

# Ernst Haeckels Biogenetisches Grundgesetz und das Konzept der ontogenetischen Rekapitulation

M. Neukamm

## A. Zusammenfassung

Das "Biogenetische Grundgesetz" Ernst Haeckels (Abb. 1) hat zum Ziel, den Zusammenhang zwischen der Embryonal- oder Keimesentwicklung (*Ontogenese*) und der Stammesgeschichte (*Phylogenese*) zu beschreiben, d.h. die Ähnlichkeit zwischen bestimmten embryonalen Anlagen und den "im Reifezustand" ausgebildeten Endorganen anderer Tierarten auf dem Boden der Evolutionstheorie zu erklären. Haeckel verband damit das Anliegen, aus dem Vergleich embryonaler Merkmale evolutionäre Verwandtschaftsbeziehungen abzuleiten.<sup>1</sup>

Die Relevanz seines Grundgesetzes wird in der Fachwelt höchst unterschiedlich beurteilt. Einige der Haeckelschen Vorstellungen hinsichtlich der Beziehung zwischen Ontogenie und Phylogenie werden heute als falsch angesehen, so dass das Biogenetische Grundgesetz in seiner *ursprünglichen* Form nicht aufrechterhalten werden kann. Einige Autoren lehnen es *generell* ab und verweisen eher allgemein auf den Zusammenhang zwischen Ontogenie und Phylogenie. Dies dürfte damit zu tun haben, dass der Rekapitulationsgedanke schon vor Darwin begründet wurde und dass sich im 20. Jahrhundert neue Disziplinen, wie z.B. die evolutionäre Entwicklungsbiologie (EvoDevo) in der Forschungslandschaft etablierten, die nicht in der Haeckelschen Tradition verwurzelt sind und die Abkehr von der deskriptiven Denkweise forderten, um einen breiteren methodischen Zugang zur Ontogenese zu erhalten.

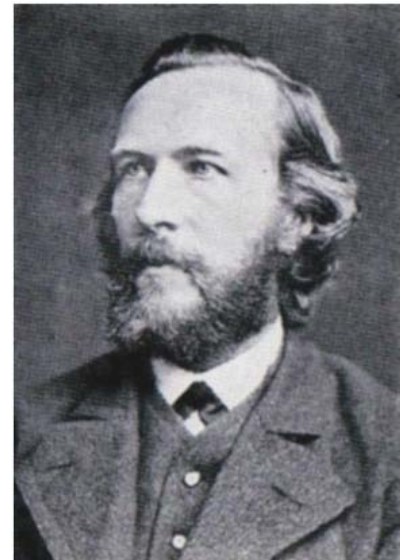


Abb. 1: Ernst Haeckel (1834-1919)  
Aus: Jahn et al. (1982)

Bei näherer Betrachtung zeigt sich, dass sich die Kritik meist an Haeckels überzogener Weltanschauung sowie an einer *bestimmten Auslegung* des Begriffs "Rekapitulation" entzündet. Heute scheint sich dahingehend ein Konsens abzeichnen, dass unter Berücksichtigung bestimmter Einschränkungen und Modifikationen wesentliche Teilstücke des Grundgesetzes Gültigkeit haben, wobei häufig von der *biogenetischen Grundregel*, der *Rekapitulationstheorie* oder vom *Konzept der ontogenetischen Rekapitulation* gesprochen wird (Kapitel E). Letzteres wird durch neuere Studien immer wieder untermauert und ist darüber hinaus von profundem heuristischem Wert: Obwohl der Verlauf der Evolution nicht *unmittelbar* anhand der Ontogenese abgelesen werden kann, sind mithilfe der Biogenetischen Grundregel doch gewisse Rückschlüsse möglich. Auch Haeckels Konzept der *Heterochronie* ist als Motor des evolutionären Wandels zunehmend in der Diskussion. Daran anknüpfend haben sich wichtige Methoden der evolutionären Entwicklungsbiologie, wie z.B. das so genannte "event pairing" herausgebildet. Haeckel war insofern deren Wegbereiter,

<sup>1</sup> Hinweis: Die Bedeutung der wichtigsten Fachbegriffe wird im [Glossar](#) erläutert.

als er dem Studium von Entwicklungssequenzen zum Durchbruch verhalf.

Auch wenn EvoDevo methodisch andere Wege einschlägt als Haeckel, scheint die Diskussion um die Konserviertheit der *Homöobox-Gene* und den durch sie bedingten "Flaschenhals" in der Entwicklung wieder verstärkt an das Konzept der ontogenetischen Rekapitulation in Gestalt des Modells vom "*phylotypischen Stadium*" anzuknüpfen: Die Ontogenie vereinigt mosaikartig ursprüngliche und abgeleitete Merkmale und rekapituliert in Auszügen stammesgeschichtlich erworbene Strukturen, deren Anteil in einer für die Tierstämme charakteristischen ("phylotypischen") Periode der Entwicklung besonders hoch ist.

Anschließend erfolgt die Divergenz in Richtung der *artspezifischen*, individuell verschiedenen Larval- oder Adultstrukturen.

Heutzutage entdeckt der molekularbiologisch arbeitende Entwicklungsbiologe auch zunehmend mehr orts- und zeitspezifisch exprimierte Gene, welche die gemeinsame Basisorganisation betonen. Neueste entwicklungs-genetische Untersuchungen bei der Entwicklung des Gehirns der Wirbeltiere unterstreichen die Brauchbarkeit des Konzepts vom phylotypischen Stadium als Modellbildungsinstanz ebenfalls sehr eindrucksvoll (s. insb. Kapitel G.3.). Die Rekapitulationstheorie beeinflusst in Form dieses Modells nachhaltig die moderne Embryologie und Entwicklungsbiologie.

## B. Die Rezeption des Biogenetischen Grundgesetzes

"Das Gemenge von Licht und Schatten, mit dem die heutige Geschichtsschreibung das Bild Ernst Haeckels überzieht, dürfte im Bereich der Naturwissenschaften einzigartig sein", schreibt **Sander** (2004, S. 163) mit Blick auf das Biogenetische Grundgesetz und ist damit nicht der Einzige, dem dieser eigentümliche Missklang der Meinungen auffällt. Auch **Osche** (1982) stellt fest, dass die Gültigkeit von Haeckels Konzept seit über 100 Jahren widersprüchlich diskutiert werde, ohne dass es zu einer Einigung gekommen sei, "ein Zustand, der in einer empirischen Naturwissenschaft zumindest ungewöhnlich ist" (S. 5). Ein Blick in die Literatur macht denn auch rasch deutlich, wie hart die gegensätzlichen Einschätzungen in dieser Frage aufeinanderprallen.

Auf der einen Seite gelangt **Osche** (1982) im Rahmen einer umfassenden Bewertung zu dem Schluss, dass das Biogenetische Grundgesetz unter Beachtung gewisser Einschränkungen bei der "Auswertung von *Rekapitulationsmorphogenesen* ... wichtige Erkenntnisse für die Rekonstruktion von Phylogenese" liefere (S. 26). **Mayr** (1984) spricht diesbezüglich von der "Rekapitulationstheorie", die er "wunderbar

heuristisch" nennt, und **Riedl** (1990, S. 305 f.) schreibt nach eingehender Betrachtung der tradierten Ordnung bei den Lebewesen:

So wie Schliemann seinen Homer wörtlich nahm (und das Troja des Priamos fand), sollten wir unseren Haeckel wörtlich nehmen. Den Anatomen des 19. Jahrhunderts verdanken wir bekanntlich die entscheidende biologische Einsicht des Haeckelschen Gesetzes: "Die Ontogenie ist eine kurze Wiederholung der Phylogenie".

**Kämpfe** (1992) spricht indes von der "biogenetischen Grundregel" und konstatiert, sie behalte ihre Rolle, "im Rahmen einer synthetischen Betrachtung Indizien für die Rekonstruktion von Phylogenese beizubringen". Darin sowie in den durch sie ausgelösten Forschungsimpulsen sieht er "ein wesentliches Verdienst Haeckels" (S. 34).

**Richardson und Keuck** (2002) unterstreichen die Relevanz der Haeckelschen Arbeiten noch deutlicher und vertreten die Ansicht, sie nähmen bis heute auf zahlreiche Arbeiten der evolutionären Entwick-

lungsbiologie (EvoDevo)<sup>2</sup> Einfluss (S. 497). Sie weisen ferner darauf hin, das "Biogenetic Law" sei im Rahmen moderner Verfahren der vergleichenden Embryologie und Phylogeneseforschung wichtig und resümieren, es werde durch etliche neuere Arbeiten untermauert, sofern es auf einzelne Merkmale beschränkt bleibe (S. 521f.). Kurz: "His [Haeckels] work is historically and scientifically important and has influenced modern thinking in evolutionary developmental biology and phylogenetics" (S. 521).

Ähnlich beurteilt **Sander** (2004) die Rolle der ontogenetischen Rekapitulation – er spricht im Hinblick auf das "phylotypische Stadium" der Wirbeltiere und Insekten sogar vom "Leitbild", an das Disziplinen wie die Embryologie und EvoDevo, anknüpfen. **Müller und Hassel** (2005, S. 236 f.) sehen Haeckels Verdienst vor allem darin, "auf den evolutionären Kontext der Entwicklung hingewiesen zu haben" und bemerken, das Grundgesetz gebe in korrigierter Fassung "bemerkenswerte Hinweise" auf Phylogenien.

Im krassen Gegensatz dazu spricht **Gould** (1977, S. 2) als Repräsentant der anderen Seite des Meinungsspektrums vom "spektakulären Zusammenbruch" des Biogenetischen Grundgesetzes. **Bonik, Grasshoff und Gutmann** (1978) halten es gar für eine "höchst schädliche Vorstellung", während **Peters** (1980) die ontogenetische Rekapitulation zwar als Sachverhalt anerkennt, gleichwohl aber anmahnt, das Biogenetische Grundgesetz "nunmehr im historischen Archiv zu den Akten zu legen" (S. 67).

Ferner behauptet **Gilbert** (2003a), durch Haeckel sei es zu einer "desaströsen

Verbindung" (*disastrous union*) zwischen der Embryologie und Evolutionsbiologie gekommen. Er glaubt, in der Entwicklungsbiologie ohne das "Biogenetic Law" auszukommen, zumal "half of Stephen J. Gould's 1977 book *Ontogeny and Phylogeny* is spent exorcising the ghost of Haeckel". **Myers** (2003), der sich u.a. auf Gilbert beruft, vertritt pauschal die Ansicht, dass seit über 100 Jahren Konsens darüber herrsche, dass das "Biogenetische Grundgesetz" falsch sei. Er sieht die Aufgabe der evolutionären Entwicklungsbiologie vorrangig darin, Alternativen zum Konzept der Rekapitulation zu erarbeiten.

**Müller** (2005, S. 89 f.) spricht indes vom "Fall des Rekapitulationismus" und vertritt die Ansicht, mit dem Aufkeimen der experimentellen Embryologie und Genetik seien die "überzogenen rekapitulationistischen Behauptungen erstickt" worden ("eventually stifled the – by then often exaggerated recapitulationist claims"). Gleichwohl gibt er zu bedenken:

Thus, it was generally overlooked that Haeckels concept – although incorrect in many details – contained a mechanism for evolutionary change, i.e., the modification of development through heterochrony, a point that was only resurrected in the late 1970s ... (S. 90).

Diese Beispiele sollen vorab genügen, um zu demonstrieren, wie extrem die Positionen hinsichtlich der Relevanz des Biogenetischen Grundgesetzes auseinander klaffen. Es scheint fast so, als habe der polarisierende Geist des wortgewaltigen Ernst Haeckel den Zeitenstrom über seinen Tod hinaus überdauert und eine gewaltige Schneise ins Meinungsspektrum der Wissenschaft geschlagen, die die Fachwelt bis heute in zwei unversöhnliche Lager spaltet – für differenzierte Zwischentöne scheint es keinen Platz zu geben.

Wenn man ferner liest, dass mit den Begriffen "Biogenetisches Grundgesetz", "Biogenetische Grundregel" und mit dem Begriff "Rekapitulation" zum Teil höchst Unterschiedliches verbunden wird, dass viele Autoren gar nicht genau zwischen den einzelnen Hypothesen des Biogenetischen

<sup>2</sup> EvoDevo ist das Kürzel für "*Evolutionary Developmental Biology*". Hierbei handelt es sich um einen noch jungen Zweig der Evolutionsforschung, der die Prozesse in der Embryonalentwicklung sowie den Einfluß der daran beteiligten Gene untersucht, um zu verstehen, wie qualitativ neue Merkmale in der Evolution entstehen (**Hall** 2003). EvoDevo ist das Resultat des Zusammenschlusses einer Vielzahl von Forschungsrichtungen, insbesondere der experimentellen Embryologie, Molekularbiologie und Entwicklungsgenetik (**Love und Raff** 2003).

Grundgesetzes differenzieren und ihre Ablehnung oft nur auf *einzelne Aspekte* des "Gesetzes" oder auf bestimmte Assoziationen mit dem Begriff "Rekapitulation" stützen, scheint es angezeigt, gründlich der Frage nachzugehen, welche Aspekte des Biogenetischen Grundgesetzes als gültig anzusehen sind, welche zu Recht und welche zu Unrecht kritisiert werden, um eine möglichst klare Definition des Begriffs "ontogenetische Rekapitulation" herbeizuführen (Kapitel E).

Dies erscheint umso dringlicher, als sich vor allem die ideologisch motivierten Gegner der Evolutionstheorie (*Kreationisten im weiteren Sinne*) die allgemeine Begriffsverwirrung zunutze machen, indem sie einzelne Kritikpunkte aufgreifen und die Aussagen der von ihnen zitierten Autoren in eine *generelle Kritik* am Konzept der

ontogenetischen Rekapitulation ummünzen. Insbesondere im Zusammenhang mit dem sog. "phylotypischen Stadium" lässt sich eine fragwürdige Umdeutung der neuesten Ergebnisse im Umfeld der Kreationisten konstatieren. (Als Beispiel seien **Ullrich** 1998, 2006 sowie **Lönnig** 2007 angeführt, dessen problematische Handhabung von Zitaten und Argumenten noch zu besprechen sein wird).

Im Rahmen dieser Arbeit soll daher (erneut) der Versuch unternommen werden, die Kritik am Biogenetischen Grundgesetz darzustellen und es in seiner heutigen Form zu bewerten. Dazu ist es zunächst erforderlich, einen Blick auf das Grundgesetz und seine Geschichte zu werfen, lassen sich doch die meisten Einwände nur aus der Perspektive historischer Betrachtung verstehen.

---

## C. Geschichtliche Hintergründe

---

Die Tatsache, dass sich die Embryonalstadien unterschiedlicher Tierarten ähneln und Anklänge an die "im Reifezustand" ausgebildeten Endorgane anderer Lebensformen zeigen, ist eine Erkenntnis, die erstmals bei Leibniz, in detaillierterer Form in den Arbeiten von Robinet und Bonnet Erwähnung findet. J.F. **Meckel** (1811) deutete diese Befunde im Licht der so genannten "Stufenleiter-Vorstellung", die bereits im 18. Jahrhundert populärer Bestandteil der sog. Naturphilosophie war; er verfasste dazu seinen "Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höheren Thiere und dem permanenten der niedern stattfindenden Parallele". Darin vertrat er die Auffassung, jedes Individuum durchlaufe während seiner Ontogenese schrittweise alle Entwicklungsstufen der unter ihm stehenden Organisationsformen, während die "tiefer stehende(n) Tiere das ganze Leben hindurch" auf den niedrigeren Entwicklungsstufen "gehemmt erscheinen" (zit. nach **Osche** 1982, S. 6).

Der Morphologe Agassiz entdeckte im Fossilienbefund eine weitere "Parallele": Er

bemerkte, dass sich nicht immer, aber sehr häufig die Reihenfolge, in der bestimmte Organisationsformen in der Erdgeschichte auftauchen, in der Abfolge der Entwicklungsstadien widerspiegelt (**Gould** 1977, S. 65 ff.). So schreibt **Agassiz** (1857, zit. nach **Ritland** 1982):

It may therefore be considered as a general fact ... that the phases of development of all living animals correspond to the order of succession of their extinct representatives in past geologic times. As far as this goes, the oldest representatives of every class may then be considered as embryonic types of their respective orders or families among the living.

Damit ragt die Rekapitulationstheorie, ähnlich wie Owens Homologietheorem, weit in die vorphylogenetische Ära hinein; ein Sachverhalt, auf dem – wie **Osche** (1982) annimmt – ein Teil der Kritik an Haeckels Grundgesetz beruhen könnte. Die durch sie erklärte "Dreifach-Parallelität" zwischen Ontogenie, Systematik und Paläontologie

fand auch in dem von **v. Baer** (1828) (Abb. 2) begründeten "Gesetz der Embryonenähnlichkeit" (Baersche Regel) seinen Niederschlag, der jedoch im Gegensatz zu Meckel die Stufenleitervorstellung nicht akzeptierte.

Von Baer bringt darin folgenden Sachverhalt zum Ausdruck:

Die Embryonen der Säugethiere, Vögel, Eidechsen und Schlangen ... sind in früheren Zuständen einander ungemein ähnlich im Ganzen ... Je weiter wir also in der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere zurückgehen, desto ähnlicher finden wir die Embryonen im Ganzen und in den einzelnen Theilen.



Abb. 2: Karl Ernst von Baer (1792-1876)

Aus: Wikipedia ([http://de.wikipedia.org/wiki/Karl\\_Ernst\\_von\\_Baer](http://de.wikipedia.org/wiki/Karl_Ernst_von_Baer))

Das bedeutet, dass "das Gemeinsame einer größeren Thiergruppe sich früher im Embryo bildet als das Besondere ..., bis endlich das Speziellste auftritt" (zit. nach **Müller und Hassel** 2005, S. 227).

Angesichts dieser Feststellung mag es auf den ersten Blick überraschen, dass weder Meckel noch v. Baer Konsequenzen aus ihren Erkenntnissen zogen; man deutete diese Befunde weiterhin als rein "figürlich angenommene(n) Verwandtschaft" (**Sachs** 1875, S. 12, zit. nach **Junker** 2004) bzw. als Teilhabe der Kreaturen an einer "ideellen Schöpfungs-idee". Man bejahte zwar eine Rekapitulation, vertrat aber letztlich nur eine Rekapitulation "als ob", erkannte darin also noch keine materielle, echte Blutsverwandtschaft. Damit blieb der

Grund für das hierarchisch gegliederte "natürlichen System" der Organismen weiterhin durch mystische Vorstellungen verschüttet.

Dies überrascht deshalb, weil schon **Lamarck** (1809) die erste "echte" Evolutionstheorie konzipiert hatte und Meckel mit seinem oben genannten Entwurf das Postulat der "*Addition von Endstadien*" bereits vorwegnahm, welches in Haeckels Grundgesetz eine tragende Rolle spielen sollte. Lamarck konnte sich jedoch gegen den herrschenden Zeitgeist noch nicht durchsetzen. Erst nachdem **Darwin** (1859) seine Evolutionstheorie mit der Theorie von der *gemeinsamen* Abstammung der Arten verband, mit einem *Mechanismus* ausstattete und sich auf ein umfassendes Datenmaterial berief, brach sich allmählich die Erkenntnis Bahn, dass zwischen der Paläontologie, Systematik und Ontogenie ein *naturgesetzlicher*, rational fassbarer Zusammenhang bestehen müsse, der sich evolutionär erklären lässt.

Die erwähnte "Dreifach-Parallelität" veranlasste Haeckel zu der Feststellung, dass Embryonen einen Teil der Merkmale ihrer Ahnen in geraffter Form rekapitulieren, dass also die Keimesentwicklung der Organismen durch die evolutionären Entwicklungsstufen ihrer Vorfahren und die dort herrschenden Selektionsbedingungen bedingt werde (Abb. 4). Die Stammesgeschichte der Lebewesen wird demnach als *mechanische Ursache* der Embryonalentwicklung (Ontogenese) auffasst, oder um mit Haeckel zu sprechen:

Die Ontogenese ist die kurze und schnelle Rekapitulation der Phylogenese, bedingt durch die physiologischen Funktionen der Vererbung ... und Anpassung ... (**Haeckel** 1866, S. 300).

Haeckel verband diese Aussage mit einer Reihe weiterer beschreibender und erklärender Hypothesen "vom Causalnexus der biontischen und der phyletischen Entwicklung", die in ihrer Gesamtheit das "Biogenetische Grundgesetz" bilden, wobei etliche dieser Aussagen heute als überholt gelten oder nur in modifizierter Form überdauert haben. Zur ersten Kategorie gehört Hae-

ckels Auffassung, jeder Organismus klettere, teilweise durch "innere Bildungstriebe" gelenkt, seinen eigenen Stammbaum empor, womit er sich an die *Stufenleitervorstellung* von Meckel anlehnt, die er zugleich mit Lamarckistischen Vorstellungen (der These der Vererbung erworbener Eigenschaften) verknüpfte. Haeckel formuliert das Wechselspiel zwischen "inneren" und "externen" Ursachen (Anpassung) folgendermaßen:

Das "Urbild" oder der "Typus", welcher als "innere ursprüngliche Gemeinschaft" allen organischen Formen zu Grunde liegt, ist der innere Bildungstrieb, welcher die ursprüngliche Bildungsrichtung erhält und durch Vererbung fortpflanzt. Die "unaufhaltsam fortschreitende Umbildung" dagegen, welche "aus den notwendigen Beziehungsverhältnissen zur Außenwelt entspringt", bewirkt als äußerer Bildungstrieb, durch Anpassung an die umgebenden Lebensbedingungen, die unendliche "Verschiedenheit der Gestalten" (**Haeckel** 1868, 4. Vortrag).

Und an anderer Stelle lesen wir:

Indem die vergleichende Anatomie die verschiedenen ausgebildeten Formen der entwickelten Organismen mit einander vergleicht, sucht sie das gemeinsame Urbild zu erkennen, welches den mannichfaltigen Formen der verwandten Arten, Gattungen, Klassen u. s. w. zu Grunde liegt, und welches durch deren Differenzierung nur mehr oder minder versteckt wird. Sie sucht die Stufenleiter des Fortschritts festzustellen, welche durch den verschiedenen Vervollkommnungsgrad der divergenten Zweige des Stammes bedingt ist ... Sie erklärt uns, in welchen Beziehungen die Reihenfolge der Wirbelthierklassen von den Fischen aufwärts durch die Amphibien zu den Säugethierordnungen, eine aufsteigende Stufenleiter bildet (**Haeckel** 1868, 12. Vortrag).

Solche Darstellungen legten den Gedanken nahe, dass die "Stufenleiter" durch das Hinzufügen neuer Sprossen an die bereits vorhandenen zustande gekommen sei. Haeckels Kausalbetrachtung lässt daher erwarten, dass evolutionär erworbene

Merkmale ("evolutive Neuheiten") jeweils erst *am Ende* der Keimesentwicklung ausgeprägt werden, so dass die stammesgeschichtlich älteren ("*primitiveren*") Merkmale eher zu Beginn der Ontogenese sichtbar werden und im Laufe der Evolution immer weiter an den Anfang der Keimesentwicklung heranreichen.

Eine solch *lineare* ("terminale") Addition von Stadien hat – wie wir noch sehen werden – in Kombination mit der Auffassung, die Ontogenese sei "unmittelbar ... durch die Phylogenese oder die Entwicklung des organischen Stammes" bedingt (**Haeckel** 1866), beträchtlich Verwirrung gestiftet. Da Haeckel die Stammesgeschichte als *mechanische Ursache* der Ontogenese begriff, blieb in seinem Denken kein Raum für die im entwickelnden Keim herrschenden Bedingungen, die als "entwicklungsmechanische" Faktoren die Formbildung bestimmter Organanlagen maßgeblich verursachen. Dies hat denn auch zu einer Reihe falscher Schlussfolgerungen geführt. Fußend auf dem Gedanken, neue Merkmale entstünden in der Evolution generell durch Hinzufügung an bereits vorhandene, kam bereits **Müller** (1864) zu dem falschen Schluss, der Nauplius repräsentiere eine Ahnenform der Krebse.

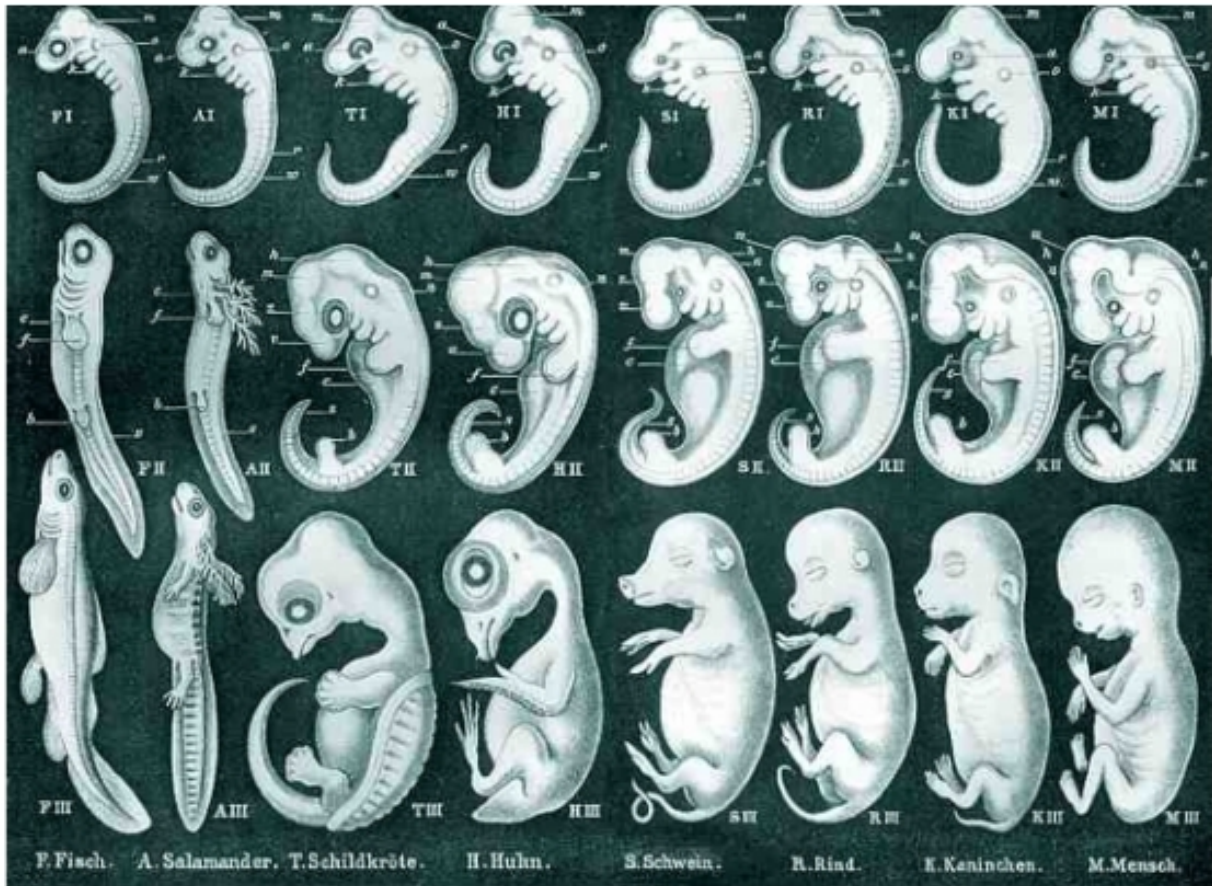


Abb. 3: Oscar Hertwig (1849-1922)  
Aus: Jahn et al. (1982)

Es nimmt daher nicht wunder, dass Haeckels deskriptive Betrachtungsweise Gegenreaktionen provoziert hat, deren Wirkung bis heute nachhallt (Kapitel D). Be-

reits O. Hertwig (1906) (Abb. 3) hat "ganz auf dem Boden einer so verstandenen Entwicklungsmechanik stehend, sein 'ontogenetisches Kausalgesetz' dem 'bio-

genetischen Grundgesetz' gegenübergestellt" (Osche 1982, S. 13).



**Abb 4:** Embryonenbilder aus Haeckels "Anthropogenie" (1. Auflage 1874), Tafel VI und VII. Die beiden Tafeln "sollen die mehr oder minder bedeutende Übereinstimmung versinnlichen, welche hinsichtlich der wichtigsten Formverhältnisse zwischen dem Embryo des Menschen und dem Embryo der Wirbelthiere in frühen Perioden der individuellen Entwicklung besteht."

**Maienschein** (2001, S. 98) konstatiert, Haeckel habe indirekt dazu beigetragen, über Jahrzehnte einen Keil zwischen die Embryologie und Evolutionsforschung zu treiben, der erst in den späten 1970er Jahren mit dem Aufkeimen der Molekularbiologie, Entwicklungsgenetik und evolutionären Entwicklungsbiologie überwunden wurde. In der *experimentellen* Embryologie und Entwicklungsbiologie ist bis heute eine Aversion gegen Haeckels "Rekapitulationismus" und dessen Art der Verbindung zwischen Embryologie und Evolution spürbar (**Müller** 2005).

Ungeachtet der methodischen Probleme der Haeckelschen Betrachtungsweise scheint der heutige Streit über die Rekapitulationstheorie mehr auf der Uneinigkeit in der Frage zu beruhen, was man unter dem Begriff "Rekapitulation" alles zu verstehen habe. Dröseln man die einzelnen Aussagen des "Biogenetische Grundgesetzes" auf, wird sich zeigen, dass sich viel Falsches, aber auch viel Richtiges darunter befindet. Eine pauschale Ablehnung "der" Rekapitulationstheorie dürfte der Sache nicht gerecht werden (Kapitel E).

Wie oben betont wurde, war sich Haeckel durchaus bewusst, dass nicht die

gesamte Keimesentwicklung, sondern nur einzelne Fragmente daraus Bezüge zur phylogenetischen Entwicklung aufweisen, während weite Teile der Entwicklung durch "Eigenanpassung" der Embryonen an ihr Milieu "verfälscht" werden. Haeckel nannte die konservierten Merkmale, die Rekapitulation zeigen, *Palingenesen*, während er die embryonalen Neubildungen *Känogenesen* nannte, denen er keine stammesgeschichtliche Information entnehmen zu können glaubte, da die "vollständige und getreue Wiederholung der phyletischen durch die biontische Entwicklung ... verwischt und abgekürzt ... und abgeändert" wird (**Haeckel** 1866, S. 300). In der Entwicklungsbiologie werden als palingenetische Merkmale beispielsweise die *Chorda dorsalis*, das *dorsale Neuralrohr*, die *Somiten*, der *Kiemendarm* mit Kiementaschen oder das ventrale Herz angesehen, während typische Embryonalstrukturen, wie etwa der Dottersack, die Plazenta, die Eihüllen oder die Nabelschnur in Anlehnung an Haeckels Terminologie *caenogenetische* Strukturen darstellen.

Haeckel nahm ferner in Anlehnung an v. Baers "Gesetz der Embryonenähnlichkeit" den Standpunkt ein, jeder Organismus entwickle zunächst die "gemeinsamen" Charakteristika einer großen Tiergruppe und präge erst im weiteren Verlauf der Ontogenese die spezielleren Charaktere des Typus bzw. der Art aus. Daraus resultierte das "Gesetz des ontogenetischen Zusammenhangs systematisch verwandter Thierformen" (**Haeckel** 1874), wonach die frühen (Wirbeltier-) Embryonen verschiedener Arten zu Beginn ihrer Entwicklung kaum voneinander zu unterscheiden sind und im Laufe der Zeit einander immer unähnlicher werden. Dieser Sachverhalt findet in zahlreichen Zeichnungen Haeckels, wie z.B. seinen berühmten "Embryontafeln" (Abb. 4) seinen Niederschlag, die aufgrund ihrer oft gewagten Idealisierungen seitens einzelner Biologen (wie z.B. seitens **Richardson et al.** 1997) – am Nachhaltigsten und in übertrie-

ben pointierter Weise aber von den ideologischen Gegnern der Evolutionstheorie – als "Fälschung" deklariert wurden. (Wissenschaftliche Argumente gegen derartige Pauschal-Etikettierungen finden sich z.B. in **Bender** 1998; **Sander** 2004.) Angesichts der weltanschaulichen Brisanz dieser Zeichnungen nimmt es nicht wunder, dass sich Haeckel seit über 100 Jahren schlimmsten Polemiken und persönlichen Angriffen ausgesetzt sieht (s. **Krauß** 1984, S. 90 ff.).

Das Postulat, wonach die Wirbeltierembryonen eine Phase durchlaufen, in der ihr Ähnlichkeitsgrad überdurchschnittlich hoch ist, ist nach wie vor von großer Bedeutung für die Embryologie und evolutionäre Entwicklungsbiologie, denn die Parallelen in der Keimesentwicklung der verschiedenen Arten deuten auf Entwicklungsprozesse hin, die historisch geworden und aufgrund konstruktiver Zwänge nicht mehr (oder bestenfalls eingeschränkt) modifizierbar sind. Somit findet sich Haeckels "Gesetz des ontogenetischen Zusammenhangs systematisch verwandter Thierformen" (**Haeckel** 1874) in differenzierterer Form als "Stadium der Körpergrundgestalt" (**Seidel** 1960), als "phyletisches Stadium" (**Cohen** 1977), als "phylotypisches Stadium" (**Sander** 1983; **Hall** 1996, 1997; **Gallis und Metz** 2001), als "Zootypus" (**Slack, Holland und Graham** 1993), als "phylotypic progression" (**Duboule** 1994) oder als "phylotypische Periode" (**Richardson** 1995; **Arthur** 2002; **Müller und Hassel** 2005) in modernen entwicklungsbiologischen Publikationen wieder – Konzepte, die zahlreiche Arbeiten in der Embryologie und EvoDevo-Forschung inspiriert haben (Kapitel G; s. auch **Schmidt und Starck** 2004).

Im Folgenden wollen wir die Einwände, die gegen das soeben skizzierte "Biogenetische Grundgesetz" vorgebracht werden, kritisch diskutieren. In welcher Form hat Haeckels Konzept der ontogenetischen Rekapitulation heute noch Bestand?



## D. Diskussion der Haupteinwände gegen das Biogenetische Grundgesetz

### 1. Die Kritik an Haeckels typologischem Denken

Wie oben betont wurde, hat das Biogenetische Grundgesetz in seiner ursprünglichen Form viel Widerspruch erfahren. In der Regel konzentrieren sich die Vorwürfe weniger auf den Sachverhalt der Rekapitulation, als auf den *typologischen* Hintergrund der Haeckelschen Gedankenwelt, die sich stark an die naturphilosophischen Betrachtungen von Oken, Schelling und Goethe anlehnt (Breidbach 2002). Auch Haeckels *deskriptive Methodologie*, wonach die Rolle der Embryologie vorrangig auf die Rekonstruktion der Stammesgeschichte durch Homologievergleiche beschränkt blieb, trug nach Ansicht der Kritiker nicht dazu bei, die so wichtige Frage nach dem Verhältnis zwischen Embryologie und Evolution zu klären. Da die Kritik am Biogenetischen Grundgesetz nur vor dem Hintergrund der Haeckelschen Philosophie zu verstehen ist, muss diese im Folgenden etwas eingehender beleuchtet werden.

Charakteristisch für Haeckels typologische Denkweise ist eine *idealistische* Philosophie, wonach sich in allen Erscheinungsformen der Natur metaphysische *Ideen* widerspiegeln. Nach dieser Vorstellung rekapituliert die Natur im Laufe ihrer Geschichte ein ideell vorgegebenes, unabänderliches Schema unterschiedlicher Entwicklungsstadien, welches – den Sprossen einer Stufenleiter vergleichbar – linear vom einfachsten Kristall zum komplexesten Organismus empor führen soll. In diesem Sinne verglich Goethe die Naturgeschichte mit einem *ontogenetischen Prozess*, bei dem das menschliche Individuum als höchstentwickeltes Wesen während seiner eigenen Entwicklung noch einmal schrittweise alle "niederen Stufen" der Natur durchlaufe. Im Lichte dieser Vorstellung war es nur folgerichtig, dass Oken zum dem Schluss gelangte, die Systematik der Tierwelt spiegele sich in der menschlichen

Anatomie wie in einer Art "Blaupause" wieder (Breidbach 2002, S. 284).

Haeckel führte als "intellectual reincarnation of Goethe", als die er sich sah, die Idee der Stufenleiter konsequent fort und übertrug das Schema auf die Ontogenese sowie auf die Darwinsche Evolutionstheorie. Wie oben beschrieben postulierte er im Rahmen seines Biogenetischen Grundgesetzes einen "inneren Trieb" zur "Höherentwicklung" der Arten, zog Analogien zum Wachstum organischer Kristalle und verband das Konzept mit der Vorstellung der Rekapitulation, derzufolge jedes Individuum sukzessive den "Familienstammbaum" seiner eigenen Art emporklettert (Ridley 1980, S. 227 – 229).<sup>3</sup>

Das Paradoxe an Haeckels Weltanschauung bestand nun darin, dass er ein *idealistisches* Konzept, das der vorphylogenetischen Epoche entsprang, mit dem *Darwinschen* Konzept der Entstehung evolutiver Neuheiten zu kombinieren versuchte – ein, wie Breidbach (2002) feststellt, widersprüchliches Unterfangen:

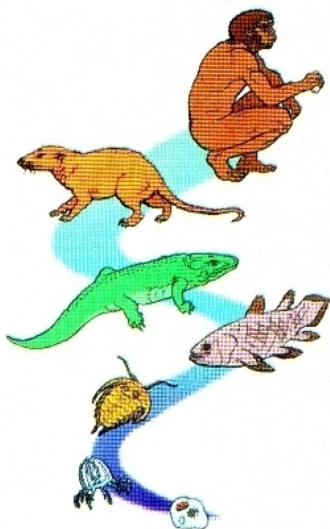
That concept is contradictory to the Darwinian idea that the individuals really constitute what nature is ... For him, the process of a gradual evolution of organisms did not express any preformed idea but worked out something really new ... Modern biology is no longer built upon the metaphysical ideal of preformed order characteristics (S. 282).

Haeckel's claim that the biogenetic law was the utmost proof of the Darwinian concept overlooked what Haeckel himself

<sup>3</sup> Es sei noch vermerkt, dass Haeckel die *weltanschaulichen* Implikationen dieser Vorstellung auch auf die gesellschaftliche Ebene übertrug, mit *wertenden* Vorstellungen bezüglich einer praktischen Eugenik verband und daraus das düstere Bild eines "*Kampfes ums Dasein*" skizzierte, das von den Nationalsozialisten nur noch ihren rassenideologischen Zwecken entspre-

was doing: fighting against typological thinking by adopting a typological paradigm (S. 290).

**Fischer** (1997) kritisiert vor allem, dass sich die Vorstellung von der *linearen* Aneinanderreihung von Merkmalen (Abb. 5) nicht mit dem hierarchischen Verständnis der Entwicklungsgeschichte vereinbaren lasse; vielmehr müssten nach Haeckels additivem Verständnis der Phylogenese viele Merkmale in einem solchen Kontinuum aus ihrer *Negation* hervorgehen (ähnlich **Gilbert**, pers. comm.). Relikte einer linearen Klassifikation, die nicht zu einem natürlichen System, sondern zu einer *ideellen* Genealogie oder Typogenese führt, finden sich noch heute in den Bezeichnungen vieler Organismengruppen (z.B. Acrania, Agnatha, Apterygota, Invertebrata).



**Abb.5:** Vereinfachtes Schema einer linear gedachten Evolution in Anlehnung an die Stufenleitervorstellung. In solchen Darstellungen wird das verzweigte Stammbaumschema der Evolutionsbiologie nicht berücksichtigt. (Aus: Junker & Scherer 2001; verändert. Mit frdl. Genehm. von R. Junker)

Die Ansicht, Haeckels Auslegung der biologischen Fakten habe kaum etwas mit der Darwinschen Evolutionstheorie zu tun, wird von einigen Biologen als Grund für ihre

chend umgedeutet werden musste (**Kutschera** 2004; **Hoßfeld und Breidbach** 2005).

Ablehnung des "Biogenetischen Grundgesetzes" angeführt. **Bowler** (1988, S. 90) glaubt sogar, Haeckels "pseudo-Darwinistische" Ideen bzw. Wachstumsanalogien seien der Rezeption des Darwinismus (insbesondere der Anerkennung der Selektionstheorie) abträglich gewesen. Sie haben sich letztlich genauso wenig gehalten, wie der Lamarckistische Vererbungsmodus, von dem Haeckel ausgegangen war.

Auch Gilbert hält die dem "*Biogenetische Grundgesetz*" übergeordneten Vorstellungen über den Ablauf der Ontogenese eher für eine Haeckelsche, als für eine Darwinsche Position. Er äußert sich dazu wie folgt:

As historian Lynn Nyhart (1995; p. 129) concludes, Haeckel's "main concern was not to expound Darwin's own theory, but to retell Darwin's theory in terms that were peculiarly Haeckelian." Haeckel claimed that Darwin's ideas included the progressive development of species. "Development and progress" was what characterized evolution. The explicit association of evolution with particular political, religious, and racial views became the hallmark of Haeckel's career (**Gilbert** 2003b, S. 469).

Die teils überzogene weltanschauliche Positionierung zu biologischen Fragen sowie die strikt deskriptive Betrachtungsweise brachte Haeckel ferner den Vorwurf ein, den Blick auf kausaltheoretische Fragestellungen in der Embryologie vernebelt zu haben. So vertritt **Hall** (1996, S. 221) unter Bezugnahme auf den Entwicklungsbiologen Ballard die Ansicht, Haeckels "zweitklassigen Verallgemeinerungen ohne Vorhersagewert" (übersetzt von M.N.) sowie die einseitige Fixierung auf die Suche nach ancestralen Stadien habe einen "Keil" zwischen die Evolutions- und Entwicklungsbiologie getrieben. **Maienschein** (2001, S. 98) bemerkt hierzu:

Durch seine Art der Verbindung von Evolution und Embryologie bereitete Haeckel ... die Bühne für eine Zurückweisung der besonders spekulativen Beziehungen, die embryologische Vergleiche im Sinne der

Evolution nahe zu legen schienen. Indirekt trug Haeckel dazu bei, Widerstand gegen das Ziel der Phylogenisierung oder Entwicklungsevolution zu provozieren und förderte eine Konzentration auf eine unabhängige Embryologie. Embryologen riefen zunehmend nach einer Erklärung der Mechanismen und proximalen Ursachen der Ontogenie und drängten die Evolution immer weiter in den Hintergrund. Bezeichnenderweise half dies wiederum dabei, für mehr als ein Jahrhundert einen scharfen Keil zwischen Embryologie und Evolutionsforschung zu treiben.

In ähnlicher Weise stellt **Müller** (1994, S. 157) fest:

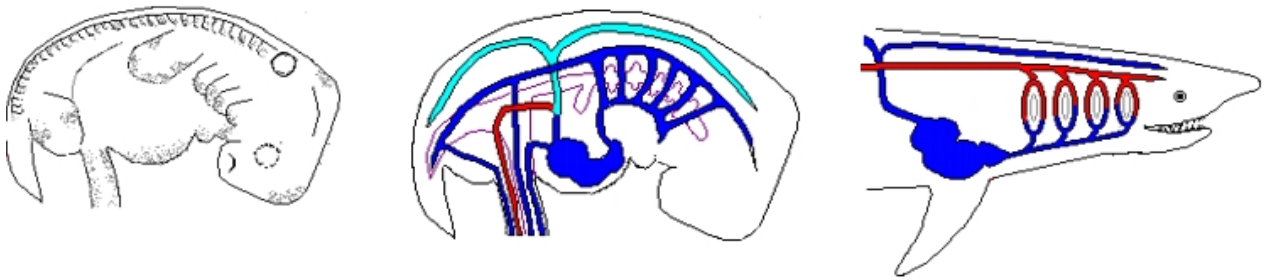
Obwohl diese [Haeckels] Methode zu einer Reihe neuer Erkenntnisse über die Stammesgeschichte der Organismen führte, war es gerade die Auffassung der Embryologie als evolutionsbiologische Disziplin und die oft extreme Übertreibung des Rekapitulationsprinzips durch Haeckel und seine Nachfolger, die zu einer Abspaltung der kausalen Entwicklungsmechanik als unabhängige Forschungsdisziplin führten. Diese Spaltung verhinderte schließlich eine Eingliederung der modernen Entwicklungsbiologie in die synthetische Theorie und unterdrückte zugleich neue evolutionsbiologische Ansätze in der Embryologie. Die großen Fortschritte in der kausalen Entwicklungsbiologie und die Entwicklung der Genetik zum zentralen Instrument der Evolutionsbiologie verfestigten die Trennung der beiden Disziplinen.

**Hall** (1996) glaubt, dass dieses Schisma – ungeachtet gegensätzlicher Bemühungen seitens **Garstang** (1922) und **de Beer** (1958) – erst in jüngster Zeit durch die im Rahmen von *EvoDevo* betriebenen Erforschung der ontogenetischen Regulationsmechanismen sowie durch den Einfluss der daran beteiligten Gene überwunden wurde. Vor diesem Hintergrund ist auch Gilberts

eingangs erwähnter Ausdruck der "de-sastrous union" zwischen Embryologie und Evolutionsbiologie zu sehen. Die von dem Haeckel-Schüler Wilhelm Roux konzipierte "Entwicklungsmechanik", deren Ziel in der kausalen Beschreibung der Entwicklungsprinzipien besteht, nach denen in der Ontogenese die Formbildung verläuft, bezeichnete Haeckel schlicht als "überflüssig" und "töricht" – eine Auffassung, der sich viele Vertreter der Anatomie anschlossen (**Penzlin** 2005, S. 423).

**Love und Raff** (2003) halten jedoch die rein vergleichenden Methoden für unzureichend, um das für die kausale Phylogenetik so wichtige Verhältnis zwischen Evolution und Ontogenese zu klären und sehen in den *experimentellen* Disziplinen, wie der Entwicklungsgenetik, die eigentlichen Vorläufer der moderner evolutionären Entwicklungsbiologie.

Obwohl die meisten der genannten Vorwürfe gegen Haeckels Weltanschauung berechtigt sind, sollte man sich jedoch vor Übertreibungen bzw. davor hüten, aufgrund der fragwürdigen Methodologie und den partikulären Fehldarstellungen Haeckels gleich die gesamte Rekapitulationstheorie aus der Biologie zu reißen. Erstens darf eine solche, wie **Richardson und Keuck** (2002) sich ausdrücken, "Overreaction against Haeckel" nicht dazu führen, "to overlook parallels between ontogeny and phylogeny, according to Gould" (S. 501 f.). Dass "die zeitliche Reihenfolge, mit der Organe angelegt werden, die zeitliche Reihenfolge evolutionärer Großereignisse wider[spiegelt]" (**Müller und Hassel** 2005, S. 242), ist eine wohlbestätigte Tatsache (Abb. 6).



**Abb. 6:** Das linke Bild zeigt einen fünf Wochen alten menschlichen Embryo mit Kiementaschen. Das mittlere Bild zeigt den Querschnitt des Embryos mit Blutkreislaufsystem. Rechts im Bild: Das Blutkreislaufsystem eines Hais. Die strukturellen Beziehungen sind unverkennbar; sie deuten darauf hin, daß Wirbeltiere und Fische einen gemeinsamen Vorfahren haben, wobei das "ontogenetische Programm", welches bei den Fischen die Bildung der Pharyngealbögen bedingt, historisch geworden und in geraffter Form bei den Wirbeltieren "rekapituliert" wird.

Abbildung aus: "Biologiekurs Evolution" (c) by Hans-Dieter Mallig. Mit freundlicher Genehmigung des Urhebers. Quellen:

<http://www.eduvinet.de/mallig/bio/Repetito/Evolut4.html>  
<http://www.eduvinet.de/mallig/bio/Repetito/Bpermi.html>

Dieses Faktum macht die Deszendenztheorie in einem Ausmaß evident, dass selbst die Kritiker (davon ausgenommen sind nur die Evolutionsgegner) einräumen, die Ontogenese weise stammesgeschichtliche Bezüge auf, womit auch sie – bewusst oder unbewusst – an das Konzept der ontogenetischen Rekapitulation anknüpfen. So stellt z.B. **Gould** (1977, S. 2) ungeachtet seiner Kritik an Haeckel klar:

That some relationship exists cannot be denied. Evolutionary changes must be expressed in ontogeny, and phyletic information must therefore reside in the development of individuals. This, in itself, is obvious and unenlightening.

Es ist daher problematisch, wenn sich die Evolutionsgegner auf Kritiker des Biogenetischen Grundgesetzes berufen, denn die die phylogenetischen Bezüge der Ontogenese werden von Letzteren gar nicht in Frage gestellt. Um die Evolutionstheorie zu kritisieren, ist es also keinesfalls zweckmäßig, Haeckels "Biogenetisches Grundgesetz" als Strohmann aufzubauen (**Myers** 2003).

Zweitens ist Bowers Begriff des "Pseudo-Darwinismus" nach meiner Ansicht insofern unglücklich, als er weniger Haeckel, als vielmehr den Zeitgeist und die durch ihn bedingten "Grabenkämpfe" cha-

rakterisiert, in welche die Darwinsche Evolutionstheorie im ausgehenden 19. und beginnenden 20. Jahrhundert verwickelt war. Es sei nur daran erinnert, dass auch "Darwins Bulldogge" Huxley (Abb. 7) typologischem Denken anhing – ein im 19. Jahrhundert übliche Anschauung. Lewontin bringt die Situation auf den Punkt und spricht angesichts der diffusen Situation der damaligen Zeit von einem "Kampf aller gegen alle um das wahre Agens der Evolution" (**Lewontin** 1974, S. 159); eine Feststellung, die nicht zu dem Bild der klar abgesteckten Gräben ("Darwinisten" hier, "Anti- oder Pseudo-Darwinisten" dort) zu passen scheint. Im Hinblick auf die heterogenen Auffassungen über den Modus der Evolution lassen sich selbst erklärte Anhänger der Selektionstheorie (wie Huxley, Weismann oder Haeckel) kaum als "Darwinistisch" im Sinne der "reinen" Lehre (was immer man darunter verstehen mag) bezeichnen.

Am wichtigsten dürfte aber die Tatsache sein, dass sich der Gegenentwurf zum typologischen Denken als genauso wenig tragbar erwiesen hat, wie Haeckels idealistische Typologie. Heute bricht sich zunehmend die Einsicht Bahn, dass die Evolutionsbiologie nicht ohne Klassen und Sorten ("Typen" im weitesten Sinne) auskommt, auch wenn es sich um abstrakte Begriffe

handelt, die als solche nicht real sind (**Mahner und Bunge** 2000, S. 210). Der Grund liegt darin, dass die Evolution nicht über ein *Formenkontinuum* verläuft, sondern eine *mosaikartige Merkmalshierarchie* zeigt. Dieses mosaikartige Nebeneinander von ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen zeigt sich auch in der Ontogenese, so dass der Biologe diejenigen Organanlagen, die in ihrer Struktur "Reminiszenzen" an die Endorgane anderer Tierarten aufweisen, als "rekapituliert" annimmt. Die Bedeutung des Biogenetischen Grundgesetzes besteht somit vor allem darin, das konservative Verhalten des Genoms, beruhend auf dem Nebeneinander von ursprünglichen und neuen Merkmalen, erkannt und phylogenetisch eingeordnet zu haben (**Sander** 2004).



**Abb. 7:** Thomas Henry Huxley (1825-1895)

Aus: Wikipedia ([http://de.wikipedia.org/wiki/Thomas\\_Henry\\_Huxley](http://de.wikipedia.org/wiki/Thomas_Henry_Huxley))

Die Bildung konservierter, *diskontinuierlicher Muster* mithilfe eines *kontinuierlichen Prozesses* zu erklären, gehört heute zu den zentralen Herausforderungen von EvoDevo. Vor diesem Hintergrund ist es nach **Richardson, Minelli und Coates** (1999, S. 5) verständlich, dass gerade die Embryologie und Entwicklungsbiologie zu einem gewissen Grad an die typologische Tradition anknüpft:

Nonetheless, the study of embryonic development fits most easily into the typological

logical tradition in biology, whereby groups of animals are described in terms of common, generalized characteristics ... This is because different species usually show less phenotypic diversity as embryos than they do at later stages in ontogeny. Furthermore, pattern formation in embryos is controlled by common developmental mechanisms shared across higher taxa.

Auch wenn dieser hochaktive Forschungsbereich zum Teil auf ein anderes *methodisches* Rüstzeug zurückgreift, als Haeckel, ist es doch nicht überraschend, dass sich mit Blick auf die Entwicklungsgenetik, welche die *Musterbildung* vor allem auf die Konserviertheit des HOM/HOX-Komplexes zurückführt, wieder verstärkt eine Rückbesinnung auf das Konzept der ontogenetischen Rekapitulation konstatieren lässt (**Fischer** 1997; **Breidbach** 2002). So knüpfen etliche Vertreter heute wieder an Modelle und vergleichende Methoden an, die eng mit Haeckels Rekapitulationstheorie assoziiert sind, wie etwa an das Konzept der "phylogenetischen Periode" oder des "Zootypus". Breidbach schreibt:

Pattern formation in a molecular genetic approach might be seen, and was described, under a Haeckelian perspective. It was tempting to interpret evidences of the constancy of certain gene patterns throughout different life forms as a demonstration of the use of Haeckel's concept of recapitulation. The zootype concept in fact outlined an idea pretty close to Haeckel's view of the ontogeny recapitulating phylogeny (Slack et al. 1993). It would be interesting to sort out in detail how far the modern discussion about homeotic genes eventually reflects certain impacts of Haeckel's proposals (**Breidbach** 2002, S. 292 f.).

Die Rekapitulationsthematik ist also auch heute noch aktuell, auch wenn **Fischer** (1997) diesbezüglich lieber auf von Baer rekurriert und **Breidbach** (a.a.O., S. 293) zurecht einräumt, Haeckels *idealistische* Typologie sei auf der Strecke geblieben ("A pure reappraisal of the former Haeckelian approach ... will not give an answer to that challenge"). Infolge dessen hat auch der

Begriff "Rekapitulation" nach modernem Verständnis eine Bedeutungsverschiebung erfahren: Es gibt keine starre Wiederholung unabänderlicher "Archetypen", so wie Haeckel sich das vorstellte. **Richardson, Minelli und Coates** (1999) kritisieren auch die von **Wolpert** (1991) und **Slack et al.** (1993) beschriebenen Modelle insofern, als sie darauf hinweisen, dass es keine *universell gültigen* Gesetze der Formbildung gibt. Die Autoren schlagen im Rahmen ihrer Alternative vor:

Typological models can be more useful if they are modified to reflect evidence of diversification. For example, some problems with the phylotypic stage are lessened if the model is replaced by a phylotypic progression or period, which allows for heterochrony (S. 6).

## 2. In der Ontogenese werden keine Adultstadien rekapituliert

Mit Blick auf Haeckels idealistische Typologie wird in der Diskussion häufig der Vorwurf erhoben, Haeckel habe im Rahmen seiner Rekapitulationsvorstellung die Embryonalstadien fälschlicherweise mit den Adultstadien (Erwachsenenmerkmalen) stammesgeschichtlich älterer Organismen gleichgesetzt (z.B. **Gould** 1977, S. 3 f., 174; **Gilbert** 2003a). Ähnlich stellt **Osche** (1982, S. 9) fest, dass

HAECKEL diesbezüglich, obwohl überzeugter Darwinist, den Stufenleiter-Vorstellungen von OKEN, MECKEL und AGASSIZ noch näher [war], als der "Antidarwinist" VON BAER .

Er gibt jedoch zu bedenken, dass von Baers Vorstellung, wonach "in der Ontogenese nicht Endstadien, sondern Embryonalstadien verwandter Arten 'wiederholt' werden, ... auch von den Kritikern HAECKELS anerkannt" wird. So ließ etwa **Garstang** (1922, S. 89), der von den Gegnern der Rekapitulationsentwicklung häufig zitiert wird, keinen Zweifel daran bestehen, "that, in its original and general sense, recapitulation is a fact", auch wenn er zu bedenken gibt: "[T]his generalised or Meckelian reca-

pitulation needs to be clearly distinguished from the specifically adult recapitulation of HAECKEL and his school ..." (zit. nach **Osche** 1982, a.a.O.). Auch neuere Darstellungen (z.B. **Fischer** 1997) kritisieren zwar Haeckels Auslegung des Begriffs "Rekapitulation", akzeptieren aber Rekapitulation im Sinne von v. Baer (Abb. 8).



**Abb. 8:** Morphologie eines viereinhalb Wochen alten menschlichen Embryos mit Kiemenfurchen (1), flossenartigen Extremitäten (2) und Schwanzrudiment (3). Die Strukturen sind den Adultmerkmalen phylogenetisch älterer Organismen *homolog*, entsprechen diesen aber nicht *im Detail*. (Nach einem Foto von O. Hertwig aus den 1920er-Jahren. Aus: **Kutschera** 2006, S. 240).

Um dem Eindruck entgegen zu wirken, der Sachverhalt der Rekapitulation bezöge sich auf die Wiederholung von Adultstadien, wird der Begriff gelegentlich in Anführungszeichen gesetzt oder durch andere Begriffe substituiert. So möchte z.B. **Garstang** (a.a.O.) lieber von "Palaeogenesis" und **de Beer** (1958) lieber von "Repetition" anstatt von "Rekapitulation" sprechen. Auch **Gould** (1977) lehnt ähnlich wie **Gilbert** (2003a,b) die Rekapitulation von Adultstadien ab, erkennt jedoch "Repetitionen" nach de Beer an.

Angesichts der Inflation von Begriffen kann man sich mit **Osche** (1982) des Eindrucks nicht erwehren, dass hier ein fruchtloser "Streit um Worte" geführt wird. Wesentlich erscheint ihm nur,

daß in der Ontogenese Strukturen auftauchen, die komplex genug sind ..., daß

sie sich mit einer bestimmten "Endstruktur" einer anderen Art homologisieren lassen. Wenn Tetrapoden einen Kiemen Darm rekapitulieren, entspricht diese Anlage natürlich keineswegs dem fertigen Kiemenapparat eines adulten Fisches, sondern, ganz im Sinne VON BAERs, einer bei Fischen und Tetrapoden weitgehend übereinstimmenden Embryonalanlage, aus der Fische einen funktionierenden Kiemenapparat, Tetrapoden dagegen ihr Arteriensystem, "branchiogene Organe" u. a. entwickeln (S. 10).

Obwohl also die in einer Ontogenese durchlaufenden Strukturen (*Interphäne*) nicht die fertigen Endstrukturen (*Metaphäne*) rekapitulieren, sondern nur deren embryonale Anlagen, sind letztere vielfach komplex genug, um ihnen ein entsprechendes Metaphän zuzuordnen und auf ihre ursprüngliche ("prospektive") Bedeutung zu schließen. Im Übrigen scheinen die gegen Haeckel vorgetragenen Unterstellungen auch kein so stabiles Fundament zu besitzen, wie manche Kritiker annehmen. So weisen einige Autoren darauf hin, man habe

Haeckel oftmals (aber zu Unrecht) vorgeworfen, er setze Embryonalstadien heutiger Organismen mit Adultstadien früherer Organismen gleich. In seinem Weltbild einer zunehmenden Vervollkommnung setze er auf ein schon erreichtes Stadium jeweils ein neues, zusätzliches Stadium auf, um schließlich seine aufsteigende Entwicklungsskala beim Menschen enden zu lassen. Dass beim Säuger/Mensch nicht nur die Endentwicklung einen evolutiven Wandel erfahren hat, sondern gerade auch die Frühentwicklung, und die Plazenta eine Neuerfindung ist, wusste auch Haeckel sehr wohl (**Müller und Hassel** 2005, S. 236).

**Richardson und Keuck** (2002, S. 495) vertreten eine ähnliche Auffassung und resümieren, Haeckels Biogenetisches Grundgesetz sei weitaus differenzierter, als dies gemeinhin dargestellt wird:

Haeckel's important but overlooked alphabetical analogy of evolution and development is an advance on von Baer. Haeckel recognized the evolutionary diversity in early embryonic stages, in line with modern thinking. He did not neces-

sarily advocate the strict form of recapitulation and terminal addition [s. Abschnitt 5] commonly attributed to him.

### 3. Komplexe Entwicklungsstadien zeigen keine Rekapitulation

Ein weiterer Einwand nimmt auf die Tatsache Bezug, dass ein Vergleich zwischen komplexen Ontogenesestadien aufgrund des Auftretens von *Heterochronien* unzulässig sei. Unter Heterochronie versteht man die zeitliche Verschiebung in der zu erwartenden Reihenfolge von Entwicklungsereignissen. Durch das "Ineinanderschieben" von Strukturen während der Organmorphogenese können qualitativ neue Merkmale entstehen, die keine Rekapitulation mehr zeigen, auch wenn sie aus ehemals rekapitulierten Organanlagen hervorgehen. Diese Tatsache verlangt die Einschränkung der Biogenetischen Grundregel auf die Rekapitulationsmorphogenesen einzelner Merkmale bzw. Organe, wie dies erstmals **Naef** (1917) in seinem "Gesetz der konservativen Vorstadien" formuliert hatte (s. **Remane et al.** 1975; **Osche** 1982; **Kämpfe** 1992; **Richardson und Keuck** 2002; **Sander** 2004).

Kurioserweise ist die Diskussion unlängst im Zusammenhang mit dem so genannten "phylotypischen Stadium" der Wirbeltiere wieder aufgeflammt (**Richardson et al.** 1997). Bemerkenswert sind insbesondere die Bestrebungen im kreationistischen Lager, den Anschein zu erwecken, als seien neue Evidenzen gegen das Konzept der ontogenetischen Rekapitulation aufgetaucht. In Wahrheit wird ein an sich sehr altes Argument in den Vordergrund geschoben und auf fragwürdige Weise gegen die Bedeutung der ontogenetischen Rekapitulation in der Biologie verwandt. So schreibt z.B. **Ullrich** (1998):

Eine vergleichend-ontogenetische Studie von Richardson et al. (1997) belegt, daß auch die modernste Version, das "hourglass model" (Sanduhrmodell) mit den Befunden bei Wirbeltierembryonen nicht übereinstimmt. Deren Variabilität und Individualität ist in allen ontogenetischen Entwicklungsstadien erheblich. Re-

kapitulationsvorstellungen innerhalb phylogenetischer Konzepte für Wirbeltiere werden durch die ontogenetischen Fakten falsifiziert.

Ferner stellt er fest:

Richardson gelingt es eindrucksvoll – und darin liegt der große Wert seiner Arbeit –, durch die Präsentation und die vergleichende Darstellung älterer und aktueller ontogenetischer Daten das "hourglass model" und das damit verknüpfte Postulat von der Existenz eines konservierten, phylotypischen Stadiums bei den Wirbeltieren zu widerlegen. Seine Schlußfolgerungen sind allerdings in der wissenschaftlichen Auseinandersetzung mit dem Biogenetischen Grundgesetz nicht neu ... Haeckels Abbildungen sind seit ihrer Veröffentlichung wiederholt kritisiert und von Fachleuten z.T. als Fälschungen oder als oberflächliche Schematisierungen charakterisiert worden (Gursch 1981). Daß sie dennoch immer wieder auftauchen, ist ein Phänomen, welches in einem engen Zusammenhang mit der breiten und gewöhnlich unkritischen Akzeptanz der Evolutionslehre stehen dürfte.

Diese Aussagen sind insofern irreführend, als hier unzulässigerweise eine Brücke zwischen Richardsons Kritik an der *Einheitlichkeit* des phylotypischen Stadiums (sowie an Haeckels fragwürdigen Embryonentafeln) und der Kritik an der ontogenetischen Rekapitulation als Bestandteil phylogenetischer Konzepte und ihren empirischen Fundamenten geschlagen wird. Obwohl sich das phylotypische Stadium weit uneinheitlicher präsentiert, als lange Zeit angenommen wurde, steht doch für die Autoren völlig außer Frage, dass die Wirbeltiere eine für sie charakteristische Entwicklungsperiode durchlaufen, die ihm Rahmen evolutionärer, rekapitulativer Modelle interpretiert werden kann.

Im Übrigen stammt das Heterochronie-Konzept, welches Richardson et al. gegen die Einheitlichkeit des phylotypischen Stadiums anführen, von Haeckel selbst und kann daher kein Einwand gegen das Rekapitulationskonzept sein. Der Begriff *phylotypisches Stadium* schließt das Auftreten einer gewissen interspezifischen Variation

ohnehin nicht aus – er bezeichnet lediglich ein Stadium (bzw. eine Entwicklungsperiode) *maximaler Ähnlichkeit* zwischen den verschiedenen Organismen einer Gruppe (Slack, Holland und Graham 1993, S. 491; Sander 2004, S. 166 f. sowie S. 169 f., Fußn. 39). Aus diesem Grund möchte Richardson (1995) lieber von der "phylotypischen Periode" sprechen, womit klar sein dürfte, dass er und seine Kollegen gar nicht daran denken, die Existenz einer für die Wirbeltiere charakteristischen Entwicklungsphase zu widerlegen, geschweige denn die "lebendig gehaltene Vorstellung, die Ontogenese sei doch irgendwie eine teilweise Widerspiegelung der Phylogenese" infragezustellen, wie Ullrich (1998) den Autoren unterstellt.

Angesichts solch fragwürdiger Zitierpraktiken sahen sich Richardson et al. (1998) dazu genötigt, die über sie aufgestellten Falschbehauptungen mit folgenden Worten richtig zu stellen:

Our work has been used in a nationally televised debate to attack evolutionary theory, and to suggest that evolution cannot explain embryology (2). We strongly disagree with this viewpoint. Data from embryology are fully consistent with Darwinian evolution. Haeckel's famous drawings are a Creationist cause célèbre (3).

On a fundamental level, Haeckel was correct: All vertebrates develop a similar body plan ... This shared developmental program reflects shared evolutionary history (S. 983).

Auch Gilbert (2003c) stellt dies mit folgenden Worten klar:

The Richardson et al. paper does not dispute that there is a highly conserved embryonic stage among the vertebrate classes. Indeed, at the late tailbud stage, vertebrate embryos of most all classes possess "somites, neural tube, optic Anlagen, notochord, and pharyngeal pouches." However, these authors do criticise the notion that this stage is nearly identical in all species and that differences between the classes can be re-



solved only after subsequent development.

Fazit: Die Arbeit von Richardson et al. lässt sich als Kritik an der *Überbetonung* der während der phylotypischen Entwicklungsperiode auftretenden Formähnlichkeiten auffassen. Dennoch ist es eine von den Autoren unbestrittene und aus evolutionärer Perspektive einleuchtende Tatsache, dass alle Vertebraten in ihrer Individualentwicklung einen "entwicklungsgenetischen Flaschenhals" durchlaufen (**Fischer** 1997, S. 369) – eine Klarstellung, über die Ullrich unbegreiflicherweise kein Wort verliert.

Ebenso fragwürdig sind die Aussagen des Evolutionsgegners W.-E. **Lönnig** (2007, S. 53), der zur Individualentwicklung der Giraffe bemerkt, ihr Hals sei schon "in einem frühen ontogenetischen Stadium im Verhältnis zum Rumpf erstaunlich lang", woraus er einen Gegensatz zum "Biogenetischen Grundgesetz" konstruiert. Danach sollen solche relativen Proportionen "erst *sehr viel später* in der Ontogenese zu erwarten gewesen". Von *Heterochronien*, die solche zeitlichen Verschiebungen von Entwicklungsereignissen auf dem Boden der modernen Rekapitulationstheorie erklären, oder vom "event pairing" (siehe unten) ist freilich nicht die Rede.

#### 4. In der Frühphase der Ontogenese dominiert die interspezifische Variation

Einige Kritiker des Biogenetischen Grundgesetzes weisen darauf hin, dass in der ersten Entwicklungsphase, in der die Absonderung der Organanlagen von ihren Bildungssubstraten bzw. Keimblättern zu beobachten ist, eine große Mannigfaltigkeit selbst innerhalb eng verwandter Gruppen aufträte, so dass Embryonen in der Organbildungsphase einander weit unähnlicher seien als in der Phase der Organausformung (**Osche** 1982; **Neukamm** 2002; **Sander** 2004) (Abb. 9). So kann z.B. das Neuralrohr der Chordaten (die Anlage von Gehirn und Rückenmark) auf ganz unterschiedliche Weise entstehen, etwa durch Einfaltung oder durch solide Abwucherung

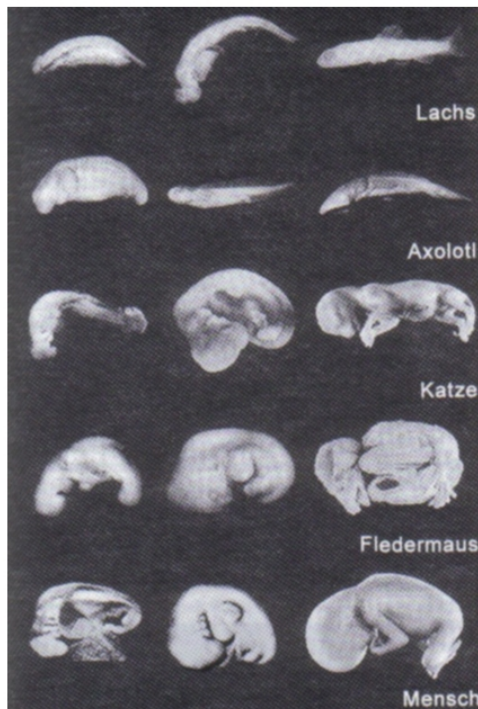
von der äußeren Zellschicht (Ektoderm), aber auch aus einzelnen Urnervenzellen. In dieser ersten Phase ist die Gültigkeit der Biogenetischen Grundregel noch recht eingeschränkt; die Brauchbarkeit von Baers "Gesetz der Embryonenähnlichkeit", mit dem Haeckel seine "Embryontafeln" begründet, zeigt sich erst ab dem phylotypischen Stadium.

Diese z.T. erhebliche Variabilität in der Frühphase der Ontogenese führen die Evolutionsgegner **Junker und Scherer** (1998, S. 185) und **Behe** (1998) gegen den Sachverhalt der ontogenetischen Rekapitulation ins Feld, zumal sie von Haeckel in diesem Ausmaß nicht erwartet worden war. Vor allem Behes Kritik beruht auf dem unhaltbaren Postulat, das Biogenetische Grundgesetz müsse in seiner allgemeinen Form (ohne weiteres Zusatzwissen) Vorhersagen über konkrete Entwicklungsabläufe machen, was schon aus wissenschaftslogischen Gründen unmöglich ist (s. Kritikpunkt 9).

Nach Ansicht der Entwicklungsbiologen ist dieses Phänomen, wie wir bereits bemerkt hatten, Ausdruck des "entwicklungsbioologischen Flaschenhalses" und taugt nicht als Einwand gegen das Konzept der ontogenetischen Rekapitulation. An diesen Sachverhalt anknüpfend resümiert **Sander** (2004, S. 169 f.), dass sich

die Alternativen Palingenese (Rekapitulation ursprünglicher Entwicklungsstadien) und Caenogenese (spätere Modifikation einzelner Stadien) nicht aus[schließen], beide sind vielmehr mosaikhaft in den meisten Ontogenesen vereinigt; bei den Vertebraten überwiegen anfangs die Caenogenesen.

Doch warum überwiegen in der Frühphase der Keimesentwicklung die Modifikationen, während im phylotypischen Stadium der Organausformung wiederum die Rekapitulation dominiert? **Osche** (1982, S. 19 ff.)



**Abb.9:** Fotos verschiedener Wirbeltier-Embryonen, die drei Entwicklungsstadien repräsentieren. Zu Beginn und gegen Ende der Embryonalentwicklung zeigen sich zwischen den Arten deutliche Unterschiede (Aus: Kutschera 2006, S. 239).

macht hierfür die "Einschaltung von Stadien in die Ontogenese" verantwortlich, welche in der Frühphase der Ontogenese ihre Außenfunktion aufgeben und sich "abkapseln":

Sobald Teile der Ontogenese vom Umweltbezug abgekapselt ... sind, können diese im Verlauf der weiteren Evolution dadurch substituiert werden, daß *andere* Teile des Keims über *andere* Formstadien dasselbe Metaphaen entwickeln ... Zu einer solchen Substitution von Interphaenen kommt es bezeichnenderweise vor allem in den *Frühphasen* einer Ontogenese. Gerade diese spielt sich bevorzugt im Schutz einer Eierschale ab, also unter Verzicht auf Außenfunktionen, in einer Situation also, die Substitutionen lizenziert. Es ist daher kein Zufall, daß Remane (1960) bei einer Abschätzung der Gültigkeit der biogenetischen Grundregel zu dem Ergebnis gekommen ist, daß eine Rekapitulation in den Frühphasen der Ontogenese (so beim Ursprung der Anlage in Bezug zu den Keimblättern und bei der Loslösung der Anlage von ihrem Bildungsherd) seltener zu beobachten ist. In den späten Phasen der Organbildung, den

eigentlichen Formbildungsprozessen, sind nach Remane (1960: 323) dagegen "Rekapitulationen in auffallend hohem Prozentsatz vorhanden" (S. 20 f.).

Die interspezifische Variabilität in der Frühphase der Keimesentwicklung lässt sich also unter Einbeziehung entwicklungsbiologischen Zusatzwissens zwanglos auf dem Boden der Biogenetischen Grundregel erklären. Man muss sich vor Augen halten, dass in *jedem* Stadium Modifikationen und Rekapitulationen in unterschiedlichem Ausmaß nebeneinander auftreten. Wenn im "mittleren" (phylotypischen) Stadium die Palingenesen überwiegen, ist folglich auch mit einer gewissen interspezifischen Variation zu rechnen. Und wenn im frühen Stadium der *Blastogenese* sowie im späten Stadium der *Fetogenese* die interspezifischen Variationen (Känogenesen) überwiegen, bedeutet das keineswegs, dass einzelne Merkmale keine palingenetischen Züge tragen können. Selbst *Känogenesen* zeigen, wenn sie *stadiengerecht* miteinander verglichen werden, oft Rekapitulation (**Kämpfe** 1992, S. 33 f.).

## 5. Die Ontogenese wird nicht nur durch Addition von Endstadien modifiziert

Häufig wird bemerkt, Haeckel habe aufgrund seiner typologischen Denkweise (ähnlich einer Stufenleiter) additiv ein Stadium auf das andere gesetzt und lediglich den Fall in Betracht gezogen, dass Abwandlungen jeweils *am Ende* der Stadien auftreten. Schreitet die Evolution durch die endständige (terminale) Addition von Stadien (*Prolongation*) voran, ist das Ergebnis eine Rekapitulation.

Nun brauchen ontogenetische Umstrukturierungen aber nicht in der Reihenfolge abzulaufen, wie sie phylogenetisch erfolgt sind, so dass (z.B. infolge von Retardierung, Neotenie) nicht *zwangsläufig* Rekapitulation auftritt (**Richardson und Keuck** 2002, S. 500; **Ridley** 2003, S. 573 – 578; **Arthur** 2004, S. 18). Tatsächlich kann eine Morphogenese (gekennzeichnet durch die Stadien A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, A<sub>3</sub>, A<sub>4</sub>) auf jede

nur denkbare Weise abgewandelt werden. So können z.B. (gemäß  $B_1, A_2, A_3, A_4$ ) auch zu Beginn oder (gemäß  $A_1, A_2, B_1, A_3,$ ) in der Mitte einer Organmorphogenese neue Stadien eingeschaltet werden (*Archibolie, Mesobolie*; s. **Remane et al.** 1975, S. 107 – 108).

**Ridley** (2003) zieht folgendes Resümee:

Haeckel and others initially suggested that evolution almost always proceeds in one mode. Changes are made only in the adult, and new stages are added on to the end of the existing developmental sequence. Through the 1920s, biologists come to accept a broader view. Evolution does often precede by terminal addition, and recapitulation results. But other developmental stages can also be modified, and the timing of reproductive and somatic development may be altered in any way – some of which result in recapitulation, and others which result in pedomorphosis ... (S.576).

Dieser Kritikpunkt ist berechtigt. Er ändert jedoch nichts an der Tatsache, dass Rekapitulationen vor allem in der Phase der Organausformung in überraschend hohem Ausmaß in Erscheinung treten können. Bereits **Remane et al.** (1975, S. 108) gelangten im Rahmen entsprechender Homologiebetrachtungen zu dem Schluss, dass

Umformungen der Organbildung in hohem Prozentsatz phylogenetische Abläufe wider[spiegeln]. Der Geltungsgrad erreicht hier 80 – 90%, so daß zu diesem Zeitpunkt Schlüsse von der Ontogenese auf die Phylogenese berechtigt sind (s. auch **Schmidt** 1985).

Obwohl heute wieder vermehrt die *artspezifischen Unterschiede* in den Entwicklungsgängen der Vertebraten ins Blickfeld geraten (s. hierzu **Bininda-Emonds et al.** 2003a), ändert sich damit am *relativ* hohen Grad der Konserviertheit entwicklungs-genetischer Prozesse und deren Bedeutung für das Verständnis evolutionärer Mechanismen nichts (s. **Hall** 1996; **Müller und**

**Hassel** 2005; **Kirschner und Gerhart** 2005).

## 6. Das Verhältnis zwischen Ontogenese und Phylogenese

Für Haeckel war die Stammesgeschichte die *mechanische Ursache* der Phylogenese – eine Auffassung, die seit der Formulierung des Biogenetischen Grundgesetzes kritisiert worden ist und bis heute viele Missverständnisse hervorgerufen hat. Man erinnere sich an Garstangs Bekenntnis, wonach nicht die Phylogenese die Ontogenese, sondern umgekehrt die Regulationsmechanismen in der Keimesentwicklung die phylogenetischen Veränderungen verursachen: "Ontogeny does not recapitulate Phylogeny: it creates it" (**Garstang** 1922; ähnlich **de Beer** 1958). **Fischer** (1997) vertritt dieselbe Auffassung im Zusammenhang mit dem phylotypischen Stadium, welches er als Ausdruck eines "ontogenetischen Flaschenhalses" während der Expression des HOM/HOX-Komplexes interpretiert und behauptet:

Nicht die Phylogenie ist demnach die mechanische Ursache der Ontogenie (Haeckel), sondern die Ontogenie läuft nach frühzeitig festgelegten Programmen ab (S. 379).

Diese Auffassung mündet in dem Plädoyer, die in der Ontogenese festgelegten Programme stärker zu berücksichtigen und die Biologie besser "von Haeckels biogenetischem Denken zu befreien" (**Fischer** 1997, a.a.O.).

Obwohl die Kenntnis der ontogenetischen Regulationsmechanismen für das Verständnis der Evolution wichtig ist, ist der Streit über die Frage, ob die Phylogenie die Ontogenie verursache oder umgekehrt, eigentlich müßig. Offenbar wird von den Kritikern oft übersehen, dass das in der Ontogenese ablaufende Programm in einer selektionsgesteuerten Phylogenese evolviert worden ist, so dass auch im Verlauf der Ontogenese "*historische Reste*" zu erwarten sind.

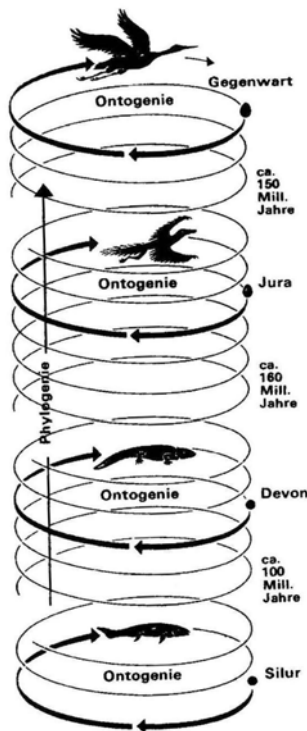


Abb. 10: Hologeniespirale nach Zimmermann. Die Stammesgeschichte verläuft in der Generationenabfolge über zahllose Ontogenien, in denen die erblichen Änderungen festgeschrieben werden (aus: Osche 1972).

Kurzum: Wenn eine Embryonalanlage (*Interphän*) mit der "Endstruktur" einer anderen Art (*Metaphän*) eine hohen Grad der Übereinstimmung zeigt, dann waren es die bei der Evolution des Metaphäns wirkenden Selektionsbedingungen, die das genetische Programm des Interphäns bedingt haben. Zwischen Ontogenie und Phylogenie besteht ein *wechselseitiger* Zusammenhang, wie er durch Zimmermanns *Hologeniespirale* veranschaulicht werden kann (Abb. 10). Osche sieht dies ganz klar, wenn er schreibt:

Der Satz HAECKELs: "Die Phylogenese ist die ... Ursache der Ontogenese" und der Satz GARSTANGs: "Ontogeny does not recapitulate Phylogeny: it creates it" sind beide richtig und in dieser Sicht keine Gegensätze, sondern zwei Seiten eines Phänomens. Dies gilt umso mehr, als die Phylogenie des genetischen Programms ... durch die an den "realisierten" ("decodierten") Phaenen ansetzende Selektion ausgerichtet wird. Es ist Aufgabe der Embryologie und Entwicklungsphysiologie, die bei der "Realisierung" (Dekodierung)

des genetischen Programms ablaufenden Prozesse zu untersuchen. Den Phylogenetiker interessiert die Entstehung des Programms im Verlauf der Phylogenese ... Historisch Gewordenes kann auf "historische Reste" (Dokumente) hin untersucht werden (dies ist unser einziger Zugang zur Geschichte!) und dies tut die Evolutionsforschung, wenn sie Morphogenesen (also die "Erscheinungsformen" ontogenetischer Programme) phylogenetisch auswertet. Der besprochene "wechselseitige" Zusammenhang von Ontogenie und Phylogenie ergibt demnach *kein* Argument gegen die "Rekapitulationstheorie" (Osche 1982, S. 8 f.).

## 7. Widerspricht die Funktion embryonaler Organe dem Rekapitulationskonzept?

Die Frage, ob die "Parallelen" zwischen bestimmten Embryonalstadien und den "Endorganen" rezenter oder fossiler Spezies auf funktionelle Zwänge zurückzuführen oder rekapitulativ im Sinne einer historischen Betrachtung zu erklären sind, wird bis heute kontrovers diskutiert. Populär ist diese Fragestellung vor allem bei Vertretern der sog. "Frankfurter Evolutionstheorie". So wenden z.B. **Bonik, Grasshoff und Gutmann** (1978, S. 339) gegen das Rekapitulationskonzept ein, die in der Embryonalentwicklung auftretenden Anlagen besäßen eine Funktion und würden somit nicht aus "ontogenetischer Nostalgie" rekapituliert.

Dieser Kritik schließen sich auch die Evolutionsgegner (z.B. **Junker und Scherer** 1998) an, indem sie behaupten, es genüge, die Herkunft eines Merkmals unter Verweis auf dessen Funktion plausibel zu erklären, um zu zeigen, dass rekapitulative Betrachtungen immer mehr an Boden verlieren. Lässt also die Funktion von Organen eine historisch-rekapitulative Betrachtung überflüssig oder unplausibel erscheinen? Geht gar der Versuch einer historischen Erklärung dem Versuch eines funktionellen Verständnisses vor, wie verschiedentlich behauptet wird?

Nichts davon trifft zu, denn die Gegenüberstellung von ontogenetischer Rekapitulation und der funktionellen Bedeu-

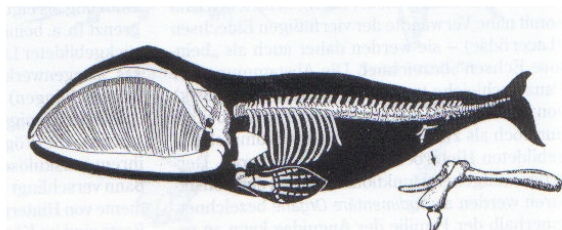
tung bestimmter Merkmale ist in dieser Form inadäquat, da hier zwei Ursachen unterschieden werden müssen: Natürlich wird in der Ontogenese keine Struktur aus "purer Traditionsliebe" (Müller und Hasse 2005, S. 233) beibehalten, sondern weil sie für die form- und lagegerechte Ausprägung anderer Merkmale (z.B. als Induktor, Platzhalter usw.) benötigt wird, so dass die "intraembryonale Selektion" die Auflösung des tradierten Merkmalskomplexes verhindert. Die Bildung embryonaler Strukturen lässt sich also unmittelbar aus funktionellen, entwicklungsbiologischen Prinzipien ableiten (*proximate Ursache*). Die Frage aber, weshalb das ontogenetische Programm der Lebewesen gerade so und nicht anders strukturiert ist, lässt sich nicht durch entwicklungsbiologische Betrachtungen, sondern nur vor dem Hintergrund seiner Geschichte (*ultimate Ursache*) beantworten.

Betrachten wir beispielsweise die Zahnanlagen, die in der Embryonalentwicklung der Wale auftauchen und wieder verschwinden: Wenn gefragt wird, weshalb diese Strukturen entstehen, lässt sich argumentieren, dass sie zur Formbildung des Kiefers benötigt werden und daher funktionell notwendig sind (*proximate Ursache*) (Junker und Scherer 1998, S. 186). Daraus erklärt sich jedoch nicht, weshalb bei den Walen ausgerechnet Zahnanlagen bei der Formbildung des Kiefers eine Rolle spielen (obwohl sie doch nur wieder verschwinden und sich nicht zu Kauwerkzeugen entwickeln), warum nicht andere, einfachere, weniger umständliche Wege zur Formbildung des Kiefers angelegt worden sind.

Diese Frage lässt sich nur dann befriedigend beantworten, wenn man davon ausgeht, dass die landlebenden Vorfahren der Wale einst über Zähne verfügten, deren Anlagen zu einem späteren Zeitpunkt der phylogenetischen Entwicklung ihre "prospektive Bedeutung" (*Primärfunktion*) abhanden kam. Diese müssen jedoch aufgrund ihrer *Sekundärfunktion* (als Induktoren, Organisatoren etc.) in der Individualentwicklung beibehalten (*rekapituliert*) werden. Da dieses Rudiment noch genü-

gend komplex ist, um als Anlage des ehemaligen Endorgans (*Metaphäns*) kenntlich zu bleiben, lässt sich die verloren gegangene Primärfunktion noch erschließen.

Die Evolutionsgegner geraten denn auch in erhebliche Argumentationsprobleme, was die Interpretation derartiger Befunde angeht: Warum hätte ein Schöpfer, wenn die Wirbeltiere in der Ontogenese eine *Chorda dorsalis* als Anlage zum Rückenmark benötigen, diese just jenem knorpeligen Stützgewebe homolog erschaffen sollen, das die *Seescheiden* im Larvalstadium ausformen? Warum hätte der "intelligente Designer", wenn aus entwicklungsmechanischen Gründen in der 4. Entwicklungswoche die charakteristischen "Beugefalten" entstehen (müssen?), die Keimesentwicklung derart anlegen sollen, dass sie den Kiementaschen und Aortenbögen der Fische ähneln? Oder warum hätte der Schöpfer, würde der Wal Muskelansatzstellen im Hinterleib benötigen, diesen ausgerechnet die Gestalt eines *Beckengürtels* geben sollen (Abb. 11)?



**Abbildung 11:** Skelett eines Grönlandwals (*Balaena mysticeta*). Hinterextremitäten und Becken sind als winzige Rudimente im Körperinneren erhalten. Ihre ursprüngliche Bedeutung lässt sich anhand der Struktur noch erschließen - sie dokumentieren den Bauplan landlebender Vierfüßer. (Aus: Kutschera 2006, S. 44.)

Man sieht hier, dass die Phänomene auf der Basis gemeinsamer Abstammung erklärt werden können, die eine rekapitulative Sichtweise erzwingt: Auch wenn die Skelett-Rudimente der hinteren Gliedmaßen bei den Walen als Muskelansatzstellen dienen, so ändert die funktionale Beanspruchung doch nichts an der phylogenetischen Evidenz, da ihre prospektive Bedeutung noch erkennbar ist (Abb. 11). Wird hingegen die Historizität der gemeinsamen Abstammung als erklärendes Element geleugnet, bleiben die Zusammenhänge unverstanden. An dieser Einsicht führt kein Weg vorbei. Somit ist die Behauptung, re-

kapitulative Erklärungen verlören "beim gegenwärtigen Stand der Forschung mehr und mehr an Boden" (**Junker und Scherer** 1998, S. 186), ein längst widerlegter Standpunkt, dessen Neuauflage sich nur mit den religiös-weltanschaulichen Motiven seiner Vertreter erklären lässt. Funktionell-entwicklungsbiologische Gründe für die Konservierung bestimmter Merkmale stehen einer rekapitulativen Interpretation nicht im Weg, sondern liefern überhaupt erst die Begründung für das Auftreten von Rekapitulation. **Schmidt** (1985, S. 189) schreibt:

Ein Entwicklungsgang, der sich stets von neuem wiederholt, um dann zu den bisherigen Errungenschaften eine neue hinzuzufügen — d.h. auch neue Gene — muß zwangsläufig alle Stadien in ähnlicher Weise durchlaufen wie man etwa beim Bau eines Hauses das erste Stockwerk und alle folgenden nicht vor dem Erdgeschoß bauen kann ... U. KULL (1977) sieht die kausale Erklärung der biogenetischen Grundregel darin, daß grundlegende Teile des bewährten Differenzierungsprogramms beibehalten wurden und im Verlauf der Ontogenese mehr oder weniger deutlich zum Ausdruck kommen.

Auch **Riedl** (1990, S. 314 – 316) begreift die Rekapitulation als Ausdruck der Notwendigkeit, Merkmale beizubehalten, die wichtige Funktionen bei der ontogenetischen Bildung stammesgeschichtlich jüngerer Merkmale erfüllen, wobei eine "*Lesrichtung*" sichtbar wird, die mit den evolutionären Großereignissen korreliert:

Schon das Beispiel der Induktionskette der Augenentwicklung zeigt das deutlich ... Die Entwicklung des Vorderhirns (1. Sekundärinduktor >vordere Medullarplatte<) ist die Voraussetzung der Bildung an die Seitenwand des Kopfes herantretender Augenfelder (2. Sekundärinduktor >Augenblase<) ... Erst die sich unter der Haut becherförmig zurückfaltende Augenblase läßt funktionell wie phylogenetisch die Linsenbildung erwarten ... sie wäre vorher ein funktionelles Umding und eine phylogenetische Unmöglichkeit. Und erst die Linse (3. Sekundärinduktor) macht es zweck-

mäßig, eine völlig durchsichtige Cornea zu schaffen ...

Keine Ausnahme scheint in dieser Korrelation gemacht zu werden, wo immer Induktion und Induktionsrichtung erkannt sind. Das Hinterhirn ist die Voraussetzung des Hörbläschens, wie dieses erst die Bildung der Ohrkapsel veranlaßt. Ganglienleiste und Muskelsegmentierung machen erst die Anordnung der Spinalganglien sinnvoll, die hintere Mundhöhle ... erst die Kiemen usw. ...

Die Induktionsbahnen bilden somit ein Muster, welches dem der funktionellen Differenzierungsschritte in der Stammesentwicklung ihrer Träger außerordentlich ähnelt. Kann diese Koinzidenz der Zufall nicht erklären, so ist das Vorliegen eines Kausalzusammenhanges zu erwarten. Und in diesem Falle muß das ältere Ereignis die Ursache des zeitlich jüngeren sein.

Wir sind also an dem Punkte angelangt, an dem wir, wie eingangs vorgeschlagen, unseren Haeckel wörtlich nehmen wollen, und postulieren die Geltung des biogenetischen Gesetzes nicht nur für die Muster der Ereignisse, sondern auch für die dahinterliegenden Entscheidungen: *Das epigenetische System repräsentiert eine abgekürzte Wiederholung seiner eigenen Entstehung.*

Dieses Zitat verdeutlicht, wie eng die Evolutions- und Entwicklungsbiologie in einem Verhältnis wechselseitiger heuristischer Rückkopplung stehen: Ohne evolutionstheoretische Annahmen blieben viele Phänomene der Entwicklungsbiologie unverstanden, so wie umgekehrt das Phänomen der ontogenetischen Rekapitulation ohne entwicklungsbiologisches Zusatzwissen unverstanden bliebe.

## 8. Von Baer versus Haeckel

Häufig wird hinsichtlich des Auftretens der "Parallelen" zwischen Ontogenie und Phylogenie lieber auf von Baer rekurriert, um zum Ausdruck zu bringen, Haeckels Aussagensystem sei letztlich entbehrlich. **Gould** (1977, S. 4) stellt fest:

I am convinced that the vast majority of supposed recapitulations represent noth-

ing but the conservative nature of heredity, as expressed in von Baer's laws.

Für einen Evolutionsbiologen gibt es jedoch keinen Grund, von Baers Interpretation generell der Haeckelschen vorzuziehen. Zum einen hatten von Baers Vorstellungen mit Evolution nichts zu tun – Haeckel gebührt das Verdienst, erstmals auf den Zusammenhang zwischen Ontogenie und Phylogenie hingewiesen zu haben: "Die Ontogenie ist die kurze Wiederholung der Phylogenie". Außerdem weisen **Richardson und Keuck** (2002) darauf hin, dass von Baers Einschätzungen ebenso partiell gültig und in Teilen falsch waren, wie Haeckels Ansichten. Die Frage, ob v. Baers Sichtweise adäquater war, als die Haeckelsche Interpretation, ist daher nicht eindeutig mit "ja" zu beantworten. Die Autoren schreiben (S. 505 f.):

[W]hen we ask: "was von Baer right, or was Haeckel", the answer is that it depends on the character, stage and phylogeny in question. Haeckel's law was recapitulatory and evolutionary. Von Baer's laws were neither, and his third and fourth laws are specific rejections of recapitulation ... He did acknowledge variations on a theme or type, and flirted with evolutionary explanations later in life ... Together, von Baer's first two laws propose that "general" characters appear earlier in development than "special" characters – because the former undergo transformation into the latter during ontogeny ... This, of course, begs the question of whether we should interpret "general" to mean "ancestral" or simply "more common" ...

Haeckel ... acknowledges that individual ontogeny is a linear parallel of phylogeny only with respect to the ancestors in the immediate line of descent, and that the true pattern of phylogeny of a group is not linear but "branching or tree-shaped". He is therefore seeing the recapitulation of a series of common ancestors. No series of conserved stages, embryonic or adult, is possible with von Baer: it is precluded by the principle of progressive deviation or third law ...

A further key difference between Haeckelian and von Baerian schemes, in modern practice, is their relation to developmental timing. Haeckel's scheme is tied to developmental stages, each defined by particular characters in the developmental sequence. Gould (1977: p. 3) notes that recapitulation involves heterochrony (because ancestral adult characters become juvenile) whereas von Baer's scheme need not. Lovtrup (1978) recognizes similarities in the Haeckelian and von Baerian approaches, but confusingly describes "von Baerian recapitulation" (p. 351) as being seen when the ancestral stages repeated are embryonic ones; and "Haeckelian recapitulation" as the "occurrence of ancestral adult stages in the course of ontogeny". However, Lovtrup's "von Baerian recapitulation" is not recapitulation at all under Gould's (1977) definition, because it does not involve heterochrony ...

Gould (1977: p. 174) prefers von Baer's view of phenotypic divergence in development over Haeckel's, arguing that Haeckel compared embryos of "higher" animals with adults of "lower" ones. Haeckel's model is often said to be based on terminal addition, whereas von Baer's rejects terminal and subterminal modification ... But this distinction is not a complete explanation, in view of the subterminal modifications in Haeckel's own alphabetical analogy ... In fact, as we mentioned above, Haeckel repeatedly discusses the differences between embryos of different species introduced by adaptation; these embryonic modifications will tend to produce progressive divergence, yielding an outcome identical to von Baer's.

## 9. Phylogenese sind nur unter der Vorgabe eines stammesgeschichtlichen Verlaufs aus der Ontogenese ablesbar

Einige Kritiker des Biogenetischen Grundgesetzes vertreten den Einwand, die Phylogenese ließe sich nicht (wie Haeckel sich das vorstellte) *direkt* aus der Ontogenese ablesen. Vielmehr gilt das, was auch für die Homologie-Betrachtung gilt: Der Sachverhalt der Rekapitulation lässt nicht durch die

"rein formalistische Anwendung einer Regel" stützen (**Peters** 1980, S. 67), sondern muß im Rahmen evolutionärer Modelle – unter Hinzuziehung außertheoretischer *Zusatzannahmen* – interpretiert werden. Daraus wird der Schluss gezogen, die Entscheidung, ob in einer Ontogenese Rekapitulation vorliegt, könne "erst dann exakt getroffen werden, wenn die Phylogenese bekannt ist" (**Siewing** 1987, S. 271), so dass die Rekapitulationsregel als Modellbildungsinstanz in der Phylogenese-forschung unbrauchbar geworden sei. Die Evolutionsgegner **Junker und Scherer** (2006, S. 195) sprechen gar von "Zirkularitäten", womit vermutlich zum Ausdruck gebracht werden soll, Haeckel habe einen evolutionären Kontext vorausgesetzt, den er mit seinem Biogenetischen Grundgesetz zu belegen beabsichtige.

Solche Aussagen beruhen jedoch auf falschen Voraussetzungen, denn "rekapitulationsverdächtige" Strukturen können (wie schon ein Blick in die Entstehungsgeschichte des Rekapitulationsgedankens zeigt) *auch ohne* evolutionäre Vorannahmen bestimmt werden – die abstammungsbedingte Homologie muss zunächst nicht zweifelsfrei als solche *erwiesen* sein. So ermittelt man *in einem ersten Schritt* nur embryonale Anlagen, die

komplex genug sind (genügend spezifische Qualität haben), daß sie sich mit einer bestimmten "Endstruktur" einer anderen Art homologisieren lassen (**Osche** 1982, S. 10).

Erst in einem *darauf aufbauenden* (zweiten) *Schritt* stellt man unter Hinzuziehung bestimmter Zusatzannahmen fest, welche ontogenetischen Strukturen *tatsächlich* als abstammungsbedingt ("rekapitulativ") anzusehen sind (Rekapitulation ist demnach nicht der *Erkenntnis-*, sondern der *Erklärungsgrund*).

Ungeachtet der vielfach an dieser Stelle erhobenen Kritik ist diese schrittweise Annäherung an die Fakten durch Rückkopplung von Beobachten und Theoretisieren kein fataler Zirkel wechselseitiger Selbstbestätigung, denn die Zusatzannahmen können *unabhängig* von der Rekapitu-

lationstheorie (etwa im Rahmen der Entwicklungsbiologie, Kladistik usw.) auf Plausibilität geprüft werden.

Es liegt in der Natur dieses erkenntnistheoretischen Rückkopplungsprozesses, dass (wie beim Homologietheorem) immer wieder *Fehldiagnosen* möglich sind bzw. dass ein homologes oder als "rekapituliert" angenommenes Merkmal (wie z.B. die Stemmata bei Insektenlarven) unter Hinzuziehung von Zusatzwissen als auf gemeinsamer genetischer Grundlage entstandene Parallelbildungen (und *nicht* als Rekapitulation) zu werten sind. Dies ist ein klares Indiz dafür, dass rekapitulative Hypothesen erstellt werden können, die sich unter Einbeziehung empirischer Daten und des phylogenetischen Zusatzwissens bewähren müssen. Auf diese Weise erreichen wir unter Beachtung bestimmter Beschränkungen

für die Anwendung der "Biogenetischen Grundregel" ... einen hohen Grad an Sicherheit (**Osche** 1982, S. 23).

Dabei zeigt sich, daß bei Einbeziehung der heutigen Kenntnisse aus der Homologienforschung, Entwicklungsphysiologie und Evolutionsbiologie vermeintliche Schwierigkeiten überwunden werden können. Die Auswertung von Rekapitulationsmorphogenesen kann dann wichtige Erkenntnisse für die Rekonstruktion von Phylogenesen liefern (S. 26).

Wenn **Peters** (1980, S. 63) bemerkt, dass oft "für die gleichen Organismen unter Berufung auf ontogenetische Abläufe zwei entgegengesetzte phylogenetische Lesrichtungen vorgeschlagen werden", weist er zwar zu Recht auf ein Erkenntnisproblem hin, zieht daraus aber die falsche Konsequenz, wenn er die Biogenetische Grundregel "zu den Akten" legen möchte. Denn in Wahrheit gerät dadurch nicht etwa die Biogenetische Grundregel, sondern die in den Realwissenschaften allgemein übliche Erkenntnisstrategie der schrittweisen Näherung an die Fakten unter Beschuss.

Sollten wir auch die Atomtheorie als Modellbildungsinstanz *ad acta* legen, weil sich für ein und dieselbe chemische Reakti-



on zwei entgegengesetzte Mechanismen vorschlagen lassen? Diesen Schluss wird niemand ernsthaft in Erwägung ziehen. Nur in Bezug auf die ontogenetische Rekapitulation erscheinen manchen derartige Schlüsse plausibel, was aber eher auf die Abneigung gegen das Biogenetische Grundgesetz als auf die vorurteilsfreie Beurteilung der wissenschaftlichen Methoden zurückzuführen sein dürfte.

Ehe die Bedeutung der Rekapitulationsthematik in der modernen Biologie dargestellt wird (Kapitel F und G), muss zunächst das Biogenetische Grundgesetz abschließend bewertet und das Konzept der ontogenetischer Rekapitulation in seiner modernen Fassung, basierend auf den Überlegungen von **Osche** (1982), **Riedl** (1990), **Mayr** (2002) und **Sander** (2004), beleuchtet werden.

## E. Zusammenschau: In welcher Form hat das "Biogenetische Grundgesetz" Ernst Haeckels Bestand?

Wie wir bereits festgestellt haben, scheint ein großer Teil des Streits über das Konzept der *ontogenetischen Rekapitulation* darauf zu beruhen, dass je nach Autor höchst Unterschiedliches damit verbunden wird. Richtig ist: Aus heutiger Sicht kann das Konzept der ontogenetischen Rekapitulation weder mit der Wiederholung eines ideell vorgegebenen, unabänderlichen Schemas, noch mit der linearen Aneinanderreihung von Merkmalen oder gar adulten Stadien gleichzusetzen sein. Außerdem können rekapitulative Überlegungen entwicklungsmechanische Hypothesen ebenso wenig ersetzen, wie die epigenetischen Regulationsmechanismen rekapitulative Betrachtungen substituieren können.

Wenn die Verwendung des Begriffs "ontogenetische Rekapitulation" aus evolutionärer Perspektive sinnvoll sein soll, dann wohl nur gemäß der Definition von **Mayr** (2002, S. 28):

The term "recapitulation" refers to the appearance and subsequent loss of structures in ontogeny, which in related taxa are retained in the adults. Thus it refers to the loss of an ancestral character in later embryonic stages in one phyletic lineage, but the retention of this character in living species of other lineages derived from the same common ancestor.

Wenn also das simple Faktum der Embryologie, dass Teilstrukturen bestimmter Endorgane (wie z.B. Zahnanlagen bei Walen)

auftauchen und wieder verschwinden, die noch ihre Primärfunktion verraten und daher kaum anders denn als "historische Reste" aus einer früheren Periode der gemeinsamen Stammesgeschichte interpretiert werden können, als Rekapitulation verstanden wird, werden dem wohl auch die meisten Haeckel-Kritiker zustimmen. Haeckels Biogenetisches Grundgesetz hingegen kann in seiner ursprünglichen Form nicht aufrecht erhalten werden.

Nach **Osche** (1982), **Riedl** (1990) und **Sander** (2004) sind im Wesentlichen folgende Aussagen als Kernstück des Biogenetischen Grundgesetzes erhalten geblieben:

(1) In der Ontogenese werden Strukturen sichtbar, die "Reminiszenzen" an die embryonalen oder adulten *Endorgane* anderer Tierarten aufweisen. Ist eine Embryonalanlage (*Interphän*) komplex genug, um sie mit der "Endstruktur" einer anderen Art (*Metaphän*) zu homologisieren, wird postuliert, dass es die bei der Evolution des ancestralen *Metaphäns* wirkenden Selektionsbedingungen waren, welche die Ontogenese des *Interphäns* bedingt haben (*Rekapitulationspostulat*). Im Verlauf der Ontogenese werden somit "historische Reste" der Phylogenese sichtbar.

(2) Ursprüngliche Merkmale (Palingenesen) und Neubildungen (Känogenesen)

sen) sind im Embryo *mosaikartig* miteinander vereinigt. Zahlreiche ursprüngliche Merkmale werden im Laufe der Evolution durch *Heterochronie* abgewandelt, die historischen Bezüge dadurch verwischt. Das Rekapitulationspostulat lässt sich demnach nicht auf ganze Stadien anwenden, sondern bleibt auf einzelne Organmorphogenesen beschränkt.

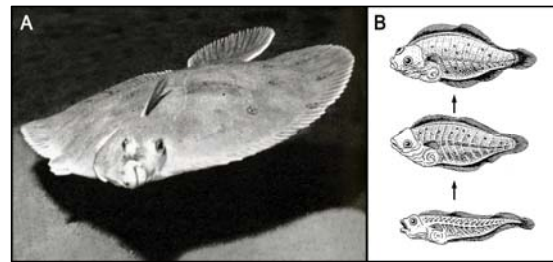
(3) Zwischen Ontogenie und Phylogenie besteht ein wechselseitiger Kausalzusammenhang: Die Grenzen und Möglichkeiten der Evolution resultieren unmittelbar aus dem "*ontogenetischen Programm*" bzw. aus den im epigenetischen System angelegten Entwicklungspotenzen. Umgekehrt schlagen sich die in der Evolution herrschenden Selektionsbedingungen wiederum in der Struktur des epigenetischen Systems nieder. Da sich die einmal getroffenen "Entscheidungen" aufgrund der zunehmenden "funktionellen Bebürdung" der Merkmale nicht mehr rückgängig machen lassen, wiederholt das epigenetische System in geraffter Form seine eigene Geschichte (Riedl 1990, 2002).

(4) Jedes Individuum durchläuft in seiner Entwicklung eine für den jeweiligen Tierstamm charakteristische Periode maximaler Ähnlichkeit, in der die Palingenesen dominieren (Modell des "phylogenetischen Stadiums" oder der "phylogenetischen Periode"). Aufgrund konstruktiver Zwänge und stabilisierender Selektion ist in diesem Stadium die interspezifische Variabilität deutlich reduziert (*entwicklungsbiologischer Flaschenhals*). Anschließend erfolgt eine dramatische Divergenz in Richtung der *artspezifischen* Larval- oder Adultstrukturen. Dies entspricht einer abgewandelten Fassung der "Baerschen Regel", die erst ab dem phylotypischen Stadium Gültigkeit erlangt.

## 1. Die Biogenetische Grundregel – einige Beispiele

Das zuvor definierte Aussagensystem wollen wir fortan als *Biogenetische Grundregel*, als *Rekapitulationstheorie* oder *Konzept der ontogenetischen Rekapitulation* bezeichnen. Die vergleichende Embryologie und Verhaltensbiologie fördert immer mehr Fakten zutage, welche die Biogenetische Grundregel stützen. Einige sind im Folgenden genannt:<sup>4</sup>

- Larven von Plattfischen, zum Beispiel der Scholle oder Flunder, haben ihre **Augen** noch auf jeder Körperseite, so wie andere Fische. Erst in der weiteren Entwicklung wandert ein Auge auf die künftige Oberseite (Abb. 12).



**Abb. 12:** Die Flunder (*Platichthys flesus*), ein asymmetrisch gebautes Bodenfisch (A). Beide Augen liegen beim ausgewachsenen Tier auf der rechten (oberen) Körperseite. Die Entwicklung (B) beginnt mit einer symmetrischen Larve (Augen rechts und links am Kopf sitzend), die sich in der Ontogenese in das asymmetrische Adulttier umwandelt. Aus: **Kutschera** (2006, S. 47).

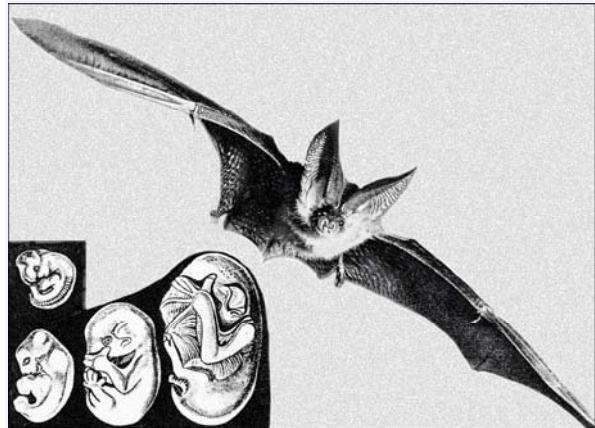
- Schlangen entwickeln während ihrer Keimesentwicklung **Beinknospen**, die vor dem Ausschlüpfen wieder zurückgebildet werden. Ein ähnliches Phänomen zeigt sich bei den Walen und Delfinen.

<sup>4</sup> Empirische Studien, welche die biogenetische Grundregel untermauern, finden sich z.B. in **Miyazaki und Mickevich** (1982), **Kemp und Oelschläger** (1997), **Berge** (1998), **Hessling und Westheide** (1999).

Diese Beobachtungen belegen die Tatsache, dass Schlangen, Wale und Delfine die Beinknospen ihrer Vorfahren (Vierfüßer) rekapitulieren.

- Der Säugetierembryo durchläuft unterschiedliche Entwicklungsstadien, die *nacheinander* bestimmte Merkmalsanlagen der Fischlarven, Reptilienembryonen und der Embryonen anderer Säugetierarten aufweisen. So bildet z.B. der Mensch im Alter von wenigen Wochen nach der Befruchtung in der Halsregion **Pharyngealbögen** aus, die bezüglich ihrer Struktur und Lage den Kiemenbögen der Fische homolog sind.
- Die Fledermaus rekapituliert die Merkmalsanlagen der konventionell gebauten Vierfüßer, von denen sie abstammen (Abb. 13).
- Bei Affenbabies beobachtet man einen charakteristischen **Klammerreflex**, mit dem sich die Neugeborenen im Fell der Mutter festhalten. Dieser ganz erstaunliche Reflex, bei dem nacheinander alle Finger in die charakteristische Greifposition einlaufen, findet sich in genau derselben Ausprägung auch bei menschlichen Neugeborenen, obwohl er dort keine ersichtliche Funktion mehr hat.

Nimmt man nun an, dass sich Menschen aus der Gruppe der Primaten entwickelt haben, lässt sich dieses Phänomen zwanglos als rekapituliertes Verhaltensrudiment erklären. Wird dagegen die historische, evolutionäre Entwicklung geleugnet, bleibt die "proximate Ursache" für die Existenz beim Menschen unerklärlich.



**Abb. 13:** Ausgewachsene Langohrfledermaus (*Plecotus auritus*) im Flug. Die vorgeburtlichen Stadien zeigen, dass das Längenwachstum und die Ausbildung der Flughaut erst spät einsetzen. Der Embryo rekapituliert die Entwicklung konventionell gebauter Vierfüßer. Aus: **Kutschera** (2006, S. 47).

## F. Die Biogenetische Grundregel als Modellbildungsinstanz in der Systematik und Phylogeneseforschung

Bei der Erstellung evolutionärer Verwandtschaftshypothesen muss der Biologe bei den Individuen der zu betrachtenden Organismengruppen (Taxa) eine kladistische Merkmalsanalyse durchführen, deren Ergebnisse in Form feinverästelter Verzweigungsschemata (*Kladogramme*) darstellbar sind, die in Stammbäume übersetzt werden können. Für gewöhnlich besteht die Schwierigkeit darin, zu entscheiden, welche Merkmale als *homolog* (durch gemeinsame Abstammung erworben) anzusehen sind, um Aussagen über "die Richtung"

eines Wandlungsprozesses machen zu können. (Welche Merkmale sind *ursprünglich*, welche *abgeleitet*?) Anhand der Verteilung möglichst vieler Merkmale lassen sich zwar Rückschlüsse über die *plausiblen* Verwandtschaftshypothesen ziehen, doch die Festlegung ist in der Regel mit theoretischen Problemen (wie z.B. der Wahl geeigneter "Außengruppen", Problem der Merkmalsgewichtung usw.) behaftet.

Unter Hinzuziehung entsprechenden Zusatzwissens aus der Entwicklungsbiologie und Homologienforschung lassen sich

solche Schwierigkeiten abmildern oder gar überwinden – die Auswertung von Rekapitulationsmorphogenesen kann dann wichtige Erkenntnisse für die Rekonstruktion von Phylogenesen liefern.

Nach der Biogenetischen Grundregel ist ein "im Reifezustand" ausgebildetes Endorgan (*Metaphän*) um so ursprünglicher, je mehr Qualitäten es mit seiner intermediären Embryonalstruktur (*Interphän*) gemeinsam hat. Bei einem Vergleich unterschiedlicher Arten sind also Aussagen über ursprüngliche und abgeleitete Merkmale möglich, wodurch die "Lesrichtung" eines Wandlungsprozesses erkennbar wird (**Kämpfe** 1992, S. 33). Wird die ontogenetische Transformation als Informationsquelle herangezogen, können "die in Frage stehenden Taxa *direkt*, d.h. ohne Außengruppe hinsichtlich der Ausprägung von Merkmalen untersucht werden" (**Fischer** 1997, S. 372).

Voraussetzung für die Anwendung der biogenetischen Grundregel ist allerdings, dass Rekapitulationen erkannt und richtig interpretiert werden (**Fischer** 1997, S. 373). Hierbei ergeben sich nach **Osche** (1982) zwei Probleme:

(1) Nur Embryonalstrukturen, die im Laufe der Ontogenese *nicht* durch Substitution anderer ehemaliger Embryonal-Anlagen hervorgegangen sind ("*sekundäre Interphäne*"), rekapitulieren ursprüngliche Endorgane. Es gilt somit am konkreten Beispiel zu entscheiden, welcher Fall vorliegt.

(2) Embryonale Anlagen können die Endorgane von Embryonal-, Larval- oder Adultstadien rekapitulieren. Es muss anhand geeigneter Kriterien beurteilt werden, auf welches Stadium der Entwicklung sich die Rekapitulation bezieht.

Beide Fragen lassen sich beantworten, wenn an die Anwendung der Homologiekriterien folgende Bedingung gestellt wird: Nur diejenigen embryonalen Anlagen, die den *Endorganen* einer anderen Organismengruppe homolog sind, werden als Re-

kapitulationen anerkannt (**Neukamm** 2002). Um mit Osche zu sprechen:

Ein in der Morphogenese einer Struktur auftretendes Interphaen stellt dann eine Rekapitulation dar, wenn es mit einem Metaphaen einer anderen (rezenten oder fossilen) Art homologisiert oder in Beziehung gesetzt werden kann. Durch diese Bedingung werden sekundäre Interphäne sofort ausgeschlossen (**Osche** 1982, S. 22 f.).

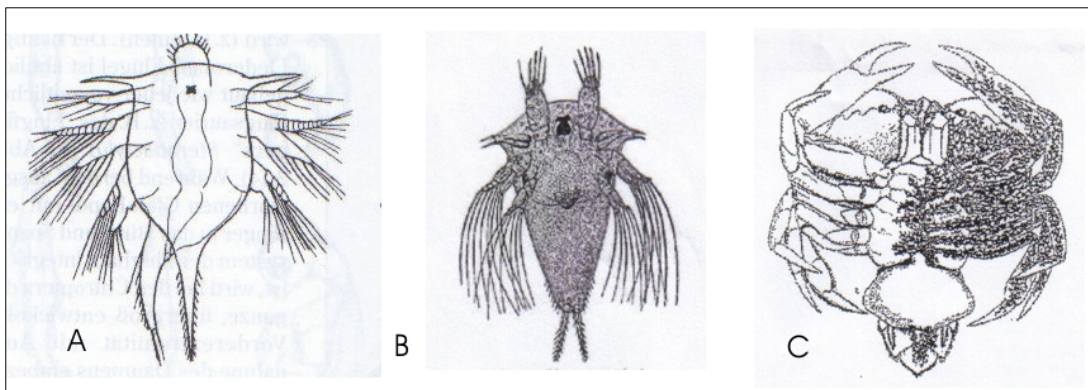
Um Fehlschlüsse zu vermeiden, muss nach Osche jedoch "*stadienspezifisch*" homologisiert werden. Das heißt, wenn eine embryonale Anlage einer Spezies A mit dem Endorgan eines *erwachsenen* Tieres der Spezies B homologisiert werden kann, wird auf ein rekapituliertes *Erwachsenenmerkmal* geschlossen. Analog hierzu wird aus der Homologie einer intermediären Embryonalstruktur mit einem *larvalen* oder *embryonalen* Endorgan auf ein rekapituliertes Merkmal der entsprechenden *Larvenform* oder des *Embryos* des Ahnen geschlossen. Im Rahmen derartiger Überlegungen lässt sich zeigen, dass der Nauplius keine Ahnenform der Krebse repräsentiert, wie ursprünglich angenommen wurde, sondern eine anzestrale Larvenform rekapituliert.

Die Verknüpfung der vergleichenden Embryologie und der Methode des "Homologievergleichs" mit evolutionären Fragestellungen führte teilweise zu spektakulären Ergebnissen in der Systematik und Phylogenese Forschung. So konnte der russische Embryologe Kowalevsky zeigen, dass die *Ascidien* (Seescheiden) ein Larvalstadium mit einem knorpeligen Stützgewebe (Chorda) durchlaufen, die der Embryonalanlage des Rückenmarks der Wirbeltiere ähnelt. Auf dem Boden des *biogenetischen Grundgesetzes* konnte so gezeigt werden, dass die Seescheiden nicht (wie irrtümlich angenommen wurde) zu den Weichtieren (Mollusken), sondern zur Gruppe der *Chordatiere* gehören und dass aus einer Form, die den Larven der *Ascidien* ähnelt, die Wirbeltiere entstanden sind (**Kowalevsky** 1866, zit. nach **Junker** 2004, S. 66). Ein weiteres Beispiel ist die Spezies *Sacculina carcini*, die an Strand-

krabben parasitiert. Dass diese Art zu den Krebsen gehört, zeigt sich erst am Vorhandensein des Nauplienstadiums (Abb. 14).

Auch bezüglich der Frage, wie bestimmte Merkmale evolviert sind, kann die Ontogenese bemerkenswerte Einsichten liefern, wenn sie vor dem Hintergrund des Rekapitulationskonzepts gesehen wird. Dies ist vor allem dann von Nutzen, wenn sich aufgrund des lückenhaften Fossilienbefunds die Entstehung der betreffenden Merkmale – wie z.B. der Lungen und Schwimmblasen – nicht mehr historisch rekonstruieren lässt.

Ontogenetisch bilden sich die Lungen aus einer Ausstülpung des Oesophagus. Aus dieser Ausstülpung bildet sich ein Sack, der über eine Röhre mit dem Oesophagus weiterhin verbunden ist. Zur Schwimmblase ist es nur ein weiterer Schritt: Die Verbindung wird aufgelöst. Auch dies ist ontogenetisch beobachtbar. Die derzeit beste Erklärung ist, dass die Entwicklung der Lunge und Schwimmblase zugleich deren evolutionäre Entstehung widerspiegelt.



**Abb. 14:** Das Nauplienstadium (A und B) tritt sowohl bei dem Parasiten *Sacculina carcini* (B) als auch bei der Strandkrabbe (C) in Erscheinung. (In C ist sowohl der Parasit als auch der Wirt abgebildet.) Da der Nauplius die Primärlarve der Krebstiere darstellt, gehören beide Arten zur Gruppe der *Crustacea*. Der Nauplius rekapituliert eine ancestrale Larvenform der Krebse.

## G. Die Bedeutung der ontogenetischen Rekapitulation in der evolutionären Entwicklungsbiologie (EvoDevo)

Wie wir gesehen haben, beruht der wissenschaftliche Wert der Rekapitulationstheorie vor allem auf ihrem *Erklärungswert* sowie auf der Tatsache, dass sie diverse Biologiebereiche in heuristischem Sinne befruchtet. Wenn auch nicht immer explizit der Begriff der *Rekapitulation* hervorgehoben wird, so ist doch den Embryologen und Entwicklungsbiologen klar, dass die Entwicklungsgänge (*developmental sequences*) der verschiedenen Organismengruppen in ihren analogen Strukturen etwas

darstellen, die auf eine tradierte Ordnung hinweisen, die ihre Wurzel in der historischen Kontingenz gemeinsamer Abstammung haben.

So betont z.B. **Khazen** (1993), dass die Ontogenese zwangsläufig wesentliche Stadien der Phylogenie wiederholen muss, und für **Rautian** (1993) ist das Wissen um die Reproduktion ancestraler Ontogeniezustände gar ein wesentlicher Schlüssel zum Verständnis biologischer Systeme. **Fioroni** (1980, S. 101) weist noch einmal

darauf hin, dass selbstverständlich immer nur *Teile* von früheren Ontogenesestadien rekapituliert werden. Da jedoch

jede auf Mutationen beruhende Änderung ... nur einen Teil der Entwicklung abwandelt, müssen "notgedrungen" Rekapitulationen erfolgen.

Angesichts der u.E. nicht abzuleugnenden zahlreichen, sich auch in rudimentären Organen manifestierenden Rekapitulationen ... darf das biogenetische Grundgesetz in seiner modifizierten Fassung nicht generell abgelehnt werden.

An diesem Zusammenhang anknüpfend, sind nun bei EvoDevo *heterochrone Prozesse* als Folge von Modularität zunehmend in der Diskussion (s. z.B. **Futuyma** 1990; **Bininda-Emonds et al.** 2002; **Jeffery et al.** 2002; **Hall** 1996, 2003). Dies soll im folgenden Abschnitt ausführlicher erörtert werden.

### 1. Heterochronie als Motor der Evolution. Rekapitulation vs. Modifikation?

Wie bereits ausgeführt wurde, versteht man unter Heterochronie die zeitliche Verschiebung in der zu erwartenden Reihenfolge von Entwicklungsereignissen. Durch das "Ineinanderschieben" von Strukturen während der Organmorphogenese können *qualitativ neue* Merkmale entstehen, die keine Rekapitulation mehr zeigen. Dies ist allerdings nicht zwingend der Fall, denn auch *Neuheiten* können (wie alles, was eine Phylogenese durchlaufen hat), Rekapitulationen zeigen. Sie lassen sich jedoch nur *stadiengerecht* vergleichen, bleiben also auf die entsprechenden Embryonal- oder Larvalstrukturen beschränkt.

Nach **Kirschner und Gerhart** (2005) sind Heterochronien Ausdruck einer "facilitated variability". Ihrer Theorie zufolge bleiben zahlreiche Merkmale und Kernprozesse (*core processes*) aufgrund ihrer funktionellen Bedeutung in der Individualentwicklung konserviert. Gleichwohl bietet das "Neuarrangement" solcher Strukturen und Regulationsmechanismen genügend Spielraum, um die Ontogenese

vielfältig abzuwandeln. Wenn Mutationen auftreten – etwa an Genen, die das Ausschütten von Wachstumshormonen regulieren oder auf andere Weise die zeitliche Entwicklung der Merkmale während der Keimesentwicklung beeinflussen (z.B. Hox-Gene), könnten die genetischen Wechselwirkungen, spezifisch für jeden Organismus, so weit abgewandelt werden, dass auf der *Ebene des Phänotyps* ein breites Spektrum morphologischer Neuheiten entsteht.

Das konstruktive "Recycling" konservierter Strukturen kann also erstaunlich vielfältig sein – etwa wenn ontogenetische Umstrukturierungen gegebenenfalls nicht in der Reihenfolge ablaufen, wie sie phylogenetisch erfolgt sind. Gleichwohl wird in der Gesamtschau bei allen Modifikationen ein *konservatives* Moment festgeschrieben, worauf die Mosaik-Evolution und Hierarchie des natürlichen Systems basiert, die sich auch in der Ontogenese häufig in Gestalt von *Rekapitulationsmorphogenesen* widerspiegelt. **Minelli und Fusco** (2005, S. 520) äußern sich dazu wie folgt:

The origin of evolutionary novelties is a central topic in evolutionary developmental biology (evo–devo) studies. In any new feature, there is a conserved component that is either structural or related to the underlying genetic control, but it is not always obvious what is really new and what is conserved. Nevertheless, disentangling this blending of old and new features is basic to understanding mechanisms of evolutionary change.

Natürlich war sich auch schon Haeckel darüber im Klaren, dass der Embryo keinesfalls *ausschließlich* rekapitulierte Strukturen, sondern stets ein "mosaic of primitive (palingenetic) and advanced (caenogenetic) characters" zeigt (**Richardson und Keuck** 2002, S. 500). So geht das Heterochronie-Konzept originär auf Haeckel zurück, der es im Rahmen des "Biogeneti-

schen Grundgesetzes" als Ursache für das Fehlen von Rekapitulation heranzog.<sup>5</sup>

Dementsprechend wird in zahlreichen Arbeiten im Bereich der vergleichenden Embryologie und evolutionären Entwicklungsbiologie auf Haeckels Theorien und Darstellungen – wenn auch in Teilen kritisch – rekurriert (s. z.B. **Duboule** 1994; **Sander** 2004; **Kirschner und Gerhart** 2005) und Haeckel als Wegbereiter wichtiger Methoden der vergleichenden Embryologie und Entwicklungsbiologie hervorgehoben (z.B. in **Bininda-Emonds et al.** 2002; **Hoßfeld und Olsson** 2003). **Bininda-Emonds et al.** (2002, S. 298) schreiben:

Ernst Haeckel pioneered the study of developmental sequences. His approach was explicitly evolutionary, in that he attempted to account for the relationships among organisms ... However, he did not use quantitative methods (and sometimes appears not to have used real data at all; Richardson 1995) ... Haeckel never analysed these heterochronies in detail. One reason for this is that the quantitative analysis of developmental sequences within a phylogenetic framework is impractical without the use of computers.

Richardson und Jeffery unterstreichen die wissenschaftliche Relevanz der *Biogenetischen Grundregel* als theoretische Grundlage der modernen EvoDevo-Forschung noch deutlicher, wobei auch sie betonen, Haeckels Heterochronie-Konzept sei zum Dreh- und Angelpunkt zahlreicher vergleichender Methoden geworden:

... Jonathan Jeffery showed how Haeckel's work is relevant to modern ef-

<sup>5</sup> Haeckel ging jedoch die tragende Rolle der Heterochronie als Generator *morphologischer Neuheiten* noch nicht auf – für ihn bewerkstelligt sie nur der Anpassung des Embryos an das Binnenmilieu, so dass das Heterochronie-Konzept über viele Jahrzehnte verschüttet blieb. Erst im Rahmen der evolutionären Entwicklungsbiologie, welche die Heterochronie als wichtigen evolutionären Mechanismus einstuft, erlebte das Konzept eine ungeahnte Renaissance (**Müller** 2005).

forts to develop a phylogenetic embryology. He noted that the Biogenetic Law can be seen as a statement about sequence heterochrony, and this is a foundation for modern comparative methodologies such as event pairing (**Richardson und Jeffery** 2002, S. 248).

Bei dem genannten "*event pairing*" handelt es sich um eine Methode der vergleichenden Embryologie, deren Ziel darin besteht herauszufinden, wie im Laufe der Stammesgeschichte die ontogenetischen Entwicklungssequenzen (*developmental sequences*) der verschiedenen Organismen durch heterochrone Prozesse abgewandelt wurden. Dazu werden mehrere Entwicklungsereignisse (*events*), die während der Ontogenese eintreten, paarweise in ihrer zeitlichen Reihenfolge miteinander verglichen und die Ergebnisse mithilfe eines Zahlencodes dokumentiert. Vergleicht man nun die so gewonnenen Daten verschiedener Spezies miteinander, lässt sich die Evolution (bzw. Modifikation) der Entwicklungssequenzen im Detail aufschlüsseln.

### Weltanschauliche Kritik am Konzept der Heterochronie

Inwieweit hat sich nun die Integration der vergleichenden Methoden zur Klärung einzelner Aspekte der Ontogenese und Phylogenese als brauchbar erwiesen? Der Evolutionsgegner H. **Ullrich** (2006) zeichnet ein sehr einseitiges Bild, indem er erklärt, "die Untersuchungen, ob durch Heterochronien ... die großen Unterschiede unter den Säugetieren zu erklären sind, führte zu einem negativen Ergebnis". Und bei **Junker und Scherer** (2006, S. 201) heißt es hierzu:

Nicht die lange favorisierten Heterochronien ..., sondern andere unbekanntere "Entwicklungszwänge" (constraints) sind es, die die Vielfalt unter den Säugetieren phylogenetisch bestimmt haben sollen (Bininda-Emonds et al. 2003b) ... "Event-pairing" vermag keine Antwort auf die Frage nach den kausalen Mechanismen eines solchen Wandels im Raum-Zeit-Kontinuum des sich entwickelnden Organismus zu geben.

**Ullrich** (2006) zieht daraus den Schluss:

"Welche Mechanismen zur Radiation der Säugetiere führten, bleibt weiter offen."

Die Behauptung, der Mechanismus der Heterochronie würde die Entstehung der Säugetiere nicht erklären, beruht jedoch auf einer Missinterpretation der von ihnen zitierten Arbeit. Tatsächlich stellen **Bininda-Emonds et al.** (2003b) lediglich fest, dass bei den Säugetieren im Vergleich mit anderen Taxa (Amphibien, Vögeln) relativ wenig *Sequenzheterochronien* auftreten, so dass der Mechanismus nicht die Divergenz *aller* Säugetierlinien erklären kann. Sie führen die *Diversität* der Säugetiere aber nicht etwa auf "unbekannte Entwicklungszwänge" zurück, wie Junker und Scherer schreiben (Zwänge erzeugen für sich allein genommen ohnehin niemals Neuheiten, sondern "kanalisieren" lediglich das Evolutionsgeschehen), sondern verweisen wiederum auf Heterochronien, nämlich auf *allometrisches Wachstum* in der späteren Phase der Entwicklung (*allometrische Heterochronien*); s. **Bininda-Emonds et al.** (2003b, S. 347).

Von "unbekannten" Mechanismen kann also gar nicht die Rede sein, zumal Sequenzheterochronien gerade als elementarer Schlüssel zum Verständnis der Evolution der Amphibien und Vögel gesehen werden, was **Bininda-Emonds et al.** (2003b) explizit betonen. Ähnlich schreibt **Haubold** (2000, S. 219):

Veränderungen in der Rate von Ereignissen der ontogenetischen Entwicklung im Vergleich zur Ahnensituation gilt es in der Evolution der Dinosaurier stärker als bisher zu beachten. So scheint die Entstehung neuer Arten von Faktoren wie beschleunigtes Wachstum, verzögertes Ende des Wachstums sowie auch früherem Beginn des Wachstums geprägt gewesen zu sein, die sog. Peramorphose. Solche Vorgänge führten auch zu der enormen Größe vieler Dinosaurier. Hohe Wachstumsraten mit einer Beschleunigung in Frühstadien waren besonders wichtige

und die weitere Ausgestaltung prägende heterochrone Prozesse, noch dazu wenn sie mit Hypermorphose kombiniert auftraten. Nicht zuletzt beim Übergang von nicht-aves Theropoden zu den Vögeln spielt Heterochronie im Wachstum eine entscheidende Rolle. Das erfolgt im Wesentlichen durch Fixierung paedomorpher Stadien unter den Merkmalen des Schädels.

Derartige Literatur glänzt bei den Evolutionsgegnern durch Abwesenheit. Die Behauptung, "die Integration der vergleichenden phylogenetischen Methoden zur Klärung einzelner Aspekte der Ontogenese [blieb] auf allen Ebenen ohne Erfolg" (**Ullrich** 2006), muss daher als rhetorisches Stilmittel ("cherry picking") gewertet werden: Die Evolutionsgegner greifen sich sehr *selektiv* einige Details aus den Arbeiten von **Bininda-Emonds et al.** (2003b) heraus, die sich unter Vernachlässigung des Kontextes evolutionskritisch deuten lassen und übergehen den Rest.

## 2. "Developmental constraints", Rekapitulation und EvoDevo

Es gibt, wie **Hall** (2003) hervorhebt, zwei unterschiedliche Strömungen, auf die die Begründung der evolutionären Entwicklungsbiologie zurückgeführt werden kann. Während die einen eher in Goulds 1977 erschienenem Standardwerk ("Ontogeny and Phylogenie") die Geburtsstunde von EvoDevo sehen, weil er als einer der ersten die Relevanz der *Heterochronie* als Mechanismus "makroevolutionärer" Veränderungen betonte, sehen die anderen in EvoDevo eher das Kind der molekularen Entwicklungsbiologie, die mit der Entdeckung der *Homöobox-Gene* in den 1970er und 80er Jahren einen ihrer Höhepunkte erreichte (z.B. **Arthur** 2002, S. 758). Weshalb sind Homöobox-Gene für die EvoDevo-Forschung wichtig, und was haben sie mit dem Rekapitulationskonzept zu tun?

Wie eingangs betont wurde, ist es das Ziel von EvoDevo, die Regulationsmechanismen in der Ontogenese zu erforschen sowie den Einfluss der daran beteiligten Gene aufzuschlüsseln, weil darin ein

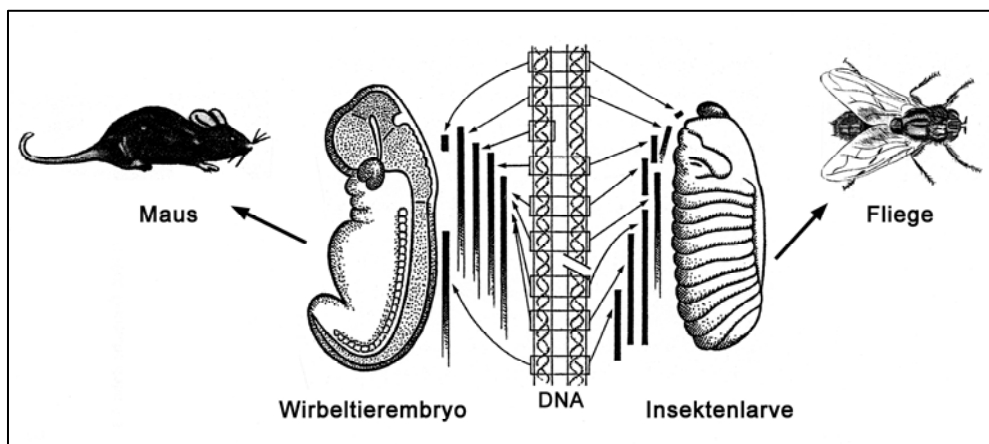


wesentlicher Aspekt zum Verständnis evolutionärer Vorgänge zu sehen ist. Dabei gilt es insbesondere dem genannten Faktum der *Modularität* Rechnung zu tragen, d.h. es gilt nicht nur den evolutionären *Wandel*, sondern auch die Frage zu beantworten, weshalb dieser Wandel über weite Bereiche enorm konservativ verläuft (**Hall** 1996; **Arthur** 2000, 2002; **Müller und Hassel** 2005, S. 261).

Während die Synthetische Evolutionstheorie mit Blick auf derartige Fragen insofern vor einem Problem steht, als die *Umweltselektion* das "konservative Verhalten des Genoms" nicht befriedigend zu erklären vermag (**Schmidt** 1985, S. 188),

lenkt EvoDevo das Augenmerk auf die in der Ontogenese vorherrschenden Selektionsbedingungen und Mechanismen.

Entscheidend ist dabei der Gedanke, dass die in der Ontogenese gebildeten Merkmale zu *funktionellen Gruppen* organisiert sind und einem System hierarchischer Kontrolle unterstehen. In diesem System regulatorischer Gen-Wechselwirkungen (für das **Riedl** 1990 den Begriff "epigenetisches System" geprägt hat) spielen die Homöobox-Gene eine große Rolle, da sie als "Hauptschalter" (Regulatorgene) die koordinierte Wirkung von Gruppen anderer Gene auslösen (Abb. 15).



**Abb. 15:** Expressionsmuster von Homöobox-Genen bei einem Wirbeltier (Maus) und einem Gliederfüßer (Fliege). Die Embryonen sind in ihren phylotypischen Stadien wiedergegeben. Einander entsprechende (homologe) Hox-Gene bei Maus und Fliege werden während der Entwicklung in ähnlicher Abfolge überlappend exprimiert. Aus: **Kutschera** (2006, S. 241), nach **Gerhart und Kirschner** (1997).

Unter evolutionären Gesichtspunkten lässt sich die Entstehung des epigenetischen Systems durch fortwährendes Verschalten von Genen unter die jeweiligen Hauptschalter erklären. Eine solche Genkopplung wird immer dann selektiv "festgehalten", wenn die durch sie ausgeprägten Merkmale einen Funktionszusammenhang herstellen bzw. eine funktionell sinnvolle phänotypische Kopplung zur Folge haben. Auf diese Weise erhöht sich die "Trefferchance" für eine günstige Mutation erheblich, da die funktionell integrierten Komponenten einer

Struktur nicht mehr "warten" müssen, bis die anderen "richtig" mutieren. Man könnte sagen, die "Loszahl" der möglichen Mutationen wird durch Kopplung verringert, so wie die Zahl möglicher Würfelwurfkombinationen durch Verkleben mehrerer Würfel verringert wird.

Wichtig für das Verständnis der Rekapitulation ist, dass die so miteinander gekoppelten Merkmale nun nicht mehr *unabhängig* voneinander ("in alle Richtungen") variieren können, wenn eine Mutation am Regulatorgen das Zusammenspiel

aller untergeordneten Gene gleichzeitig verändert. Es kommt hinzu, dass die historisch gewachsenen Regulationsvorgänge, die in der Ontogenese die Formbildung steuern, dem Gestaltwandel wie ein Zwangskorsett *Beschränkungen* (sog. "*Entwicklungszwänge*" oder "developmental constraints") auferlegen. Diese Entwicklungszwänge sind das Ergebnis einer funktionellen Abhängigkeit zwischen den Merkmalen. Zahlreiche Merkmale sind konstruktiv *notwendig* für das Überleben der Organismen; die verschiedenen Strukturen spielen z.B. in Form von Induktoren, Platzhaltern etc. bei der formgerechten Entwicklung weiterer Merkmale eine wichtige Rolle.

Solche "*hochbebürdeten*" Merkmale lassen sich aufgrund *intraembryonaler Selektion* nur noch entlang günstiger "Entwicklungsrouten" oder im Extremfall überhaupt nicht mehr verändern (wie z.B. das Herz oder der Wirbelkanal der Vertebraten), selbst dann nicht, wenn dies *externe* Selektionsbedingungen fordern sollten. Futuyma drückt dies folgendermaßen aus:

Entwicklungsintegration übt Zwänge auf die Evolution aus ... Wenn entwicklungs-mäßig integrierte Merkmale durch genetische "Schalter" kontrolliert werden, kann durch Mutation eines Schalters die Entwicklung in einen anderen, aber auch harmonischen Kanal geleitet werden. Solche integrierten Systeme zeigen wahrscheinlich ein limitiertes, wiederholt auftretendes Variationsrepertoire. Daraus entstehen folglich Parallelentwicklungen und atavistische Varianten, die in rekapitulierender Weise die ursprünglichen Grundzüge des Entwicklungsprogramms enthüllen (Futuyma 1990, S. 497 f.)

### 3. Ontogenetische Rekapitulation und phylotypisches Stadium: Voraussetzungen, Positionen, Kritik.

Im Zusammenhang mit den in der Ontogenese vorherrschenden Entwicklungszwängen ist vor allem die Idee, dass die verschiedenen Vertreter eines Tierstammes (wie z.B. die Insekten oder Wirbeltiere) bestimmte Abschnitte der Keimesentwick-

lung in einer für das Taxon charakteristischen Weise beibehalten bzw. ein so genanntes "*phylotypisches Stadium*" (Sander 1983) oder "*zootype*" (Slack et al. 1993) durchlaufen, in der modernen Embryologie sowie in der evolutionären Entwicklungsbiologie wegweisend. Diese von Seidel (1960) als "*Stadium der Körpergrundgestalt*" bezeichnete Entwicklungsphase kennzeichnet ein Stadium, das eine maximale Ähnlichkeit in den Entwicklungsgängen der unterschiedlichen Spezies einer Gruppe erkennen lässt (Sander 2004; Schmidt und Starck 2004; Müller und Hassel 2005, S. 227 – 235, 260).

Das ungeahnte Interesse an diesem Stadium ist auf die Durchbrüche in der Entwicklungsgenetik zurückzuführen, in der sich mehr und mehr abzeichnet, dass die Ausprägung der allgemeinen Züge des Körperbaus durch nahezu identische Regulatorgene bedingt wird, die kurz vor Ausprägung des phylotypischen Stadiums aktiv werden. So ist bekannt, dass die Gene im Hox-Komplex die Ausformung der "Körpergrundgestalt" steuern und mit weiteren Gen-Komplexen die Ausprägung einer ganzen Serie "*phylotypischer Stadien*" bedingen, wie z.B. den von Minelli und Schram (1994) beschriebenen "phylotypes that correspond to other complexes of genes, in concert with the Hox complex and their expression, that control more specific aspects of metazoan body architecture" (S. 66).

Da der Forschungsbereich EvoDevo unmittelbar an die Entdeckung der Homöobox-Gene anknüpft, gewinnt auch das Konzept der ontogenetischen Rekapitulation als Leitbild an Bedeutung (Sander 2004, S. 164 f.), da die für die gemeinsame Basisorganisation verantwortlichen Steuergene und die damit einhergehenden Regulationsmechanismen in relativ hohem Maße konserviert geblieben sind. Dementsprechend knüpfen zahlreiche Embryologen und Entwicklungsbiologen in ihren Arbeiten auf das Modell des "phylotypischen Stadiums", des "Zootypus" oder der "phylotypischen Periode" an (z.B. Sander 1983, 2004; Elinson 1987; Wolpert 1991; Slack, Holland und Graham 1993;

Duboule 1994; Minelli und Schram 1994; Collins 1995; Hall 1996,1997; Galis und Metz 2001; Galis et al. 2003; Schmidt und Starck 2004; Kirschner und Gerhart 2005; Müller und Hassel 2005).

Bereits Ballard (1976) entdeckte bei den Vertebraten ein Stadium maximaler Ähnlichkeit, das "Pharyngula-Stadium"; es zeigt

the basic anatomical pattern of all vertebrates in its simplest form: a set of similar organs similarly arranged with respect to a bilaterally symmetrical body axis, possessing chiefly the characters that are common to all the vertebrate classes ... (S. 392).

Wolpert (1991) definiert indes das Neuralstadium als "*phylotypisches Stadium*", in dem die Bildung des Neuralrohrs als Anlage des späteren Zentralnervensystems erfolgt. Bei den *Insekten* entspricht die Körpergrundgestalt dem von Sander (1976) identifizierten Stadium des voll segmentierten Keimstreifs, das sich aus ganz unterschiedlichen Frühstadien heraus entwickeln kann. Sander (1983, 2004) beschreibt, wie die Entwicklung auf dieses Stadium maximaler Ähnlichkeit zuläuft – entweder durch räumlich und zeitlich aufeinander folgende Bildung der einzelnen Segmente (*Kurzkeim*) oder durch nahezu gleichzeitiges Abgrenzen aller Segmente in einer ausgedehnten, zuvor strukturell einheitlichen Zellschicht (*Langkeim*) (s. auch Hall 1996).

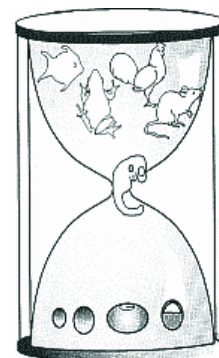
Interessanterweise tritt das phylotypische Stadium bei den Wirbeltieren und Insekten nicht zu Beginn, sondern erst in der *mittleren Periode* ihrer Entwicklung auf. Nach Auftreten der "Körpergrundgestalt" ist die Divergenz in Richtung der artspezifischen, individuell verschiedenen Larval- oder Adultstrukturen dramatisch. Für die charakteristischen Entwicklungsgänge wurde von diversen Autoren (Elinson 1987; Duboule 1994; Collins 1995) das so genannte "*Sanduhrmodell*" entwickelt, welches den "phylotypischen" Zustand in der "Wespentaille" des Entwick-

lungsgangs beschreibt (Abb. 16). Sander (2004, S. 166) bemerkt hierzu:

Aus vielfältig spezialisierten Anfängen heraus nimmt die zwischenartliche Ähnlichkeit zunächst zu und erreicht ihren Höhepunkt, wenn die Grundstruktur des Körpers hervortritt. Diese ist bei den Wirbeltieren charakterisiert durch Neuralrohr, Chorda, Somiten und jenen pharyngealen Anlagenkomplex, aus dem sich bei wasserlebenden Formen die Kiemen entwickeln. Ab diesem Stadium divergieren die Entwicklungsgänge zunehmend in Richtung auf die jeweils artspezifische Endgestalt des Körpers ...

Slack, Holland und Graham (1993) definieren indes unter Berücksichtigung der Rolle der Hom-/Hox-Gene bei der Entstehung der Basisorganisation den universellen "*Zootypus*" als Minimaldefinition eines Mehrzellers, der im phylotypischen Stadium ausgeprägt wird. Die Autoren zeigen, wie dieses Modell zur Lösung phylogenetischer und taxonomischer Probleme beitragen kann.

Basierend auf dem "zootype" unterscheiden Minelli und Schram (1994) fünf "*phylotypes*": den "*platytype*", wie er bei den Plattwürmern zu beobachten ist, den "*cyclotype*" der *Cnidaria* (Hydra) und *Ctenophora*, den "*malacotype*" der Mollusken, den "*arthrotype*" der Insekten sowie den "*trimerotypus*" der Hemichordaten.



**Abb. 16:** Das "hourglass model" (Sanduhrmodell). Der Grad der Ähnlichkeit der Wirbeltierembryonen ist in der mittleren Periode ihrer Embryonalentwicklung überdurchschnittlich hoch, während in der vorangegangenen und nachfolgenden Periode die artspezifischen Unter-

schiede dominieren. Nach **Elinson** 1987, **Duboule** 1994 und **Collins** 1995

An die vorangestellten Überlegungen anknüpfend, schlägt **Hall** (1996) ein allgemeines Entwicklungsschema der Metazoen vor, das vier Phasen umspannt: An erster Stelle steht die Ausprägung des allgemeinen "Zootypus", gefolgt von der Bildung der für den jeweiligen Tierstamm charakteristischen Körpergrundgestalt im phylotypischen Stadium, die jeweils unter der Kontrolle des Hox-Komplexes erfolgt. An dritter Stelle folgt die Ausdifferenzierung der Organe durch induktive Wechselwirkung zwischen den Teilen des Embryos, gefolgt von einer "funktionellen Integration" durch epigenetische Regulationsprozesse.

Sanders Begriff vom "Leitbild der ontogenetischen Rekapitulation" erscheint manchen übertrieben; es lässt sich sogar eine reine Begriffskritik im Umfeld einiger Evolutionsgegner feststellen. Immerhin lässt sich einwenden, dass in entwicklungsbiologischen Arbeiten oft nicht explizit von *Rekapitulation* gesprochen wird, ja dass bei einigen Vertretern der experimentellen Entwicklungsbiologie der Begriff regelrecht verpönt zu sein scheint. Wie aber oben dargelegt wurde, konzentriert sich die Kritik in der Regel nur auf das *Biogenetische Grundgesetz* und den damit assoziierten typologischen Hintergrund, nicht aber auf *das moderne Schema* der ontogenetischen Rekapitulation, von der Sander sprach (und in dem sich natürlich essentielle Teilstücke des Biogenetischen Grundgesetzes wiederfinden).

Außerdem sei an Breidbach erinnert, der die Funktion des Rekapitulationskonzepts als Leitbild wie folgt zum Ausdruck brachte: "The zootype concept in fact outlined an idea pretty close to Haeckel's view of the ontogeny recapitulating phylogeny (Slack et al. 1993)" (**Breidbach** 2002, S. 293). Auch **Fischer** (1997, S. 377 – 379) weist bei aller Kritik am "biogenetischen Denken" darauf hin, dass die Vertreter der Konzepts vom Zootypus insofern in Haeckelscher Tradition stehen, als sie rekapi-

tativ denken. Ähnlich betonen **Schmidt und Starck** (2004, S. 446):

... the paradigmatic character of Haeckel's biogenetic law has persisted until recent years as found in terms like "Körpergrundgestalt" (Seidel, '60), "phyletic stage" (Cohen, '77), or the "phylotypic stage" (Sander, '83) ...

Die Autoren betonen ferner, das Konzept vom phylotypischen Stadium "has become a central paradigm in developmental biology" (S. 447). Ein "zentrales Paradigma" der evolutionären Entwicklungsbiologie aber, das mit dem modernen Konzept der ontogenetischen Rekapitulation assoziiert ist, sollte nach meiner Ansicht mit dem Begriff "Leitbild" (als Synonym für *Heuristik und Modellbildungsinstanz*) adäquat umschrieben sein, auch wenn die Autoren hinzufügen, dass das Paradigma bislang erst in Ansätzen untersucht wurde ("has only rarely been tested") und dass eine gewisse interspezifische Variabilität durch "heterochronic shifts" im phylotypischen Stadium zu berücksichtigen sei.

Einen ernsteren Einwand erheben **Bininda-Emonds et al.** (2003a), die im Rahmen einer breit angelegten Studie nahe legen, dass im mittleren Stadium der Embryonalentwicklung der Wirbeltiere nicht etwa eine verminderte, sondern eine *erhöhte* interspezifische Variabilität aufträte, was das "Sanduhrmodell" geradezu auf den Kopf stellen würde:

Given our results, the onus is now clearly on proponents of the phylotypic stage both to provide a clear definition of it and to support its existence using comparative quantitative data. In the absence of the latter, we argue against the existence of a phylotypic stage (or "period" *sensu* Richardson 1995) in vertebrates. Instead, the pattern of development more closely resembles a "spinning top" ... with reduced PD [phenotypic diversity] at both ends (S. 346).

Freilich kommt es in *allen* Embryonalstadien (auch im phylotypischen) zu zeitlichen Verschiebungen in der Reihenfolge von Entwicklungsereignissen, so dass sich je

nach Spezies verschiedene Organe zu unterschiedlichen Zeitpunkten entwickeln können. Diesbezüglich gibt es "nicht wenige Ausreißer ... In vielen Tiergruppen verläuft die Embryonalentwicklung eher gruppentypisch als phylotypisch und spiegelt eher die jüngste Evolutionsgeschichte wider als die große altehrwürdige Stammesgeschichte" (**Müller und Hassel** 2005, S. 246). Die These, wonach in der mittleren Entwicklungsphase generell eine *höhere Variabilität* vorliege als in den übrigen, konnte durch experimentelle Untersuchungen allerdings *nicht* bestätigt werden.

**Galis und Metz** (2001) zeigten im Einklang mit dem Modell vom phylotypischen Stadium, dass teratogene Substanzen die Embryonalentwicklung vor allem *in der mittleren Periode* empfindlich stören. **Galis et al.** (2003) postulieren, dass Mutationen aufgrund der komplexen Interaktion bestimmter Module vielschichtige (pleiotrope) Effekte zeigen können, die negativ selektioniert werden und eine relative Konservierung der Basisorganisation zur Folge haben. Bei Tierarten, in denen die Module *nicht* mit transienten Strukturen interagieren, zeigt sich hingegen eine erhöhte Variabilität.

Neuere Untersuchungen von **Schmidt und Starck** (2004) deuten ebenfalls auf eine *verminderte* Variabilität in der mittleren Entwicklungsperiode aufgrund funktioneller Zwänge hin:

... the phylotypic stage emerges because of internal constraints rather than as a result of natural selection. This result supports the idea of Raff ('94, '96) that during middle embryogenesis high interconnectivity of embryonic traits limits developmental variability, during later development, the embryo is compartmentalized into independent modules which allow for more variability (S. 455).

We think that the results from our experiments and their interpretation as internal constraints are not in contrast to the results obtained by Galis and co-workers. If the "phylotypic period" evolved because of developmental constraints or a high degree of morphological integration, then a disruption of such

interactions may result in increased teratogenesis and ultimately increased mortality and as described by Galis and Metz (2001) for mice. Lethal effects of teratogens do not allow to differentiate between different evodevo processes because interrupted functional correlations and spreading of detrimental effects through the embryo may both result in increased (later) mortality. Our results also agree with Richardson ('95) who showed that there is no highly conserved embryonic stage in vertebrate embryos but rather a period of general similarity (S. 456).

Heutzutage entdeckt der molekularbiologisch arbeitende Entwicklungsbiologe auch "zunehmend mehr orts- und zeitspezifisch exprimierte Gene, welche die gemeinsame Basisorganisation betonen" (**Müller und Hassel** 2005, S. 233). Neueste entwicklungs-genetische Untersuchungen zu der Entwicklung des Gehirns der Wirbeltiere unterstreichen die Brauchbarkeit des Konzepts vom phylotypischen Stadium als Modellbildungsinstanz ebenfalls sehr eindrucksvoll. **Mueller** et al. (2006) schreiben hierzu:

We propose that this pattern corresponds to some sort of phylotypic stage in vertebrate neurogenesis (as suggested for general body development; Slack et al., 1993) useful to identify for cross-species comparisons and for the improvement of each given model system in the investigation of neurogenesis. For example, our study here indicates that there is an early mass production of GABA cells, that may be accompanied by the production of glutamatergic cell masses, followed in subsequent steps by the emergence of less abundant neurochemical neuronal cell types, such as dopaminergic, serotonergic, and cholinergic cells. After neural determination took place, the derived cells can migrate and express their phenotype at a distance from the place of birth and determination. The concept of a phylotypic stage of neuronal phenotype development as proposed here may help in the integration of such observations in a particular and also in between diverse vertebrate organisms.

Fazit: Bei *genauer* Betrachtung weist die mittlere Entwicklungsperiode von Art zu Art zwar Unterschiede auf, die in einigen Fällen zu einer erheblichen Umorganisation führen können. Dennoch ist die Entwicklungsperiode der Wirbeltiere, in der die Gene im HOM/HOX-Komplex aktiv werden, durch eine gemeinsame Basisorganisation gekennzeichnet, und bei den Insekten ist das phylotypische Stadium nie infragegestellt worden.

Nach **Sander und Schmidt-Ott** (2004, S. 79) ist der ganze Streit zwischen den Befürwortern und Gegnern des Modells vom "phylotypischen Stadium" ohnehin nur eine Frage der Perspektive und nicht Ausdruck grundsätzlicher konzeptioneller Unterschiede. Letztlich geht es nur um die Frage, wie breit die "Wespentaille" der "Sanduhr" sein darf, ob man lieber von einem "Stadium", einer "Phase" oder "Periode" sprechen und wie viele Heterochronien man im Rahmen des Modells vom phylotypischen Stadium zulassen möchte:

The bottle necks in various hourglass diagrams differ symptomatically: the threshold for claiming a phylotypic stage is obviously lower in Fig. 7 (Sander '93) than in the schemes of Duboule ('94...) and Bininda-Emonds et al. (2003...), where it resembles that of a Bordeaux bottle. Hence, and with reference to a well-known adage, one might conclude that some people are interested in the forest and therefore admit less stringent criteria of external morphology, while others feel on safer ground when study-

ing the trees that differ so much at close looks ... That mid-embryogenesis in insects and vertebrates reveals common descent cannot any more be doubted; in this respect, Haeckel was right notwithstanding his "adapted" figures.

Unter diesem Gesichtspunkt halten viele Entwicklungsbiologen die Kritik an der Existenz des phylotypischen Stadiums für überzogen. **Hall** (1997, S. 462 f.), einer der führenden amerikanischen EvoDevo-Vertreter, bemerkt zur Kritik von Richardson et al. (1997):

I do not, however, share their view that the phylotypic stage should be replaced by a phylotypic period ... Arriving at conserved stages by different mechanisms or with different numbers of repeated units is not a reason for negating the existence of the stages. Rather, temporal variability in the appearance of conserved characters directs us to seek the phylogenetic suite of characters that typifies a taxon; to ask why those characters so often appear at a conserved phylotypic stage; and to understand which developmental and evolutionary processes regulate the temporal and spatial appearance of those characters. To abandon the phylotypic stage for one sub-phylum (vertebrates) without considering the abundant evidence for phylotypic stages among invertebrates is premature. Phylotypic stages can be recognized in short-, intermediate- and long-germ-band insects, even when mechanisms that establish insect segments vary and when time of completion of that stage has been modified ...

---

## H. Danksagung

---

Mein Dank gilt den Herren PD Dr. Uwe Hoßfeld und Prof. Dr. Lennart Olson (beide Jena), die meine Arbeit kritisch durchgesehen haben. Ferner sei Günter Heilmann (Frankfurt) sowie Thomas Waschke (Herborn) gedankt, die den vorliegenden Beitrag indirekt mit ihren Anregungen und Diskussionen gefördert haben. Prof. Dr. U. Kutschera danke ich für die Erlaubnis, einige seiner Abbildungen in dieser Arbeit reproduzieren zu dürfen. Für eventuell verbliebene Fehler bin allein ich verantwortlich.

---

## I. Literatur

---

- Agassiz, L. (1857): Essay on Classification. In: Lurie, E. (1962): Contributions to the Natural History of the United States, 1. Harvard University Press: Cambridge.
- Arthur, W. (2000): The origin of animal body plans. A study in evolutionary developmental biology. Cambridge University Press: Cambridge (Paperback).
- Arthur, W. (2002): The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature* 415, 757 – 764.
- Arthur, W. (2004): Biased embryos and evolution. Cambridge University Press: Cambridge.
- Ballard, W.W. (1976): Problems of Gastrulation: Real and Verbal. *Bioscience* 26, 36 – 39.
- Baer, K.E. von (1828): Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Borntträger: Königsberg.
- Behe, M.J. (1998): Embryology and Evolution. *Science* 281, 348.
- Bender, R. (1998): Der Streit um Ernst Haeckels Embryonenbilder. *Biologie in unserer Zeit* 28, 157 – 165.
- Berge, C. (1998): Heterochronic processes in human evolution. An ontogenetic analysis of the hominid pelvis. *American Journal of Physical Anthropology* 105, 441 - 459.
- Bininda-Emonds, O.R.P.; Jeffery, J.E.; Coates, M.I.; Richardson, M.K. (2002): From Haeckel to event-pairing: the evolution of developmental sequences. *Theory Biosci.* 121, 297 – 320.
- Bininda-Emonds, O.R.P.; Jeffery, J.E.; Richardson, M.K. (2003a): Inverting the hourglass: quantitative evidence against the phylotypic stage in vertebrate development. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270, 341 – 346.
- Bininda-Emonds, O.R.P.; Jeffrey, J.E.; Richardson, M.K. (2003b): Is Sequence Heterochrony an Important Evolutionary Mechanism in Mammals? *J. Mammal. Evol.* 10, 335 - 361.
- Bonik, K.; Grasshoff, M.; Gutmann, W.F. (1978): Die funktionelle Bedeutung der Metamerie in der Embryonalentwicklung der Gliedertiere. *Natur und Museum* 108, 334 – 344.
- Bowler, P.J. (1988): The Non-Darwinian Revolution: Reinterpreting a Historical Myth. Johns Hopkins University Press: Baltimore.
- Breidbach, O. (2002): The former synthesis – Some remarks on the typological background of Haeckel's ideas about evolution. *Theory Biosci.* 121, 280 – 296.
- Cohen, J. (1977): Reproduction. Butterworth: London.

- Collins, P. (1995): Embryology and development. In: Williams, P. et al. (Hrsg.): Gray's anatomy, 38<sup>th</sup> edition. Churchill Livingstone: New York, 91 – 341.
- Darwin, C.R. (1859): On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray: London.
- De Beer, G.R. (1958): Embryos and ancestors. Clarendon Press: Oxford.
- De Lamarck, J.-B. (1809): Philosophie zoologique: ou exposition des considerations relatives a l'histoire naturelle des animaux, a la diversite de leur organisation et des facultes qu'ils obtiennent. Savy: Paris.
- Duboule, D. (1994): Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony. Development (Suppl.) 135 – 142.
- Elinson, R.P. (1987): Change in developmental patterns: embryos of amphibians with large eggs. In: Raff, R.A.; Raff, E.C. (Hrsg.): Development as an evolutionary process. Alan R. Liss: New York, 1 – 21.
- Fioroni, P. (1980): Ontogenie – Phylogenie. Eine Stellungnahme zu einigen neuen entwicklungsgeschichtlichen Theorien. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 18, 90 – 103.
- Fischer, M.S. (1997): Cladismus, Phylotypus und biogenetische Grundregel. Theory Biosci. 116, 367 – 381.
- Futuyma, D.J. (1990): Evolutionsbiologie. Birkhäuser: Basel.
- Galis, F.; Metz, J.A.J. (2001): Testing the Vulnerability of the Phylotypic Stage: On Modularity and Evolutionary Conservation. J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) 291, 195 – 204.
- Galis, F.; Wagner, G.P.; Jockusch, E.L. (2003): Why is limb regeneration possible in amphibians but not in reptiles, birds, and mammals? Evolution and Development 5, 208 – 220.
- Garstang, W. (1922): The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law. J. Linn. Soc. Zool. 35, 81 – 101.
- Gerhart, J.; Kirschner, M. (1997): Cells, Embryos and Evolution. Blackwell Science: Massachusetts.
- Gilbert, S.F. (2003a): Ernst Haeckel and the Biogenetic Law (An informed opinion). In: Gilbert, S.F.: Developmental Biology. 7<sup>th</sup> edition. Sinauer Associates: Sunderland, MA. [7e.devbio.com/article.php?ch=23&id=219](http://7e.devbio.com/article.php?ch=23&id=219). Zugr. a. 14.10.05.
- Gilbert, S.F. (2003b): The morphogenesis of evolutionary developmental biology. Int. J. Dev. Biol. 47, 467 – 477.



- Gilbert, S.F. (2003c): Haeckel and the Vertebrate Archetype. In: Gilbert, S.F.: *Developmental biology*. 7<sup>th</sup> edition. Sinauer Associates: Sunderland, MA. [7e.devbio.com/article.php?ch=23&id=242](http://7e.devbio.com/article.php?ch=23&id=242). Zugr. a. 19.09.06.
- Gould, S.J. (1977): *Ontogeny and phylogeny*. Belknap Press: Cambridge, MA.
- Haeckel, E. (1866): *Generelle Morphologie der Organismen*. Bd. 2: *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*. Georg Reimer: Berlin.
- Haeckel, E. (1868): *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Entwicklungslehre im Allgemeinen und diejenigen von Darwin, Goethe und Lamarck im Besonderen. Georg Reimer: Berlin.
- Haeckel, E. (1874): *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammes-Geschichte. Engelmann: Leipzig.
- Hall, B.K. (1996): Baupläne, Phylotypic Stages, and Constraint. Why There Are So Few Types of Animals. *Evolutionary Biology* 29, 215 – 261.
- Hall, B.K. (1997): Phylotypic stage or phantom: is there a highly conserved embryonic stage in vertebrates? *Trends in ecology and evolution* 12, 461 – 463.
- Hall, B.K. (2003): Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *Int. J. Dev. Biol.* 47, 491 – 495.
- Haubold, H. (2000): Literaturbericht Dinosauria 1998/1999. *Zbl. Geol. Paläont.* 3 / 4, 185-250.
- Hertwig, O. (1906): Über die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie. In: Hertwig, O. (Hrsg.): *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, Bd. 3. Gustav Fischer: Jena, 149 – 180.
- Hessling, R.; Westheide, W. (1999): LSM analysis of development and structure of the central nervous system of *Enchytraeus crypticus* ('Oligochaeta', Enchytraeidae). *Zoomorphology* 119, 37 - 47.
- Hoßfeld, U.; Breidbach, O. (2005): Ernst Haeckels Politisierung der Biologie. *Blätter zur Landeskunde* 54, Thüringer Landeszentrale für Politische Bildung: Erfurt. [www.evolutionsbiologen.de/haeckpol.pdf](http://www.evolutionsbiologen.de/haeckpol.pdf), Zugr. a. 01.05.05.
- Hoßfeld, U.; Olsson, L. (2003): The Road from Haeckel: The Jena Tradition in Evolutionary Morphology and the Origins of "Evo-Devo". *Biology and Philosophy* 18, 285 – 307.
- Jahn, I. et al. (1982): *Geschichte der Biologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Jeffery, J.E.; Bininda-Emonds, O.R.P.; Coates, M.I.; Richardson, M.K. (2002): Analyzing evolutionary patterns in amniote embryonic development. *Evolution and Development* 4, 292 – 302.
- Junker, R.; Scherer, S. (1998/2006): *Evolution – ein kritisches Lehrbuch*. Weyel: Gießen.

- Junker, T. (2004): Geschichte der Biologie: Die Wissenschaft vom Leben. C.H. Beck: München.
- Kämpfe, L. (1992): Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. 3. Auflage, Gustav Fischer: Stuttgart.
- Kemp, B.; Oelschläger, H.A. (1997): Lebenskünstler im Wasser - Perfekte Anpassungen der Wale und Delphine. *Biologie in unserer Zeit* 27, 226 - 234.
- Khazen, A.M. (1993): Maximum entropy production principle as a motive force of progressive biological evolution. *Biofizika* 38, 531 – 551.
- Kirschner, M.W.; Gerhart, J.C. (2005): *The Plausibility of Life: Resolving Darwin's Dilemma*. Yale University Press: New Haven, CT.
- Kowalevsky, A.O. (1866): Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. *Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St.Pétersbourg*, VII<sup>e</sup> série, Tome 10, Nr. 15.
- Krauß, E. (1984): Ernst Haeckel. Biographien hervorragender Naturwissenschaftler, Techniker und Mediziner, Bd. 70. Teubner: Leipzig.
- Kutschera, U. (2004): *Streitpunkt Evolution. Darwinismus und Intelligentes Design*. LIT: Münster.
- Kutschera, U. (2006): *Evolutionsbiologie. 2. erweiterte Auflage*. Eugen Ulmer: Stuttgart.
- Lewontin, R.C. (1974): *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. New York.
- Lönnig, W.-E. (2007): Die Evolution der Langhalsgiraffe (*Giraffa camelopardalis* L.). [www.weloennig.de/GiraffaZweiterTeil.pdf](http://www.weloennig.de/GiraffaZweiterTeil.pdf)
- Love, A.C.; Raff, R.A. (2003): Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo. *Evolution & Development* 5(4), 327 – 330.
- Mahner, M.; Bunge, M. (2000): *Philosophische Grundlagen der Biologie*. Springer: Berlin.
- Maienschein, J. (2001): Darwinismus und Entwicklung. In: Hoßfeld, U.; Brömer, R. (Hrsg.): *Darwinismus und/als Ideologie. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie*, Bd. 6. VWB: Berlin, 93 – 107.
- Mayr, E. (1984): *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Vielfalt, Evolution und Vererbung*. Springer: Berlin.
- Mayr, E. (2002): *What evolution is*. Basic Books: New York.
- Meckel, J.F. (1811): Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höheren Thiere und dem permanenten der niedern stattfindenden Parallele. *Beyträge zur vergleichenden Anatomie*, Bd. 2. Reclam: Leipzig, 1 – 60.

- Minelli, A.; Schram, F.R. (1994): Owen revisited: A reappraisal of morphology in evolutionary biology. *Bijdragen Dierkunde* 64, 65 – 74.
- Minelli, A.; Fusco, G. (2005): Conserved versus innovative features in animal body organization. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 304 B, 520 – 525.
- Miyazaki, J.M.; Mickevich, M.F. (1982): Evolution of Chesapeake (Mollusca: Bivalvia, Miocene-Pliocene) and the Biogenetic Law. *Evolutionary Biology* 15, 369 - 409.
- Mueller, T.; Vernier, P.; Wullimann, M.F. (2006): A phylotypic stage in vertebrate brain development: GABA cell patterns in zebrafish compared to mouse. *Journal of Comparative Neurology* 494, 620-634.
- Müller, F. (1864): Für Darwin. In: Möller, A. (Hrsg.): *Fritz Müller - Werke, Briefe und Leben*. Gustav Fischer: Jena, 200 – 263.
- Müller, G.B. (1994): Evolutionäre Entwicklungsbiologie: Grundlagen einer neuen Synthese. In: Wieser, W. (Hrsg.): *Die Evolution der Evolutionstheorie. Von Darwin zur DNA*. Spektrum: Heidelberg, 155 – 193.
- Müller, G.B. (2005): *Evolutionary Developmental Biology*. In: Wuketits, F.M.; Ayala, F.J. (Hrsg.): *Handbook of Evolution. Volume 2: The Evolution of Living Systems*. Wiley-VCH: Weinheim, 87 – 115.
- Müller, W.A.; Hassel, M. (2005): *Entwicklungsbiologie und Reproduktionsbiologie von Mensch und Tieren*. 4. Auflage, Springer: Berlin.
- Myers, P.Z. (2003): Wells and Haeckel's Embryos. A Review of Chapter 5 of *Icons of Evolution*. [www.talkorigins.org/faqs/wells/haeckel.html](http://www.talkorigins.org/faqs/wells/haeckel.html). Zugr. a. 14.10.05.
- Naef, A. (1917): *Die individuelle Entwicklung organischer Form als Urkunde ihrer Stammesgeschichte*. Gustav Fischer: Jena.
- Neukamm, M. (2002): Die Ähnlichkeiten zwischen den Arten. Homologie als Evolutionsbeleg. *Praxis der Naturwissenschaften – Biologie* 51 (7), 39 – 42.
- Osche, G. (1972): *Evolution. Grundlagen, Erkenntnisse, Entwicklungen der Abstammungslehre*. Herder: Freiburg
- Osche, G. (1982): Rekapitulationsentwicklung und ihre Bedeutung für die Phylogenetik – Wann gilt die "Biogenetische Grundregel"? *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg* 25, 5 – 31.
- Penzlin, H. (2005): Wilhelm Roux begründet die Entwicklungsmechanik. *Biologie in unserer Zeit* 35, 422 – 423.
- Peters, D.S. (1980): Das Biogenetische Grundgesetz – Vorgeschichte und Folgerungen. *Medizinhistorisches Journal* 15, 57 – 69.
- Rautian, A.S. (1993): On the nature of the genotype and of the heredity. *Zhurnal Obshchei Biologii* 54, 131 – 148.

- Remane, A.; Storch, V.; Welsch, U. (1975): Evolution. Tatsachen und Probleme der Abstammungslehre. 2. Auflage, dtv: München.
- Richardson, M.K. (1995): Heterochrony and the phylotypic period. *Developmental Biology* 172, 412 – 421.
- Richardson, M.K.; Hanken, J.; Gooneratne, M.L.; Pieau, C.; Raynaud, A.; Selwood, L.; Wright, G.M. (1997): There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development. *Anatomy and Embryology* 196, 91 – 106.
- Richardson, M.K.; Hanken, J.; Selwood, L.; Wright, G.M.; Richards, R.J.; Pieu, C.; Raynaud, A. (1998): Haeckel: Embryos and Evolution. *Science* 280, 983 – 985.
- Richardson, M.K.; Minelli, A.; Coates, M.I. (1999): Some problems with typological thinking in evolution and development. *Evolution & Development* 1, 5 – 7.
- Richardson, M.K.; Jeffery, J.E. (2002): Editorial: Haeckel and modern biology. *Theory Biosci.* 121, 247 – 251.
- Richardson, M.K.; Keuck, G. (2002): Haeckel's ABC of evolution and development. *Biol. Rev.* 77, 495 – 528.
- Ridley, M. (1980): Introduction (Macroevolution). In: Ridley, M. (Hrsg.): *Evolution*. Oxford University Press: New York, Oxford, 227 – 229.
- Ridley, M. (2003): Evolutionary Developmental Biologie. In: Ridley, M.: *Evolution*. 3<sup>rd</sup> edition. Blackwell: Oxford, 572 – 589.
- Riedl, R. (1975/1990): *Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution*. Piper: München.
- Riedl, R. (2002): *Riedls Kulturgeschichte der Evolutionstheorie. Die Helden, ihre Irrungen und Einsichten*. Springer: Berlin.
- Ritland, R. (1982): Historical development of the current understanding of the geologic column: part II. *Origins* 9(1), 28 – 50. [www.grisda.org/origins/09028.htm](http://www.grisda.org/origins/09028.htm). Zugr. a. 19.09.06.
- Sachs, J. (1875): *Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860*. Oldenbourg: München.
- Sander, K. (1976): Specification of the basic body pattern in insect embryogenesis. *Adv. Insect. Physiol.* 12, 125 – 238.
- Sander, K. (1983): The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis. In: Goodwyn, B. C.; Holder, N.; Wylie, C. C. (Hrsg.): *Development and Evolution*. Cambridge University Press: Cambridge, 137 – 159.
- Sander, K. (2004): Ernst Haeckels ontogenetische Rekapitulation – Leitbild und Ärgernis bis heute? In: Höxtermann, E.; Kaasch, J.; Kaasch, M. (Hrsg.): *Von der "Entwicklungs-*

mechanik" zur Entwicklungsbiologie. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 10. VWB: Berlin, 163 – 176.

Sander, K.; Schmidt-Ott, U. (2004): Evo-devo aspects of classical and molecular data in a historical perspective. J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) 302, 69 – 91.

Schmidt, F. (1985): Grundlagen der kybernetischen Evolution. Goecke und Evers: Krefeld.

Schmidt, K.; Starck, J.M. (2004): Developmental variability during early embryonic development of zebra fish, *Danio rerio*. J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) 302(5), 446 – 457.

Seidel, F. (1960): Körpergrundgestalt und Keimstruktur. Eine Erörterung über die Grundlagen der vergleichenden und experimentellen Embryologie und deren Gültigkeit bei phylogenetischen Überlegungen. Zool. Anz. 164, 245 – 305.

Siewing, R. (1987): Evolution. Gustav Fischer: Stuttgart.

Slack, J.M.W.; Holland, P.W.H.; Graham, C.F. (1993): The zootype and the phylotypic stage. Nature 361, 490 – 492.

Ullrich, H. (1998): Die Wiederentdeckung eines Irrtums. Individualität und Variabilität von Wirbeltierembryonen im Konflikt mit phylogenetischen Konzeptionen. Studium Integrale Journal 5(1) 3-6. [www.wort-und-wissen.de/index2.php?artikel=sij51-1](http://www.wort-und-wissen.de/index2.php?artikel=sij51-1), Zugr. a. 19.09.06.

Ullrich, H. (2006): Biogenetisches Grundgesetz - Aktuell.  
[www.genesisnet.at/schoepfung\\_evolution/i41306\\_biogenetisches\\_grundgesetz\\_\\_\\_aktuell.php](http://www.genesisnet.at/schoepfung_evolution/i41306_biogenetisches_grundgesetz___aktuell.php)  
sowie: [www.genesisnet.info/index.php?Sprache=de&Artikel=41306&l=2](http://www.genesisnet.info/index.php?Sprache=de&Artikel=41306&l=2)

Wolpert, L. (1991): The Triumph of the Embryo. Oxford University Press: Oxford.

---

## J. Glossar

---

**Addition von Endstadien:** Verlängerung der Embryonalentwicklung durch schrittweises Hinzufügen von -> *Stadien* im Verlauf der Stammesgeschichte.

**Adulte Merkmale:** voll ausgebildete Merkmale im Erwachsenenstadium.

**Adultstadium:** Erwachsenenstadium.

**Anzestral:** urtümlich, ursprünglich (bezogen auf Merkmale von Ahnenarten).

**Biogenetisches Grundgesetz:** Das von dem Zoologen Ernst Haeckel formulierte Aussagensystem, wonach jeder Organismus in seiner Keimesentwicklung auszugsweise und geraffter Form bestimmte Stadien seiner Stammesgeschichte "wiederholt". Moderne Fassungen dieses Gesetzes werden oft als "Rekapitulationstheorie", "Biogenetische Grundregel" oder "Konzept der ontogenetischen Rekapitulation" bezeichnet.

**Blastogenese:** Früheste Periode der Embryonalentwicklung (beim Mensch bis zum 15. Tag nach Befruchtung der Eizelle).

**Deszendenztheorie:** Theorie der Abstammung der Lebewesen von einem gemeinsamen Vorfahren.

**Developmental constraints:** s. Entwicklungszwänge

**Epigenetisches System:** Die Gesamtheit der regulatorischer Genwechselwirkungen, die für die Individualentwicklung verantwortlich sind.

**Entwicklungssequenz:** Abfolge von Entwicklungsereignissen in der Individualentwicklung.

**Entwicklungszwänge:** In der Individualentwicklung vorherrschende Konstruktionszwänge, die bestimmte Entwicklungsrichtungen vorgeben. Aufgrund der funktionellen Abhängigkeit von Merkmalen können diese nur eingeschränkt (entlang bestimmter "Bahnen") - oder im Extremfalls überhaupt nicht mehr – verändert werden. Diese Zwänge sind die eigentliche Ursache von Rekapitulation und Parallelbildungen in der Evolution.

**Event-pairing:** Methode der vergleichenden Embryologie, deren Ziel darin besteht herauszufinden, wie im Laufe der Stammesgeschichte die ontogenetischen Entwicklungssequenzen der verschiedenen Organismen abgewandelt wurden.

**EvoDevo:** s. evolutionäre Entwicklungsbiologie.

**Evolutionäre Entwicklungsbiologie:** junger Zweig der Evolutionsbiologie, der die Prozesse in der Embryonalentwicklung sowie den Einfluß der daran beteiligten Gene untersucht, um zu verstehen, wie qualitativ neue Merkmale in der Evolution entstehen.

**Expressionsmuster:** s. Genexpressionsmuster.

**Flaschenhals, ontogenetischer:** Modell über die in der Keimesentwicklung vorherrschenden Regulationsmechanismen, die bei den verschiedenen Arten eines Tierstammes (z.B. bei den Wirbeltieren) außerordentlich ähnlich sind und für bei der Ausprägung des - > *phylotypischen Stadiums* eine Rolle spielen.

**Genealogie:** Generationenabfolge.

**Genexpressionsmuster:** Abfolge der Ausprägung von Genen (das "Realisieren genetischer Information"), welche das Erscheinungsbild des Organismus bestimmt.

**Heterochronie:** Änderung der Entwicklungsgeschwindigkeit einiger Zell-Linien im Körper relativ zu anderen – meist durch eine oder wenige Mutationen hervorgerufen, beispielsweise an Genen, die das Ausschütten von Wachstumshormonen regulieren oder auf andere Weise die Entwicklung während der Ontogenese beeinflussen ("*heterochrone Mutationen*"). Die Folge ist eine zeitliche Verschiebung in der zu erwartenden Reihenfolge von Entwicklungsereignissen in der Keimesentwicklung. Durch das "Ineinanderschieben" von Strukturen während der Organentwicklung können qualitativ neue Merkmale entstehen, die keine Rekapitulation mehr zeigen. Wichtiger Mechanismus der Makroevolution.

**Homöobox-Gene:** Gene, die die Aktivität zahlreicher anderer, funktionell zusammenhängender Gene während der Ontogenese, speziell der Morphogenese (Entwicklung von morphologischen bzw. anatomischen Merkmalen) von Embryonen beeinflussen.

**HOM-/HOX-Komplex:** Gene, die eine Homöobox enthalten und in Gruppen angeordnet vorliegen, werden bei Wirbeltieren wie den Menschen Hox-Gene, bei Gliedertieren wie den Insekten Hom-Gene oder Homöotische Gene genannt. Sie bilden die Hox-Gen-Familie bzw. den HOM-/HOX-Komplex.

**Induktion:** Die von einem Teil des Embryos ausgehende Wirkung, die orts- und zeitabhängig einen anderen Teil des Keims zu bestimmten Entwicklungsvorgängen zwingt.

**Induktor:** Teil des Keims, der einen bestimmten Entwicklungsvorgang auslöst.

**Interphän:** In der Embryonalentwicklung durchlaufene Struktur bzw. Organanlage, die meist der "Innenanpassung" dient, häufig Rekapitulation zeigt und sich im späteren Verlauf der Entwicklung entweder zurückbildet oder zu einem Endorgan weiterentwickelt.

**Känogenese:** Während der Embryonalentwicklung auftretende Neubildungen, die als *Eigenanpassungen* des Embryos zu verstehen sind und die keine "stammesgeschichtliche Information" (Rekapitulation) aufweisen.

**Keimblätter:** Zellschichten, aus denen sich die unterschiedlichen Strukturen und Organe vielzelliger Tiere entwickeln (namentlich Mesoderm, Ektoderm und Entoderm).

**Körpergrundgestalt:** Gemeinsame Basisorganisation eines Tierstammes (z.B. der Wirbeltiere). s. auch: *phylotypisches Stadium*.

**Leitbild:** theoretisches Konzept oder Schema, das in der Wissenschaft als Modellbildungsinstanz dient und sich in der Forschung als heuristisch fruchtbar erweist.

**Metaphän:** Ein "im Reifezustand" ausgebildetes Endorgan einer Larvenform, eines Embryos oder eines erwachsenen Tieres.

**Morphogenese:** Entwicklung von morphologischen und anatomischen Merkmalen bzw. Organen.

**Neotenie:** Das Beibehalten juveniler Merkmale im Erwachsenenstadium. Aufgrund der Unterproduktion von Hormonen, die das Wachstum steuern, wird die Entwicklung spät angelegter Organe gehemmt oder unterbleibt ganz. Der Begriff wurde 1885 durch den Zoologen Kollmann bei der Untersuchung von Kaulquappen mit Entwicklungsverzögerungen geprägt und bezeichnete das Erreichen der Geschlechtsreife im Larvenzustand.

**Ontogenese (Ontogenie):** Embryonal-/Keimesentwicklung der Lebewesen, Individualentwicklung.

**Organmorphogenese:** s. Morphogenese.

**Palingenese:** Während der Embryonalentwicklung ausgeprägte Merkmale, die Rekapitulation zeigen.

**Phänotyp:** Erscheinungsbild eines Organismus, Gesamtheit aller äußerlich feststellbaren Merkmale eines Individuums.

**Phylogenese (Phylogenie):** (Teil der) Stammesgeschichte der Lebewesen.

**Phylogenetisch:** Die Phylogenese (evolutionäre Stammesgeschichte) betreffend.

**Phylotypisches Stadium, phylotypische Periode:** Entwicklungsperiode *maximaler Ähnlichkeit* der verschiedenen Arten eines Tierstammes in der Ontogenese. Diese ist bei den Wirbeltieren charakterisiert durch Neuralrohr, Chorda, Somiten und jenem pharyngealen Anlagenkomplex, aus dem sich bei wasserlebenden Formen die Kiemen entwickeln. Der Anteil rekapitulierter Organanlagen ist in diesem Stadium besonders hoch.

**Prolongation:** Verlängerung der Embryonalentwicklung durch „Addition von Endstadien“ im Verlauf der Evolution (-> *Addition von Endstadien*).

**Regulationsmechanismen (epigenetische):** Die für die Individualentwicklung von Organismen verantwortlichen Genwechselwirkungen und physiologischen Prozesse.

**Rekapitulation (ontogenetische):** Das Auftreten von Organanlagen in der Keimesentwicklung der Lebewesen, die strukturell zu den Endorganen anderer Tierarten in Beziehung stehen. Rekapitulierte Merkmale deuten auf Entwicklungsprozesse hin, die historisch geworden sind und bezeugen somit die stammesgeschichtliche Verbundenheit der Lebewesen.

**Rekapitulationsmorphogenese:** Organausprägung während der Embryonalentwicklung, die Bezüge zu den Endorganen anderer Tierarten aufweisen.

**Retardierung:** Das Verzögern der körperlichen Entwicklung (s. Neotenie).

**Sanduhrmodell:** Konzept, wonach der Grad der Ähnlichkeit der Wirbeltierembryonen in der mittleren Periode ihrer Embryonalentwicklung überdurchschnittlich hoch ist, während in der vorangegangenen und nachfolgenden Periode die artspezifischen Unterschiede dominieren.

**Stadium:** Ein durch bestimmte Merkmale charakterisierter zeitlicher Abschnitt oder Periode in der Embryonalentwicklung.

**Typologie:** Lehre von der Existenz idealtypischer Organismen-Gruppen.

**Variabilität, interspezifische:** Die Ausprägung artspezifischer Unterschiede in der Embryonalentwicklung.

**Zootypus:** Idealisierte "Minimaldefinition" bzw. Basisorganisation eines vielzelligen Organismus nach Slack, Holland und Graham (1993), deren Auftreten an bestimmte Genexpressionsmuster gebunden ist.