

Jürg Stöcklin und  
Ekkehard Höxtermann  
(Herausgeber)

# Darwin und die Botanik

Beiträge eines Symposiums  
der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft und  
der Basler Botanischen Gesellschaft  
zum Darwin-Jahr 2009



BASILIKEN-PRESSE

# Inhalt

- 7 Einführung
- 12 Die Geburt der Evolutionstheorie von Carl von Linné bis Charles Darwin –  
Ein Essay  
*Hermann Schlüter*
- 36 Darwins Weg zur Botanik  
*Jürke Grau*
- 60 Darwin und die Pflanzen der Galápagos-Inseln  
*Jürg Stöcklin*
- 76 Darwin und die Blütenbiologie  
*Stefan Schneckenburger*
- 102 „Insektenfressende Pflanzen“ – Darwin und die Anfänge der Karnivorenforschung  
*Wolfram Adlassnig, Thomas Lendl, Marianne Peroutka und Irene K. Lichtscheidl*
- 132 Darwin und das Bewegungsvermögen der Pflanzen  
*Ekkehard Höxtermann*
- 158 Hybridisierung bei Pflanzen – Der Weg zu Charles Darwin  
aus dem Kontext der Botanik des 18. Jahrhunderts  
*Volker Wissemann*
- 182 Darwin's „Principle of Divergence“ and the Link Between Biodiversity and  
Ecosystem Functioning  
*Andy Hector*
- 192 Charles Darwin, Carl Nägeli und das Rätsel der „neutralen Merkmale“  
*Thomas Junker*
- 212 Darwins Schriften botanischen Inhalts  
*Jürg Stöcklin*
- 225 Farbtafeln
- 241 Autorenverzeichnis
- 243 Personenregister

Entstehung und Begriff  
der  
Naturhistorischen Art

von

**Dr. Carl Nägeli,**

k. Universitäts-Professor und ordentlichem Mitglied der Akademie.

Zweite Auflage.

**München**

Im Verlage der königl. Akademie

1865.

Carl Nägeli: „Entstehung und Begriff der Naturhistorischen Art“ (1865).

# Charles Darwin, Carl Nägeli und das Rätsel der „neutralen Merkmale“

Thomas Junker

## Zusammenfassung

*Charles Darwins „Origin of Species“ (1859) war nicht der erste Versuch, die Entstehung der Arten auf natürliche Weise zu erklären, aber es war das erste als überzeugend empfundene Modell. Die zeitgenössischen Naturforscher haben Darwins Vorstellungen aber nicht kritiklos übernommen, sondern sie begannen die einzelnen Elemente seines Systems gezielt zu überprüfen, und sie entwickelten alternative Szenarien. Eine der interessantesten offenen Fragen betraf die Reichweite der natürlichen Auslese: Werden alle oder die überwiegende Mehrzahl der biologischen Merkmale direkt oder indirekt durch die Selektion geprägt, oder gibt es noch weitere, ergänzende Evolutionsmechanismen? Lässt sich Darwins These, dass alle biologischen Merkmale – jetzt oder in der Vergangenheit, direkt oder indirekt – von Nutzen für ihre Träger sind oder waren, bestätigen, oder gibt es sogenannte „neutrale Merkmale“, auf die das nicht zutrifft? Diese Kontroverse begann schon wenige Monate nach der Veröffentlichung von „Origin of Species“ und sie wurde mit wechselnden Schwerpunkten bis in die Gegenwart fortgeführt. Der Artikel behandelt ihren historischen Ursprung, vor allem die Auseinandersetzung zwischen Charles Darwin und dem bedeutenden Schweizer Botaniker Carl Nägeli. Abschließend wird die weitere historische Entwicklung der Diskussionen um die „Allmacht der Naturzüchtung“ und das „adaptationist programme“ kurz skizziert.*

Im November 1859 begann eine wissenschaftliche und weltanschauliche Revolution, über deren Ursachen und Folgen bis heute leidenschaftlich gestritten wird. Ausgelöst wurde sie durch ein Buch des englischen Naturforschers Charles Darwin (1809–1882): „On the Origin of Species by Means of Natural Selection“ („Über die Entstehung der Arten durch natürliche Auslese“). Erstmals gelang es hier überzeugend nachzuweisen, dass es möglich ist, die Existenz und Eigenschaften der Organismen auf *natürliche* Weise zu erklären. Damit wurden einige der auffälligsten und zugleich rätselhaftesten Phänomene der Natur, die sich der biologischen Forschung über Jahrhunderte hinweg hartnäckig entzogen hatten, wissenschaftlich verstehbar. Darwin war sich sicher, dieses „Geheimnis der Geheimnisse“ gelüftet zu

haben (1859: 1). Seine Argumente überzeugten viele seiner Zeitgenossen, und sie haben seither allen kritischen Überprüfungen standgehalten. Heute gilt die Evolution als eine Tatsache, und seit Mitte des 20. Jahrhunderts ist auch Darwins Evolutionsmechanismus aus Variation und Selektion, seine berühmte Theorie der natürlichen Auslese, in ihrer modernisierten Form konkurrenzlos. Es gibt keine andere, auch nur am Rande plausible, natürliche Erklärung für die Existenz, die Eigenschaften und die Verbreitung der Lebewesen auf der Erde. Dies macht „Origin of Species“ zu einem der wichtigsten Werke der Menschheitsgeschichte und Darwin zu einem der bedeutendsten Biologen aller Zeiten. Darwins Theorie war nicht der erste Versuch, die Entstehung der biologischen Arten zu erklären,

und sie war nicht die erste natürliche Erklärung. Bereits fünfzig Jahre zuvor, im Geburtsjahr Darwins, hatte der französische Naturforscher Jean-Baptiste de Lamarck (1744–1829) eine Evolutionstheorie im Sinne einer allmählichen und unbegrenzten Umgestaltung von Arten vorgelegt („Philosophie Zoologique“, 1809). Lamarck hatte auch bereits einen Mechanismus für die Entstehung zweckmäßiger Eigenschaften der Organismen. Er vermutete, dass es zu *Anpassungen* kommt, wenn Veränderungen der Umwelt neue Bedürfnisse bei den Tieren erwecken und neue Tätigkeiten notwendig machen. Dies wiederum soll die Entstehung neuer Organe anregen oder vorhandene Organe umgestalten. Bei Pflanzen soll es nach Abweichungen in der Ernährung, beim Licht, der Wärme oder Feuchtigkeit direkt zu evolutionärem Wandel kommen. Lamarck zufolge entstehen zweckmäßige Eigenschaften also, weil Organismen anatomisch und physiologisch sinnvoll auf ihre Umwelt reagieren können, sich an diese „anpassen“ und die so entstandenen Anpassungen dann erblich werden (*Verbung erworbener Eigenschaften*; zu Lamarcks Evolutionstheorie vgl. Mayr 1972, Burkhardt 1977, Lefèvre 1984).

Ein anderes zentrales Element der modernen Evolutionstheorie, die *gemeinsame Abstammung* der Organismen, wurde schon Mitte des 18. Jahrhunderts als Erklärung für die auffälligen Übereinstimmungen im Körperbau vieler Tiere (für den gemeinsamen „Bauplan“) diskutiert. So hatte Georges Buffon (1707–1788), einer der berühmtesten Naturforscher seiner Zeit, darüber spekuliert, ob die „verborgenen Ähnlichkeiten“ durch die Tatsache zu erklären sind, dass „alle Tiere von einem einzigen Tier hergekommen seien, das im Laufe der Zeit, durch Vervollkommnung und Entartung, alle Rassen der anderen Tiere hervorgebracht“ habe (1753: 381–382). Und schließlich gab es seit der Antike Versuche, die Entstehung der Lebewesen auf natürliche Weise durch *Urzeugung* zu erklären. So glaubte der aus der Schule

der Epikureer stammende römische Dichter und Philosoph Lukrez (97–55 v.u.Z.), dass die biologischen Arten „auf ganz natürliche Weise“ entstanden seien, indem „Urkörper sich von allein und zufällig trafen, vielfältig, blindlings, unnützlich, vergeblich zusammen sich ballten, schließlich nach jähher Vereinigung miteinander verwachsen“ („De rerum natura“, 2: 1057–1063). Urzeugungstheorien wurden bis ins 19. Jahrhundert vertreten und erst durch Darwins Evolutionstheorie ersetzt (vgl. Junker 2004a, Rupke 2005, Höxtermann & Hilger 2007, Junker & Hoßfeld 2009).

Darwins „Origin of Species“ war also nicht der erste Versuch, die Entstehung der Arten auf natürliche Weise zu erklären, aber es war das erste, von der Mehrzahl der Naturforscher als überzeugend empfundene Modell. Warum war Darwin erfolgreich, während seine weniger glücklichen Vorläufer scheiterten? Wichtige Voraussetzungen waren die Fortschritte der Biologie und der Geologie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, aber auch der Siegeszug der liberalen Wirtschaftsordnung, der es psychologisch leichter machte, die analoge Wirkungsweise der natürlichen Auslese nachzuvollziehen. Letztlich entscheidend waren aber die innere Konsistenz und der empirische Gehalt seiner Argumente sowie die Überlegenheit der Selektionstheorie gegenüber früheren kausalen Erklärungen (La Vergata 1985).

Viele zeitgenössische Wissenschaftler ließen sich von Darwin überzeugen, dass Evolution und gemeinsame Abstammung den traditionellen Konzepten der unabhängigen Entstehung und Konstanz der Arten weit überlegen sind. Auch die Selektion wurde als origineller Beitrag Darwins und als wichtiger kausaler Faktor akzeptiert. Dies bedeutet aber nicht, dass die Naturforscher Darwins „lange Beweisführung“ (1859: 459) kritiklos übernommen hätten, sondern sie begannen die einzelnen Elemente seines Systems gezielt zu überprüfen, und sie

entwickelten alternative Szenarien. Die sich daraus ergebenden Kontroversen prägten die weitere Geschichte der Evolutionsbiologie. Eine der interessantesten offenen Fragen betraf die Reichweite der natürlichen Auslese: Werden alle oder die überwiegende Mehrzahl der biologischen Merkmale direkt oder indirekt durch die Selektion bestimmt oder gibt es noch weitere, ergänzende Evolutionsmechanismen? Lässt sich Darwins These, dass alle biologischen Merkmale – jetzt oder in der Vergangenheit, direkt oder indirekt – von Nutzen für ihre Träger sind oder waren, bestätigen oder gibt es sog. „neutrale Merkmale“, auf die das nicht zutrifft? Die Kontroverse um dieses Fragen begann schon wenige Monate nach der Veröffentlichung von „Origin of Species“ und sie wurde mit wechselnden Schwerpunkten bis in die Gegenwart fortgeführt. Im Folgenden werde ich zunächst genauer auf ihren historischen Ursprung, vor allem auf die Auseinandersetzung zwischen Charles Darwin und dem bedeutenden Schweizer Botaniker Carl Nägeli (1817–1891), eingehen, um schlussendlich die weitere historische Entwicklung der Diskussionen um die Reichweite der Selektionstheorie kurz zu skizzieren.

## 1. Darwins „utilitarian doctrine“ – die Nützlichkeitstheorie

Der entscheidende Unterschied zwischen Darwins Modell und früheren Evolutionstheorien war ihr kausaler Mechanismus. Die natürliche Auslese ermöglichte eine neue und überraschende Antwort auf das alte Rätsel der Zweckmäßigkeit der Organismen und ihrer Körperteile. Jede Theorie über die Entstehung der Lebewesen muss eine Aussage über dieses typische und zentrale Charakteristikum machen, wenn sie ihrem Gegenstand gerecht werden will. Wie der Zoologe Richard Hert-

wig (1850–1937) Anfang des 20. Jahrhunderts bemerkte, genügt es nicht, „die Umbildungen [bzw. die Entstehung] der Organismen zu erklären; *es muß vielmehr weiter im Auge behalten werden, daß diese Umbildungen zu einer zweckmäßigen Anpassung des Organismus an seine Umgebung führen; es muß zugleich diese zweckmäßige Anpassung erklärt werden*“ (1914: 27). Die beiden traditionellen Konzepte, die von der unabhängigen Entstehung und Unveränderlichkeit der Arten ausgegangen waren, d.h. die religiösen Schöpfungslehren und die naturalistischen Urzeugungstheorien, hatten hier nur ausweichende und vage Antworten gegeben. Erst Lamarck hatte einen zwar unzutreffenden, aber nicht völlig unplausiblen Mechanismus vorgelegt.

Darwin löste sich nicht völlig von den historischen Vorbildern – auch er akzeptierte die Vererbung erworbener Eigenschaften als evolutionären Faktor –, seine eigentliche Argumentation ging aber in eine andere Richtung (Darwin 1859: 142-43). Zweckmäßige Variationen können durch unterschiedliche Ursachen *entstehen*, aber durch die natürliche Auslese bleiben sie *erhalten* und werden *angehäuft*:

„Natural selection can act only by the preservation and accumulation of infinitesimally small inherited modifications, each profitable to the preserved being.“ (Darwin 1859: 95)

Im Laufe der Generationen würden sich so nützliche Eigenschaften verbreiten, schädliche dagegen würden seltener:

„Owing to this struggle for life, any variation, however slight and from whatever cause proceeding, if it be in any degree profitable to an individual of any species, in its infinitely complex relations to other organic beings and to external nature, will tend to the preservation of that individual, and will generally be inherited by its offspring. [...] I have called this principle, by which each slight variation, if useful, is preserved, by the term of Natural Selection.“ (Darwin 1859: 61)

Wie Darwin betonte, geht es in diesem Zusammenhang um die Nützlichkeit eines Merkmals in Bezug auf das Wohlergehen, Überleben und die erfolgreiche Fortpflanzung der einzelnen Individuen.

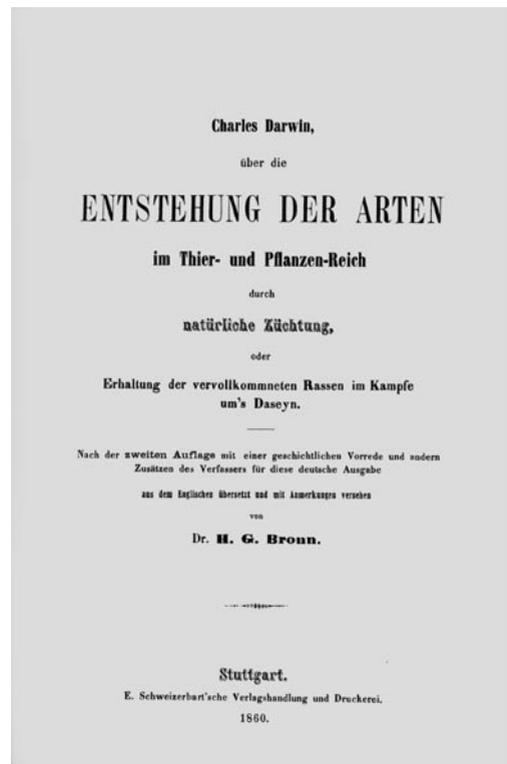
Auf diese Weise erklärte Darwin nicht nur, warum Organismen (auch) zweckmäßige Eigenschaften haben, sondern, konsequent weitergeführt, impliziert sein Modell, dass *alle ihre Eigenschaften* in irgendeiner Weise zweckmäßig sein müssten. Diesen Schluss hat Darwin in der Tat gezogen. Er sprach in diesem Zusammenhang von der „utilitarian doctrine“; im Deutschen wurde daraus die „Nützlichkeitstheorie“. Sie besagt, dass „every detail of structure has been produced for the good of its possessor“, und sie ermöglichte eine neue Sichtweise auf die Organismen und ihre Merkmale:

„Hence every detail of structure in every living creature (making some little allowance for the direct action of physical conditions) may be viewed, either as having been of special use to some ancestral form, or as being now of special use to the descendants of this form – either directly, or indirectly through the complex laws of growth.“ (Darwin 1859: 199-200)

Wenn Darwin mit dieser These recht hat, dann muss man davon ausgehen, dass es sich bei *jeder beliebigen erblichen Eigenschaft*, die man bei einem Menschen, einem anderen Tier, einer Pflanze, einem Bakterium beobachtet, mit großer Wahrscheinlichkeit um eine Anpassung handelt oder gehandelt hat. Mangelnde Anpassung dagegen ist seltener und erklärungsbedürftig, da ihre Träger nicht oder weniger gut überleben und sich fortpflanzen. Vor allem bei energieaufwändigen und komplexen Merkmalen kann man davon ausgehen, dass es sich um Anpassungen handelt, da sie hohen Einsatz erfordern und von Krankheiten oder Entwicklungsstörungen betroffen sein können. Darwins These, dass alle biologischen Merkmale – jetzt

oder in der Vergangenheit, direkt oder indirekt – von Nutzen für ihre Träger sind oder waren, blieb indes auch bei seinen Zeitgenossen nicht unwidersprochen.

Bereits wenige Monate nach der ersten Veröffentlichung von „Origin of Species“ meldete der bedeutende Heidelberger Zoologe und Paläontologe Heinrich Georg Bronn (1800–1862) Zweifel an, ob sich die von Darwin postulierte Nützlichkeit bei allen biologischen Merkmalen zeigen lasse. Bronn hatte sich über viele Jahre mit der Geschichte der Arten beschäftigt, aber letztlich immer an der herrschenden Lehrmeinung von der Konstanz der Arten festgehalten. Als Darwins Buch erschien, war er von dessen unkonventioneller Sichtweise der biologischen Phänomene fasziniert, und er setzte



Darwins „Entstehung der Arten“ in der ersten deutschen Übersetzung von Bronn (1860).

sich mit großem persönlichem Engagement für eine deutsche Ausgabe ein. Die Übersetzung und Veröffentlichung der „Entstehung der Arten“ erfolgte dann in einer schier unglaublichen Geschwindigkeit. Ursprünglich hatte der Verleger Christian Friedrich Schweizerbart (1805–1879) als Termin für die erste Lieferung „binnen 14 Tagen“ nach dem 18. Februar 1860 geplant. Die Übersetzung erschien dann in drei Lieferungen am 4. April, 2. Mai und 11. Juni 1860 (vgl. Junker 1991, Junker & Backenköhler 1999).

Auf Darwins Anregung hin hatte Bronn zudem Anmerkungen und ein „Schlusswort des Übersetzers“ angefügt, in denen er Zustimmung, aber auch Kritik formulierte (Bronn 1860b, vgl. Junker 2008). So war Bronn nicht davon überzeugt, dass sich Darwins „utilitarian doctrine“, d.h. eine generelle Nützlichkeit aller organismischen Merkmale, tatsächlich nachweisen lasse:

„Hr. Darwin beruft sich auf jeder Seite darauf, dass nur solche Abänderungen Aussicht auf Erhaltung haben, welche dem Individuum und somit der künftigen Spezies nützlich sind; und theoretisch muss man zugestehen, dass, wofern es eine natürliche Züchtung gebe, die Sache sich nicht anders verhalten könne. Aber wir müssen gestehen, doch in fast allen unseren aus angeblich innern Ursachen hervorgegangen Varietäten gar nicht finden zu können, worin denn der Nutzen ihrer Abänderung bestehe [...].

Warum bekommt z.B. in diesem Kampfe ums Dasein eine Pflanzen-Art ovale statt lanzettlicher die andre lanzettliche statt ovaler Blätter? warum die eine einen Dolden-artigen und die andere einen Rispen-förmigen Blütenstand? warum die eine fünf und die andre vier Staubgefäße, die eine eine geschlossene und die andre eine weit geöffnete Blüthe? Wozu nützt der einen Diess und der andern das Gegentheil? Warum bewirken die organischen Bedingungen Diess? Mit welchen Mitteln fangen sie es an? Und wie müssen sie beschaffen seyn, um es zu können? Und wie kann die eine Art der andern dadurch überlegen werden?“ (Bronn 1860b: 509)

Bronns Schlusswort war in der ersten und zweiten deutschen Auflage der „Entstehung der Arten“ als 15. Kapitel an Darwins Text angefügt – ein sehr exponierter Platz, der seinen Gedankengängen eine hohe Aufmerksamkeit verschaffte, und es war die erste ausführliche und kompetente Auseinandersetzung mit Darwins Theorie im deutschen Sprachraum. Zu ihren aufmerksamen Lesern zählte auch der in München lehrende Schweizer Botaniker Carl Nägeli.

## 2. Nägeli und die Evolutionstheorie

Carl Nägeli wurde 1817 in Kilchberg bei Zürich als Sohn eines Landarztes geboren (vgl. Schwendener 1891, Goebel 1893, Cramer 1896, Engler 1917/18, Olby 1974, Hoppe 1997). 1836 immatrikulierte er sich an der neugegründeten Universität Zürich. Zunächst studierte er Medizin, unter dem Eindruck von Lorenz Okens (1779–1851) Vorlesungen erwachte aber bald sein Interesse an den Naturwissenschaften, vor allem an der Botanik. Im Jahr 1839 ging er nach Genf zu Augustin-Pyramus de Candolle (1778–1841) und fertigte hier seine Dissertation über die Gattung *Cirsium* in der Schweiz an. Nachdem er 1840 in Zürich mit dieser Arbeit promoviert hatte, reiste er zu Studienzwecken nach Berlin und anschließend zu Matthias Jacob Schleiden (1804–1881) nach Jena. 1842 habilitierte er sich in Zürich und begann im folgenden Jahr seine Tätigkeit als Privatdozent. 1850 wurde er zum außerordentlichen Professor ernannt. 1852 wechselte er als Ordinarius nach Freiburg und 1856 zurück nach Zürich an die Polytechnische Hochschule, bevor er 1857 nach München berufen wurde. Hier wirkte Nägeli als hochangesehener Forscher bis zu seinem Lebensende im Jahre 1891.

Nägeli war einer der bedeutendsten Botaniker des 19. Jahrhunderts. Seine wissenschaftlichen



Carl Nägeli (aus Cramer 1896).

Arbeiten sind ausgesprochen vielseitig. In seiner Dissertation hatte er sich mit Problemen der Pflanzensystematik auseinandergesetzt. Unter dem Einfluss Schleidens wandte er sich der Morphologie zu. So konnte er – neben anderen Botanikern der Zeit – zeigen, dass die Zellvermehrung durch Teilung erfolgt (Schleiden hatte dagegen vermutet, dass neue Zellen durch „freie Zellbildung“ entstehen). Durch Beobachtungen an Algen und Moosen gelang es ihm zudem, die Richtung der Zellteilung und die Anordnung

der Zellen an der Spitze des Pflanzenkörpers aufzuklären und ihre Regelmäßigkeit mathematisch zu beschreiben.

Nägeli befasste sich auch mit physiologischen Fragen, mit der Gärung und mit der Abstammungslehre. Seine Einwände gegen die Selektionstheorie, seine orthogenetische Evolutionstheorie und seine Theorie der Vererbung übten bis ins 20. Jahrhundert großen Einfluss aus. Auch den philosophischen Grundlagen der Naturwissenschaften widmete er mehrere Essays. Eher zweifelhafte Berühmtheit erlangte er wegen seiner Beziehung zu Gregor Mendel (1822–1884). Mendel hatte Nägeli seine „Versuche über Pflanzenhybriden“ geschickt (1866), deren Bedeutung dieser aber nicht erkannte. Anstatt Mendel zu ermutigen, riet er ihm, seine Vererbungstheorie am Habichtskraut (*Hieracium*) zu überprüfen, einer Gattung, in der, wie wir heute wissen, Parthenogenese (Apomixis) häufig ist, was Resultate zur Folge hat, die mit Mendels Theorie unvereinbar sind (vgl. Stubbe 1965: 135-136, Mayr 1982: 722-726).

Am 28. März 1865 hielt Nägeli in der öffentlichen Sitzung der Königlichen Akademie der Wissenschaften in München eine Rede mit dem Titel „Entstehung und Begriff der Naturhistorischen Art“. Noch im selben Jahr wurde sein Vortrag als separate Schrift publiziert (siehe das Vorsatzbild dieses Beitrages). Es handelte sich um eine allgemeine Schilderung und Bewertung der durch Darwin angestoßenen evolutionären Wende der Biologie, die Nägeli als großen Fortschritt sah. Darwins Vorläufer seien ihren wissenschaftlichen Gegnern, vor allem George Cuvier (1769–1832), noch unterlegen gewesen:

„Gegen diese Neuerungen [die Evolutionstheorien von Lamarck und Étienne Geoffroy St. Hilaire (1772–1844)] trat mit grosser Energie Cuvier auf, und er gieng aus dem berühmten Streite, der mit äusserster Heftigkeit geführt wurde, als Sieger

hervor, wenn anders in einem wissenschaftlichen Streite der Sieg durch die Zustimmung des wissenschaftlichen Publikums entschieden wird. Die Neuerungen wurden verworfen und die Unveränderlichkeit der erschaffenen Arten von nun an als Dogma gelehrt. Nur selten wagte eine Stimme sich dagegen zu erheben.“ (Nägeli 1865: 7)

Nägeli argumentierte, dass das anti-evolutionäre „Dogma“ zwar siegreich gewesen, aber bald in Widerspruch zu neueren wissenschaftlichen Erkenntnissen geraten sei:

„Gegen dieses festgeschlossene System, welches als der allgemeine Ausdruck der Ansichten der Naturforscher am Ende des ersten Dritttheils unsers Jahrhunderts gelten kann, richteten sich bald die Angriffe der einzelnen naturwissenschaftlichen Disciplinen, der Geologie, der Paläontologie, der Morphologie und Physiologie, und schliesslich das Experiment.“ (Nägeli 1865: 8)

Der jahrzehntelange „Kampf“ um die Evolutionstheorie sei, so Nägeli, von Darwin entschieden worden, dem es gelang, „[...] an die Stelle der übernatürlichen Einwirkungen eine natürliche Entwicklung, an die Stelle des Wunders den Causalnexus zu setzen“ (Nägeli 1865: 10).

Die zeitgenössischen Biologen sahen in der Evolutionstheorie kein eigentlich neues Konzept, vielmehr habe Darwin ihr lediglich zum Durchbruch verholfen, indem er sie „[...] mit allem Aufwande von Scharfsinn und von Kenntnissen [ausführte], welche der heutige Stand der Wissenschaft dem geistreichen Forscher gewährt“ (Bronn 1860a: 115). Darwin habe, so Nägeli weiter, zum einen die „verschiedenen, gegen die Lehre von der Unveränderlichkeit gemachten Einwürfe, welche die wissenschaftliche Empirie nach und nach geltend gemacht hatte,“ zusammengefasst und zum anderen „für die Entstehung der Arten ein neues Princip, das der natürlichen Züchtung,“ vorgelegt (Nägeli 1865: 9-10).

### 3. Nägeli und die Nützlichkeitstheorie

Nägeli gehörte zu den ersten Wissenschaftlern, die sich nach der Veröffentlichung von „Origin of Species“ offen zur Evolutionstheorie bekannten, und er charakterisierte auch die Selektionstheorie, Darwins originelle Neuerung, als wichtigen wissenschaftlichen Fortschritt:

„Die Nützlichkeitstheorie ist der Darwinismus. [...] Der grosse Fortschritt, den die Wissenschaft diesem Forscher verdankt, beruht in der Idee, dass die Racen- und Artenbildung das Produkt der natürlichen Züchtung sei, welche durch den Kampf um das Dasein geleitet werde.“ (Nägeli 1865: 16, Fn.)

Dass Nägeli tatsächlich von der Erklärungskraft der Selektionstheorie überzeugt war, wird im weiteren Verlauf seiner Schrift deutlich. Ausführlich diskutierte er hier einige auffällige Merkmale von Pflanzen, die ihre Existenz der natürlichen Auslese verdanken. So würden auffällige Blüten nur existieren, weil die Pflanzen damit Insekten anlocken:

„Diese bunten und glänzenden Bekleidungen der Geschlechtswerkzeuge sind es eben, welche von weitem die Aufmerksamkeit der Insekten erregen, welche durch ihre Wohlgerüche die nähern anziehen, und welche durch ihren Honig das Thier für seinen Besuch belohnen und zum Wiederkommen einladen. Wir begreifen nun, warum es keine grünen Blumen giebt; sie würden in dem grünen Laub unbemerkt bleiben.“ (Nägeli 1865: 23)

Würde, so führt er weiter aus, die „Insektenwelt [...] gänzlich und für immer vernichtet“, so müsste der Nützlichkeitstheorie zufolge „die Entfernung der bedingenden Ursache eine Rückkehr zu der ursprünglichen Form veranlassen.“ In der Folge gäbe es nach „einer oder zwei Erdperioden [...] keine bunten Blüten und keine Honiggefässe mehr, die Fortpflanzungsorgane wären wie bei den Cryptogamen von kleinen grünlichen Blättern umgeben“ (Nägeli 1865: 24-25).

Bis zu diesem Punkt ist Nägeli also völlig mit Darwins Argumenten und der Erklärungskraft der Selektionstheorie einverstanden. Dann aber kommt er zu dessen weitergehender Forderung, der Übertragung auf alle biologischen Merkmale:

„Eine nothwendige Folge dieses Wettkampfes ist die, dass Alles an den Organismen zweckmässig, Alles so eingerichtet ist, um die Existenz auf die beste Weise sicher zu stellen. Wäre irgend eine Partie der Organisation unzweckmässig, so würden ihre Träger durch besser ausgestattete Formen verdrängt.“ (Nägeli 1865: 18)

Wie schon Bronn bezweifelt er aber, dass sich tatsächlich alle Merkmale auf diese Weise erklären lassen:

„Wäre es überhaupt denkbar, dass die ganze complicirte Organisation der höchsten Pflanze und des höchsten Thiers bloss durch nützliche Anpassung sich nach und nach aus dem Unvollkommneren herausgebildet habe, dass das mikroskopische einzellige Pflänzchen bloss durch den Kampf um das Dasein nach zahllosen Generationen zum Apfelbaum geworden?“ (Nägeli 1865: 27)

Obwohl bei vielen funktionell wichtigen Merkmalen unbestritten sei, dass sie durch die natürliche Auslese entstanden seien, führe ein Evolutionsmodell, das auf der Selektion als alleiniger Ursache beruhe, zu Widersprüchen. Für die funktionell wichtigen physiologischen Merkmale mag die Nützlichkeitstheorie zutreffen, und in der Tat sei zu beobachten,

„[...] dass] die nützlichen Anpassungen, welche Darwin für die Thiere anführt und die man in Menge für das Pflanzenreich auffinden kann, ausschliesslich physiologischer Natur sind, dass sie immer die Ausbildung und Umbildung eines Organs zu einer besondern Funktion aufzeigen.“ (Nägeli 1865: 27)

Ganz anders stelle sich dies aber bei den morphologischen Merkmalen dar. Da diese Merk-

male – beispielsweise die Zahl der Blütenblätter – für das Überleben indifferent seien, sollte man erwarten, dass sie variabel sind. Für die rudimentären Organe hatte Darwin gezeigt, dass diese sehr variabel sind, und er hatte ihre Variabilität als Folge ihrer Nutzlosigkeit erklärt (Darwin 1859: 149). Die Nützlichkeitstheorie verlange also, so Nägeli,

„[...] dass indifferente Merkmale variabel, die nützlichen dagegen constant seien. Die rein morphologischen Eigenthümlichkeiten der Gewächse müssten demnach am leichtesten, die durch eine bestimmte Verrichtung bedingten Organisationsverhältnisse am schwierigsten abzuändern sein. Die Erfahrung zeigt das Gegentheil.“ (Nägeli 1865: 28)

Einige Eigenschaften seien sowohl extrem beharrlich als auch neutral im Sinne des Überlebens oder der Fortpflanzung:

„Eine morphologische Modification, welche durch das Nützlichkeitsprincip zu erklären wäre, ist mir im Pflanzenreiche nicht bekannt; und ich sehe selbst nicht ein, wie dieselbe erfolgen könnte, da die allgemeinen Prozesse der Gestaltung sich gegen die physiologische Verrichtung so indifferent verhalten.“ (Nägeli 1865: 27-28)

Nägeli folgerte nun aus der Existenz der (vermeintlich) nutzlosen, aber evolutionär beständigen morphologischen Eigenschaften, dass man bei jedem Organismus zwei Typen von Merkmalen unterscheiden müsse, die durch unterschiedliche Evolutionsmechanismen verursacht werden:

„Das Nützlichkeitsprincip hat auf die Ausbildung der physiologischen, das Vervollkommnungsprincip vorzugsweise auf die Umgestaltung der morphologischen Eigenthümlichkeiten Einfluss.“ Das Vervollkommnungsprinzip fordere, „[...] dass die individuellen Veränderungen nicht unbestimmt, nicht nach allen Seiten gleichmässig, sondern vorzugsweise und mit bestimmter Orientirung nach Oben, nach einer zusammengesetzteren Organisation zielen.“ Dar- aus könne man den Schluss ziehen, „[...] dass] die

Entwicklung der organischen Reiche nicht planlos heruntappte [...], sondern dass sie nach bestimmtem Plane erfolge.“ (Nägeli 1865: 30, 29)

Nägeli legt großen Wert darauf zu betonen, dass die Richtung der Variabilität und der dadurch entstehende „Plan“ durch einen natürlichen Vorgang entstehen. Der „Ursprung und das Bestehen der Arten“ werden gleichermaßen „durch die einfachen und allgemeinen Naturkräfte bedingt“ und sind dem „Princip der Causalität“ unterworfen (Nägeli 1865: 39). Um dies plausibel zu machen, versuchte er in einer späteren Schrift zu zeigen, dass eine fortschreitende Vervollkommnung dadurch entstehen könne, dass das „Idioplasm“ (das genetische Material) ähnlich wie ein Kristall notwendig und gesetzmäßig wachse (Nägeli 1884: 530, 541; vgl. Junker 1989: 181).

Nägeli behauptete also zum einen, dass es eine große Zahl wichtiger biologischer Merkmale gibt, die nicht durch die natürliche Auslese zu erklären sind. Zum anderen legte er eine Theorie vor, die die Entstehung dieser Merkmale erklären sollte – die Vervollkommnungstheorie. Evolutionstheorien, die eine durch ein inneres Prinzip determinierte, gerichtete Evolution postulieren, werden auch als *orthogenetisch* bezeichnet. Nægeli's Theorie war nicht nur eine der ersten, sondern auch die vielleicht einflussreichste orthogenetische Theorie des 19. Jahrhunderts in Deutschland. Ihre Bedeutung für die Geschichte der Evolutionstheorie habe ich an anderer Stelle geschildert (Junker 1989, 2002).

Was aber wurde aus Nægeli's ursprünglicher Beobachtung, aus seiner These, dass es zahlreiche biologische Merkmale gibt, die nicht durch die natürliche Auslese zu erklären seien?

#### 4. Darwin und die „neutralen Merkmale“

Darwin hat sich in seinen Briefen und Schriften intensiv mit Nægeli's Ansichten auseinandergesetzt. In einem Brief an Nægeli vom 12. Juni 1866 betonte er, dass er dessen Kritikpunkte für bedenkenswert halte, sie aber entkräften könne, soweit sie nicht auf Missverständnissen beruhten:

„Many of your criticisms on my views are the best which I have met with, but I could answer some at least to my own satisfaction; [...] On one or two points, I think you have a little misunderstood me [...].“ Schließlich kam er auf den für ihn wichtigsten Punkt zu sprechen: „The remark which has struck me most is that on the position of the leaves not having been acquired thro' natural selection from not being of any special importance to the plant. I well remember being formerly troubled by an analagous difficulty, namely the position of the ovules their anatropous condition &c.“ (zit. in Burkhardt et al. 2004: 203)

Darwin gesteht zu, dass er keine Erklärung für diese Phänomene geben könne; allerdings könne er auch nicht erkennen, inwiefern eine bestimmte Stellung der Blätter oder der Samenanlage (des Ovulums) etwas über den Grad der phylogenetischen Vervollkommnung einer Pflanzenart aussagen würde. Dass Darwins konziliante Bemerkungen nicht nur der Höflichkeit geschuldet waren, wird auch aus Briefen an andere Korrespondenten deutlich. So schrieb er am 10. November 1866 an seinen Übersetzer, den Zoologen Julius Victor Carus (1823–1903):

„Should you make any additions, or append notes, it appears to me that Nægeli 'Entstehung und Begriff' etc would be worth noticing, as one of the most able pamphlets on the subject. I am however far from agreeing with him that the acquisition of certain characters, which appear to be of no service to plants, offers any great difficulty, or affords a proof of some innate tendency in plants towards perfection.“ (zit. in Burkhardt et al. 2004: 383)

Dies ist Darwins typische Reaktion auf Widerspruch und Kritik: Er ist Einwänden gegenüber aufgeschlossen, fordert aber im selben Atemzug von seinen Kritikern eine stichhaltigere Erklärung für die in Frage kommenden Phänomene. In den folgenden Jahren ging Darwin in seinen Briefen und den verschiedenen Auflagen von „Origin of Species“ (5. Aufl. 1869, 6. Aufl. 1872) und von „Descent of Man“ (1. Aufl. 1871, 2. Aufl. 1874) noch einige Male auf die von Nägeli angesprochenen Probleme ein. Er schrieb die entsprechenden Passagen mehrfach um, an seiner Grundeinstellung änderte sich aber nichts: Die Beständigkeit bestimmter neutraler Merkmale sei eine offene Frage und ein interessantes Problem, das er in der Vergangenheit nicht genügend bedacht hatte und für das er keine wirklich zufriedensstellende Antwort geben konnte.

Zugleich versuchte Darwin, Nägelis Beobachtungen in sein Modell zu integrieren, indem er auf Überlegungen aus der ersten Auflage von „Origin of Species“ zurückgriff. Ich habe oben dargelegt, wie Darwin forderte, dass jedes einzelne Detail im Bau eines jeden Organismus einen Nutzen für das Individuum haben müsse. Er betonte aber gleichzeitig, dass es unter bestimmten Umständen zu Veränderungen unabhängig von ihrer Nützlichkeit und folglich von der natürlichen Auslese kommen könne:

„Hence we see that modifications of structure, viewed by systematists as of high value, may be wholly due to unknown laws of correlated growth, and without being, as far as we can see, of the slightest service to the species.“ (Darwin 1859: 146)

Neben den „unbekannten Gesetzen des korrelativen Wachstums“ nannte Darwin noch eine Reihe weiterer Faktoren, die zur Folge hätten, dass „viele Strukturen keinen direkten Nutzen für ihre Träger haben“:

„I fully admit that many structures are of no direct use to their possessors. Physical conditions probab-

ly have had some little effect on structure, quite independently of any good thus gained. Correlation of growth has no doubt played a most important part, and a useful modification of one part will often have entailed on other parts diversified changes of no direct use. So again characters which formerly were useful, or which formerly had arisen from correlation of growth, or from other unknown cause, may reappear from the law of reversion, though now of no direct use. The effects of sexual selection, when displayed in beauty to charm the females, can be called useful only in rather a forced sense. But by far the most important consideration is that the chief part of the organisation of every being is simply due to inheritance; and consequently, though each being assuredly is well fitted for its place in nature, many structures now have no direct relation to the habits of life of each species.“ (Darwin 1859: 199)

Darwin zufolge setzten sich Eigenschaften in der Evolution nur dann auf Dauer durch, wenn sie nützlich sind. Letztlich ausschlaggebend für diese Nützlichkeit sei aber nicht die isolierte Funktionalität eines einzelnen Merkmals, sondern das Zusammenspiel der verschiedenen Teile im Organismus. Dies mache vielfältige „Designkompromisse“ notwendig. So seien Vorteile in einer Hinsicht oft mit Nachteilen in einer anderen verbunden – größere Kraft beispielsweise erfordere einen höheren Energiebedarf. Die Merkmale seien dann zwar in Bezug auf eine einzelne Aufgabe nicht perfekt, könnten aber im Zusammenspiel mit anderen Organen unterschiedlichen Anforderungen gerecht werden:

„If a fair balance be struck between the good and evil caused by each part, each will be found on the whole advantageous.“ (Darwin 1859: 201)

Dieser Argumentationslinie blieb Darwin auch in seinen späteren Schriften treu. So führte er in der sechsten Auflage von „Origin of Species“ (1872) drei Gründe an, die erklären könnten, warum die Familien bei den Pflanzen sich hauptsächlich in morphologischen Charakteren unterscheiden, die keinen Nutzen

zu haben scheinen: (1) Man müsse bei der Bewertung, ob eine Struktur tatsächlich ohne gegenwärtigen oder vergangenen Nutzen für eine Art sei, sehr vorsichtig sein. (2) Man solle im Auge behalten, dass die sich Veränderungen in einem Teil eines Organismus durch verschiedene Wechselwirkungen auf andere Teile auswirkten. (3) Und schließlich müsse man von der direkten Wirkung einer veränderten Umwelt und von spontanen Variationen ausgehen, deren Ursache unbekannt sei (Darwin [1872] 1959: 234-235).

Etwa um dieselbe Zeit rückte er dann aber auch relativ deutlich von seiner früheren Betonung der organismischen Zweckmäßigkeit ab, indem er sie aus den Entstehungsbedingungen von „Origin of Species“ und als historisches Relikt der Naturtheologie erklärte:

„I may be permitted to say, as some excuse, that I had two distinct objects in view; firstly, to show that species had not been separately created, and secondly, that natural selection had been the chief agent of change, though largely aided by the inherited effects of habit, and slightly by the direct action of the surrounding conditions. Nevertheless I was not able to annul the influence of my former belief, then widely prevalent, that each species had been purposely created; and this led to my tacitly assuming that every detail of structure, excepting rudiments, was of some special, though unrecognised, service.“ (Darwin 1871, 1: 152-153)

Wirklich zufrieden scheint Darwin mit seiner Erklärung der „neutralen Merkmale“ nicht gewesen zu sein, und er war sich nicht sicher, ob er die Wirkung der natürlichen Auslese richtig eingeschätzt hatte. So kam er in der ersten Auflage von „Descent of Man“ (1871) zu einer eher defensiven Einschätzung:

„I have altered the fifth edition of the Origin [1869] so as to confine my remarks to adaptive changes of structure. I had not formerly sufficiently considered the existence of many structures which appear to be, as far as we can judge, neither beneficial nor

injurious; and this I believe to be one of the greatest oversights as yet detected in my work.“ (Darwin 1871, 1: 152)

Schon ein Jahr später, am 9. Februar 1872, bemerkte er in einem Brief an den Botaniker Friedrich Hildebrand (1835–1915):

„I cannot but think that both [Nägeli und Eugen Askenasy (1845–1903)] much under-rate the utility of various parts of plants; and that they greatly under-rate the unknown laws of correlated growth, which leads to all sorts of modifications, when some one structure, or the whole plant is modified for some particular object.“ (DAR 145; zu Askenasy vgl. Junker 1989: 33-36)

In der zweiten Auflage von „Descent of Man“ (1874) schließlich ergänzte er die obige Aussage nach „adaptive changes of structure“ durch einen offensiven Einschub:

„[...] but I am convinced, from the light gained during even the last few years that very many structures which now appear to us useless, will hereafter be proved to be useful, and will therefore come within the range of natural selection.“ (Darwin 1874, 1: 61)

Nägelis Beobachtung, dass es Merkmale gibt, die sehr beständig, aber nicht direkt nützlich sind, wurde nicht nur von Darwin, sondern auch von vielen seiner Anhänger als zutreffend akzeptiert. So schrieb der Freiburger Zoologe August Weismann (1834–1914):

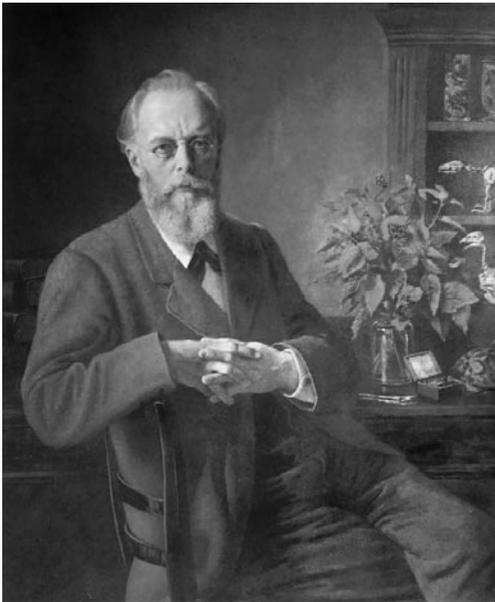
„Wohl aber gibt es andere Erscheinungen, welche zeigen, dass wir allein mit dem Nützlichkeitsprinzip nicht ausreichen. Nägeli betont mit Recht, dass besonders im Gebiete der Botanik rein morphologische Charaktere, z. B. die Blattstellung, meist eine grosse Constanz besitzen. Dies könnte nach dem Nützlichkeitsprinzip nur bei nützlichen, d. h. physiologisch wichtigen Merkmalen der Fall sein. Auch im Thierreich lassen sich derartige Beispiele auffinden.“ (Weismann 1868: 26)

Interessant ist Weismanns Erklärung für das Phänomen. Er ging davon aus, dass die „chemische und physikalische Constitution“ eines

Organismus nur bestimmte Veränderungen zulässt. Diese Zwänge (*constraints*) begrenzten die Variabilität der Organismen und folglich ihre evolutionäre Veränderbarkeit:

„Ein bestimmter Organismus besitzt bestimmte, nach Zahl und Qualität feststehende Eigenschaften, nicht aber alle denkbaren Eigenschaften zu gleicher Zeit, und daraus folgt offenbar, dass derselbe die Fähigkeit abzuändern auch nur in begrenztem Sinn besitzen kann, dass er nur nach solchen Richtungen hin variieren kann, welche mit seiner chemischen und physikalischen Constitution vereinbar sind; er kann somit nicht alle denkbaren Abänderungen hervorbringen, sondern nur bestimmte, wenn auch noch so zahlreiche.

Es beruht auf einseitiger Uebertreibung der Darwin'schen Lehre, wenn oft behauptet wird, die Organismen könnten nach allen möglichen Richtungen hin variieren. Freilich nach allen möglichen, aber auch nur nach den möglichen, womit zugestanden wird, dass es auch unmögliche gibt!“ (Weismann 1868: 27)



August Weismann (Ausschnitt aus einem Gemälde von Otto Scholderer 1896, aus Riesler 1985).

Die Tatsache, dass diese Erklärung Weismanns zwar nicht unplausibel war, aber doch recht wenig Konkretes zur Aufklärung des Problems beitrug, mag der Grund gewesen sein, warum Darwin sie in der fünften Auflage (1869) referierte, in der sechsten Auflage (1872) aber wieder strich (Darwin 1959: 233-234).

Nägeli konnte also zeigen, dass die von der Selektionstheorie postulierte genetische Variabilität nicht völlig zufällig nach allen Seiten erfolgt, und damit Grenzen ihrer Wirksamkeit festmachen. Es fehlte aber ein alternatives theoretisches Konzept, das erklärte, warum bestimmte Merkmale eine hohe Beständigkeit aufweisen, und vor allem war das von Nägeli postulierte Vervollkommnungsprinzip kaum wissenschaftlich zu begründen. Auf entsprechend wenig Gegenliebe stieß es deshalb bei den Anhängern Darwins. Der Botaniker Wilhelm Hofmeister (1824–1877) hielt Nægelis orthogenetische Theorie für entbehrlich (1868: 577-579), Ernst Haeckel (1834–1919) vermutete im Vervollkommnungsprinzip einen Rückfall in überwundene Teleologie und Lebenskraftmystik (1911: 200-202) und der Blütenbiologe Hermann Müller (1829–1883) wies nach, dass sich bei der Entstehung der Blüten keine durchgehenden evolutionären Trends feststellen lassen (1881: 101-102).

## 5. Von der Allmacht der Naturzucht zum „adaptationist programme“

Mit der Kontroverse zwischen Darwin und Nægeli war die Diskussion über die „neutralen Merkmale“ jedoch nicht beendet, sondern sie wurde von wechselnden Akteuren mit unterschiedlichen Schwerpunkten bis in die Gegenwart fortgeführt. So kann die folgende Darstellung nur wenige Schlaglichter auf einige der wichtigeren Episoden werfen. In den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts

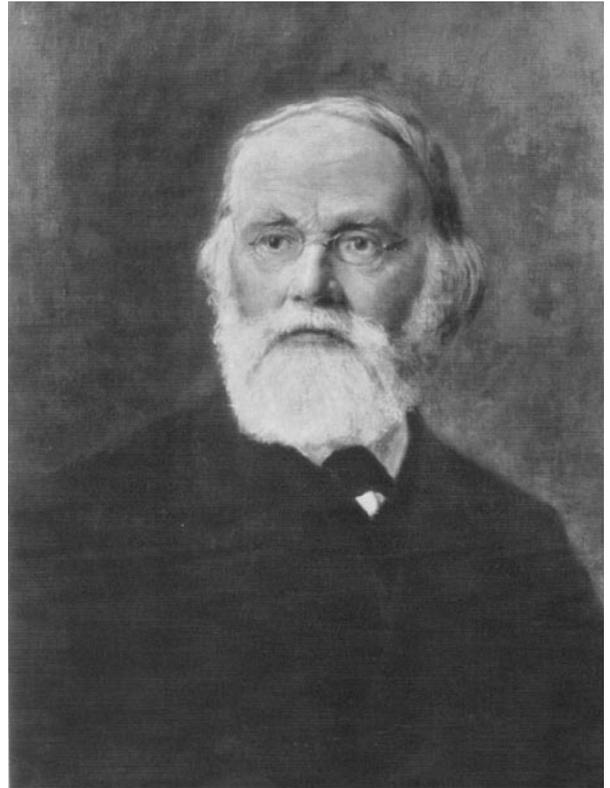
wurde die Frage der „neutralen Merkmale“ in der Debatte um den Neo-Darwinismus intensiv diskutiert. Während August Weismann und Alfred Russel Wallace (1823–1913) die herausragende Bedeutung der natürlichen Auslese betonten, waren Herbert Spencer (1820–1903) und George John Romanes (1848–1894) überzeugt, dass die Evolutionstheorie nicht auf die Vererbung erworbener Eigenschaften (den sogenannten Lamarckismus) verzichten könne (vgl. Junker & Hoßfeld 2008: 152-159).

Im Jahre 1889 diskutierte Wallace das Problem der „neutralen Merkmale“ im Abschnitt „Useless or non-adaptive characters“ seines Buches „Darwinism“. Zunächst wies er darauf hin, dass viele Naturforscher die durchgängige Nützlichkeit aller Merkmale bezweifelten:

„Many naturalists seem to be of opinion that a considerable number of the characters which distinguish species are of no service whatever to their possessors, and therefore cannot have been produced or increased by natural selection.“ (Wallace 1889: 131)

Er selbst hielt diese Ansicht für unzutreffend und kritisierte, dass sich ihre Anhänger auf Darwin beriefen, zu Unrecht, wie er meinte. Zum einen habe Darwin die Existenz „nutzloser Merkmale“ nur sehr zögerlich akzeptiert – „Mr. Darwin is very cautious in admitting inutility.“ (1889: 131) –, zum anderen habe er immer wieder betont, dass die Bezeichnung eines Merkmals als „nutzlos“ meist nur einen Mangel an Wissen verrate:

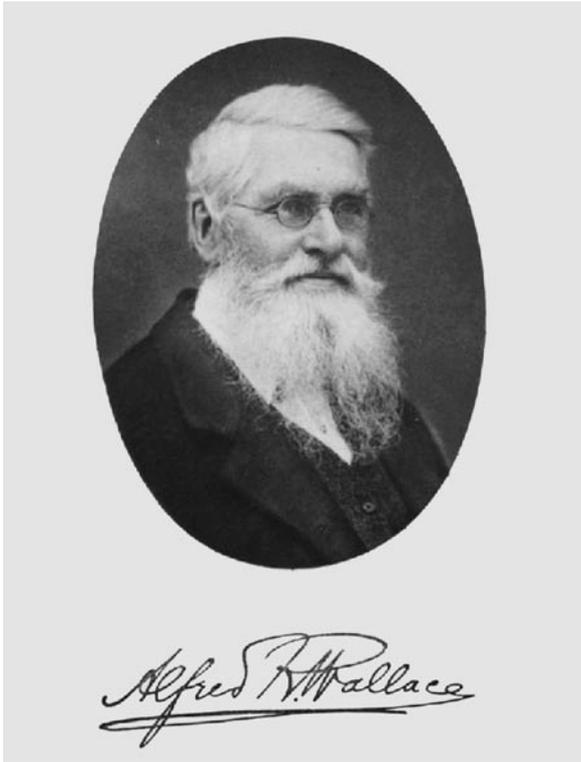
„[...] the extensive series of characters already enumerated which have been of late years transferred from the ‘useless’ to the ‘useful’ class, should convince us, that the assertion of ‘inutility’ in the case of any organ or peculiarity which is not a rudiment or a correlation, is not, and can never be, the statement of a fact, but merely an expression of our ignorance of its purpose or origin.“ (Wallace 1889: 137)



Der ältere Nägeli (aus Bayerische Akademie der Wissenschaften 1959, 3: 128).

Unterstützung erfuhr Wallace durch August Weismann. In seinem Buch „Die Allmacht der Naturzüchtung“, einer „Erwiderung an Herbert Spencer“, aus dem Jahr 1893, betonte dieser zum einen, dass die natürliche Auslese „die einzig denkbare natürliche Erklärung der Organismen“ sei, wenn man deren Merkmale als Anpassungen an die Lebensbedingungen betrachte (1893: 42). Zum anderen kam er zu dem Schluss, dass die von Darwin behauptete Nützlichkeit der Merkmale nicht nur in vielen Fällen nachzuweisen sei, sondern dass sie zudem großen heuristischen Wert habe:

„Denn der Organismus besteht [...] aus Anpassungen, neuen, älteren und uralten, und was an primären Variationen in der Physiognomie der Arten etwa mitspielt, ist wenig und von untergeordneter Bedeutung. Ich halte deshalb die Entdeckung der



Alfred Russel Wallace (aus Wallace 1889).

Naturzüchtung für eine der fundamentalsten, die auf dem Gebiete des Lebens jemals gemacht worden ist, eine Entdeckung, die allein genügt, den Namen Charles Darwin und Alfred Wallace die Unsterblichkeit zu sichern, und wenn meine Gegner mich als ‚Ultra-Darwinisten‘ hinstellen, der das Princip des grossen Forschers ins Einseitige übertreibt, so macht das vielleicht auf manche ängstliche Gemüther Eindruck, welche das ‚justemilieu‘ überall schon im voraus für das Richtige halten.“ Es ging Weismann, wie er weiter schrieb, darum, „[...] die ganze Tragweite des Selections-principis [zu erkennen]. Nicht Uebertreibung, sondern völlige Durchführung des Principis ist es, was damit erreicht worden ist.“ (Weismann 1893: 63-64)

Die Ansichten von Wallace und Weismann wurden durch Spencer und Darwins Schüler Romanes scharf kritisiert. Romanes sah in der Theorie von Wallace und Weismann

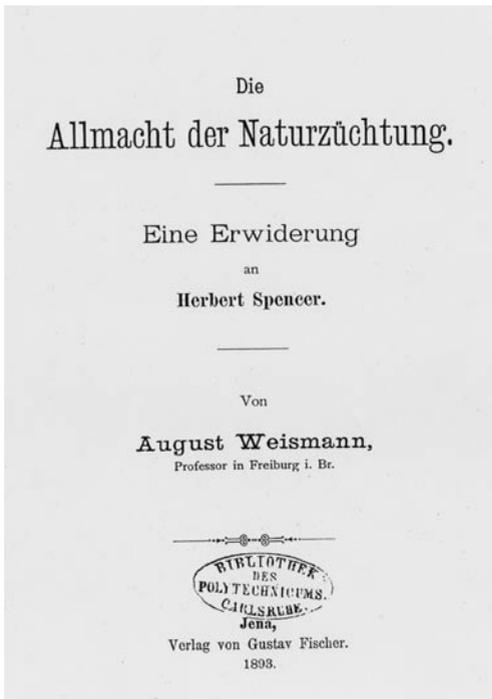
eine Abkehr von Darwins eigener Evolutionstheorie, die lamarckistische Elemente beinhaltet hatte, und prägte für „die reine Selektionstheorie unter Ausschluss jeder ergänzenden Theorie“ den Namen *Neo-Darwinismus* (Romanes 1895: 12). Romanes selbst sprach der natürlichen Auslese eine zentrale, aber nicht die ausschließliche Rolle im Evolutionsgeschehen zu. Bedeutende Effekte sollten zudem durch die Vererbung erworbener Eigenschaften entstehen sowie durch verschiedene weitere Ursachen, die nutzlose Veränderungen bewirkten:

„[...] there are sundry other causes which lead to merely useless change – in particular, ‘the direct action of external conditions, and variations which seem to us in our ignorance to arise spontaneously’.“ (Romanes 1895: 7-8)

Entsprechend gelte Darwins „utilitarian doctrine“ zwar für viele Merkmale, aber eben nicht allgemein:

„Hence, that the ‘principle of utility’, far from being of universal occurrence in the sphere of animate nature, is only of what may be termed highly general occurrence; and, therefore, that certain other advocates of the theory of natural selection were mistaken in representing the universality of this principle as following by way of necessary consequence from that theory.“ (Romanes 1895: 8)

Die Diskussion über die Entstehung und Bedeutung der „neutralen Merkmale“ wurde auch im 20. Jahrhundert fortgeführt. In den 1960er Jahren ergriff beispielsweise der Evolutionsbiologe George C. Williams (\* 1926) Partei für die Wallace-Weismannsche-Position: „Natural selection is the only acceptable explanation for the genesis and maintenance of adaptation.“ (Williams 1966: V) Er glaubte, dass der Konflikt durch die Entstehung der Synthetischen Evolutionstheorie zugunsten der Neo-Darwinisten entschieden worden sei:



August Weismann: „Die Allmacht der Naturzüchtung“ (1893).

„Many of the contributions to evolutionary thought in the past century can be put in one of two opposed groups. One group emphasizes natural selection as the primary or exclusive creative force. The other minimizes the role of selection in relation to other proposed factors. [...] The contest was decisively won by natural selection, in my opinion, when by 1932 the classic works of Fisher, Haldane, and Wright had been published.“ (Williams 1966: 3; vgl. Provine 1971, Junker 2004b)

Schon zwei Jahre später, als Motoo Kimura (1924–1994) seine „Neutrale Theorie der molekularen Evolution“ (1968) vorstellte, wurde deutlich, dass Williams’ Siegesmeldung verfrüht war. Kimura zeigte, dass evolutionäre Veränderungen auf der molekularen Ebene nur zu einem geringen Teil das Resultat der Selektion vorteilhafter Mutationen sind und durch die zufällige Fixierung neutraler oder fast neutraler Mutationen entstehen. „Neutral“ bedeutet hier, dass die Mutationen in Bezug auf das Überleben oder

die Fortpflanzung ebenso geeignet sind wie die ursprünglichen Allele (vgl. Kimura 1992: 225). In der klassischen Populationsgenetik war man davon ausgegangen, dass Mutationen entweder vorteilhaft oder mehr oder weniger schädlich sind und dass die Häufigkeit der jeweiligen Allele in der Population durch die Selektion dementsprechend zu- oder abnimmt. Als Mitte der 1960er Jahre mit der damals neuen Methode der Elektrophorese Proteine in natürlichen Populationen untersucht wurden, zeigte sich, dass genetische Polymorphismen sehr viel häufiger vorkommen, als man vermutet hatte. Aus diesen Beobachtungen schloss Kimura, dass nur ein kleiner Teil der DNA-Veränderungen adaptiv ist, während der größere Teil keinerlei Einfluss auf das Überleben und die Reproduktion eines Organismus hat.

Nach der Veröffentlichung von Kimuras Artikel kam es zu einer Kontroverse, in deren Verlauf die Vertreter des „Neo-Darwinistischen Establishments“ seinen Thesen zumindest anfangs heftig widersprachen (vgl. Kimura 1992: 226). Mittlerweile hat sich gezeigt, dass neutrale Mutationen in der Tat sehr häufig vorkommen, aber auch, dass zahlreiche Allele selektive Bedeutung haben, die für neutral gehalten worden waren. Wie Kimura selbst betonte, steht seine Theorie nicht im Gegensatz zur Darwinschen Selektion, wenn es um die adaptive Evolution geht. Sie nimmt aber eben an, dass nur ein kleiner Teil der molekularen Veränderungen (von DNA, RNA und Proteinen) adaptiv ist. Für den quantitativ überwiegenden Teil der molekularen Evolution seien Mutationsdruck und zufällige Drift die entscheidenden Faktoren.

Ein Jahrzehnt später wurde der Streit um die Existenz „neutraler Merkmale“ dann auch auf der organismischen Ebene neu belebt. In einem vielzitierten Artikel kritisierten Stephen Jay Gould (1941–2002) und Richard Lewontin (\* 1929) die einseitige Betonung der Selektion als *adaptationist programme*:

„We wish to question a deeply engrained habit of thinking among students of evolution. We call it the adaptationist programme, or the Panglossian paradigm. It is rooted in a notion popularized by A. R. Wallace and A. Weismann, (but not, as we shall see, by Darwin) towards the end of the nineteenth century: the near omnipotence of natural selection in forging organic design and fashioning the best among possible worlds. This programme regards natural selection as so powerful and the constraints upon it so few that direct production of adaptation through its operation becomes the primary cause of nearly all organic form, function, and behavior.“ (Gould & Lewontin 1979: 150-151)

Gould und Lewontin hatten die Bezeichnung „adaptationist programme“ in kritischer Absicht eingeführt, für ihre eigene Position aber keinen ähnlich einprägsamen Begriff vorgeschlagen. Wie schon im 19. Jahrhundert, als die Anhänger von Wallace und Weismann den von Romanes geprägten Begriff „Neo-Darwinismus“ übernahmen, so wurde auch der Ausdruck „adaptationist programme“ von seinen Vertretern als zutreffende Charakterisierung akzeptiert. So schrieb Ernst Mayr (1904–2005) bereits 1983 einen Artikel „How to carry out the adaptationist program?“, und auch Williams bezeichnete seine eigene Forschungsstrategie mittlerweile als „adaptationist programme“ (Williams 1992: 5, Nesse & Williams 1995: 21-25).

Bis heute wird die Frage nach der Existenz der „neutralen Merkmal“, der Berechtigung von Darwins „utilitarian doctrine“ und der Macht der natürlichen Auslese in der Evolutionsbiologie kontrovers diskutiert. Keine der

rivalisierenden Gruppen konnte sich bisher auf Dauer durchsetzen. Inwieweit sich tatsächlich zeigen lässt, dass auch scheinbar neutrale Merkmale als Anpassungen an die heutige oder frühere Umwelt entstanden, wie das Wallace und Weismann vermuteten, mag die Zukunft zeigen. Eines aber hat die Geschichte dieser Kontroverse deutlich gemacht: Darwins kühne Behauptung, dass jedes einzelne Detail im Bau jedes Organismus einen Nutzen für das Individuum hat oder für seine Vorfahren hatte, wurde zur Grundlage eines enorm fruchtbaren Forschungsprogramms (vgl. Junker & Paul 2009).

Vor mehr als einem Jahrhundert hatte Weismann gefordert, die Reichweite der „Allmacht der Naturzüchtung“ auszuloten, ohne sich durch vorschnelle Grenzziehungen abschrecken zu lassen:

„[...] allein mir scheint, dass man niemals schon a priori sagen kann, wie weit ein Erklärungsprinzip reicht, es muss erst versucht werden, und diesen Versuch gemacht zu haben, das ist mein Verbrechen oder mein Verdienst.“ (Weismann 1893: 63)

Wer die wissenschaftlichen und weltanschaulichen Debatten der letzten Jahrzehnte um die Evolution auch nur am Rande verfolgt hat, der wird sowohl die erstaunliche Aktualität von Weismanns programmatischer Forderung als auch ihre enorme Brisanz bemerkt haben. Die Darwinsche Revolution hat, so scheint es, gerade erst begonnen.

## Literatur

- Bayerischen Akademie der Wissenschaften, 1959. Geist und Gestalt. Biographische Beiträge zur Geschichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften vornehmlich im zweiten Jahrhundert ihres Bestehens. 3 Bde., München: C.H. Beck
- Bronn, H.G., 1860a. Rezension von Ch. Darwins On the origin of species (London 1859). Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde: 112-116
- Bronn, H.G., 1860b. Schlusswort des Übersetzers. In Darwin, C., Über die Entstehung der Arten etc., Stuttgart: E. Schweizerbart, 495-520

- Buffon, G., 1753. *Histoire naturelle, générale et particulière*. Bd. 4, Paris: Imprimerie Royale
- Burkhardt, R.W., 1977. *The spirit of system: Lamarck and evolutionary biology*. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press
- Burkhardt, F., Porter, D.M., et al. (eds.), 2004. *The correspondence of Charles Darwin*. Vol. 14, 1866. Cambridge: Cambridge Univ. Press
- Cramer, C., 1896. *Leben und Wirken von Carl Wilhelm von Nägeli*. Zürich: F. Schulthess
- Darwin, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: J. Murray
- Darwin, C., 1860. *Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung, oder Erhaltung der vervollkommeneten Rassen im Kampfe um's Daseyn*. Aus dem Engl. übers. u. m. Anm. versehen v. H.G. Bronn. Stuttgart: E. Schweizerbart – Faksimile der ersten deutschen Ausgabe. Hrsg. u. m. e. Einl. versehen v. T. Junker. Darmstadt: Wiss. Buchgesellschaft, 2008
- Darwin, C., 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. 2 Vols. London: J. Murray; 2. Aufl. 1874
- Darwin, C., 1959. *The origin of species by Charles Darwin: A variorum text*. Edited by Morse Peckham. Philadelphia: Univ. of Pennsylvania Press
- Darwin, C., 1987. *Charles Darwin's notebooks, 1836–1844*. Transcribed and edited by P.H. Barrett et al. Cambridge: Cambridge Univ. Press
- Engler, A., 1917/18. *Karl Wilhelm von Nägeli*. *Internationale Monatsschrift für Wissenschaft, Kunst und Technik* 12: 63-84
- Goebel, K., 1893. *Gedächtnisrede auf Karl von Nägeli*. München: Kgl. Bayer. Akad.
- Gould, S.J., Lewontin, R.C., 1979. *The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme*. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 205: 581-598
- Haeckel, E., 1911. *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. 11. Aufl. Berlin: G. Reimer
- Hertwig, R., 1914. *Die Abstammungslehre*. In Hinneberg, P. (Hrsg.). *Die Kultur der Gegenwart*, 3. Teil, 4. Abt., Bd. 4, Leipzig, Berlin: B.G. Teubner, 1-91
- Hofmeister, W., 1868. *Allgemeine Morphologie der Gewächse*. Leipzig: W. Engelmann
- Hoppe, B., 1997. *Nägeli, Carl Wilhelm von*. *Neue Deutsche Biographie* 18: 702-704
- Höxtermann, E., Hilger, H.H. (Hrsg.), 2007. *Lebenswissen. Eine Einführung in die Geschichte der Biologie*. Rangsdorf: Natur & Text
- Junker, T., 1989. *Darwinismus und Botanik. Rezeption, Kritik und theoretische Alternativen im Deutschland des 19. Jahrhunderts*. Stuttgart: Deutscher Apotheker Verlag
- Junker, T., 1991. *Heinrich Georg Bronn und die Entstehung der Arten*. *Sudhoffs Archiv* 75: 180-208
- Junker, T., 2002. *Carl Nägeli und der Anti-Darwinismus. Von der Vervollkommnungstheorie zur Makroevolution*. In Folkerts, M., Kirschner, S., Kühne, A. (Hrsg.). *Pratum floridum. Festschrift für Brigitte Hoppe (= Algorismus 38)*. Augsburg: Rauner 205-219
- Junker, T., 2004a. *Geschichte der Biologie. Die Wissenschaft vom Leben (= Beck'sche Reihe Wissen)*. München: C.H. Beck
- Junker, T., 2004b. *Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950 (= Acta Biohistorica 8)*. Marburg: Basiliken-Press
- Junker, T., 2006. *Die Evolution des Menschen. (= Beck'sche Reihe Wissen)*. München: C.H. Beck
- Junker, T., 2008. *Einleitung*. In Darwin, C., *Über die Entstehung der Arten etc.*, Darmstadt: Wiss. Buchgesellschaft, 6-33
- Junker, T., Backenköhler, D., 1999. *„Vermittler dieses allgemeinen geistigen Handels“*. Charles Darwins deutsche Verleger und Übersetzer bis 1882. In Geus, A., et al. (Hrsg.). *Repräsentationsformen in den biologischen Wissenschaften*. Berlin: Verlag für Wissenschaft und Bildung, 249-280
- Junker, T., Hoßfeld, U., 2009. *Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte*. 2. Aufl., Darmstadt: Wiss. Buchgesellschaft

- Junker, T., Paul, S., 2009. *Der Darwin-Code: Die Evolution erklärt unser Leben*. München: C.H. Beck
- Kimura, M., 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624-626
- Kimura, M., 1992. Neutralism. In Keller, E.F., Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press, 225-230
- La Vergata, A., 1985. Images of Darwin: A historiographic overview. In Kohn, D. (ed.). *The Darwinian heritage*. Princeton: Princeton Univ. Press, 901-972
- Lamarck, J.-B. de, 1809. *Philosophie zoologique*. 2 Vol., Paris: Dentu
- Lefèvre, W., 1984. *Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie*. Frankfurt a.M., Berlin, Wien: Ullstein
- Lukrez, 1989. *De rerum natura [Vom Wesen des Weltalls]*. Leipzig: Reclam
- Mayr, E., 1972. Lamarck revisited. *Journal of the History of Biology* 5: 55-94
- Mayr, E., 1982. *The growth of biological thought*. Cambridge, Mass.: The Belknap Press of Harvard Univ. Press – Deutsche Ausgabe 1984
- Mendel, G., 1866. Versuche über Pflanzenhybriden. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 1865, 4: 3-47
- Müller, H., 1881. Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. In Schenk, A. (Hrsg.). *Handbuch der Botanik*. Breslau: E. Trewendt, 1-112
- Münchener Medicinische Wochenschrift, [o. J.]. *Galerie hervorragender Ärzte und Naturforscher*. Beilage zur Münchener Medicinischen Wochenschrift. 44 Tafeln in Kartonflügelmappe. München: J.F. Lehmann
- Nägeli, C., 1865. *Entstehung und Begriff der Naturhistorischen Art*. München: Verlag der Akademie
- Nägeli, C., 1884. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*. München und Leipzig: Oldenbourg
- Nesse, R.M., Williams, G.C., 1995. *Why we get sick: The new science of Darwinian medicine*. New York: Times Books – Deutsche Ausgabe 1997
- Olby, R.C., 1974. Nägeli, Carl Wilhelm von. In Gillispie, C.C. (ed.). *Dictionary of Scientific Biography* 9. New York: C. Scribner's Sons, 600-602
- Provine, W.B., 1971. *The origins of theoretical population genetics*. Chicago: Univ. of Chicago Press
- Riesler, H., 1985. *Leben und frühe deskriptive Veröffentlichungen von August Weismann*. In Sander, K. (Hrsg.). *August Weismann (1834–1914) und die theoretische Biologie des 19. Jahrhunderts (= Freiburger Universitätsblätter 87/88)*. Freiburg: Rombach, 23-42
- Romanes, G.J., 1895. *Darwin and after Darwin: An exposition of the Darwinian theory and a discussion of post-Darwinian questions*. Vol. 2. London: Longmans, Green and Co.
- Rupke, N.A., 2005. Neither creation nor evolution. *The third way in mid-nineteenth century thinking about the origin of species*. *Annals of the History and Philosophy of Biology* 10: 143-172
- Schwendener, S., 1891. Carl Wilhelm von Nägeli. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 9: (26)-(42)
- Spencer, H., 1893. The inadequacy of natural selection. *Contemporary Review* 63: 153-66, 439-56.
- Stubbe, H., 1965. *Kurze Geschichte der Genetik bis zur Wiederentdeckung der Vererbungsregeln Gregor Mendels*. 2. Aufl. Jena: G. Fischer
- Wallace, A.R., 1889. *Darwinism. An exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. London: Macmillan & Co.
- Weismann, A., 1868. *Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie*. Leipzig: W. Engelmann
- Weismann, A., 1893. *Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer*. Jena: G. Fischer
- Williams, G.C., 1966. *Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton: Princeton Univ. Press
- Williams, G.C., 1992. *Natural selection. Domains, levels and challenges (= Oxford series in ecology and evolution 4)*. New York: Oxford Univ. Press

## Weitere Quellen

DAR: The Darwin Papers, Manuscripts Room, Cambridge Univ. Library, Cambridge, England

## Summary

### Charles Darwin, Carl Nägeli and the puzzle of “neutral traits”

*Charles Darwin's "The Origin of Species" (1859) was not the first attempt to explain the origin of species on a purely natural basis, but it was the first model widely considered as convincing. The naturalists of the time, however, did not uncritically accept Darwin's ideas, they began to systematically examine the individual elements of his system. And they developed alternative scenarios. One of the most interesting open questions concerned the scope of natural selection. Does it shape all or most biological traits directly or indirectly, or are there additional evolutionary mechanisms that have to be taken into account? Is it possible to prove the validity of Darwin's notion that all biological traits are or have been (directly or indirectly) useful for the individual organism, or are there so-called "neutral traits", which are neither useful nor harmful? This controversy already began soon after the publication of "The Origin of Species" and has continued with changing focus until today. The present article describes its historical origin, in particular the dispute between Charles Darwin and the renowned Swiss botanist Carl Nägeli. In conclusion, it outlines the further historical development of the debate on the "all-sufficiency of natural selection" and the adaptationist programme.*

## Résumé

### Charles Darwin, Carl Nägeli et l'énigme des traits neutres

*Le livre de Charles Darwin « Origin of Species » (1859) n'était pas la première tentative d'expliquer l'origine des espèces sur des bases purement naturelles, mais c'était le premier modèle considéré comme convainquant. Cependant, les naturalistes de cette époque n'acceptèrent pas les idées de Darwin sans critiques mais commencèrent à tester des éléments spécifiques du système et développèrent d'autres scénarios. L'une des questions encore ouvertes les plus intéressantes concerne l'importance de la sélection naturelle. Façonne-t-elle tous ou une majorité de traits biologiques directement ou indirectement, ou faut-il prendre en compte des mécanismes évolutifs additionnels ? Peut-on démontrer la validité de la notion de Darwin que tous les traits biologiques sont ou ont été utiles pour l'organisme ou y a-t-il des traits dit « neutres » qui ne sont ni utiles, ni nuisibles ? Cette controverse commença peu après la publication de « Origin of Species » et, bien que l'attention ait changé, elle continue encore aujourd'hui. Cet article décrit les origines historiques de cette controverse, en particulier la dispute entre Charles Darwin et le renommé botaniste suisse Carl Nägeli et sa conclusion esquisse le développement historique des discussions sur l'omnipotence de la sélection naturelle et du programme adaptationniste.*