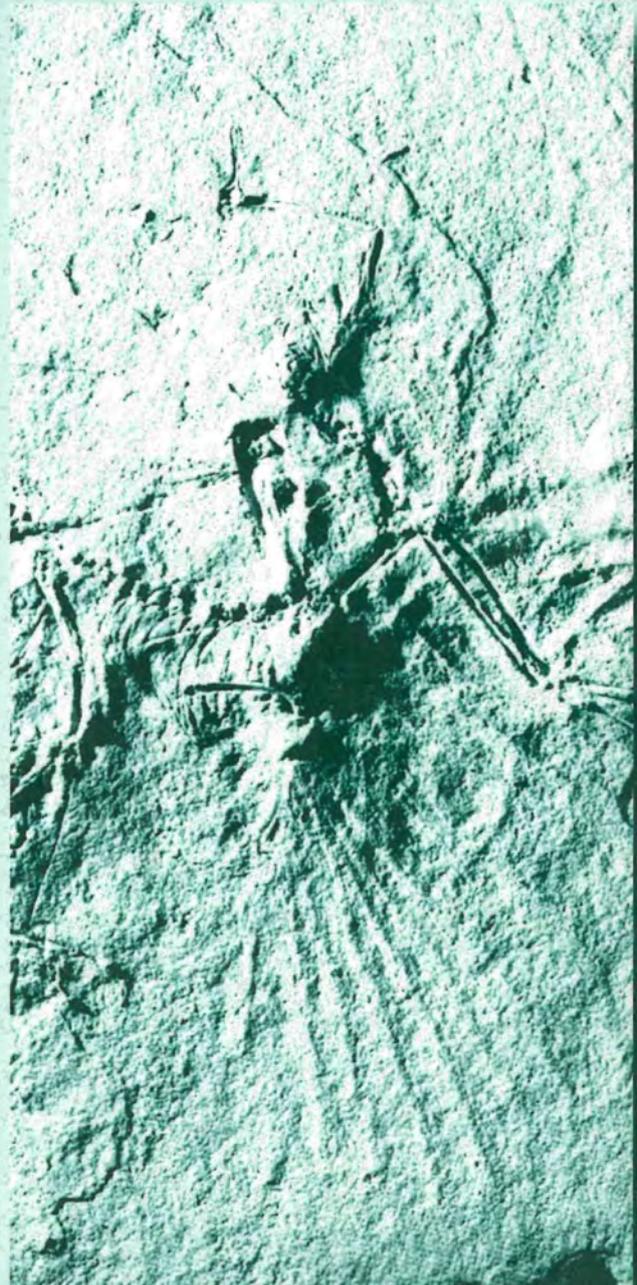


Studium Integrale

journal

Fossilien des Kambriums
Fortbewegung bei „Lucy“
Embryologie
Genetische Algorithmen
Asteroiden
Archaeopteryx



1. Jg., Heft 1

August 1994

IMPRESSUM

Herausgeber:

Studiengemeinschaft Wort und Wissen e. V.,
Sommerhalde 10, D-72270 Baiersbronn,
Tel. (0 74 42) 44 72, Fax (0 74 42) 5 05 23

Redaktion:

Dr. Harald Binder, Konstanz
Dr. Thomas Fritzsche, Göttingen
Dr. Reinhard Junker, Baiersbronn
Dr. Volker Kessler, Vierkirchen

Horrespondenzadresse:

Dr. Reinhard Junker, Sommerhalde 10,
D-72270 Baiersbronn

Graphik/Design:

Regine Tholen AGD, Hüttenberg

Druck und Bindung:

Weihert-Druck Darmstadt

Erscheinungsweise und Bezugsbedingungen:

Die Zeitschrift erscheint zweimal jährlich.
Jahresbezugspreis DM 29,50; für Studenten
DM 19,50; Preise inkl. Versandkosten und
MwSt. Auslandspreise auf Anfrage.
Einzelhefte: DM 15,- (zzgl. Versandkosten).

Bestellungen richten Sie an den Herausgeber. Die Abonnementgebühren werden durch Lastschriftverfahren bezahlt. Das Abonnement kann mit einer Frist von drei Monaten zum Jahresende gekündigt werden. Die Kündigung muß schriftlich erfolgen.

Alle Rechte vorbehalten.

Die Verantwortung für den Inhalt tragen die jeweiligen Autoren. Der Herausgeber und die Redaktion identifizieren sich nicht zwangsläufig mit allen Details der Darlegungen.

Titelbild: *Archaeopteryx bavarica* nov. sp. des Solnhofener Aktienvereins. Streiflichtaufnahme eines Gipsabgusses der Liegendplatte. Wiedergabe mit freundlicher Genehmigung von P. Wellnhofer (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München) und F. Pfeil (Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München). Originalabbildung in *Archaeopteryx 11* (1993) S. 33.

STUDIUM INTEGRALE journal

1. Jahrgang/Heft 1 – August 1994

I N H A L T

- M. Stephan:* Neuere Forschungen zur Lebewelt im Kambrium und Jung-Präkambrium – ein Überblick _____ 4
S. Hartwig-Scherer: Lebte „Lucy“ mit Familie doch auf Bäumen? _____ 11
H. Ulrich: Embryologie und Homologie: Die Reichert-Gauppsche Theorie _____ 15
E. Bertsch: Genetische Algorithmen als Evolutionsprogramme? _____ 25

Kurzbeiträge

- N. Pailer:* Asteroiden im Visier der Weltraumerkundung _____ 29
S. Scherer: Neuer Archaeopteryx-Fund in Solnhofen _____ 32
H. Binder: Kontroverse Diskussion um alte DNA _____ 33
R. Junker: Evolvierten Fledermäuse zweimal? _____ 33
H. Binder: Ribozyme und die Entstehung des Lebens _____ 35
S. Scherer: Bakterien mit Nase? _____ 36
H. Kutzelnigg: Der Umfang von Gattungen und Familien bei Farn- und Blütenpflanzen _____ 37
J. Fehrer: Schnelle Mikroevolution beim Grundtyp der Kraniche? _____ 38

Streiflichter

- Alte Funde von Blütenpflanzen _____ 39
Vermischte Leitfossilien
Zähe Insekten
Fossilisierung im Labor
Gewaltsame Verschüttung von Seevögeln _____ 40
Lebendes Fossil eines Pilzes
Doppelte Befruchtung bei einem Nacktsamer
Parallelevolution oder polyvalente Stammform?
Neue Gattung aus der Familie der Rinderartigen
Schnelle Mikroevolution bei einem Schmetterling _____ 41
Selektions-induzierte vorteilhafte Mutationen?
Insektizid-Resistenz bei *Drosophila*
Riesenbakterium im Fischdarm
Überholmanöver bei der DNS-Synthese

Rezensionen

- R. Junker:* Die Evolution hydraulischer Konstruktionen (W. F. Gutmann) _____ 42
T. Fritzsche: The New Catastrophism (D. Ager) _____ 44

EDITORIAL

Wissenschaft AntiWissenschaft

„Defending science against anti-science“ – so lautet der Titel eines NEWS AND VIEWS Kurzbeitrages von John MADDOX (*Nature* 368, Seite 185, 17. März 1994). Was ist 'anti-science'? Der Autor nennt Beispiele: Glaubensheilung, Astrologie, 'scientific creationism' und anderes mehr. Ehrliche Sorge spricht aus den Zeilen; das überrascht nicht. Mehr als 50% der Deutschen legen Wert auf die Kenntnis ihres Horoskopes – wenn das kein Grund zur Beunruhigung ist! Wie kann so etwas in einem Land wie der Bundesrepublik mit breiter naturwissenschaftlicher Schulbildung geschehen? Der Siegeszug der Naturwissenschaften scheint ungebrochen: Nach der Epoche von Physik und Chemie werden wir heute Zeugen der (nur scheinbar) unbegrenzten Möglichkeiten der Gentechnologie. Wohin bringt uns der Fortschritt der Wissenschaft? Gute medizinische Versorgung, Horror von Hiroshima und Contergan, Wohlstand, Alpträume moderner Eugenetiker, Lebensqualität, trostlose Monotonie weitläufig zerstörter Lebensräume . . .

Wissenschaft koppelte sich in den letzten beiden Jahrhunderten im Vertrauen auf ihre eigenen Möglichkeiten systematisch von transzendenten Inhalten ab. Absolute Wertmaßstäbe sind nur noch von historischer Bedeutung, zunehmend wird das Lebensgefühl unserer nach-christlichen Kultur mit Begriffen wie Technokratie, Individualismus, Egoismus, Einsamkeit und Hoffnungslosigkeit umschrieben. Man hat mehr oder minder deutlich versichert, daß der Mensch „nichts als ...“ sei, ein „einsamer Zigeuner am Rande des Universums“, zwanghaft den blinden Pfeilen der Evolution folgend, als letztes Ziel das Grab.

Viele spüren es: Damit kann man weder leben noch sterben – das kann doch nicht alles sein! Der Mensch ist ein Gottsucher – weder westliche noch östliche materialistische Philosophien, Wissenschaftsverständnisse und Praktiken konnten das ändern. Im Gegenteil, das lange negierte Bedürfnis nach Transzendenz wird immer drängender und bricht sich – bedauerlicherweise! – auch in Irrationalismus, Esoterik und Okkultismus Bahn: 'anti-science'.

Wie die aktuelle Korrespondenz in *Nature* deutlich zeigt, gibt es aber offenbar doch eine ganze Reihe von bewußt religiösen Naturwissenschaftlern, welche darauf bestehen, daß „Wissenschaft nicht alles wissen kann.“ Doch damit will John Maddox nicht so recht übereinstimmen. Er läßt nur gelten, daß „Wissenschaft nicht alles weiß“. Doch nicht etwa *noch nicht* alles?! Fast möchte man es meinen: Religion sei nicht nur überflüssig, sondern potentiell so gefährlich wie Astrologie.

Aber der zur Zeit schlimmste Feind der Wissenschaft sei 'creation science', welcher man mit den „wildesten Gegenangriffen“ begegnen müsse. Warum ist 'scientific creationism' um so vieles gefährlicher wie beispielsweise Astrologie? John MADDOX: „Inzwischen sind viele Vertreter des 'scientific creationism' qualifizierte Wissenschaftler und Ingenieure und sind deshalb desto heimtückischer, weil sie die Sprache beherrschen.“

Die Ablehnung des 'scientific creationism' durch die 'scientific community' erscheint aus verschiedenen Gründen nicht unverständlich, ist aber an dieser Stelle von sekundärer Bedeutung. Beunruhigend ist dagegen die Schärfe der Reaktion. Derart emotionale Töne erwartet man in wissenschaftlichen Journalen eigentlich nicht. Ist all das 'anti-science', was die philosophisch motivierte Absolutsetzung des an sich nützlichen methodischen Atheismus der empirischen Wissenschaften kritisiert? Wird man nach dem Sieg von 'science' über 'anti-science' wieder eine reine Lehre bekennen müssen, bevor man als diskussionswürdig eingestuft wird?

Die in der „richtigen Sprache“ geführte Kritik herrschender Paradigmen, wie sie in *STUDIUM INTEGRALE Journal* u. a. geschehen soll, ist unverzichtbarer und mitunter leider vernachlässigter Teil des wissenschaftlichen Alltagsgeschäftes. Gerade in einer solchen Auseinandersetzung darf die Faszination an den Ergebnissen wissenschaftlicher Forschung deutlich werden. Wissenschaft ist eine der vornehmsten, erfüllendsten und schönsten Aufgaben des menschlichen Geistes – und sie ist *per se* nicht schuldig an allen Übeln unserer Zeit. Würde sie sich nur nicht so oft zum Maßstab aller Dinge setzen, sondern sich demütig mit der Kraft ihrer Begrenztheit begnügen.

Siegfried Scherer, Freising

Leserpost an den Herausgeber

Leserbriefe an *Studium Integrale Journal* sind erwünscht. Dabei spielt keine Rolle, ob sich der Inhalt auf Beiträge des Journals bezieht oder andere Themen aus dem Spektrum der Zeitschrift betrifft. Die Entscheidung über eine Publikation trifft das Redaktionsteam. Autoren, auf deren Beitrag eingegangen wurde, werden in der Regel zu einer Antwort eingeladen. Senden Sie Ihre Post an die Adresse des Herausgebers (s. Impressum).

Neuere Forschungen zur Lebewelt im Kambrium und Jung-Präkambrium – ein Überblick

Manfred Stephan, Lerchenweg 26, 71394 Kernen

Zusammenfassung: Im Anschluß an neuere Veröffentlichungen werden Makroorganismen kambrischer und präkambrischer Konservat-Fossilagerstätten diskutiert. Während besonders GOULD mit maximaler Bandbreite der Körperbaupläne bereits im Unterkambrium rechnet, wird diese Hypothese von anderen Paläontologen zum Teil wieder modifiziert. Eine neue Sicht jungpräkambrischer Lebensformen („Vendobionten“) wurde vor allem von SEILACHER ausgearbeitet. Die ökologischen Bedingungen für das Auftreten verschiedener Organismen-Gruppen nacheinander scheinen in der Forschung stärkere Beachtung zu finden.

Die Fauna des Burgess-Schiefers – ein taxonomischer Umbruch

1991 erschien das inzwischen sehr bekannt gewordene Buch „Zufall Mensch“ des Harvard-Paläontologen und Evolutionsbiologen St. J. GOULD. Sein Hauptinhalt kommt im Titel der amerikanischen Ausgabe (1989) besser zum Ausdruck: „Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History“. Es schildert stilistisch glänzend und differenziert, aber leicht verständlich für einen weiteren Leserkreis die Revision der berühmten Weichkörper-Fauna des mittelkambrischen Burgess-Schiefers (Britisch-Kolumbien, Kanada) durch drei englische bzw. irische Forscher. Während ihr Entdecker und Erstbeschreiber, der amerikanische Paläontologe Ch.D. WALCOTT (1850–1927), die zahlreichen, in oft hervorragender Erhaltung gefundenen Fossilien heutigen Tierstämmen bzw. -klassen zuordnete, bahnte sich seit der Neubearbeitung ab 1971 ein wissenschaftliches Umdenken an. Der Paläontologe H. WHITTINGTON und seine Schüler D. BRIGGS und S. CONWAY MORRIS revidierten bis 1988 den taxonomischen Status von zahlreichen Burgess-Organismen. Soweit es sich um Gliederfüßer (Arthropoda) handelte, konnte WALCOTT'S Einstufung als Krebstiere (Crustacea) zumeist nicht aufrecht erhalten werden. Vielmehr wurden nun mindestens 20 einmalige Baupläne unter ihnen beschrieben, die im bisherigen zoologischen System der Gliederfüßer nicht unterzubringen waren. GOULD faßt sie unter dem Superlativ „einzigartige Arthropoden“ zusammen.

Noch aufregender war die Revision einer ganzen Reihe weiterer Faunenelemente, deren Einordnung sogar in die bekannten Tierstämme nicht gelang. Sie müßten – was allerdings umstritten ist angesichts eines derart folgenreichen zoologischen Schrittes! – etwa 15–20 neu aufzustellenden Stämmen zugeordnet

werden, als deren quasi einzige Repräsentanten sie fungieren würden. GOULD bezeichnet sie aufgrund ihrer einmaligen, nie gesehenen Anatomie drastisch als „irre Wundertiere“; er spricht in Superlativen z.B. von einem „Maximum an anatomisch leistungsfähigen Möglichkeiten“ (324), die „so verschieden voneinander und so anders sind alles, was heute lebt, daß jeder als ein eigener Stamm eingestuft werden sollte“ (107). Oder: „Der Burgess-Shale umfaßt eine große anatomische Verschiedenartigkeit, wie sie nie wieder erlangt wurde und auch heute von keinem der in den Weltmeeren lebenden Geschöpfe erreicht wird“ (230).

„Der Burgess-Shale umfaßt eine große anatomische Verschiedenartigkeit wie sie nie wieder erlangt wurde und auch heute von keinem der in den Weltmeeren lebenden Geschöpfe erreicht wird“

GOULD berichtet, daß der Respekt der drei Neubearbeiter vor der Anatomie und der „effizienten Ernährungs- und Fortbewegungsweise der Burgess-Sonderlinge“ während der Revision ständig wuchs. „Sie sprachen immer weniger von einem 'primitiven' Bauplan und bemühten sich immer stärker, die funktionalen Spezialisierungen von Burgess-Tieren zu erkennen“ (263).

GOULD hatte 1972 gemeinsam mit dem Paläontologen N. ELDREDGE vom Museum of Natural History in New York die Evolutionstheorie vom „punctuated equilibrium“ (etwa: unterbrochenes Gleichgewicht) entwickelt (s. u.). Damit sollte der durchgehende paläontologische Befund erklärt werden, wonach die typischen Lebensformen plötzlich und voll ausgebildet auftauchten. „Neue Arten treten in den Fossilfunden beinahe stets plötzlich und ohne Verbindungsglieder zu Vorläufern im älteren Gestein derselben Region auf.“ GOULD nennt dieses Phänomen „das Geschäftsgeheimnis der Paläontologie“ (1989, 188f). Die Theorie an sich ist allerdings nicht neu, sondern wurde in ähnlicher Form z.B. bereits von den Tübinger Paläontologen K. BEURLEN 1933 und O.H. SCHINDewolf 1947 vertreten (vgl. MÜLLER 1992, 261–274). Im Sinne dieser Theorie fragt GOULD in seinem Buch, ob die „einzigartigen Arthropoden“ und „irren Wundertiere“ aus dem Mittelkambrium des Burgess-Schiefers womöglich bereits im Unterkambrium auftauchen,

gemeinsam mit den frühesten Fossilien mit Außenskeletten. Wurde also die im Burgess-Schiefer beobachtete maximale Bauplanverschiedenheit bereits in der sogenannten kambrischen Explosion – wie das schlagartig anmutende Erscheinen beschalter, differenzierter Faunenelemente oft genannt wird – selbst erreicht?

Die Fossilagerstätte Chengjiang und Organismenhorizonte in Südwest-China

1984 entdeckten chinesische Forscher in der schon lange bekannten unterkambrischen Fossilfundstätte Chengjiang (Südwestchina) eine reiche Weichkörper-Fauna, die möglicherweise ebenso spektakulär ist wie die des Burgess-Schiefers und vielleicht reichhaltiger als andere inzwischen bekannt gewordene unterkambrische Konservat-Lagerstätten. In einem Übersichtsartikel geben CHEN et al. (1992) einen Einblick in den Stand der paläontologischen Forschung. Die Autoren nennen mehrere Gattungen aus Chengjiang, die schon aus dem Burgess-Schiefer bekannt waren, so ein zweiklappiger Weichkörper-Trilobit, ein „einzigartiger Arthropode“ und einige „irre Wundertiere“ (s. o.). Nach dem Trilobiten *Eoredlichia* gehört die Fauna in die gleichnamige Trilobiten-Zone der zuerst in Rußland benannten Atdabanian-Stufe des Unterkambriums (MÜLLER 1992, 477; GOULD 1991, 250), also die 2. Trilobiten-Zone (vgl. Abb. 1).

Ein Forschungsbericht über die Schichtfolgen und Organismen-Horizonte in China und ihre mutmaßliche Entstehung wurde kürzlich von einer Forschergruppe der Freien Universität Berlin veröffentlicht (ERDTMANN et al. 1994). Danach treten ca. 40m unter der Konservat-Lagerstätte die ersten Trilobiten auf (1. Trilobiten-Zone des Atdabanian). Weitere ca. 100 m tiefer, in der ersten Unterkambrium-Stufe, dem gleichfalls nach einer sibirischen Lokalität benannten Tommotian, das hier (wie auch z.B. in Sibirien und Skandinavien) noch keine Trilobiten führt (GOULD 1991, 250), erscheint eine hochdiverse Faunenvergesellschaftung sogenannter

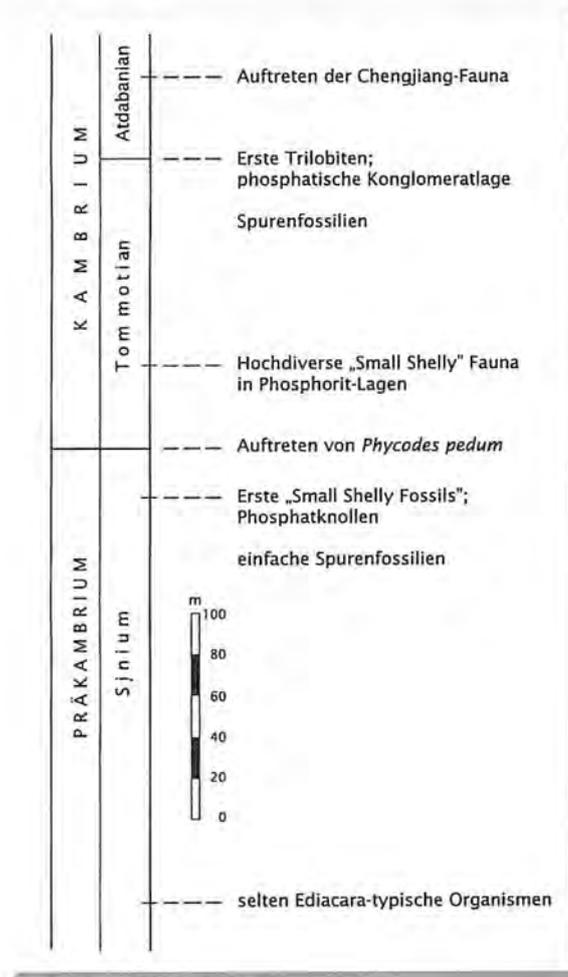


Abb. 1: Schematische Organismenabfolge, z. T. mit dem Auftreten phosphatischer Lagen in Südwest-China (vereinfacht umgezeichnet nach ERDTMANN et al. 1994)

„Small Shelly Fossils“ (Abb. 2). Diese „kleinwüchsige Muscheltierfauna“ enthält einige Lebensformen „mit erkennbar moderner Struktur, doch ihre meisten Mitglieder sind winzige Klingen, Hauben und Becher von unbestimmter Zugehörigkeit“ (60).

Noch einmal etwa 40 m tiefer im Profil läßt man in China mit dem Auftreten des Spurenfossils *Phycodes pedum* das Unterkambrium beginnen, und weitere ca. 20 m im Liegenden (Sinium-Stufe, höchstes Präkambrium) treten vereinzelt „Small Shelly Fossils“ auf, die den ersten „Biominalisationsevent“ markieren.

Die jungpräkambrischen Vendobionten und paläoökologische Fragen

Ein ungefähr 200 m tiefer im Schichtgebäude liegender Sedimentstapel enthält vereinzelt Abdrücke harkörperloser Organismen, wie sie zunächst 1946 bei Ediacara (Australien) zahlreich entdeckt und später nach und nach aus dem obersten Präkambrium praktisch aller Kontinente beschrieben wurden. Anfangs sah man in diesen verschiedenartigen Abdrücken im Sandstein eine Tierwelt („Ediacara-Fauna“), deren Angehörige als primitive Vorläufer moderner Gruppen gedeutet wurden. Vorwiegend solle es sich um Hohltiere (Coelenterata), aber auch Ringelwürmer

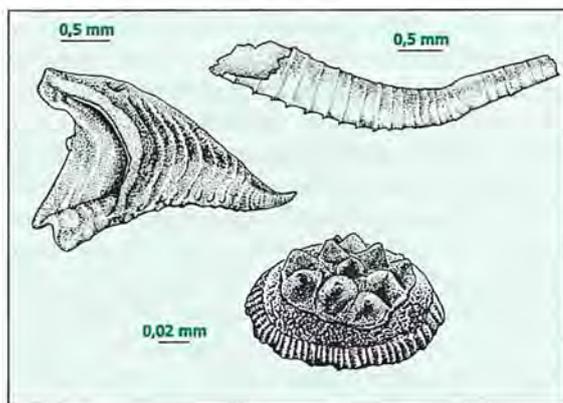


Abb. 2: „Small Shelly“-Fossilien: Organismen unbekannter taxonomischer Zugehörigkeit aus dem Kambrium. A Tommotia, B Hyolithellus, C Lenargyrion. (umgezeichnet nach GOULD 1991)

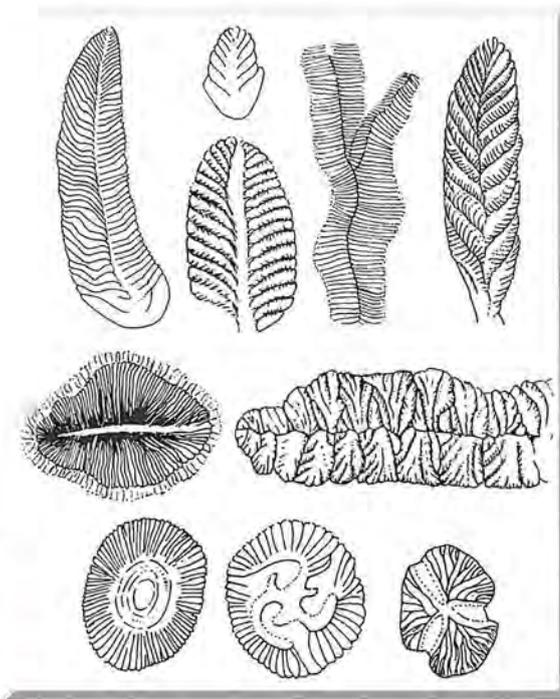


Abb. 3:
Einige Vertreter der
eigenartigen
„Vendobionten“.
(umgezeichnet nach
GOULD 1991)

(Annelida) und Gliederfüßer (Arthropoda) handeln, die aber noch keine Skeletteile besaßen. Seit den frühen achtziger Jahren jedoch scheint eine andere Interpretation dieser rätselhaften Fossilien an Boden zu gewinnen. Sie wird von dem Geomikrobiologen W. KRUMBEIN von der Universität Oldenburg vertreten (GALL & KRUMBEIN 1992), wurde aber besonders von dem Tübinger Paläontologen (jetzt Yale University, USA) und Crafoord-Preisträger (Zu-Preis zum Nobelpreis) A. SEILACHER ausgearbeitet und findet auch andere Befürworter (vgl. z.B. GOULD 1991, 352–354; HAGDORN 1993; ERDTMANN et al. 1994). SEILACHER (1989; weitergeführt 1994, Vortrag am 8. Januar 1994 im Löwenturmuseum in Stuttgart) bezeichnet die Ediacara-Organismen als „Vendobionten“ (nach der jungpräkambrischen Vendium-Stufe; ungefähr zeitgleich mit dem chinesischen Sinium) und sieht in ihnen eher spezialisierte, große (z.T. mehr als 25 cm lang), einzellige Mikrobenhüllen, die als mit Protoplasma gefüllte „Pneus“ gewissermaßen „lebende Luftmatratzen“ ohne innere Organe darstellten und deren Körperhülle in sehr verschiedener Weise mit Lamellen abgesteppt war und so ein „hydraulisches Skelett“ bildete (Abb. 3). Im und auf dem sandigen Sediment bewegter Flachmeerbereiche waren sie sozusagen durch Mikrobenfilme „festgeklebt“ und führten ein uns fremdartig anmutendes Leben „unter ganz spezifischen Umweltbedingungen“ (ERDTMANN et al. 1994). Wie sollte man sich ihre weitere Existenz auch vorstellen angesichts einer hochdifferenzierten Fauna von Räubern, die im Unterkambrium weltweit in Erscheinung traten? (vgl. ELDRIDGE 1994, 92f.) Schon zuvor waren die aus „normalen“ Mikrobennatten aufgebauten Stromatolithen zahlenmäßig zurückgegangen, während sie im älteren Präkambrium offenbar prächtig gediehen. Heute wachsen ähnliche Stromatolithen

nur noch in besonderen ökologischen Nischen – wie der völlig übersalzenen Haifischbucht an der Westküste Australiens. Sie ist „ein regelrechtes Solbad und Gift für fast alle Meerestiere. Die Stromatolithen können in der Shark Bay einfach deswegen gedeihen, weil sie dort die einzig vorhandene Lebensform sind. Sie haben keine Feinde“, schreibt der Paläontologe P.D. WARD (1993) von der University of Washington in Seattle in seinem neuen Buch, das der Frage gewidmet ist, warum „lebende Fossilien“ noch leben.

Überhaupt scheinen ökologische Fragestellungen in der gegenwärtigen Forschung in den Vordergrund zu treten (KNOLL 1991). Die Ediacara-Organismen (Vendobionten) stellen nach der neuen Interpretation eine Gruppe völlig isolierter Lebewesen dar, die keinen evolutiven Bezug zu den nächstjüngeren, gleichfalls weltweit auftretenden Fossilien der „Small Shelly Fauna“ im höchsten Sinium/Vendium und Tommotian haben (GOULD 1991, 352; WARD 1993, 44). Vielmehr starben sie ohne Nachkommen aus; womöglich sogar, wie manche Forscher neuerdings annehmen, durch ein Massensterben im spätesten Präkambrium (TOLLMANN & TOLLMANN 1993, 302–305). Allerdings werden in wurmartigen Tieren, von denen man nur Spuren, Fährten und Höhlen im Sand des Vendobionten-Biotops kennt, z.T. Vorfahren späterer Organismengruppen vermutet.

Auch sehen z.B. ERDTMANN et al. (1994) in bestimmten Elementen der „hochdiversen Faunenvergesellschaftung“ der „Small Shelly Fossils“ aus der unterkambrischen, noch trilobitenfreien Tommotian-Stufe „möglicherweise“ frühe Angehörige von Brachiopoden (Armfüßern), Pelecypoden (Muscheln) und Gastropoden (Schnecken). GOULD (1991, 356f.) meint dazu: „Vielleicht aber – und diese Interpretation findet neuerdings bei den Fans der kleinen Schalenfauna zunehmend Anklang – stellen die meisten Tommotian-Sonderlinge einzigartige Anatomien dar, die früh entstanden und rasch wieder verschwunden sind.“

Sehr wichtig scheinen aus ökologischer Sicht die Hinweise von ERDTMANN et al. (1994) auf Phosphoritvorkommen in ihrem Arbeitsgebiet in China zu sein und besonders, daß sich weltweit im ausgehenden Präkambrium und im gesamten Unterkambrium große schichtgebundene Phosphat-Lagerstätten gebildet haben. Auf die Bedeutung dieses Phänomens für die Lebewelt im allgemeinen hatte vor kurzem auch der frühere Kieler Meeresgeologe E. SEIBOLD (1991) hingewiesen. Sowohl als lebenswichtiger Nährstoff für Tiere und Pflanzen wie auch als geeignetes Mineral zur Bildung von Skeletteilen ist Phosphat unverzichtbar. „Die ersten Organismen mit der Fähigkeit zur Ausbildung von mineralischen Hartteilen, die ‘Small Shelly Fossils’, treten zeitgleich mit sedimentären Phosphoriten auf und liegen heute in phosphatischer Erhaltung vor“ (ERDTMANN et al. 1994). Allerdings ist bisher nicht klar, wie weit diese Fossilien primär, also im Leben, phosphatschlagig waren, oder ob erst im Sediment eine sekundäre Mineralneubildung zu Phosphat geführt hat (Fossilmetasomatose). In jedem Fall ist

es interessant, daß schon bald nach dem Ausklingen des „Phosphatic Event“ im Kambrium Phosphat durch Karbonate als vorrangiges Baumaterial für Skelette abgelöst wurde. Man wird erwägen müssen, ob ökologische Hintergründe für das regelhafte horizontgebundene Auftreten der verschiedenen Organismengruppen in präkambrischen und kambrischen Gesteinen nicht eine viel wesentlichere Rolle spielen als bisher zumeist angenommen wurde.

An der Basis des Schichtgliedes, in dem im Profil von Chengjiang (Südwestchina) die ersten Trilobiten erscheinen (1. Trilobiten-Zone der unterkambrischen Atdabanian-Stufe), ist eine 0,2 m mächtige phosphatische Konglomeratlage ausgebildet (ERDTMANN et al. 1994). Wie oben in Kürze beschrieben tritt in der 2. Trilobiten-Zone die reichhaltige Wirbellosen-Fauna mit Weichteilerhaltung auf. Es ist von hohem Interesse zu sehen, wie unterschiedlich diese neuen Fossilfunde gedeutet werden. Dazu genügt bereits eine Beschränkung auf einige von CHEN et al. (1992) und GOULD (1991) aus dem Unterkambrium Chinas bzw. dem Mittelkambrium Kanadas gemeinsam aufgeführte Gattungen.

Gemeinsame Gattungen im Burgess-Schiefer und in Chengjiang – ein Interpretationsvergleich



Abb. 4: Der Weichkörper-Trilobit *Naraoia* in einer Camera lucida-Zeichnung. (umgezeichnet nach GOULD 1991)

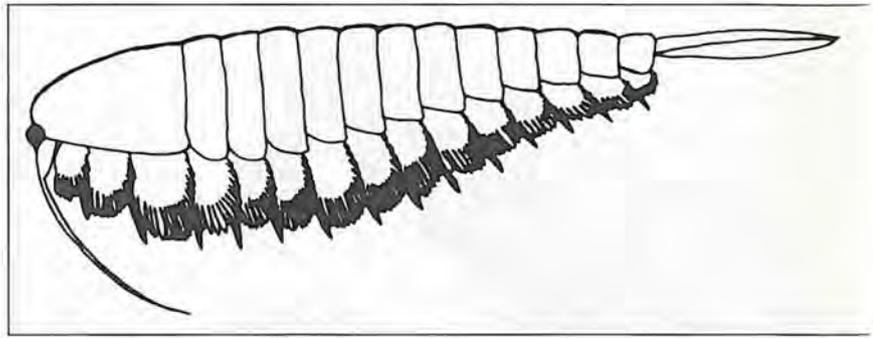


Abb. 5:
Der Gliederfüßer
Alalcomenaeus
(umgezeichnet nach
GOULD 1991)

Der weichleibige Trilobit *Naraoia* (Abb. 4) mit seiner zweiklappigen Schale, die kaum eine Ähnlichkeit mit dem „gewöhnlichen“ Außenskelett eines Trilobiten aufweist, ist laut GOULD ein Beispiel für die anfänglich bedeutend größere anatomische Verschiedenartigkeit der Trilobiten-Baupläne, zumal ein Thorax (Rumpf bzw. Rumpfsegmente) nicht vorhanden ist. Nach dem Trilobitenforscher und Mitbegründer der Evolutionstheorie vom „unterbrochenen Gleichgewicht“, N. ELDRIDGE (s. u.), war die anatomische Verschiedenartigkeit der Trilobiten jedoch erst nach dem Kambrium am größten (ELDRIDGE 1994, 95f.). CHEN et al. bezeichnen *Naraoia* lakonisch als „Proto-Trilobit“ – insofern vielleicht verständlich, als ein weichleibiger Trilobit (und ein an *Anomalocaris* erinnerndes Fossil; s. u.) in osteuropäischen Schichten anscheinend bereits unterhalb des ersten Auftretens gewöhnlicher Trilobiten, also im ersten Abschnitt des Unterkambriums, gefunden wurde (GOULD 1991, 249f.). Das würde bedeuten: in der Tommotian-Stufe; doch scheint diese Einstufung bisher nicht völlig gesichert zu sein.

GOULD sieht im Anschluß an seinen Gewährsmann WHITTINGTON in dem „einzigartigen Arthropoden“ *Alalcomenaeus* (Abb. 5) eine Gattung mit einem hochgradig spezialisierten Körperbau, mit einzigartigen Merkmalen und einer einzigartigen Anordnung von Körperteilen. Nach den von CHEN et al. angeführten Paläontologen handelt es sich lediglich um einen primitiven Vertreter der Arthropoden, der sich als phylogenetischer Vorläufer verschiedener Ordnungen darstellen könnte.

Für GOULD gehören die folgenden drei Lebewesen zu den „irren Wundertieren“. Der riesige Räuber *Anomalocaris* – das größte Kambrium-Fossil (Abb. 6) – könnte sich mit seinen einander überschneidenden seitlichen Lappen wie ein moderner Rochen schwimmend fortbewegt haben. Die bedrohlich wirkenden, mit Dornen versehenen segmentierten Fangwerkzeuge erinnern zwar an Arthropoden, doch sei Segmentierung nicht auf Gliederfüßer beschränkt. Er besitze sonst keine Arthropoden-Eigenschaften, sein Körper trage keine gegliederten Anhänge und der ständig geöffnete, mit einem Plattenring umgebene Mund sei einzigartig, völlig anders als alles im Stamm der Gliederfüßer. Soweit GOULD. Durch Vergleich der Plattenringe kleinerer, guterhaltener *Anomalocaris*-Exemplare mit größeren, zerfallenen Kieferplattenelementen aus Chengjiang wird inzwischen auf

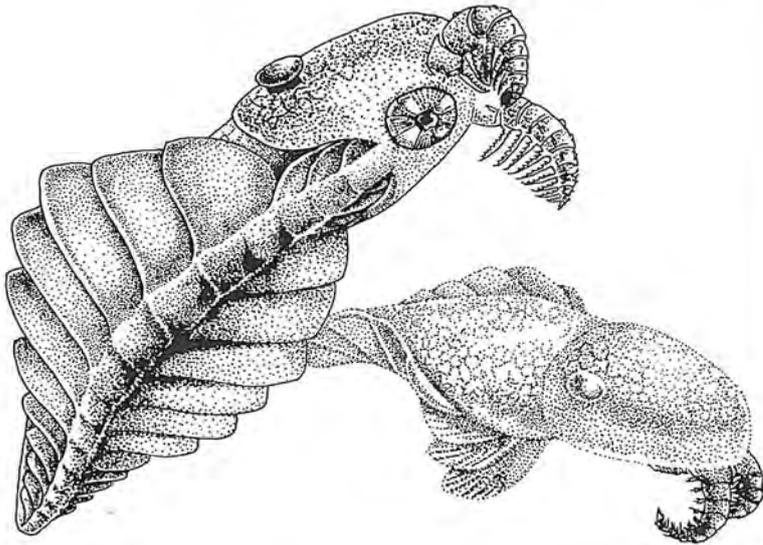


Abb. 6:
Zwei Arten von
Anomalocaris. Oben:
A. nathorsti, von der
Unterseite gesehen,
mit kreisförmigem
Mund; unten: *A. cana-*
densis, von der Seite
gesehen, in schwim-
mender Position.
(umgezeichnet nach
GOULD 1991)

Riesenformen von 2 Meter Länge geschlossen (CHEN et al. 1994; BRIGGS 1994)! CHEN et al. (1992) bezeichnen diesen mächtigen Kambrium-Sonderling allerdings als „Pseudoarthropoden“, denn neuerem Fundmaterial nach scheint *Anomalocaris* doch entsprechende anatomische Merkmale aufzuweisen. Dazu sollen z.B. ein starkes Außenskelett, Wachstum durch Häutung, Segmentierung und der Kiemenbau gehören (CHEN et al. 1994; vgl. HOEFER 1991), wobei allerdings die genaue Beziehung zu den Gliederfüßern umstritten ist.

Nach CONWAY MORRIS handelt es sich bei *Hallucigenia*

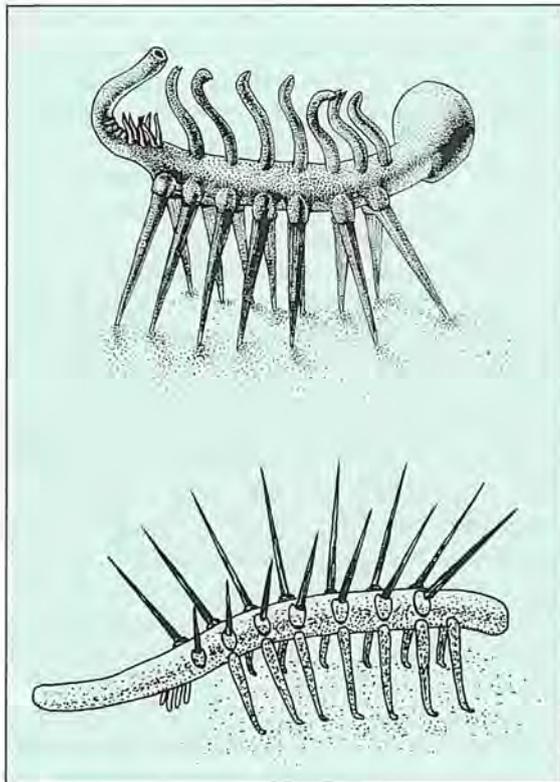


Abb. 7:
Die zweieinhalb Zen-
timeter große *Halluci-*
genia. Oben: in der
früheren Rekonstruk-
tion von CONWAY
MORRIS, unten in der
neuen Rekonstruktion,
buchstäblich umge-
dreht. (umgezeichnet
nach GOULD 1991 und
HOEFER 1991)

(Abb. 7) um „die bizarre und traumhafte Erscheinung des Tieres“, wie GOULD zustimmend seinen zweiten paläontologischen Gewährsmann zitiert (170). Man wisse bei dem Geschöpf weder sicher, wo vorn und hinten sei, noch welches die Ober- bzw. Unterseite darstelle. An der Unterseite (?) trage es 7 Paar spitz zulaufende, ungliederte Stacheln (Stützen? Beine?). Unklar sei die Fortbewegungsweise, die Funktion der 7 Tentakeln auf der Oberseite (?) usw. Oder ist *Hallucigenia* kein vollständiges Tier, sondern der komplizierte Anhang eines größeren, noch unentdeckten? Ein solches Lebewesen könnte noch merkwürdiger sein als *Hallucigenia* nach CONWAY MORRIS' Interpretation, mutmaßt GOULD. Die von CHEN et al. angeführten Autoren stufen *Hallucigenia* jedoch in die Gruppe der „gepanzerten Lobopoda“ (Stummelbeiner; vgl. KRUMBIEGEL 1992) ein und stellen das Fossil zum Stamm Onychophora (Stummelfüßer). Nach erneuter sorgfältiger Präparation des besterhaltenen Fossils kamen tatsächlich „zwei Beine mit je zwei Klauen“ und weitere Stummelfüßer-Merkmale zum Vorschein. Die ehemals als Beine gedeuteten Stacheln dienten wohl als Rückenstacheln der Feind-Abwehr, während es sich bei den „Tentakeln“ um eine mißdeutete Reihe von 7 Beinen handeln soll. Da CONWAY MORRIS noch keine zweite Beinreihe gefunden hatte, kam es zu der Rekonstruktion des Tieres in „Rückenlage“ (Abb. 7, oben). Der neuen Interpretation des anscheinend vollständig erhaltenen Fossils stimmen laut HOEFER (1991) nun auch CONWAY MORRIS und GOULD zu, wobei noch immer etwas unklar bleibt, welches die Vorder- bzw. Hinterseite des Tieres ist (Abb. 7, unten).

Bei *Dinomischus* (Abb. 8) fand CONWAY MORRIS zwar engste Parallelen zum kleinen Stamm der Entoprocta (Kelchwürmer), doch im Grunde ist das Fossil auch für ihn – wie GOULD berichtet – etwas Absonderliches, ein Ding für sich, das keine Ähnlichkeiten mit anderen Metazoen aufweist und vermutlich einem ausgestorbenen Stamm angehört. Selbst CHEN et al. zählen in diesem Fall *Dinomischus* zur großen Anzahl der auch in Chengjiang gefundenen Taxa mit fraglicher oder völlig unklarer Natur und setzen ein Fragezeichen zur Einordnung bei den Kelchwürmern.

So scheint sich zu zeigen, daß die Hypothese von der anfänglichen, bereits im Unterkambrium maximalen Bauplanbreite der Wirbellosenfauna vielleicht nicht im ursprünglich gedachten Ausmaß zutrifft, sich aber in den Grundzügen bewährt. GOULDS dritter Gewährsmann BRIGGS ist inzwischen der Meinung, die Verschiedenartigkeit der Arthropoden-Baupläne sei in der Gegenwart mindestens ebenso eindrucksvoll wie im Kambrium (BRIGGS et al. 1992; vgl. GEE 1992, LEVINTON 1991). Nicht zuletzt hier stellt sich dringlich die Frage nach den Methoden, die der Gewichtung anatomischer Merkmale zugrundeliegen. Davon hängt die unterschiedliche Einstufung im taxonomischen System und in Stammbaum-Konstruktionen großenteils ab, worauf z.B. auch in der Neuauflage des „Fossil Record“ (WILLS & SEPKOSKI 1993, 543) hingewiesen wird.

Das plötzliche Auftreten der Makroorganismen – doch ein primitiver Beginn?

Offenbar hat es sich aber bestätigt, daß die hochkomplexen Lebensformen im Sinne von GOULD plötzlich im geologischen Profil auftauchen. Das gilt für die Vendobionten (Ediacara-Organismen) der obersten Präkambrium-Stufe (KNOLL 1991) ebenso wie für die „hochdiverse Faunenvergesellschaftung“ der „Small Shelly Fossils“ in der ersten Unterkambrium-Stufe, der aber noch knapp unterhalb der Präkambrium-Kambrium-Grenze eine „primitive erste, nur wenige altertümliche Formen“ umfassende „kleinwüchsige Muscheltierfauna“ vorangehen soll (ERDTMANN et al. 1994). Es gibt jedoch zu denken, daß diese Autoren wie auch CHEN et al. (1992; s. o.) die plötzlich in der zweiten Unterkambrium-Stufe (wenn nicht vereinzelt noch darunter) erscheinenden Fossilien mit Weichteilerhaltung ebenfalls z.T. als primitiv bezeichnen und als unspezialisierte Vorläufer späterer komplexer Organismen betrachten oder sie in diesem Sinne mit der „Proto“-Vorsilbe versehen. Dahinter steht die traditionelle gradualistische Sicht der Makroevolution. Sie drückt sich z.B. in den folgenden Sätzen von ERDTMANN et al. (1994) aus: „Die allgemein als 'kambrische Explosion der Metazoa' bezeichnete Massenfaltung tierischen Lebens dürfte zwar im frühen bis mittleren Kambrium stattgefunden haben, stellt jedoch keinen 'Urknall des tierischen Lebens' dar. Die Entwicklung begann vielmehr 'nicht explosiv' im Präkambrium und ist teilweise nur durch lückenhaft überlieferte 'Fenster' wie die Fossilagerstätten der unterkambrischen Yu'an-shan-Schichten von Cheng-jiang oder des mittelkambrischen Burgess-Schiefers in Kanada überliefert.“

Die Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung im allgemeinen und besonders in der Zeit vor den ältesten, Makrofossilien führenden Sedimentgesteinen hatte bereits Ch. DARWIN (1809–1882) in seinem epochenmachenden Buch über die Entstehung der Arten postuliert (1859, 428–467), um einen Erklärungsversuch für das Fehlen der „Binde- und Übergangsglieder zwischen allen lebenden und ausgestorbenen Arten“ zu geben. DARWIN erkannte, daß ihre Zahl „unermesslich groß gewesen sein“ mußte, „wenn meine Theorie richtig ist“ (431), nämlich die gradualistische Theorie der Makroevolution. Für ihn war das Postulat der Lückenhaftigkeit derart bedeutsam, daß er folgerte: „Wer unsere geologischen Urkunden für annähernd vollständig hält, muß meine Theorie verwerfen“ (467).

Nach mehr als einem weiteren Jahrhundert intensiver Forschung halten gegenwärtig zahlreiche Paläontologen die geologischen Urkunden, aufs Ganze gesehen, für sehr viel weniger lückenhaft als DARWIN zugestehen mochte. Das gilt besonders für marine Sedimentgesteine, die vor allem mit Hilfe von Zonen-Leit-

fossilien immer detaillierter untergliedert werden konnten. Dabei lassen sich Schichtlücken in einem Gebiet u.a. durch parallelisieren mit biostratigraphisch vollständigeren Sedi-mentfolgen in anderen Regionen recht gut ermitteln (vgl. GEYER 1973, 229–239; SEIBOLD 1991, 202–210). Entdeckungen von Konservat-Lagerstätten wie in Kanada oder China sorgen darüber hinaus immer wieder für besondere paläontologische Überraschungen. Wenn die Zahl der Binde- und Übergangsglieder unermesslich groß gewesen wäre, ist es kaum verständlich, wieso die typischen Fossilformen plötzlich und voll ausgebildet im geologischen Profil erscheinen; dieser alte Befund hat sich jedoch bis heute immer wieder bestätigt, obgleich inzwischen ungeheure Mengen an Fossilien

geborgen und beschrieben wurden. Bei den vergleichsweise wenigen Funden etwa von Zwischenklassenrang – als wohl spektakulärstes Beispiel sei *Archaeopteryx* genannt – ist zum Teil auch unter Spezialisten umstritten, ob ihnen dieser Status tatsächlich zukommt (vgl. JUNKER & SCHERER 1992, 193–208).

Diesem gesamten Sachverhalt versuchten GOULD und ELDRIDGE Rechnung zu tragen, als sie die Evolutionstheorie vom „unterbrochenen Gleichgewicht“ (punctuated equilibrium; s. o.) formulierten. Das biologische Gleichgewicht wurde demnach durch sprunghafte Speziationsereignisse („punctuations“) in kleinen Populationen während zu kurzer Zeiträume unterbrochen, um den Artbildungsprozeß fossil abbilden zu können. In der Tat weiß man heute, daß Speziationen unter Umständen binnen weniger Generationen erfolgen können (JUNKER 1993; SCHERER 1993). Wenn aber GOULD (1991, 250) mit solchen biologischen Befunden den (angenommenen) evolutiven „Hauptstoß“ in Verbindung bringt, der „sich sehr früh im Unter-Kambrium“ vollzog und der „vermutlich das ganze Burgess-Spektrum“ entstehen ließ, so hat sich ein derart maximaler Neu- und Umbildungsprozeß, der nicht nur neue Arten, sondern zahlreiche neue Stämme (!) hervorgebracht haben mußte, biologisch als sehr fragwürdig erwiesen und läßt sich mit empirischen Daten bisher nicht belegen (SCHERER 1991; JUNKER & SCHERER 1992).

Des weiteren wirft die unter- und mittelkambrische Fauna die Frage auf, ob bzw. wieweit der Begriff des Primitiven objektiv begründbar oder ob er nicht vielmehr theoriegeleitet ist und den Blick auf den komplexen Bau eines Organismus zu verstellen droht. Es ist ein Verdienst des Buches von GOULD, anhand der Taxonomie-Geschichte der Tierwelt des Burgess-Schiefers darauf hingewiesen zu haben. D.M. RAUP,

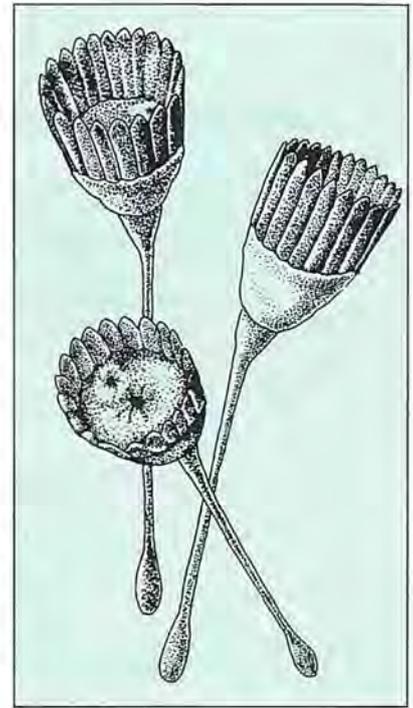


Abb. 8:
Drei Exemplare
des ca. 3 cm großen
gestielten Tieres
Dinornischnus.
(umgezeichnet nach
GOULD 1991)

Evolutionsbiologe und Paläontologe an der Universität Chicago, lenkt ebenfalls den Blick auf dieses Problem, wenn er die Zeit seit dem Kambrium unter die Überschrift „600 Millionen Jahre Wirrwarr“ stellt und zu der verbreiteten Vorstellung „vom Einfachen zum Komplizierten, vom Primitiven zum Höherentwickelten“ schreibt: „Aber solche Verallgemeinerungen halten einer näheren Nachprüfung nicht stand. In Wirklichkeit war die Evolution des Lebens im Phanerozoikum ein ständiges Vor und Zurück mit viel allgemeinem Wirrwarr.“

**„In Wirklichkeit
war die Evolution des Lebens
im Phanerozoikum ein ständiges
Vor und Zurück mit viel
allgemeinem Wirrwarr.“**

Wichtige Artengruppen entwickelten sich, gediehen für einige Zeit und starben dann aus; die Organismen, die ihre Stelle einnahmen, waren anders, aber nicht wesentlich komplizierter, höher entwickelt oder größer“ (1992, 45).

Nochmals – das paläoökologische Problem

Abschließend ist zu überlegen, ob angesichts solcher Befunde und Thesen wie den vorgestellten nicht – wie oben angedeutet – eine *ökologische* (vgl. KNOLL 1991), auf Evolution aber verzichtende Interpretation des Auftretens der Lebewelt im Jungpräkambrium und Unterkambrium diskutiert werden sollte. Nachdem das Szenario der Makroevolution bisher nicht mit Daten aus der Rezentbiologie gestützt werden konnte (SCHERER 1991; JUNKER & SCHERER 1992), wäre etwa zu erwägen, ob nicht das *sukzessive*, weltweit gleichzeitige fossile Erscheinen verschiedener Organismengruppen gestaffelt nacheinander *umweltbedingter* Natur ist. Das gilt u.a. für die jungpräkambrienen, nach neuerer Hypothese steppdeckenartig gebauten und „unter ganz spezifischen Umweltbedingungen“ lebenden Vendobionten, aber auch die etwas spätere, „für unterkambriene Verhältnisse hochdiverse Faunenvergesellschaftung“ der „Small Shelly Fossils“ (ERDTMANN et al. 1994) sowie die darüber auftretende hochdifferenzierte Chengjiang-Fauna, deren Erscheinen (mit bisher annähernd 100 entdeckten Arten) ein komplexes Ökosystem voraussetzt, das plötzlich auftaucht (CHEN et al. 1994). Unterstrichen wird dies durch eine weitere unterkambriene Konservat-Lagerstätte in der nordwestkanadischen Mount Cap Formation, aus der kürzlich Krebstiere mit komplizierten Filterapparaten zum Fang von Mikroplankton beschrieben wurden. Ihr Erscheinen signal-

isiert eine fundamentale Umstellung im Ökosystem (BUTTERFIELD 1994). Wohl nicht zufällig ist das Auftreten dieser Faunen mit mineralischen Hartteilen an phosphathaltige Sedimente geknüpft, die weltweit verbreitet sind. Die Denkansätze von Paläontologen wie GOULD oder SEILACHER sollten m.E. dazu ermutigen, über gewohnte Forschungswege hinauszufragen, wobei allerdings die Theorie der Makroevolution selbst vom kritischen Zweifel nicht ausgenommen werden dürfte.

Literatur

- BRIGGS DEG (1994) Giant Predators from the Cambrian of China. *Science* 264, 1283–1284.
- BRIGGS DEG, FORTEY RA & WILLS MA (1992) Morphological Disparity in the Cambrian. *Science*, 256, 1670–1673.
- BUTTERFIELD NJ (1994) Burgess Shale-type fossils from a Lower Cambrian shallow-shelf sequence in northwestern Canada. *Nature* 369, 477–479.
- CHEN J, ERDTMANN B-D & STEINER M (1992) Die Unterkambriene Fossilagerstätte Chengjiang (China). *Fossilien* 9, 273–282.
- CHEN J, RAMSKÖLD L & ZHOU G (1994) Evidence for Monophyly and Arthropod Affinity of Cambrian Giant Predators. *Science* 264, 1304–1308.
- DARWIN Ch (1859) *On the Origin of Species*. London. (Hier zitiert nach: Die Entstehung der Arten, Stuttgart 1963).
- ELDRIDGE N (1994) *Wendzeiten des Lebens. Katastrophen in Erdgeschichte und Evolution*, Heidelberg – Berlin – Oxford.
- ERDTMANN B-D, STEINER M & SIEGMUND H (1994) Entwicklungsgeschichte des höheren Lebens an der Wende vom Präkambrium zum Kambrium. *Aufschluß* 45, 26–35.
- GALL J-C & KRUMBELN WE (1992): Weichkörperfossilien. *Fossilien* 9, 35–49.
- GEE H (1992) Something completely different. *Nature* 358, 456–457.
- GEYER OF (1973) *Grundzüge der Stratigraphie und Fazieskunde, Bd. 1*. Stuttgart.
- GOULD SJ (1989) Die episodische Natur evolutionärer Veränderungen. In: *Der Daumen des Panda*. Frankfurt/M., S. 187–194.
- GOULD SJ (1991) *Zufall Mensch. Das Wunder des Lebens als Spiel der Natur*. München – Wien.
- HAGDORN H (1993) *Adolf Seilacher, Paläontologe und Crafoord-Preisträger 1992*. *Fossilien* 10, 121–123.
- HOEFER I (1991) *Rätsel richtiggestellt*. *Spektrum der Wissenschaft*, September, S. 26–30.
- JUNKER R (1993) Prozesse der Artbildung. In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens*. Berlin, S. 31–45.
- JUNKER R & SCHERER S (1992) *Entstehung und Geschichte der Lebewesen*, 3. Aufl., Gießen.
- KNOLL AH (1991) *Das Ende des Proterozoikums: Schwelle zu höherem Leben*. *Spektrum der Wissenschaft*, Dezember, S. 100–108.
- KRUMBIEGEL G (1992) *Xenusion – Bindeglied zwischen den Tierstämmen?* *Fossilien* 9, 238–242.
- LEVINTON JS (1993) *Die explosive Entfaltung der Tierwelt im Kambrium*. *Spektrum der Wissenschaft*, Januar, S. 54–62.
- MÜLLER AH (1992) *Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. I*, 5. Aufl.,

- Jena – Stuttgart.
- RAUP DM (1992) Ausgestorben. Zufall oder Vorsehung? Köln.
- SCHERER S (1991) Probleme makroevolutiver Hypothesen. In: SCHERER S (Hg) Die Suche nach Eden. Neuhausen, S. 45–48.
- SCHERER S (1993) Sprunghafte Bildung einer morphologisch klar unterschiedenen Art? Spektrum der Wissenschaft, August, S. 16–19.
- SEIBOLD E (1991) Das Gedächtnis des Meeres. Boden – Wasser – Leben – Klima. München – Zürich.
- SEILACHER A (1989) Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia* 22, 229–239.
- TOLLMANN A & TOLLMANN E (1993) Und die Sintflut gab es doch. Vom Mythos zur historischen Wahrheit. München.
- WARD PD (1993) Der lange Atem des Nautilus oder warum lebende Fossilien noch leben. Heidelberg – Berlin – Oxford.
- WILLS MA & SEPKOSKI jr JJ (1993) Problematica. In: BENTON MJ (ed) *The Fossil Record* 2. London – Glasgow – New York u. a., pp. 543–554.

P A L Ä A N T H R O P O L O G I E

Lebte „Lucy“ mit Familie doch auf Bäumen?

Sigrid Hartwig-Scherer, *Aribostr.* 18, 85356 Freising

Zusammenfassung: Von Anfang an war die Art *Australopithecus afarensis* umstritten, unter anderem wegen eines ausgeprägten Größenunterschiedes zwischen den robusten und grazilen Formen. Neue Funde werden nun doch als Bestätigung dafür gesehen, daß *A. afarensis* als eine stark sexualdimorphe Art über fast 1 Million Jahre Bestand hatte. Darüber hinaus zeigt sich, daß beide Geschlechter stärker an das Baumleben angepaßt waren, als man bisher angenommen hatte. Gängige Vorstellungen zur Evolution des menschlich-aufrechten Ganges werden damit in Frage gestellt.

Ungewöhnlicher Sexualdimorphismus

Die Art *A. afarensis* gehört seit ihrer Etablierung zu den umstrittensten Formen der Hominidengeschichte. Am bekanntesten ist „Lucy“ (A.L. 288-1), eine „zierliche Ausgabe“ ihrer Art. In Hadar hat man außer der auf ca. 3,2 Millionen Jahre datierten „Lucy“ weitere, z.T. sehr robuste Knochenfragmente von mindestens 13 Individuen geborgen (Fundkomplex A.L. 333, Abb. 1), auch „Die erste Familie“ genannt. Eine Reihe von Anthropologen sahen und sehen in den Fossilfunden eine einzige, stark sexualdimorphe Art: die Männchen wiegen je nach Schätzverfahren das eineinhalb- bis dreieinhalbfache der Weibchen, wobei letzterer Wert das für heutige Formen bekannte Maß bei weitem überschreitet (HARTWIG-SCHERER 1993). Andere halten *A. afarensis* für eine unzulässige Vereinigung verschiedener Spezies und glauben, daß das Fundmaterial zwei oder sogar drei Arten repräsentiert.

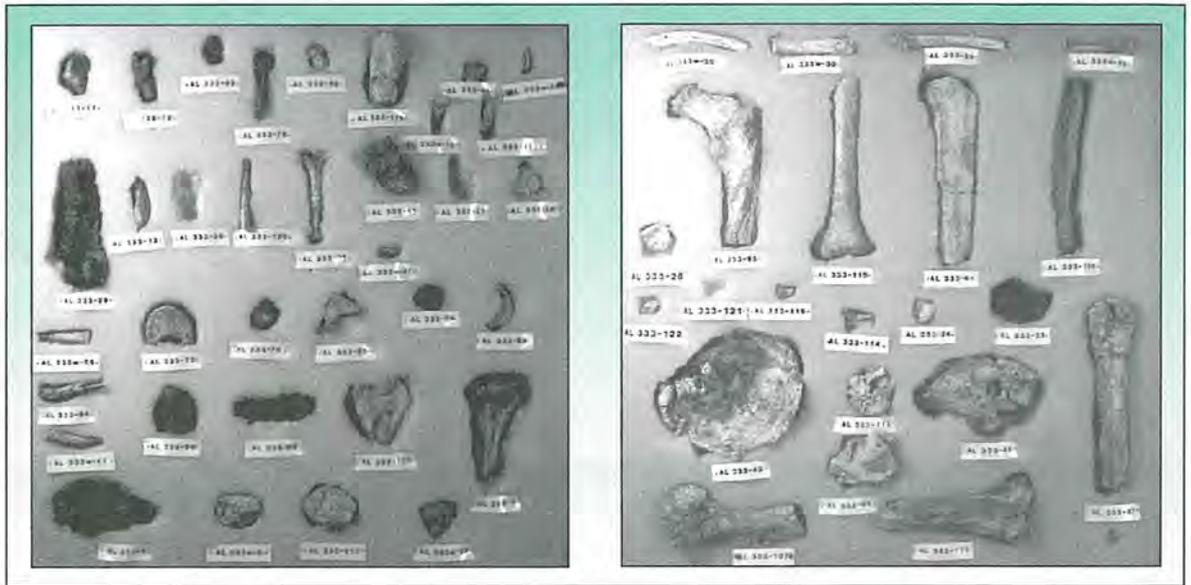
KIMBEL und Mitarbeiter (1994) haben jetzt einen Fundkomplex beschrieben, welcher den Zeitraum von

3,0 – 3,4 Millionen Jahren umspannt. Die neuen Funde umfassen einen relativ kompletten, robust gebauten Schädel (A.L. 444-2), Ober- und Unterkiefer eines grazilen Individuums (A.L. 417-1) und zwei kräftig gebaute Armknochen (rechter Oberarmknochen A.L. 137-50; linke Elle A.L. 438-1).

Die bis vor kurzem nur sehr fragmentarisch erhaltenen Schädelteile von *A. afarensis* erlaubten bisher keine eindeutigen Rückschlüsse auf die Schädelmorphologie dieser Form. KIMBEL und Mitarbeiter versuchten vor zehn Jahren zwar eine Schädelrekonstruktion aus Teilen verschiedener Individuen, indem sie einen partiellen Gesichtsschädel eines grazilen mit dem Gehirnschädel eines robusten Individuums kombinierten (KIMBEL et al. 1984), diese Rekonstruktion stieß aber erwartungsgemäß auf Kritik. Der neue, robuste Schädel (A.L. 444-2) ist dieser Rekonstruktion nun aber gar nicht so unähnlich. Da er aus einer auf 3,0 Millionen Jahre geschätzten Schicht geborgen wurde, ist er der jüngste bekannte Vertreter von *A. afarensis* und trägt den Spitznamen „Lucy's Sohn“. Der Schädel, der einem männlichen Individuum seiner Art angehört haben soll, vereinigt eine Reihe von symplesiomorphen, d.h. ursprünglichen Merkmalen. Sein recht massiver, stark prognather (nach vorne stehender) Gesichtsschädel mit vergleichsweise großen Eckzähnen ist an einer kleinen Schädelkapsel aufgehängt, deren Kapazität erst nach vollständiger Rekonstruktion bekanntgegeben werden soll. Die ursprüngliche Kritik, daß bei der fraglichen Schädelkonstruktion unzulässigerweise zwei Arten vereinigt wurden, ist aufgrund der Ähnlichkeit mit dem neuen Fund nicht mehr haltbar. Dennoch halten einige Forscher den Schädel für zu groß, um ihn zusammen mit den grazilen Formen einer einzigen Art zuzuordnen.

Auch dem bislang „kopflösen“ weiblichen Gegen-

Abb. 1:
Der Fundkomplex
AL 333 umfaßt
mindestens 13 Indi-
viduen, die der Art
Australopithecus
afarensis zugeordnet
wurden. Gezeigt sind
Abgüsse einiger
Fundstücke dieser
sogenannten „ersten
Familie“.



stück, das vor allem durch das partielle Skelett von „Lucy“ recht gut bekannt ist, kann nun ein Schädel zugeordnet werden: ein graziles, wenn auch nur teilweise erhaltenes Gesicht (A.L.417-1), geologisch etwas älter als „Lucy“. Das bestätigt KIMBEL und Mitarbeiter in ihrer Annahme, die Art *A. afarensis* als eine einzige, stark sexualdimorphe Art aufzufassen, die über fast eine Million Jahre in Ostafrika relativ unverändert lebte (Stasis, vgl. Abb. 2): Der älteste Vertreter, das Belohdelie-Stirnbein (BEL-VP-1/1) vom Middle Awash ist auf 3,9 Millionen Jahre datiert (WHITE 1984) und dem neuen und zugleich jüngsten Fund A.L. 444-2 sehr ähnlich.

Fortbewegung von *A. afarensis*

Ein zweiter Streitpunkt dreht sich um die Fortbewegungsweise von *A. afarensis*: Sind die Vertreter dieser Art perfekt aufrecht gegangen und hatten nur einige Merkmale arborealer Fortbewegung von ihren Vorgängern beibehalten, oder waren sie vorrangig an das Leben auf den Bäumen angepaßt und zeigten eine Kombination von arborealer Fortbewegung mit einer speziellen Form der Bipedie (zweibeinig aufrechter Gang)?

LOVEJOY hält die Art für perfekt an den aufrechten Gang angepaßt, der sich in keiner Weise von dem des Menschen unterschieden habe (LOVEJOY 1988). Er schließt jede andere Form der Fortbewegung aus, obwohl in der Anatomie der kleineren Formen immer wieder deutliche Anzeichen von arborealer Anpassung beschrieben wurden. Dies führte zu der Vermutung, daß sich die weiblichen Formen vorwiegend auf den Bäumen bewegten, während die Männchen in der Savanne – aufrecht gehend – das Futter herbeischafften. STERN und SUSMAN halten einen solchen Unterschied in der Fortbewegungsweise für zu groß, um von einer Art ausgehen zu können (STERN & SUSMAN

1983). Eine Reihe von Autoren sehen im aufrechten Gang der Australopithecinen qualitative Unterschiede zur menschlichen Bipedie (JUNGERS 1991, BERGE 1994). Ein abwechselndes Praktizieren von Klettern und Hangeln auf den Bäumen und aufrechtem Gehen auf dem Boden wird vorgeschlagen.

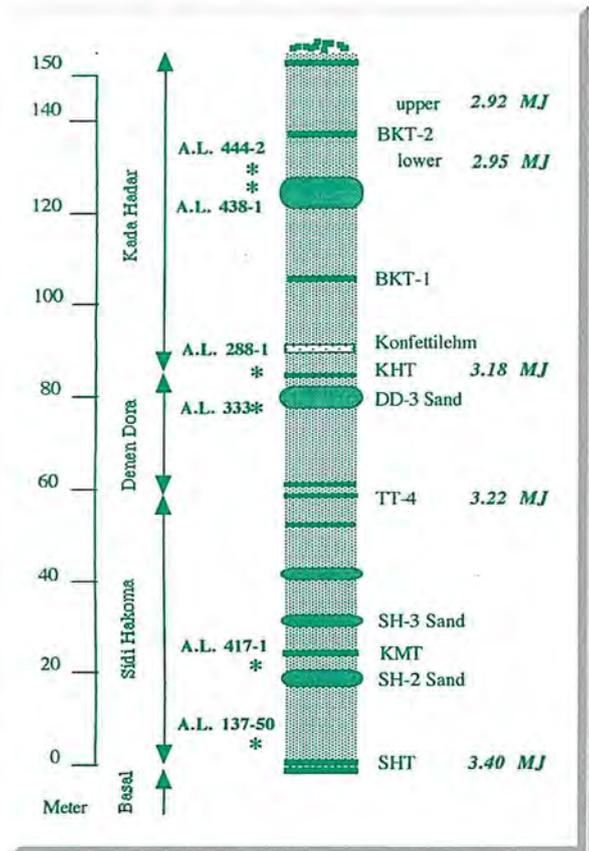


Abb. 2: Stratigraphie der Hadarformation mit den relevanten Horizonten, den verfügbaren radiometrischen Datierungen und den Positionen der neuen Funde. Nach KIMBEL et al. (1994). MJ = Millionen ⁴⁰Ar/³⁹Ar-Jahre.

Die neuen Langknochenfragmente erlauben nun Rückschlüsse auf die Fortbewegungsweise der robusten Form. Der Oberarmknochen (A.L. 137-50) und die Elle (A.L. 438-1a), die beide von robusten Individuen stammten, sind sehr viel kräftiger und länger (22% bzw 24%) als die entsprechenden Langknochen von „Lucy“ (beim Menschen beträgt der Sexualdimorphismus für diese Maße im Mittel 11%). Das Längenverhältnis von Elle (268 mm) zu Oberarmknochen (295 mm) ist 0.91 bei den neuen Funden, die allerdings nicht zu einem Individuum gehören (zum Vergleich: 0.92 bei „Lucy“, 0.95 beim Schimpansen und 0.80 beim Menschen). Auch die Art und Weise der Schaftkrümmung und die ausgeprägte Robustizität der beiden Armknochen erinnern mehr an einen Schimpansen, der zum Klettern befähigt ist. Andere Merkmale zeigen jedoch, daß der Elle des *A. afarensis* die für den Schimpansen charakteristischen Anpassungen an die vierbeinigerterrestrische Fortbewegung fehlen. Diese Ergebnisse weisen darauf hin, daß nicht nur die kleine, sondern auch die große Form an das Baumleben angepaßt waren. Damit würde sich zumindest der Verhaltensdimorphismus auf ein akzeptables Maß reduzieren.



Abb. 3: Das Sakrum (Steißbein) von „Lucy“ AL 288-1 ist breit und kurz wie das des Menschen und deutlich von dem der Großen Menschenaffen unterschieden. Neben einer Reihe anderer Merkmale deutet es darauf hin, daß *A. afarensis* aufrecht gehen konnte. Wie sehr sich der aufrechte Gang von dem schreitenden Gang des Menschen unterscheidet, bleibt vorläufig umstritten. Sicher ist, daß *Australopithecus* neben einem (nicht-menschlichen?) aufrechten Gang eindeutige Anpassungen an das Baumleben aufwies.

**Die Indizien häufen sich,
daß Klettern für *Australopithecus*
und deren Vorfahren zum normalen
Fortbewegungsrepertoire gehörte**

Don JOHANSON vom Institute for Human Origins (Berkeley) stellte diese sensationellen Funde auf dem diesjährigen Kongreß der American Association of Physical Anthropologists in Denver vor. Auffallend gut fügen sie sich in einen neuen Trend ein, der sich auch in einigen anderen Kongreß-Beiträgen widerspiegelte: während bislang die Entwicklung des aufrechten Ganges aufgrund verschiedener Merkmale (vgl. Abb. 3) relativ früh in der Hominidenentwicklung angesetzt wurde, häufen sich die Indizien, daß Klettern für *Australopithecus* und deren Vorfahren (HEINRICH et al. 1993,

HUNT 1994) zum normalen Fortbewegungsrepertoire gehörte: Der *Australopithecus*-Fuß (OH 8), ursprünglich mit Affinität zum modernen Menschen beschrieben, zeigt mosaikartig kombinierte Merkmale aller Hominoidea (KIDD et al. 1994). Christine BERGE vergleicht die Biomechanik von Lucy's Hüftgürtel mit der des Menschen und kommt zum Schluß, daß den *Australopithecinen* während des aufrechten Gehens die Stabilität fehle. Sie hätten eher einen „Watschgang“ besessen mit beträchtlichen Rotationsbewegungen von Hüft- und Schultergürtel um die Wirbelsäule (BERGE 1994). Die Beine zeigen eine größere Bewegungsfreiheit im Vergleich zum Menschen, was auf kletternde Fortbewegung hinweist. Eine ausführliche Übersicht über die Entstehung des menschlich-aufrechten Ganges gibt BRANDT (im Druck).

A.L.: Abkürzung von „Afar locality“	einschließlich ihrer Vorläufer	prognath: nach vorne stehend. Eine prognathes Gesicht ist „schnauzenförmig“.
arboreale Lebensweise: auf Bäumen lebend	Hominoiden: Menschenähnliche; dazu gehören die Menschenaffen und Menschen	Sexualdimorphismus: Verschiedenheit der Erscheinungsformen der beiden Geschlechter
Bipedie: Zweifüßigkeit, Gehen oder Laufen auf zwei Beinen	Morphologie: Lehre vom Bau und von der Gestalt der Organismen bzw. ihrer Organe	terrestrische Lebensweise: auf dem Boden lebend
Hominiden: Menschenartige; Bezeichnung für alle fossilen und rezenten Menschenformen	OH: Abkürzung für „Olduvai Hominid“	

Neue Funde – neue Fragen

Der bei *A. afarensis* deutlich werdende „arboreale Trend“ scheint sich auch für einige als *Homo habilis* beschriebene Formen abzuzeichnen, wie z. B. OH 62 (HARTWIG-SCHERER & MARTIN 1991, PARKINSON & KYAUKA 1994), welcher *Homo habilis* zugeordnet wurde. SPOOR & WOOD (1994) meinen sogar, daß mittels Proportionsuntersuchungen des Innenohrs erst beim frühen *Homo erectus* Anpassungen an den typisch menschlich-aufrechten Gang festgestellt werden können. Die ursprüngliche Auffassung, daß der aufrechte Gang früh in der Hominidenevolution erworben wurde und den Australopithecinen in perfekter Form zur Verfügung stand (LOVEJOY et al. 1973), kann vermutlich nicht beibehalten werden.

Bislang hatte man angenommen, daß der schnelle Rückgang des Regenwaldes zugunsten offener Wald- und Graslandschaften die Evolution des aufrechten Gangs vorangetrieben hätte. Kürzlich wurde gezeigt, daß seit dem mittleren Miozän (auf ca. 15 Millionen Jahre datiert) ein solch schneller Faunenwechsel zumindest in Ostafrika nicht stattgefunden hat (KINGSTON et al. 1994). KINGSTON und Mitautoren empfehlen deshalb die Entwicklung neuer Modelle zur Evolution des aufrechten Gangs, die heterogene Lebensbedingungen ohne erkennbaren Vegetationstrend berücksichtigen.

Während neue Fossilfunde von *A. afarensis* (und auch von *H. habilis*) wesentlich zum Verständnis der Biologie früher Hominiden beigetragen haben, tun sich gleichzeitig fundamentale Fragen zur Evolution des menschlich-aufrechten Gangs auf: die momentan verfügbaren fossilen Belege stützen die gängigen Hypothesen immer weniger.

Literatur

BERGE C (1994) How did the australopithecines walk? A biomechanical study of the hip and thigh of *Australopithecus afarensis*. *J. Hum. Evol.* 26, 259–274.

- BRANDT M (1995) Die Fortbewegung der plio-pleistozänen Hominiden, Zur Evolution des aufrechten Ganges. Edition Pascal: Studium Integrale, Neuhausen, im Druck.
- HARTWIG-SCHERER S (1993) Body weight prediction in early fossil hominids: Towards a taxon-independent approach. *Am. J. Phys. Anthropol.* 92, 17–36.
- HARTWIG-SCHERER S & MARTIN RD (1991) Was „Lucy“ more human than her „child“? Observations on early hominid postcranial skeletons. *J. Hum. Evol.* 21, 439–449.
- HEINRICH RE, ROSE MD, LEAKEY RE & WALKER AC (1993) Hominid radius from the middle Pliocene of Lake Turkana, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.* 92, 139–148.
- HUNT KD (1994) The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology. *J. Hum. Evol.* 26, 183–202.
- JUNGERS WL (1991) A pygmy perspective on body size and shape in *Australopithecus afarensis* (AL 288-1, „Lucy“). In Y COPPENS & B SENUT (eds): *Origines de la Bipédie chez les Hominidés (Cahiers de Paléanthropologie)* (pp. 215–234). Paris: CNRS.
- KIDD RS, O'HIGGINS P & OXNARD CE (1994) The OH8 foot: A reappraisal of the functional morphology of talus, calcaneus, navicular and cuboid. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 18, 123.
- KIMBEL WH, JOHANSON DC & RAK Y (1994) The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia. *Nature* 368, 449–452.
- KIMBEL WH, WHITE TD & JOHANSON DC (1984) Cranial morphology of *Australopithecus afarensis*. A comparative study based on a composite reconstruction of the adult skull. *Am. J. Phys. Anthropol.* 64, 337–388.
- KINGSTON JD, MARINO BD & HILL A (1994) Isotopic evidence for neogene hominid paleoenvironments in the Kenya Rift Valley. *Science* 264, 955–959.
- LOVEJOY CO (1988) Evolution of human walking. *Sci. Am.* 259 (Nov.), 82–89.
- LOVEJOY CO, HEIPLE KG & BURSTEIN AH (1973) The gait of *Australopithecus*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 38, 757–80.
- PARKINSON D & KYAUKA PS (1994) A comparative study of the morphology and metrics of the ulnae of *Australopithecus afarensis* and *Homo habilis* (abstract). *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 18, 158.
- SPOOR CF & WOOD BA (1994) The bony labyrinth of Plio-Pleistocene hominids. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 18, 185.
- STERN JT & SUSMAN RL (1983) The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 60, 279–317.
- WHITE TD (1984) Pliocene hominids from the middle Awash, Ethiopia. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg* 69, 57–68.

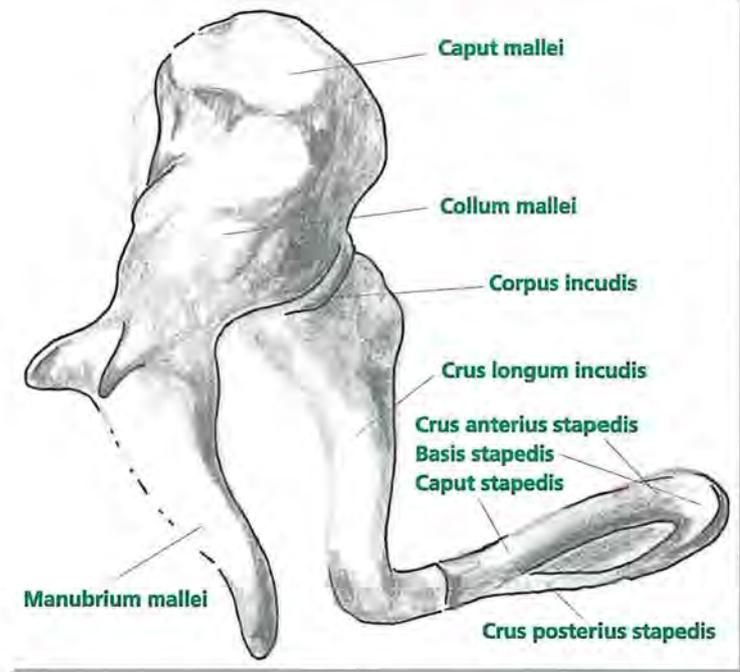
Embryologie und Homologie: Die Reichert-Gauppsche Theorie

Henrik Ullrich, Franz-Mehring-Str. 11, 01589 Riesa

Zusammenfassung: Phylogenetische, am Biogenetischen Grundgesetz HAECKELS orientierte Homologiebetrachtungen zur Mittelohrentstehung bei Wirbeltieren führen bei Berücksichtigung aufeinanderfolgender Stadien der Ontogenese zu völlig gegensätzlichen Resultaten. Die Reichert-Gauppsche Theorie (Herleitung der Mittelohrknochen der Säugetiere aus bestimmten Kieferknochen der Reptilien) beruft sich u. a. auf die anatomisch-topographischen Verhältnisse der knorpelig angelegten Mittelohranlagen bei den Säugern. OTTO (1984) dagegen betrachtet diese Sichtweise als irreführend und falsch: Die anatomisch-topographischen Verhältnisse im vorangehenden Blastemstadium sprächen eher dafür, die Mittelohrknochen der Reptilien (Columella) mit denen der Säugetiere (Hammer, Amboß, Steigbügel) zu homologisieren, weil in beiden Fällen die angesprochenen Strukturen Entwicklungsprodukte des zweiten und nicht des ersten Pharyngealbogens seien.

Die unterschiedlich interpretierbaren Ergebnisse der deskriptiven und experimentellen Embryologie stellen jedoch den wissenschaftlichen Wert solcher auf dem Biogenetischen Gesetz beruhenden Diskussionen zur Klärung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge generell in Frage. Das Postulat der naturgesetzlichen Verknüpfung von Embryologie und Phylogenese konnte durch die kausale Evolutionsforschung bisher nicht belegt werden.

Schon die Begründer der modernen Embryologie, zu denen z.B. Carl-Friedrich WOLFF (1733–1794), Johann Fr. MECKEL d. J. (1781–1833) und Carl-Ernst v. BAER (1792–1876) zählen, maßen ihren Ergebnissen eine fachübergreifende Bedeutung zu. Entsprechend ihrer religiösen und naturphilosophischen Grundanschauungen interpretierten sie die Embryonalentwicklung als Ganzes und viele der dabei auftretenden Strukturen im Sinne des Stufenleiterkonzeptes oder der Typologie. Beiden der idealistischen Morphologie zugehörigen Sichtweisen gemeinsam war die Absicht, die generellen Ordnungsstrukturen der lebenden Welt als Ausdruck der Schöpfungsprinzipien Gottes oder einer transzendenten Idee zu erfassen und diese durch wissenschaftliche Detailarbeit nachzuzeichnen. Der Verzicht auf übernatürliche Erklärungsansätze in der Biologie durch den von Charles DARWIN eingeleiteten Paradigmenwandel stellte auch die Embryologie in ein neues Licht. Für Ernst HAECKEL (1866) repräsentiert die ontogenetische Entwicklung höherer Lebewesen ein verkürztes, teilweise verwischtes Bild ihrer eigenen Stammesgeschichte. Die Phylogenese gilt bei HAECKEL als



mechanische Ursache der Ontogenese, weil beide durch gleiche Kausalketten verbunden seien. Bildungen, wie die fälschlich so genannten Kiemenbögen, die bei der Entwicklung vieler Wirbeltiere in Erscheinung treten, zählen als Beweis für die Richtigkeit dieser Behauptung. Das Biogenetische Grundgesetz konnte sich als kausale Erklärung für die Ontogenese eines Organismus jedoch niemals durchsetzen und wurde diesbezüglich von mehreren Biologen und Embryologen wissenschaftlich angegriffen (FRANZ 1927, GARSTANG 1922, BLECHSCHMIDT 1973). Trotzdem nutzten und nutzen viele Morphologen dessen Grundidee, um das phylogenetische Werden einzelner Organe bzw. Organsysteme durch vergleichende Forschung zu verstehen und zu belegen. Die embryonale Entwicklung des Mittelohres bei den Säugetieren aus Anteilen des Ober- und Unterkiefers bei Reptilien (Reichert-Gauppsche Theorie) wird in diesem Zusammenhang gern als Paradebeispiel angeführt (KÄMPFE 1985).

Der Wert homologer Verknüpfungen von embryonalen Merkmalen einer Tierklasse mit den in Adultstadien auftretenden Merkmalen einer anderen wird durch die vorliegende Arbeit in Frage gestellt. Die Auseinandersetzungen um die stammesgeschichtliche und ontogenetische Entwicklung des Mittelohres bei den Säugetieren zeigen exemplarisch die Widersprüchlichkeit und Unzulänglichkeit bisheriger phylogenetisch geprägter Systematisierungsversuche.

Abb. 1:
Ossicula auditus
des Menschen
(nach BERTOLINI &
LEUTERT 1982)

Tiefgreifender Struktur- und Funktionswandel

Folgt man der Reichert-Gauppschen Theorie, muß man „Umwandlungen, die den Charakter des Paradoxen“ (GAUPP 1898, S. 1001) tragen, von Funktionen und Strukturen homologer Bestandteile des Gesichtsschädels im Verlauf der Evolution von den fischartigen Vorfahren zu den Säugetieren annehmen. Die Mittelohrknochen (Ossicula auditus), bestehend aus Hammer, Amboß und Steigbügel (Malleus, Incus, Stapes, Abb. 1) sind nach dieser Sicht phylogenetisch von den knorpiligen Kiemenspannen prähistorischer Fische herzuleiten. Diese veränderten sich jedoch zunächst auf der Stufe der Amphibien und Reptilien in konstitutive Knochensegmente des Unter- bzw. Oberkiefers (Articulare, Quadratum, Abb. 2). Charakteristisches Merkmal der zu den Säugetieren führenden Entwicklungslinie wäre dann die Verlagerung dieser Elemente des Ober- und Unterkiefers in den Mittelohrraum. Dort hätten sie Teile der Columella (die Extra-Columella) verdrängt und sich zu Hammer (Malleus) und Amboß (Incus) formiert. „Die Gehörknöchelchen, ursprüngliche Kiemenbogenelemente, geben ein gutes Beispiel für den Funktionswandel, dem homologe Bildungen unterliegen können. Hilfselemente der Atmungsorgane sind zu wichtigen Einrichtungen für die Nahrungsaufnahme geworden und schließlich zum schalleitenden Apparat des Hörorgans“ (ROMER & PARSONS 1991, S. 467).

Bedenkt man in diesem Zusammenhang die dazu notwendigen korrelativen Abänderungen der Weich-

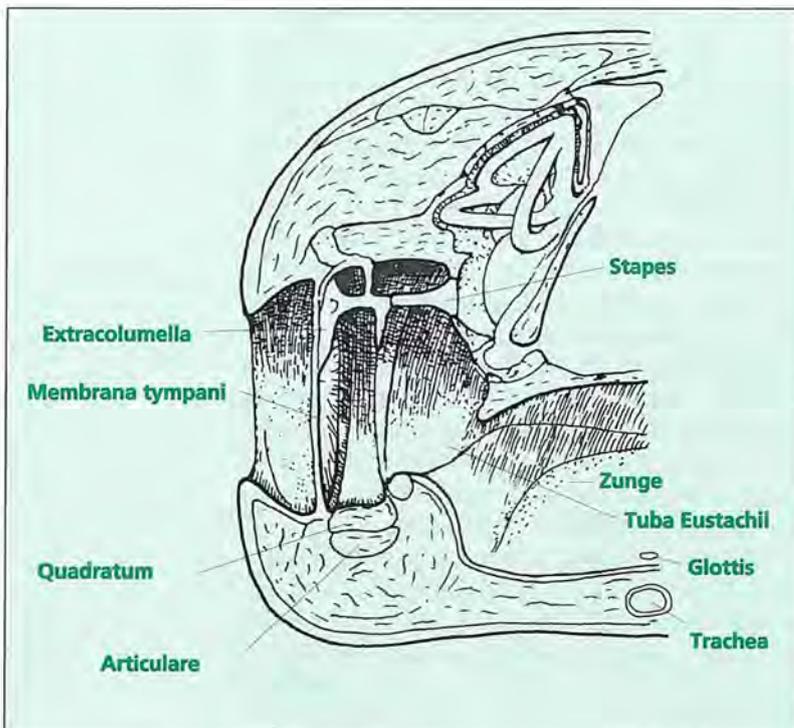


Abb. 2: Schalleitender Apparat und Innenohr eines Reptils in frontaler Schnittebene (nach ROMER & PARSONS 1991)

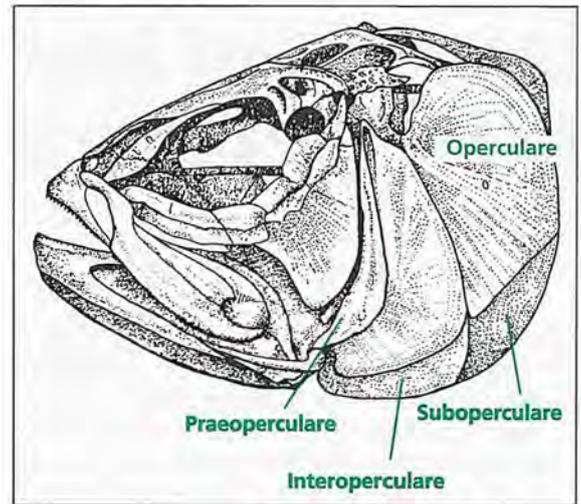


Abb. 3: Seitliche Sicht auf den Schädel eines Knochenfisches (nach ROMER & PARSONS 1991)

teilstrukturen (Muskulatur, Sehnen, Bindegewebe), der nervalen und vaskulären (Gefäß-) Versorgung sowie die der zentralnervösen Verarbeitungs- und Steuerungsstrukturen, wird deutlich, weshalb GAUPP der Evolution „scheinbar unerhörte Dinge“ (1898, S. 1001) zuschreiben mußte.

Neben vergleichend anatomischen und paläontologischen Befunden sind es vor allem embryologische Ergebnisse, die in evolutionstheoretischer Lesart das geschilderte Szenario belegen sollen. Voraussetzung dafür ist die auf einzelne Organe bezogene Akzeptanz des biogenetischen Grundgesetzes (HAECKEL 1872) in Verbindung mit einem phylogenetischen Verständnis homologer Merkmale. „Die Anwendung der biogenetischen Grundregel verlangt eine Einschränkung auf die Rekapitulationsmorphogenese einzelner Organe, ... Unter Beachtung der erforderlichen Voraussetzungen behält die biogenetische Grundregel ihre Rolle, im Rahmen einer synthetischen Betrachtung Indizien für die Rekonstruktion von Phylogeneseen beizubringen, weil sie auf dem Prinzip der Historizität und des Homologie-Vergleiches fußt“ (KÄMPFE 1985, 32). Vor dem Aufkommen der Abstammungslehre DARWINS interpretierte man allerdings homologe Merkmale in einer grundsätzlich anderen Weise.

Homologiebetrachtungen in der vordarwinistischen Periode

Das Streben nach einer systematischen Aufarbeitung anatomischer und embryologischer Kenntnisse durch die Methode des Vergleichs erreichte durch die idealistische Morphologie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts ein beachtliches Niveau. Ausgehend von religiösen und naturphilosophischen Grundüberzeugungen ordneten die Forscher ermittelte Fakten entweder dem Stufenleitermodell oder dem typologischen Konzept zu. Ersterem lag die bis auf ARISTOTELES

zurückgehende Vorstellung zugrunde, alle Naturdinge in Reihen vom Niederen zum Höheren anordnen zu können als „Scala naturae“ (z. B. bei BONNET 1779). Kennzeichnend für die Typologie war die Annahme abstrakter, ideeller Urformen oder Typen, die man als Ausdruck des allgemeinen Grundbauplanes für einzelne Tierklassen wertete. Auch der Aufbau einzelner Organe wurde in entsprechender Weise ausgehend von gedanklich konstruierten Grundbauplänen erforscht. Jedes Wirbeltier, und diesem untergeordnet auch jedes Organ, galt deshalb als spezifische Abwandlung einer Urform oder eines Typs. Organe unterschiedlicher Tierarten, die auf einen gemeinsamen Grundbauplan reduzierbar waren, bezeichnete man als homolog oder analog. Eine exakte inhaltliche Trennung der Begriffe Homologie und Analogie bestand noch nicht.

Das zentrale Anliegen naturphilosophischer Forschung bestand darin, die schöpferischen Grundgedanken Gottes oder einer unbestimmten, kreativen Idee in der Natur aufzuspüren und nachzuzeichnen. Das Stufenleiterkonzept und die Typologie sind aus diesem Bestreben heraus entwickelt worden. Homologe Merkmale bei unterschiedlichen Tierformen galten ursprünglich als ein Beleg für die Handschrift ihres gemeinsamen Schöpfers (GOULD 1977). Die subjektiv festgelegten Kriterien für die Ermittlung von Homologien oder Analogien waren damals in der Regel geometrischer oder lageabhängiger Natur. Gleiche Maßstäbe nutzte man auch bei der Deutung embryologischer Bildungen (SPEMANN 1915). Die Forscher bemühten sich um eine Übertragung gegebener anatomisch-topographischer Verhältnisse von einem auf ein anderes Tier. Gelang dies, konnten die jeweiligen Tiere oder Organe z.B. einem gemeinsamen Typ systematisch zugeordnet werden. Angeregt durch die Ideen von J. W. GOETHE strebte man z. B. danach, den Schädel der Wirbeltiere in einzelne Schädelwirbel zu zerlegen und miteinander zu vergleichen. Die Mittelohrknochen als Teile des Schädels bei den Säugern wurden auf diesem Weg mit entsprechenden knöchernen Elementen der Fische oder Reptilien homologisiert.

Nachfolgend werden einige Möglichkeiten der Homologisierung der Mittelohrknochen vorgestellt, die bereits vor dem Siegeszug des Darwinismus er-

Idealistische Morphologie: Auf naturphilosophische und religiöse Grundanschauungen gegründete Betrachtung und Bewertung anatomischer Befunde in der vordarwinistischen Ära. (z. B. Stufenleiterkonzept, Typologie) Die Einheit der Natur und das vorrangig ideell verstandene Prinzip der Entwicklung waren zentrale Grundgedanken.

Stufenleiterkonzept (scala naturae): Systematisierungsmodell im 17., 18. und 19. Jh., bei dem eine Anordnung aller Lebewesen vom niedrigsten zum höchsten in Form von einreihigen, später mehrreihigen Stufenleitern angestrebt wurde. Bekannte Vertreter waren G. W. Leibniz (1646–1716), Ch. de BONNET (1720–1793) und J. Fr. MECKEL d. J. (1781–1833).

Typologie: Auf G. CUVIER (1760–1836) und J. W. GOETHE (1749–1832) gegründete Lehre, welche die Vielfalt der morphologischen und funktionellen Eigenschaften der Tierwelt auf wenige abstrakte Typen (Baupläne) zurückzuführen versuchte.

Homologie: Wissenschaftliche Kategorie, welche den Grad der Ähnlichkeit oder Vergleichbarkeit morphologischer Strukturen anhand individuell unterschiedlicher Kriterien beschreibt. Je nach weltanschaulicher Grundposition des Forschers wird mit dem Begriff vielfach in unberechtigter Weise die

Herkunft der jeweiligen Bildungen verknüpft.

Ontogenese: Begriff für die Individualentwicklung eines Organismus, der vorrangig hinsichtlich der Keimesentwicklung von der Befruchtung beginnend für die Blasto-, Embryo- und Fetogenese angewendet wird.

Biogenetisches Grundgesetz: Von E. 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. HAECKEL sah in der Phylogenese die eigentliche Ursache für den ontogenetischen Gestaltwandel. Namentlich als B. G. wird es von ihm 1872 eingeführt.

Pharyngealbögen: In der frühen Embryogenese vieler Wirbeltiere auftretende bogenförmige Bildungen, die fälschlicherweise in der vordarwinistischen Ära als Kiemenbögen interpretiert und entsprechend bezeichnet wurden. Die Pharyngealbögen sind das ontogenetische Ausgangsmaterial für die Entwicklung vielfältiger Strukturen im Kopf- und Halsbereich. In ihrer embryonalen Form haben sie weder anatomisch noch funktionell irgend eine Beziehung zu den Kiemen der Fische.

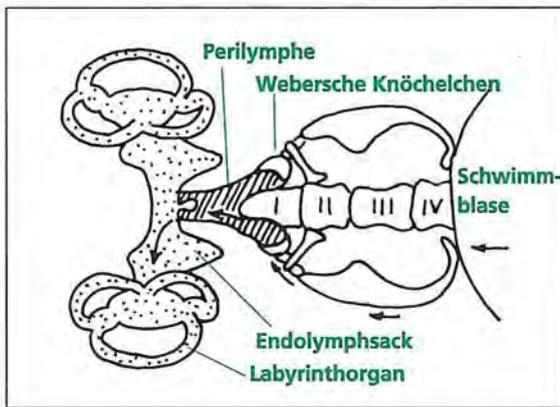
arbeitet wurden (nach GAUPP 1898).

Erste Versuche brachten die Elemente des Kiemendeckels der Fische mit den Mittelohrknochen der Säuger in Beziehung. SPIX (1815), GEOFFROY ST. HILAIRE (1820), OKEN (1821; 1823) stellten als homologe oder analoge Teile gegenüber (vgl. Abb. 1 und 3):

Säuger	Fische
Steigbügel (Stapes)	= Operculare
Amboß (Incus)	= Suboperculare
Hammer (Malleus)	= Interoperculare
Trommelfell (Tympanicum)	= Praeoperculare

Eine andere Position vertrat WEBER (1820). Er war überzeugt, daß die Gehörknöchelchen einiger Fischarten (Karpfen, Welse), die nach ihm benannten Weberischen Knöchelchen, mit denen des Menschen gleichwertig bzw. homolog sind (vgl. Abb. 1 u. 4).

Abb. 4:
Webersche Gehörknöchelchen. Die zwischen der Schwimmblase und dem Perilymphraum gelegenen W.G. dienen der Übertragung von Wellenbewegungen (siehe Pfeilrichtung). Diese erreichen über den Endolymphsack das sensorische Empfangsorgan (Labyrinthorgan) des Fisches (nach ROMER & PARSONS 1991).



RUDOLPHIE (1823), HUSCHKE (1824) und RATHKE (1832) glaubten eine Homologie unter allen Landwirbeltieren darstellen zu können. Ihrer Ansicht nach ist die Gehörknöchelchenkette aller Landwirbeltiere trotz großer morphologischer Unterschiede in toto als gleichwertig zu betrachten:

Säugetiere	Amphibien, Reptilien
Stapes, Incus, Malleus	= Columella auris

Bereits 1818 schlug CARUS zum ersten Mal eine Homologisierung der Mittelohrknochen der Säuger mit Anteilen des Kieferapparates der Reptilien vor:

Säugetier	Reptilien
Stapes, Malleus	= Columella
Incus	= Quadratum

(vgl. Abb. 1 und 2)

Die Integration von embryologisch auftretenden Strukturen in die Homologiediskussion geschieht durch MECKEL 1820. Der nach dem Embryologen benannte Knorpel des ersten Pharyngealbogens weist zeitlich begrenzt bei den Säugetieren eine kontinuierliche Verbindung mit der knorpeligen Anlage des Hammers auf. Diese Tatsache bildete die Grundlage für die homologe Gleichsetzung von:

Säugetiere	Reptilien
Malleus	= Articulare (ein Unterkieferknochen)

(vgl. Abb. 1, 2 und 5)

In einer umfangreichen Arbeit stellte REICHERT 1837 seine vordergründig auf Ergebnissen der vergleichenden Embryologie beruhenden Anschauungen vor. Diese erlangten in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die größte Akzeptanz und dienten später

GAUPP (1897) als Basis seines deszendenztheoretischen Modells. Als homolog gelten für REICHERT jene knöcherne Strukturen, die aus vergleichbaren oder ähnlichen embryologischen Anlagen, in diesem Fall aus den Knorpelspangen der Pharyngealbogen, hervorgehen. Morphologische Merkmale, die weder in ihrem Aufbau noch in ihrer Funktion bei voll ausgebildeten Individuen unterschiedlicher Wirbeltierklassen Ähnlichkeiten aufweisen, werden durch REICHERT aufgrund postulierter Homologien ihrer embryonalen Anlagen systematisch verbunden. „Die Entwicklungsgeschichte (oder die Ontogenese, d. V.) ist es, welche, wie mein großer Lehrer sagt (L. OKEN, d. V.), das Richteramt über die comparative Anatomie zu führen hat . . .“ (REICHERT 1836, S. 121).

Folgende Beziehungen stellte REICHERT zur Diskussion:

	Säuger	Reptilien, Vögel	Amphibien
Entwicklungsprod. des 1. Pharyngealbogens	Malleus	= Articulare	
	Incus	= Quadratum	
Entwicklungsprodukt des 2. Pharyngealbogens	Stapes	= Columella	= Columella

(vgl. Abb. 1 und 2)

Der Anatom hoffte, mit seinen Ergebnissen wichtige Belege für die Richtigkeit des Typus-Konzeptes zu liefern: „Mit den vorliegenden Beobachtungen und Untersuchungen sind, wie mir scheint, einige neue Resultate in der Entwicklungsgeschichte aufgestellt. Sind sie richtig und der Wahrheit gemäss, wie ich es glaube und wie ich wünsche, dass man sie finden möchte, so liesse sich manches Räthselhafte über den Wirbeltypus des Kopfes in helleres Licht setzen.“

Mitte des 19. Jahrhunderts existierte also eine beachtliche Zahl verschiedenster Ansichten über die homologen Beziehungen der Mittelohrknochen von Säugetieren. Da keine einheitlich definierten Homologiekriterien vorlagen, orientierten sich die Forscher primär an subjektiv festgelegten Maßstäben. Die Verknüpfung morphologischer Strukturen von Organismen unterschiedlicher Wirbeltierklassen zu homologen Merkmalen geschah jedoch niemals unter dem Aspekt, historische Beziehungen zwischen diesen Individuen zu belegen.

Homologisierung unter deszendenztheoretischem Einfluß

Für den Anatomen der idealistischen Morphologie galt Homologie als Beleg für den verbindenden schöpferi-



Abb. 5: Lage des Meckelschen Knorpels im Bereich des menschlichen Unterkiefers und des Mittelohrraumes (nach JUNKER & SCHERER 1992). Der M. K. tritt beim menschlichen Embryo in der 7. Woche in Erscheinung und wird bis zur 24. Woche vollständig zurückgebildet (SPERBER 1989).

schen Geist hinter allem Lebenden. DARWIN und seine Anhänger sehen im Vorhandensein homologer Merkmale den unzweideutigen Beweis für die Richtigkeit der Abstammungslehre. Die Kriterien und Methoden zur Aufstellung von Homologien entsprachen denen der vordarwinistischen Ära und damit auch die vorgelegten Ergebnisse. Die darauf aufbauenden Schlussfolgerungen suchten nach DARWIN nicht mehr die Existenz eines Typus, sondern die Aufeinanderfolge von Abstammungsgemeinschaften zu begründen. „Ich glaube, . . ., daß nur die gemeinsame Abstammung – die einzige bekannte Ursache großer Ähnlichkeit zwischen Lebewesen – das Band bildet, das zwar unter verschiedenen Modifikationsstufen verborgen ist, durch unsere Einteilung aber teilweise enthüllt wird“ (DARWIN 1859, 459).

Diese stammesgeschichtlichen Beziehungen der Organismen werden gewöhnlich durch ihren Platz im Stammbaum einsichtig gemacht (HAECKEL 1866). (Die Stufenleiterlehre benutzte bereits gegen Ende des 18. Jahrhunderts das Bild des Baumes zur Veranschaulichung der systematischen Einteilung des Tierreiches.) Die Frage nach den Mechanismen der postulierten Wandlungen der Organismen innerhalb langer Zeiträume spielt bei der Aufstellung der Abstammungslinien eine völlig untergeordnete Rolle. Deshalb wurde sie vielfach von den vergleichenden Morphologen ignoriert (FRANZ 1931) oder einfach wie bei HAECKEL (1876) durch die Vererbung erworbener Eigenschaften erklärt.

Nachfolgend sind zwei Beispiele der Homologisierung der Mittelohrknochen von Vertretern der Abstammungslehre kurz vorgestellt (nach GAUPP 1898).

PETERS (1867; 1874) homologisierte die Columella der Vögel und Reptilien (Sauropsiden) mit den Mittelohrknochen der Säugetiere. Stammesgeschichtlich interpretiert wandelte sich demnach das Mittelohr der Sauropsiden in das der Säugetiere um:

Säugetier	Reptilien, Vögel
Malleus, Incus, Stapes	= Columella der Sauropsiden

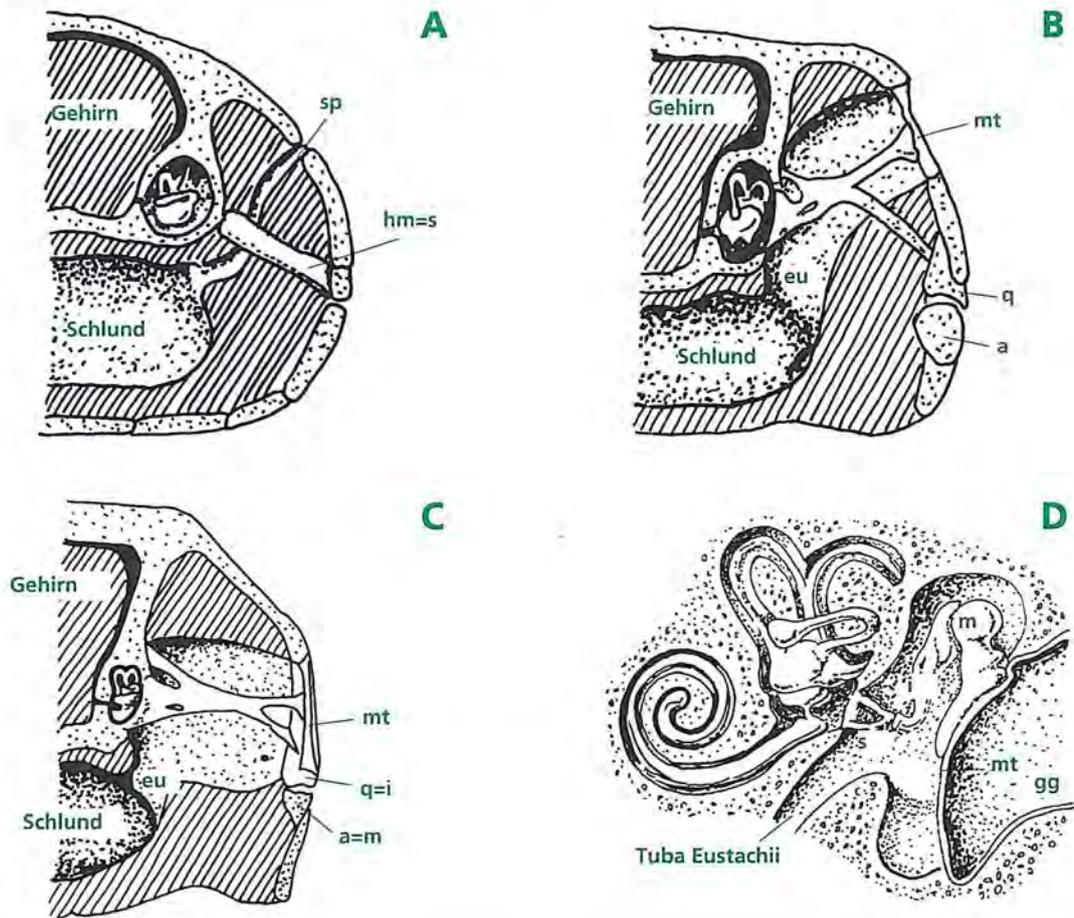
HUXLEY (1869) hingegen sah aufgrund eigener embryologischer Studien die Herkunft der Mittelohrknochen anders. Der Hammer (Malleus) sei aus dem Quadratum abzuleiten, Amboß (Incus) und Steigbügel (Stapes) hingegen seien phylogenetisch aus der Columella der Reptilien hervorgegangen.

	Säugetier	Reptilien
Entwicklungsprod. des 1. Pharyngealbogens	Malleus	= Quadratum
Entwicklungsprod. des 2. Pharyngealbogens	Incus, Stapes	= Columella

Zur bestimmenden Ansicht an der Schwelle zum neuen Jahrhundert wurde letztlich die deszendenztheoretisch uminterpretierte Ansicht REICHERTS durch den Freiburger Anatomen E. GAUPP 1898. Wesentlich für seinen Erfolg war der mächtige Einfluß des Biogenetischen Grundgesetzes, dem die Forscher zwar im Detail, aber nicht generell widersprachen (LUBOSCH 1931).

Die Reichert-Gauppsche Theorie geht ganz im Sinne HAECKELS (1866; 1872) davon aus, daß alle Säugetier und auch der Mensch im Verlauf der ontogenetischen Umbildung der Pharyngealbögen (der sogenannten Kiemenbögen), wesentliche Abschnitte der phylogenetischen Bildung ihrer Mittelohrknochen rekapitulieren. Bei menschlichen Embryonen findet sich z.B. vom Ende der 6. bis zur 26. Woche eine durchgängige Verbindung zwischen den knorpeligen Anlagen von Hammer und Amboß sowie dem Meckelschen Knorpel, einer Knorpelspange, die im 1. Pharyngealbogen entsteht. Die beiden Gehörknöchelchen gelten deshalb als Abkömmlinge des Meckelschen Knorpels. Sein weitaus größerer Anteil bildet sich zurück, dient jedoch im Verlauf der Unterkieferossifikation als Leitschiene und Stabilisationselement (OTTO 1984; SPERBER 1989; vgl. Abb. 5). Bei Reptilien hingegen bildet der Meckelsche Knorpel die Anlage von Quadratum und Articulare. Das Hammer-Amboß-Gelenk bei den Säugetieren wird deshalb als phylogenetischer Überrest des einstigen Quadrato-Articular-Gelenkes, dem primären Kiefergelenk der Reptilien, betrachtet. Das für die Säugetiere typische

Abb. 6:
Hypothetische Evolution
des Mittelohres
und der Gehör-
knöchelchen. Schematische frontale
Schnitte durch die
Ohrregion eines
Fisches (A), eines
Amphibs (B), eines
Reptils (C) und eines
Säugers (D).
Abk.: a Articulare, eu
Tuba Eustachii, gg
Gehörgang, hm Hyo-
mandibulare, i Incus,
m Malleus; mt Mem-
brana tympani, ph
Paukenhöhle, q Qua-
dratum, s Stapes, sp
Spiraculum (nach
ROMER & PARSONS
1991)



Squamoso-Dental-Gelenk zwischen dem zahntragenden Unterkiefer und dem Schläfenbein wurde demzufolge als „sekundäres Kiefergelenk“ bezeichnet, weil es erst im Prozeß der Umwandlung des „primären Kiefergelenkes“ neu gebildet wurde. Neben diesen aus der Embryologie abgeleiteten Schlußfolgerungen bemühte sich auch die Paläontologie, Stützen für diese Hypothesen zu liefern.

ROMER und PARSONS (1991, S. 255) weisen in diesem Zusammenhang auf zahlreiche fossile Formen hin, die ins stammesgeschichtliche Vorfeld der Säuger gestellt werden. Neben dem Kiefergelenk der Reptilien (Quadrato-Articulargelenk) fände sich bei diesen Organismen auch das sekundäre Kiefergelenk der Säuger (Squamoso-Dentalgelenk) gleichzeitig ausgebildet und funktionstüchtig. Abb. 6 stellt zusammenfassend die sich daraus ergebende hypothetische phylogenetische Reihe der Entwicklung des Mittelohres von den Fischen bis zu den Säugern dar.

Für viele Phylogenetiker dokumentiert gerade diese Befundkombination aus Paläontologie und Embryologie einen Beleg für die Stringenz der evolutionstheoretischen Deutung. „Die Reichert-Gauppische Theorie ist damit nach FRICK und STARCK zu einer der am besten fundierten naturwissenschaftlichen Theorien geworden“ (OTTO 1984, S. 225).

„Der Irrtum der Reichert-Gauppischen Theorie“

1984 griff OTTO erneut dieses Thema unter dem provozierenden Titel „Der Irrtum der Reichert-Gauppischen Theorie“ auf. Ziel seiner Diskussion war die Widerlegung dieser gängigen Lehrmeinung und die Etablierung einer alternativen Sichtweise.

OTTOS Kritik stützt sich auf drei wesentliche Punkte. Erstens gelang es der Reichert-Gauppischen Theorie bis heute nicht, befriedigende Antworten auf die kausalen Probleme der phylogenetischen Mittelohrentstehung bei den Säugern zu geben. Der Autor verweist in diesem Zusammenhang auf folgende ungelöste funktionelle und evolutionstheoretische Fragen:

1. Wie sind die beiden Kiefergelenkknochen in das Mittelohr gelangt?
2. Wie wurde die zwischen dem Trommelfell und dem Stapes befindliche Extracolumella ohne einen Funktionsausfall durch das Quadratum und das Articulare ersetzt?
3. Warum und wohin wurde die bereits sehr gut funktionierende(!) Extracolumella verdrängt?

OTTO spricht nicht nur diese Unklarheiten an,

sondern er stellt zweitens die stärkste Stütze der Reichert-Gaupp'schen Theorie, die Deutung der embryologischen Befunde, in Frage. Der embryonale Zustand des fugenlosen und breiten Übergangs zwischen dem Meckelknorpel (Knorpelspange des 1. Pharyngealbogens) und der knorpeligen Hammer- Amboß-anlage gilt als Basis für die Deutung des phylogenetischen Wandels im Bereich des Kiefergelenks und des Mittelohres bei den Säugtieren. Dem entgegen

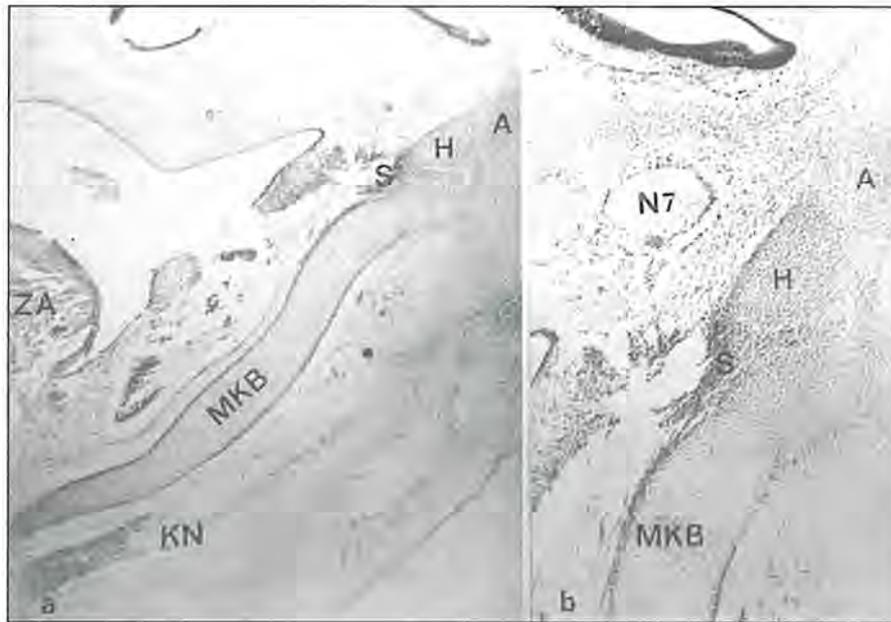


Abb. 7: Frontalschnitt durch die distale Mandibular- und die proximale Hyoidbogenregion eines menschlichen Embryos (Scheitel-Steiß-Länge etwa 10 mm) am 39. Tag. Das Meckelknorpelblastem (MKB) ist deutlich gegenüber dem Hammer-Amboß-Blastem (HA) durch eine Stufenbildung (S) abgegrenzt. Die Stufenbildung kennzeichnet die Grenze zwischen dem 1. und 2. Pharyngealbogen. KN Anlage des Unterkieferknochens, ZA Zungenanlage, N7 Nervus facialis (Aus OTTO, H-D.; 1984; Abb. 2a und 2b).

OTTO: „Nichtsdestoweniger beruht diese Deutung auf einer argen Täuschung. Sie besteht darin, daß man die äußere Erscheinung einer nicht mehr ganz jungen Embryonalstruktur zur Grundlage einer Theorie machte, ohne ihr eigentliches Wesen erkannt zu haben: . . . Wäre aber die knorpelige Hammeranlage der Säuger dem Articularblastem homolog, dann müßte diese Einheit von MK (Meckelknorpel, d. V.) und Hammerblastem auch vor ihrer knorpeligen Umwandlung, . . . nachweisbar sein. Das ist aber nicht der Fall, wie die folgenden embryologischen Befunde beweisen“ (S. 226–227).

Die Anordnung der mesenchymalen Anlagen des Hammers und des Meckelknorpels (Blasteme) bei einem 39 Tage alten menschlichen Embryo zeigt eine deutliche Stufenbildung und Isolation zwischen beiden Strukturen (Abb. 7). Die im folgenden Knorpelstadium bestehende fugenlose Einheit zwischen dem Meckel- und Hammerknorpel ist also nicht ursprünglich, sondern sekundär, ein Ergebnis ihrer Fusion im Rahmen der weiteren Morphogenese.

Als nächsten wichtigen Beleg führt OTTO die anatomisch-topographische Lage des Hammer-Amboß-Blastems bei einem 34 Tage alten menschlichen Embryo an. Dieses befindet sich eindeutig nicht im Bereich des ersten, sondern in dem des zweiten Pharyngealbogens (Hyoidbogen), in welchem sich später der Reichertsche Knorpel entwickelt.

Die Homologiebetrachtungen der Reichert-Gaupp'schen Theorie setzten immer auf der Stufe des Erscheinens knorpeliger Bildungen ein. Das betrachtet OTTO als einen Fehler, weil vor diesem Stadium die anatomisch-topographischen Verhältnisse anders liegen. Die embryologisch jüngeren sind für den Autor aber die genaueren hinsichtlich phylogenetischer Betrachtungen im Sinne der Rekapitulationsregel. Der knorpelige Zustand stellt für OTTO eine caenogenetische, das vorangehende mesenchymale Stadium die palingenetische Bildungsstufe dar. Palingenese im Sinne

HAECKELS (Auszugsgeschichte) bezeichnet den Teil der Embryogenese eines Organismus oder Organs, der als Wiederholung eines Teils seines phylogenetischen Werdens gilt. Die Caenogenese (Fälschungsgeschichte) beschreibt die Abschnitte der Ontogenese, die keinen Bezug mehr zur Phylogenese besitzen. Während HAECKEL diese Prinzipien auf den sich entwickelten Gesamtorganismus bezog, werden sie hier nur auf die Entwicklung einzelner Organe angewendet.

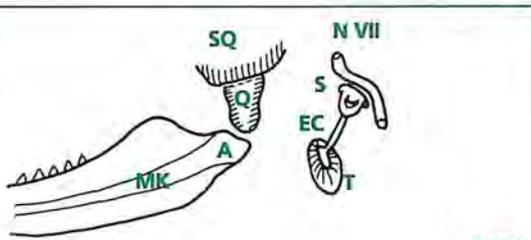
Drittens verweist der Autor auf teratologische Befunde (ontogenetische Fehlbildungen), welche die entwicklungsphysiologische Trennung des Mittelohres und seiner Elemente vom ersten Pharyngealbogen bekräftigen.

Welche Konsequenzen für die Phylogenese der Mittelohrknochen resultieren nach OTTO aus dieser Befundlage? (Abb. 8)

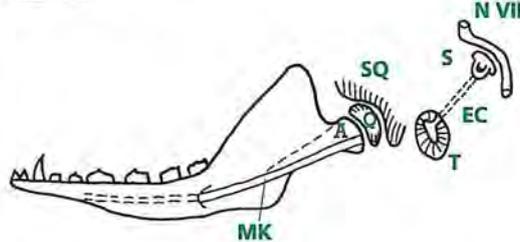
1. Die mesenchymalen Anlagen der Mittelohrknochen bei Säugern liegen getrennt vom Meckelknorpelblastem vor und sind Teil des zweiten Pharyngealbogens. Deshalb können sie nicht mit dem Articulare und dem Quadratum der Reptilien homologisiert werden, da diese aus dem ersten Pharyngealbogen hervorgehen. Die Mittelohrknochen leiten sich phylogenetisch von den Elementen der Columella der Nichtsäuger her.

2. Eine Verlagerung von Quadratum und Articulare in das Mittelohr erfolgte nicht. Beide Elemente wurden bei den Säugern zum Discus articularis des Kiefergelenks bzw. zum Processus condylaris des Unterkiefers (Mandibula) transformiert. Das Kiefergelenk der Säuger ist ein zusammengesetztes Gelenk bestehend aus dem unteren Quadrato-Articulargelenk (zwischen dem Discus articularis und dem Processus condylaris) und dem oberen Quadrato-Squamosalgelenk (zwischen dem Discus articularis und der Schläfenbeinschuppe).

Nichtsäuger



Therapsida



heutige Säugertiere

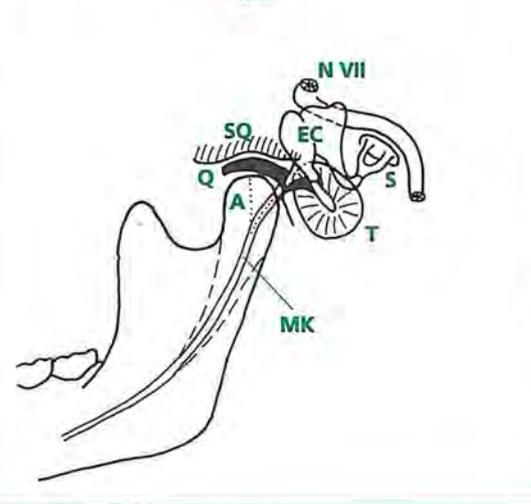


Abb. 8: Hypothetische phylogenetische Entwicklung des Mittelohres und des Kiefergelenkes (nach OTTO 1984). Oben: bei den Nichtsäugern entwickelt sich das Articulare (A) aus dem proximalen Ende des Meckelknorpels (MK). Das Quadratum ist noch fest mit der Schädelbasis (SQ) verbunden. Stapes (S) und Extracolumella (EC) bilden die Columella, die mit dem Trommelfell (T) verbunden ist. Mitte: Situation bei den Therapsida. Das Articularblastem spaltet sich lateralwärts vom MK-Blastem ab und verbindet sich bei seiner Ossifikation fugenlos mit dem Dentale (4). Unten: Die noch bindegewebigen Anlagen des oberen und des unteren Kiefergelenkes (A, Q, SQ) werden in der weiteren Deszendenz der Säuger mit der Extracolumella, aus der Malleus und Incus hervorgehen, nach rostral verlagert. Die Malleusanlage fusioniert dabei mit dem proximalen Ende des MK-Blastems.

3. Da eine Verlagerung von Articulare und Quadratum in das Mittelohr niemals geschah, kann diese folglich kein paläontologisches Indiz der Säugetierentstehung darstellen. Das Erscheinen der Säugetiere kann schon zu Beginn der unteren Trias vor 225 Mill. Jahren angenommen werden. Die dort auftretenden säugerähnlichen Formen besitzen bereits alle charakteristischen Skelettmerkmale der neuen Klasse.

Der Angriff OTTOS auf die Reichert-Gauppsche Theorie blieb ohne Resonanz. Die Lehrbücher der vergleichenden Morphologie und Embryologie halten auch in den jüngsten Ausgaben an ihr bzw. an der Her-

leitung der Mittelohrknochen Hammer und Amboss vom Meckelknorpel fest (ROMER & PARSONS 1991; HINRICHSSEN 1991; FIORONI 1987).

Diskussion

Homologien stehen für vergleichbare, nicht für ursächliche Zusammenhänge

Die dargestellte Auseinandersetzung um die Homologisierung der Mittelohrknochen unter Berücksichtigung ihrer embryonalen Genese, zeigt deutlich die Schwächen und Grenzen dieser Methode für phylogenetische Fragestellungen.

An dieser Stelle sei kurz auf den Unterschied zwischen dem rein methodischen Vorgehen, dem morphologischen Vergleich einzelner Strukturen bei unterschiedlichen Tierformen, und der Interpretation der aufgestellten Homologien hingewiesen. Die von vielen Phylogenetikern benutzte Definition homologer Merkmale verwischt leider die Grenzen zwischen wirklich empirisch erfassbaren und spekulativen Elementen.

So verwenden z. B. SEDLAG und WEINERT (1987, S. 134) den Begriff der „Homologie“ als „Bezeichnung für ein bei zwei oder mehr Taxa (Arten) vorkommendes Merkmal, das sich auf ein gleiches oder entsprechendes Merkmal bei einem vermuteten gemeinsamen Ahnen zurückführen läßt.“

Der morphologische Vergleich basiert auf Kriterien, die zunächst subjektiv festgelegt, mehr oder weniger allgemeine Anerkennung fanden. Die große Zahl der vorgelegten, sich vielfach gleichenden Ansichten zur Homologisierung des Mittelohres durch die idealistische Morphologie und die Phylogenetik resultiert aus der Identität genutzter Forschungsprinzipien beim morphologischen Vergleich. Für diesen Komplex bedeutet das Jahr 1859 in keiner Weise einen Umbruch (vgl. die oben zusammengestellten Homologisierungen prä- und postdarwinistischer Zeit). „Trotz dieser Umdeutung der Begriffe und trotz dem dadurch hervorgerufenen Anschein einer völlig neuen Richtung in der Morphologie ist nun aber von irgend einer Lücke im Gange der Forschung selbst nirgends etwas zu finden. Der Fortschritt der morphologischen Einzelkenntnisse geht fugenlos über das Jahr 1859 hinweg. Die bisherigen Forschungen werden einfach fortgesetzt, ja die Ergebnisse, . . . hätten nicht nur ohne den Darwinismus entstehen können, sondern wären tatsächlich in der Sprache der Typus- und Urformlehre einwandfreier auszudrücken gewesen“ (LUBOSCH 1931, 39).

Mit der Aufstellung von Homologien aufgrund des morphologisch-anatomischen Vergleiches wird jedoch nicht gleichzeitig die Frage beantwortet, warum solche Merkmalsverknüpfungen überhaupt bestehen oder wie sie historisch herausgebildet wurden. Die

idealistische Morphologie suchte die Antwort im übernatürlichen Bereich. Die Verfechter der Abstammungslehre glauben diese Beziehungen allein durch naturgesetzlich determinierte Prozesse erklären zu können. REMANE (1952, S. 293) sieht in der Aufdeckung der Ursachen für die Stammesentwicklung und der sie begründenden Homologie das letzte und schwierigste Evolutionsproblem. Bis heute gelang es der kausalen Phylogenetik nicht, dieses Problem annähernd befriedigend zu lösen. „Die Konstruktion der Stammeslinien im Aufbau der Verwandtschaftsbeziehungen ist von seiner Lösung völlig unabhängig“ (REMANE 1952, S. 293). Damit betont der Autor die Tauglichkeit homologer Merkmale als Beleg für vergleichbare, nicht aber für ursächliche Zusammenhänge.

Ottos Kritik ist berechtigt, die Fragen bleiben

OTTOS Hinweis auf die Unzulänglichkeit der Reichert-Gauppschen Theorie, die Kausalität und funktionelle Notwendigkeit des evolutiven Wandlungsgeschehens zu erklären, ist berechtigt. Allerdings geben seine Thesen auch keine Antwort auf die angesprochenen offenen Fragen. OTTOS Argumentation basiert, wie bei seinen zahllosen Vorgängern, auf dem Vergleich und der Gleichsetzung embryonaler Stadien der Säuger mit den adulten anatomischen Gegebenheiten bei rezenten und fossilen Nichtsäugern. Die zeitliche Verlagerung seiner Homologiebetrachtungen vom Knorpelstadium in das vorangehende Blastemstadium stellt eine alternative Anwendung zur allgemein praktizierten Vorgehensweise dar. Die daraus resultierenden Schlußfolgerungen für die Homologie der Mittelohrknochen stehen gleichberechtigt neben der Reichert-Gauppschen Theorie.

Eine eindeutige Aussage, welche der angegebenen homologen Verknüpfungen den vermuteten stammesgeschichtlichen Verlauf widerspiegelt oder einen solchen zwingend begründet, ist jedoch auf dieser Ebene anhand der vorliegenden empirischen Daten nicht möglich (s. o.).

Das Biogenetische Grundgesetz ist methodisch und inhaltlich wertlos

An dieser Stelle soll auf einige generelle Zweifel gegenüber der Verwendung embryonaler Merkmale im Kontext des Biogenetischen Grundgesetzes eingegangen werden.

Erstens gibt es keine exakt faßbaren und damit verbindlichen Kriterien für den Zeitpunkt des Beginns und der Dauer palingenetischer Abschnitte in der Ontogenese eines Individuums. Palingenesen können nur dann erkannt werden, wenn der exakte, zum Vergleich genutzte phylogenetische Wandel zweifelsfrei bekannt ist. Dies ist im besprochenen Fall nicht gegeben. Die Verstrickung in Zirkelschlüsse auf der Basis des Biogenetischen Grundgesetzes ist unvermeidlich (PETERS 1980).

Zweitens gibt es berechtigten Grund für die Frage, ob es überhaupt möglich ist, sinnvolle anatomisch-topographische Verknüpfungen zwischen sehr früh (innerhalb der Blasto- und Embryogenese) auftretenden Strukturen in der Ontogenese eines Individuums mit den im Adultstadium ausgebildeten aufzustellen. GOEDBLOED (1964) richtet sich mit seinen Untersuchungen zur Mittelohrentwicklung gegen die damit verbundene Vereinfachung der komplizierten, sich ständig wandelnden anatomisch-topographischen Verhältnisse im Bereich des Gesichtsschädels. „In sehr frühen Stadien der Ontogenese, die der endgültigen Ausprägung der topographischen Situation vorangehen, macht es keinen Sinn, Unterschiede zwischen zwei Bereichen eines Gewebes festzulegen, auch wenn aus diesem sich unterschiedliche Entwicklungsprodukte ableiten. Das entspricht der Aussage, frühe topographische Verhältnisse induzieren (...) neue Regionen oder Strukturen, die ihrerseits neue topographische Situationen hervorbringen“ (S. 228, übersetzt durch den Verf.). In den frühesten Phasen der Ontogenese bei Wirbeltieren kommt es innerhalb von Stunden zu drastischen Lageveränderungen einzelner Zell- und Gewebeanteile zueinander. Der anatomisch-topographischen Situation des Adultstadiums, die meist mit dem Beginn der Fetogenese erreicht ist, gehen viele andere voran. Die Problematik tritt also schon im Hinblick auf die Ontogenese eines Individuums auf. Umsomehr muß diese Tatsache bei der Aufstellung von Homologien zwischen verschiedenen Organismen berücksichtigt werden. Das Blastemstadium wie auch die darauf folgende Phase der Pharyngealknorpelbildung gehören zu den sehr frühen Abschnitten der Entwicklung. Die vorgestellten differierenden homologen Beziehungen wurden unter Zugrundelegung eines unterschiedlichen embryonalen Entwicklungsstandes mit divergierenden anatomisch-topographischen Verhältnissen aufgestellt. Es existiert jedoch kein objektiver Maßstab dafür, welcher Entwicklungsstand für phylogenetische Fragestellungen der zutreffende ist. Es gelten, wie gezeigt wurde, vordergründig subjektive Auswahlkriterien.

Drittens besteht kein Grund zur Annahme HAECKELS, daß die Ontogenese nur unter Rückgriff auf die Phylogenese erklärbar sei. „Die Ontogenese oder die Entwicklung der organischen Individuen, als die Reihe von Formveränderungen, . . ., ist unmittelbar bedingt durch die Phylogenese oder die Entwicklung des organischen Stammes (Phylon), zu welchem derselbe gehört“ (HAECKEL 1866, S. 300). Die Ontogenese wird heute als ein multifaktoriell bestimmter, zeitlich und örtlich exakt abgestimmter Prozeß angesehen. DENTON (1988) kommt zum Schluß, daß gerade diese Konstellation einen evolutiven Wandel zu vereiteln droht. „However there is surely enough known now of the richness of the interconnectedness of living systems to raise serious doubts as to whether such a degree of integrative complexity is compatible with the notion that radical biological change can arise by a suc-

cession of individual independent changes in different subsystems which is what the Darwinian model implies... This is a tendency hostile to the evolutionary model of nature ..." (S. 39 u. 40).

Die Reichert-Gaupp'sche Theorie und die Alternative von OTTO sind in ihrem wissenschaftlichen Erklärungswert qualitativ nicht höher als die von REICHERT vorgelegte Ansicht zu bewerten. Es werden Homologien begründet, deren postulierter ursächlicher Zusammenhang aufgrund empirischer Daten bisher nicht einsichtig gemacht werden konnte.

Die Nutzung der Prinzipien des Biogenetischen Grundgesetzes erweist sich für die Aufstellung stammesgeschichtlicher Beziehungen und als kausale Erklärung für die Embryogenese des Mittelohres als wenig hilfreich.

Dank: Reinhard JUNKER und Siegfried SCHERER danke ich für ihre mutmachenden Anregungen und Unterstützung. Ebenso Gisela BRANDT für die Erstellung der Abbildungen und Horst-Dietrich OTTO für die Genehmigung zur Veröffentlichung der Abb. 7.

Literatur

- BERTOLONI R & LEUTERT G (1982) Atlas der Anatomie des Menschen. 3. Bd. Leipzig.
- BLECHSCHMIDT E (1973) Die pränatalen Organsysteme des Menschen. Stuttgart.
- CARUS CG (1815) Lehrbuch der Zootomie. Leipzig.
- DARWIN Ch (1967[1859]) Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Stuttgart (Reclam).
- DENTON M (1988) Integrative complexity and the consequent constraints against evolutionary change. In: Bericht über das internationale Symposium (Heidelberg), S. 30–45.
- FIORONI P (1987) Allgemeine und vergleichende Embryologie der Tiere. Berlin.
- FRANZ V (1927) Ontogenie und Phylogenie: Das sogenannte biogenetische Grundgesetz und die biometabolischen Modi, Abh. Theor. Org. Ent., No. 3, Berlin.
- FRANZ V (1931) Systematik und Phylogenie der Wirbeltiere. in: Handbuch der vergleichenden Anatomie. Hrsg.: L. Bolk, R. Göppert, E. Kallus, W. Lubosch. 1. Bd., 190–196.
- GARSTANG W (1922) The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law, J. Linn. Soc. Zool. 35, 81–101.
- GAUPP E (1898) Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei Wirbeltieren. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 8, 975–1149.
- GOEDBLOED JF (1964) The early development of the middle ear and the mouth cavity. Arch. Biol. (Liege) 79, 207–243.
- GOULD SJ (1977) Ontogeny and Phylogeny. Cambridge.
- HAECKEL E (1866) Generelle Morphologie der Organismen. 2. Bd.: Allgemeine Entwicklung der Organismen. Berlin.
- HAECKEL E (1872) Die Kalkschwämme. Berlin.
- HAECKEL E (1876) Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebenstheiligen. Berlin.
- HINRICHSSEN K (1991) Humanembryologie. Berlin, New York.
- HUSCHKE E (1824) Beiträge zur Physiologie und Naturgeschichte. 1. Bd. Über die Sinne. Weimar.
- HUXLEY T (1869) On the representatives of the malleus and the incus of the Mammalia and the other Vertebrata. Proc. zool. Soc. Lond.
- JUNKER R & SCHERER S (1992) Entstehung und Geschichte der Lebewesen. 3. Aufl., Gießen.
- KÄMPFE L (1985) Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. Jena.
- LUBOSCH W (1931) Geschichte der vergleichenden Anatomie. in: Handbuch der vergleichenden Anatomie. Hrsg.: L. Bolk, R. Göppert, E. Kallus, W. Lubosch. 1. Bd., 3–76.
- MECKEL JF (1820) Handbuch der menschlichen Anatomie. 4. Bd. Halle, Berlin.
- OKEN L (1821) Esquisse du Systeme d'Anatomie, de Physiologie et d'Histoire naturelle. Paris.
- OKEN L (1823) Etwas über den Pariser Königsgarten. Isis. Litter.-Anz. p. 401.
- OTTO H-D (1984) Der Irrtum der Reichert-Gaupp'schen Theorie. Anat. Anz. Jena 155, 223–238.
- PETERS W (1867) Über das Os tympanicum und die Gehörknöchelchen der Schnabeltiere in Bezug auf die Frage der Deutung des Quadratbeins bei den Vögeln. Monatsber. kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin.
- PETERS W (1874) Über die Gehörknöchelchen und ihr Verhältnis zu dem ersten Zungenbeinbogen bei Sphenodon punctatus. Monatsber. kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin.
- PETERS DS (1980) Das Biogenetische Grundgesetz – Vorgeschichte und Schlußfolgerungen. Medizinhist. J. 15, 57–67.
- RATHKE H (1932) Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Riga, Dorpat.
- REICHERT C (1836) Ueber die Visceralbogen der Wirbeltiere und deren Metamorphosen bei den Vögeln und den Säugethieren. Müllers Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Medizin. S. 120–222.
- ROMER AS & PARSONS TS (1991) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. (übers. u. bearb.: H. Frick), 5. Auflage. Hamburg, Berlin.
- RUDOLPHIE KA (1823) Grundriss der Physiologie. 2. Bd. Berlin.
- SEDLAG U & WEINERT E (Hrsg.; 1987) Wörterbücher der Biologie–Biogeographie, Artbildung, Evolution. Jena.
- SPEMANN H (1915) Zur Geschichte und Kritik des Begriffes der Homologie. In: Hinneberg P (Hg): Die Kultur der Gegenwart. 3(4), 63–86. Leipzig, Berlin.
- SPEMBER GH (1989) Craniofacial Embryology. 4. Auflage Cambridge 1989.
- SPIX JB (1815) Cephalogenesis sive capitis ossei structura, formatio et significatio. München.
- ST. HILAIRE EG (1820) Mitteilungen an den Herausgeber der Isis. Isis 1820. Beilage Nr. 20, p. 153.
- WEBER EH (1820) De aure et auditu hominis et animalium. P. 1. De aure animalium aquatiliium. Lipsiae.

Genetische Algorithmen als Evolutionsprogramme?

Eberhard Bertsch, Köhlerwaldstr. 45b, 58300 Wetter

Zusammenfassung: Verschiedene Arten sogenannter genetischer Algorithmen werden in Angewandter Mathematik und Informatik als spezielle Suchverfahren verwendet. Z. MICHALEWICZ, ein führender Vertreter dieses Forschungsgebietes, faßt empirische und theoretische Erkenntnisse über solche Algorithmen zusammen. Im vorliegenden Artikel werden die Grundthesen des Autors vorgestellt und erörtert.

Zbigniew MICHALEWICZ (1992) erörtert Algorithmen, die im weitesten Sinne von den aus der Biologie bekannten Prinzipien Mutation und Selektion Gebrauch machen.

Eine Population von individuellen Zeichenfolgen wird durch systematische, aber lokal zufällige Veränderungen der Zeichenketten und Auswahl der jeweils nach vorgegebenen Kriterien als beste bewerteten insgesamt schrittweise verändert.

Die Erwartung, daß dabei nach einer gewissen Zahl von Iterationen (Generationen) optimale Lösungen ermittelt werden, läßt sich offenbar überprüfen. Die genannte Methode tritt damit sozusagen als spezielle Alternative neben andere Suchverfahren, die in Mathematik und Informatik Verwendung finden.

Schon der Buchtitel bringt zum Ausdruck, daß der Autor die klassische Definition des Begriffs „Genetischer Algorithmus“ erweitern und für die so gewonnenen neuen Konzepte andere Bezeichnungen wählen will.

Den klassischen Begriff möchte er offenbar so verstanden wissen, daß die genannten zufälligen Veränderungen ausschließlich zeichenweise Mutationen einer linearen Zeichenfolge oder Rekombinationen vorhandener Stücke aus zwei Zeichenfolgen (Cross-overs) sein müssen. Alle Überlegungen in den ersten vier Kapiteln behandeln Fälle, bei denen eine solche Beschränkung grundsätzlich vorausgesetzt wird.

Das Buch beansprucht nun, eine erste umfassende Darstellung der bisher isolierten Literatur zum Thema, die in Fachzeitschriften und Tagungsbänden erschienen ist, zu liefern. Obwohl die Kerngedanken in mathematisch präziser Weise ausformuliert werden, stellt das Buch keine hohen Anforderungen an den Leser. Die Ansätze werden im übrigen an umfangreichen Beispielen erläutert. Die Mathematikkenntnisse aus den ersten beiden Jahren eines ingenieurwissenschaftlichen oder naturwissenschaftlichen Studiums sind durchweg hinreichend zum Verständnis des Textes.

Erste Beispiele

Als einführendes Beispiel werden Populationen aus 50 Individuen betrachtet, die in je 22 Bits mögliche Argumentwerte für das Produkt einer Sinus-Funktion mit einer linearen Funktion darstellen. In dem vorgegebenen Intervall besitzt die Produktfunktion 15 lokale Maxima und ein globales Maximum. Um das globale Maximum mit einer Genauigkeit von mehreren Dezimalziffern zu erreichen, werden etwa 100 Iterationen benötigt.

Ein weiteres Beispiel behandelt die Summe zweier Funktionen der bisherigen Art

$$f(x_1, x_2) = x_1 \sin(4\pi x_1) + x_2 \sin(20\pi x_2)$$

In dem betrachteten Teil der Ebene hat $f(x_1, x_2)$ mehrere hundert lokale Maxima. Das Selektionsverfahren wählt nicht absolut, sondern gibt den einzelnen Individuen (Punkten) lediglich eine Wahrscheinlichkeit in Abhängigkeit von ihrer Bewertung durch die Funktion.

Es werden 1000 Iterationen durchgeführt. Interessanterweise ist das beste Individuum (dasjenige mit dem höchsten Funktionswert) nach 1000 Durchgängen schlechter als manche aus früheren Populationen. Algorithmisch ließe sich dies selbstverständlich leicht beheben, wenn jeweils einige bisherige Rekordhalter vor Löschung geschützt würden.

In einem nachfolgenden Abschnitt wird der Versuch unternommen, das Verhalten eines genetischen Algorithmus wahrscheinlichkeitstheoretisch zu beschreiben. Zentral ist dabei der Begriff des Schemas, also einer Zeichenfolge, in der einzelne Positionen unbestimmt bleiben.

Zum Beispiel repräsentiert das Schema

$$(1 * * 0 1)$$

die vier konkreten Zeichenfolgen

$$\begin{aligned} &(1 0 0 0 1), \\ &(1 0 1 0 1), \\ &(1 1 0 0 1) \\ \text{und} &(1 1 1 0 1). \end{aligned}$$

Aus der Annahme, daß die durch ein bestimmtes Schema dargestellten Strings überdurchschnittliche Bewertungen durch die Zielfunktion erhalten, lassen sich Aussagen über den voraussichtlichen Erfolg des Schemas im weiteren Verlauf der Iterationen herleiten. Es ist zu erwarten, daß zu einem späteren Zeitpunkt

ein größerer Anteil der dann vorhandenen Strings konkrete Ausprägungen eines solchen Schemas sind als zuvor.

Diese Erkenntnis ist nicht überraschend, da sie eigentlich nur die pauschale Wirksamkeit der Selektion hinsichtlich einzelner betrachteter Merkmale feststellt. Allerdings findet man leicht Beispiele, die diese theoretischen Aussagen im konkreten Einzelfall nicht bestätigen.

Ein schwieriges grundsätzliches Problem bei der Verwendung genetischer Algorithmen ist die Möglichkeit einer verfrühten Konvergenz zu lokalen Maxima. Gründe dafür lassen sich in der Struktur der Auswahl- und Bewertungsmethoden wie auch in speziellen Eigenschaften der zu optimierenden Funktionen selbst finden.

Hier wird deutlich, daß recht unterschiedliche und teilweise komplexe Voraussetzungen erfüllt sein müssen, um im konkreten Fall einen günstigen Verlauf der Generationsfolge zu erhalten. Die Schaffung geeigneter Voraussetzungen schließt die Definition problemabhängiger Mutations-Operatoren ein. Der Versuch, dem Problem durch genetische Meta-Algorithmen begegnen zu wollen, verschleiert etwas den Umstand, daß von seiten des Benutzers wesentliche Vorgaben erfolgen müssen.

Numerische Optimierung

In mehreren kurzen Abschnitten wird das Thema „Numerische Optimierung“ erörtert. Dabei tritt das zusätzliche Problem der Zahlen-Darstellung in den Vordergrund, das die Informatik von den technischen Teildisziplinen wie Schaltkreisentwurf und Rechnerarchitektur bis hin zu vielen Anwendungs-Gebieten durchzieht.

Insbesondere wurden Festkomma- und Gleitkomma-Formate bezüglich ihrer Eignung geprüft.

Es zeigt sich, daß die Gleitkomma-Darstellung wesentliche Vorteile aufweist. Auch läßt sie sich leichter für problemspezifische Operatoren ausnutzen.

Der Versuch, die Vorteile zusammenfassend zu beschreiben, wirkt dennoch unbefriedigend, da kein einzelner Aspekt als besonders wichtig herausragt. Vermutlich würde man wie in der allgemeinen Programmiermethodik auch Fälle finden können, in denen Gleitkommazahlen gerade nicht überlegen sind.

Wegen der Notwendigkeit, Mantissen und Exponenten zu trennen, ist die Komplexität der elementaren Operationen hier höher als bei Festkommazahlen. Allerdings läßt sich dieser Nachteil durch schnellere Berechnungen in der Bewertungsphase ausgleichen. An einigen konkreten Optimierungsfragen, die hier nicht im einzelnen aufgeführt werden sollen, diskutiert

der Autor Ansätze zur lokalen Feinabstimmung. Hierunter ist zu verstehen, daß nach einer gewissen Anzahl von Generationen mehr und mehr von der globalen Suche zur Verbesserung in Details übergegangen werden soll.

Dies läßt sich verwirklichen durch einfache Zusatz-Vorkehrungen:

Mit zunehmender Generationenzahl werden Bits mit geringem Stellenwert, also im (dezimalen) Beispiel einer Zahl

84532427

gerade die Ziffern 7,2,4,...

mit größer werdender Wahrscheinlichkeit mutiert, während die Wahrscheinlichkeit für eine Änderung höherwertiger Ziffern abnimmt.

Diese Operation wird „nicht-uniforme“ Mutation genannt (NUM).

Der Effekt dieser offensichtlich zielgerichteten Verbesserung des Verfahrens ist beeindruckend: Mit NUM erreichen die Resultate (in ausgewählten Beispielen) selten eine geringere Genauigkeit als wenige Tausendstel eines Prozents, während ohne NUM kaum jemals ein Prozent erreicht wird.

Zur Erörterung der Frage, wie numerische Randbedingungen eines Optimierungsproblems zu behandeln sind, werden zwei vorhandene Programmsysteme (GENOCOP und GAFOC) an vielfältigen Beispielen experimentell verglichen. Zu einer abschließenden Aussage, die das eine System als dem anderen überlegen ausweisen könnte, kommt es allerdings nicht, da die Unterschiede weitgehend qualitativer Art sind.

GENOCOP verarbeitet lineare Gleichungen und Ungleichungen, die durch Einsetzen in der bekannten Weise vereinfacht werden. Bei der Suche nach Optima wurden spezielle Operatoren wie die genannte NUM-Mutation eingesetzt, weiterhin die Linearkombination zweier Vektoren, da Konvexität des Lösungsraums vorliegt.

GAFOC bietet demgegenüber ein iteratives Verfahren für eine Klasse von Funktionen

$I(x, u)$ mit $x = (x_0, \dots, x_n)$; $u = (u_0, \dots, u_{n-1})$,

die

$$x_{k+1} = ax_k + bu_k \quad (k = 0, 1, \dots, n-1)$$

sowie konstanten Randbedingungen für alle x_k , u_k genügen.

Für diese spezielle Klasse von Problemen liefert GAFOC sehr gute Ergebnisse. Die Iterationszahl liegt in den betrachteten Fällen allerdings bei einigen Tausenden.

In einem eigenen Kapitel werden allgemeine Vergleiche zwischen klassischen genetischen Algorithmen und solchen Ansätzen durchgeführt, die

MICHALEWICZ „evolution strategies“ nennt. Wie schon in der Einleitung des Buches wird der Gegensatz darin gesehen, daß genetische Algorithmen auf Mengen von einfachen Zeichenketten operieren, in denen jede Position gleichermaßen verändert werden kann, während Evolutionsstrategien komplexe Datentypen mit geradezu themenbezogenen Merkmalen manipulieren und dabei nicht alles gleichermaßen ändern können. In der vorwiegend verbalen Argumentation kommt der Autor zu dem Ergebnis, daß die beiden Betrachtungsweisen sich in gewisser Hinsicht nur unwesentlich unterscheiden, daß jedoch manche Ideen der einen oder anderen Schule entstammen und nach ihrer Veröffentlichung andernorts übernommen wurden.

Beispielsweise ist er der Ansicht, daß die Wahl von Gleitkommazahlen zuerst von den Vertretern der „evolution strategy“, die Verwendung von Rekombinations-Operatoren hingegen zuerst von den Forschern auf dem Gebiet der Genetischen Algorithmen eingeführt wurden.

Dieser Abschnitt bildet zugleich den Einstieg in die Behandlung von Optimierungs-Verfahren für eine Reihe von jeweils sehr spezifischen, nicht durchweg numerischen Problemen.

Transportprobleme

Lineare Transportprobleme gehören zu den am einfachsten verständlichen Optimierungsaufgaben überhaupt. Dabei werden maximale Ressourcen an verschiedenen Standorten einerseits und minimale Liefermengen an verschiedene Orte andererseits fest vorgegeben. Die Aufgabe besteht darin, die Transportkosten möglichst gering zu halten.

Jede Lösung besteht aus einer Angabe, wieviel von wo nach wo zu liefern ist. Hier zeigt sich, daß die einfache Bitstring-Darstellung von Lösungen bei zufälliger Veränderbarkeit zu schlechtem Verhalten des Optimierungsverfahrens führt.

Demgegenüber sind Matrixdarstellungen mit Quellorten als Zeilen und Zielorten als Spalten wesentlich günstiger.

**Das Kernanliegen könnte
man – etwas überzeichnet – so
darlegen: Plumpes
Herumprobieren bringt nichts!**

Der entscheidende Punkt ist, daß durch eine problembezogene Datenstruktur (nämlich die zweidimensionale Tabelle), die gerade nicht für beliebige andere Optimierungsaufgaben geeignet ist, wesent-

liche Vorteile entstehen. MICHALEWICZ kommt hier zum Kernanliegen seines Buches, das man – etwas überzeichnet – wie folgt darlegen könnte:

Plumpes Herumprobieren bringt nichts!

Der Lösungsraum wie auch die zulässigen Formen der darin auszuführenden, zufälligen Veränderungen müssen hochspezifischen Strukturbedingungen genügen, wenn überhaupt nützliche Ergebnisse erzielt werden sollen.

Auf diesen Punkt möchten wir weiter unten noch mehrmals zurückkommen.

Der „reisende Handelsvertreter“

Noch deutlicher wird das Prinzip der intelligenten Vorgabe von Datenstrukturen bei Verfahren zur Lösung des berühmten „Traveling Salesman Problem“ (TSP).

Zu minimieren sind dabei die Reisekosten eines Handelsvertreters, der n Städte besucht. Bekanntlich sind alle TSP-Algorithmen mit exakter Ausgabe zeitlich ineffizient. (Die NP-Vollständigkeit ist nachgewiesen). Also wird man sich ohnehin mit angenähert optimalen Lösungen zufrieden geben müssen.

Michalewicz zeigt, daß nicht nur hochgradig problembezogene Datenstrukturen erforderlich sind, sondern darüber hinaus ausdrücklich hierfür entwickelte Veränderungen. Eine Fülle von diesbezüglichen Lösungen werden diskutiert.

Um eine Version herauszustellen: Da jeder Ort der Reise nur einmal vorkommen soll, werden Rekombinationen so definiert, daß zunächst Stücke einer Route in eine andere übernommen werden, dann aber alle nicht in dem Stück enthaltenen Orte in ihrer ursprünglichen Teilreihenfolge einsortiert werden.

Es ist ganz offensichtlich, daß diese Art der Modifikation mit „Mutation“ und „Crossover“ im klassischen (unintelligenten) Sinne wenig zu tun hat.

Bei zwei Ausgangs-Kandidaten

$$p_1 = (1\ 2\ 3\ | \ 4\ 5\ 6\ 7\ | \ 8\ 9),$$

$$p_2 = (4\ 5\ 2\ | \ 1\ 8\ 7\ 6\ | \ 9\ 3)$$

entsteht so zunächst aus den mittleren Stücken

$$q_1 = (x\ x\ x\ | \ 1\ 8\ 7\ 6\ | \ x\ x),$$

$$q_2 = (x\ x\ x\ | \ 4\ 5\ 6\ 7\ | \ x\ x),$$

dann durch Einsortieren in der vorherigen Reihenfolge

$$r_1 = (2\ 3\ 4\ | \ 1\ 8\ 7\ 6\ | \ 5\ 9),$$

$$r_2 = (2\ 1\ 8\ | \ 4\ 5\ 6\ 7\ | \ 9\ 3).$$

(Die senkrechten Striche dienen lediglich der besseren Lesbarkeit.)

Viele weitere Planungsprobleme, darunter das sehr anschauliche Graphenzeichnungsproblem, bei dem beliebige Abhängigkeiten endlich vieler Elemente möglichst gleichmäßig und unkompliziert auf einer Zeichenfläche abgebildet werden sollen, lassen sich ebenfalls durch stark eingeschränktes Probieren der einen oder anderen Art behandeln. Das Graphenzeichnungsproblem tritt im Alltag immer dann auf, wenn verschiedenartige Beziehungen zwischen Institutionen oder Personen in Form von Pfeilen auf einem Blatt Papier darzustellen sind. Die Erfahrung zeigt, daß auch Menschen bei dieser Aufgabe mehrere, jeweils optimierende Anläufe unternehmen.

Die Einzelschritte eines solchen probierenden Suchens im Raum der zweidimensionalen Zeichnungen haben mit den genetischen Operationen Mutation, Selektion und Rekombination kaum mehr als den Namen gemeinsam.

Um überhaupt mögliche Lösungen zu finden, muß neben einer stark problembezogenen Art der Veränderung wiederum auf die Einhaltung vielfältiger Randbedingungen geachtet werden, deren bloße Formulierung schon erheblichen algorithmischen Aufwand erfordert.

Ein Beispiel mit offensichtlichen praktischen Anwendungen ist die Erstellung eines Stundenplans. Die Objekte, die dabei verändert (im wesentlichen: vertauscht) werden dürfen, sind Fächer, Klassen, Räume und Lehrer. Jede bloß zeichenweise Veränderung ist hier (selbstverständlich) belanglos. Die weitgehende Bedeutung der Daten muß unbedingt berücksichtigt werden.

Ein so entwickeltes Programm für diese Aufgabe wurde an einer Schule in Mailand erfolgreich eingesetzt.

Als letztes Spezialgebiet wird das sogenannte maschinelle Lernen betrachtet. Die einschlägige Literatur beschäftigt sich fast ausschließlich mit der Erkennung allgemeiner Gesetzmäßigkeiten anhand einer Menge von positiven und negativen Beispielen.

Die Hypothesen über Gesetzmäßigkeiten, die dabei entstehen, werden in verschiedener Weise abgewandelt und gemischt. Auch hier sind die Freiheitsgrade der Darstellung stark eingeschränkt. Wie es nicht anders zu erwarten ist, werden sehr viele Beispiele zur Stabilisierung erfolgreicher Hypothesen benötigt. Die behandelten konkreten Gesetzmäßigkeiten als solche besitzen im übrigen eine äußerst einfache Struktur.

Die Zusammenfassung des Buchinhaltes, die der Autor im Schlußabschnitt gibt, ist stark an den aus seiner Sicht aktuellen Einzelfragen orientiert. Andererseits versäumt er auch hier nicht, auf die Wichtigkeit des bereits mehrfach genannten Problems der Wahl geeigneter Datenstrukturen für konkrete Themenbereiche hinzuweisen. Bei der Vielfalt des behandelten Stoffes und der verwendeten Methoden ist dieses der eigentliche, integrierende Aspekt der Monographie.

Für zunehmend stärkere Verfahren zur zielgerichteten Optimierung

$$V_1 < \dots < V_n$$

(mit $<$ als Halbordnung)

wird dabei abnehmende Anwendbarkeit auf vorhandene Probleme

$$\text{domain}(V_n) \subseteq \dots \subseteq \text{domain}(V_1)$$

behauptet.

Die Frage, ob und inwieweit evolutive Verfahren für die Informatik insgesamt von wesentlicher Bedeutung sind, wird nicht ausführlich behandelt. Vermutlich setzt der Autor eine positive Antwort auf diese Frage auch auf seiten des Lesers voraus.

Stellungnahme

Im Rahmen dieses Überblicks erscheint mir folgende zusammenfassende Darstellung angemessen:

Die Nützlichkeit einer an genetischen Prozessen orientierten Suchmethodik ist jeweils nur innerhalb fest vorgegebener Rahmenbedingungen ersichtlich, und zwar um so mehr, je stärker die algorithmische Formulierung des Vorgangs auf die speziellen Suchziele Rücksicht nimmt. Eine allgemeine evolutive Optimierbarkeit beliebiger Zeichenketten, die in programmtechnischer oder sonstiger Weise vorläufige Lösungen eines Problems darstellen, ist unter realen Platz- und Zeitbeschränkungen nicht erkennbar.

**Eine Analogie zu
molekularbiologischen
Gegebenheiten ist sicherlich nur
unter erheblichen Vorbehalten
möglich.**

Eine Analogie zu molekularbiologischen Gegebenheiten ist sicherlich nur unter erheblichen Vorbehalten möglich, allein schon wegen der ganz unterschiedlichen Erhaltungsbedingungen bei Lebewesen und bei technischen Objekten.

Es muß jedoch angemerkt werden, daß die kausale Evolutionsforschung bei der Frage nach dem Erklärungspotential der bekannten genetischen Veränderungen auf konzeptuelle Unterscheidungen stößt, die den hier behandelten auffallend ähneln. JUNKER & SCHERER (1992) unterscheiden begrifflich zwischen Mikro- und Makro-Evolution. Mikro-Evolution im dort beschriebenen Sinne läßt sich etwa mit einem Suchverfahren bei vorheriger Festlegung von Datenstrukturen und problemspezifischen Operationen vergleichen. Demgegenüber läßt sich das Konzept der Makro-Evolution als vergleichbar mit einer uneingeschränkten Suche ohne zielgerichtete Faktoren aus-

weisen. Die Erkenntnisse über kausale Bedingungen einer behaupteten Makroevolution sind ähnlich gering wie die Erwartungen, die an eine völlig beliebige Suche gestellt werden können.

Das Buch von MICHAŁEWICZ läßt sich somit in der fachübergreifenden Diskussion allgemeiner evolutiver Paradigmen als technisch präzisiertem Bezugspunkt nutzen.

Durch die Aufnahme des Buches in die bekannte „Artificial Intelligence Series“ haben die Herausgeber die sicher unerwünschte Nebenwirkung erzielt, daß man den Inhalt als nur fachspezifisch relevant für ein bestimmtes Teilgebiet der Informatik mißverstehen kann. Mir ist daran gelegen, daß der vorliegende Stoff

breiten Kreisen von Naturwissenschaftlern und Ingenieuren bekannt wird. Darüber hinaus wäre zu wünschen, daß beispielsweise Mediziner und Geisteswissenschaftler den hier vorgenommenen Versuch einer Präzisierung von Möglichkeiten und Grenzen evolutiver Ansätze zur Kenntnis nehmen.

Literatur

JUNKER R, SCHERER S (1992) Entstehung und Geschichte der Lebewesen. 3. Aufl., Gießen.

MICHAŁEWICZ Z (1992) Genetic Algorithms + Data Structures = Evolution Programs. Springer Series „Artificial Intelligence“, Berlin – Heidelberg – New York.

KURZBEFÜRTE

Asteroiden im Visier der Weltraumerkundung

Lange Zeit hielt man Asteroiden für langweilige Felsbrocken, für die sich eine Weltraummission nicht lohnt. Sie sollen schon seit Jahrmilliarden geologisch inaktive, tote Körper sein, die keinen Magnetismus haben, gleichmäßig bekratert sein sollen und schon gar keinen Vulkanismus haben. Man wollte bei einem Vorbeiflug „eben mal vorbeischaun“, wenn es sich sozusagen nicht vermeiden läßt: Dann, wenn man z. B. im Rahmen einer „richtigen“ Weltraummission mehr oder weniger zufällig an einem solchen Objekt vorbeikommen sollte. Dies ist inzwischen wiederholt geschehen und prompt hat sich das Bild gewandelt.

Die Asteroiden kamen erstmals ins Gespräch, als gegen Ende des auslaufenden 18. Jahrhunderts und zu Beginn des 19. Jahrhunderts zweierlei zusammenkam: Zum einen wurde eine mathematische Gesetzmäßigkeit für Planetenabstände erkannt und zum anderen ein Objekt zwischen den Planeten Mars und Jupiter entdeckt.

Überzeugt von einer strengen Ordnung im Planetensystem gingen die beiden Herren TITUS und BODE daran, einen mathematischen Zusammenhang für die Abstände der Planeten von der Sonne zu suchen. Dieser Zusammenhang ist in Tab. I wiedergegeben. Neben den mathematisch gefundenen Werten in Einheiten von AE (1 Astronomische Einheit als „Metermaß“ des Planetologen entspricht dem mittleren Abstand von Sonne und Erde von ca. 150 Millionen Kilometern) sind die gemessenen Werte angegeben. Ein Vergleich zeigt neben einer verblüffenden Übereinstimmung beider Zahlengruppen einen Hinweis auf



Abb. 1:
Erstes Bild eines
Asteroiden (Gaspra)
durch die Raumsonde
Galileo.

eine Lücke. Der „Verband der Planetenjäger“ sollte diese Lücke durch eine großangelegte Suche schließen.

Die Ereignisse kamen diesem ehrenwerten Verein jedoch zuvor: Im Jahre 1801 hatte der italienische Astronom G. PIAZZI im Raum zwischen Mars und Jupiter Ceres entdeckt, der mit seinem Durchmesser von knapp über 1000 km den größten Kleinplaneten darstellt. Diese Entdeckung galt als eine glänzende Bestätigung der Voraussage durch TITUS-BODE.

Es wurde jedoch schnell klar, daß dieser Körper aufgrund seiner Größe letztlich nicht der gesuchte Planet sein konnte. Dafür war er zu klein. Inzwischen sind eine ganze Reihe von Körpern in dieser Region bekanntgeworden und die Entdeckungen in diesem Bereich sind noch nicht abgeschlossen. Bis heute sind etwa 3500 Objekte numeriert; mehrere Tausend wurden nur für kurze Zeit gesehen, gingen dann aber wieder aus dem Gesichtsfeld verloren. Gelegentlich gelingt dank moderner Foto- und Computertechnik noch nach Jahrzehnten eine Wiederentdeckung. Man geht heute davon aus, daß es eine Million Asteroiden mit einem Durchmesser von über 1 Kilometer gibt. Einige Objek-

Tab. 1: Ordnung im Planetensystem

Planet	Abstand von der Sonne	
	in AE	nach TITUS-BODE (r)
Merkur	0,39	0,4
Venus	0,72	0,7
Erde	1,0	1,0
Mars	1,52	1,6
		2,8
Jupiter	5,20	5,2
Saturn	9,54	10,0

Abstand $r = 0,4 + 0,3 \times 2^n$ mit $n = -\infty, 0, 1, \dots$

te haben ähnliche Bahnen, sodaß man sie als Familie zusammengefaßt hat. Zur Flora-Familie beispielsweise gehören Objekte bis 15 km, die wahrscheinlich Fragmente eines Zusammenstoßes darstellen.

Alle bislang erwähnten Informationen stammen aus erdgebundenen Beobachtungen. Die Beobachtungsmöglichkeiten wurden erst vor zwei Jahren erheblich erweitert, als die Raumsonde Galileo am ersten Asteroiden vorbeiflog und ihn vermaß. Der Asteroidengürtel war zuvor durchaus im Bewußtsein der Raumfahrer verankert, aber eher als Gefahrenquelle für Raumfahrzeuge behandelt worden, die den äußeren Teil des Planetensystems erreichen sollten und deshalb durch diesen Trümmergürtel hindurch mußten.

Erstes Asteroiden-Portrait. Ende 1991 funkte die Raumsonde Galileo auf ihrem Weg zu Jupiter das erste Bild eines Asteroiden zur Erde, welches in Abb. 1 gezeigt wird. Es stammte von Gaspra, einem 20 x 10 x 11 km großen Objekt, auf dessen Oberfläche nur eine geringe Anzahl von Kratern zu sehen war, seltsame Rillen entdeckt wurden und auf dessen Oberfläche eine relativ dicke als Regolith bezeichnete Staubschicht ausgemacht wurde. Sie kann nur so entstanden sein, daß Auswurfmaterial beim Einschlagsprozeß aufgrund der Gravitationskraft des getroffenen Körpers zurückgefallen ist. Dies wirft Probleme auf, da die Fluchtgeschwindigkeit auf Gaspra wegen seiner geringen Masse lediglich 10 m/sec beträgt. Deshalb sollte man erwarten, daß alle Trümmer eines Einschlags davonfliegen. Aus beiden Erscheinungen – der geringen Bekraterung und der dicken Staubschicht – schließt man für Gaspra auf ein nicht allzugroßes Alter als „selbständiges“ Objekt – allenfalls 300–500 Millionen Jahre. Da Gaspra für die Umgestaltung seiner Oberfläche durch Vulkanismus zu klein ist, kann das nur bedeuten – so das heutige Verständnis – daß Gaspra früher Teil eines größeren Asteroiden gewesen sein dürfte.

So interessant einzelne Oberflächenstrukturen auch waren; die größte Überraschung überhaupt war:

Gaspra ist magnetisch!

Eigentlich hatte sich das Magnetometer-Team der Raumsonde Galileo nichts vom Vorbeiflug versprochen. Aber der Experimentator meinte: „Wir hatten das ausgeprägte Gefühl, daß man wenigstens mal hinschauen sollte, wenn man zum ersten Mal einer neuen Art Himmelskörper begegnet.“ So wurde Gaspra zum bislang kleinsten Himmelskörper im Sonnensystem mit einem bekannten Magnetfeld. „Der Ursprung von Gaspras Magnetfeld ist ein Rätsel. Gaspra ist sicher zu klein, um selbst einen geschmolzenen Kern zu haben und über den Dynamo-Effekt ein Magnetfeld zu erzeugen. Aber es bedeutet, daß Gaspra einen hohen Eisenanteil hat.“ (Anonymus 1993) Es ist allerdings alles andere als klar, wie dieses Magnetfeld den erwähnten katastrophalen Einschlag bei seiner Abspaltung von einem Mutterkörper überlebte.

Toutatis in der Radarfalle. In der Reihenfolge der Entdeckungen ist hier eine von der Erde aus gemachte Untersuchung zu erwähnen. Bei seinem erdnahen Vorbeiflug in 3,6 Millionen Kilometern Entfernung im Dezember 1992 wurde Toutatis mit speziellen Radareinrichtungen verfolgt. Toutatis zeigte sich dabei als das bislang unregelmäßigste Objekt im Sonnensystem. Er besteht im wesentlichen aus zwei Körpern mit im Mittel 2,5 und 4 Kilometern Durchmesser, die jeweils mit einigen 100 Metern großen Kratern bedeckt sind. Die Oberfläche weist eine ausgedehnte Staubschicht auf. Es steht außer Frage, daß wir hier Fragmente einer Katastrophe sehen, die einen größeren Körper zerstörte. Anschließend soll es zu sanfteren Begegnungen gekommen sein, die zwei Komponenten „zusammengeklebt“ haben. Das kombinierte Objekt rotiert in 10 bis 11 Tagen um seine gemeinsame Achse.

Überraschung bei Ida. Krater, Magnetfeld und Asteroidenmond; das sind die Überraschungen, deren Bedeutung in der Reihenfolge bereits ausgedrückt ist. Die Zeitschrift „Astronomy“ vom April 1994 faßte die Ergebnisse mit den Worten zusammen: „Als Wissenschaftler den ersten Blick auf Ida warfen, kam das einem Schock gleich“ (BURNHAM 1994): Ida muß ihrem Verständnis nach wegen ihrer dichten Bekraterung steinalt sein. Etwa 2 Milliarden Jahre werden gehandelt. Eigentlich sollte sie nur so alt sein wie Gaspra, da Ida zur gleichen Familie der Koronis gehören sollte wie Gaspra. Man glaubte, daß diese Familie Bruchstücke eines großen Körpers enthalten, die im Zuge einer kosmischen Katastrophe vor etwa 200 Millionen Jahren auseinandergebrochen sein sollen. Gaspra paßte in dieser Hinsicht mit seiner nur leicht bekraterten Oberfläche ins Bild. Ida dagegen gar nicht. „Was ist die Lösung des Rätsels?“ fragt Robert BURNHAM in dem oben erwähnten Artikel aus „Astronomy“. Niemand weiß es. Der einzige Ausweg ist die



Annahme, daß Ida ein Eindringling ist und eigentlich gar nicht zur Familie gehört. Warum hat sie dann so ähnliche Bahnelemente?

Eine weitere Möglichkeit, die „Astronomy“ erwähnt, ist, daß die Wissenschaftler die Koronis-Familie nicht wirklich verstehen, was heißt, daß es eben keine Antwort gibt.

Idas Oberfläche sieht der des Erdmondes sehr ähnlich. Man sieht überall Krater von jeder Größe bis zur Auflösungsgrenze. Auf der anderen Seite des Spektrums der Größenverteilung von Kratern findet man Einschläge riesigen Ausmaßes. Teilweise sind die Krater hell, wie man das vom Mond her auch kennt. Teilweise sind sie jedoch dunkel. Dies könnte ein Hinweis auf gewisse Schichtungen im Innern des Asteroiden sein, die in einigen Fällen durchstoßen wurde.

Galileo untersuchte nicht nur die Geologie von Ida. Man entdeckte erneut wie bei Gaspra eine Störung des interplanetaren Magnetfeldes, was als Hinweis auf ein eigenes Magnetfeld gilt.

Bei einer der letzten Auswertungen von Daten, die wegen der lädierten Datenübertragungsantenne für hohe Datenraten (Richtantenne) nur in kleinen Datenraten (Rundstrahlantenne) übermittelt werden können, fand man ganz am Rande des Bildausschnittes einen hellen Punkt, der als Mond von Ida betrachtet wird. Abb. 2 zeigt diese Szene. Eigentlich sollte Ida zu klein



Abb. 2b: 1993 (243) I, Idas Mond mit einem Durchmesser von ca. 1,5 km. Der Bahnradius liegt größenordnungsmäßig bei 100 km.

Abb. 2a:
Der Kleinplanet (243) Ida mit seinem Mond (Aufnahme der Galileo-Sonde vom 28. August 1993, die am 23. März 1994 zur Erde überspielt wurde).

sein, um einen Mond zu halten. Deshalb meint auch G. RADONS (1994): Eine Konfiguration aus Asteroid und Mond ist wahrscheinlich relativ kurzlebig. Bereits nach einigen Millionen Jahren sollte sie sich aufgrund von Störungen durch Jupiter und andere Asteroiden wieder aufgelöst haben.

Erneut soll „Astronomy“ (BURNHAM 1994) zu Wort kommen: „Lots of questions, few answers.“ Im Laufe des Jahres werden die Wissenschaftler noch die Gelegenheit haben, die ganze Datenfülle vom Band-speicher der Raumsonde abzuhören. Die Hoffnung ist, daß dann zumindest einige Antworten gegeben werden können.

Norbert Pailer, Meersburg

Beiträge zu Gaspra und Toutatis sind teilweise einer 2. erweiterten Auflage von „Neues aus der Planetenforschung – Unerwartete Ergebnisse durch Weltraumsonden“ vom gleichen Autor entnommen.

Literatur

- ANONYMUS (1993) Asteroid Gaspra surprises astronomers. Astronomy, April 1993 (Kurzbericht).
 BURNHAM R (1994) Here's looking at Ida. Astronomy, April 1994.
 RADONS G (1994) (243) Ida: Ein Asteroid mit Mond. Sterne und Weltraum 5/1994.

Neuer Archaeopteryx-Fund in Solnhofen

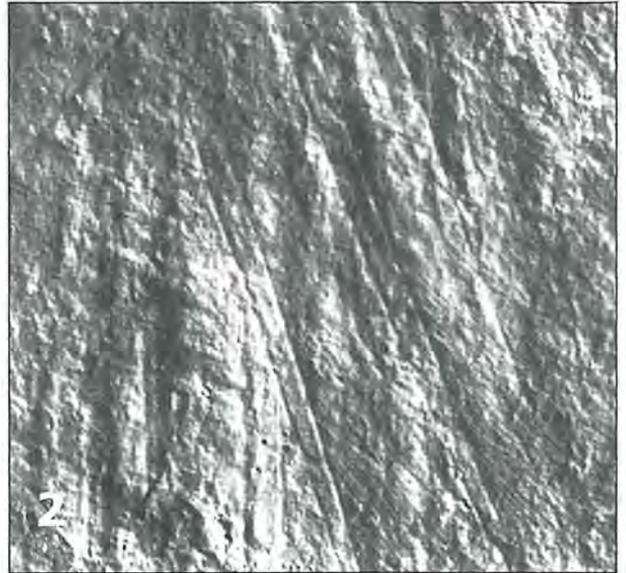


Abb. 1: *Archaeopteryx bavarica* nov.sp. des Solnhofener Aktienvereins. 1: Befiederung der Handschwingen des rechten Flügels. 2: Vergrößerung aus 1, Federschäfte und Federfahnen mit Federästen sind deutlich zu erkennen. Wiedergabe mit freundlicher Genehmigung von P. WELLNHOFER (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München) und F. PFEIL (Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München). Originalabbildung in *Archaeopteryx* 11 (1993) S. 33.

Am 3. August 1992 wurde auf der Langenaltheimer Haardt bei Solnhofen vom Hackstockmeister Jürgen HÜTTINGER ein neues Exemplar des „Urvogels“ *Archaeopteryx* gefunden (WELLNHOFER 1993). Nachdem 1988 das 6. Exemplar beschrieben wurde (WELLNHOFER 1988), welches lange Jahre unerkannt in den Archiven des Bürgermeister-Müller-Museums in Solnhofen lag, ist dieser 7. Skelettfund in mehrfacher Hinsicht ungewöhnlich. Erstens ist er kleiner als die bisher gefundenen Exemplare von *Archaeopteryx lithographica*, hat aber im Gegensatz zu diesen ein verknochertes Brustbein und repräsentiert somit vermutlich ein erwachsenes Exemplar. Zweitens weist er eine längere Hinterextremität auf, welche nicht in eine postulierte allometrische Wachstumsreihe der übrigen *Archaeopteryx*-Exemplare paßt. Wellnhofer schlägt vor, daraus die neue Art *Archaeopteryx bavarica* abzuleiten. Allerdings werden bestimmte Abweichungen von einer allometrischen Reihe auch zwischen verschiedenen Rassen einer Art beobachtet.

Von Bedeutung ist auch der nochmalige Nachweis deutlicher Abdrücke von Federn (Abb. 1). Damit ist die aufsehenerregende, phantasievoll begründete und heftig bestrittene (CHARIG et al. 1986) Behauptung des Astronomen Sir Fred HOYLE endgültig widerlegt, daß es sich beim Federkleid der ersten *Archaeopteryx*-Funde um Fossilfälschungen gehandelt habe. Da F. HOYLE außerdem ein scharfer Gegner des Urknall-Modells ist, hatte man ihn zuweilen (völlig zu Unrecht) in das Lager der „Kreationisten“ gestellt.

Erneut werden *Archaeopteryx* relativ gute Flugeigenschaften zugeschrieben; dazu würde auch die von WELLNHOFER vermutete Greif- und Klammerfunktion des Fußes als mögliche Anpassung an das Baumleben passen; die teilweise erhaltenen Hornkrallen enden in scharfen Spitzen und zeigen keine Abnutzungserscheinungen (vgl. auch FEDUCCIA 1993). Eine Entscheidung darüber, wie *Archaeopteryx* einer vermuteten Evolution des Vogelfluges zuzuordnen ist, kann auch jetzt nicht sicher getroffen werden. Wie der Fund jedoch erneut zeigt, bergen die Schatzkammern der Solnhofener Plattenkalke wohl noch viele aufregende Geheimnisse (ein Besuch im Jura-Museum in Eichstätt lohnt sich!).

Siegfried Scherer, Freising

Literatur

- CHARIG AJ, GREENAWAY F, MILNER C, WALKER A, WHYBROW PJ (1986) *Archaeopteryx* is not a forgery. *Science* 232, 622–626.
- FEDUCCIA A (1993) Evidence from claw geometry indicating arboreal habits from *Archaeopteryx*. *Science* 259, 790–793
- WELLNHOFER, P. (1988) Ein neues Exemplar von *Archaeopteryx*. *Archaeopteryx* 6, 1–30.
- WELLNHOFER, P. (1993) Das siebte Exemplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten. *Archaeopteryx* 11, 1–47.

Kontroverse Diskussion um alte DNA

Erste Untersuchungen von alter DNA aus Organismen, welche schon vor langer Zeit gestorben sind, wurden vor 10 Jahren (HIGUCHI et al. 1984) veröffentlicht. In jüngster Zeit wurden aufsehenerregende Arbeiten über die Sequenzierung genetischen Materials von Fossilien publiziert, denen ein sehr hohes Alter zugesprochen wird. Die Entdeckung und Entwicklung der Polymerase-Kettenreaktion (PCR: polymerase chain reaction) hatte der molekularen Paläontologie einen gewaltigen Impuls verliehen. Es handelt sich dabei um ein Kopierverfahren für DNA, das es ermöglicht, im Extremfall ein DNA-Molekül innerhalb von Stunden millionenfach zu vervielfältigen. Die Reihe von Publikationen über alte DNA erreichte ihren vorläufigen Höhepunkt in einem Bericht über die DNA-Sequenz (Fragmente von 315 bzw. 226 Basenpaaren) eines in Bernstein erhaltenen Rüsselkäfers, dessen Alter mit 120–135 Millionen Jahren angegeben wird (CANO et al. 1993).

Verschiedene Wissenschaftler kritisieren den Versuch, immer noch ältere Nucleinsäurestrukturen aufzuklären mit dem Hinweis auf Befunde aus der genetischen Forschung und vielfältige Fehlerquellen. So weiß man aus der Mutageneseforschung um die begrenzte Stabilität der DNA. Die DNA-Kette wird durch Hydrolyse- und Oxidationsprozesse sowie durch nichtenzymatische Methylierung zerstört – auch in lebenden Zellen, wo jedoch ein aufwendiges Reparatursystem auftretende Schädigungen ausbessert (LINDAHL 1993). Enzymatische Prozesse und Mikroorganismen zerstören ebenfalls die genetische Information abgestorbener Zellen sehr effektiv. Geochemische Untersuchungen über die Lebensdauer organischer Makromoleküle schränken die Wahrscheinlichkeit der Existenz von Millionen Jahre alter DNA ein. Ein Problem, das nicht ernst genug genommen werden kann, liegt in der faszinierenden Möglichkeit der oben skizzierten PCR-Technik begründet. Durch die Möglichkeit, ein DNA-Molekül

millionenfach zu kopieren, besteht die Gefahr der Kontamination der untersuchten Proben durch externe, d.h. nicht ursprünglich von der Probe stammenden DNA-Fragmenten. Man muß aus diesem Grund bei derartigen Untersuchungen sehr genau prüfen, ob die gefundene Sequenz wirklich auf genetischem Material vom untersuchten Objekt beruht.

Sollten DNA-Fragmente tatsächlich wie behauptet lange Zeiträume von vielen Millionen Jahren unverseht überstehen, müssen irgendwelche Schutzmechanismen postuliert werden. Man spekuliert darüber, daß Bernstein im Hinblick auf Konservierung der DNA eine sehr geeignete Matrix für Fossilien darstellt. Diese Vermutung beruht aber vor allem darauf, daß die bislang ältesten erfolgreichen Untersuchungen an Bernsteinpräparaten vorgenommen worden sind. Kenntnisse über zugrundeliegende Mechanismen stehen noch aus.

Beim bisherigen Kenntnisstand scheint die Diskussion offen zu sein (LEWIN 1994). Möglicherweise bietet die hier vorliegende Situation aber auch Anlaß, die den Fossilien zugeordneten Alter nochmals zu überprüfen.

Harald Binder, Konstanz

Literatur

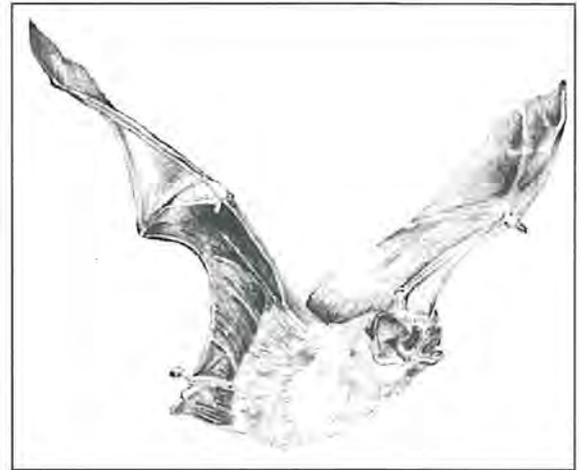
- CANO RJ, POINAR HN, PIENIAZEK NJ, ACRA A, POINAR GO (1993) Amplification and sequencing of DNA from a 120–135-million-year-old weevil. *Nature* 363, 536–538.
- HIGUCHI R, BOWMAN B, FREIBERGER M, RYDER OA, WILSON AC (1984) DNA sequences from the Quagga, an extinct member of the horse family. *Nature* 312, 282–284.
- LEWIN R (1994) Fact, fiction and fossil DNA. *New Scientist*, Jan., 38–41.
- LINDAHL T (1993) Instability and decay of the primary structure of DNA. *Nature* 362, 709–715.

Evolvierten Fledermäuse zweimal?

Fledermäuse sind als aktive Flieger ungewöhnliche Säugetiere und haben auch die menschliche Phantasie beflügelt. Gemessen an der Zahl von 950 Fledermausarten handelt es sich um eine sehr erfolgreiche Säugergruppe. Fossil sind sie ab dem Eozän überliefert (Abb. 1); evolutionäre Vorstufen sind unbekannt. Die bestens erhaltenen ältesten Vertreter besaßen ein Sonarsystem, das heutigen Formen gleicht.

Die Fledermäuse werden in zwei Untergruppen eingeteilt, die Megachiroptera und Microchiroptera (Groß- und Kleinfledermäuse). Angesichts der Komplexität und Homologie des Flugapparates und der mit ihm verbundenen Organe und Verhaltensweisen liegt unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen die Annahme nahe, daß die Fledermäuse monophyletisch sind, d. h. auf eine einzige bereits geflügelte Stamm-

Abb. 1:
Leislers Fledermaus
(*Nyctalus leisleri*), eine
Kleinfledermaus (oben) und
Palaechiropteryx aus der
Grube Messel (unten).



form zurückgehen. Dies ist überraschenderweise jedoch umstritten. Grund dafür ist der Befund, daß die Gehirnorganisation der beiden Untergruppen sehr verschieden ist – so verschieden, daß PETTIGREW (1986) in der phylogenetischen Rekonstruktion der Gehirnorganisation mehr Gewicht gibt als dem Flugapparat. Denn die Merkmale des Gehirns der Megachiropteren gleichen denen der Primaten und Flattermakis (Dermoptera) in zahlreichen Details, während die Mikrochiropteren darin den übrigen Säugetieren entsprechen. Danach wären die Primaten mit den Flattermakis und den Großfledermäusen als monophyletisch zu betrachten („flying primate hypothesis“), während die Kleinfledermäuse konvergent entstanden wären. Der unabhängigen Evolution der Fledertiere stehen jedoch neben dem im großen und ganzen gleichartig gebauten Flugapparat weitere exklusive Gemeinsamkeiten der Klein- und Großfledermäuse im postcraniellen Skelett- und Muskelsystem entgegen. Dagegen spricht die Position der Penis-Eichel wiederum für PETTIGREWS flying primate-Hypothese.

Molekulare Daten tragen nicht zur Klärung der widersprechenden phylogenetischen Beziehung bei, sondern verwirren eher. Beispielsweise können aufgrund von Hämoglobinsequenzen zwar die Großfledermause nach der Bewertung von BAKER et al. (1991) mit einigen Kleinfledermäusen zusammengefaßt werden, andere Microchiropteren fallen jedoch in andere Cluster, so daß nach diesen Daten nicht einmal die Kleinfledermäuse in eine monophyletische Gruppe gestellt werden können.

Wie immer die Bewertung der Merkmalsverteilungen der Fledermäuse vorgenommen wird, muß doch in jedem Fall mit einem erheblichen Umfang von Konvergenzen gerechnet werden – eine Situation, vor der die phylogenetisch orientierten Systematiker oft stehen. Hier handelt es sich um einen besonders gravierenden Fall. Konvergenzen könnten somit wichtige Anknüpfungspunkte für eine nicht-evolutionär orientierte Systematik bieten. Wenn postulierte evolutionäre Kanalisierungen und Umbauvorgänge nicht berücksichtigt werden müssen, ist der Weg frei,



die Merkmalsverteilungen nach einem Baukastensystem zu verstehen, in dem jede Kombination möglich ist, die zu lebensfähigen Organismen führt.

Reinhard Junker, Baiersbrunn

Literatur

- PETTIGREW (1986) Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. *Science* 231, 1304–1306.
BAKER RL, NOVACEK MJ & SIMMONS NB (1991) On the monophyly of bats. *Syst. Zool.* 40, 216–231.

Weitere Literaturhinweise bei:

- GARNER P (1993) Did Bats Evolve Twice? Origins – *Journal of the Biblical Creation Society* 6(16), 28–22.

Ribozyme und die Entstehung des Lebens

RNA-Moleküle (Ribonucleinsäure) zeigen eine Vielfalt von interessanten Eigenschaften. Spektakulär war der Nachweis durch CECH und ALTMAN, die unabhängig voneinander die Fähigkeit bestimmter RNA-Spezies demonstrieren konnten, sich selbst zu schneiden, spleißen und aus Bausteinen zusammensetzen (CECH 1987; 1990; ALTMAN 1990). 1992 konnten NOLLER und seine Mitarbeiter den Nachweis erbringen, daß die ribosomale RNA aus dem thermophilen Eubakterium *Thermus aquaticus* Peptidyltransferase-Aktivität zeigt (NOLLER et al. 1992). Sie behandelten 23S Ribosomen mit Proteinase K und SDS und unterzogen die Proben anschließend intensiven Extraktionen mit Phenol (nach einer solch drastischen Behandlung ist kein Proteinanteil mehr zu erwarten) und fanden immer noch Peptidyltransferase-Aktivität. Somit konnte gezeigt werden, daß ribosomale RNA in der Lage ist, Peptidbindungen zu knüpfen, d.h. Peptide (Proteine) zu synthetisieren. BARTEL & SZOSTAK (1993) haben ein System entworfen, welches auf RNA-Molekülen basiert, die einen Abschnitt von 220 Basen zufälliger Sequenz aufweisen. Die Autoren geben die Größe des in ihren Experimenten verwendeten RNA-pools mit geschätzten 10^{15} verschiedenen Sequenzen an. In den Experimenten sollen nun die synthetischen RNA-Moleküle mit zufälliger Sequenz zwei vorgegebene RNA-Moleküle miteinander verknüpfen und zwar über einen Mechanismus, wie er von den Polymerasen und Replikasen bekannt ist, bei Ribozymen aber noch nicht beobachtet wurde. Das Experiment war so konzipiert, daß die erfolgreichen Sequenzen angereichert und in einem neuen Ansatz optimiert werden konnten. Nach zehn Versuchszyklen (Generationen) war die Verknüpfungsreaktion in Gegenwart der Ribozyme 7×10^5 mal schneller, verglichen mit derselben Reaktion ohne katalytische RNA. Damit wurde demonstriert, daß durch *in vitro* Selektion eine neue Klasse von Ribozymen isoliert werden kann. Die Autoren spekulieren über die Bedeutung ihrer Resultate bezüglich einer RNA-Replikase bei einer abiotischen Lebensentstehung.

Diese Spekulationen können jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, daß noch keine experimentellen Arbeiten vorliegen, die eine präbiotische Synthese der Komponenten von Nucleinsäuren oder gar von Oligonucleotiden gezeigt oder auch nur wahrscheinlich gemacht hätten (ELLINGTON 1993, SHAPIRO 1988, 1993). So hat SHAPIRO (1988) in einem Übersichtsartikel darauf aufmerksam gemacht, daß noch keine plausible Synthese für Ribose vorliegt. Diese Arbeit hat eine fieberhafte Suche nach einfachen Alternativen zur Ribose als Grundbaustein von Nucleotiden ausgelöst.

Bisher ist jedoch noch keine spezifische Synthese eines Ribose-Äquivalents veröffentlicht worden. Man hofft mit einer solchen Alternative das Problem der Chiralität umgehen zu können, bzw. unabhängig in einem späteren Schritt lösen zu können. Prinzipiell würde jedoch eine einfachere Alternative zur Ribose (wie immer diese auch aussehen mag) neuen Erklärungsbedarf schaffen. Es müßte der Übergang von einer einfachen Struktur (möglicherweise achiral) zu einer komplexeren (Ribose) plausibel gemacht werden. Für die Stickstoff-Heterocyclen der Nucleotide gilt ähnliches (SHAPIRO 1993).

Die neueren Untersuchungen von RNA zeigen ein faszinierendes Repertoire an Reaktionsmöglichkeiten, deren Grenzen noch nicht absehbar scheinen. Ihr Beitrag zum Verständnis des Lebens bzw. seiner Entstehung ist spekulativer Natur und verbirgt sich hinter dem schillernden Begriff „RNA world“. Wenn angesichts solcher Modelle der Selbstreplikation von 'extremely primitive living systems' (ELLINGTON 1993) die Rede ist, scheint jedoch das Phänomen 'Leben' weniger erklärt als vielmehr ignoriert worden zu sein.

Harald Binder, Konstanz

Literatur

- ALTMAN S (1990) Enzymatische Spaltung der RNA durch RNA. *Angew. Chem.* 102, 735-744, *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* 29, 749.
- BARTEL DP & SZOSTAK JW (1993) Isolation of new ribozymes from a large pool of random sequences. *Science* 261, 1411-1418.
- CECH TR (1987) RNA als Enzym. *Spektrum der Wissenschaft*, Jan., 42-51.
- CECH TR (1990) Selbstspleißen und enzymatische Aktivität einer intervenierenden Sequenz der RNA von *Tetrahymena*. *Angew. Chem.* 102, 745-755, *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* 29, 759.
- ELLINGTON AD (1993) Experimental testing of theories of an early RNA world. *Meth. Enzymol.* 646-664.
- NOLLER HF, HOFFARTH V & ZIMNIAK L (1992) Unusual resistance of peptidyl transferase to protein extraction procedures. *Science* 256, 1416-1419.
- SHAPIRO R (1988) Prebiotic ribose synthesis: a critical analysis. *Origins of Life and Evol. Biosph.* 18, 71-85.
- SHAPIRO R (1993) The prebiotic role of adenine: a critical review. Poster at the 10th International Conference on the Origin of Life, Barcelona.

Bakterien mit Nase?



Abb. 1: Schemazeichnung des Darmbakteriums *Escherichia coli*. Mehrere Motoren sind rings um die Zelle verteilt, sie erstrecken sich über Cytoplasmamembran (CM), Zellwand (ZW) und äußere Membran (AM). An der Achse des Motors ist über einen Haken die Geißel angebracht. Der Motor kann links oder rechts drehen, dann bewegt sich das Bakterium „vorwärts“ oder „rückwärts“. Das Chemorezeptorenfeld (CR) ist grundsätzlich an einem Längsende der Zelle (polar) lokalisiert. Die Chemorezeptoren übermitteln ihre Signale über Signalproteine nach einem nicht ganz genau bekannten Mechanismus an die Motoren (Pfeile). Nach PARKINSON & BLAIR (1993), verändert.

Nasen bei Mikroorganismen? Ungewohnte Vorstellung! Immerhin, wenn man Bakterien in einen Nährstoff-

Konzentrationsgradienten setzt, fangen sie an, in die richtige Richtung zu schwimmen – nämlich dahin, wo sie etwas zu essen finden. Einmal benötigen sie dazu einen Motor (an sich schon ein außergewöhnliches Gebilde – durchschnittlich bewegt sich das Coli-Darm-Bakterium *Escherichia coli* mit Hilfe seines Super-Hyper-Ultra-Miniatur-Elektromotors mit etwa 20 Zell-Längen pro Sekunde fort).

Zweitens müssen über Chemorezeptoren die Nährstoffmoleküle wahrgenommen werden. Daraus resultiert eine gerichtete Bewegung (Chemotaxis). Diese erfolgt vermutlich so, daß das Bakterium eine Konzentration „riecht“, einige Körperlängen schwimmt, wieder „riecht“ und aus dem Vergleich der beiden Werte ableitet, ob die Richtung gut war. Wenn ja, wird die Bewegung fortgesetzt, wenn nicht, dann erfolgt eine Richtungsänderung.

Bis vor kurzem hat man geglaubt, daß die Chemorezeptoren bakterieller Zellen zufällig über die Zelloberfläche verteilt sind (vgl. PARKINSON & BLAIR 1993). Um diese Annahme zu prüfen, haben MADDOCK & SHAPIRO (1993) Antikörper gegen Chemorezeptoren mit winzigen Goldkugeln markiert. Wenn diese Antikörper an die Oberfläche von Bakterienzellen binden, kann man im elektronenmikroskopischen Bild die Goldkugeln betrachten (Immunogold-

lokalisation). Das Ergebnis war beeindruckend: An einem Ende der Zelle sind die Goldkugeln sehr eng beieinander, in anderen Bereichen kommen sie gar nicht vor. Daraus muß man schließen, daß die Chemorezeptoren in einem räumlich sehr eng begrenzten Feld angeordnet sind (Abb. 1).

Mit einer Nase kann man riechen, d.h. bestimmte Stoffe werden durch Chemorezeptoren im Riechepithel detektiert; Bakterien haben Chemorezeptoren in einem räumlich sehr eng begrenzten Bereich, welche nach ihren molekularen Funktionsprinzipien vielleicht gar nicht so sehr verschieden sind von denen des Menschen. Darüber hinaus zeigt das Nasenorgan in der Regel an, wo „vorne“ ist, nämlich in der Richtung, wohin man sich bewegen will; das Chemorezeptorenfeld an einem polaren Ende des Coli-Bakteriums könnte diesem Kennzeichen auch entsprechen.

Haben Bakterien also eine Nase? Nun ja, etwas ausgefallen ist sie schon.

Siegfried Scherer, Freising

Literatur

- MADDOCK JR & SHAPIRO L (1993) Polar location of the chemoreceptor complex in the *Escherichia coli* cell. *Science* 259, 1717–1723.
 PARKINSON JS & BLAIR DF (1993) Does *E. coli* have a nose? *Science* 259, 1701–1702.

Der Umfang von Gattungen und Familien bei Farn- und Blütenpflanzen

Erste Ergebnisse der Grundtypbiologie (SCHERER 1993) haben gezeigt, daß Grundtypen mindestens auf dem Niveau von Gattungen, höchstens auf dem Niveau von Familien (vielleicht vereinzelt bis zur Ordnung hinauf) zu erwarten sind. Daß diese Untergrenze bei der Gattung liegt, ist sicher kein Zufall, denn im allgemeinen haben Systematiker ein sehr gutes Gespür dafür, welche Arten besonders nahe zusammengehören; dafür wurde der Begriff Gattung (Genus) geschaffen. In gleicher Weise geht es auch in der Grundtypbiologie darum, nahe Zusammengehörendes zusammenzufassen.

Wer Grundtypen verstehen will, tut gut daran, Gattungen, wie sie uns die klassische Systematik vorführt, genau zu studieren, weil Arten einer Gattung sehr oft miteinander kreuzbar sind. Zahlreiche Gattungen enthalten nur eine Art; man nennt sie monotypisch. Ein Beispiel ist die Gattung *Pteridium* (Adlerfarn), der weltweit nur die eine Art *Pteridium aquilinum* (Gemeiner Adlerfarn) angehört. Die durchschnittliche Artenzahl von Gattungen dürfte etwa bei 10 liegen.

Besonders aufschlußreich sind aber jene Gattungen, die eine größere Zahl von Arten umfassen. Da eine Art gewöhnlich durch mehrere Merkmale von ihren Nachbar-Arten unterschieden ist, kommt bereits eine große Fülle an Phänotypen zusammen, wenn man sich etwa Gattungen mit 50 oder 100 Arten vorstellt. Umso eindrucksvoller ist die Variationsbreite in Gattungen, die diese Artenzahlen noch überschreiten. Dabei sei hier außer acht gelassen, daß einige Systematiker solche Großgattungen in mehrere kleinere Gattungen aufgliedern. Solche Formalien ändern am Prinzip nichts und werden gewöhnlich von einem Teil der Kollegen nicht geteilt. Übrigens scheint es fast die Regel zu sein, daß Systematiker, die eine Gattung im weltweiten Vergleich bearbeiten und sich entsprechend der großen Variabilität und Übergänge bewußt sind, zu einer weiteren Gattungsauffassung gelangen als Systematiker, die nur Teile einer Gattung im Blickfeld haben. Solche artenreiche Gattungen umfassen oft die unterschiedlichsten ökologischen Anpassungen, nicht selten kommen krautige Pflanzen und Sträucher oder Bäume nebeneinander vor oder ggf. die verschiedensten Blütenfarben. Ähnlich ist hingegen innerhalb einer Gattung gewöhnlich der Grundbauplan der Blüten bzw. sonstigen Fortpflanzungsorgane.

Die in Tab. 1 aufgeführten 36 Gattungen (nach WILLIS 1985 und ENGLER 1954, 1964) haben 500 Arten oder mehr. Drei unter ihnen – *Selaginella* (Moosfarn), *Lycopodium* (Bärlapp) und *Asplenium* (Streifenfarn) – gehören zu den Farnartigen, alle übrigen sind Vertreter der Bedecktsamigen Blütenpflanzen. Besonders

Tab. 1: Die artenreichsten Pflanzengattungen

Gattung	ungefähre Zahl der Arten		
		<i>Pedicularis</i> (Läusekraut)	600
		<i>Phyllanthus</i>	600
		<i>Polygala</i> (Kreuzblume)	600
<i>Astragalus</i> (Tragant)	2000	<i>Rhododendron</i> (Alpenrose)	600
<i>Carex</i> (Segge)	2000	<i>Berberis</i> (Berberitze)	500
<i>Euphorbia</i> (Wolfsmilch)	2000	<i>Centaurea</i> (Flockenblume)	500
<i>Piper</i> (Pfeffer)	2000	<i>Eucalyptus</i>	500
<i>Senecio</i> (Greiskraut, Kreuzkraut)	2000	<i>Eupatorium</i> (Wasserdost)	500
<i>Solanum</i> (Nachtschatten)	1700	<i>Gentiana</i> (Enzian)	500
<i>Mesembryanthemum</i> (Mittagsblume)	1000	<i>Impatiens</i> (Springkraut)	500
<i>Peperomia</i> (Peperomie)	1000	<i>Loranthus</i> (Eichenmistel)	500
<i>Ficus</i> (Feige)	800	<i>Lycopodium</i> (Bärlapp)	500
<i>Oxalis</i> (Sauerklee)	800	<i>Mimosa</i> (Mimose)	500
<i>Salvia</i> (Salbei)	700	<i>Panicum</i> (Hirse)	500
<i>Selaginella</i> (Moosfarn)	700	<i>Passiflora</i> (Passionsblume)	500
<i>Asplenium</i> (Streifenfarn)	650	<i>Potentilla</i> (Fingerkraut)	500
<i>Agave</i>	600	<i>Primula</i> (Primel, Himmelschlüssel)	500
<i>Erica</i> (Heide)	600	<i>Quercus</i> (Eiche)	500
<i>Pandanus</i> (Schraubenpalme)	600	<i>Salix</i> (Weide)	500
		<i>Silene</i> (Lichtnelke)	500

formenreich sind die Gattungen *Euphorbia*, *Carex*, *Senecio* und *Astragalus*, die jeweils etwa 2000 Species umfassen.

Die große Mehrzahl aller Familien umfaßt eine mittlere Zahl von Gattungen (2–99). Bei etwa 30 sind es 100 oder mehr. Unter diesen befinden sich die 5 Familien von Blütenpflanzen, bei denen mehr als 500 Gattungen beschrieben worden sind; das sind zugleich die mit den höchsten Artenzahlen (Tab. 2).

Inwieweit solche Familien, ob sie nun zwei oder viele Gattungen enthalten, nur einen oder aber mehrere Grundtypen umfassen, wird sich erst nach detaillierten Untersuchungen zeigen.

Einfacher scheint die Situation bei jenen Familien zu sein, die nur eine Gattung umfassen, also bei den monogenerischen Familien. Unter den etwa 560 Familien von Farn- und Blütenpflanzen sind etwa 140 (also 1/4) nur durch eine Gattung vertreten (WILLIS 1985). So ist z. B. *Equisetum* (Schachtelhalm) mit seinen 23 Arten die einzige Gattung der Equisetaceae (Schachtelhalmgewächse). Diese können artenreich sein, z. B. kennt man 170 Arten des Schmarotzers *Cuscuta*

Tab. 2: Arten- und gattungsreiche Pflanzenfamilien.

<i>Asteraceae</i> (Korbblütler):	850 Gattungen, 17 000 Arten.
<i>Orchidaceae</i> (Orchideen):	735 Gattungen, 17 000 Arten.
<i>Poaceae</i> (Süßgräser):	620 Gattungen, 10 000 Arten.
<i>Fabaceae</i> (inkl. <i>Mimosaceae</i> und <i>Caesalpinaceae</i> , Hülsenfrüchtler bzw. Schmetterlingsblütler i.w.S.):	600 Gattungen, 12 000 Arten.
<i>Rubiaceae</i> (Rötengewächse):	500 Gattungen, 6 000 Arten.

(Seide) und 700 Arten der zu den Bärlappen zählenden Gattung *Selaginella* (Moosfam). Es ist zwar grundsätzlich denkbar, daß monotypische Familien mit Vertretern von Nachbarfamilien gemeinsam einen Grundtyp bilden, doch darf man wohl im allgemeinen davon ausgehen, daß solche Familien je einem Grundtyp entsprechen.

Unter den angesprochenen Familien verdienen jene besondere Erwähnung, die insgesamt nur durch eine Art repräsentiert sind. Es sind etwa 20–50 Familien. Die meisten davon sind nur Spezialisten vertraut. Etwas bekanntere Beispiele sind vielleicht die Adoxaceae (Moschuskrautgewächse), die Hippuridaceae (Tannwedelgewächse) und die Ginkgoaceae (Ginkgoengewächse). Letztere Familie (und damit vermutlich der

Grundtyp) ist also weltweit nur durch die eine Art *Ginkgo biloba* vertreten. Wie Fossilfunde belegen, sind solche Grundtypen früher oft artenreicher gewesen.

Herfried Kutzelnigg, Essen

Literatur

- ENGLER A (1954, 1964) Syllabus der Pflanzenfamilien. 2 Bände. Berlin: Borntraeger.
 SCHERER S (1993) Typen des Lebens. Berlin: Pascal.
 WILLIS JC (1985) Dictionary of flowering plants and ferns. 8. ed. Cambridge.

Schnelle Mikroevolution beim Grundtyp der Kraniche?

Tab. 1: Übersicht über die Arten der Kranichfamilie (Gruidae). Die beiden im Text erwähnten Hauptgruppen der Gruinae sind mit „W“ bzw. „S“ markiert.

Familie: Gruidae (Kraniche)
Unterfamilie: Gruinae
Gattung: <i>Grus americana</i> (Schreikranich) W
<i>Grus grus</i> (Kranich) W
<i>Grus nigricollis</i> (Schwarzhalbkranich) W
<i>Grus monacha</i> (Mönchskranich) W
<i>Grus japonensis</i> (Mandschuren-Kranich) W
<i>Grus vipio</i> (Weißnackten-Kranich) W
<i>Grus canadensis</i> (Kanadischer Kranich*) S
<i>Grus antigone</i> (Sarus-Kranich) S
<i>Grus rubicunda</i> (Brolga-Kranich) S
<i>Grus leucogeranus</i> (Nonnenkranich) S
Gattung: <i>Bugeranus carunculatus</i> (Klunkerkränich) S
Gattung: <i>Anthropoides virgo</i> (Jungfernkranich) S
<i>Anthropoides paradisea</i> (Paradieskranich) S
Unterfamilie: Balearicinae
Gattung: <i>Balearica pavonina</i> (Nördl. Kronenkranich)
<i>Balearica regularum</i> (Südl. Kronenkranich)

* Der Kanadische Kranich kommt in mehreren Unterarten vor.

Über die stammesgeschichtlichen Beziehungen der 15 heute lebenden Kranicharten (Familie Gruidae, Tab. 1) sowie über die genetische Variabilität von Kranichpopulationen ist wenig bekannt. Daher untersuchten DESSAUER et al. (1992) die Variabilität verschiedener Proteine von 147 Kranichen, wobei mindestens ein Individuum pro Art zur Verfügung stand.

Überraschend wurde bei Schreikranichen (*Grus americana*), einer stark gefährdeten

Vogelart, eine unerwartet hohe genetische Variabilität gefunden. Bemerkenswert ist, daß die Population (221 Individuen im Jahre 1991) Mitte dieses Jahrhunderts einen Engpaß erlebt hatte, bei dem die Anzahl der Vögel auf nur 15 Exemplare abgesunken war. Dieses Ergebnis steht allerdings im Gegensatz zu den Daten von LONGMIRE et al. (1992) und unveröffentlichten Daten von DESSAUER & GEE (1992), die bei anderen Studien derselben Population eine verringerte Variabilität im Vergleich mit großen, benachbarten Kranichpopulationen beobachtet hatten. Dies würde man bei einem nur wenige Jahrzehnte zurückliegenden Populations-

engpaß eigentlich erwarten.

Weitere Ergebnisse von DESSAUER et al. (1992) betreffen die Beziehungen der Kranicharten zueinander. Sie stimmen weitgehend mit morphologischen, verhaltensbiologischen und anderen Daten auf molekularer Ebene überein: Zum ersten bestätigte sich die klare Trennung der beiden Unterfamilien (Balearicinae und Gruinae). Zweitens spiegelt sich die von INGOLD (1984) vorgeschlagene Zusammenfassung der drei Kranichgattungen *Grus*, *Bugeranus* und *Anthropoides* zur Gattung *Grus* in einer engen Gruppierung von einigen Vertretern dieser drei Gattungen wider. Drittens lassen sich die Beziehungen der Arten innerhalb der Gruinae kaum auflösen, nur eine Trennung in zwei Hauptgruppen („W“ und „S“, vgl. Tab.1) ist möglich, die schon in anderen Untersuchungen auf molekularer Ebene gefunden wurden.

Interessanterweise werden die engen Beziehungen der Kranicharten durch die Beobachtung artübergreifender Hybridisierungen unterstützt (JOHNSGARD 1983). Neben einigen natürlich vorkommenden Hybriden wurden in Gefangenschaft Kreuzungen sowohl zwischen Vertretern der beiden Hauptgruppen der Gruinae als auch der beiden Unterfamilien (Kronenkranich × Paradieskranich) erzielt. Hybride mit anderen Familien sind unbekannt. Daher lassen sich die Ergebnisse bezüglich folgender Aspekte sehr gut im Grundtypmodell (Übersicht in SCHERER 1993) deuten: Vergleichsweise kurz zurückliegende Artbildungsprozesse können zur Diversität auf Gattungsebene führen (vgl. INGOLD 1984). Sofern die o.g. Daten über die Variabilität der Schreikranichpopulation bestätigt werden, können offenbar kurze Zeiten ausreichend sein, um eine beträchtliche genetische Varia-

bilität hervorzubringen. Hybridisierung und molekulare Daten zeigen eine enge Verwandtschaft der Kraniche untereinander, was man bei Angehörigen eines Grundtyps erwarten würde.

Aus den genannten Gründen kann die Familie der Kraniche als ein Grundtyp angesprochen werden.

Judith Fehrer, Kaiserslautern

Literatur

DESSAUER HC, GEE GF & ROGERS JS (1992) Allozyme evidence for crane systematics and polymorphisms within

populations of Sandhill, Sarus, Siberian, and Whooping Cranes. *Mol. Phylog. Evol.* 1, 279–288.

INGOLD JL (1984) Systematics and evolution of cranes (Aves: Gruidae), Ph. D. dissertation, Miami University, Oxford, OH.

JOHNSGARD PA (1983) *Cranes of the world*, Indiana Univ. Press, Bloomington.

LONGMIRE JL, GEE GF, HARDEKOPF CL & MARK GA (1992) Establishing paternity in Whooping cranes (*Grus americana*) by DNA analysis. *Auk* 109, 522–529.

SCHERER S (1993) *Typen des Lebens*. Berlin.

STREIFELICHTER

Alte Funde von Blütenpflanzen

Das Auftreten der Blütenpflanzen (Angiospermen) muß möglicherweise erheblich rückdatiert werden. In 220 Millionen Jahre alt datierten Trias-Sedimenten wurden ein kleines Blatt und zwei blütenartige Organe gefunden, die nach Auffassung von Bruce CORNET deutlich angiospermenartig sind. Die Zugehörigkeit wird zwar von Peter CRANE angezweifelt, doch wurde schon früher aufgrund cladistischer Untersuchungen und Pollenfunden eine solche frühe Evolution der Angiospermen vermutet. Ein Rätsel bleibt aber, weshalb die Blütenpflanzen während ca. 100 Millionen Jahren bis zum Beginn der Kreide keine weiteren fossilen Spuren hinterließen.

[PALMER D (1994) *New Scientist* No. 1910, 15] RJ

Vermischte Leitfossilien

Leitfossilien werden zur relativen Altersbestimmung von Schichtgesteinen herangezogen. Seit über hundert Jahren wurden Ablagerungen des unteren und mittleren Kambriums (überdecken im System der Historischen Geologie einen Zeitraum zwischen 515 und 545 Millionen Jahren) anhand der Trilobiten aus der Gruppe der Olenelloiden (Unterkambrium) und Paradoxidien (Mittelkambrium) unterschieden. Der Würzburger Geowissenschaftler Gerd GEYER hat nun aber entdeckt, daß diese Gruppen im südlichen Marokko in derselben Schicht vorkommen können. Sie

scheiden damit zur Abgrenzung aus. GEYER hält deswegen ein neues Konzept für die Gliederung der kambrischen Schichten für erforderlich.

[GEYER G (1993) *Beringia* 8, 71] RJ

Zähe Insekten

Was immer den Dinosauriern an der Kreide/Tertiär-Grenze den Garaus gemacht hat – die Insekten hat dies offenbar nicht angefochten. Über 80% der Insektenfauna der Mittleren Kreide (auf 100 Millionen Jahre datiert) lassen sich heutigen Insektenfamilien zuordnen. Bereits zu dem Zeitpunkt, an dem gewöhnlich der Beginn der Blütenpflanzenevolution angesetzt wird, war die heute bekannte Fülle im wesentlichen vorhanden. Damit ist die übliche Vorstellung kaum mehr zu halten, die Insektenevolution hätte durch das Aufkommen der Blütenpflanzen neue Impulse erhalten, es sei denn die Entstehungszeit der Blütenpflanzen wird erheblich verschoben (vgl. „Alte Funde von Blütenpflanzen“). Die Gründe für die ungewöhnliche Langlebigkeit der Insekten sind unbekannt.

[LABANDEIRA C, SEPKOWSKI J (1993) *Science* 261, 310] RJ

Fossilisierung im Labor

In seltenen Fällen findet man Fossilien von Weichteilen wie Muskelfasern. Damit Muskelgewebe fossil erhalten werden kann, muß das natürliche Gewebe

schneller gegen Mineralien ausgetauscht werden, als es von Mikroorganismen zersetzt wird. Unter besonderen Bedingungen im Labor konnte gezeigt werden, daß dieser Austausch schon nach zwei Wochen beginnt. Möglicherweise spielt dabei auch die konservierende Aktivität von Bakterien eine Rolle. [BRIGGS DEG, KEAR AJ (1993) *Science* 259, 1439-1442]. SS

Gewaltsame Verschüttung von Seevögeln

Im Westen von Florida wurde 1989 ein Fossilager mit Tausenden von Knochen ergraben, darunter fast 140 Skelette erwachsener Kormorane. Die Fossilien sind sehr gut erhalten und werden in das späte Pliozän (2 - 2.5 Millionen Jahre) datiert. Die Autoren meinen, daß ein Großteil der aufgeschlossenen Schichten langsam gebildet wurde. Die fossilhaltige Schicht mit 1-2 m Mächtigkeit sei jedoch durch ein einziges katastrophisches Ereignis entstanden. Die Einfallswinkel im kreuzgeschichteten Gestein sowie das Vorhandensein von zerbrochenen Muschelschalen weisen auf ein „high energy environment“ hin. Als mögliche Ursache für die Katastrophe wird ein ungewöhnlich starker Hurrikan genannt.

[EMSLIE SD, MORGAN GS (1994) *Science* 264, 684-685]. SS

„Lebendes Fossil“ eines Pilzes

In Dünnschnitten devonischer Gesteine (auf 400 Millionen Jahre datiert) haben TAYLOR und Mitarbeiter Pilzfossilien entdeckt, welche der heute lebenden Gattung *Allomyces* aufs engste gleichen. Es handelt sich um einen saprophytischen Pilz, welcher auf einer devonischen Landpflanze lebte. Interessanterweise weist der Pilz einen komplexen Lebenszyklus auf und wird als abgeleitete („hochevolvierte“) Form angesprochen. Die Autoren schließen, daß „Thallusmorphologie und Reproduktionssysteme in einigen terrestrischen Pilzen sehr früh etabliert waren und sich seither scheinbar wenig änderten.“

[TAYLOR TN, REMY W, HASS H (1994) *Nature* 367, 601]. SS

Doppelte Befruchtung bei einem Nachtsamer

Bei der doppelten Befruchtung geht aus dem einen Befruchtungsakt der Embryo und aus einem zweiten

Befruchtungsakt das (sekundäre) Endosperm (Nährgewebe) hervor. Lange Zeit nahm man an, daß dieser Prozeß auf die Bedecktsamer (Angiospermae) innerhalb der Samenpflanzen beschränkt ist, und benutzte ihn bei der Erstellung von Stammbäumen als durchgängiges Unterscheidungsmerkmal (Autapomorphie) gegenüber allen anderen Pflanzengruppen einschließlich Nacktsamer (= Gymnospermae). Nachdem schon längere Zeit Hinweise vorliegen, daß bei dem Nacktsamer *Ephedra* (= Meerträubel), einem eigenartigen, zur Klasse der Gnetopsida gerechneten Rutenstrauch, Ansätze zur doppelten Befruchtung vorliegen, konnte dies nun für *Ephedra nevadensis* als regelmäßige Erscheinung nachgewiesen werden. Die zweite Befruchtung (hier des basalen Kanal-Zellkerns) führt zwar nicht zur Endospermbildung, dennoch hat die Beobachtung nachhaltige Auswirkungen auf die Phylogenie der Spermatophyten. Eine Denkmöglichkeit ist die, daß die doppelte Befruchtung zweimal unabhängig voneinander „erfunden“ wurde. Eine andere Denkmöglichkeit ist die, daß Gnetopsida und Angiospermae kladistisch gesehen zum gleichen Zweig gehören, aber zu einem anderen als die übrigen Gymnospermen.

[FRIEDEMANN WE (1990) *Science* 247, 951-954] HK

Parallelevolution oder polyvalente Stammform?

Mehrere Arten der Gattung *Xiphophorus* (Süßwasserfische Zentralamerikas) tragen „Schwertschwänze“, deren Selektionsvorteil recht unklar ist. Man nimmt an, daß sie aufgrund sexueller Selektion parallel in verschiedenen Entwicklungslinien der Gattung entstanden seien; der Urahn der Gattung soll keinen „Schwertschwanz“ besessen haben. Die molekularbiologische Analyse von 30 Arten (mitochondriale Gene und Zellkerngene) ergab dagegen eher Hinweise darauf, daß der Urahn wahrscheinlich die Anlage für einen „Schwertschwanz“ besaß und daß diese Anlage in mehreren Entwicklungslinien unabhängig voneinander verloren ging. Es könnte ebenfalls sein, daß die Vorfahrenpopulation des Grundtyps latent die Anlage zur Ausbildung eines Schwertschwanzes besaß, welche ohne sexuelle Selektion in mehreren Entwicklungslinien zur Ausprägung kam.

[MEYER A et al. (1994) *Nature* 368, 539-542] SS

Neue Gattung aus der Familie der Rinderartigen

Im Mai 1992 entdeckte eine Expedition in Vietnam Reste einer bisher unbekanntem Gattung aus der

Familie der Rinderartigen (Bovidae). Bisher konnte zwar kein lebendes Exemplar untersucht werden, doch liegen Körperteile von über 20 Individuen vor. Man schätzt das Tier auf über 100 kg, es trägt gerade Hörner mit einer Länge von 32-52 cm. Nach Erscheinungsform und Morphologie ist die Art nicht einer bisher bekannten Form zuzuordnen. Dies wurde durch eine aus Hautresten durch PCR gewonnenen DNS-Sequenz (Cytochrom b) bestätigt. Das Tier wurde mit dem Namen *Pseudoryx nghetinhensis* gen. nov. sp. nov. belegt.

[DUNG VV et al. (1993) *Nature* 363, 443-445] SS

Insektizid-Resistenz bei *Drosophila*

Eine einzige Punktmutation bei *Drosophila* resultierte in einem Aminosäureaustausch (Alanin → Serin) im Protein eines Neurotransmitters und damit in hochgradiger Resistenz der Träger dieser Mutation gegen bestimmte Insektizide. Die Autoren vermuten, daß über 60% aller bekannten Insektizid-Resistenzen auf dieser Mutation beruhen.

[FRENCH-CONSTANT et al (1993) *Nature* 363, 449-451.] SS

Schnelle Mikroevolution bei einem Scheckenfalter

Eine erstaunlich schnelle Vorliebe für exotische Kost hat der Scheckenfalter *Euphydryas editha* in Nevada entwickelt. Der Falter legt neuerdings seine Eier z. T. sogar bevorzugt auf Blätter des dort eingeschleppten Spitzwegerichs ab. Noch vor einem Jahrzehnt brachten die Weibchen ihren Nachwuchs vornehmlich auf der zuvor altbewährten Futterpflanze unter. Vermutlich infolge eines extremen Populationsengpasses im Jahre 1988 (Schrumpfung auf ca. 1/1000 der Populationsgröße) kam es zu dieser Umstellung, nach der manche Falter das ursprüngliche Kraut sogar verschmähten. [*Nature* 366 (1994), 681] RJ

Riesenbakterium im Fischdarm

Durchschnittliche Bakterien haben eine Länge um 1 µm (10^{-6} m = 1 millionstel Meter oder 1 tausendstel Millimeter). Manche Formen sind auch um einen Faktor 10 größer, aber das ist schon ungewöhnlich. Ein Symbiont aus dem Darm eines Putzerfisches erwies sich als der Gigant unter den Prokaryonten: *Epulopiscium fishelsoni* wird bis zu 800 µm, also knapp einen Millimeter groß. Bezogen auf das Zellvolumen ist diese Form rund 1 Million mal größer als das Darmbakterium *E. coli*. Wie bei so vielen Bakterien ist es nicht gelungen, die Art in Reinkultur zu züchten. PCR-Analysen der ribosomalen RNA zeigten eine enge Verwandtschaft zu dem anaeroben Sporenbildner *Clostridium*.

[ANGERT ER (1993) *Nature* 362, 239-241] SS

Selektions-induzierte vorteilhafte Mutationen?

Mutationen werden gewöhnlich als zufällige Ereignisse betrachtet, ihr Auftreten (nicht die Fitness der Mutanten) sollte also unabhängig von ihrer Wirkung sein. Seit 1988 läuft eine intensive Diskussion, ob nicht doch vorteilhafte Mutationen häufiger vorkommen als andere (1). Jetzt sind neue Experimente vorgestellt worden, nach denen das Insertions-element 150 (IS150), welches in einem *E. coli*-Stamm das Gen für β-Glucosidase außer Funktion setzt, häufiger ausgeschnitten wird, wenn dem Bakterium daraus ein Vorteil erwächst (2). Die Diskussion bleibt spannend; in jedem Fall scheint sie zu zeigen, daß das Mutationsgeschehen in wichtigen Aspekten noch nicht ganz verstanden ist.

[(1) LENSKI RE, MITTLER JE (1993) *Science* 259, 188-194; (2) HALL BG (1994) *Mol. Biol. Evol.* 11, 159-168.] SS

Überholmanöver bei der DNS-Synthese

DNS-Moleküle dienen als Vorlage zur Synthese neuer Tochtermoleküle bei der Zellteilung durch DNS-Polymerasen (Replikation) sowie als Vorlage für die Boten-RNS-Synthese durch RNS-Polymerasen im ersten Schritt der Genexpression (Transkription). Erstaunlicherweise können die beiden so unterschiedlichen Prozesse nicht nur gleichzeitig am gleichen DNS-Molekül ablaufen, sondern der DNS-Polymerase-Komplex aus 7 Proteinen kann bei der Verdopplung des Erbguts eine RNS-Polymerase überholen, welche gerade Boten-RNS synthetisiert. Dabei springt die RNS-Polymerase nicht von ihrer DNS-Vorlage ab. Wie die Replikationsgabel der DNS mit dem Replikationskomplex am Transkriptionskomplex vorbeikommt, ohne daß dabei die Boten-RNS-Synthese unterbrochen wird, ist nicht ganz verstanden.

[LIU et al (1993) *Nature* 366, 33-39; HIPPEL PH (1994) *Current Biology* 4, 333-336]. SS

Wolfgang F. Gutmann:
Die Evolution hydraulischer Kon-
struktionen. Organismische
Wandlung statt altdarwinistischer
Anpassung. Verlag Waldemar
Kramer, Frankfurt am Main,
1989. (201 S.)



Seit über 20 Jahren wendet sich Prof. W. F. GUTMANN von der Frankfurter Senckenbergischen Arbeitsgruppe für Phylogenetik gegen die klassischen darwinistischen Vorstellungen von einer Evolution durch Anpassung der Organismen an die Umwelt und die damit verbundene Vorstellung, die Umwelt sei als Motor evolutionären Wandels zu betrachten – bisher mit wenig Resonanz, wie er beklagt. Die Sichtweise der Umwelтанpassung zerstöre jedes sinnvolle Organismus-Verständnis (S. 15) und sei nicht reformierbar, sondern schlicht falsch und durch ganz neue Theoreme zu ersetzen. Den klassischen Neodarwinismus, den er als „Paläodarwinismus“ abwertet, hält er für „grundlegend fehlkonzipiert“ (S. 10); nur Teilelemente können in die gänzlich neue Theorie eingebaut werden (S. 56).

Worin bestehen nun die Spezifika der neuen Theorie? Entscheidend ist, daß Evolution nur durch die organisatorischen Innenbedingungen der Lebewesen gesteuert und gerichtet wird. Die Lebewesen müssen als Energiewandler und hydraulische Konstruktionen begriffen werden, um einen Organismenwandel wissenschaftlich begründen zu können. Weiterentwicklung kann nur nach internen Bedingungen geschehen. „Nur mittels des Hydraulik-Prinzips ist es möglich, in den präzedensten Stadien die konstruktiven Bedingungen der subsequenten aufzuzeigen“ (S. 126). Eine Ausnahme davon kann nur in der Präzellen-Phase gesehen werden. „Die mechanischen Prinzipien legen als Constraints die Richtung des evolutiven Geschehens fest und bestimmen die Folge der konstruktiven Wandlungen“ (S. 123).

Durch Feststellung von Homologien kann nichts über den konstruktiven Wandel ausgesagt werden.

Damit geschieht die Rekonstruktion der Stammesgeschichte und ihre Begründung in einer Weise, „die völlig von der Arrangierung von Homologien-Reihungen und der dendrogrammhaften Aufstaffelung systematischer Einheiten geschieden ist“ (S. 9). Die ordnende Leistung der Taxonomen wertet GUTMANN

freilich keineswegs ab, doch könne durch Feststellung von Homologien nichts über den konstruktiven Wandel ausgesagt werden. Denn durch Homologie-Reihungen könnte genausowenig wie durch Fossilreihen (!) eine Evolutionsrichtung abgeleitet werden; die Richtung des Evolutionsgeschehens sei nur aus den jeweiligen konstruktiven Vorbedingungen ableitbar. Folglich geht auch die auf Merkmalsvergleich basierende, von HENNIG begründete phylogenetische Systematik in die Irre. Die Kritik könnte kaum härter sein: „Es wurden mit dem Aufkommen der Evolutionstheorie nur die Ordnungsschemata der Lebewesen, die Systematik und Formenbeschreibung umgedeutet“ (S. 29); die darwinistische Evolutionstheorie sei so gesehen gar kein wirklicher Einschnitt gewesen.

Konkrete Auswirkungen hat die Gutmannsche Sicht beispielsweise in der Beurteilung der evolutionären Reihenfolge von „einfach und komplex“ (S. 30, 91, 101): Einfach gebaute Organismen können nicht generell als ursprünglich, sondern müssen oft als Vereinfachungen und Ökonomisierungen von zunächst komplexer gegliederten Vorläufern verstanden werden. Die Chordaten etwa könnten nicht aus Würmern mit einheitlichem Hohlraum hervorgegangen sein, sondern seien von Formen abzuleiten, die dichte Querwände als Verspannung besitzen, wie dies bei den Ringelwürmern verwirklicht ist. Als weiteres Beispiel sei der Übergang vom Einzeller zum Vielzeller genannt (S. 87): Vielzelligkeit sei nicht nach dem Haeckelschen Modell durch Aggregation von Zellen entstanden, sondern kann erst der zweite Schritt nach dem Aufbau und der Integration eines versteifenden Innengerüsts von Einzellern gewesen sein.

Die Umwelt kann nicht als Gestaltungs- und Richtkraft verstanden werden, die im evolutionären Geschehen die Organisation der Lebewesen bestimmt.

Welche Rolle spielt die Umwelt? Die Umwelt hat nur einen negativen, manche Varianten behindernden und unterdrückenden Einfluß (S. 51). Nicht primär sie bestimmt über die Überlebensfähigkeit, sondern die organismische Struktur vermittelt der internen Selektionsmechanismen (S. 47). Dies ist kenntlich an z. B. an Mißbildungen oder Stoffwechselkrankheiten. „Vom Aufbau und der Leistungsfähigkeit der Organismen her wird begründet, wie sie in welche Umwelten eindringen und in ihnen sich entwickeln“ (S. 56). Lebewesen vermögen nur nach Maßgabe ihrer inneren Organisation in meist breiten ökologischen Bedingungen zu leben, sie dringen nach Maßgabe ihres

Aufbaus in neue und alte Lebensräume vor“ (S. 64). Die Umwelt hat also eine rein passive Rolle, die Lebewesen sind hingegen aktiv und flexibel in ihren Möglichkeiten, die Umwelt zu nutzen. Von Umweltanpassungen aus kann man lebende Organisation in ihren Grundmechanismen nicht verstehen (S. 61). Die Umwelt kann nicht als Gestaltungs- und Richtkraft verstanden werden, die im evolutionären Geschehen die Organisation der Lebewesen bestimmt. Evolution wird folglich nicht durch wandelnde Umweltbedingungen, sondern als Ökonomisierungsgeschehen durch die Nachkommen-Überproduktion in Gang gehalten, die eine ökonomisierende Konkurrenzsituation bewirkt (S. 50).

Ganz bedeutungslos ist die Umwelt allerdings doch nicht, sie hat Bedeutung für die Differenzierung kleinerer systematischer Einheiten (S. 137). In der Schöpfungslehre würde man hier von Grundtypdiversifikation sprechen, durch die Variation, aber keine Neukonstruktion erfolgt.

Wenn die organismische Konstruktion den evolutionären Wandel bedingt, ist es nur konsequent, den Anspruch der Molekularbiologie zurückzuweisen, auf der Ebene der Gene lägen die Informationen für die lebende Organisation und die Mechanismen, die das Evolutionsgeschehen richten (S. 28, 146, 148). Der Rahmen für evolutionäre Abwandlungen werde durch die vorgegebene Konstruktion abgesteckt, nicht durch Mutationen. „Wiewohl molekular ausgelöst, lassen sich die Effekte der Mutation nicht mehr in Begriffen der Moleküle beschreiben“ (S. 142). Wie sich allerdings die Mutationen morphologisch niederschlagen, sei unklar (S. 145).

Eine Hierarchievorstellung der Organismen lehnt der Autor zugunsten der Vorstellung von Stufen der Energiewandlung im Organismus ab (S. 66).

Konsequenzen für die Embryogenese: Für die Biogenetische Grundregel sieht GUTMANN keinen Platz: „Wer in der Embryonalentwicklung eine mögliche Abbildung von Stammesgeschichte sieht, hat grundsätzlich die Chance verspielt, die Embryonalabläufe als energetisch getriebene Selbsterstellungsprozesse zu begreifen“ (S. 30). Natürlich müssen auch die embryonalen Entwicklungsstadien von konstruktiven Bedingungen aus erklärt werden. „Ein großer Teil der vermuteten Steuerung in der Ontogenese ist durch mechanische Gefügebedingungen gegeben“ (S. 145). „Rekapitulationen nehmen eine notwendige Funktion in der Ontogenese wahr“ (S. 154, 159). „Mittels des Verweises auf ontogenetische Mechanik könnte eine endgültige Eliminierung des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes gelingen, wenn man Embryonal-Entwicklung als das darstellen kann, was sie ist: der energetisch getriebene Prozeß der autoformativen Transformation hydraulischer Gebilde“ (S. 161).

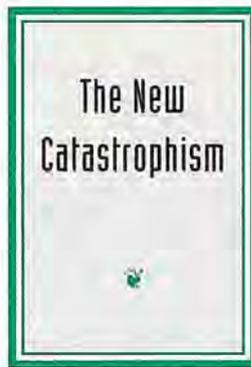
Form sei als Leistung und Ergebnis mechanischer Arbeit zu begreifen (S. 138) – eine neue Sichtweise, die – wie GUTMANN meint – noch nie gedacht worden sei. Mich erinnern diese Ausführungen jedoch stark an BLECHSCHMIDTS Arbeiten. Dessen Beschreibungen des

embryonalen Geschehens weisen verblüffende Ähnlichkeiten auf. Einige Beispiele (aus E. BLECHSCHMIDT, Die Erhaltung der Individualität, Neuhausen 1985): „Die Gestaltungsarbeit leisten nicht die Gene ..., sondern der Stoffwechsel im Zytoplasma. Differenzierungsarbeit ist Wachstumsarbeit“ (S. 41). Es gibt keine Gestaltungstoffe, sondern nur Gestaltungskräfte (S. 42): „Differenzierung verlangt ... auch Gestaltungsarbeit“ (S. 43; 45). „Die Gestalt eines Organismus differenziert sich unmittelbar mit biophysikalischen Kräften“ (S. 45). „Mit jeder Phase des Wachstums entstehen neue Voraussetzungen für alle nachfolgenden Entwicklungsschritte“ (S. 48; Hervorhebungen nicht im Original).

Kritische Anmerkungen: Man sucht in GUTMANN'S Buch vergeblich nach Modellen und Argumenten, nach denen die Umkonstruktionen der Organismen während der Stammesgeschichte plausibel gemacht werden können. Der Ökonomisierungszwang stifte Komplexität (S. 49f.) – aber wie? Es werden nur notwendige Voraussetzungen einer erklärenden Evolutionstheorie genannt und unzureichende „Erklärungen“ entlarvt, insbesondere die Tatsache, daß Umweltänderungen nicht Motor für Veränderungen sind. „Die Voraussetzung für die Entstehung aller wesentlichen Baupläne lag darin, daß die jeweiligen konstruktiven Vorbedingungen in den Vorläufern erreicht waren“ (S. 136; Hervorhebung nicht im Original). Woher also kommen die konstitutiven Leistungen der Lebewesen? (S. 63, 87, 144f.) Das wird gerade nicht behandelt, und insofern ist GUTMANN'S Buch eigentlich kein Buch über Evolution. GUTMANN bemerkt, daß das *Persistieren* der organisatorischen Grundeinheiten für alles evolutionäre Geschehen bestimmend bleibe (S. 43). „Erste Aufgabe der Evolutionstheorie ist nicht Erklärung des phylogenetischen Wandels, sondern die Begründung des Persistierens der organisatorischen Grundordnung der energiewandelnden, sich selbst versorgenden mechanischen Konstruktion“ (S. 47). Das Gleichbleiben sei ein Prozeß, kein Zustand. Diesen Prozeß beschreibt GUTMANN; die Entstehung des evolutionär Neuen wird damit aber nicht erklärt.

Reinhard Junker, Baiersbronn

Derek Ager:
The New Catastrophism. The importance of the rare event in geological history. Cambridge University Press, 1993. (xx + 231 pp.)



Schon Einleitung, Vorwort und Danksagung des Buches sind lesenswert: Rührend der Dank des Autors an seine Frau, die ihn auf zahlreichen Reisen begleitet hat; gespannte Erwartung, weil der Autor wegen seines fortgeschrittenen Alters keine Angst mehr hat, sich zu blamieren (erfahren wir jetzt alles?). Dann doppelte Schelte für bibelorientierte Fundamentalisten; einmal braucht deren Unsinn keiner Antwort gewürdigt zu werden, zum anderen wird ihnen vorsorglich untersagt, Aussagen im Buch aus dem Zusammenhang zu reißen, da es nicht als Unterstützung ihrer Denkweise gedacht ist.

Was hat den inzwischen verstorbenen Geologen und Paläontologen zu einer derart scharfen Abgrenzung veranlaßt? AGER hat schon seit vielen Jahren für ein anderes Verständnis geologischer Ablagerungen plädiert. Angesichts unfaßbarer geologischer Zeiträume war es naheliegend, die Bildung von Sedimentgesteinen als Folge langsamer und steter Prozesse anzusehen. Diese Auffassung erhielt im letzten Jahrhundert einen zusätzlichen Impuls, als man ein endgültiges Gegengewicht zu einer scheinbar religiös motivierten Weltanschauung schaffen wollte. Fatal daran war, daß man dem geologischen Befund Gewalt antun mußte. Derek AGER gehört zu den mutigen Leuten, die für eine Korrektur der früheren Deutung eingetreten sind, nicht ohne den Widerstand der Fachkollegen zu spüren.

Seinen Ansatz zur Beschreibung der geologischen Folge sieht AGER im Vergleich mit dem Leben eines Soldaten: Ausgedehnte Zeiten der Langeweile wechseln mit kurzen Zeiten des Schreckens. In der Tat zeugen viele Ablagerungen von schneller Sedimentation. Es scheint so, als wären in den Gesteinen bevorzugt die unzähligen geologischen Katastrophen dokumentiert, ja es sind hauptsächlich diese Katastrophen, die Ablagerungen erzeugen. Die dazwischenliegende Zeit, in der sich die tödliche Fracht jeweils vorübergehend akkumulierte, muß aus dem Vergleich mit heutigen Prozessen angenommen werden.

Nach Möglichkeit hat sich AGER jeweils vor Ort ein Bild von den Ablagerungsverhältnissen gemacht. So vergleicht er alte mit rezenten Ablagerungen auf dem Festland und auf dem Meeresboden. Das geologische Weltbild nähert sich erst dann der Realität, wenn man sich klarmacht, wieviel vertraute Oberflächenformen keine Chance haben, als „Versteinerung“ erhalten zu bleiben, wie unvollständig folgerichtig die Überbleibsel von früher sind, Beispiel: Küstenlinien. Nicht

nur ist die Gegenwart der Schlüssel zur Vergangenheit, die Ablagerungen öffnen uns auch den Blick für das Heute.

Nicht allein die Ablagerungsgesteine vermitteln uns das Bild unzähliger Katastrophen, auch die magmatischen Gesteine passen sich diesem Bild an. Auffallendes Beispiel sind die sog. Flutbasalte, die sich innerhalb geologisch kurzer Zeiträume über weite Flächen ergossen haben. Auch Vulkanausbrüche verdeutlichen uns die Effizienz und Bedeutung kurzer, heftiger Ereignisse. AGER betont, wie das gleiche Prinzip auch der Evolution innewohnt: Sprünge statt kontinuierlichem Übergang. Eine gute Evolutionstheorie zeichnet sich nicht dadurch aus, wie sie die paläontologischen Zeugnisse deutet, sondern wie sie erklärt, was in der Zeit geschah, für die keine Zeugnisse vorliegen. Hier bietet der neue Catastrophismus in der Geologie, also die kurzfristigen und heftigen Ereignisse, den bislang plausibelsten Deutungsrahmen. Aus Sicht AGERS besteht die einzige Alternative in wiederholten Schöpfungen, was er rigoros ablehnt.

Eine gute Evolutionstheorie zeichnet sich dadurch aus, wie sie erklärt, was in der Zeit geschah, für die keine Zeugnisse vorliegen.

Im letzten Kapitel werden die Ursachen von Massensterben diskutiert. Hier zeigt sich deutlich, daß AGER eher zum konservativen Kreis seiner Zunft gezählt werden darf. Extraterrestrische Einflüsse auf den Entwicklungsgang der Erde leugnet er nicht, hält sie aber auch nicht für erforderlich, um den paläontologischen Befund zu erklären; stattdessen bevorzugt er z.B. Meeresregressionen. Seine Einschätzung unterstreicht eindrucksvoll, wie stark die Geologie von persönlichen Präferenzen geprägt ist, die Derek AGER offen als solche kennzeichnet, denen er aber selbst als Skeptiker unterliegt.

Das Buch liest sich über weite Strecken wie ein Reisebericht, man kann sagen: eine geologische Reisebiographie. Komplizierte Sachverhalte sind zugunsten humorvoller Anmerkungen und Kriegserinnerungen weggelassen. Zweifellos werden sich einige Fachleute an dieser Geologie im Plauderton stoßen. Wer jedoch die Grundaussage und das Lebenswerk AGERS zu erfassen vermag, dem erschließt sich ein ungeheuer fruchtbarer Ansatz, eine Methodik, die Sehen, Beschreiben und Interpretieren auf angemessene Weise miteinander verknüpft.

Die letzten Worte gehören AGER (S. 84): „I apologise for quoting myself so much . . . I sometimes think that AGER is almost the only geologist with whom I agree! I tend to get somewhat cynical in geology and only to believe what I have seen with my own eyes.“

Thomas Fritzsche, Göttingen

Ein grundlegendes Werk zur Grundtypenbiologie

Siegfried Scherer (Hg.)

Typen des Lebens

Pascal Verlag Berlin, 1993, 257 S., 88 Abb.,
zahlreiche Tab., Format 16,5 x 24;
ISBN 3-927390-12-7, Best.-Nr. 899.812,
DM 34,95/sfr 36,50/ÖS 273,-

Über die Abgrenzung von taxonomischen Kategorien wie Art, Gattung und Familie konnte bis heute keine Einigkeit erzielt werden.

Die Autoren von Typen des Lebens machen auf die bisher wenig beachtete Möglichkeit aufmerksam, Verwandtschaftskreise experimentell überprüfbar durch zwischenartliche Kreuzungen zu charakterisieren.

Die darauf aufbauende, genetisch begründete Grundtyp-Kategorie ist der Spezies-Kategorie übergeordnet und liegt bei den bisher untersuchten Organismen aus dem Tier- und Pflanzenreich zwischen Gattung und Familie. Grundtypen repräsentieren klar voneinander abgegrenzte Gruppen.

Artbegriffen liegt gewöhnlich die Annahme zugrunde, daß Artbildung mit Höherentwicklung korreliert sei. Im Gegensatz dazu werden die Merkmalsverteilungen innerhalb der Artenfächer einzelner Grundtypen im Rahmen der Hypothese genetisch polyvalenter Stammformen gedeutet, aus denen durch Artbildungsprozesse genetisch weniger flexible Nachkommen entstanden sind.

Aus dem Inhalt:

Basic types of life • Prozesse der Artbildung • Ideological roots of the species concept • Funaria-
ceen (Bryophyta, Musci) • Streifenfarngewächse (Filicatae, Aspleniaceae) • Weizenartige (Poaceae,
Tribus Triticeae) • Die Gattungen Geum (Nelkenwurz), Coluria und Waldsteinia (Rosaceae, Tribus
Geeae) • Kernobstgewächse (Rosaceae, Unterfamilie Maloideae) • Entenartige (Anatidae, Anseri-
formes) • Hühnervögel (Galliformes) • Greifvögel (Falconiformes) • Carduelide Finken und Pracht-
finken • Hundartige (Canidae) • Pferde (Equidae) • Meerkatzenartige (Primates, Cercopithecoidea)



Erhältlich im Buchhandel oder direkt bei:

Studiengemeinschaft Wort & Wissen, Sommerhalde 10, 72270 Baiersbronn

Telefon (0 74 42) 44 72, Fax (0 74 42) 5 05 23

