

### Entwicklung

Das seit dem 17. Jahrhundert nachweisbare Wort ›Entwicklung‹ ist eine Ableitung des Grundwortes ›Wickel‹ (mhd., ahd. ›wickel‹ »Faserbündel«), das sich auf einen handwerklich hergestellten aufgewundenen Faden bezieht. Seit dem 18. Jahrhundert wird ›Entwicklung‹ in der abstrakten Bedeutung von »(sich) Entfalten, (sich) stufenweise Herausbilden« verwendet. In diesem Sinne erscheint das Wort etwa bei I. Kant. Der Begriff steht bei ihm sowohl in dem Kontext einer kosmologischen Lehre, die eine »allgemeine Entwicklung der Materie durch mechanische Gesetze«<sup>1</sup> konstatiert, als auch einer biologisch-kulturgeschichtlichen Vorstellung, z.B. als »Entwicklung der Naturanlagen in der Menschengattung«<sup>2</sup>. Zu einem spezifisch biologischen Terminus entwickelt sich ›Entwicklung‹ erst seit dem letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts (Batsch 1790: »Entwicklung der Blume«<sup>3</sup>; Goethe 1790: »In der successiven Entwicklung eines Knotens aus dem andern [...] beruht die erste, einfache, langsam fortschreitende Fortpflanzung der Vegetabilien«<sup>4</sup>).

Während die ältere Bedeutung des Wortes einen teleologischen Kern besitzt, insofern der bezeichnete Prozess einer vorherigen Anlage folgt und auf ein vorher bestimmtes Ziel ausgerichtet ist (s.u.), enthält die moderne Bedeutung zumindest in vielen Kontexten die Vorstellung eines offenen, in seinem Verlauf und Ausgang unbestimmten Prozesses.<sup>5</sup>

Wie sich bereits in der frühen Wortverwendung zeigt, muss der Begriff der Entwicklung nicht als ein spezifisch biologisches Konzept verstanden werden. Auch kosmische, geologische oder andere Prozesse können als ›Entwicklung‹ beschrieben werden. Und auch innerhalb der Biologie wird der Ausdruck auf sehr unterschiedliche Vorgänge bezogen. Er wird seit Ende des 18. Jahrhunderts nicht nur auf die regelmäßigen Transformationen eines Organismus in seiner Lebensgeschichte (Ontogenese; s.u.) angewendet, sondern auch auf die Veränderungen der Lebensformen in der Erdgeschichte – F.W.J. Schelling formuliert 1798 die Vorstellung, »daß die Stufenfolge aller organischen Wesen durch allmähliche Entwicklung Einer und derselben Organisation sich gebildet habe«<sup>6</sup> (↑Phylogenese). Erst im 20. Jahrhundert gewinnt die erste Bedeutung an Dominanz, während die zweite meist als ↑›Evolution‹ bezeichnet wird.

Die Entwicklung ist die Gesamtheit der Vorgänge des Wachstums und der körperlichen Umorganisation, die von der Zeugung bis zur Fortpflanzungsreife eines Organismus erfolgen.

Embryo (griech.)  
 Präformation (17. Jh.)  
 Epigenesis (Harvey 1651)  
 Evolution (Anonymus 1670)  
 Entwicklung (18. Jh.)  
 Differenzierung (Görres 1805)  
 Selbstentwicklung (Ennemoser 1824)  
 Sukzession (Dureau de la Malle 1825)  
 Keimblätter (von Baer 1828)  
 Keimzelle (Vogt 1842)  
 Organanlage (Röper 1846)  
 Ektoderm (Allman 1853)  
 Entoderm (Allman 1853)  
 Entwicklungsperiode (Kluge 1811)  
 Heterologie (Virchow 1858)  
 Heterometrie (Virchow 1858)  
 Organogenese (Bentham 1865)  
 Ontogenese (Haeckel 1866)  
 Pädogenese (von Baer 1866)  
 Tokogonie (Haeckel 1866)  
 Mesoderm (Lowne 1870)  
 Urdarm (von Vierordt 1871)  
 biogenetisches Grundgesetz (Haeckel 1872)  
 Blastula (Haeckel 1872)  
 Coelom (Haeckel 1872)  
 Gastraea (Haeckel 1872)  
 Gastrula (Haeckel 1872)  
 Morula (Haeckel 1872)  
 Urmund (Haeckel 1872)  
 Heterochronie (Haeckel 1874)  
 Heterotopie (Haeckel 1874)  
 Zellen-Stammbaum (Haeckel 1876)  
 Neotenie (Kollmann 1884)  
 ontogenetische Periode (Nägeli 1884)  
 Zelllinie (Bard 1886)  
 Mosaikarbeit (Roux 1888)  
 Pädomorphismus (Allen 1891)  
 Heteromorphose (Loeb 1891-92)  
 regulatorische Entwicklung (Roux 1893)  
 Homæosis (Bateson 1894)  
 Automorphose (Sachs 1896)  
 Heteromorphose (Pfeffer 1897)  
 Klimax (Cowles 1899)  
 Totipotenz (Morgan 1901)  
 Aitiomorphose (Pfeffer 1904)  
 Neoeypigenese (Roux 1905)  
 Neoevolution (Roux 1905)  
 Idiogenese (Barth 1908)  
 ökologische Entwicklung (Taylor 1920)  
 Organisator (Spemann 1921)  
 Pädomorphose (Garstang 1922)  
 Hypermorphose (de Beer 1930)  
 Entwicklungssystem (Sturtevant & Schultz 1931)  
 Hologenie (Zimmermann 1934)  
 Anamorphose (Woltereck 1940)  
 Epigenetik (Waddington 1942)  
 differenzielle Genaktivität (Huskins 1947)  
 autogenetisch (Hennig 1950)

Zönogenese (Leppik 1974)  
 Ökogenese (Davitasvilli 1978)  
 Peramorphose (Alberch et al. 1979)  
 Evo-devo (Pennisi & Roush 1997)

Es wird aber andererseits bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts empfohlen, ›Entwicklung‹ als Oberbegriffe für Ontogenese und Phylogenese in der Biologie zu verstehen.<sup>7</sup>

#### *Entwicklung als Weg zur Fortpflanzungsfähigkeit*

In seiner verbreiteten Bedeutung meint ›Entwicklung‹ den gerichteten Prozess der artspezifischen Veränderung eines Organismus von dem Anfangsstadium unmittelbar nach seiner Entstehung bis zu einem Endstadium, in dem der Organismus zur eigenen Fortpflanzung in der Lage ist. Weil die Entwicklung die Periode zwischen zwei Reproduktionsereignissen umfasst, kann der Prozess der Entwicklung also allgemein als die Erlangung der Fähigkeit zur Reproduktion definiert werden (Griesemer 2000: »development is the acquisition of the capacity to reproduce«<sup>8</sup>). Oder, anders gesagt: Entwicklung ist die auf die Fortpflanzungsfähigkeit gerichtete Transformation eines Organismus.

Bei den höher entwickelten Organismen erstreckt sich die Entwicklung in diesem Sinne nicht über die ganze Lebensspanne des Organismus, sondern ist zu einem relativ frühen Zeitpunkt abgeschlossen,

#### **Reproduktion**

Vermehrung von Entitäten, die eine Weitergabe von Teilen (»materielle Überlappung« zwischen Eltern und Nachkommen) und die Weitergabe der Vermehrungsfähigkeit einschließt

##### **Vererbung**

Ähnlichkeit zwischen Eltern und Nachkommen aufgrund der Reproduktion

##### **genetische Vererbung**

Vererbung durch Mechanismen der »Codierung«, d.h. der linearen Übersetzung einer Struktur aus diskreten Elementen in eine andere

##### **epigenetische Vererbung**

Vererbung durch komplexe Interaktion aller beteiligten Faktoren

##### **Entwicklung**

Erwerb der Fähigkeit zur Reproduktion

Tab. ?? Terminologie für organische Entwicklungsprozesse (in Anlehnung an Griesemer, J. (2002). *What is "epi" about epigenetics?* In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). *From Epigenesis to Epigenetics* (= Ann. New York Acad. Sci. 981), 97-110: 105ff.)

so dass das Leben dieser Organismen in eine *Entwicklungsphase* (Jugendalter) und eine in Bezug auf die organische Differenzierung *statische Phase* (Erwachsenenalter) gegliedert werden kann. Seit dem zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts wird die erste Phase meist **Entwicklungsperiode** genannt (Kluge 1811: »Entwicklungsperiode«<sup>9</sup>; engl. Birkett 1855: beim Menschen »»from birth to sixteen, which may be termed the developmental period«<sup>10</sup>). J. Woodger differenziert zwischen den beiden Phasen 1929 mit den Bezeichnungen *Entwicklungsperiode* (»developmental period«) und *Verhaltensperiode* (»behaviour period«).<sup>11</sup>

Allerdings erfolgt die Fortpflanzung nicht bei allen Organismen in dem Stadium, das als das letzte der Entwicklung gilt. Einige Organismen vollziehen die wesentliche Vermehrung vielmehr in frühen embryonalen Stadien (»Polyembryonie«, z.B. einige Schlupfwespen und Gürteltiere). Das spätere Adultstadium ist dann wesentlich als Ausbreitungsphase zu interpretieren. Außerdem müssen nicht nur irreversible körperliche Veränderungen eines Organismus als Entwicklung gelten, auch periodische Erscheinungen wie der herbstliche Laubabwurf der Bäume können als Entwicklungsphänomene verstanden werden (↑Metamorphose: »Zyklomorphose«).

#### *Entwicklung als Differenzierung*

Die Ausbildung der Fortpflanzungsfähigkeit ist bei den höher organisierten Lebewesen mit einer Differenzierung der Teile des Organismus bis hin zu einem ausdifferenzierten Stadium verbunden. Die Entwicklung kann daher allgemein auch als Prozess der organischen Differenzierung bestimmt werden. Die Entwicklung beginnt mit einem minimal differenzierten Stadium, das aus nur einer Zelle besteht, und sie endet in einem maximal differenzierten Stadium, das in der Regel der sich fortplanzende Organismus ist. Die Differenzierung manifestiert sich in der Zunahme der Strukturen innerhalb der Entwicklung; sie besteht in der Bildung und Entfaltung der Organe ausgehend von einfacheren Vorgängerstrukturen (auf letztlich molekularer Ebene). Oder, wie es H. Plessner, formuliert, »das Übergehen von Zuständen niederen in solche höheren Mannigfaltigkeitsgrades« ist ein »ein Spezifikum der Entwicklung«.<sup>12</sup>

Neben dem Bezug der Differenzierung enthält der ontogenetische Entwicklungsbegriff einen Verweis auf die Konstanz, Stabilität und Gesetzmäßigkeit der individuellen Entwicklung eines Organismus. Die Stabilisierung der Entwicklungsvorgänge findet ihren Ausdruck in der gesetzlichen Abfolge der Transformationsschritte in der Gestaltbildung eines

Organismus und in der daraus resultierenden Formkonstanz der Individuen einer Art.

Einen Zusammenhang zwischen Entwicklung der Organismen und Differenzierung stellt bereits der römische Arzt Galen her, wenn er die Entwicklung ausgehend von dem Keim in den Begriffen der Veränderung (»ἀλλοίωσις«) und Formung (»διαπλάσις«) beschreibt.<sup>13</sup> Das deutsche Wort **Differenzierung** findet sich erstmals 1805 bei J. Görres in einer Beschreibung des menschlichen Gehirns (»Differenziierung«).<sup>14</sup> Mit H. Spencer wird der Begriff der Differenzierung (»differentiation«<sup>15</sup>) zu einem zentralen Konzept einer allgemeinen Evolutionstheorie. Spencer betrachtet – in Anlehnung an K.E. von Baer (s.u.) – die Entwicklung hin zu zunehmender Differenzierung der Strukturen als ein allgemeines Naturgesetz (↑Evolution). W. Roux unterscheidet 1895 zwischen **Selbstdifferenzierung**, bei der die »spezifischen Ursachen« für die Entwicklung in dem gestaltenden Teil selbst liegen, und **abhängiger Differenzierung**, bei der die Gestaltbildung durch äußere Einwirkungen verursacht wird.<sup>16</sup> Beide Formen können sich nach Roux kombinieren. In ähnlicher Absicht verwendet J. Sachs 1896 den Ausdruck **Automorphosen** für »innere Gestaltungsursachen« oder die »innere Harmonie der Gestaltungskräfte«.<sup>17</sup> Auch W. Pfeffer gebraucht dieses Wort ein Jahr später im Sinne von »Eigengestaltung«, um die inneren Ursachen der Entwicklungs- und Gestaltungsvorgänge zu betonen.<sup>18</sup> Pfeffer grenzt die Automorphosen ab von den **Heteromorphosen**<sup>19</sup> bzw. den später von ihm so genannten **Aitiomorphosen**<sup>20</sup>, die sich auf von außen veranlasste Prozesse beziehen. – Der Ausdruck »Heteromorphose« wird in der Biologie allerdings auch noch in anderen Bedeutungen verwendet, so z.B. in der Entwicklungsbiologie 1891 von J. Loeb zur Bezeichnung der Bildung eines Körperteils an einem untypischen Ort.<sup>21</sup>

Die Differenzierung in der organischen Entwicklung eines Individuums vollzieht sich im Rahmen einer sukzessiven Gliederung des Organismus von innen, durch Eigenaktivität, nicht durch eine Anlagerung von strukturierten Umweltbestandteilen oder eine Übertragung der Umweltdifferenzierung auf den Organismus. H. Bergson spricht daher 1907 von der Dissoziation und Teilung der Elemente in der Entwicklung: »Elle [d.i. die Entwicklung] ne procède pas par association et addition d'éléments mais par dissociation et dédoublement«.<sup>22</sup> R. Woltreck nennt die Entwicklung im Sinne dieser von innen kommenden Differenzierung 1940 **Anamorphose**.<sup>23</sup>

Wird die Differenzierung als Kriterium für das Vorliegen der Entwicklung eines Organismus genommen,

dann kann diese auch als eine *Verwicklung* bezeichnet werden, wie es J. von Uexküll in den 1920er Jahren vorschlägt.<sup>24</sup> Von Uexküll will mit diesem Wort v.a. darauf hinweisen, dass die Entwicklung nicht nur als Entfaltung einer im Keim vollständig vorhandenen Anlage zu verstehen ist. Vielmehr seien auch äußere Impulse von der Umwelt an der Differenzierung des Organismus beteiligt. Der Organismus »verwickelt« und »verfaltet« sich also im Laufe seiner Ontogenese nicht nur zunehmend in sich selbst, sondern bezieht auch seine Umwelt in seine Verwicklung mit ein.

In der heutigen Terminologie bezieht sich der Ausdruck der Differenzierung nicht allein auf den Entwicklungsprozess der Erzeugung von morphologisch unterschiedenen Körperteilen, sondern auch auf den Zustand des Vorhandenseins dieser Unterschiede. Und nicht nur bei einem einzelnen Organismus wird von einer Differenzierung gesprochen (in räumlicher Hinsicht als Spezialisierung von Organen und in zeitlicher Hinsicht als Spezialisierung von Lebensphasen), sondern auch bei den Individuen einer Art (z.B. als Differenzierung zwischen den Geschlechtern oder Differenzierung zwischen den Generationen bei Vorliegen eines Generationswechsels) (↑Lebensform: Tab. xxx).

#### *Entwicklung als zentrales Lebensmerkmal*

Insgesamt ist der Begriff der Entwicklung eng mit der Vorstellung des Lebens im Allgemeinen verbunden. Viele organische Vorgänge sind ausgesprochene Entwicklungsprozesse, in erster Linie die Ontogenese und die Phylogenese, aber auch die organische Teleologie kann im Anschluss an Aristoteles in diesem Sinne interpretiert werden: Die regelmäßigen, auf einen Zielzustand gerichteten Prozesse der Veränderung legen eine Beurteilung nach Zwecken nahe. Trotz dieses empirisch engen Zusammenhangs muss aber keine begriffliche, analytische Verbindung von Lebendigkeit und Entwicklung bestehen: Es sind durchaus Organismen vorstellbar, die keiner Entwicklung unterliegen, aber trotzdem lebendig sind.<sup>25</sup> Solche Organismen wären organisierte und regulierte offene Systeme, ihre Teile stünden also in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit voneinander und sie würden sich insgesamt in einem dynamischen Zustand fern des thermodynamischen Gleichgewichts erhalten – sie würden aber darüber hinaus keiner von inneren Strukturen gesteuerten gerichteten Veränderung unterliegen.

Die irdischen Organismen unterliegen faktisch aber alle einer individuellen Entwicklung, weil sie aus Vorläuferstrukturen gebildet werden. In ontologischer Hinsicht kann die Entwicklung allgemein als

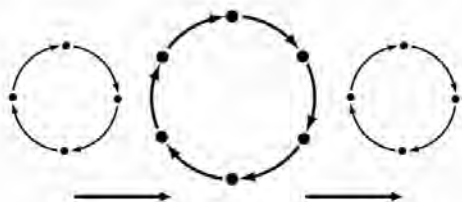


Abb. xxx. Symbolisierung der organischen Entwicklung: zyklische und in verschiedenen Organismen gleichzeitig und gesetzmäßig ablaufende Abfolge von differenzierten Erwachsenenformen und weniger differenzierten Jugendformen. Die Entwicklung zum Erwachsenenstadium ist mit einer Zunahme der Größe und Differenzierung verbunden.

Erwerb oder Ausbildung bestimmter Dispositionen oder Fähigkeiten bestimmt werden; Entwicklung besteht also in der Verwirklichung eines Potenzials. Es ist dafür argumentiert worden, in diesem Sinne die Fähigkeit zur Entwicklung allein Lebewesen zuzuschreiben; sie sei »ein Charakteristikum von Lebewesen: Leblose Dinge wie Steine oder Moleküle etc. entwickeln sich nicht«<sup>26</sup>. Denn von einem Potenzial im eigentlichen Sinne könne bei leblosen Dingen nicht gesprochen werden; die leblosen Dinge könnten zu vielem Beliebigen verändert werden und enthielten nicht eine innere Struktur, die ihre Veränderung auf etwas Bestimmtes ausrichte.<sup>27</sup>

#### Stellung zu den anderen Grundfunktionen

Von einigen Autoren – so 1903 von W. Wundt<sup>28</sup> und 1933 von E.S. Russell<sup>29</sup> – wird die Entwicklung gleichberechtigt neben die ↑Selbsterhaltung und die ↑Fortpflanzung als dritte biologische Hauptfunktion geordnet (↑Entwicklungsbiologie). Meist wird die Entwicklung aber vor dem Hintergrund der Evolutionstheorie funktional direkt der Fortpflanzung untergeordnet (↑Funktion; Zweckmäßigkeit). Denn eine organische Differenzierung, die nicht im Dienst der Selbsterhaltung oder Fortpflanzung des Organismus steht, hat keine evolutionstheoretische Fundierung, weil sie keinen Beitrag zur Fitness des Organismus leistet.

#### Antike

Die biologischen Entwicklungslehren haben ihren Ursprung in der Antike. Bereits in den hippokratischen Schriften wird die lange Zeit einschlägige Methode der Erforschung der Embryonalentwicklung beschrieben: Mehrere gleichzeitig gelegte Hühnereier werden von einer Henne ausgebrütet und täglich ein Ei zur

Untersuchung des Fortschritts der Entwicklung dem Gelege entnommen und geöffnet. Auch Aristoteles verwendet diese Methode und liefert mit seiner vergleichenden Perspektive die Basis der Embryologie als einer auf Beobachtungen, Verallgemeinerungen und Gesetze zielenden Wissenschaft<sup>30</sup>: Aristoteles vergleicht die Entwicklung der Embryonen bei verschiedenen Arten und beobachtet die Regelmäßigkeit der Abfolge von Entwicklungsstadien. So stellt er z.B. fest, dass die Entwicklung von Vögeln und Fischen in weiten Strecken sehr ähnlich ist.<sup>31</sup> Er erklärt sich die Entwicklung der Lebewesen aus der Verbindung des männlichen Prinzips der Formgebung und des weiblichen Prinzips des Stoffes. Der männliche Same setze den Entwicklungsprozess des Keims in Gang und gebe diesem seine Gestalt, so wie der Zimmermann das Holz bearbeitet, um daraus ein Möbelstück zu formen.<sup>32</sup> Allerdings transportiert der Samen nach Aristoteles allein die Potenz für die Strukturen des Embryos<sup>33</sup>; andererseits enthält der männliche Same darüber hinaus den Mechanismus zur Umwandlung der Potenz des weiblichen Beitrags in eine Aktualität<sup>34</sup> (»Dornröschennarrativ«<sup>35</sup>). Die organische Entwicklung dient Aristoteles als Paradigma für sein Konzept der (inneren) Teleologie der Natur, nach dem es in einem Gegenstand selbst liegt, sich zu einem bestimmten Ziel hin zu entwickeln (↑Zweckmäßigkeit). Als ein Prinzip der Entwicklung stellt er dabei fest, dass sich zuerst die allgemeinen, allen Lebewesen zukommenden (vegetativen) Eigenschaften bilden und danach erst die speziellen Artmerkmale (wie z.B. die Empfindungsfähigkeit).<sup>36</sup> Den späteren epigenetischen Theorien der Entwicklung steht Aristoteles insofern nahe, als er nicht von einer vollständigen Vorformung des Embryos ausgeht, sondern eine allmähliche Neubildung von Strukturen während der Ontogenese postuliert. Er stellt fest, dass bestimmte Strukturen zuerst gebildet werden müssen, bevor sich andere entwickeln können<sup>37</sup> – eine an die spätere Organisatortheorie erinnernde Auffassung (s.u.)<sup>38</sup>. Nach Aristoteles entstehen bestimmte Organe nicht nur in geordneter Weise nacheinander, sondern die späteren Organe gehen auch aus den früheren hervor (z.B. wachsen nach seiner Theorie die Blutgefäße aus dem Herzen). Die früheren Organe stellen also die (materiale) Ursache für die Bildung der späteren dar.

Nach den richtungsweisenden Studien von Aristoteles macht die empirische Erforschung der Embryonalentwicklung über fast zwei Jahrtausende keine nennenswerte Fortschritte. Spekulative und ideologisch geleitete Beurteilungen dominieren das Feld. Neben die Vorstellung der Entwicklung nach dem Vorbild eines technischen Herstellungsprozesses,



die sich bei Aristoteles (und später bei Thomas von Aquin) findet, (»technomorphe Erzeugungsbiologie«) tritt ein Konzept der Entwicklung, das diese als eine Entfaltung bereits vorhandener Anlagen versteht (»georgomorphe Pflanzungsbiologie«). Augustinus, der dieses letztere Modell vertritt, schreibt zwar beiden Geschlechtern die Bildung eines Samens zu, allein der männliche Same sei aber ein Fortpflanzungskörper, aus dem sich der neue Organismus bilde.<sup>39</sup>

### Renaissance und Neuzeit

Auch das in der Renaissance erlangte neue Verhältnis zur Natur und die damit einhergehenden methodischen Untersuchungen setzen sich in der Embryologie nur langsam durch. Die ersten, die die aristotelische Methode der täglichen Beobachtung der Entwicklung des Hühnerembryos in der Neuzeit anwenden, sind am Ende des 16. Jahrhunderts V. Coiter<sup>40</sup> und wenig später dessen Lehrer und Anreger U. Aldrovandi<sup>41</sup>. Detailliertere Beschreibungen dieser Entwicklung und einen Vergleich der Embryonen des Menschen mit denen anderer Säugetiere gibt H. Fabricius ab Aquapendente zu Beginn des 17. Jahrhunderts.<sup>42</sup> W. Harvey, ein Schüler von Fabricius, betont die innere Dynamik der Embryonalentwicklung. Harvey ist der Auffassung, dass beide Geschlechter einen qualitativ ähnlichen Beitrag zur Formung der Nachkommen leisten – wie dies aufgrund der empirisch nachweisbaren Ähnlichkeit der Nachkommen mit sowohl der Mutter als auch dem Vater nahe liegt – und wendet sich damit gegen die alte, auf Aristoteles zurückgehende Meinung, nach der der weibliche Teil allein die Materie und der männliche die Form liefert. Ein von Harvey besonders hervorgehobener Weg zur Entstehung von Strukturen im Embryo besteht in ihrer schrittweisen Hinzufügung und Neubildung ausgehend von anderen Strukturen (»Epigenese«; s.u.). Daneben kennt Harvey aber durchaus auch den anderen Weg der Entstehung von Formen ausgehend von einem vorgeformten Ausgangsmaterial: »The form ariseth *ex potentiâ materiae praexistentis*, out of the power or potentiality of the pre-existent matter«<sup>43</sup>. Damit schließt sich Harvey der aristotelischen Vorstellung an, dass dem Keim eine Potenzialität zukommt, die Aktualität aber erst dem voll entwickelten Organismus. Das Fehlen adäquater Modelle für diese Strukturbildung stellt für die mechanisch orientierten Lebenstheorien des 17. Jahrhunderts ein erhebliches Problem dar und hat immer wieder die Postulierung spezifisch organischer immaterieller Prinzipien und »vitalistischer« Kräfte provoziert, z. B. einen nach dem Vorbild eines menschlichen Werkmeisters agierenden »archeus faber« durch J. B. van

Helmont (1648).<sup>44</sup> Die Bezeichnung »archeus« für dieses organisierende Prinzip der Entwicklung übernimmt van Helmont von Paracelsus (↑Vitalismus). Der Archeus wohnt nach der Vorstellung van Helmonts jedem »Samen« inne und verwandelt diesen in einen differenzierten Organismus. Auch die Lebensprozesse des erwachsenen Organismus werden nach dieser Lehre von einer Hierarchie von Archeen organisiert und reguliert. Über die Existenz und den Ort des zentralen organisierenden Prinzips entstehen im 17. Jahrhundert zahlreiche Auseinandersetzungen zwischen den »Vitalisten« und den stärker mechanistisch orientierten Naturforschern (↑Organisation).

Empirische Fortschritte werden v.a. durch die Zuhilfenahme des Mikroskops zur Untersuchung der frühen Entwicklungsprozesse erzielt. Diesen Weg geht zuerst M. Malpighi in seinen Studien zur Hühnerentwicklung in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts.<sup>45</sup>

Die embryologischen Studien des 18. Jahrhunderts sind von der Auseinandersetzung zwischen *Präformation* und *Epigenesis* beherrscht (s.u.). Auf der einen Seite wird von einem bereits gestalteten Keim ausgegangen, dessen Entwicklung im Wesentlichen in einer Entfaltung der bereits differenziert vorhandenen Strukturen besteht, auf der anderen Seite steht die Vorstellung einer tatsächlichen Neubildung von Strukturen während der Embryonalentwicklung. Wesentliche empirische Fortschritte und neue terminologische Entwicklungen beginnen sich aber erst am Ende des Jahrhunderts abzuzeichnen. Richtungsweisend für das 19. Jahrhundert ist v.a. der theoretische und praktische Rahmen, in den C.F. Wolff die Embryogenese ausgehend von seinen detaillierten und vergleichenden Studien zur Entwicklung bei Pflanzen und Tieren stellt.<sup>46</sup>

Eine Fortsetzung finden diese Untersuchungen in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts in den bahnbrechenden Arbeiten zur »Entwicklungsgeschichte« der Tiere von C. Pander und K.E. von Baer. Beobachtet wird von ihnen eine sukzessive Herausbildung heterogener Strukturen aus homogenen. Zentrale Bedeutung für die Embryologie erlangt damit das Konzept der Differenzierung, d.h. der kontrollierten Bildung von komplexen Strukturen ausgehend von einfachen Vorgängerstrukturen. Eine dieser Vorgängerstrukturen, die Pander und von Baer erkennen und ausgiebig studieren, sind die so genannten »Keimblätter«.

### Keimblätter

Die beiden Zellschichten, aus denen der Keim in einem frühen Embryonalstadium (»Gastrula«; s.u.) besteht, werden beim Hühnchen bereits 1817 von

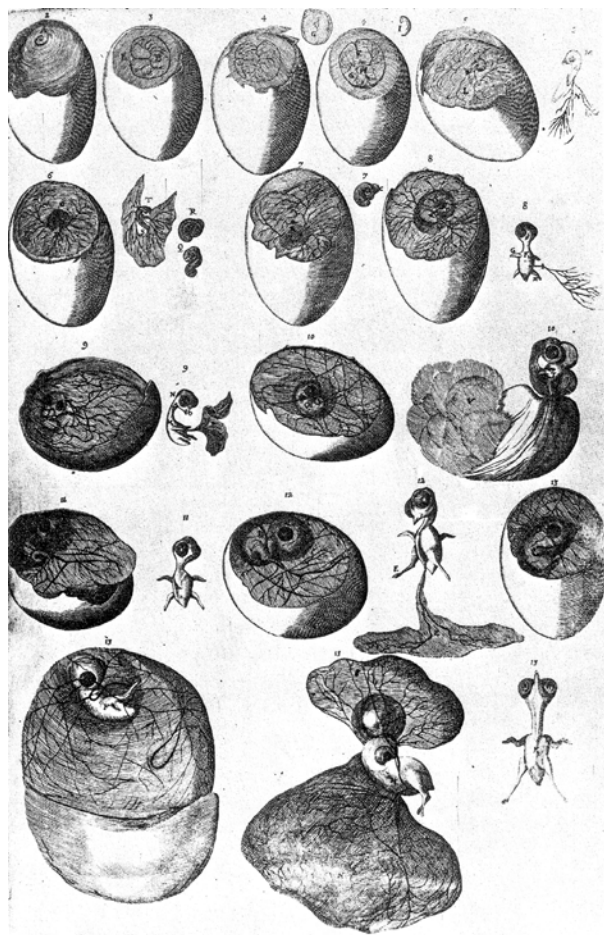


Abb. ?? . Frühe Stadien in der Entwicklung eines Hühnerembryos in einem befruchteten Ei (nach Fabricius, G. (1621). *De formatione ovi et pulli*; aus Herrlinger, R. (1967-72). *Geschichte der medizinischen Abbildung*: II, 46).

Pander unterschieden. Pander spricht von »zwei gänzlich verschiedenen Lamellen, einer innern, dickern, körnigen, undurchsichtigen, und einer äußern, dünnern, glatten, durchsichtigen«<sup>47</sup>. Die innere nennt er »Schleimblatt«, die äußere »seroses Blatt«<sup>48</sup>; zusammen bilden sie für Pander die beiden »Keimhäute« des Hühnerembryos. Von Baer führt dafür 1828 die Bezeichnung **Keimblätter** ein.<sup>49</sup> Er behält Panders Ausdrücke »seröses Blatt« und »Schleimblatt« bei; für das erstere schlägt er auch die Bezeichnung *animalisches Blatt* vor, denn dieses bilde »die Grundlage des ganzen animalischen Theiles«.<sup>50</sup> (Die »Keimhäute« von Baers bestehen dagegen aus drei Keimblättern und stellen einen hautartigen Anhang des schon gebildeten Embryos dar.<sup>51</sup> Zur Bezeichnung der Blätter des Keimlings einer Pflanze (Kotyledonen) ist der

Ausdruck »Keimblätter« in der Botanik bereits vorher in Gebrauch, so 1822 bei J.C. Hundeshagen.<sup>52</sup> Die Rede von »Blättern« in der Anatomie der Tiere geht auf C.F. Wolff zurück, der sich in seiner »Theoria generationis« von 1759 darum bemüht, die Entwicklung von Pflanzen und Tieren in einer gemeinsamen Theorie zu behandeln.<sup>53</sup> Von T.H. Huxley werden sie 1849 bei Medusen als zwei »Schichten« des Keims näher untersucht (»serous and mucous layers of the germ«).<sup>54</sup> Von Baer und Huxley erkennen beide, dass aus den Zellschichten jeweils spezifische Organe entstehen, die sich bestimmten Funktionskreisen zuordnen lassen. Von Baer leitet die Organe des »animalen Lebens« (d.h. die Organe der Empfindung, Bewegung und die Haut) von dem oberen animalen Blatt ab; die Organe des »vegetativen Lebens« (d.h. die Organe der Ernährung, des Kreislaufs, der Sekretion und Fortpflanzung) dagegen von dem unteren, vegetativen Blatt. Huxley stellt einander gegenüber: »the outer [layer] becoming developed into the muscular system and giving rise to the organs of offence and defence; the inner, on the other hand, appearing to be more closely subservient to the purposes of nutrition and generation«.<sup>55</sup>

Die inneren und äußeren Keimblätter werden 1853 von G.J. Allman als **Ektoderm** (»ectoderm«) und **Entoderm** (»endoderm«) bezeichnet.<sup>56</sup> Von anderen Entwicklungsbiologen werden diese Termini übernommen.<sup>57</sup> Besonders Huxley trägt mit seinen Untersuchungen der Hohltiere viel zur Verbreitung der Terminologie bei.<sup>58</sup> E. Haeckel spricht in den 1870er Jahren daneben von dem (animalen) **Dermalblatt** und dem (vegetativen) **Gastralblatt**.<sup>59</sup> Das bei vielen Tieren auftretende dritte Keimblatt, das schon Pander und von Baer beschreiben (»Gefäßblatt«)<sup>60</sup>, nennt R. Remak, der außerdem den Aufbau der Keimblätter aus Zellen nachweist, 1851 *mittleres Keimblatt*<sup>61</sup> und B.T. Lowne sowie Haeckel später **Mesoderm**<sup>62</sup>. Die beiden primären Keimblätter sind nach Haeckel an der Bildung des mittleren Keimblatts beteiligt. Durch Bildung von Hohlräumen im Mesoderm bilde sich die »wahre Leibeshöhle der Thiere«, die z.B. in den Blutgefäßen besteht, das **Coelom**, wie Haeckel es 1872 nennt.<sup>63</sup> 1881 legen die Brüder Hertwig das Kriterium des Vorhandenseins oder Fehlens eines Cöloms ihrer grundlegenden Klassifizierung des gesamten Tierreichs zugrunde.<sup>64</sup> Dass sich auch in der Entwicklung der wirbellosen Tiere Keimblätter identifizieren lassen, weist A. Ko-

walevsky 1867 nach. Die Ähnlichkeiten in der Entwicklung zwischen Lanzettfischchen und Wirbeltieren dient ihm als Beleg für ihre stammesgeschichtliche Verwandtschaft.<sup>65</sup> Ebenso kann er zeigen, dass auch die Seescheiden mit den Wirbeltieren verwandt sind, weil sie ein Larvenstadium mit einer Chorda durchlaufen.<sup>66</sup>

Die Entdeckung des Eis der Säugetiere durch von Baer im Jahr 1827<sup>67</sup> ermöglicht eine konzeptionell ähnliche Analyse der Befruchtungs- und frühen Entwicklungsprozesse bei allen Organismen. Auf von Baer wird nicht nur die Entdeckung des weiblichen Eis der Säugetiere, sondern auch der Terminus *Spermatozoon* für die männliche Samenzelle zurückgeführt.<sup>68</sup> Die experimentelle Erforschung der Entwicklungsprozesse findet in den Versuchen zur ↑Befruchtung durch G. Newport in der Mitte des 19. Jahrhunderts einen ersten Höhepunkt. Newport gelingt es, an Froscheiern den Punkt des Eintritts des Spermiums in das Ei zu beobachten und stellt fest, dass dadurch die erste Entwicklungsachse des sich entwickelnden Embryos festgelegt wird.<sup>69</sup>

#### »Biogenetisches Grundgesetz«

In den 1870er Jahren ist es Haeckel, der die Terminologie der Entwicklungsbiologie entscheidend prägt. Er beobachtet, dass die frühe Entwicklung vielzelliger Organismen eine bemerkenswerte Stereotypie aufweist. Selbst bei wenig miteinander verwandten Organismen werden charakteristische Stadien durchlaufen, die einander sehr ähneln. Diese Regelmäßigkeiten haben Haeckel dazu veranlasst, die Hypothese aufzustellen, alle vielzelligen Tiere (Metazoa) hätten die gleiche frühe Individualentwicklung und ließen sich als Modifikationen einer typischen Stammform, die er *Gastraea*<sup>70</sup> nennt, interpretieren. Gemäß des von Haeckel vertretenen *biogenetischen Grundgesetzes*<sup>71</sup>, nach dem die Individualentwicklung eine Rekapitulation der Stammesentwicklung ist, postuliert Haeckel die Gastraea als eine ehemals selbständige Lebensform. Haeckel schließt »nach dem biogenetischen Grundgesetz auf eine gemeinsame Descendenz der animalen Phylen von einer einzigen unbekannten Stammform, welche im Wesentlichen der Gastrula gleichgebildet war:

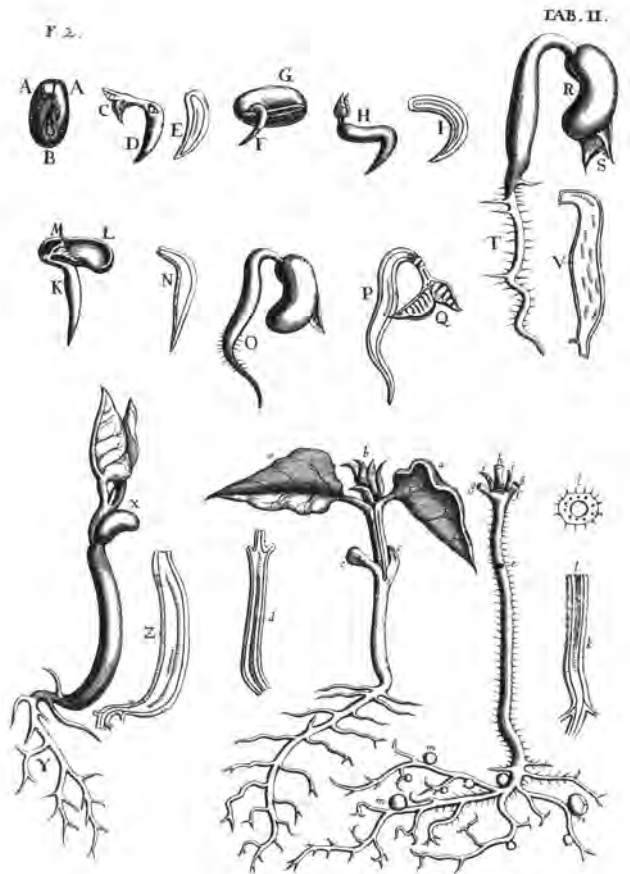


Abb. ??, Entwicklungsstadien einer Pflanze (aus Malpighi, M. (1675-79). *Anatomia plantarum*. 2 Bde. (London 1686): II, 2).

Gastraea«.<sup>72</sup> Bereits 1866 formuliert Haeckel den Inhalt seines später von ihm so genannten biogenetischen Grundgesetzes: »Das organische Individuum [...] wiederholt während des raschen und kurzen Laufes seiner individuellen Entwicklung die wichtigsten von denjenigen Formveränderungen, welche seine Voreltern während des langsamen und langen Laufes ihrer paläontologischen Entwicklung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung durchlaufen haben.«<sup>73</sup>

Das Prinzip, das Haeckel als Gesetz ausdrückt, hat viele Vorläufer vor Haeckel und vor Formulierung der Evolutionstheorie, so z.B. Ende des 18. Jahrhunderts bei C.F. Kielmeyer, der die Entstehung verschiedener Arten der gleichen Kraft zuschreibt wie die Veränderung eines Organismus in seiner individuellen Entwicklung: Die »Reproduktionskraft«



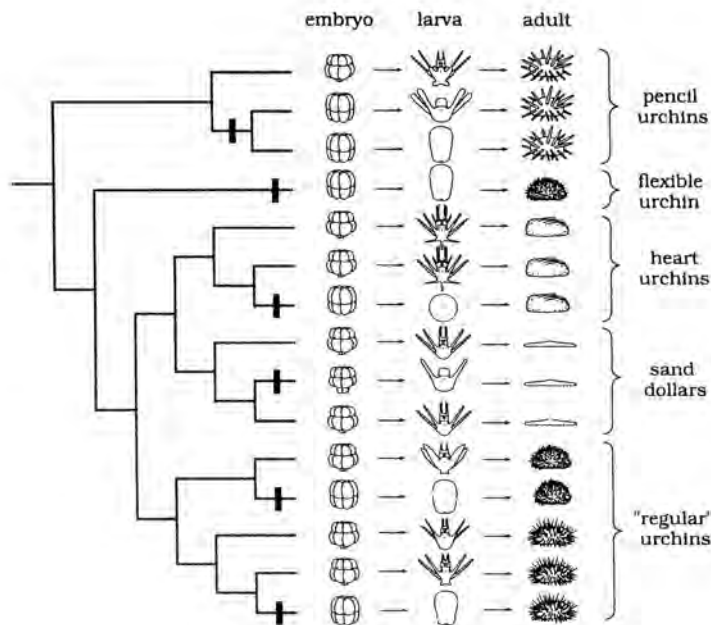


Abb. xxx. Evolution von Entwicklungswegen bei Seeigeln (Echinoidea). Die Stadien von Embryo, Larve und adultem Tier in den verschiedenen taxonomischen Ordnungen (rechts) sind auf einem phylogenetischen Stammbaum (links) abgebildet. Die typische Larvenform der Seeigel, der durch lange Schwefortsätze gekennzeichnete Pluteus, gilt als die phylogenetisch ursprüngliche Larve. In mehreren Ordnungen kam es jedoch zu einem Verlust dieses Larvenstadiums (senkrechte Balken in dem Stammbaum-Diagramm). Trotz sehr unterschiedlicher Entwicklungswege über morphologisch ganz anders geartete Larven können sich die adulten Stadien aber weiterhin sehr ähneln (und bilden die Grundlage für die taxonomische Klassifikation der Seeigel) (Zeichnung von G.A. Wray, aus Raff, R.A. (1996). *The Shape of Life*: 226; vgl. Wray G.A. (1994). *The evolution of cell lineage in echinoderms*. *Amer. Zool.* 34, 353-363: 360).

leiste nicht nur die »Hervorbringung« des einzelnen Individuums, sondern sie stimme in ihren Gesetzen auch mit der Kraft überein, »durch die die Reihe der verschiedenen Organisationen der Erde ins Daseyn gerufen wurde«. <sup>74</sup> Außerdem tritt nach Kiemeyer der Organismus den verschiedenen Stufen des Lebens entsprechend sukzessive in das Leben ein: Zuerst habe er ein vegetatives Leben, dann bilde sich die Reizbarkeit und erst am Ende die Empfindlichkeit. Ähnlich heißt es 1812 bei J.F. Meckel, der individuelle Organismus gehorche den gleichen Gesetzen wie die Entwicklung der ganzen Reihe der Tiere, so dass die höheren Tiere in ihrer stufenweisen Individualentwicklung die Stufen durchlaufen, die den Tieren unterhalb ihrer Organisation entsprechen. <sup>75</sup> Es lassen sich eine ganze Reihe weiterer ähnlich lautender Ansichten anführen. <sup>76</sup> Zu ihnen zählen auch die von R. Owen, der 1837 von einer Parallele zwischen der

»Transmutation« von Formen während der embryonalen Phasen und der »Transmutation der Arten« spricht <sup>77</sup> und die von C. Darwin, der im gleichen Jahr in seinem Notizbuch die Genese des Individuums eine verkürzte Wiederholung (»shortened repetition«) des Formenwandels während der Stammesentwicklung nennt <sup>78</sup>. Vor Haeckel liegen auch die Analysen F. Müllers zu den Larvenformen der Krebstiere, die er für phylogenetisch alte Vertreter dieser Gruppe hält: Die heutigen höheren Krebse sollen also in ihrer Individualentwicklung ein Stadium durchlaufen, das ihren phylogenetischen Vorläufern entspricht. <sup>79</sup> Schließlich kann auch bereits Aristoteles als ein Vertreter einer frühen Form des biogenetischen Grundgesetzes gelten, wenn er von einer sukzessiven Entfaltung der Seelenvermögen bei den Tieren schreibt: »Anfänglich scheinen alle Tierföten eine Art Pflanzenleben zu führen; in der Folge erst ist bei ihnen von der Empfindungs- und Denkseele zu sprechen« <sup>80</sup>.

Mit der Verabschiedung der Vorstellung einer linearen Entwicklung von den Wirbellosen über die Wirbeltiere zum Menschen gerät auch die Rekapitulationstheorie gegen Ende des 19. Jahrhunderts immer mehr in die Kritik. <sup>81</sup> Es wird eine Evolution nicht nur der adulten Formen, sondern auch der Individualentwicklung selbst erkannt. Das Verhältnis von Ontogenie zu Phylogenie stellt sich damit eher umgekehrt dar, als Haeckel es gesehen hat: Die Phylogenie gilt nicht mehr als Ursache der Ontogenie, sondern Veränderungen der Ontogenie bedingen weitreichende evolutionäre Transformationen, oder wie W. Garstang 1922 schreibt: »ontogeny does not recapitulate phylogeny, it creates it« <sup>82</sup>.

#### *Morula, Blastula, Gastrula*

Haeckel unternimmt es auch, Namen für die charakteristischen Stadien der frühen Ontogenese zu finden. Anfangs unterscheidet er *Morula* und *Gastrula*. <sup>83</sup>



Später grenzt er fünf solcher Stadien gegeneinander ab (vgl. Abb. xxx)<sup>84</sup>: Die (von Haeckel fälschlicherweise ohne Kern vorgestellte) *Monerula* stellt das befruchtete Ei dar, die *Cytula* geht daraus durch die Neubildung eines Kerns hervor, durch Zellteilungen entsteht die *Morula*, die eine massive Kugel aus gleichartigen Zellen bildet, daraus bildet sich weiter die *Blastula* als eine mit Flüssigkeit gefüllte Hohl-

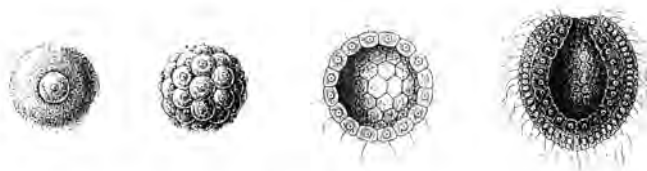


Abb. xxx. Vier frühe Entwicklungsstadien der Metazoen: *Cytula*, *Morula*, *Blastula* und *Gastrula* (zusammengestellt aus Haeckel. E. (1877). *Studien zur Gastraea-Theorie: Tafel VIII*).

kugel mit einer Wand aus einer einzigen Schicht gleichartiger Zellen und schließlich die *Gastrula*, indem die Hohlkugel sich einstülpt, so dass eine zweischichtige Zellwand (das innere und äußere Keimblatt) und ein Hohlraum (der *Urdarm*, *Progestaster* mit dem *Urmund*, *Prostoma*) entsteht.<sup>85</sup> Die von Haeckel verwendete Bezeichnung *Urdarm* wird 1871 von K. von Vierordt eingeführt<sup>86</sup>. Die Struktur wird in der Embryologie bereits von C.F. Wolff Ende des 18. und K.E. von Baer in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts beschrieben; von Vierordt verwendet 1861 zunächst den Ausdruck »primäres Darmrohr«<sup>87</sup>.

Die von Haeckel eingeführten Bezeichnungen der wesentlichen Entwicklungsstadien der mehrzelligen Tiere haben sich bis in die Gegenwart erhalten. Seit Mitte des 20. Jahrhunderts ist es üblich, die Entwicklung in sechs Stadien einzuteilen: die Eireifung, Befruchtung, Furchung, Blastulation, Gastrulation und Organogenese (vgl. Tab. xxx). Der Ausdruck *Organogenese* erscheint dabei ebenso wie die von Haeckel geprägten Worte bereits Mitte des 19. Jahrhunderts – allerdings wohl zuerst in der Botanik (Bentham 1865: »Organogenesis«: »the early formation and growth of the floral organs«<sup>88</sup>).

Wie von Haeckel postuliert, ist das Gastrulastadium mit zwei Keimblättern tatsächlich in allen Gruppen des Tierreichs weit verbreitet.<sup>89</sup> Die meisten vielzelligen Tiere bilden in ihrer Individualentwicklung darüber hinaus ein drittes Keimblatt, das auf verschiedenem Weg zwischen dem inneren und äußeren Keimblatt entsteht. In der Regel lässt sich eine Zuordnung eines Organsystems zu einem der drei Keimblätter treffen – wie bereits bei von Baer und Huxley beschrieben: Das äußere Keimblatt (*Ektoderm*) bildet die Haut mit ihren Drüsen, die Sinnesorgane, das Nervensystem und die Exkretionsorgane; aus dem mittleren Keimblatt (*Mesoderm*) entstehen Muskulatur, Bindegewebe, Blutgefäße, Herz und Innenskelett und das innere Keimblatt (*Entoderm*) schließlich bringt viele innere Organe, z.B. Mitteldarm, Leber, Lunge und endokrine Organe hervor. Allerdings kann ein Keimblatt bei Verletzungen

eines anderen auch dessen Organe hervorbringen. Sinnvoller als der Begriff des Keimblattes ist daher oft der der *Organanlage*, der auch bereits Mitte des 19. Jahrhunderts verwendet wird – zuerst offenbar in der Botanik (Röper 1846)<sup>90</sup>, und wenig später in der Zoologie<sup>91</sup>.

E.B. Wilson weist schon Ende des 19. Jahrhunderts darauf hin, dass weder entwicklungsgeschichtlich noch funktional eine scharfe Abgrenzung der Keimblätter möglich ist. Ähnliche Organe mit vermutlich phylogenetisch gemeinsamem Ursprung können sich in der Individualentwicklung aus verschiedenen Keimblättern bilden, so dass die Rückführung auf ein Keimblatt auch nicht als ein Kriterium der Homologie geeignet ist.<sup>92</sup> Die Kritik an dem Begriff des Keimblatts in den 1890er Jahren führt zu der Einsicht, dass es sich dabei um ein rein morphologisches, nicht aber ein funktionales Konzept handelt.<sup>93</sup>

#### *Roux: Entwicklungsmechanik*

Ende des 19. Jahrhunderts erlauben verbesserte apparative Methoden ein genaueres Studium der Entwicklungsprozesse. Zur Betonung der kausalen Modelle für diese Forschung prägt W. Roux 1885 für die sich formierende Disziplin den Begriff der *Entwicklungsmechanik* (↑Entwicklungsbiologie).<sup>94</sup> Roux' methodischer Ansatz in der Entwicklungsbiologie ist durch die konsequente Anwendung des manipulativen Experiments gekennzeichnet. Bekannt sind seine Versuche zur Froschentwicklung aus dem Jahr 1888, bei denen er eine Zelle im Zweizellstadium eines Froschembryos mit einer heißen Nadel zerstört. Als Folge dieses Eingriffs entwickelt sich aus der anderen Zelle nur ein halber Embryo (»Anstichversuch«).<sup>95</sup> Roux schließt daraus, dass der Embryo bereits im frühen Stadium aus mehreren differenzierten Zellen besteht – entstanden in einem Prozess der »Selbstdifferenzierung« (↑Selbstorganisation) –, die nicht mehr einen ganzen Organismus bilden können. Der Keim stellt also ein Mosaik aus mehreren selbständig sich verändernden Teilen dar; Roux spricht 1888 von einer *Mosaikarbeit* und einer

**1. Eireifung (»maturation of the egg«)**

Meiose mit der Reduktion der Anzahl der Chromosomen auf den haploiden Satz; Füllung des Eies mit Nährstoffen; Ausbildung der polaren Struktur des Eies durch Festlegung der animal-vegetativen Achse, der dorso-ventralen Achse und der Abgrenzung von Kortex und Zytoplasma.

**2. Befruchtung (»fertilisation«)**

Vereinigung des haploiden Kerns des Eies und des Spermiums; »Aktivierung« des Eies.

**3. Furchung (»cleavage«)**

Teilung des befruchteten Eies in immer kleinere Zellen; in den verschiedenen Verwandtschaftsgruppen verläuft die Furchung jeweils nach einem charakteristischen Muster.

**4. Blastulation**

Bildung einer flüssigkeitserfüllten Hohlkugel über die Sekretion von Flüssigkeit durch die peripheren Zellen.

**5. Gastrulation**

Faltung der äußeren Zellhülle der Blastula und Ausbildung von drei mehr oder weniger scharf abgegrenzten Zellschichten, des Ektoderms, Mesoderms und Entoderms.

**6. Organbildung (»formation of the basic organs«)**

Anlage der wichtigsten Organe des erwachsenen Tieres, z.B. von Haut, Schlund, Darm, Extremitäten, Gehirn und Sinnesorganen).

*Tab. xxx. Sechs Stadien der frühen Entwicklung, in die sich die Embryogenese von fast allen vielzelligen Organismen gliedern lässt (nach Waddington, C.H. (1956). Principles of Embryology: 5-8; ähnlich auch bereits Conklin, E.G. (1914). Facts and factors of development. Pop. Sci. Monthly 84, 521-537; ders. (1915). Heredity and Environment in the Development of Men: 6ff.).*

**Mosaikbildung**<sup>96</sup>. – Das Bild des Mosaiks wird zuvor bereits von den frühen Vererbungsforschern Mitte des 19. Jahrhunderts verwendet, so von C. Naudin für die Merkmalsverbindung bei hybriden Pflanzen.<sup>97</sup> Seit Beginn des 20. Jahrhunderts erscheint es für Organismen aus genetisch heterogenem Material und mit einer Kombination von phänotypischen Merkmalen, die normalerweise nur bei Organismen verschiedener Arten auftreten.<sup>98</sup> Von der »normalen« oder »typischen Entwicklung« mit »Selbstdifferenzierung« unterscheidet Roux eine Form der Entwicklung, die er 1893 **regulatorische Entwicklung** nennt, genauer eine »atypische sive post- oder regenerative s. regulatorische Entwicklung«.<sup>99</sup> Diese Entwicklung geht von bereits differenzierten Stadien aus, in der nach einer Störung spezifische »Regulationsme-

chanismen« wirksam werden, z.B. bei der Regeneration von Organen. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts etabliert sich die Gegenüberstellung von **Mosaikentwicklung** (»mosaic theory of development«<sup>100</sup>, »mosaic development«<sup>101</sup>) für Entwicklungsvorgänge mit weitgehender Unabhängigkeit der Teile voneinander und **Regulationsentwicklung** für hoch integrierte Entwicklungsvorgänge. Als bestätigt gilt mit den Versuchen von Roux die ältere Hypothese von W. His, dass die Zygote nicht eine unorganisierte Protoplasamasse ist, sondern aus lokalisiert wirksamen Faktoren besteht, die für die Differenzierung und Gestaltbildung verantwortlich sind.<sup>102</sup>

Roux bestimmt den Begriff der Entwicklung 1885 allgemein als »das Entstehen von wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit«<sup>103</sup>. Ein solches Entstehen lässt sich nach Roux in zwei Prozesse aufteilen: »in die wirkliche Production von Mannigfaltigkeit und in die blosse Umbildung von nicht wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit in wahrnehmbare, sinnenfällige«.<sup>104</sup> Wie Roux bemerkt entspricht die Differenzierung zwischen diesen beiden Prozessen der alten Unterscheidung von *Epigenesis* und *Evolution* (Präformation) (s.u.).

**Driesch: Regulationsentwicklung**

H. Driesch, der Roux' Versuche 1891 an Seeigelkeimen wiederholt, kann dessen Ergebnisse an dem neuen Objekt nicht reproduzieren. Er stellt dagegen fest, dass sich auch aus einer isolierten Zelle, die durch Schütteln von ihren Nachbarzellen getrennt wurde, ein vollständiger, wenn auch kleinerer Organismus bildet (»Schüttelversuch«).<sup>105</sup> Einzelne Teile des sich entwickelnden Keims enthalten also die Fähigkeit, den Verlust der anderen Teile auszugleichen und einen ganzen Organismus zu bilden; der Keim bildet ein »harmonisch-äquipotentielles System«, wie Driesch es nennt (↑Vitalismus).<sup>106</sup> Das mögliche Schicksal der Teile (und damit ihre »Fähigkeiten« oder »Anlagen«) ist größer als ihr wirkliches Schicksal: ihre *prospektive Potenz* ist größer als ihre *prospektive Bedeutung*, wie Driesch es formuliert.<sup>107</sup> Driesch betrachtet damit die Weismannsche Hypothese einer erbungleichen Teilung, nach der bei den Zellteilungen während der Entwicklung jeweils nur ein Teil der Erbanlagen an die Tochterzellen weitergegeben wird, als widerlegt (↑Vererbung). In späterer Terminologie (Morgan 1901) gesprochen, hat Driesch die **Totipotenz**<sup>108</sup> der Zellen nachgewiesen, d.h. die Fähigkeit einer Zelle, einen ganzen Organismus zu bilden. Im Gegensatz zu der von Roux beschriebenen Mosaikentwicklung ordnet Driesch die Entwicklungsprozesse den Regulationserscheinungen unter, weil die embryonalen Zellen die Fähigkeit haben, Verletzungen

auszugleichen.<sup>109</sup> Daneben zieht Driesch aus seinem Ergebnis weitreichende wissenschaftstheoretische Konsequenzen und postuliert einen immateriellen, die Ganzheit des Organismus bewirkenden Faktor ( $\uparrow$ Vitalismus). E.B. Wilson, der den Versuch von Driesch an einem anderen Objekt (*Amphioxus*) wiederholt, kommt zu ähnlichen Resultaten, schließt daraus aber, philosophisch weniger ambitioniert, lediglich darauf, dass die embryonalen Zellteilungen nicht notwendig mit einer qualitativen Differenzierung einhergehen, sondern jede Tochterzellen den vollen Satz des genetischen Materials erhält.<sup>110</sup> Wilson stellt aber auch fest, dass die Zellen mit fortschreitender Entwicklung zunehmend die Fähigkeit zur Bildung eines vollständigen Keims verlieren; die Regulationsentwicklung der frühen Embryogenese geht also allmählich in eine Mosaikentwicklung mit einer Selbstständigkeit der Teile über.

#### Zell-Linien und -Stammbäume

Seit der der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts erweist es sich als fruchtbar, die frühen Stadien der Entwicklung auf zytologischer Grundlage zu untersuchen. Die erste geschlossene Darstellung der Entwicklung der Tiere mittels der Zelltheorie liefert R.A. von Kölliker 1861.<sup>111</sup> G. Pouchet bemüht sich später um die Rekonstruktion eines Stammbaums der Zellen in der Entwicklung (*«phylogénie cellulaire»*)<sup>112</sup>; L. Bard betrachtet den Entwicklungsprozess als eine Differenzierung von Zellen: Der Differenzierungszustand jeder Zelle (*«spécificité cellulaire»*) werde an ihre Tochterzellen weitergeben, so dass diese jeweils einer **Zelllinie** angehören (*«série cellulaire»*; engl. *«cell-line»*)<sup>113</sup>; der Ausdruck erscheint regelmäßig erst im 20. Jahrhundert). Zur Darstellung des ganzen Differenzierungsgeschehens schlägt Bard das Modell eines *histogenetischen Baums* vor (*«arbre histogénique»*).<sup>114</sup> Haeckel führt dafür 1876 die Bezeichnung **Zellen-Stammbaum** ein und ist der Auffassung, der »ontogenetische Zellen-Stammbaum« habe die gleiche Form wie der »phylogenetische Arten-Stammbaum«.<sup>115</sup> T. Boveri übernimmt später die Bezeichnung »Zellen-Stammbaum«<sup>116</sup> und versucht, das Schicksal einzelner Zellen aus frühen Entwicklungsstadien über ihre Nachkommen bis hin zu den differenzierten Zellen der verschiedenen Organe zu verfolgen. Perfektioniert wird diese Methode im letzten Jahrzehnt des Jahrhunderts durch E.B. Wilson.<sup>117</sup>

#### Holismus der Entwicklungsbiologie

Gegen eine einseitige Konzipierung der Entwicklung und Vererbung der Organismen ausgehend von der

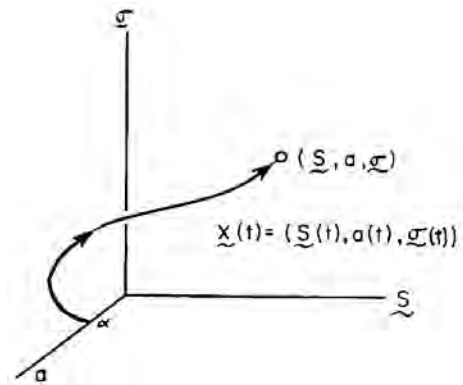


Abb. ?? Die »ontogenetische Trajektorie« eines Individuums im Alters-Größen-Form-Raum (*«age-size-shape space»*): Mit zunehmenden Alter ( $a$ ) nimmt ein Individuum an Größe ( $S$ ) zu und verändert seine Form ( $\sigma$ ) (aus Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. & Wake, D.B. (1979). *Size and shape in ontogeny and phylogeny*. *Paleobiol.* 5, 296-317: 301).

Zellenlehre wendet C.O. Whitman am Ende des Jahrhunderts ein, die Organisation der Lebewesen sei die Ursache, nicht die Wirkung der Bildung der Zellen ( $\uparrow$ Zelle).<sup>118</sup> Die Entwicklung sei insgesamt eine Folge der Organisation: »Development, no less than other vital phenomena, is a function of organization«<sup>119</sup>. In die gleiche Richtung zielt F.R. Lillie mit der Auffassung, die Entwicklung könne nicht als Ergebnis einer sekundären Anpassung der Zellen als unabhängige Teile erklärt werden, sondern der Organismus wirke immer als eine Ganzheit und übe in jedem Stadium seiner Entwicklung einen formenden Einfluss auf seine Teile aus. Die Entwicklung des Organismus vollziehe sich also als eine physiologische Einheit (*«physiological unity»*), der Organismus bilde auch in seiner Entwicklung eine  $\uparrow$ Organisation, nicht ein Aggregat von Zellen: »The persistence of organization is a primary law of embryonic development«<sup>120</sup>. In Fortführung des experimentellen Ansatzes von Driesch findet diese Betonung der Ganzheit und Organisation in der Biologie der folgenden Jahre ihren Ausdruck in einem mächtigen Forschungsprogramm der Entwicklungsbiologie, weniger dagegen der Genetik. Denn die  $\uparrow$ Genetik konzipiert die Prozesse der Vererbung und Entwicklung in erster Linie als Weitergabe individueller Merkmalsträger, der Gene. Der holistische Ansatz der Entwicklungsbiologie steht damit fast das gesamte 20. Jahrhundert dem atomistischen Ansatz der Genetik gegenüber.

Dem holistischen Ansatz gemäß ( $\uparrow$ Ganzheit) stellt es eine wichtige Forderung an alle Prozesse der Differenzierung dar, dass der Bestand der funktionalen

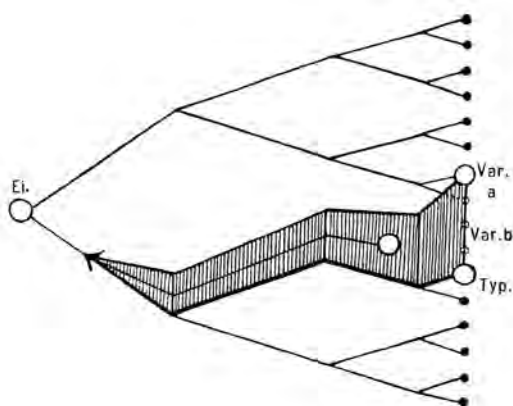


Abb. xxx. Entwicklungslinien von phänotypischen Merkmalen und ihrer Varianten in einem grafischen Modell der Entwicklung. Die Entstehung eines Merkmals wird rückläufig bis zu dem Punkt in der Entwicklung zurückverfolgt, an dem die Differenzierung zwischen seiner typischen Ausprägung (»Typ.«) und seinen Varianten (»Var. a«; »Var. b.«) in der kausalen Kette zuerst nachweisbar ist. Dieser Gabelpunkt der Entwicklung wird von V. Haecker phänokritische Phase genannt (aus Haecker, V. (1918). *Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänotypgenetik)*: 327).

Organisation während der Umstrukturierung in der Entwicklung nicht gestört wird. Diese Forderung bedingt es, dass es keinen plötzlichen radikalen Umbau des Organismus während seiner Entwicklung geben kann. Die Entwicklung muss schrittweise erfolgen, wobei jeder Schritt die Organisation nur soweit abändern darf, dass diese nicht zerstört wird. Es gilt also gerade für den sich entwickelnden Organismus das schöne Bild von O. Neurath, das ihn – gegen R. Carnaps Theorie der Protokollsätze als sicherer Basis der Erkenntnis – als einen Vertreter einer Kohärenztheorie der Wahrheit ausweist: »Wie Schiffer sind wir, die ihr Schiff auf offener See umbauen müssen, ohne es jemals in einem Dock zerlegen und aus besten Bestandteilen neu errichten zu können«.<sup>121</sup> Aber noch treffender ist wohl das Bild F. Schillers, das den Staat als einen Organismus betrachtet: »Wenn der Künstler an einem Uhrwerk zu bessern hat, so läßt er die Räder ablaufen; aber das lebendige Uhrwerk des Staats muß gebessert werden, indem es schlägt, und hier gilt es, das rollende Rad während seines Umschwungs auszutauschen«.<sup>122</sup>

### Induktion und Organisator

Wichtige Fortschritte in der Entwicklungsbiologie werden durch Transplantationsversuche seit der Jahrhundertwende gewonnen. H. Spemann und W.H.

Lewis zeigen unabhängig voneinander an Amphibien, dass die Augenlinsen in solchem Gewebe gebildet werden, das mit dem Augenbecher in Kontakt gekommen ist, z.B. der Bauchepidermis.<sup>123</sup> Auch die Verpflanzung anderer Teile des sich entwickelnden Keims (z.B. der »dorsalen Urmundlippe«) führt zur Bildung von ortsfremden Geweben.<sup>124</sup> Diese Versuche zur *Induktion* der Gewebebildung ermöglichen die Identifizierung von Differenzierungs- und Organisationszentren in dem sich entwickelnden Keim (↑Feld). Das berühmteste Experiment in dieser Richtung führt H. Mangold 1921 durch: die Verpflanzung der dorsalen Urmundlippe einer Molchart in die Bauchregion des Embryos einer anders pigmentierten anderen Molchart und die anschließend erfolgende ortsfremde Organbildung.<sup>125</sup> Aufgrund ihres organisierenden Einflusses auf das Nachbargewebe bezeichnet Spemann die dorsale Urmundlippe als *Organisationszentrum*<sup>126</sup>, das einen **Organisator**<sup>127</sup> enthält.<sup>128</sup> Nach der Modellvorstellung Spemanns schafft sich jeder Organisator ein »Organisationsfeld« (↑Feld), dessen Einfluss die Differenzierung der Nachbarzellen auslöst. Seit den 1960er Jahren werden diese Ansätze mit einfachen Modellen (»french-flag-model«) und mit dem Begriff der *Positionsinformation* diskutiert.<sup>129</sup>

### Entwicklungsbiologie und Genetik

Die Felder von Entwicklungsbiologie und Genetik, die bis zum Ende des 19. Jahrhundert so eng miteinander verbunden sind, dass sie kaum getrennt werden können (↑Vererbung), stehen bis in die 1930er Jahre in einem Spannungsverhältnis zueinander. Von Entwicklungsbiologen wird beklagt, dass die Genetik nicht immer förderlich zum Verständnis von Entwicklungsprozessen war, sondern dass durch die Fixierung auf die Gene als die alles entscheidenden Einheiten Interaktionen auf Zytoplasma- und Zellebene unberechtigt vernachlässigt wurden.<sup>130</sup> Von Seiten der etablierten Genetik antwortet T.H. Morgan auf Vorwürfe dieser Art mit dem Hinweis, die Entwicklungsbiologie habe sich eben als ein nicht so tragfähiges Forschungsprogramm erwiesen wie die Genetik.<sup>131</sup> Zu einer Resynthese von genetischen und entwicklungsbiologischen Ansätzen kommt es erst in den späten 1930er Jahren, u.a. unter dem Namen der *Entwicklungsgenetik* (↑Genetik).

Nachdem in den 1940er Jahren die Verbindung von Genen und den von Spemann beschriebenen Organisatoren diskutiert wird<sup>132</sup> und die Wirkung von einzelnen Genen durch ihre manipulative Ausschaltung ermittelt werden konnte<sup>133</sup>, kommt es seit den 1960er Jahren zu einer immer engeren Verbindung von Ge-



netik und Entwicklungsbiologie. Die Rolle einzelner Gene für die Entwicklung des Organismus wird aufgeklärt und das Konzept der *differenziellen Genaktivität* – das bereits in den 1940er Jahren benannt wird (Huskins 1947: »differential gene activity«<sup>134</sup>) – findet vielfache Anwendung zur Erklärung der Differenzierung von Geweben durch die selektive Expression von Genen in verschiedenen Zelltypen. K. Sander formuliert 1960, durch die Abhängigkeit von dem Gradienten eines Stoffes würden »verschiedene Gene aus dem Gesamtgenom zur Aktivität gelangen, die das Verschiedenwerden der Zellen des embryonalen Blastems bewirken«<sup>135</sup>. Besonders die Forschungen zur Entwicklung der Taufliege *Drosophila* führen zur Identifizierung einer Hierarchie von Genen, die für eine schrittweise Differenzierung des Keims verantwortlich sind. So gelingt es, die Gene zu finden, die die Polarität und Segmentierung des Embryos bewirken<sup>136</sup>, und eine genetische Region zu bestimmen (»Homeo box«<sup>137</sup>), die Gene enthält, deren Mutationen die Umwandlung eines Organs in ein anderes bewirken (»homeototic mutants«<sup>138</sup>; später: »homeotische Gene«). Die Begriffsbildung schließt hier an den älteren Begriff der *Homæosis* an, den W. Bateson 1894 einführt, um damit die Bildung von Organen an einem untypischen Ort im Bauplan eines Organismus zu bezeichnen.<sup>139</sup> Bateson ersetzt damit den älteren Ausdruck *Metamorphie* für dieses Phänomen (»metamorph«: »cases where the ordinary course of development has been perverted or changed«<sup>140</sup>).

Neben der immer noch einflussreichen Richtung, einzelne Gene für die Musterbildung und organische Differenzierung verantwortlich zu machen, tritt seit den 1930er Jahren ein ganzheitlicher Ansatz in der Entwicklungsbiologie, der die ontogenetische Musterbildung als eine Systemleistung interpretiert, bei der die Wirkung der verschiedenen Faktoren wechselseitig voneinander abhängen (↑Ganzheit). L. von Bertalanffy versucht mit diesem Ansatz einen dritten Weg neben den vitalistischen und mechanistischen Theorien zu entwickeln. Die Prozesse der Gestaltbildung sind danach weder allein durch ein metaphysisches, akausales Prinzip zu erklären (im Sinne von H. Driesch), noch durch lineare Wirkungsketten, die von einzelnen Teilen ausgehen, sondern bestehen in durchgängigen Wechselwirkungen aller Komponenten des Systems.<sup>141</sup> Mathematische Modellierungen solcher Wechselwirkungen erfolgen seit den 1950er Jahren in Form von Reaktions-Diffusionsgleichungen<sup>142</sup> und werden später in kybernetischen Analysen der Musterbildung eingesetzt<sup>143</sup>. Dem Genom wird im Rahmen dieser systemtheoretischen Ansätze nicht

mehr die Rolle einer zentralen Steuerinstanz zuerkannt. So meinen B. Goodwin und G. Webster ausgehend von ihrem in den 1980er Jahren entwickelten Ansatz des biologischen Strukturalismus, das Genom sei so wenig das steuernde Zentrum (»directing center«) organismischer Strukturen wie der Wortschatz dies für einen Text sei. Die Organismen seien daher insgesamt als »selbstorganisierende Totalitäten« oder *dezentrierte Strukturen* (»Decentered Structures«) zu verstehen.<sup>144</sup> Nicht allein der Genbestand in einer Zelle, sondern auch die Position der Zelle in einem bestimmten organismischen Kontext, der eine spezifische Genomaktivierung der Zelle bewirkt, ist danach also für die Differenzierungsprozesse ausschlaggebend.<sup>145</sup>

#### *Entwicklung und Evolution*

Das Verhältnis von Entwicklungs- und Evolutionsbiologie wird bis in die Gegenwart kontrovers diskutiert. Während auf der einen Seite an einer konzeptionellen und theoretischen Vereinigung der beiden biologischen Transformationslehren gearbeitet wird (»Evo-Devo«; s. u.), wird auf der anderen Seite (im lockeren Anschluss an die ältere »idealistische« Morphologie) der Versuch unternommen, allgemeingültige biologische »Gesetze der Form« aufzustellen, die unabhängig von dem kontingenten Verlauf der Evolution in verschiedenen Stammeslinien gelten. Phylogenetische Erkenntnisse sollen damit weitgehend irrelevant für ein Verständnis der Organismen als nach Gesetzen transformierte Systeme werden (Goodwin 1982: »Historical reconstruction cannot solve any problems about the nature of the entities with which biology is faced and the organisational principles which are embodied in organisms«<sup>146</sup>). Nach dem entwicklungsbiologischen Forschungsprogramm von Webster und Goodwin erlauben die »Gesetze der Form« die Fundierung einer »Rationalen Morphologie« (↑Morphologie), in der allgemeine Strukturprinzipien der Entwicklung von Organismen formuliert sind. Ob diese Gesetze aber wirklich taxon- oder sogar bauplanübergreifend aufgestellt werden können, ist sehr umstritten.

Seit den 1990er Jahren münden die systemtheoretischen Ansätze der Entwicklungsbiologie in verschiedene Forschungsprogramme, die sich selbst *Theorie der Entwicklungssysteme* (»developmental systems theory; DST«; s. u.)<sup>147</sup> oder *Systembiologie*<sup>148</sup> (↑Ganzheit) nennen.

#### *Teleologie der Entwicklung*

Im Gegensatz zur stammesgeschichtlichen Entwicklung der Organismen, die zu keinem biologisch be-

stimmten Ziel führt, wird die individuelle Entwicklung eines Organismus als auf einen Endpunkt ausgerichtet gedacht. Die ontogenetische Entwicklung wird damit zu einer Legitimation für die Teleologie des Organischen. Von einigen Autoren wird die organische Teleologie sogar überhaupt ausgehend von der Entwicklung der Organismen gedacht.<sup>149</sup> Dabei wird allerdings nicht berücksichtigt, dass bereits der Organismus als Gegenstand nur gegeben ist, wenn er als funktionale Einheit teleologisch beurteilt wird (↑Organismus; Zweckmäßigkeit).

Abgesehen von dieser basalen biologischen Teleologie der Wechselseitigkeit von Prozessen in einem System ist die Verbindung von ontogenetischer Entwicklung und Teleologie aber naheliegend, denn das Vorhandensein von Mechanismen im Innern eines Organismus, die eine spezifische Kette von Transformationen auslösen und regulieren, kann als eine *Entwicklungsteleologie* des Organischen beschrieben werden. Während ihrer Entwicklung wird der Endzustand als inhärent in den Organismen enthalten vorgestellt, und sie können damit insgesamt im Hinblick auf das, was sie am Ende werden, konzipiert werden.

Die teleologische Deutung der Entwicklung eines einzelnen Organismus erfolgt seit der Antike. Besonders bei Aristoteles findet sich eine solche Deutung ausgehend von der Vorstellung einer den Organismen immanenten Teleologie: Die Werdevorgänge im Bereich des Organischen beschreibt Aristoteles so, dass die Prozessquelle in dem Prozess selbst enthalten ist, und nicht – wie in den technischen Produkten des Menschen – ein von außen hinzukommendes Prinzip darstellt. Das Ziel als das Ende des Prozesses ist nach Aristoteles in dem Prozess selbst enthalten; der Prozess wird über das Ziel selbst bestimmt: »das Wesen und der Zweck sind eines und dasselbe«.<sup>150</sup> Weil Aristoteles die Zweckmäßigkeit mit der Regelmäßigkeit eines Vorganges in Verbindung bringt<sup>151</sup>, spielt hier auch seine Annahme einer Konstanz der Arten eine Rolle<sup>152</sup>: Die Konstanz der Arten garantiert, dass es immer derselbe Zielzustand ist, zu dem sich die Organismen entwickeln. Ein Organismus wird von Aristoteles also auf eine Weise vorgestellt, dass er in sich eine Tendenz enthält, die seine Veränderung hin zu einer bestimmten Form bewirkt.

Im 20. Jahrhundert werden verschiedene Bezeichnungen für diese immanente Ausrichtung eines sich entwickelnden Organismus auf einen Endpunkt hin verwendet. Bei E. Cassirer heißt es, der Organismus enthalte in seiner Entwicklung aus sich selbst ein »richtunggebendes Prinzip«<sup>153</sup>; H. Plessner spricht 1928 von einem »Tendenzcharakter«<sup>154</sup> und

»Vorwegverhältnis«<sup>155</sup>. Vorweg gegenüber seiner gegenwärtigen Form sei der Organismus solange er sich in seiner Entwicklung befindet und sein momentaner Zustand nur ein Zwischenstadium hin zu seinem Endstadium darstellt. Den Organismus als ein Entwicklungssystem verstanden, kann Plessner schreiben: »Antizipation ist der Modus des lebendigen Seins, [...] Vorwegnahme seiner selbst als eines Bestimmten«.<sup>156</sup> Plessner betrachtet die Entwicklungstendenz in einem Organismus als eine »Abhängigkeitsrichtung« des Prozesses, die von der Zukunft zu der Gegenwart läuft.<sup>157</sup> Aufgrund dieses Verhältnisses liege eine echte Teleologie vor, die allerdings nicht als ein zeitliches Verhältnis, eine Determination der Gegenwart durch die Zukunft verstanden werden dürfe, sondern vielmehr ein »Schema der sachlichen, sinngemäßen Abhängigkeit oder der Fundierung« darstelle, wie Plessner betont. Der Organismus sei nicht durch Ereignisse in der Zukunft kausal determiniert, aber als Sich-Entwickelnder könne er nur bestimmt werden durch eine Referenz auf zukünftige Ereignisse. In diesem Sinne könne davon gesprochen werden, ein Organismus sei »zukunfts fundiert«<sup>158</sup> und befinde sich in einem entwicklungsbedingten »Modus des Vorweg«<sup>159</sup>.

In moderner Terminologie ist es häufig der Begriff des *Programms*, der zur Erklärung der Dynamik der Entwicklung herangezogen wird. Das die Entwicklung auslösende und steuernde Programm sei in den Genen verkörpert, so die moderne Lehrmeinung.<sup>160</sup> Besonders E. Mayr (z.B. ??) unternimmt es, darauf aufbauend alle biologische Teleologie auf das Vorliegen eines Programms zurückzuführen (↑Funktion). Ein Programm definiert Mayr 1961 als ein Informationscode (»code of information«<sup>161</sup>). Später ist er etwas ausführlicher und spricht von einer kodierten Information, die den Entwicklungsprozess steuert (»coded or prearranged information that controls a process (or behavior) leading it toward a given end«).<sup>162</sup> Kritisch wird gegen diese Definitionen eingewandt, dass der Programmbegriff doch nicht mehr als eine Redeskription des Problems liefere: Ein Programm wird als ein Teil des organischen Systems beschrieben, das an der Entwicklung des Organismus wesentlich beteiligt ist. E. Sober bezeichnet Mayrs Rede von einem Programm daher als eine unerklärte Metapher (»unexplained metaphor«)<sup>163</sup> und Christensen spricht von einer nichts erklärenden Übung des Umbenennens eines Phänomens (»exercise in relabelling the phenomenon«<sup>164</sup>). Der Programmbegriff drückt in diesem Zusammenhang also lediglich aus, dass sich entwickelnde Organismen eine innere Repräsentation ihres zukünftigen Zustandes enthalten.<sup>165</sup>

### Präformation versus Epigenese

»Präformation« und »Epigenese« sind die Titel für zwei als Alternativen verstandene Theorien zur Entwicklung von Organismen. Präformation liegt vor, wenn der neu gebildete Nachkomme eines Organismus in diesem bereits in verkleinerter Form enthalten ist. Die Bildung und Entwicklung stellt danach also wesentlich einen Wachstumsvorgang dar. Die Epigenese besteht dagegen in einer tatsächlichen Neubildung von Strukturen. Der Konflikt dieser beiden Interpretationen lässt sich bis in die Antike zurückverfolgen.<sup>166</sup>

#### Antike

Die älteste Variante der Präformationslehre stellt die Theorie der *Panspermie* dar. Nach dieser Theorie, als deren Vertreter u.a. Hippokrates und Heraklit gelten, sind die Entwicklungskeime, aus denen neue Lebewesen entstehen, über die ganze Erde verteilt und werden durch das Zusammentreffen von zwei Keimen der gleichen Art zur Bildung eines Organismus angeregt.

Im Wesentlichen epigenetisch ist dagegen die Theorie des Aristoteles über die Entwicklung der Lebewesen.<sup>167</sup> Aristoteles erläutert die Theorie über den Vergleich der organischen Entwicklung mit dem Bilden eines Kunstwerks durch einen Künstler: So wie der Künstler durch seine Bewegungen gestaltende Veränderungen an einem Material ausübt, seien es auch Bewegungen oder Impulse (»κινήσεις«<sup>168</sup>), die in der Entwicklung von den erzeugenden Teilen eines Organismus ausgehen. In der Vorstellung Aristoteles' erhält der Embryo seine Form von dem männlichen Samen, während die weibliche Seite allein das Material liefert. Es sind daher allein Bewegungen, die von dem Samen ausgehen und auf den sich bildenden Organismus übergehen, denn das Material, das er formt, ist vor ihm und unabhängig von ihm da<sup>169</sup>, und der Same selbst löst sich in seine Element auf<sup>170</sup> und ist. Es ist also nicht eine Substanz, von der die Entwicklung eigentlich ihren Ausgang nimmt, sondern eine Abfolge von Bewegungen – Aristoteles argumentiert hier, dass auch der Künstler nichts von seinem Körper an sein Kunstwerk weitergibt, sondern eben nur seine geschickten Bewegungen.<sup>171</sup>

#### 17. Jh.: Entwicklung der Terminologie

Vor dem Hintergrund eines materialistischen und mechanistischen Bildes der außermenschlichen Welt kann R. Descartes als ein früher Vertreter der Präformationstheorie in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts gelten. Aus der genauen Kenntnis der Struktur eines Keims kann nach Descartes die Ge-

stalt des entwickelten Körpers »deduziert« und mit mathematischer Sicherheit berechnet werden: »si on connoissoit bien quelles sont toutes les parties de la semences de quelques espece d'animal [...] on pourroit deduire de cela seul, par des raisons entierement mathematiques & certaines, toute la figure & conformation de chacun des ses membres«.<sup>172</sup> Das Wesentliche des Samens sind nach Descartes also besondere Strukturen, die die Gestalt des späteren Organismus determinieren. Auch der umgekehrte Schluss ist für Descartes möglich: Aus der genauen Kenntnis der Gestalt des erwachsenen Organismus könne die Struktur des Keims deduziert werden.

Im Gegensatz zu dieser Auffassung erfolgt nach den Theorien der Epigenese die Zeugung und Entwicklung der Organismen in einer tatsächlichen Neubildung von Strukturen. Den Ausdruck »Epigenese« verwendet zuerst W. Harvey 1651.<sup>173</sup> Er meint damit die Entstehung von organischen Teilen aus anderen durch einen Vorgang der sequenziellen Knospung. Nach Harvey werden die Teile der Tiere einer nach dem anderen gebildet; sie entstehen durch »Hinzusetzung der Teile«. Der Gegenbegriff zur Epigenese ist für Harvey nicht die Position der Präformation, die zu seiner Zeit noch nicht als ausgearbeitete Theorie vertreten wird, sondern die Vorstellung der ↑Metamorphose, nach der alle Teile simultan gebildet werden.<sup>174</sup>

Die epigenetische Theorie Harveys kann sich im 17. Jahrhundert nicht durchsetzen. Verschiedene Faktoren können für diese Ablehnung verantwortlich gemacht werden. Ein Faktor ist die Einführung des Mikroskops in die empirische Untersuchung der Entwicklungsprozesse: Die mikroskopische Analyse der Strukturen liefert das Bild eines überraschend differenzierten Keims, in dem die späteren Organe schon als verkleinerte Struktur vorhanden zu sein scheinen.<sup>175</sup> Ein weiterer Faktor besteht in der experimentellen Widerlegung der Theorie von der ↑Urzeugung durch F. Redi: Wenn die spontane Entstehung von Lebewesen aus der anorganischen Materie widerlegt ist, erscheint auch die Annahme der spontanen Differenzierung eines undifferenzierten Keims problematisch. Ein dritter Faktor besteht in der grundsätzlich mechanistisch orientierten Einstellung der Forscher des 17. Jahrhunderts: Von einem mechanistischen Standpunkt macht die Erklärung der Formbildung ausgehend von einem bereits differenziert vorliegenden Keim weniger Schwierigkeiten als die Annahme einer regelmäßigen Neubildung von hoch geordneten Strukturen. Eine besondere Plausibilität erhält die Präformationstheorie außerdem dadurch, dass sie mit der Vorstellung konstanter Arten

gut zusammenstimmt. Auch mit der Einführung des fortpflanzungsbiologischen Artbegriffs (u.a. durch J. Ray; ↑Art) hängt die Etablierung präformistischer Entwicklungstheorien am Ende des 17. Jahrhunderts offenbar zusammen: Wenn Arten nicht über die morphologische Ähnlichkeit von Organismen, sondern über deren genealogischen Zusammenhang definiert werden, liegt es nahe, als Grund ihrer Ähnlichkeit die Präformation der Nachkommen in den Vorfahren anzunehmen.

In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts dominieren daher präformistische Vorstellungen. Diese gehen von einer Vorbildung des Embryos in dem Leib der Mutter (oder dem Samen des Vaters) aus, so dass die Entwicklung in einem bloßen Wachstum der bereits verkleinert vorhandenen Strukturen besteht. Bereits Harvey beschreibt diesen anderen Weg der Entwicklung ausgehend von einem vorgeformten Ausgangsmaterial (*»ex potentiâ materiae praeexistentis, out of the power or potentiality of the pre-existent matter«*; s.o.).<sup>176</sup> J. Swammerdam formuliert 1669 die Auffassung, die gesamte menschliche Rasse sei bereits in den Lenden Adams und Evas enthalten.<sup>177</sup> Ein wichtiges Argument für diese Lehre bildet in dem theologischen Kontext der Zeit die sich aus ihr unmittelbar ergebende Erklärung der Erbsünde aller Menschen. Eine stärker auf die Natur bezogene Begründung für die Präformationstheorie liefert der Anatom C. Perrault, insofern er die Meinung vertritt, die Natur selbst könne sich nicht organisieren und die den Tieren (aber nicht den Pflanzen) eigene Seele könne daher nicht auf natürliche Weise entstehen, sondern müsse durch die schon vorhandenen Keime weitergegeben werden.<sup>178</sup> Berühmt ist das von N. Malebranche 1674 verwendete Bild der Einschachtelung (*»emboîtement«*) von einer unendlichen Kette von ineinander geschachtelten Miniaturen von Organismen, das er zunächst anhand des Beispiels eines Baumes formuliert.<sup>179</sup> Auch auf Tiere und Menschen weitet Malebranche diese Vorstellung aus und hält es für möglich, dass alle Organismen bereits seit der Schöpfung der Welt (in Form ihrer Samen) bestehen. Einen unmittelbaren Anlass für das Aufstellen dieser Theorien bilden die Untersuchungen der ↑Metamorphose der Insekten im 17. Jahrhundert. Weil die Puppen der Insekten, die fälschlich für ihre Eier gehalten werden, bereits über vollständig ausgebildete Organe verfügen, wird geschlossen (z.B. von Swammerdam), dass auch in anderen Organismen, die Eier eine miniaturisierte Form des erwachsenen Organismus enthalten. Die Ansichten zur Entstehung von Organismen sind hier also an dem Modell der späteren organischen Differenzierung orientiert.

Der erste, der unter Zuhilfenahme des Mikroskops die Hühnchenentwicklung untersucht, ist in den 1670er Jahren der Mikroskopiker M. Malpighi. Er hängt ebenfalls Vorstellungen der Präformation an und spricht – ebenso wie vorher Harvey (s.o.) – 1673 von dem *Präexistieren* (*»praeeexistere«*) der künftigen Organe im Keim.<sup>180</sup> Auch A. van Leeuwenhoek ist aufgrund mikroskopischer Untersuchungen seit Ende der 1670er Jahre der Auffassung, dass die von ihm beobachteten Samenzellen als *»Samentierchen«* zu werten sind, die alle Merkmale des erwachsenen Organismus in verkleinerter Form bereits enthalten.<sup>181</sup> Sachlich gestützt auf Leeuwenhoek spricht G.W. Leibniz 1714 von *präformierten Samen* (*»semences préformées«*), aus denen sich die Lebewesen entwickeln,<sup>182</sup> und bezeichnet dies, auch schon vorher, als die Lehre der *Präformation* (*»préformation«*).<sup>183</sup> Der Ausdruck *»Präformation«* ist bereits im 17. Jahrhundert etabliert: Er wird von verschiedenen Naturforschern und Ärzten zwischen 1600 und 1630 im Zusammenhang entwicklungsbiologischer Überlegungen eingeführt.<sup>184</sup> (Im Englischen findet sich das Wort *»preformation«* für den biologischen Kontext erst seit 1831.<sup>185</sup>)

Ein grundlegendes Problem der Präformationstheorie besteht darin, dass der vorgeformte Embryo in den Keimen von nur einem der beiden Elternteile vorhanden sein kann, weil eine Verschmelzung der präformierten Embryonen den Protagonisten der Theorie nicht vorstellbar erscheint. In der sich anschließenden Debatte stehen sich daher die *Animalculisten*, die den präformierten Keim in den männlichen Samen verlegen, den *Ovulisten* gegenüber, die das gleiche von dem weiblichen Ei behaupten. Den Anschein von Beobachtungsprotokollen erweckende Darstellungen werden von beiden Seiten ins Feld geführt.<sup>186</sup>

Allerdings findet sich bei Malpighi und den anderen Anhängern der Präformationsvorstellung im 17. Jahrhundert noch keine ausgearbeitete Theorie der Entwicklung, und damit auch noch keine Theorie der Präformation im eigentlichen Sinne.<sup>187</sup> Zur eigentlichen Entfaltung gelangt die Präformationstheorie erst im 18. Jahrhundert, in der alle namhaften Biologen sich zu ihr bekennen, u.a. A. Haller, C. Bonnet und L. Spallanzani. Der Präformationslehre entsprechend, werden Embryonen (v.a. menschliche Föten) auf vielen Abbildungen bis ins 19. Jahrhundert als vollständig ausgebildete und lediglich verkleinerte Organismen dargestellt.

#### 18. Jh.: Dominanz der Präformationstheorie

Im 18. Jahrhundert ist die Auffassung der Präformati-



on als »Theorie der Evolution« bekannt. In der allgemeinen Bedeutung für die individuelle Entwicklung eines Organismus wird der Ausdruck *Evolution* seit Ende des 17. Jahrhunderts verwendet, zuerst offenbar in England in einer Besprechung von Swammerdams »*Historia generalis insectorum*« (1669). Dort wird die stufenweise Bildung eines Organismus (»gradual and natural Evolution«) einer radikalen Umänderung (»Metamorphosis or Transformation«) entgegengesetzt.<sup>188</sup> Bekannt geworden ist auch der Vergleich des Werdens eines Organismus mit der Entstehung eines Bildes durch eine *camera obscura*, der 1664 von A. Kircher gezogen wird. Nach Kircher bildet sich ein Organismus so zu einer definierten Gestalt – er spricht von einem »evolvi« –, wie sich das Bild auf einer belichteten Platte formt, wenn diese sich der Entfernung zum Objektiv annähert, bei der ein scharfes Bild entsteht.<sup>189</sup> Bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts wird der Begriff unspezifisch zur Bezeichnung der individuellen Entwicklung von Organismen verwendet. Leibniz stellt sich in seiner Naturphilosophie die Prozesse der Entstehung und des Todes von Lebewesen als Auswicklungen und Einwicklungen von Anlagen vor, die er meist als *developpement* und *enveloppment*, manchmal aber auch als *evolution* und *involution* bezeichnet.<sup>190</sup>

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck »Evolution« in dem sich entwickelnden Streit zwischen Präformations- und Epigenesislehre häufiger verwendet, u.a. 1744 bei A. von Haller<sup>191</sup>, 1745 bei J.T. Needham<sup>192</sup>, 1762 bei C. de Bonnet<sup>193</sup> und 1764 bei K.F. Wolff<sup>194</sup>. Das Wort erscheint bis zum Ende des Jahrhunderts vielfach nicht in der eingeschränkten Bedeutung zur Bezeichnung der Position der Präformation, sondern als Überbegriff für jede Form der Veränderung von Organismen (↑Evolution). So nennt Bonnet die Evolution ein allgemeines Gesetz der organischen Welt (»une loi générale du système organique«<sup>195</sup>) und meint, sie schließe eine Epigenese nicht aus; und Wolff, ein Vertreter der Epigenese, ist der Auffassung, eine Evolution im Sinne einer Entfaltung von »eingewickelten« Teilen liege zumindest bei der Entstehung von Pflanzen aus Knospen und Samen oder bei der Metamorphose der Insekten vor.<sup>196</sup> Allgemein lässt sich daher sagen: »Wie die bezeichnete Sache, die Präformationslehre, sich nur allmählich herausgebildet hat, so wurde auch das Wort »Evolution« nur langsam und schrittweise an die Sache herangeführt.«<sup>197</sup>

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts überlagert ein neues Verständnis des Ausdrucks »Evolution« die alte embryologische Bedeutung: der generationenübergreifende Prozess der Veränderung von Organismen

einer Art in solche einer anderen Art (↑Evolution). In einem wichtigen Punkt unterscheidet sich dieses moderne phylogenetische Begriffsverständnis diametral von der älteren ontogenetischen Evolutionstheorie: Die Transformation der Organismen enthält kein Moment der Orientierung auf ein Ziel hin, das die Veränderung steuern und lenken könnte, während die ontogenetische Entwicklung doch so vorgestellt wird, dass sie mit der Ausbildung des geschlechtsreifen Adultstadiums als einem Zielpunkt endet. Weil sie von der Wortbedeutung mit einer Präformationsvorstellung verbunden sind, passen die Ausdrücke »Entwicklung« und »Evolution« eher zu der älteren Theorie. Das moderne Verständnis der Evolution als eines zukunfts offenen Prozesses ohne Richtung und Programm ist der eigentlichen Wortbedeutung im Grunde sogar entgegengesetzt.<sup>198</sup> Es lässt sich daher mit H. Rickert bedauern, dass nach der modernen Wortbedeutung jedes Werden und jede Veränderung, auch wenn sie kein teleologisches Moment in sich enthält, als »Entwicklung« bezeichnet wird.<sup>199</sup> Zumindest hält sich aber das alte embryologische Wortverständnis noch bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts (so z.B. 1964 bei M. Polanyi: »the evolution of a single individual«<sup>200</sup>).

Nicht zuletzt die Kompatibilität der Präformationslehre mit christlichen Überzeugungen spielt für ihre weite Anerkennung im 18. Jahrhundert eine Rolle. Zu einer besonderen Popularität bringt sie es in Form der Einschachtelungstheorie von C. de Bonnet. In der Gebärmutter der ursprünglichen Stammutter lagen danach bereits alle nachfolgenden die Erde bevölkernden Organismen eingeschachtelt vor. Bonnet gelangt zu dieser Beurteilung u.a. aufgrund seiner Entdeckung der parthenogenetischen Fortpflanzung der Blattläuse. Allerdings stellt sich Bonnet die Einschachtelung der Lebewesen später nicht mehr so vor, dass die vollständigen Organismen als Verkleinerungen in ihren Eltern enthalten sind; er spricht vielmehr von *präorganisierten Teilchen* (»particules préorganisées«), aus denen sich die Organismen bilden – und nähert sich damit bereits der modernen Anschauung von Genen.<sup>201</sup>

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts neigen besonders solche Naturforscher zur Präformationslehre, die, wie Bonnet, von einem Organismus als einer organisierten Einheit von Teilen ausgehen. Denn im Rahmen der Präformationstheorie ergibt sich eine einfache Erklärung für die funktionale Korrelation der Teile im Ganzen des Organismus. Die Epigenesetheorien sehen sich andererseits mit einem Problem konfrontiert: Wenn die Teile auseinander hervorgehen und damit nacheinander entstehen, kann

kein Modell ihrer wechselseitigen Abhängigkeit voneinander formuliert werden.<sup>202</sup> Auf diesen Punkt weist Bonnet 1764 mit der Bemerkung hin, alle Teile eines Organismus müssten immer zugleich existieren (also auch zugleich entstehen), weil ihre Funktionen wechselseitig voneinander abhängen (»toutes les parties d'un animal ont entr'elles des rapports si directs, si variés, si multipliés, des liaisons si étroites, si indissolubles, qu'elles doivent avoir toujours coexisté ensemble«<sup>203</sup>). Die funktionale Korrelation der Teile bildet Ende des 18. Jahrhunderts also ein gewichtiges Argument für die Präformationstheorie der Entwicklung.

In gewisser Weise steht auch G.L.L. de Buffon den präformistischen Anschauungen nahe, insofern er von inneren Formen (»moules intérieurs«) ausgeht, die den Verlauf der Entwicklung prägen. Er beschreibt die organische Entwicklung als ein Wachstum von organischen Körpern (»moules«): »c'est cette augmentation de volume qu'on appelle développement«; als Keim sei ein Tier daher im Kleinen das, was der ausgewachsene Organismus später im Großen sei: »formé en petit comme il l'est en grand«.<sup>204</sup> Noch wenig unterschieden sind bei Buffon die Konzepte der Entwicklung (Differenzierung und Neuentstehung von Teilen) und des Wachstums (Größenzunahme); diese Unterscheidung etabliert sich erst allmählich in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts. Die Vorstellung von verborgenen Keimen, die der Präformationstheorie zugrunde liegt, lehnt Buffon offen ab, weil nach seiner Auffassung die organische Materie sich beständig formt und umformt: »Il n'y a donc point de germes préexistans, point de germes contenus à l'infini les uns dans les autres, mais il y a une matière organique toujours active, toujours prête à se mouler, à s'assimiler & à produire des êtres semblables à ceux qui les reçoivent«<sup>205</sup>. Im Sinne der späteren Epigenesis-Lehren plädiert Buffon also dafür, die organische Materie dynamisch als eine effiziente Ursache in den Prozessen der Gestaltbildung zu sehen. Die Elemente, aus denen sich ein Organismus entwickelt, sind nach Buffon organische Moleküle (»molécules organiques«), die vor dem Organismus bereits bestehen und auch nach dem Tod des Organismus fortexistieren.

Als ein schlagendes Argument gegen die Präformation und für die Epigenese führt P.L.M. Maupertuis bereits 1745 an, dass die vererbaren Eigenschaften sowohl von den Männchen als auch den Weibchen übertragen werden, die Nachkommen können also nicht allein in einem der beiden Geschlechter eingeschachtelt vorliegen (»l'un & l'autre ont eu également part à la formation«).<sup>206</sup> Die Voraussetzung

dieses Schlusses untersucht Maupertuis durch Analyse von Stammbäumen des Menschen (v.a. in Bezug auf das Merkmal der Polydaktylie) und durch Züchtungsexperimente.<sup>207</sup>

#### C.F. Wolff: Epigenese

Am Ende des 18. Jahrhunderts werden präformistische Vorstellungen allmählich zurückgedrängt. Diese Entwicklung ist wiederum das Ergebnis verschiedener Einflüsse. Ein inhärentes Problem der Theorie stellt die in der Präformation enthaltene Annahme einer Einschachtelung (»emboîtement«) der Organismen verschiedener Generationen in den Eltern dar. Diese Einschachtelung muss entweder als unendlich vorgestellt oder es muss von einem irgendwann erreichten Ende der Fortpflanzungsfähigkeit ausgegangen werden. Weitere Schwierigkeiten für die Theorie ergeben sich aus empirischen Befunden, so der entdeckten ausgeprägten Regenerationsfähigkeit vieler Tiere nach Verletzungen und der – bereits von Maupertuis angeführten – Tatsache, dass die Nachkommen Eigenschaften beider Elternteile in sich vereinen, sie also nicht allein in einem der beiden Geschlechter eingeschachtelt vorliegen können. Der entscheidende Impuls für die Wiederbelebung der Theorie der Epigenese erfolgt jedoch durch mikroskopische Beobachtungen der tatsächlichen Entstehung von neuen Organen während der Entwicklung.

Insbesondere C. F. Wolff ist es, der in seinen mikroskopischen Untersuchungen von Pflanzen und Tieren, der »Theoria generationis« von 1759 die Theorie der Epigenese neu begründet.<sup>208</sup> Wolff untersucht sowohl die Differenzierung von Pflanzenorganen aus den undifferenzierten Meristemgeweben als auch die Entwicklung der Tiere aus befruchteten Eiern. Er liefert auf diese Weise eine vereinheitlichende Perspektive auf die Entwicklung der Organismen und damit gleichzeitig einen wichtigen Beitrag für die Vereinheitlichung der ↑Biologie insgesamt. In beiden Fällen, bei den Pflanzen wie bei den Tieren, stellt er die Bildung differenzierter Organsysteme aus einer äußerlich amorphen Struktur fest und geht daher von einer tatsächlichen Neubildung aus. In der Bildung des Hühnchendarms beschreibt er z.B., wie dieser als flache Scheibe beginnt und sich erst später zu einer Röhre formt. Wolff spricht deswegen von der »generatio« (bzw. im Deutschen von der »Generation«) und wendet sich gegen die verbreitete Theorie der »Evolution« oder »Entwicklung«. Eine »generatio« liegt nach Wolff vor, wenn ein Organ in einem Körper gebildet wird, ohne dass ein ähnlich gebildetes Organ daran beteiligt ist, wenn die Bildung also etwas anderes als ein bloßes Wachstum ist.<sup>209</sup> In sei-

ner wenig später auf deutsch erscheinenden ›Theorie von der Generation‹ (1764) bezeichnet Wolff seine Anschauungen als »Epigenesis« und sieht sie durch den Satz charakterisiert, dass »neue organische Körper entstehen« und dass sie »wirklich formirt«, d.h. neu gebildet werden.<sup>210</sup> Als Ursache für die Neubildung der Strukturen postuliert Wolff eine *wesentliche Kraft* (»vis essentialis«) (↑Vitalismus). In ähnliche Richtung weist J.F. Blumenbachs Begriff des »Bildungstriebes« (1781), von dem er meint, er rege sich in dem »vorher rohen ungebildeten Zeugungsstoff der organisirten Körper«<sup>211</sup>.

### 19. Jh.: Epigenese und Deszendenz

Die genauen Untersuchungen zur individuellen »Entwicklungsgeschichte« der Tiere, die C. Pander, K.E. von Baer und andere in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts durchführen (s.o.), führen zu der Beobachtung einer sukzessiven Differenzierung des Keims. Von Baer hält fest: »Nirgends ist Neubildung, sondern nur Umbildung«<sup>212</sup>. Als ein allgemeines »Gesetz« der Entwicklung sieht von Baer, »daß aus einem Homogenen, Gemeinsamen, allmählig das Heterogene und Specielle sich hervorbildet«<sup>213</sup>. In der individuellen Entwicklung eines Organismus werden danach zuerst die für seine Gruppe typischen Merkmale gebildet und erst später die für seine Art charakteristischen. Im Gegensatz zur Theorie der Rekapitulation (s.o.) stellt von Baer fest, dass sich zwar die Embryonen von Organismen verschiedener taxonomischer Gruppen ähneln, die Embryonen der »höheren« Formen aber nicht den ausgewachsenen Individuen der »niederer« Formen. Statt einer Rekapitulation sei das allgemeine Gesetz das einer Diversifizierung.

Den epigenetischen Theorien der Entwicklung liegt im Gegensatz zu den Präformationstheorien eine atomistische Sicht auf den Organismus zu Grunde: Die sukzessive Neubildung der Teile im Embryo macht ihre unabhängige Veränderung möglich. Aufgrund dieses Atomismus der epigenetischen Ansätze haben diese eine besondere Affinität zu den Deszendenz- und Selektionstheorien J.B. de Lamarcks und C. Darwins.<sup>214</sup> Darwins Auffassung von der Entwicklung ähnelt in einigen Punkten derjenigen Buffons, insofern auch Darwin organische Einheiten annimmt (»gemmules«), die jeweils für die Ausbildung bestimmter Merkmale verantwortlich sind und aus deren Zusammenwirken die Nachkommen eines Organismus hervorgehen (↑Vererbung). In dieser Zerlegung des Organismus in »organische Moleküle« oder isolierte Merkmalsträger ist der Organismus offensichtlich als Summe von atomistischen Teilen konzipiert, nicht als Einheit der Organisation. Die

Gestalt des Organismus wird auf diese Weise nicht mehr primär aus sich heraus verstanden, als holistische Einheit aus wechselseitig voneinander abhängigen organischen Teilen, sondern vielmehr aus der Relation der isolierten »Merkmale« zur Umwelt. Dieser Atomismus der neueren, auf die Phylogeneese bezogenen »Evolutionstheorien« ermöglicht die Erklärung der isolierten Veränderbarkeit einzelner Teile in der Anpassung an die Umweltverhältnisse (↑Evolution).

### Wiederbelebung der Präformationslehre

Zwar gilt die Präformationstheorie schon seit den Untersuchungen Wolffs in der Mitte des 18. Jahrhunderts in gewisser Weise als überholt, trotzdem erlebt sie gegen Ende des 19. Jahrhunderts eine Wiederbelebung aus genetischer Perspektive. Explizit bekennt sich A. Weismann 1892 zu ihr, indem er knapp behauptet, »daß die Ontogenese nur durch Evolution, nicht durch Epigenese erklärt werden kann«<sup>215</sup>. Weismann gibt zwar die alte präformistische Vorstellung einer Ineinanderschachtelung von Organismen auf, an der Anschauung der Prädetermination der späteren Form durch innere Strukturen hält er aber fest und bringt dies durch den Terminus *Determinante* zum Ausdruck (↑Gen).<sup>216</sup> W. Roux verstärkt die Anlehnung an die ältere Theorie noch, indem er von »Evolutionsteterminanten« spricht.<sup>217</sup> Aus entwicklungsphysiologischer Sicht definiert Roux die alten Termini neu: »Epigenesis« ist für ihn »die Neubildung von Mannigfaltigkeit im strengsten Sinne, die wirkliche Vermehrung der bestehenden Mannigfaltigkeit«, »Evolution« dagegen »das bloße Wahrnehmbarwerden präexistirender latenter Verschiedenheiten«.<sup>218</sup> Um die Distanz zu der älteren Begrifflichkeit zum Ausdruck zu bringen spricht er seit 1905 von *Neo-epigenese* und *Neoevolution*.<sup>219</sup> Nach diesen Definitionen muss selbst die von Wolff im 18. Jahrhundert beschriebene Neubildung von Strukturen aus nicht sichtbaren Vorläuferstrukturen nicht notwendig eine Epigenese sein, sondern kann auch eine Evolution darstellen, wie Roux bemerkt.

H. Driesch, der sich selbst als Epigenetiker versteht, wendet gegen die Vorstellung einer »Mannigfaltigkeitserhöhung ohne irgendwie bestehendes Vorbereitetsein dieser Erhöhung« ein, sie sei ein logisches »Unding«. Als vorgebildet müsse zwar keine »extensive«, aber eine »intensive Mannigfaltigkeit« angenommen werden und diese sieht er in seinem Prinzip der Entelechie verkörpert (↑Vitalismus).<sup>220</sup> Gegen die präformistische Vorstellung wendet sich auch O. Hertwig, indem er die Organisation des Keims als ein interaktives Gefüge betrachtet, aus

dem nicht einzelne »Determinanten« hervorgehoben werden könnten: »So wird der Zelle während des Entwicklungsprocesses von Aussen heraus, durch ihr besonderes Lageverhältniss zum Ganzen, nicht aber von Innen heraus im Sinne der Determinantenlehre allmählich ein besonderer Charakter aufgeprägt. Sie entwickelt die Eigenschaften, die ihr Verhältniss zur Aussenwelt und ihre Stellung im Gesamtorganismus erfordert.«<sup>221</sup> Hertwig charakterisiert seine Vorstellung als vermittelnde Position zwischen den alten Theorien: Präformistisch sei sie insofern, als er als Grundlage der Entwicklung eine »spezifisch und hoch organisierte Anlagsubstanz« annimmt; epigenetisch insofern, als diese Anlage unter dem Einfluss des gesamten Systems »allmählich von Stufe zu Stufe sich umgestaltend wächst, um schliesslich zum fertigen Entwicklungsproduct zu werden.«<sup>222</sup> Hertwig betrachtet die Merkmalsbestimmung damit aus einer entwicklungsbiologischen Perspektive; Weismann dagegen aus einer genetischen.<sup>223</sup>

#### 20. Jh.: Synthese aus Epigenese und Evolution

Roux selbst versteht Epigenese und Evolution Anfang des 20. Jahrhunderts nicht mehr als sich ausschließende Konzepte, sondern meint, »daß die typische Ontogenese eine Kombination von Neoepigenese und Neoevolution ist.«<sup>224</sup> Ein salomonisches Urteil über den alten Streit zwischen Präformation und Epigenese fällt auch W. Schleip 1927: »Präformiert ist im Ei (in jeder Zelle, jedem Keimteil) nur die Summe aller Entwicklungsmöglichkeiten, die prospektive Potenz = Genotypus. Nicht präformiert ist die Entscheidung, welche der Möglichkeiten verwirklicht werden; diese Entscheidung, das ist die Determination, geschieht durch das Eintreten bestimmter Entwicklungsbedingungen, und dies ist somit ein ausgesprochen epigenetischer Vorgang. Das Tier entwickelt sich also auf Grund präformierter Entwicklungsmöglichkeiten durch die determinierende Wirkung epigenetisch zustandekommender Entwicklungsbedingungen«<sup>225</sup>. Einen synthetischen Standpunkt formulieren auch J. Huxley und G. de Beer 1934, indem sie den Präformismus der genetischen Perspektive und die epigenetische Auffassung der Entwicklungsperspektive zuschreiben: »the modern view is rigorously preformationist as regards the hereditary constitution of an organism, but rigorously epigenetic as regards its embryological development«<sup>226</sup>. Evolution und Epigenese bilden damit kein Begriffspaar mehr, das einen Gegensatz bezeichnet, sondern nur verschiedene Aspekte einer Sache. Schon am Anfang des Jahrhunderts hatte dies E. Wasmann so gesehen und den Begriff der *epigenetischen Evolution* aufgestellt: »Die

Entwicklung beruht teilweise auf Selbstdifferenzierung teilweise auf abhängiger Differenzierung. Das Gesamtbild der Entwicklung gestaltet sich demnach zu einer »epigenetischen Evolution«<sup>227</sup>. Diese Einschätzung hat bis in die Gegenwart in ihrer Gültigkeit erhalten: Organismen sind insofern präformiert, als sie aus organisierten und sich replizierenden Körpern entstehen (den Genen bzw. Keimzellen); die genetische Rekombination, zytologische Verschmelzung und Differenzierung in der Entwicklung enthält aber Aspekte der Epigenese.

#### Embryo

Als »Embryo« (griech. ἔμβρυον) »(ungeborenes) Junges« wird der sich entwickelnde junge Organismus bezeichnet, solange er sich in einem gegenüber der Umwelt abgeschlossenen Raum, z.B. dem Leib der Mutter oder einem Ei befindet. Die Übertragung des Begriffs »Embryo« in die Botanik erfolgt 1788 durch J. Gaertner.<sup>228</sup>

Nicht immer ist der Embryo im engen Zusammenhang mit der Entwicklung eines Organismus gesehen worden. Der lange Zeit dominierenden Präformationslehre entsprechend, ist der Embryo (v.a. der menschliche Fötus) auf vielen Abbildungen bis ins 19. Jahrhundert als vollständig ausgebildeter und lediglich verkleinerter Organismus dargestellt, der auf seine Geburt wartet. Darstellungen der Entwicklung des menschlichen Embryos mit dem Durchlaufen verschiedener Stadien finden sich erst seit Ende des 18. Jahrhunderts, z.B. 1799 in den »Icones embryonum humanorum« von S.T. Soemmerring.<sup>229</sup>

Unter einem Embryo wird manchmal nicht allein der sich entwickelnde Organismus verstanden, solange er sich in einem abgeschlossenen Raum (z.B. einem Ei) befindet, sondern jeder noch nicht geschlechtsreife Organismus. So meint R. Leuckart 1853, eine Larve sei »nichts anderes als ein Embryo mit freiem und selbständigem Leben.«<sup>230</sup> Gegen ein solches Verständnis wendet sich E. Haeckel 1866, indem er neben die Embryologie, die sich dem Studium der Entwicklung der Organismen »innerhalb der Eihüllen« widmet, die *Schadonologie* (von griech. >σχάδων< »Larve«; ↑Entwicklungsbiologie) oder *Metamorphologie* stellt, die die postembryonale Formveränderung untersucht, die also das Studium der freilebenden, aber nicht fortpflanzungsfähigen Organismenformen betrifft. Zusammen bilden die beiden Wissenschaften der Embryologie und Metamorphologie in Haeckels Systematik die *Ontogenie*, in der allgemein die individuelle Entwicklung der Organismen untersucht wird.<sup>231</sup>



Beim Menschen (und anderen höheren Säugetieren) wird als »Embryo« häufig allein die mittlere Phase der Keimesentwicklung vom Beginn der ersten Furchungsteilung bis zum Ende der Organentwicklung (Ende des dritten Schwangerschaftsmonats; genauer: bis zum 85. Tag nach der Befruchtung) bezeichnet; danach heißt der werdende Organismus (die »Leibesfrucht«) *Fetus* (auch »Fötus«; von lat. »fetus« »das Zeugen, Gebären«). Diese Begrenzung ist spätestens seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts üblich. Sie wird aber auch von einigen Autoren explizit abgelehnt: So spricht sich M.P. Erdl 1845 gegen die Unterscheidung aus (er nennt beim Menschen den fünften Monat als mögliche Grenze) und behandelt »Embryo« und »Fötus« gleichbedeutend als Bezeichnung »für jedes Stadium« der Entwicklung.<sup>232</sup>

### Keim

Das Stadium, von dem die biologische Entwicklung eines Individuums ausgeht, ist der Keim (mhd. kīm(e), ahd. kīmo). Verwandt mit »Keil«, geht es zurück auf die Wurzel \*gēi. »(sich) spalten, aufbrechen (der Knospe)«. Die französische und englische Bezeichnung »germ(e)«, abgeleitet aus lat. »germen« »Keim, Sproß«<sup>233</sup>, führt N. Malebranche Ende des 17. Jahrhunderts ein.<sup>234</sup> In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck »Keim« v.a. von Botanikern verwendet. So definiert ihn J.H. Zedler 1737 als »dasjenige Auge an einen [sic!] Gewächse, welches unmittelbar aus der Wurzel von der Natur heraus getrieben wird, aus welchen hernach bey ungehinderten Wachsthum die Sache selbst und ihre Vermehrung besteht«.<sup>235</sup>

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts gewinnt der Begriff des Keims Bedeutung in den Einschachtelungstheorien der Entwicklung (Präformation; s.o.). Für C. de Bonnet beginnt das Leben der Organismen in Form von Keimen (»germe«) oder organisierten Körperchen (»corpuscules organiques«), die verkleinerte Formen des Organismus darstellen.<sup>236</sup> I. Kant versteht unter »Keimen« und »Anlagen« besondere Elemente eines Organismus, die artspezifisch sind und für die Ausbildung der besonderen Merkmale verantwortlich sind (↑Gen). Mitte des 19. Jahrhunderts erläutert J. Müller die Bedeutung des Keims in der Entwicklung mit folgenden Worten: »Der Keim ist das Ganze, *Potentia*, bei der Entwicklung des Keimes entstehen die integrierenden Theile des Ganzen *actu*«<sup>237</sup>. Die moderne Biologie setzt den Beginn des Keimstadiums eines Organismus entweder mit der Verschmelzung der Kerne von Samen- und Eizelle oder mit der ersten Furchung an; es endet beim Verlassen der Eihüllen.<sup>238</sup>

### Keimzellen

Bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen nimmt die Bildung des Keims ihren Ursprung in der Verschmelzung von zwei *Keimzellen* (Ei- und Samenzelle). Der Terminus (engl. »germ-cell« oder »germinal cell«<sup>239</sup>) verbreitet sich nach der Einführung der Zellenlehre als grundlegender biologischer Theorie seit Anfang der 1840er Jahre.<sup>240</sup> T. Schwann, einer der Begründer der Zellenlehre, verwendet ihn anfangs nicht und spricht stattdessen in seinen Abhandlungen meist von den »Keimkörperchen«.<sup>241</sup>

Die Begrifflichkeit ist bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts nicht eindeutig, weil verschiedene Autoren mit dem Ausdruck Unterschiedliches meinen: Nicht selten wird das Wort für jedes Gebilde, aus dem sich ein Organismus formt, verwendet; so erscheint es z.B. bereits 1825 in Bezug auf die Anfangsstadien von Flechten.<sup>242</sup> Auch die englischen Ausdrücke haben anfangs eine weite Bedeutung: R. Dunglison verwendet die Formulierung (»germinal cells«) 1841 für jede Zelle, aus der andere entstehen (im Sinne des »Cytoblasten« von Schleiden).<sup>243</sup> Nach R. Owen wird die Keimzelle (»germ-cell«) erst nach der Befruchtung durch die Samenzelle gebildet.<sup>244</sup> Eine spezifischere Bedeutung kündigt sich Ende der 1840er Jahre an (Redford 1847: »In higher plants and animals new individuals are produced from special cells, which contain the germinal cell«).<sup>245</sup> W.B. Carpenter unterscheidet aber noch 1868 zwischen Keimzellen (»germ-cells«) und Spermienzellen, zählt also letztere nicht zu den Keimzellen.<sup>246</sup> Gelegentlich werden in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, auch alle Zellen eines Embryos »Keimzellen« genannt (bei Weismann 1864 »Keimhautzellen«<sup>247</sup>).

In der Botanik hat der Begriff eine weitere Bedeutung als in der Zoologie, insofern botanisch anfangs alle keimfähigen Zellen »Keimzellen« genannt werden, so auch die Sporen der Kryptogamen.<sup>248</sup> Eine schärfere Bestimmung des Ausdrucks etabliert sich erst mit R. Leuckarts Abhandlung über die verschiedenen Fortpflanzungsweisen bei Tieren aus dem Jahr 1853. Leuckart unterscheidet allgemein Fortpflanzungsarten, die über spezialisierte »Keimkörper« oder »Keimzellen« erfolgen, von anderen, die von unspezialisierten somatischen Zellen ihren Ausgang nehmen.<sup>249</sup> Die Fortpflanzung über Keimzellen kann nach Leuckart auch ungeschlechtlich erfolgen; es gilt für sie allein, dass »das Fortpflanzungsmaterial gewisse, von den übrigen Bestandtheilen des Körpers histologisch verschiedene und gesonderte Massen darstellt«. Den Gegenbegriff hierzu bildet die »Fortpflanzung durch Wachstumsproducte, durch Knospen oder Theilstücke« (↑Fortpflanzung). Sys-

tematischen und terminologischen Status hat die Unterscheidung von »Keimzellen« und »somatische Zellen«<sup>250</sup> oder »Körper- und Fortpflanzungszellen«<sup>251</sup> seit Mitte der 1880er Jahre bei A. Weismann.

### Selbstentwicklung

Um die innere Verursachung der Veränderungen während der Entwicklung zu betonen, wird neben »Entwicklung« auch der Ausdruck »Selbstentwicklung« verwendet. In den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts steht das Wort einerseits im Kontext einer Philosophie und Pädagogik der individuellen Selbstgestaltung (Jacobi 1807: »Der Genuß ist nur als Folge der wahren Selbstentwicklung reizend und ehrenvoll«<sup>252</sup>; Carus 1810: »Selbstentwicklung« als eine der menschlichen »Selbstopflichten«<sup>253</sup>). Andererseits erscheint es im Kontext der Naturphilosophie des Deutschen Idealismus und wird dabei besonders auf die Entfaltung des »Geistes« bezogen (Paulus 1821: »Selbstentwicklung des menschlichen Geistes«<sup>254</sup>; Rixner 1823: »Phänomenologie oder Kunde der Selbstentwicklung, Gestaltung und Erscheinung des endlich sich selbst begreifenden Geistes«<sup>255</sup>; Hegel 1827: die Wissenschaft als »Selbstentwicklung« des Begriffs<sup>256</sup>). Daneben wird das Wort in den 1820er Jahren in einer speziellen Bedeutung gebraucht für den Prozess der Wendung eines Kindes bei der Geburt ohne ärztlichen Eingriff im Falle seiner Querverlage in der Gebärmutter (»Selbstentwicklung des Foetus«).<sup>257</sup>

Als Äquivalent zu »organischer Entwicklung« verwendet J. Ennemoser den Ausdruck 1824 (»Unorganisch ist [...], oder mit dem Begriffe des Todes bezeichnet, wo alle lebendige innere Bewegung stille steht, wo alle freie Selbstentwicklung gehemmt ist, und der Wechsel der Stoffe für immer stille steht«).<sup>258</sup> I.H. Fichte spricht 1833 von der »Selbstentwicklung« als »dem ersten Analogon der Freiheit« »in der Welt des Organischen«.<sup>259</sup> In einem weiten Sinn wird »Selbstentwicklung« seit den 1830er Jahren für die Entwicklung oder Metamorphose von Individuen oder der Natur insgesamt verwendet (1835: »Ein präformierter Zustand nähert sich seiner Selbstentwicklung (Metamorphose) durch dunkles Vorgefühl des Neuen, Ahnung«<sup>260</sup>; Mason 1845: »chain of organic self-development«<sup>261</sup>). Seit den 1840er Jahren wird der Ausdruck auf die Transformation der Arten in der ↑Phylognese bezogen (Tuomey 1848: »the transmutation or self-development of species«<sup>262</sup>).

Vielfach wird die Selbstentwicklung als ein Charakteristikum des Lebendigen beschrieben. So heißt es in einem medizinischen Wörterbuch aus dem

Jahr 1842, »Selbsterhaltung (Selbstständigkeit) und Selbstveränderung« seien spezifische Kennzeichen des Lebendigen; dessen »stetige Selbstveränderung steht in auffallendem Contraste zu der starren Unveränderlichkeit des Leblosen«, das sich »nicht aus eigener Macht« verändere: »das Organische [...] ist in fortwährender Bildung und Selbstentwicklung begriffen, deren Grund und Zweck in ihm selber liegt, obgleich sie an das Vorhandensein äußerlicher Bedingungen und Mittel gebunden ist«.<sup>263</sup>

### Ontogenese

Den Terminus »Ontogenese« (»Ontogenesis oder Ontogenie«) führt E. Haeckel 1866 ein.<sup>264</sup> Er leitet den Ausdruck von »Onta« als Bezeichnung für »die concreten Individuen (räumlich abgeschlossene Formeinheiten)« ab.<sup>265</sup> Nach Haeckel besteht die Ontogenese in der »gesamten Entwicklungsgeschichte des Individuums«, die von der Eizelle bis zu seinem Tod reicht. Sie umfasst die Entwicklung des Organismus innerhalb der Eihüllen (*Embryologie*) und außerhalb der Eihüllen (*Schadonologie*) (↑Entwicklungsbiologie).

Als problematisch gilt die Bestimmung der Ontogenese bei solchen Arten, bei denen das Phänomen des ↑Generationswechsels vorliegt, weil hier mehrere (morphologisch verschiedene) Individuen regelhaft aufeinander folgen und erst die Abfolge der Individuen die für die Art typische Einheit bilden. Vor diesem Hintergrund kritisiert C. von Nägeli Haeckels Begriffsbestimmung und meint, dass die Ontogenese besser zu bestimmen sei als der »ganze Cyclus von Generationen, nämlich der Reihenfolge von einer Zelle bis zur Wiederkehr einer ganz gleichen Zelle«. Diesen »sich wiederholenden Cyclus, mag er aus einer oder aus vielen Individuen bestehen«, bezeichnet Nägeli als *ontogenetische Periode* oder auch mit Haeckels Terminus als *Ontogenese*.<sup>266</sup> In ähnlicher Weise schlägt 1969 M. Schellhorn vor, die Ontogenese zu verstehen als den vollständigen Entwicklungszyklus der Individuen einer Art, der durch den Kernphasenwechsel bestimmt wird.<sup>267</sup> Bei Vorliegen eines Generationswechsels umfasst die Ontogenese also die Abfolge mehrerer Individuen. Haeckel bezeichnet eine solche zyklische Einheit der Entwicklung als *Zeugungskreis* (↑Kreislauf).

W. Hennig entwickelt Mitte des 20. Jahrhunderts eine Terminologie für die verschiedenen Formen der genetischen Beziehungen zwischen biologischen Merkmalsträgern (vgl. Tab. xxx).<sup>268</sup> *Ontogenetische Beziehungen* bestehen nach Hennig zwischen den verschiedenen Altersstadien eines Individuums. Die

direkt durch Fortpflanzung voneinander abstammenden Individuen einer Art stehen nach Hennig dagegen in *tokogenetischen Beziehungen* zueinander. Als **Tokogenie** (»Tocogenie«; abgeleitet von  $\tau\acute{o}\kappa o\varsigma$  »Geburt; Brut«) bezeichnet bereits Haeckel allgemein den Vorgang der Zeugung eines Organismus durch Eltern im Gegensatz zur Spontanentstehung (»Archigenie«) durch Urzeugung.<sup>269</sup> Zusammenfassend nennt Hennig die ontogenetischen und tokogenetischen Beziehungen **autogenetische Beziehungen** und grenzt sie von den *phylogenetischen Beziehungen* ab, die zwischen Arten und Artengruppen, also zwischen taxonomischen Gruppen höherer Ordnung bestehen. Der Überbegriff über alle diese Beziehungsformen lautet bei Hennig *hologenetische Beziehungen*. 1934 nennt bereits W. Zimmermann den Entwicklungsprozess, der die Ontogenese und Phylogenese umfasst **Hologenie**. Für Zimmermann stellt die Hologenie den einzigen wirklich naturgegebenen Vorgang dar; die Ontogenie und Phylogenese seien demgegenüber »willkürlich von uns Menschen herausgesuchte Stücke der Gesamtentwicklung«<sup>270</sup>.

Trotz der allgemeinen Verbreitung kann aber »Ontogenese« – ebenso wenig wie »Phylogenese« – eine wirklich glückliche Wortprägungen genannt werden. Denn die individuelle Entwicklung eines Organismus ist etwas Spezielleres als das Werden eines Seins – und die langfristige Entwicklung von Typen betrifft nicht allein die Entstehung von »Phyla« oder Stämmen. Statt dessen empfiehlt sich die Verwendung der Ausdrücke **Idiogenese** (von griech.  $\acute{\iota}\delta\iota o\varsigma$  »eigen, persönlich, besonders«) und **Typogenese** ( $\uparrow$ Phylogenese). »Idiogenese« ist ein Ausdruck, der 1860 in einer speziellen Bedeutung in der Medizin erscheint, nämlich für die selbständige Entstehung von Zellbestandteilen.<sup>271</sup> Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird in der Psychoanalyse die Formulierung »ideogene Prozesse« für individuell erworbene psychische Muster gebraucht, z.B. für solche, die durch Verdrängung entstanden sind.<sup>272</sup> Als Ersatz für »Ontogenese« schlägt P. Barth das Wort »Idiogenese« 1908 vor.<sup>273</sup> Es wird aber in der Folge insgesamt nur wenig verwendet<sup>274</sup> (engl. 1964 bei M. Polanyi: »idiogenesis«: »the evolution of a single individual«<sup>275</sup>).

### Heterochronie

Das vergleichende Studium der zeitlichen Verhältnisse der Entwicklungsschritte wird von E. Haeckel 1874 mit dem Terminus »Heterochronie« belegt (»ontogenetische Heterochronie«: »eine allmählich durch embryonale Anpassungen bewirkte Verschiebung der ursprünglichen phylogenetischen Successionen«<sup>276</sup>).<sup>277</sup>

<i>Hologenie</i>	Umfassender Wandel
<i>Autogenie</i>	Wandel innerhalb einer Art
<i>Ontogenie</i>	Wandel des Individuums im Laufe seines Lebens
<i>Embryogenese</i>	Wandel des Individuums von der Zeugung bis zur Geburt
<i>Metamorphose</i>	Wandel des freilebenden Individuums
<i>Orthomorphose</i>	einsinnig gerichtete Veränderung des Individuums
<i>Zyklomorphose</i>	zyklisch (z.B. im Jahresrhythmus) erfolgende Veränderungen des Individuums
<i>Tokogenie</i>	Wandel an der Grenze der Generationen (Mutation)
<i>Phylogenie</i>	Wandel durch Entstehung neuer Arten und Taxa

Tab. xxx. Arten des morphologischen Wandels in der organischen Natur.

Nach Haeckel ist die Heterochronie eine Form der »Fälschungsentwicklung (Cenogenesis)« (später spricht Haeckel von »Störungsentwicklung«), in der das Auftreten von Merkmalen gegenüber der normalen Entwicklung verschoben ist. Die normale Entwicklung nennt Haeckel dagegen »Auszugsgeschichte« (»Palingenesis«), weil sie seiner Meinung nach einen Auszug der Stammesentwicklung bildet.<sup>278</sup> Für die Heterochronie gilt nach Haeckel, dass »die Reihenfolge, in der die Organe nach einander auftreten, in der Keimesgeschichte anders ist, als man nach der Stammesgeschichte erwarten sollte«<sup>279</sup>. »Verfälscht« ist die Entwicklung bei der Heterochronie also im Hinblick auf das biogenetische Gesetz, nach dem die Ontogenese eine Rekapitulation der Phylogenese ist: Während bei einer unverfälschten Entwicklung alle Teile des Organismus eine im Vergleich zur phylogenetischen Bildung beschleunigte Entwicklung durchmachen, liegen bei der Heterochronie verschiedene Raten der Entwicklung bei verschiedenen Teilen vor, die zusammen ein falsches Bild von ihrer phylogenetischen Entstehung geben.

Als zwei Formen der Heterochronie unterscheidet Haeckel die »ontogenetische Acceleration« von der »ontogenetischen Retardation«. Die wichtigste Erklärung für die »Fälschungsentwicklung« bildet für Haeckel die Anpassung der Jugendstadien an bestimmte Umweltbedingungen, z.B. die Anpassung von im Meer lebenden Larven an die Notwendigkeiten der Ernährung und des Auftriebs im Wasser. Den Normalfall der Entwicklung fasst Haeckel 1866 in zwei Gesetzen: dem »Gesetz der gleichörtlichen oder

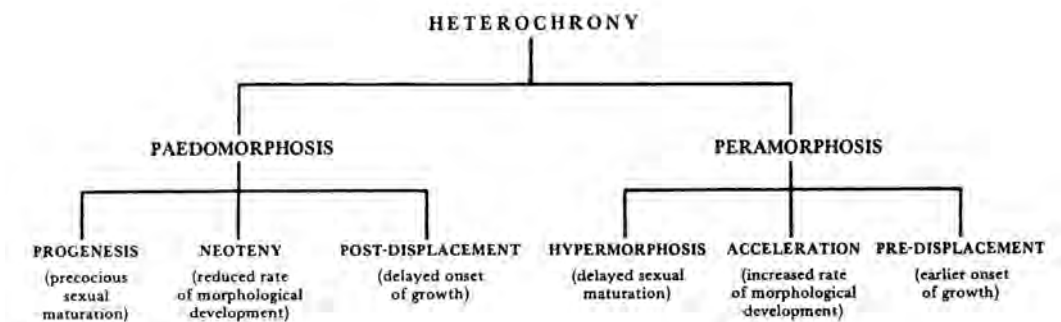


Abb. xxx. Übersicht über die Terminologie für Prozesse der Heterochronie (aus McNamara, K.J. (1986). *A guide to the nomenclature of heterochrony*. *J. Paleontol.* 60, 4-13: 6).

homotopen Vererbung» und dem »Gesetz der gleichzeitlichen oder homochronen Vererbung«.<sup>280</sup> Dieses letzte Gesetz entspricht einem bereits von Darwin aufgestellten Prinzip (»principle of inheritance at corresponding ages«).<sup>281</sup> Festgestellt ist damit die zeitliche Konstanz in der Abfolge charakteristischer Entwicklungsstadien bei verschiedenen Organismen.

Die räumliche Verschiebung von Entwicklungsprozessen bezeichnet Haeckel 1874 als ontogenetische **Heterotopie** (»frühzeitige phylogenetische Wanderung der Zellen aus einem sekundären Keimblatt in das andere«).<sup>282</sup>

Vor Haeckel und in anderem Kontext als er verwendet R. Virchow bereits seit den 1850er Jahren die Ausdrücke »Heterochronie« und »Heterotopie«. Für Virchow sind dies Begriffe der Pathologie, die die krankhafte Umbildung eines Organs bezeichnen, nämlich eine pathologische Erscheinung eines Organs in seinem räumlichen bzw. zeitlichen Auftreten, also eine *Aberratio loci* oder *Aberratio temporis*, wie es bei ihm heißt (»Heterochronie«: die Erzeugung eines Gebildes »zu einer Zeit, wo es nicht erzeugt werden soll«<sup>283</sup>; »Heterotopie«<sup>284</sup>). Daneben unterscheidet Virchow noch eine bloß quantitative krankhafte Veränderung eines Organs, die er **Heterometrie** nennt. Zusammenfassend bezeichnet Virchow die Lehre der krankhaften Erscheinungen als **Heterologie**.<sup>285</sup>

Nach Haeckel macht das Konzept der Heterochronie wesentliche Transformationen durch, bei denen zwei grundsätzliche Schritte unterschieden werden können<sup>286</sup>: Zunächst wird das Phänomen seitens der Anhänger Haeckels nicht als eine Ausnahme der Entwicklung, sondern als Regelfall interpretiert. Im Normalfall der ontogenetischen Entwicklung stelle diese also eine Veränderung der Phylogenese dar, und nicht ein getreues Abbild von ihr. Außer-

dem wird die Heterochronie nicht mehr primär auf den Organismus als Ganzen, sondern auf einzelne seiner Teile bezogen: Nicht die Phylogenese des ganzen Organismus werde in seiner Ontogenese rekapituliert, sondern allein die jeder seiner Teile mit jeweils verschiedenen Geschwindigkeiten (Cope 1876: »unequal acceleration or retardation«).<sup>287</sup> Die Untersuchung der Heterochronien entwickelt sich Ende des 19. Jahrhunderts zu einem regelrechten Forschungsprogramm, im Rahmen dessen für jedes Organ die erwarteten Entwicklungsraten angegeben werden (»Normentafeln«).<sup>288</sup> Der zweite Transformationsschritt des Heterochroniekonzepts ergibt sich in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts aus der Ablehnung der haeckelschen Rekapitulationstheorie. Für G. de Beer, der diese Transformation wesentlich vollzieht, bezieht sich die Heterochronie nicht mehr auf die unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit von Organen in demselben Körper, sondern auf diese Unterschiede in verschiedenen Körpern, nämlich den phylogenetisch späteren Formen gegenüber ihren Vorfahren.<sup>289</sup> Nicht die Bildung der Organe in der Phylogenese insgesamt, sondern ihre Entstehung in der Ontogenese eines einzelnen Vorfahrenorganismus bildet für de Beer den Maßstab für die Bestimmung einer zeitlichen Abweichung der Entwicklung als »Heterochronie«: Heterochron ist also die Entwicklung solcher Organe, die früher (»acceleration«) oder später (»retardation«) in der Ontogenese entstehen als in einem als Vergleich herangezogenen Ahnen (vgl. Abb. xxx). Die detaillierte Analyse dieser Veränderungen der ontogenetischen Entwicklung im Laufe der Phylogenese bildet heute ein fruchtbares Feld der empirischen Biologie.<sup>290</sup>

#### Neotenie

Der Ausdruck »Neotenie« wird 1884 von J. Kollmann



eingeführt (abgeleitet von griech. >νέον< »Jugend« und >τείνειν< »ausdehnen«; also »ausgedehnte Jugend«). Kollmann verwendet das Wort für Organismen, von denen er sagt, »sie halten ihre jugendliche Form fest«.<sup>291</sup> Die Neotenie besteht danach also in der Bewahrung von solchen Merkmalen bis ins adulte Stadium, die bei Organismen verwandter Arten (und v.a. den hypothetischen Vorfahren) allein den Jugendformen eigen sind. Das bekannteste Beispiel, das auch Kollmann zu der Einführung des neuen Konzepts veranlasst, ist der amerikanische Kiemenmolch (*Axolotl*), der im Gegensatz zu seinen nahen Verwandten auch als Erwachsener, d.h. beim Eintreten der Geschlechtsreife, im Wasser bleibt und seine Kiemen behält.

Verbreitet ist es seit langem, die Entwicklung des Menschen als eine Neotenie zu begreifen. Bereits vor der Einführung des Wortes nimmt É. Geoffroy Saint-Hilaire diese Beurteilung vor, indem er 1836 feststellt, dass der Kopf eines jungen Orang-Utans dem Gesichtsausdruck eines erwachsenen Menschen ähnelt.<sup>292</sup> Besonders prägnant bringt diese Sicht in den 1920er Jahren der niederländische Anatom L. Bolk zum Ausdruck. Er bezeichnet den Menschen »in körperlicher Hinsicht als einen zur Geschlechtsreife gelangten Primatenfetus«.<sup>293</sup> Bolk hält viele Merkmale des erwachsenen Menschen für Resultate einer »Retardation« und »Fetalisation«. Er stellt fest: »Die historisch sich vollziehende Hominisierung der Form war im Wesen eine Fetalisierung«.<sup>294</sup> Bolk nennt in diesem Zusammenhang u.a. die spärliche Körperbehaarung, die fehlende Pigmentierung der Haut, die Rundung und Größe des Kopfes und anatomische Eigenheiten der Wirbelsäule und des Beckens.

Nicht allein auf anatomische, sondern in erster Linie auf psychische Merkmale bezieht K. Lorenz in den 1950er Jahren die Neotenie des Menschen.<sup>295</sup> Er hält insbesondere die »weltoffene Neugier« und die »Entspezialisierung«, die den Menschen bis in sein Alter begleiten können, für einen Ausdruck seiner Neotenie.<sup>296</sup> Lorenz erklärt diese Eigenschaften als Folge einer »Selbstdomestikation« des Menschen: Der relative Schutz, den die Kultur des Menschen gewährt, ermögliche eine Reduktion seiner instinktiven Anlagen und ein lebenslanges Lernen, seine »Freiheit« und »konstitutive Weltoffenheit«, wie es bei Lorenz im Anschluss an A. Gehlen heißt. Auch S.J. Gould betrachtet die Neotenie als die »hauptsächliche Determinante der menschlichen Evolution«.<sup>297</sup>

Neben dem Ausdruck »Neotenie« sind in der Biologie des 20. Jahrhunderts mehrere Worte mit sehr ähnlicher Bedeutung verbreitet: **Pädogenese** (von Baer 1866: »Pädogenese«)<sup>298</sup>, **Pädomorphismus** (Allen 1891: »pedomorphism«<sup>299</sup>) und **Pädomorphose** (Gar-

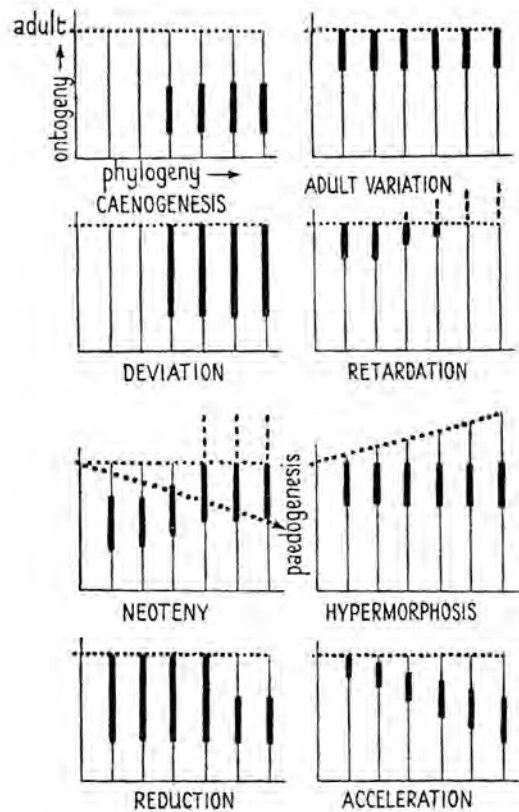


Abb. ?? Verschiedene Typen der Veränderung des Verlaufs der individuellen Lebensgeschichte (Ontogenese: vertikale Achse) in der Phylogenese (horizontale Achse). Jede vertikale Linie repräsentiert das Leben eines Individuums. Der fett hervorgehobene Teil einer Ontogenese bezeichnet ein evolutionär neues Merkmal (aus de Beer, G. (1940/58). *Embryos and Ancestors*: 38).

stang 1922: »paedomorphosis«<sup>300</sup>). Diese bezeichnen wie die Neotenie die Erhaltung von Eigenschaften bei den Adultstadien, die bei verwandten Organismen (insbesondere den Vorfahren) allein den noch nicht geschlechtsreifen Formen (z.B. den Larven) zukommen. Unterschieden werden diese Konzepte von der Neotenie, insofern sie die Verhältnisse bei solchen Organismen benennen, bei denen der Eintritt in die Fortpflanzungsfähigkeit in einem Stadium erfolgt, das bei Verwandten dem Jugendstadium entspricht. Pädogenese, Pädomorphismus und Pädomorphose bezeichnen also ein im Vergleich zu den Verwandten vorzeitiges Auftreten von Merkmalen in der Individualentwicklung (Frühreife); Neotenie dagegen ein Bewahren von Jugendmerkmalen im Adultstadium (Retardation).<sup>301</sup> Die Unterscheidung

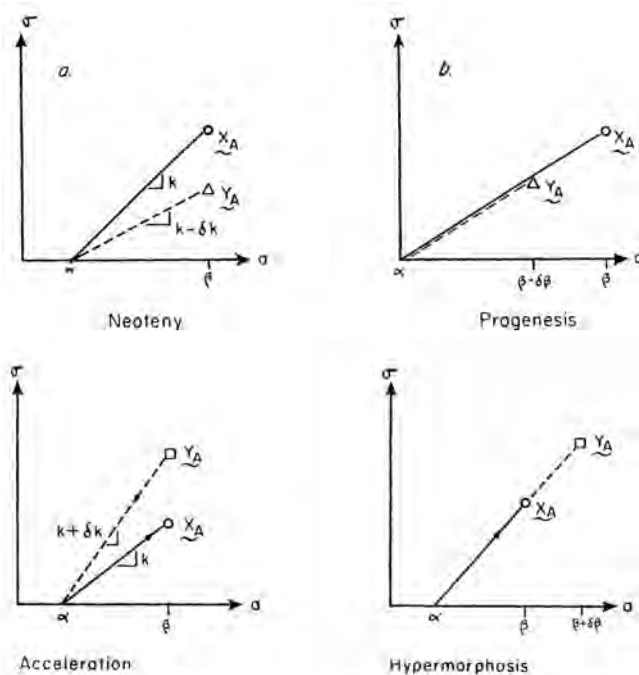


Abb. ?? Ontogenetische Trajektorien von jeweils zwei Individuen in einem Alters-Form-Raum. Durchgezogene Linie: Organismen der Ausgangsart; gestrichelte Linie: Organismen der abgeleiteten Art.

In der oberen Reihe sind zwei Fälle der Pädomorphose dargestellt: Bei der Neotenie (a., links) führt eine Verminderung der Form-Wachstumsrate ( $k - \delta k$ ) zur Ausbildung von geschlechtsreifen Organismen, die in der Form den noch nicht geschlechtsreifen Organismen der Ausgangsart ähneln; bei der Progenesis (b., rechts) führt eine Verkürzung der Lebensspanne ( $\beta - \delta\beta$ ) zu einem ähnlichen Effekt.

In der unteren Reihe sind zwei Fälle der Peramorphose dargestellt: Bei der Akzeleration (links) führt eine Steigerung der Form-Wachstumsrate ( $k + \delta k$ ) zur Ausbildung von geschlechtsreifen Organismen, die eine Veränderung über die Form der geschlechtsreifen Organismen der Ausgangsart hinweg aufweisen; bei der Hypermorphose (rechts) führt eine Verlängerung der Lebensspanne ( $\beta + \delta\beta$ ) zu einem ähnlichen Effekt (aus Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. & Wake, D.B. (1979). *Size and shape in ontogeny and phylogeny*. *Paleobiol.* 5, 296-317: 304f.).

hängt an dem Verhältnis des beurteilten Merkmals zu den anderen Merkmalen des Organismus: Überwiegen im (fortpflanzungsfähigen) Adultstadium die (im Vergleich mit Verwandten ermittelten) Jugendmerkmale, dann liegt Pädogenese, Pädomorphismus oder Pädomorphose vor (der Entwicklungszyklus ist im Vergleich zu den Verwandten quasi vorzeitig abgebrochen), überwiegen dagegen die Erwachsenenmerkmale, dann wird von Neotenie gesprochen. Der Wortgebrauch ist allerdings nicht einheitlich. Einige Autoren betrachten die Neotenie auch als Unterform der Pädomorphose (vgl. Abb. xxx).

Das der Pädomorphose entgegengesetzte Verhältnis, also die Verlängerung des Lebens über die Form des Adultstadiums von Verwandten hinaus mittels der Hinzufügung weiterer Entwicklungsstadien wird seit 1930 als **Hypermorphose** (engl. »hypermorphosis«) bezeichnet.<sup>302</sup> G.R. de Beer charakterisiert es durch eine verzögerte Entwicklung der Reproduktionsorgane relativ zu den somatischen Organen (»the rate of development of the reproductive glands is delayed relatively to that of the body-characters«).<sup>303</sup> Ein später eingeführter, weitgehend synonyme Ausdruck lautet **Peramorphose** (»peramorphosis«): »when positive perturbations in the growth rate or offset signal produce descendent organisms whose form transcends that of the ancestor«<sup>304</sup> (vgl. aber auch Abb. xxx). Nicht nur in der Zoologie, sondern auch in der Botanik finden die Ausdrücke »Neotenie« und »Pädomorphose« Verwendung.<sup>305</sup>

### Epigenetik

Von dem Begriff der Epigenese ist die Lehre der Epigenetik (engl. »epigenetics«) zu unterscheiden. C.H. Waddington, der diesen Ausdruck 1942 einführt, will damit das Studium der kausalen Mechanismen der Entwicklung, die zwischen Genotyp und Phänotyp liegen, bezeichnen.<sup>306</sup> Das gesamte Gefüge an Entwicklungsprozessen (»whole complex of developmental processes«), das zwischen Geno- und Phänotyp liegt, nennt Waddington den *Epigenotyp* (»epigenotype«).<sup>307</sup> Insbesondere die Interaktion von Genen in der Ausbildung von Merkmalen wird in der Epigenetik thematisiert. Waddington veranschaulicht

die Wechselwirkung der Gene durch Zeichnungen, in denen die Ausbildung eines Merkmals durch die Bewegung einer Kugel auf einer gewölbten und gefurchten Oberfläche (»epigenetischen Landschaft«) dargestellt ist, wobei das Relief nicht durch den Einfluss eines einzelnen Gens, sondern vielen zusammen bestimmt wird (↑Feld: Abb. xxx). Die Epigenetik untersucht nach dem Verständnis Waddingtons nicht nur entwicklungsbiologische Prozesse, sondern steht auch in enger Beziehung zur Evolutionsbiologie, weil die Interaktion der Gene als grundlegend für evolutionäre Entwicklungen angesehen wird.

Im Rahmen der Epigenetik wird ein Bild der Entwicklung gezeichnet, in dem die Gestaltbildung nicht auf die Wirkung einzelner Gene zurückgeführt wird, sondern vielmehr die Interaktion von genetischen Faktoren betont wird. Die Gene werden dabei nicht primär als Faktoren verstanden, die einen kausalen Prozess anstoßen, sondern vielmehr als selektierende Größen, die die Entwicklung lenken und kanalisieren. In diesem Sinne betrachtet auch N. Hartmann die »determinierenden Gene« als ein »selektierendes Prinzip derjenigen Entwicklungsbedingungen, die nicht in ihnen selbst enthalten sind.«<sup>308</sup> Die Gene enthalten nach Hartmann nicht in sich einen »Plan« oder eine »Anlage« für den Organismus, sondern sie modifizieren und steuern die Entwicklung, in der sich ein Organismus in einer Umwelt immer befindet. Hartmann spricht von einem Ineinander der von den Genen ausgehenden »Zentraldetermination« und einer durch die Lage eines Teils im Ganzen des sich entwickelnden Systems bedingten »Ganzheitsdetermination«.<sup>309</sup> Es sind danach also sowohl innere, von den Genen ausgehende Faktoren als auch äußere, durch das biologische Umfeld auslösend wirkende Reize, die die Prozesse der organischen Differenzierung bestimmen. Hartmann fasst diesen Komplex der ontogenetischen Determinationsfaktoren als den »nexus organismicus« zusammen.

Bis in die 1980er Jahre wird der Ausdruck »Epigenetik« insgesamt wenig verwendet und meist mit der Entwicklungsbiologie identifiziert.<sup>310</sup> Allgemein werden insbesondere alle Prozesse der Regulation und Kontrolle der Genexpression, seien sie genetischen oder außergenetischen Ursprungs, als »epigenetisch« bezeichnet. Seit Mitte der 1990er Jahre verengt sich die Bedeutung des Ausdrucks, indem nur noch solche Regulationsfaktoren, die nicht auf der DNA-Sequenz beruhen, der epigenetischen Kontrolle zugerechnet werden und als »epigenetische Vererbung« bezeichnet werden (»Nuclear inheritance which is not based on differences in DNA sequence«<sup>311</sup>). Dazu zählen z.B. DNA-Protein-Interaktionen oder der Methylierungszustand der DNA. Eine epigenetische Vererbung ist demnach eine Vererbung, die nicht über die Sequenz der DNA, sondern über deren Veränderung durch die Umwelt erfolgt (»inheritance of parental-specific patterns of gene-activity that are largely independent of DNA sequence«<sup>312</sup>). Die Epigenetik weist also eine konzeptionelle Verwandtschaft mit der Position des ↑Lamarckismus auf. Inwiefern es Sinn macht, von einer Vererbung der Epigenetik zu sprechen und die Epigenetik nicht besser zu verstehen ist als Regulation von Prozessen, die innerhalb eines einzelnen Organismus stattfinden, ist zwischen den Positionen

### 1. Merkmalsbestimmung durch multiple Ursachen

Jedes Merkmal ist durch die Interaktion vieler Entwicklungsressourcen verursacht. Die Gen/Umwelt-Dichotomie ist nur einer von vielen Wegen zur Unterscheidung der Interaktionspartner.

### 2. Kontextsensitivität und Kontingenz

Die Bedeutung jeder einzelnen Ursache hängt von dem Zustand des Rest des Systems ab.

### 3. Erweiterte Vererbung

Ein Organismus erbt ein breites Spektrum an Entwicklungsressourcen, die miteinander interagieren, um den Lebenszyklus des Organismus zu konstruieren.

### 4. Entwicklung als Konstruktion

Weder Merkmale noch Repräsentationen von Merkmalen [Gene], werden an die Nachkommen weitergegeben. Merkmale werden in der Entwicklung vielmehr gemacht, rekonstruiert.

### 5. Verteilte Kontrolle

Die Entwicklung wird nicht durch die Entwicklungsressource eines einzigen Typs gesteuert.

### 6. Evolution als Konstruktion

Die Evolution besteht nicht in der Formung von Organismen oder Populationen durch die Umwelt, sondern in dem zeitlichen Wandel von Organismus-Umwelt-Systemen.

Tab. xxx. Themen und Thesen der Theorie der Entwicklungssysteme (nach Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (2001). *What is developmental systems theory? In: dies. (eds.). Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution, 1-11: 2).*

der Theorie der Entwicklungssysteme und der Evolutionären Entwicklungsbiologie (»Evo-Devo«) umstritten (s.u.).<sup>313</sup>

Zur Unterscheidung von Genetik und Epigenetik wird vorgeschlagen, die Genetik auf das Studium der Weitergabe und Verarbeitung der Informationen in der DNA zu beschränken, die Epigenetik habe es dagegen mit der Interpretation und Integration der Informationen von anderen Quellen zu tun.<sup>314</sup> Während die genetische Merkmalsbestimmung traditionell als eine lineare Abbildung der Informationen der DNA in die Merkmale des Phänotyps vorgestellt wird, handelt die Epigenetik von komplexen Prozessen der Interaktion und Selbstorganisation aller an der Entwicklung beteiligten Faktoren. Auch in dem Muster des Vererbungsprozesses spiegelt sich dieser Unterschied (↑Vererbung): Die Merkmalsbestimmung im Rahmen des *genetischen Vererbungssystems* erfolgt nach dem Muster der *Codierung*, bei dem eine (digitale) Struktur aus diskreten Elementen (Basensequenz der DNA) in eine andere digitale Struktur

**Systemtheorie der Entwicklung**

Betrachtung von Entwicklungsprozessen ausgehend von Organismen als integrierten Systemen

**Erweiterter Vererbungsbegriff**

Vererbung nicht nur von Genen, sondern auch von Genzuständen, zellulären Komponenten und einer Umwelt (letzteres nur TES)

**Betonung der Epigenetik (v.a. TES)**

Ontogenese als Resultat der Interaktion verschiedener Entwicklungsressourcen, bei der die Gene eine zentrale Rolle spielen (EEB) oder nur einen von mehreren Faktoren bilden (TES)

**Evolution der Entwicklungsprozesse (v.a. EEB)**

Untersuchung der evolutionären Entstehung und Veränderung der Prozesse der Embryogenese, insbesondere des Einflusses der Ontogenese auf die Phylogenese, der adaptiven Plastizität der Entwicklung und der Bildung neuer Eigenschaften

Tab. ?? Terminologie für organische Entwicklungsprozesse (in Anlehnung an Griesemer, J. (2002). *What is "epi" about epigenetics?* In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). *From Epigenesis to Epigenetics* (= Ann. New York Acad. Sci. 981), 97-110: 105ff.)

(Aminosäuresequenz der Proteine) übersetzt wird; die Merkmalsbestimmung im Rahmen des *epigenetischen Vererbungssystems* beruht dagegen auf der Interaktion vielfältiger Körper, die keine lineare Abbildung ermöglicht.<sup>315</sup>

Die Einsicht in die Bedeutung der Epigenetik für die Entwicklung macht die alte Unterscheidung in ↑Genotyp und Phänotyp zunehmend fragwürdig, weil eben nicht allein die Gene (im Sinne von definierten DNA-Sequenzen), sondern das komplexe Netzwerk von Interaktionen die Ausbildung von Merkmalen bestimmen.<sup>316</sup>

**Evo-Devo**

Die Bezeichnung »Evo-devo« als Abkürzung für »evolutionäre Entwicklungsbiologie« (»evolutionary developmental biology«) etabliert sich in der zweiten Hälfte der 1990er Jahre.<sup>317</sup> Seit 1999 führt die »Society for Integrative and Comparative Biology« (SICB) eine eigene Sektion für die Evo-Devo ein und erteilt dieser Richtung damit einen offiziellen Status.<sup>318</sup> Auch die Neugründung von zwei Zeitschriften in diesem Jahr dokumentiert die Etablierung dieser neuen biologischen Subdisziplin.<sup>319</sup> Ziel des Ansatzes der Evo-Devo ist eine Integration bzw. Synthese von Entwicklungsbiologie und Evolutionstheorie.<sup>320</sup> Einerseits wird dabei der Ursprung und die Verän-

derung von ontogenetischen Entwicklungsprozessen während der Evolution untersucht, andererseits ist es ein zentrales Programm der Evo-Devo, die Phylogenese ausgehend von Prozessen der Ontogenese zu verstehen. Die Ontogenese gilt damit als ein Ansatzpunkt, um die großen Transitionen in der Entstehung neuer Baupläne in der Evolution zu analysieren. Darüber hinaus verbindet sich mit der Evo-Devo der Anspruch, auf die Unvollständigkeit der synthetischen Theorie der Evolution hinzuweisen. Als ergänzungsbedürftig gilt die Evolutionstheorie aus Sicht der Evo-Devo insofern, als die Grundlage der Evolutionstheorie in entwicklungsbiologischen Modellen der Formbildung liege. Für diesen ambitionierten Ansatz ist auch die Bezeichnung *Devo-Evo* vorgeschlagen worden.<sup>321</sup> Der theoretische Rahmen des neuen Ansatzes hat also zwei Fragerichtungen: Untersucht wird einerseits der Einfluss der Evolution auf die Entwicklung (Evo-Devo) und andererseits der Einfluss der Entwicklung auf die Evolution (Devo-Evo).<sup>322</sup>

Die Ursprünge der Evo-Devo lassen sich bis ins 19. Jahrhundert zurückverfolgen.<sup>323</sup> An der Wende zum 20. Jahrhundert formiert sich der Ansatz der Evo-Devo in der Auseinandersetzung um das von Haeckel so genannte biogenetische Grundgesetz (s.o.): Für die Evo-Devo gilt nicht die Phylogenese als Determinante der Ontogenese, sondern umgekehrt, die Ontogenese als das Primäre, von der aus die Umwandlungen in der Phylogenese erst zu verstehen sind.<sup>324</sup> Seit Mitte des 20. Jahrhunderts werden Versuche unternommen, einen gemeinsamen konzeptionellen Rahmen für Entwicklungs- und Evolutionsbiologie zu entwickeln.<sup>325</sup> Besonders eine Konferenz in Dahlem im Jahr 1981 legt den Grundstein für die weitere Entwicklung des Feldes<sup>326</sup>, so dass in den 80er Jahren intensive Versuche unternommen werden, die morphologische Evolution entwicklungsbiologisch zu interpretieren.<sup>327</sup> Eine große Herausforderung der Evo-Devo bildet es dabei, eine Erklärung für die Veränderung von Bauplänen zu geben.<sup>328</sup> Erklärungsbedürftig ist in diesem Zusammenhang auch die Tatsache, dass die frühen Entwicklungsstadien von nahe miteinander verwandten Organismen häufig stark divergieren (↑Metamorphose). Umgekehrt hat die Vielfalt der morphologischen Strukturen bei den Organismen einer Gruppe nicht immer eine Entsprechung auf genetischer Ebene. Frühe Impulse hat der Ansatz von der »dialektischen Biologie« erhalten, die es ablehnt, innere Ursachen (Gene) und äußere Ursachen (Umwelt) isoliert voneinander zu diskutieren. Programmatisch heißt es dazu 1985 bei R. Levins und R.C. Lewontin 1985: »The separation of the external



and internal forces of development is a characteristic of alienated biology that must be overcome if the problems either of embryology or evolution are to be solved«.<sup>329</sup>

*Theorie der Entwicklungssysteme*  
Insofern von den Vertretern von Evo-Devo die Rolle der Gene in der Morphogenese relativiert wird und die Entwicklung als ein Systemprozess verstanden wird, bestehen enge Verbindungen zu der *Theorie der Entwicklungssysteme* (engl. »developmental systems theory«; DST).<sup>330</sup> Diese Theorie (die eher eine Menge von Theorien oder ein Paradigma als eine einzige geschlossene Theorie bildet) hat ihre Ursprünge in der Psychologie, insbesondere in der Analyse des Zusammenspiels von Genen und Umweltfaktoren bei der Determination von Verhalten. Die Gene werden hier nicht als zentrale Schaltstellen konzipiert, die die Entwicklungsprozesse determinieren, sondern als Teile eines

Systems, deren Wirksamkeit und spezifischer Einfluss von anderen Systemkomponenten abhängen. In den Worten von S. Oyama, einer Hauptvertreterin des Ansatzes: »The concept of the developmental system [...] incorporates the insight that a given phenotype is a product of quite a bit besides its own genes«.<sup>331</sup> Ziel der Theorie der Entwicklungssysteme ist es insbesondere, die Gene zu »kontextualisieren«, d.h. ihnen keine kausal privilegierte Stellung zuzuschreiben, sondern sie als eine »Entwicklungsressource« unter anderen zu sehen. Entwicklung stellt sich in der Perspektive der Theorie der Entwicklungssysteme weniger als ein Problem der Transmission von Genen als der *Konstruktion* eines Phänotyps in der Ontogenese dar.<sup>332</sup> Als Entwicklungssysteme werden die Organismen auch insofern betrachtet als sie in eine Umwelt eingebettet sind, mit der sie interagieren und mit der zusammen sie sich in der Evolution verändern (Oyama 1992: »Developmental systems must be understood, not as internal to the organism, and certainly not as some cover term for genetic programmes, but rather as organism-environment complexes that change over both ontogenetic and phylogenetic time«<sup>333</sup>; ↑Nische/Nischenkonstruktion). Die Evolution selbst wird auf dieser Grundlage als differenzielle

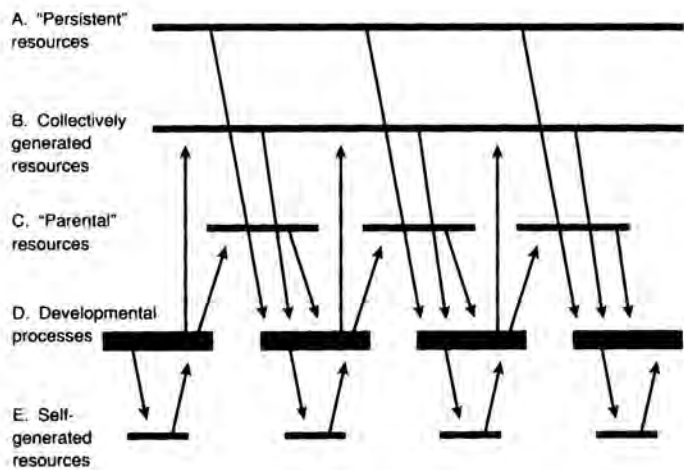


Abb. ?? Faktoren der Entwicklung von Organismen nach dem Modell der Theorie der Entwicklungssysteme: Entwicklungsressourcen auf vier Ebenen, die die Prozesse der Entwicklung in vier Generationen einer asexuell sich fortpflanzenden Organismenart (auf Ebene D) bestimmen. Ebene A: Persistente Ressourcen, d.h. über die Generationen hinweg gleich bleibende Faktoren, z.B. konstante Umweltfaktoren; B: Kollektiv erzeugte Ressourcen, z.B. Bauten, Höhlen; C: Elterliche Ressourcen, z.B. Gene, Zytoplasma, Traditionen, spezielles Biotop; E: Selbsterzeugte Ressourcen, z.B. Bauten, gelerntes Verhalten (aus Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (1994). *Developmental systems and evolutionary explanation*. J. Philos. 91, 277-304: 285).

Reproduktion von Entwicklungssystemen (im Sinne von Organismus-Umwelt-Einheiten) definiert.<sup>334</sup> Die Stichworte »Kontextualisierung der Gene«, »kausale Parität aller Entwicklungsressourcen«, »verteilte Kontrolle«, »Kontextsensitivität«, »Entwicklung und Evolution als Konstruktion« und »erweiterte Vererbung« bilden damit insgesamt den konzeptionellen Hintergrund der Theorie der Entwicklungssysteme (vgl. Tab. xxx).<sup>335</sup> Die Theorie entfaltet sich erst seit den 1980er Jahren, also nach dem Siegeszug der Molekulargenetik und als Gegenbewegung gegen eine einseitig genzentrierte Sicht. Der Ausdruck **Entwicklungssystem** (»developmental system«) geht aber auf die frühen 1930er Jahre zurück.<sup>336</sup>

Trotz vieler Gemeinsamkeiten ist das Programm der Theorie der Entwicklungssysteme in einigen Punkten klar von der Perspektive der Evolutionären Entwicklungsbiologie unterschieden (vgl. Tab. xxx). Die größten Differenzen bestehen hinsichtlich der Frage, welche Einheiten von einer Generation zur nächsten vererbt werden. Während nach der Theorie der Entwicklungssysteme epigenetische Prozesse und die Umwelt in gleicher Weise einer Vererbung unterliegen wie die Gene, behält die Evolutionäre Entwicklungsbiologie eine genzentrierte Sicht auf

die Vererbung bei. Die Epigenetik betrifft für die Evo-Devo innerhalb einzelner Organismen ablaufende Prozesse und ist insofern nicht-erblich; und auch von der Umwelt macht es nach der Evo-Devo wenig Sinn zu sagen, sie werde aktiv von einer Generation zur nächsten übermittelt, so wie es die Gene werden.<sup>337</sup> Die Gene und die anderen organismuseigenen Entwicklungsressourcen sind nach dieser Sicht zumindest insofern gegenüber der Umwelt als Ursache und Informationsträger der Entwicklung privilegiert, als sie für ihre Rolle im Laufe der Selektion gestaltet und angepasst wurden.

Ein erhebliches Problem in dem Programm der Theorie der Entwicklungssysteme besteht in der Bestimmung der Grenzen eines Entwicklungssystems. Weil viele Faktoren an organischen Entwicklungsprozessen beteiligt sind und alle diese Faktoren als Entwicklungsressourcen berücksichtigt werden sollen (vgl. Abb. xxx), tendieren die Entwicklungssysteme dazu, sehr groß zu werden. Sie können disparate Gegenstände einschließen: neben Faktoren aus der unmittelbaren Umwelt eines Organismus z.B. häufig auch solche essenziellen Entwicklungsressourcen wie die Sonne. Außerdem besteht die Frage, inwiefern nicht nur regelmäßig auftretende, sondern auch nur bei einem oder wenigen Organismen wirksame Faktoren als Teil des Entwicklungssystems zu betrachten sind (z.B. Elvis Presley als Entwicklungsressource für Menschen am Ende des 20. Jahrhunderts<sup>338</sup>). Die Grenze zwischen Organismus und Umwelt kann im Rahmen der Entwicklungsperspektive der Theorie der Entwicklungssysteme nicht selten überhaupt nicht mehr bestimmt werden. Von einigen Vertretern des Ansatzes wird die Grundlage dieser Abgrenzung teilweise auch explizit abgelehnt (Griffiths & Gray 2001: »there is no distinction between organism and environment«<sup>339</sup>).

### Ökologische Entwicklung

Analog zu der Entwicklung eines Individuums wird auch von der Entwicklung eines ökologischen Systems gesprochen (engl. »ecological development«).<sup>340</sup> Die in der Ökologie am meisten thematisierte Entwicklung besteht in der Änderung der Artenzusammensetzung einer Lebensgemeinschaft. Dass eine solche Änderung regelmäßig vorkommen kann, ist eine Beobachtung, die in der Antike bereits von Theophrast gemacht wird.<sup>341</sup> In der Neuzeit werden regelmäßige und vorhersagbare Entwicklungen von natürlichen Gemeinschaften 1685 von W. King<sup>342</sup> und 1749 von C. von Linné<sup>343</sup> beschrieben (bei Linné bereits mit der angedeuteten Unterscheidung von

funktionalen Gruppen<sup>344</sup>, ↑Rolle). Systematische Beobachtungen dazu finden sich seit Ende des 18. Jahrhunderts bei C.L. Willdenow<sup>345</sup>, A. von Humboldt<sup>346</sup> und A.-P. de Candolle<sup>347</sup>. Die detailliertesten Studien zu ökologischen Entwicklungen aus der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts betreffen die Veränderung in der Zusammensetzung von Wäldern.<sup>348</sup> Seit dem 18. Jahrhundert hat sich in diesem Zusammenhang, besonders im Französischen, die Bezeichnung *Artenwechsel* (»alternance des espèces«) etabliert.

Mit der Verfestigung des Entwicklungsgedankens in der Folge von Darwins Evolutionstheorie breitet sich die Vorstellung von einer Entwicklung auch ökologischer Systeme aus. Sie steht dann oft im Zusammenhang mit der Betrachtung ökologischer Gefüge als Individuen. Das Durchlaufen einer (irreversiblen) Entwicklung gilt als eines der stärksten Argumente dafür, die Gemeinschaft von Organismen selbst wieder als einen Organismus anzusehen. Besonders nachhaltig wird die Übertragung des Entwicklungsgedankens auf alle Felder des Wissens von H. Spencer verfolgt. Alle Gegenstände unterliegen nach Spencer einem »Gesetz der Evolution«, das ihre Veränderung von einer weniger kohärenten zu einer kohärenteren Form bedingt.<sup>349</sup> Auch »superorganische« Systeme oder »soziale Organismen« sind nach Spencer von diesem Gesetz betroffen, auch ihre Veränderung in der Zeit gehe in Richtung einer Zunahme der wechselseitigen Abhängigkeit (»mutual dependence«) ihrer Glieder: »an ever-increasing co-ordination of parts«.<sup>350</sup>

### Sukzession

Im engeren biologischen Zusammenhang wird der Gedanke einer Entwicklung ökologischer Systeme in erster Linie ausgehend von vegetationskundlichen Untersuchungen entwickelt. Für den Ackerbau treibenden Menschen war es eine frühe Erfahrung, dass es auf einem Standort eine charakteristische Abfolge von Pflanzengesellschaften geben kann. Auf den Fruchtwechsel in der Landwirtschaft wird der dafür später einschlägige Ausdruck *Sukzession* auch bereits Ende des 18. Jahrhunderts bezogen (»The Succession of Crops«).<sup>351</sup> Der erste, der diesen Ausdruck auf eine natürliche Abfolge von Pflanzen bezieht, ist 1825 der französische Biologe A.J.C.A. Dureau de la Malle.<sup>352</sup> Dureau de la Malle entwirft die Sukzession allerdings nach dem Modell eines zyklischen Fruchtwechsels, und nicht im Sinne der Entwicklung hin zu einer stabilen Pflanzengesellschaft, wie dies später erfolgt. In der Folge wird der Ausdruck nicht nur für die Veränderung der Organismenzusammensetzung in einem begrenzten Gebiet, sondern auch

in globaler Hinsicht verwendet (»succession des êtres organisés sur le globe«<sup>353</sup>). Für die langfristige Veränderung der Zusammensetzung der Baumarten eines Waldes, insbesondere den Übergang von Nadelbäumen zu Laubbäumen, verwendet H.D. Thoreau 1860 dieses Wort.<sup>354</sup> Als »eigentlicher Begründer der Sukzessionslehre«<sup>355</sup> gilt aber A. Kerner von Marilaun mit seinen Studien der Vegetation der Donauländer.<sup>356</sup> Zu einem allgemeinen Konzept der Vegetationskunde wird »Sukzession« durch die Darstellung in dem grundlegenden Werk von E. Warming, der in seinem grundlegenden Werk zur Pflanzenökologie von 1895 in der zeitlichen Abfolge von »Pflanzenvereinen« an einem Ort zwischen »Anfangs-, Übergangs- und Schlußvereinen« unterscheidet<sup>357</sup>, und diese Abfolge in der späteren englischen Auflage von 1909 »Sukzession« (»succession«) nennt<sup>358</sup>.

Als *terminus technicus* für die gerichtete Veränderung der Artenzusammensetzung einer Gemeinschaft etabliert sich das Wort »Sukzession« in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts.<sup>359</sup> Eine einflussreiche empirische Studie zur Sukzession von Pflanzen auf den Sanddünen am Michigan-See stammt von H.C. Cowles.<sup>360</sup> Cowles projiziert die räumliche Differenzierung der Pflanzengesellschaften auf den Dünen in die Zeit, um auf diese Weise zu einem Modell einer zeitlichen Sukzession zu gelangen. Eine Sukzession ist für Cowles allerdings nicht ein immer gleich ablaufender, stereotyper Prozess, sondern zeigt in jedem Einzelfall Variationen in der Geschwindigkeit und in den durchlaufenen Stationen.<sup>361</sup> Wenig später ist es v.a. der Vergleich zwischen der Entwicklung von Individuen und der Sukzession von Pflanzengemeinschaften, der die Vorstellung von einer ökologischen Entwicklung bestimmt. Der Vergleich wird besonders von dem Botaniker F. Clements propagiert (»the process of organic development is essentially alike for the individual and the community«<sup>362</sup>). Die Pflanzengemeinschaft selbst betrachtet er als einen Organismus höherer Ordnung (»the unit or climax formation is an organic unity. As an organism the formation arises, grows, matures, and dies«<sup>363</sup>). Die Analogie zwischen einem Individuum und einer Pflanzengemeinschaft bezieht sich nach Clements

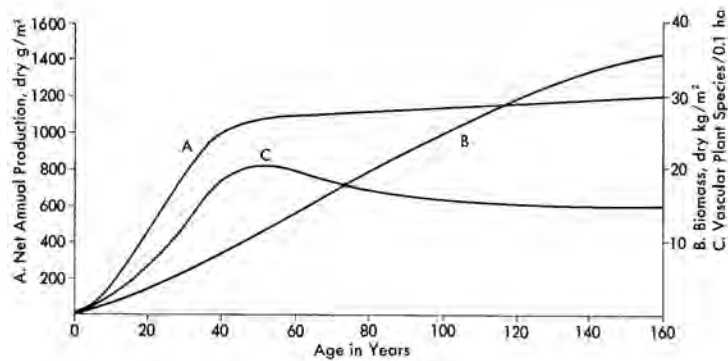


Abb. ?? . Verlauf von Produktivität (A: jährliche Nettoproduktion von Trockenmasse), vorhandener Biomasse (B) und Artendiversität (C: Gefäßpflanzenarten) während der ökologischen Entwicklung eines Waldökosystems auf Long Island, New York. Die Sukzession über 160 Jahre folgte einem Brand (aus Whittaker, R.H. (1970). *Communities and Ecosystems*: 86).

also auf mehrere Punkte: die gegliederte Ganzheitlichkeit und Geschlossenheit des Systems, die deterministische Entwicklung über ein reifes Altersstadium hin zu einem Ende und die Fähigkeit zur Fortpflanzung (↑Ökosystem: Tab. xxx). Im Laufe einer Sukzession wird die Zusammensetzung einer Pflanzengemeinschaft nach Clements zunehmend weniger von äußeren Faktoren, wie dem Klima und besonders dem Boden bestimmt, und erlangt eine zunehmende Unabhängigkeit und Autonomie, vergleichbar der eines erwachsenen Organismus.

Die Ansicht Clements' findet im 20. Jahrhundert viele Anhänger, bleibt aber umstritten.<sup>364</sup> Als Modell für eine gesetzmäßig gerichtete und geordnete Entwicklung von Gemeinschaften hin zu einer Schlussgemeinschaft mit maximaler Ordnung, Konstanz und Stabilität wird die Theorie der Sukzession bis in die 1970er Jahre vertreten und verteidigt. E.P. Odum spricht sogar von einer »Strategie« in der Ökosystementwicklung und ist der Auffassung die Entwicklung sei zugleich auf zunehmende Diversifizierung der Arten, funktionale Differenzierung und Homöostase gerichtet: »Ecological succession [...] culminates in a stabilized ecosystem in which maximum biomass (or high information content) and symbiotic function between organisms are maintained per unit of available energy flow«<sup>365</sup>. Dass die Entwicklung von Gemeinschaften und Ökosystemen in vielen Fällen aber alles andere als geordnet ist und nicht zu einem stabilen Endsystem führen muss, zeigen W. Drury und I. Nisbet 1973 anhand von Daten aus einem gemäßigten Wald Neuenglands.<sup>366</sup> Weder eine gerichtete Entwicklung, noch eine Tendenz zur Diversifizierung oder Konstanz können sie für den

von ihnen untersuchten Wald feststellen. Studien zu anderer Systeme zeigen, dass die Entwicklung einer Gemeinschaft manchmal nicht regelmäßigen Mustern folgt, sondern allein die Zufälle in der Besiedlungsgeschichte widerspiegeln, weil die einmal etablierten Arten erfolgreich in der Behauptung ihres Standortes sind.<sup>367</sup> Mit dieser Absage an die Vorstellung einer geordneten und gesetzmäßigen Sukzession gewinnt das alte individualistische Verständnis von Gemeinschaften wieder an Boden. Nach diesem Verständnis, das von H. Gleason 1926 paradigmatisch formuliert ist<sup>368</sup>, bilden Gemeinschaften nicht integrierte Systeme, sondern entstehen allein aus der Überschneidung der individuellen Bedürfnisse der Organismen verschiedener Arten (↑Biozönose).<sup>369</sup>

Der Begriff der Sukzession hat sich in der Tierökologie nicht etablieren können. Als eine allgemeine Bezeichnung für die Entwicklung einer Lebensgemeinschaft (eines Zöns) schlägt E.E. Leppik 1974 das Wort *Zönogenese* (»coenogeny«) vor: »the origin and evolution of a »coen« or the assemblage of all sympatric organisms as a whole«.<sup>370</sup> Die Sukzession von Gemeinschaften auf globaler Ebene einschließlich der geologischen und atmosphärischen Veränderungen wird von L.S. Davitasvilli 1978 *Ökogenese* genannt.<sup>371</sup> Dieser Ausdruck erscheint auch schon 1904 bei C. Detto (↑Anpassung)<sup>372</sup> und in den 1920er Jahren bei dem Botaniker F.E. Clements im Sinne von Evolutionsprozessen, die durch Einflüsse der Umwelt bedingt sind.<sup>373</sup> Um die Einheit der verschiedenen Faktoren in der Veränderung einer ganzen Landschaft zu betonen, schlägt C. Troll 1963 den Ausdruck *Landschafts-Sukzession* vor.<sup>374</sup>

Eine moderne Definition des Sukzessionsbegriffs geben M. Begon, J.L. Harper und E. Townsend in ihrem seit den 1980er Jahren verbreiteten Ökologielehrbuch. Eine Sukzession ist danach das nicht-saisonale, gerichtete und kontinuierliche Muster der Kolonisierung und des Aussterbens von Populationen verschiedener Arten an einem Ort (»the non-seasonal, directional and continuous pattern of colonization and extinction on a site by species populations«).<sup>375</sup>

### Typen der Sukzession

Zur Unterscheidung verschiedener Typen von Sukzessionen sind einige terminologische Differenzierungen eingeführt worden: Auf Clements geht die Unterscheidung zwischen *primären* und *sekundären Sukzessionen* zurück<sup>376</sup>: Eine primäre Sukzession nimmt ihren Ausgang von einer vorher nicht besiedelten Fläche; eine sekundäre Sukzession (Restitution) entsteht dagegen nach einer Zerstörung der Vegetation ohne Veränderung der Bodenverhältnisse. Cowles

unterscheidet für die Ursachen der Sukzession zwischen *physiographischen* (klimatischen und topographischen) und *biotischen Einflussgrößen* (»biotic agencies«). Bei ersteren sind es abiotische Faktoren, die eine gerichtete Veränderung der Gemeinschaft bewirken, bei letzteren dagegen erfolgt dies aufgrund der Interaktion der beteiligten Organismen.<sup>377</sup> Tansley modifiziert die Unterscheidung von Cowles mit seiner Differenzierung zwischen *autogenen* (»autogenic«) und *allogenen* (»allogenic«) Sukzessionen insofern, als er – als Botaniker – alle Veränderungen, die für die Pflanzengemeinschaft auf externen Faktoren beruhen, also z.B. auch den Einfluss von Tieren, zu der zweiten Kategorie rechnet.<sup>378</sup>

Das Endstadium einer ökologischen Entwicklungsreihe bildet häufig eine besonders konstante und stabile Assoziation. R. Hult bezeichnet dieses Stadium 1885 als *Schlussformation* (schwed. »slutformation«) und erklärt die charakteristische Zusammensetzung nicht allein aus klimatischen Gründen, sondern aus der stabilen Interaktion der Pflanzen als Schlusspunkt einer Reihe von Zwischenstadien.<sup>379</sup> Von E. Warming wird dieses stabile Endstadium der Vegetationsentwicklung 1895 *Schlussverein* genannt.<sup>380</sup> Wenig später wird dafür die Bezeichnung *Klimax* vorgeschlagen<sup>381</sup>, die sich später, besonders unter dem Einfluss der Arbeiten Clements' durchsetzt<sup>382</sup>. Nach Clements entspricht jedem Klima, unabhängig von den Verhältnissen des Bodens, nur eine Klimaxgesellschaft der Vegetation, der von ihm so genannte *Monoklimax*. In der Bezeichnung »Klimax« wird damit eine sprachliche Doppelsinnigkeit zum Ausdruck gebracht: Nicht nur der Höhepunkt (von griech. »κλίμαξ« »Leiter, Treppe«, lat. »climacter« »kritische Lebensphase«), sondern auch der Einfluss des Klimatischen (von griech. »κλίμα«, lat. »clima« »Landstrich, Zone«) auf die Vegetation ist damit bezeichnet: Eine Klimaxgesellschaft gilt als die einem jeweiligen Klima entsprechende Gemeinschaft. In dem Ausdruck *klimatische Formation* (»climatic formation«<sup>383</sup>) wird diese Ambivalenz noch deutlicher. – Neben der gegenüber ihren Vorgängerstadien größeren zeitlichen Konstanz in der Artenzusammensetzung werden der Klimaxgesellschaft auch noch andere allgemeine Eigenschaften zugeschrieben, so eine größere Produktivität, Stabilität und Diversität<sup>384</sup> (Warming geht allerdings von einer durch Konkurrenz bedingten Abnahme der Diversität in späten Stadien einer Sukzession aus<sup>385</sup>; vgl. Abb. xxx)<sup>386</sup>. Der Zoologe Adams, der die Konzepte der Sukzession und des Klimax schon 1908 auf Tiergemeinschaften anwendet, betont besonders letztere: »the primary characteristic of the climax is its *relative stability*«,



due to a dominance or relative equilibrium produced by the severe environmental and biotic selection and adjustment throughout the process of succession«.<sup>387</sup>

### Nachweise

- 1 Kant, I. (1755). Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels (AA, Bd. I, 215-368): 293.
- 2 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 432.
- 3 Batsch, A.J.G. (1790). Analyses florum e diversis plantarum generibus omnes: 28; vgl. 31.
- 4 Goethe, J.W. von (1790). Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären: 54.
- 5 Vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 2.
- 6 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 68.
- 7 Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie: 243.
- 8 Griesemer, J. (2000). Reproduction and the reduction of genetics. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives, 240-285: 247.
- 9 Kluge, C.A.F. (1811). Versuch einer Darstellung des animalischen Magnetismus als Heilmittel: 381; vgl. Pf., J.M. (1812). [Rezension]. Jenaer Allg. Lit.-Zeit. 2 (Nr. 69), 25-27: 25; Wedemeyer, G. (1817). Physiologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Respiration und deren Einfluss auf den menschlichen Organismus: 223.
- 10 Birkett, J. (1855). Adenocoele. Guy's Hospital Reports 3<sup>rd</sup> ser. 1, 131-168: 132; Small, W.S. (1899). Notes on the psychic development of the young white rat. Amer. J. Psychol. 11, 80-100: 80.
- 11 Woodger, J.H. (1929). Biological Principles (London 1967): 302.
- 12 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 146.
- 13 Galen, Peri physikon dynameon (Cambridge 1916): 18 (I, vi).
- 14 Görres, J. (1805). Exposition der Physiologie (Gesammelte Schriften, Bd. 2, II, Köln 1934, 1-131): 65.
- 15 Spencer, H. (1855). Principles of Psychology (1870): 49 (nach OED 1989); Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 123; Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 289.
- 16 Roux, W. (1895). Einleitung. Arch. Entwicklungsmech. 1, 1-42: 16f.
- 17 Sachs, J. (1896). Phylogenetische Aphorismen und über innere Gestaltungsursachen oder Automorphosen. Flora 82, 173-223: 221.
- 18 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: I, 20f.
- 19 ebd.
- 20 a.a.O.: II (1904): 82.
- 21 Loeb, J. (1891-92). Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere, 2 Bde.: Bd. 1. Ueber Heteromorphose; ders. (1894). On some facts and principles of physiological morphology. In: Biological Lecture Delivered at the Marine Biological Laboratory of Woods Hole in the Summer Session of 1893; Driesch, H. (1901). Die organischen Regulationen: 64.
- 22 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 90.
- 23 Woltreck, R. (1940). Ontologie des Lebendigen: 37; vgl. auch schon mit etwas anderer Bedeutung: Lindley, J. (1830). A Natural System of Botany: 55.
- 24 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 287.
- 25 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 273.
- 26 Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 223.
- 27 a.a.O.: 225.
- 28 Wundt, W. (1873-74/1902-03). Grundzüge der physiologischen Psychologie, 3 Bde.: III, 689.
- 29 Russell, E.S. (1933). The limitations of analysis in biology (in: Blackburn, R.T. (ed.) (1966). Interrelations: The Biological and Physical Sciences, 57-64): 64; ders. (1945). The Directiveness of Organic Activities (dt. Lenkende Kräfte des Organischen, Bern ca. 1946): 9ff.
- 30 Aristoteles, De gen. anim. 760b29ff.
- 31 Aristoteles, De hist. anim. 564b30.
- 32 Aristoteles, De gen. anim. 729bff.; vgl. Balss, H. (1936). Die Zeugungslehre und Embryologie in der Antike. Eine Übersicht. Quell. Stud. Gesch. Nat. Med. 5, 193-274.
- 33 Aristoteles, De gen. anim. 737a20.
- 34 a.a.O.: 740b20ff.
- 35 Palm, K. (2005). Lebenswissenschaften. In: Braun, C. von & Stephan, I. (Hg.). Gender@Wissen. Ein Handbuch der Gender-Theorien, 180-199: 189; vgl. Martin, E. (1991). The egg and the sperm. How science has constructed a romance based on stereotypical male-female roles. Signs 16, 485-501.
- 36 Aristoteles, De gen. anim. 736b; 753b.
- 37 a.a.O. 742 a; b; 734a.
- 38 Moore, J.A. (1987). Science as a way of knowing – developmental biology. Amer. Zool. 27, 415-573: 424.
- 39 Augustinus, De nuptiis et concupiscentia libri duo (Migne Patrologia Latina 44, 413-474): II, 13, 16; vgl. Mitterer, A. (1947/56). Die Zeugung der Organismen, insbesondere des Menschen, nach dem Weltbild des heiligen Thomas von Aquin und dem der Gegenwart; Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 101; 151.
- 40 Coiter, V. (1573). Externarvm et internarvm principalivm hvmami corporis partivm tabvlæ, atqve anatomicæ exercitationes observationesqve variae; vgl. Bäumer, Ä. (1991). Geschichte der Biologie, Bd. 2: 289ff.
- 41 Aldrovandi, U. (1599-1603). Ornithologiae hoc est de avibus historiae libri XII. 3 Bde.
- 42 Fabricius ab Aquapendente, H. (1600). De formatu foe-tu; ders. (1621). De formatione ovi et pulli.
- 43 Harvey, W. (1653). Anatomical Exercitationes, Concern-

- ing the Generation of Living Creatures: 223.
- 44** Helmont, J.B. van (1648). *Archeus faber*. In: *Ortus medicinae*.
- 45** Malpighi, M. (1673). *De formatione pulli in ovo*.
- 46** Wolff, C.F. (1759). *Theoria generationis*; ders. (1764). *Theorie von der Generation*.
- 47** Pander, C. (1817). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Eie: 5.
- 48** a.a.O.: 6.
- 49** Baer, K. E. von (1828). *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere*: 4.
- 50** a.a.O.: 9.
- 51** Vgl. Remak, R. (1851). Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, I. Ueber die Entwicklung des Hühnchens im Eie: 2f.
- 52** Hundeshagen, J.C. (1822). *Encyclopädie der Forstwissenschaft*: 112.
- 53** Vgl. Nordenskiöld, E.N. (1921-24). *Biologiens Historia* (dt.: *Die Geschichte der Biologie*, Jena 1926): 373.
- 54** Huxley, T. (1849). On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. *Philos. Trans. Roy Soc. Lond.*: 413-434: 426.
- 55** Huxley (1849): 426.
- 56** Allman, G.J. (1853). On the anatomy and physiology of *Cordylophora*, a contribution to our knowledge of the Tubularian zoophytes. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.* 367-384: 368.
- 57** Greene, J.R. (1861). *Manual of the Animal Kingdom. A Manual of the Sub-Kingdom Coelenterata*: 11; 21.
- 58** Huxley, T.H. (1877). *A Manual of the Anatomy of Invertebrated Animals*: 110 (dt. 1878: 47).
- 59** Haeckel, E. (1872). *Biologie der Kalkschwämme (Calcispongien und Grantien)*: 466; ders. (1874). *Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter*. *Jena. Z. Naturwiss.* 8, 1-55: 16.
- 60** Baer, K. E. von (1828). *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere*: 11.
- 61** Remak (1851): 2ff.
- 62** Lowne, B.T. (1870). *The Anatomy & Physiology of the Blow-Fly*: 11; 12; 49; Haeckel (1872): 468; (1874): 22.
- 63** Haeckel (1872): 468.
- 64** Hertwig, O. & Hertwig, R. (1881). *Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes*.
- 65** Kowalevsky, A. (1867). *Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus*. *Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg Ser. VII*, 11, Nr. 4; ders. (1877). Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. *Arch. mikroskop. Anat.* 13, 181-204.
- 66** Kowalevsky, A. (1866). *Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien*. *Mém. Acad. Imp. Sic. St. Petersburg Ser. VII*, 10, Nr. 15; ders. (1871). Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. *Arch. mikroskop. Anat.* 7, 101-130.
- 67** Baer, K.E. von (1827). *De ovi mammalium et hominis genesi epistolam*.
- 68** nicht in Baer (1827)!
- 69** Newport, G. (1851-54). On the impregnation of the ovum in the Amphibia. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 1851, 169-242; 1853, 233-290; 1854, 229-244.
- 70** Haeckel (1872): 467.
- 71** a.a.O.: 467; 471.
- 72** a.a.O.: 467.
- 73** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 300.
- 74** Kiemeier, C.F. (1793). Über die Verhältnisse der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse: 38f.; vgl. Coleman, W. (1973). Limits of the recapitulation theory: Carl Friedrich Kiemeier's critique of the presumed parallelism of earth history, ontogeny, and the present order of organisms. *Isis* 64, 341-350.
- 75** Meckel, J.F. (1812). Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höheren Thiere und dem permanenten der niedern stehenden Parallele; ders. (1821). *System der vergleichenden Anatomie*, 7 Bde.: I, 345; 396.
- 76** Bonnet, C. (1769). *Palingénésie philosophique*; Autenrieth, I.H.F. (1797). *Observationum ad historiam embryonis facientium, pars prima*: 24f.; Baer, K. E. von (1828). *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere*: 199; Serrès, E. (1860). *Principes d'embryologie, de zoogenie, et de teratogenie*. *Mém. Acad. Sci.* 25, 1-943: 833; vgl. Kohlbrugge, J.H.F. (1911). *Das biogenetische Grundgesetz. Eine historische Studie*. *Zool. Anz.* 38, 447-453; Meyer, A.W. (1935). Some historical aspects of the recapitulation idea. *Quart. Rev. Biol.* 10, 379-396; Peters, D.S. (1980). *Das biogenetische Grundgesetz – Vorgeschichte und Folgerungen*. *Medizin-hist. J.* 15, 57-69.
- 77** Owen, R. (1837). *The Hunterian Lectures in Comparative Anatomy*, May and June 1837 (Chicago 1992): 192.
- 78** Darwin, C. (1837). *Notebook B (Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, Cambridge 1987)*: 170 (B1); vgl. Richards, R.J. (2002). *The Romantic Conception of Life*: 531f.
- 79** Müller, F. (1864). Für Darwin.
- 80** Aristoteles, *De gen. anim.* 736b.
- 81** Vgl. Rasmussen, N. (1991). The decline of recapitulationism in early twentieth century biology. *J. Hist. Biol.* 24, 51-89.
- 82** Garstang, W. (1922). The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law. *Proc. Linn. Soc. London* 35, 81-101: 81.
- 83** Haeckel, E. (1872). *Biologie der Kalkschwämme (Calcispongien und Grantien)*: 466f.
- 84** Haeckel, E. (1875). *Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere*. *Jena. Z. Naturwiss.* 9, 402-508: 406; ders. (1877). *Studien zur Gastraea-Theorie*: 67.
- 85** Haeckel (1872): 468; vgl. ders. (1874). *Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter*. *Jena. Z. Naturwiss.* 8, 1-55: 16.
- 86** Vierordt, K. von (1861/71). *Grundriss der Physiologie des Menschen*: 630 (Nr. 684).
- 87** Vierordt, K. von (1861). *Grundriss der Physiologie des Menschen*: 396.
- 88** Bentham, G. (1865). *Handbook of the British Flora*, vol. 1: xlv.
- 89** Siewing, R. (Hg.) (1980-85). *Lehrbuch der Zoologie*, 2 Bde.: II, 124.
- 90** Röper, J. (1846). *Die Stellung der Frucht ist von der Stellung des vorhergehenden Organen-Kreises der Blume*

abhängig. Botan. Zeitung 4, 233-247: 235.

**91** Cramer, H. (1848). Bemerkungen über das Zellenleben in der Entwicklung des Froscheies. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1848, 20-77: 41; Remak, R. (1851). Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, I. Ueber die Entwicklung des Hühnchens im Eie: 147.

**92** Wilson, E.B. (1894). The embryological criterion of homology. Biol. Lect. Woods Hole 3, 101-124: 114; vgl. Baxter, A.L. (1977). E.B. Wilson's "destruction" of the germ-layer theory. Isis 68, 363-374.

**93** Braem, F. (1895). Was ist ein Keimblatt? Biol. Zentralbl. 15, 427-443; 466-476; 491-506; vgl. Oppenheimer, J. (1940). The non-specificity of the germ-layers. Quart. Rev. Biol. 15, 1-27.

**94** Roux, W. (1885). Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo, I. Z. Biol. 21, 410-526.

**95** Roux, W. (1888). Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchows Arch. 114, 113-153; 246-291.

**96** Roux (1888): 142.

**97** Vgl. Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 62.

**98** Bateson, W. & Saunders, E.R. (1902). The facts of heredity in the light of Mendel's discovery. Rep. Evol. Comm. Roy. Soc. I (Scientific Papers, vol. 2, Cambridge 1928, 29-68): 31.

**99** Roux, W. (1893). Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen (Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen 2 Bde., Leipzig 1895, II, 818-871): 843.

**100** Wilson, E.B. (1893). Amphioxus and the mosaic theory of development. J. Morphol. 8, 579-639.

**101** Conklin, E.G. (1905). Mosaic development in Ascidian eggs. J. Exper. Zool. 2, 145-223.

**102** His, W. (1874). Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung.

**103** Roux, W. (1885). Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo, I. Z. Biol. 21, 410-526: 414.

**104** ebd.

**105** Driesch, H. (1892). Entwicklungsmechanische Studien, I. Z. wiss. Zool. 53, 160-184.

**106** Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen: 99.

**107** a.a.O.: 100; vgl. ders. (1894). Analytische Theorie der organischen Entwicklung: 77f.

**108** Morgan, T.H. (1901). Regeneration: 243; (dt. Leipzig 1907): 339.

**109** Driesch, H. (1901). Die organischen Regulationen.

**110** Wilson, E.B. (1893). Amphioxus and the mosaic theory of development. J. Morph. 8, 579-639: 606f.

**111** Kölliker, R.A. von (1861). Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.

**112** Pouchet, G. (1875). La phylogénie cellulaire. Rev. Sci. 8, 885-888.

**113** Emerson, R.A. (1922). The nature of bud variations as indicated by their mode of inheritance. Amer. Nat. 56, 64-79: 76.

**114** Bard, L. (1886). La spéfité cellulaire et l'histogénèse chez l'embryon. Arch. Physiol. 7, 406-420: 412.

**115** Haeckel, E. (1876). Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebenstheiligen: 64; vgl. ders. (1874/77). Anthropogenie: xi.

**116** Boveri, T. (1892). Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. Münch. 8, 114-125: 116.

**117** Wilson, E.B. (1892). The cell-lineage of Nereis. A contribution to the cytogeny of the annelid body. J. Morph. 6, 361-480; ders. (1896). The Cell in Development and Inheritance; vgl. Maienschein, J. (1978). Cell lineage, ancestral reminiscence, and the biogenetic law. J. Hist. Biol. 11, 129-158.

**118** Whitman, C.O. (1893). The inadequacy of the cell-theory of development. J. Morphol. 8, 639-658: 649.

**119** a.a.O.: 647.

**120** Lillie, F.R. (1906). Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. J. exper. Zool. 3, 153-267: 252.

**121** Neurath, O. (1932-33). Protokollsätze. Erkenntnis 3, 204-214: 206.

**122** Schiller, F. von (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen in einer Reihe von Briefen (NA, Bd. 20, 309-412): 314 (3. Brief).

**123** Spemann, H. (1904). Über experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defekt. Zool. Jahrb. Suppl. 7, 429-470; Lewis, W.H. (1904). Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. Amer. J. Anat. 3, 505-536.

**124** Lewis, W.H. (1907). Transplantation of the lips of the blastopore in *Rana palustris*. Amer. J. Anat. 7, 137-141; Spemann, H. (1918). Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo, I-VI. Arch. Entwicklungsmech. 43, 448-555.

**125** Spemann, H. & Mangold, H. (1924). Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren. Roux' Arch. Entwicklungsmech. 100, 599-638.

**126** Spemann, H. (1919). Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Naturwiss. 7, 581-591: 584.

**127** Spemann, H. (1921). Die Erzeugung tierischer Chimären durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen *Triton cristatus* und *taeniatus*. Arch. Entwicklungsmech. Org. 48, 533-570: 568.

**128** Vgl. Fäßler, P.E. (1995). Ein Beitrag zur Geschichte einer Theorie der Entwicklung – Hans Spemanns Organisationskonzeption. Biol. Zentralbl. 114, 216-222; Hamburger, V. (1984). Hilde Mangold, co-discoverer of the organizer. J. Hist. Biol. 17, 1-11.

**129** Wolpert, L. (1969). Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. J. theor. Biol. 25, 1-47.

**130** Harrison, R. (1937). Embryology and its relations. Science 85, 369-374: 372.

**131** Morgan, T.H. (1934). The rise of genetics, II. Science 76, 261-267: 264; vgl. Sapp, J. (2003). Genesis. The Evolution of Biology: 140.

- 132** Waddington, C.H. (1940). Organisers and Genes.
- 133** Hadorn, E. (1955). Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung.
- 134** Huskins, C.L. (1947). The subdivision of the chromosomes and their multiplication in non-dividing tissues: possible interpretations in terms of gene structure and gene action. *Amer. Nat.* 81, 401-434: 425; Wilt, F.H. (1962). The ontogeny of chick embryo hemoglobin. *Proc. Nat. Acad. U.S.A.* 48, 1582-1590: 1582.
- 135** Sander, K. (1960). Analyse des ooplasmatischen Reaktionsystems von *Euscelis plebejus* Fall (Cicadina) durch Isolieren und Kombinieren von Keimteilen, II. Roux' Arch. 151, 660-707: 703.
- 136** Nüsslein-Vollhard, C. & Weischaus, E. (1980). Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. *Nature* 287, 795-799.
- 137** Gehring, W.J. (1985). The homeo box: a key to the understanding of development? *Cell* 40, 3-5.
- 138** Goldschmidt, R. (1940). The Material Basis of Evolution: 326.
- 139** Bateson, W. (1894). Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species: 85.
- 140** Masters, M.T. (1869). Vegetable Teratology: 241.
- 141** Bertalanffy, L. von (1933). Modern Theories of Development.
- 142** Turing, A.M. (1952). The chemical basis of morphogenesis. *Philos. Trans. Roy Soc. B* 237, 37-84.
- 143** Gierer, A. & Meinhardt, H. (1972). A theory of biological pattern formation. *Kybernetik* 12, 30-39.
- 144** Webster, G. & Goodwin, B.C. (1982). The origin of species: a structuralist approach. *J. Soc. Biol. Struc.* 5, 15-47: 38.
- 145** Vgl. Wolpert, L. et al. (1998/2002). Principles of Development; Markoš, A. (2002). Readers of the Book of Life. Contextualizing Developmental Biology.
- 146** Goodwin, B.C. (1982). Genetic epistemology and constructionist biology. *Rev. Int. Philos.* 36, 527-548: 539.
- 147** Vgl. Gray, R. (1992). Death of the gene: developmental systems strike back. In: Griffiths, P. (ed.). *Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology*, 165-209; Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. *J. Philos.* 91, 277-304; Godfrey-Smith, P. (2001). On the status and explanatory structure of developmental systems theory. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, 283-297.
- 148** Proceedings of the First International Conference on Systems Biology, Tokyo, Japan, November 14-16; Kitano, H. (2001). Foundations of Systems Biology; ders. (2002). Systems biology: a brief overview. *Science* 295, 1662-1664.
- 149** Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung: 408; vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 201; 357ff.
- 150** Aristoteles, *Phys.* 198a.
- 151** a.a.O.: 199a.
- 152** Cooper, J.M. (1982). Aristotle on natural teleology. In: Schofield, M. & Nussbaum, M.C. (eds.). *Language and Logos*, 197-222: 216.
- 153** Cassirer, E. (1918/21). *Kants Leben und Lehre*: 358.
- 154** Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 125.
- 155** a.a.O.: 176.
- 156** a.a.O.: 179f.
- 157** ebd.
- 158** a.a.O.: 212.
- 159** a.a.O.: 214.
- 160** Mohr, H. (1981). Biologische Erkenntnis: 194; Penzlin, H. (1987). Das Teleologie-Problem in der Biologie. *Biol. Rundsch.* 25, 7-26: 22.
- 161** Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. *Science* 134, 1501-1506: 1504.
- 162** Mayr, E. (1974). Teleologic and teleonomic: a new analysis. *Boston Stud. Philos. Sci.* 14, 91-117: 102; Mayr, E. (1992). The idea of teleology. *J. Hist. Ideas* 53, 117-135: 127f.
- 163** Sober, E. in: Allen, C. & Bekoff, M. (1995). Function, natural design, and animal behavior: philosophical and ethological considerations. In: Thompson, N.S. (ed.). *Perspectives in Ethology*, 11, 1-46: 25.
- 164** Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. *Biol. Philos.* 11, 301-320: 306.
- 165** Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 205ff.
- 166** Vgl. Balss, H. (1923). Präformation und Epigenese in der griechischen Philosophie. *Arch. Storia Scienza* 4, 319-325.
- 167** Gotthelf, A. (1976/88). Aristotle's conception of final causality. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, 204-242: 215ff.; Kullmann, W. (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 284ff.
- 168** Aristoteles, *De gen. anim.* 730b.
- 169** ebd.; vgl. 726b19ff.; 729b18; 734b31ff.
- 170** a.a.O.: 737a.
- 171** a.a.O.: 730b.
- 172** Descartes, R. (1648). Description du corps humain (*Œuvres*, Bd. 11, 223-286): 277.
- 173** Harvey, W. (1651). *Exercitationes de generatione animalium*: 121; vgl. Bodenheimer, F.S. (1928-29). *Materialien zur Geschichte der Entomologie bis Linné*, 2 Bde.: I, 315ff.
- 174** Vgl. Bowler, P.J. (1971). Preformation and pre-existence in the seventeenth century: a brief analysis. *J. Hist. Biol.* 4, 221-244.
- 175** Vgl. Malpighi, M. (1673). *De formatione pulli in ovo*; ders. (1675). *De ovo incubato*.
- 176** Harvey, W. (1653). *Anatomical Exercitationes, Concerning the Generation of Living Creatures*: 223.
- 177** Swammerdam, J. (1669). *Historia insectorum generalis*: 52; vgl. ders. (1685). *Historia insectorum generalis* (lat. Übers. des holländ. Orig.): 45; vgl. Richards, R.J. (2002). The Romantic Conception of Life: 211; ebenso Vallisneri nach Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 27.
- 178** Perrault, C. (1680). *Essais de physique*, Bd. 2: 273ff.; vgl. Walz, R. (1998). Die Verwandtschaft von Mensch und Tier in der frühneuzeitlichen Wissenschaft. In: Münch, P. (Hg.). *Tiere und Menschen*, 295-321: 312.



- 179** Malebranche, N. (1674). Recherche de la vérité (Œuvres, Paris 1962): I, 82.
- 180** Malpighi (1673): 2.
- 181** Vgl. Ruestow, E.G. (1983). Images and Ideas. Leeuwenhoek's perception of the spermatozoa. J. Hist. Biol. 16, 185-224.
- 182** Leibniz, G.W. (1714). Les principe de la nature et de la grâce (Philosophische Schriften, Bd. 1. Frankfurt/M. 1996, 414-438): 422 (§6).
- 183** Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 472 (§74); vgl. ders. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 342.
- 184** Vgl. Gayon, J. (1999). Évolutionnisme. Dict. Hist. Phil. Sci., 387-396: 389.
- 185** Vgl. OED (1989).
- 186** Vgl. z.B. Hartsoeker, N. (1694). Essai de dioptrique.
- 187** Vgl. Adelman, H.B. (1966). Marcello Malpighi and the Evolution of Embryology.
- 188** Anonymus (1670). Rezension: Historiae generalis insectorum, J. Swammerdami pars prima. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 5-6, 2078-2079: 2078; vgl. Bowler, P.J. (1975). The changing meaning of "evolution". J. Hist. Ideas 36, 95-114: 97.
- 189** Kircher, A. (1664). Mundus subterraneus: XII, 5, I; nach Briegel, M. (1963). Evolution. Geschichte eines Fremdworts im Deutschen: 151f.
- 190** Leibniz, G.W. (1715). Brief an L. Bourget vom 5.8.1715 (Philosophische Schriften, Bd. 3, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1887, 578-583): 579.
- 191** Boerhaave, H. (1744). Praelectiones academicae, Bd. V, 2 (ed. A. Haller): 497; vgl. Adelman, H.B. (1966). Marcello Malpighi and the Evolution of Embryology, 4 vols.: II, 893; Bowler (1975): 96; Roe, S.A. (1975). The development of Albrecht von Haller's views on embryology. J. Hist. Biol. 8, 167-190.
- 192** Needham, J.T. (1745). An Account of Some New Microscopical Discoveries: 1 (nach OED 1989).
- 193** Bonnet, C. de (1762/68). Considérations sur les corps organisés (Œuvres, Bd. 5 & 6, Neuchâtel 1779): I, 70; 262; auch ders. (1769). Palingénésie philosophique, 2 Bde.: I, 250.
- 194** Wolff, K.F. (1764). Theorie von der Generation: 43.
- 195** Bonnet (1762/68): I, 303.
- 196** Wolff (1764): 47.
- 197** Briegel (1963): 117.
- 198** Vgl. Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 15; Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 2.
- 199** Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung: 408.
- 200** Polanyi, M. (1964). Science and man's pace in the universe. In: Woolf, H. (ed.). Science as a Cultural Force, 54-76: 74.
- 201** Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): IX (Kap. 1); ders. (1769): I, 362; vgl. Glass, B. (1959). Maupertuis, pioneer of genetics and evolution. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 51-83: 78; Rieppel, O. (1985). The dream of Charles Bonnet (1720-1793). Gesnerus 42, 359-367.
- 202** Vgl. Rieppel, O. (1986). Atomism, epigenesis, preformation and pre-existence: a clarification of terms and consequences. Biol. J. Linn. Soc. 28, 331-341; ders. (2001). Preformationist and epigenetic biases in the history of the morphological character concept. In: Wagner, G.P. (ed.). The Character Concept in Evolutionary Biology, 57-75: 62f.
- 203** Bonnet (1764-65): I, 261 (VII, 8).
- 204** Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 246.
- 205** Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 2, 1-426: 426.
- 206** Maupertuis, P.L.M. (1745). Vénus physique (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 1-133): 81; ders. Lettre XVII (Lettres, Dresden 1752): 136f.; vgl. Hoffheimer, M.H. (1982). Maupertuis and the eighteenth-century critique of preexistence. J. Hist. Biol. 15, 119-144; vgl. auch: Koelreuter, J.G. (1761-66). Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen (Leipzig 1893): 40.
- 207** Vgl. Glass (1959).
- 208** Vgl. Roe, S.A. (1979). Rationalism and embryology: Caspar Friedrich Wolff's theory of epigenesis. J. Hist. Biol. 12, 1-43; dies. (1981). Matter, Life, and Generation. Eighteenth Century Embryology and the Haller-Wolff Debate.
- 209** Wolff, C.F. (1759). Theoria generationis: §18.
- 210** Wolff, C.F. (1764). Theorie von der Generation: 36.
- 211** Blumenbach, J.F. (1781/91). Über den Bildungstrieb: 31.
- 212** Baer, K. E. von (1828). Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere: 156.
- 213** a.a.O.: 153.
- 214** Vgl. Rieppel, O. (1986). Atomism, epigenesis, preformation and pre-existence: a clarification of terms and consequences. Biol. J. Linn. Soc. 28, 331-341: 337; ders. (1988). Fundamentals of Comparative Biology: 24; 72.
- 215** Weismann, A. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung: 184.
- 216** a.a.O.: 76.
- 217** Roux, W. (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 92f.
- 218** Roux, W. (1885). Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo, I. Z. Biol. 21, 410-526: 414; vgl. ders. (1895). Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen: II, 4.
- 219** Roux, W. (1905). Vortrag I über Entwicklungsmechanik: 101; 158; vgl. ders. (1911). Über die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge. Verh. Naturforsch. Verein Brünn 49, 271-323: 284.
- 220** Driesch, H. (1909/21). Philosophie des Organischen: 140.
- 221** Hertwig, O. (1894). Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft I. Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen: 135.
- 222** a.a.O.: 132f.

- 223** Vgl. Maienschein, J. (1986). Preformation or new formation – or neither or both? In: Horder, T.J., Witkowski, J.A. & Wylie, C.C. (eds.). *A History of Embryology*, 73-108: 79.
- 224** Roux (1911): 312.
- 225** Schleip, W. (1927). Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren. In: Baur, E. & Hartmann, M. (Hg.). *Handbuch der Vererbungswissenschaft*, Bd. III A: 4.
- 226** Huxley, J.S. & de Beer, G.R. (1934). *The Elements of Experimental Embryology*: 2; ähnlich auch Dürken, B. (1919/28). *Lehrbuch der Experimentalzoologie*: 673; vgl. Ubisch, L. von (1942). *Die Bedeutung der neueren experimentellen Embryologie und Genetik für das Evolutions-Epigeneseproblem*.
- 227** Wasmann, E. (1904/06). *Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie*: 239.
- 228** Gaertner, J. (1788). *De fructibus et seminibus plantarum*, Bd. I: LXI.
- 229** Soemmerring, S.T. (1799). *Icones embryonum humanorum*; vgl. Duden, B. (2002). Zwischen ›wahrem Wissen‹ und Prophetie: Konzeptionen des Ungeborenen. In: Duden, B., Schlumbohm, J. & Veit, P. (Hg.). *Geschichte des Ungeborenen. Zur Erfahrungs- und Wissenschaftsgeschichte der Schwangerschaft, 17.-20. Jahrhundert*, 11-48; Enke, U. (2002). *Von der Schönheit der Embryonen: Samuel Theodor Sömmers Werk *Icones embryonum humanorum** (1799). In: ebd., 205-235.
- 230** Leuckart (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). *Handwörterbuch der Physiologie*, Bd. 4, 707-1000: 946.
- 231** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 53f.
- 232** Erdl, M.P. (1845). *Die Entwicklung des Menschen und des Hühnchens im Eie zur gegenseitigen Erläuterung*, Bd. 1: 131.
- 233** Vgl. Cesalpin, A. (1583). *De plantis libri XVI*.
- 234** Gayon, J. (1999). *Évolutionnisme*. *Dict. Hist. Phil. Sci.*, 387-396: 389.
- 235** Zedler, J.H. (1737). Keim. In: ders. (1732-1754). *Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste*, 64 Bde.: XV, 395.
- 236** Bonnet, C. de (1762/68). *Considérations sur les corps organisés (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie)*, Bd. 5-6, Neuchâtel 1779: I, 1.
- 237** Müller, J. (1833/38-40). *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen*, 2 Bde.: I, 24.
- 238** Vgl. Engländer, H. (1976). Keim. *Hist. Wb. Philos.* 4, 809-810.
- 239** Wood, J. (1859). In: Todd, R.B. (ed.). *The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology*, vol. V (Suppl.), 114-211: 121.
- 240** Vogt, C. (1842). *Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte*: 11; Simon, J.F. (1842). *Handbuch der angewandten medizinischen Chemie*, Bd. 2: *Physiologische und pathologische Anthropechemie*. (engl. 1845): 118 (nach OED 1989).
- 241** Schwann, T. (1839). *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachstum der Thiere und Pflanzen*.
- 242** Meyer, G.F.W. (1825). *Die Entwicklung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten*: 175.
- 243** Duglison, R. (1841). *Human Physiology*, vol. 1: 42.
- 244** Owen, R. (1843). *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals*: 249; vgl. Aufl. von 1855: 673; ders. (1846). *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Vertebrate Animals*, vol. 1: 294.
- 245** Redford, G. (1847). *Body and Soul*: 229.
- 246** Carpenter, W.B. (1868). *The Microscope and its Revelations*: 335 (§251); ders. (1839/51). *Principles of General and Comparative Physiology*: 907; ders. & Clymer, M. (1843). *Principles of Human Physiology*: 577.
- 247** Weismann A (1864) *Die Entwicklung der Dipteren*: 6.
- 248** Endlicher, S. & Unger, F. (1843). *Grundzüge der Botanik*: 59; 297.
- 249** Leuckart, R. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). *Handwörterbuch der Physiologie*, Bd. 4, 707-1000: 734.
- 250** Weismann, A. (1885). *Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen*. *Biol. Centralbl.* 4, 650-691: 686.
- 251** a.a.O.: 682.
- 252** Jacobi, F.H. (1807). *Über gelehrte Gesellschaften, ihren Geist und Zweck*: 47.
- 253** Carus, F.A. (1810). *Moralphilosophie und Religionsphilosophie*: 70.
- 254** Paulus, H.E.G. (1821). Rez.: Carl Ludw. von Haller, Schreiben an seine Familie, zur Erklärung seiner Rückkehr in die katholische, apostolische, römische Kirche. *Heidelberger Jahrbücher der Literatur* 14 (Nr. 73-74), 1145-1165: 1162.
- 255** Rixner, T.A. (1823). *Handbuch der Geschichte der Philosophie*, Bd. 3: 426.
- 256** Hegel, G.W.F. [1827]. Vorrede zur zweiten Ausgabe der Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8, Frankfurt/M. 1986, 13-32): 31.
- 257** [Brown, R.] [1824]. [Beispiel einer Selbstentwicklung des Foetus]. *Journal für Geburtshilfe, Frauenzimmer- und Kinderkrankheiten* 5 (1826), 416-419: 416; Schreiber (1832). Ueber die künstliche Entwicklung der Frucht nach Art der Selbstwendung. *Neues Journal für Geburtshilfe, Frauenzimmer- und Kinderkrankheiten* 6, 516-529: 528.
- 258** Ennemoser, J. (1824). *Historisch-psychologische Untersuchungen über den Ursprung und das Wesen der menschlichen Seele überhaupt und die Beseelung des Kindes insbesondere*: 54; vgl. Koch, L.F. (1828). Ueber Seele und Lebenskraft. *Arch. Anat. Physiol.* 1828, 225-336: 324.
- 259** Fichte, I.H. (1833). *Speculative Philosophie* (Forts.). *Heidelberger Jahrbücher der Literatur* 26 (2), 978-1010: 997.
- 260** P.P. (1835). Rez.: Fichte, J.H. (1834). *Die Idee der Persönlichkeit und der individuellen Fortdauer*. *Allg. Lit.-Zeitung* 1835 (Nr. 114), 281-285: 283.
- 261** Mason, T.M. (1845). *Creation by the Immediate Agency of God, as Opposed to Creation by Natural Law*: 8.
- 262** Tuomey, M. (1848). *Report on the Geology of South Carolina*: 57.
- 263** P. & Jüngken, J.C. (1842). *Psychologie*. *Encyclopädisches Wörterbuch der medicinischen Wissenschaften*, Bd. 28, 223-324: 225.
- 264** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 55.
- 265** ebd.
- 266** Nägeli, C. von (1884). *Mechanisch-physiologische*

Theorie der Abstammungslehre: 426.

- 267** Schellhorn, M. (1969). Probleme der Struktur, Organisation und Evolution biologischer Systeme: 79ff.
- 268** Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 40.
- 269** Haeckel (1866): II, 34; vgl. Hertwig, R. (1892). Lehrbuch der Zoologie: 108.
- 270** Zimmermann, W. (1934). Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* I-III. *Flora* 129, 158-234: 159.
- 271** Mayer (1860). Ueber die Corpora amyloidea des thierischen Körpers. *Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med.* 19, 230-236: 230.
- 272** Gross, O. (1907). Das Freud'sche Ideogenitätsmoment und seine Bedeutung im manischdepressivem Irresein Kraepelin's: 3.
- 273** Barth, P. (1906/08). Die Elemente der Erziehungs- und Unterrichtslehre: 102 (nicht in 1. Aufl. 1906!).
- 274** Spitzer, A. (1933). Der Generationswechsel der Vertebraten und seine phylogenetische Bedeutung. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte* 30, 1-239: 223.
- 275** Polanyi, M. (1964). Science and man's pace in the universe. In: Woolf, H. (ed.). *Science as a Cultural Force*, 54-76: 74.
- 276** Haeckel, E. (1874). Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen: 634.
- 277** Vgl. Sewertzoff, A.N. (1931). Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution: 299; de Beer, G.R. (1940/58). *Embryos and Ancestors*: 34; Gould, S.J. (1977). Ontogeny and Phylogeny; ders. (1992). Heterochrony. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 158-165; Raff, R.A. & Wray, G.A. (1989). Heterochrony: developmental mechanisms and evolutionary results. *J. Evol. Biol.* 2, 409-434.
- 278** Haeckel, E. (1875). Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. *Jena. Z. Naturwiss.* 9, 402-508: 409.
- 279** Haeckel, E. (1874/77). *Anthropogenie*: 12.
- 280** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 188; 190.
- 281** Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 344.
- 282** Haeckel (1874): 717.
- 283** Virchow, R. (1858). Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre: 57.
- 284** ebd.
- 285** Virchow (1858): 57; vgl. auch Uhle, P. & Wagner, E. (1862/65). *Handbuch der allgemeinen Pathologie*: 336.
- 286** Vgl. Gould (1992).
- 287** [Cope, E.D.] (1876). On the theory of evolution. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 15-17: 16.
- 288** Oppel, A. (1891). Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbeltieren; Keibel, F. (1895). Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. *Anat. Anz.* 11, 225-234; ders. (1898). Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese. *Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch.* 7, 722-792; Mehnert, E. (1895). Die individuelle Variation des Wirbelthierembryo. *Morphol. Arb.* 5, 386-444; vgl. Gould (1992): 163.
- 289** de Beer, G.R. (1930). *Embryology and Evolution*: 35.
- 290** Vgl. McKinney, M.L. (1988). Heterochrony in Evolu-

tion. A Multidisciplinary Approach.

- 291** Kollmann, J. (1884). Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des amerikanischen Axolotl. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel* 7, 387-398: 391.
- 292** Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1836). Considérations sur les singes les plus voisins de l'homme. *Comp. Rend. Acad. Sci.* 2, 92-95: 94f.; vgl. Gould, S.J. (1977). Ontogeny and Phylogeny: 354.
- 293** Bolk, L. (1926). Das Problem der Menschwerdung: 8; vgl. Verhulst, J. (1996). Atavism in *Homo sapiens*: a Bolikian heterodoxy revisited. *Acta Biotheor.* 44, 59-73.
- 294** a.a.O.: 9.
- 295** Lorenz, K. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 114-200): 183ff.
- 296** Lorenz, K. (1954). Psychologie und Stammesgeschichte (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 201-254): 243.
- 297** Gould (1977): 9.
- 298** Baer, K.E. von (1866). Ueber Prof. Nic. Wagner's Entdeckung von Larven, die sich fortpflanzen, Herrn Ganin's verwandte und ergänzende Beobachtungen und über die Paedogenese überhaupt. *Bull. Acad. Sci. St. Pétersb.* 9, 64-137: 96.
- 299** Allen, H. (1891). Pedomorphism. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 1891, 208-209: 208.
- 300** Garstang, W. (1922). The theory of recapitulation. *J. Linn. Soc. London (Zool.)* 35, 81-101: 100.
- 301** Vgl. Bonner, J.T. (1965). Size and Cycle: 120f.
- 302** de Beer, G.R. (1930). *Embryology and Evolution*: 38; ders. (1940/58). *Embryos and Ancestors*: 36; Haldane, J.B.S. (1932). The time of action of genes, and its bearing on some evolutionary problems. *Amer. Nat.* 66, 5-24: 19.
- 303** de Beer (1930): 76f.
- 304** Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. & Wake, D.B. (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5, 296-317: 307.
- 305** Vgl. Takhtajan, A. (1976). Neoteny and the origin of the flowering plants. In: Beck, C.B. (ed.). *Origin and Early Evolution of Angiosperms*, 207-219; Carlquist, S. (1962). A theory of paedomorphosis in dicotyledonous woods. *Phytomorphol.* 12, 30-45.
- 306** Waddington, C.H. (1942). The epigenotype. *Endeavour* 1, 18-20: 18; ders. (1947); ders. (1957); vgl. Morange, M. (2002). The relations between genetics and epigenetics. A historical point of view. In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). *From Epigenesis to Epigenetics* (= *Ann. New York Acad. Sci.* 981), 50-60.
- 307** Waddington (1942): 19.
- 308** Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 699.
- 309** a.a.O.: 695; 703.
- 310** Løvtrup, S. (1974). *Epigenetics. A Treatise on Theoretical Biology*.
- 311** Holliday, R. (1994). Epigenetics: an overview. *Dev. Genet.* 15, 453-457: 454.
- 312** Wolffe, A.P. (1998). Introduction. In: *Epigenetics (Novatis Foundation Symposium 214)*, 1-5: 1.
- 313** Hall, B.K. (1998). Epigenetics: regulation not replica-

tion. *J. Evol. Biol.* 11, 201-205.

**314** Jablonka, E. & Lamb, M. (2002). The changing concept of epigenetics. In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). *From Epigenesis to Epigenetics* (= Ann. New York Acad. Sci. 981), 82-96: 88.

**315** Griesemer, J. (2002). What is "epi" about epigenetics? In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). *From Epigenesis to Epigenetics* (= Ann. New York Acad. Sci. 981), 97-110: 108.

**316** a.a.O.: 94.

**317** Pennisi, E. & Roush, W. (1997). Developing a new view of evolution. *Science* 277, 34-37: 34.

**318** Vgl. Goodman, C.S. & Coughlin, B.C. (2000). The evolution of evo-devo biology. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 97, 4424-4425; Burian, R.M. et al. (2000). Evolutionary developmental biology: paradigms, problems, and prospects. *Amer. Zool.* 40, 711-831.

**319** *Evolution and Development* (Oxford) 1.1999-; *Journal of Experimental Zoology* (Molecular and Developmental Biology) (Hoboken, N.J.) 1999-.

**320** Gilbert, S.F., Opitz, J.M. & Raff, R.A. (1996). Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Develop. Biol.* 173, 357-372; Hall, B.K. (1992/98). *Evolutionary Developmental Biology*; Raff, R.A. (2000). *Evo-devo: the evolution of a new discipline*. *Nature Rev. Gen.* 1, 74-79; Hall, B.K. & Olson, W.M. (eds.) (2003). *Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology*; Laubichler, M. & Maienschein, J. (eds.) (2007). *From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution*.

**321** Hall, B.K. (2000). Evo-devo or devo-evo – does it matter? *Evol. Develop.* 2, 177-178; vgl. Gilbert, S.F. (2003). *Evo-devo, devo-evo, and devgen-popgen*. *Biol. Philos.* 18, 347-352.

**322** Müller, G.B. (2007). Six memos for evo-devo. In: Laubichler, M. & Maienschein, J. (eds.). *From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution*, 499-524: 503f.

**323** Vgl. Panchen, A.L. (2001). Étienne Geoffroy St.-Hilaire: father of "evo-devo"? *Evol. Develop.* 3, 41; Hoßfeld, U. & Olsson, L. (2003). The road from Haeckel: the Jena tradition in evolutionary morphology and the origins of "evo-devo". *Biol. Philos.* 18, 285-307.

**324** Vgl. Whitman, C.O. (1919). *Orthogenetic Evolution in Pigeons* (Posthumous Works, ed. H.A. Carr, Washington): 178.

**325** Waddington, C.H. (1957). *The Strategy of the Genes*; Bonner, J.T. (1958). *The Evolution of Development*; Riedl, R. (1975). *Die Ordnung des Lebendigen*; Gould, S.J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*.

**326** Bonner, J.T. (1982). *Evolution and Development*. Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development.

**327** Raff, R.A. & Kaufman, T.C. (1983). *Embryos, Genes, and Evolution. The Developmental-Genetic Basis of Evolutionary Change*; Arthur, W. (1984). *Mechanisms of Morphological Evolution. A Combined Genetic, Developmental and Ecological Approach*.

**328** Raff, R.A. (1996). *The Shape of Life. Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*; Arthur, W. (1997). *The Origin of Animal Body Plans. A Study in Evolutionary*

*Developmental Biology*.

**329** Levins, R. & Lewontin, R.C. (1985). *The Dialectical Biologist*: 278.

**330** Robert, J.S., Hall, B.K. & Olson, W.M. (2001). Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology. *BioEssays* 23, 954-962.

**331** Oyama, S. (1985). *The Ontogeny of Information*: 157.

**332** Gray, R. (1992). Death of the gene: developmental systems strike back. In: Griffiths, P. (ed.). *Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology*, 165-209: 177.

**333** Oyama, S. (1992). Ontogeny and phylogeny; a case of metarecapitulation? In: Griffiths, P. (ed.). *Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology*, 211-239: 226.

**334** Gray (1992): 182.

**335** Vgl. Stotz, K. (2005). Organismen als Entwicklungssysteme. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). *Philosophie der Biologie*, 125-143.

**336** Sturtevant, A.H. & Schultz, J. (1931). The inadequacy of the sub-gene hypothesis of the nature of the scute allelomorphs of *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 17, 265-270: 268; Goldschmidt, R. (1933). Some aspects of evolution. *Science* 78, 539-547: 543; Dobzhansky, T. (1956). What is an adaptive trait? *Amer. Nat.* 90, 337-347: 342.

**337** Vgl. Hall, B.K. (1998). Epigenetics: regulation not replication. *J. Evol. Biol.* 11, 201-205; Roberts, Hall & Olson (2001).

**338** Sterelny, K., Smith, K.C. & Dickison, M. (1996). The extended replicator. *Biol. Philos.* 11, 377-403: 382f.

**339** Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (2001). Darwinism and developmental systems. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). *Cycles of Contingency*, 195-218: 207; vgl. dies. (1994). *Developmental systems and evolutionary explanation*. *J. Philos.* 91, 277-304: 300.

**340** Taylor, A.M. (1920). Ecological succession of mosses. *Bot. Gaz.* 69, 449-491: 481.

**341** Vgl. Drury, W.H. & Nisbet, I.C.T. (1973). Succession. *Arnold Arboret. J.* 54, 331-368: 333.

**342** King, W. (1685). Of the bogs and loughs of Ireland. *Philos. Trans. Roy. Soc. (London)* 15, 948-960.

**343** Biberg, I.C. (= Linné, C. von) (1749). *Oeconomia naturae*. Linné Amoen. Acad. 2, 1-52.

**344** Vgl. Limoges, C. (1972). Introduction. In: Linné, C. von, *L'équilibre de la nature*, 7-25: 13.

**345** Willdenow, C.L. (1792). *Grundriß der Kräuterkunde*: § 358.

**346** Humboldt, A. von (1808). Ideen zu einer Physiognomie der Gewächse. In: *Ansichten der Natur*, 157-278: 160ff.

**347** Candolle, A.-P. de (1820). *Essai élémentaire de géographie botanique*.

**348** Hundeshagen, J.C. (1830). Ueber die natürliche Umwandlung der Wälder, oder die sogenannte Wanderung der Pflanzen. *Forstl. Ber. Misc.* 1, 36-51; Grand, G. (1840). *Mémoire sur l'alternance des essences forestières*; Cochon, R. (1846). *Alternance des essences dans les forêts*. *Ann. For.* 5, 1-13; vgl. Spurr, S.H. (1952). Origin of the concept of forest succession. *Ecology* 33, 426-427.

**349** Spencer, H. (1862/1901). *First Principles*: 299.

**350** a.a.O.: 300.

**351** Marshall, W. (1778). Succession, In: ders. (1779). *Ex-*



periments and Observations Concerning Agriculture and the Weather, 168-170: 168.

**352** Dureau de la Malle, A.J.C.A. (1825). Memoire sur l'alternance ou sur ce problème: la succession alternative dans la reproduction des espèces végétales vivant en société, est-elle une loi générale de la nature? Ann. Sci. Nat. Paris 5, 353-381; vgl. ders. (1823). Ann. Chim. Phys. 24, 212-214; Drouin, J.-M. (1994). Histoire et écologie végétale: les origines du concept de succession. Écologie 25, 147-155.

**353** de Candolle, A. (1855). Géographie botanique raisonnée, 2 Bde.: I, XII.

**354** Thoreau, H.D. (1860). Succession of forest trees. Mass. Board Agric. Rep. VIII (vgl. New York Weekly Tribune 6 Oct.); vgl. Douglas, R. (1875). Succession of species in forests. Horticulturist 30, 138-140.

**355** Braun-Blanquet, J. (1928/64). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde: 608.

**356** Kerner von Marilaun, A. (1863). Das Pflanzenleben der Donauländer.

**357** Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. 1896): 361.

**358** Warming, E. (1895/1909). Oecology of Plants: 360.

**359** Vgl. Clements, F.E. (1916). Plant Succession. An Analysis of the Development of Vegetation; Tansley, A.G. & Chipp, T.F. (1926). Aims and Methods in the Study of Vegetation: 7.

**360** Cowles, H.C. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan, part I. Bot. Gaz. 27, 95-117.

**361** Cowles, H.C. (1901). The physiographic ecology of Chicago and vicinity: a study of the origin, development, and classification of plant societies. Bot. Gaz. 31, 73-108; 145-182.

**362** Clements (1916): 99.

**363** Clements (1916): 3; vgl. ders. (1905). Research Methods in Ecology: 199.

**364** Vgl. Tansley, A.G. (1920). The classification of vegetation and the concept of development. J. Ecol. 8, 118-149; Phillips, J. (1935). Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts, part II. Development and the climax. J. Ecol. 23, 210-246.

**365** Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. Science 164, 262-270: 262.

**366** Drury, W. & Nisbet, I. (1973). Succession. J. Arnold Arboret. 54, 331-368.

**367** Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Amer. Nat. 111, 1119-1144.

**368** Gleason, H.A. (1926). The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club 53, 7-26.

**369** Vgl. McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 76ff.; Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 139ff.; Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 67ff.

**370** Leppik, E.E. (1974). Phylogeny, hologen, and coenogeny, basic concepts of environmental biology. Acta Biotheor. 23, 170-193.

**371** Davitasvilli, L.S. (1978). Evoljucionnoe učenje (Abstammungslehre), nach Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 223.

**372** Detto, C. (1904). Die Theorie der direkten Anpassung

und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem: 30f.

**373** Clements, F.E. (1925-27). Ecogenesis. Yearbooks of the Carnegie Institute, Washington 24, 310; 25, 335; 26, 305; ders. (1929). Adaptation and Origin in the Plant World: 165.

**374** Troll, C. (1963). Über Landschafts-Sukzession. Vorwort zu: Bauer, H.J., Landschaftsökologische Untersuchungen im ausgekohnten rheinischen Braunkohlenrevier auf der Ville (=Arbeiten zur Rheinischen Landeskunde, H. 19); vgl. Troll, C. (1966). Landschaftsökologie als geographisch-synoptische Naturbetrachtung. In: Paffen, K. (Hg.) (1973). Das Wesen der Landschaft, 252-267: 264.

**375** Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986/90). Ecology: 628.

**376** Clements, F.E. (1905). Research Methods in Ecology: 241; ders. (1916). Plant Succession: 60.

**377** Cowles, H.C. (1911). The causes of vegetative cycles. Bot. Gaz. 51, 161-183: 168.

**378** Tansley, A.G. (1929). Succession, the concept and its values. Proc. Int. Congr. Plant Sci. Ithaca 1926, Bd. 1, 677-686: 680.

**379** Hult, R. (1885). Blekinges Vegetation. Medd. af Soc. Fauna Flora Fenn. 12, 161-252: 249; vgl. Brotherus (1886). Rez.: Hult, R. (1885). Blekinges Vegetation. Bot. Centralbl. 27, 192-193.

**380** Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. 1896): 361.

**381** Cowles, H.C. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. Part I. Bot. Gaz. 27, 95-117: 112; Harper, R.M. (1911). The relation of climax vegetation to islands and peninsulas. Bull. Torrey Bot. Club 38, 515-525.

**382** Clements (1916): 105; nicht in Clements (1905)!

**383** Cowles, H.C. (1910). The fundamental causes of succession among plant associations. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci. 79, 668-670: 669; kritisch dazu: Moss, C.E. (1910). The fundamental units of vegetation: historical development of the concepts of plant association and the plant formation. New Phytol. 9, 18-53: 38.

**384** Hansen, H.M. (1930). Studies on the Vegetation of Iceland; Bojko, H. (1934). Die Vegetationsverhältnisse im Seewinkel. Bot. Centralbl. Beih. Abt. 2, 51, 600-747; vgl. Whittaker, R.H. (1953). A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23, 41-78; Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 150.

**385** Warming (1895; dt. 1896): 360.

**386** Whittaker, R.H. (1953). A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23, 41-78.

**387** Adams, C.C. (1908). The ecological succession of birds. Auk 25, 109-153: 139.

**Literatur**

- Russell, E.S. (1916). Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology.
- Needham, J. (1934/59). A History of Embryology.
- Meyer, A.W. (1939). The Rise of Embryology.
- Montagu, M.F.A. (1949). Embryology from Antiquity to the End of the Eighteenth Century. Ciba Symposia 10, 1009-1028.
- Oppenheimer, J.M. (1967). Essays in the History of Embryology and Biology.
- Haraway, D.J. (1976). Crystals, fabrics and fields. Metaphors of Organicism in Twentieth-Century Developmental Biology.
- Horder, T.J., Witkowski, J.A. & Wylie, C.C. (eds.) (1986). A History of Embryology.
- Moore, J.A. (1987). Science as a way of knowing – developmental biology. Amer. Zool. 27, 415-573.
- Sander, K. (1990). Von der Keimplasmatheorie zur synergetischen Musterbildung – Einhundert Jahre entwicklungsbiologischer Ideengeschichte. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 83, 133-177.
- Gilbert, S.F. (ed.) (1991). A Conceptual History of Modern Embryology.
- Mocek, R. (1998). Die werdende Form. Eine Geschichte der Kausalen Morphologie.
- Amundson, R. (2006). The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought.