

ADOLF REMANE UND DIE SYNTHETISCHE THEORIE*

Thomas Junker (Tübingen)

Thomas Junker. „Adolf Remane und die Synthetische Theorie.“ In *Berichte zur Geschichte der Hydro- und Meeresbiologie und weitere Beiträge zur 8. Jahrestagung der DGGB in Rostock 1999*. Hg. von Ekkehard Höxtermann, Joachim Kaasch, Michael Kaasch und Ragnar K. Kinzelbach. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 5. Berlin: Verlag für Wissenschaft und Bildung, 2000, S. 131-57.

Zusammenfassung

Adolf Remane war einer der einflußreichsten Zoologen im Deutschland des 20. Jahrhunderts. Er wurde vor allem als Phylogenetiker, Morphologe und Ökologe bekannt. Seine Hauptwirkungszeit fällt mit der Entstehung und frühen Rezeption der Synthetischen Theorie der Evolution zusammen (1937-47), die er energisch ablehnte. In dem Artikel werden mögliche persönliche, disziplinäre, institutionelle und politische Ursachen für die Kontroverse zwischen Remane und den Vertretern der Synthetischen Theorie erörtert. In Bezug auf die inhaltliche Ebene werden zunächst die übereinstimmenden Ansichten zur Abstammungstheorie, zum Lamarckismus, zum Saltationismus und zur Orthogenese dargelegt. Den Schwerpunkt des Artikels bildet dann eine Analyse der theoretischen Differenzen über die Makroevolutionsproblematik sowie die Mutations- und Selektionstheorie. Ein Ausblick auf die Jahre nach 1945 weist auf die Relevanz dieser Kontroverse für die weitere Entwicklung der Evolutionstheorie in Deutschland hin.

Abstrakt

Adolf Remane was one of the most influential zoologists in twentieth century Germany. He became known as a phylogeneticist, morphologist, and ecologist. The time of his major influence coincides with the formation and early reception of the synthetic theory of evolution (1937-47), which he emphatically rejected. My article will discuss possible personal, disciplinary, institutional and political reasons for the controversy between Remane and the architects of the synthetic theory. With regards to the content of the controversy I will first outline common ideas about the theory of descent, Lamarckism, saltationism, and orthogenesis. The main focus of the article will be an analysis of the theoretical differences about the problem of macroevolution, as well as the theories of mutation and selection. Few remarks about the years after 1945 will document the importance of this controversy for the further development of the theory of evolution in Germany.

Einleitung

Vor sechzig Jahren, vom 31. Juli bis zum 2. August 1939, fand in Rostock die 41. Jahresversammlung der *Deutschen Zoologischen Gesellschaft* statt. Am Dienstag, den 1. August, wurde die Morgensitzung mit dem Tagesthema: „Genetische Grundlagen der

* Überarbeitete Fassung eines Vortrages auf der 8. Jahrestagung der *Deutschen Gesellschaft für Geschichte und Theorie der Biologie* vom 25.-28. Juni 1999 in Rostock. Ich danke Wolf-Ernst Reif und Uwe Hoßfeld für ergänzenden Hinweise und Anregungen.

Rassenbildung“ eröffnet. Als erster sprach Nikolai W. Timoféeff-Ressovsky (1900-1981) über „Genetik und Evolutionsforschung“, dann folgten William F. Reinig (1904-1980) und Hans Bauer (1904-1988). Abschließend referierte Adolf Remane (1898-1976) über den „Geltungsbereich der Mutationstheorie“.¹

Im März 1997 hat sich Wolf Herre (1909-1997) in einem Gespräch mit Uwe Hoßfeld an die Sitzung in Rostock erinnert und bemerkt: „In Rostock auf einer Tagung erlebte ich diesen höchst geistreichen Mann [Timoféeff] einmal persönlich. Timoféeff hielt ein Referat und Remane das Gegenreferat. Beim Zuhören und der anschließenden Diskussion dachten wir, daß Timoféeff jeden Moment Remane körperlich attackieren würde. Es ging aber alles gut.“² In Bezug auf die von Herre geschilderte Situation in Rostock kann man vielleicht davon sprechen, daß 'alles gut ging'. Verläßt man jedoch diese oberflächliche Ebene und wendet sich dem zugrundeliegenden Konflikt zu, so ist zu konstatieren, daß nicht alles gut ging. Die Kontroverse von Rostock wurde bis in die 60er Jahren mit teilweise anderen Akteuren weitergeführt, ohne daß es zu einer Annäherung der Positionen gekommen wäre. 1956, beim ersten 'Phylogenetischen Symposium'³, war Ernst Mayr (*1904) von Curt Kosswig (1903-1982) eingeladen worden, einen Vortrag zu halten. Mayr hat zu diesem Treffen im Rückblick bemerkt:

„A major reason for the lack of success of the Evolutionary Synthesis in Germany was the general ignorance of modern genetics by the German biologists, and the stubborn refusal to listen to presentations of the findings of modern genetics, as illustrated by a meeting between Timoféeff-Ressovsky and Remane in Rostock in 1939 and between Mayr and Remane in 1956 in Hamburg“.⁴

Remane wird von Ernst Mayr in diesem Zusammenhang neben Otto Heinrich Schindewolf (1896-1971) und Wilhelm Troll (1897-1978) als Vertreter der in Deutschland besonders starken typologischen (idealistisch-morphologischen) Tradition genannt. Da bei diesen Autoren jede Spur von Populationsdenken fehlte, habe dies unweigerlich zu lamarckistischen, saltationistischen und orthogenetischen Theorien geführt. Ein Folge war, daß die Synthetische Theorie in Deutschland weithin abgelehnt worden sei.⁵

Auf der anderen Seite haben Rupert Riedl und Peter Krall beklagt, „daß man das ganze Gebiet der Morphologie für Blüten der deutschen idealistischen Philosophie hielt, eine Denkrichtung, die mit besonders negativen Assoziationen besetzt und für kontrawissenschaftlich gehalten wurde“. Die Autoren führen weiter aus, daß es sich dabei um ein Mißverständnis handelt: „Das muß auch die Ursache dafür sein, daß bedeutende Werke über Morphologie, wie jenes von Remane, das in der Entstehungszeit der Synthetischen Theorie (1952) erschien und in deren Blütezeit (1971) eine neue Auflage erfuhr, nie ins Englische übertragen wurden. Es hätte jener reduzierenden Entwicklung gegensteuern können“.⁶

¹ Die Vorträge von Timoféeff-Ressovsky, Reinig und Remane erschienen in den *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* (Timoféeff-Ressovsky 1939b; Reinig 1939b; Remane 1939). Hans Bauers Vortrag über "Cytogenetik und Evolution" wurde nicht in den *Verhandlungen* abgedruckt. Zur Biographie von Remane vgl. *Zoologischer Anzeiger* 1963; Heydemann 1977; Siewing 1977; Ullerich 1992.

² Hoßfeld 1999, S. 251.

³ In den ersten Jahren sprach man vom "Norddeutschen Phylogenetischen Symposium". Vgl. Kraus und Hoßfeld 1998.

⁴ Mayr 1999, S. 25.

⁵ Mayr 1999, S. 24. Vgl. auch Ghiselin 1980; Reif 2000.

⁶ Riedl und Krall 1994, S. 255.

Warum wurde Remane von zwei wichtigen Vertretern der Synthetischen Theorie,⁷ von Timoféeff-Ressovsky und Mayr, als Gegner empfunden und umgekehrt? Handelt es sich um ein psychologisches Problem, bedingt durch die Konfrontation von Persönlichkeiten mit ausgeprägtem Selbstbewußtsein? Zu denken ist auch an Spannungen, die durch die institutionelle Konkurrenz (Universität versus Kaiser-Wilhelm-Institut) bzw. die Nachkriegssituation (Karriere im Dritten Reich versus Emigration) ausgelöst wurden. Dies leitet über zu möglichen politischen Konnotationen. Ich werde noch auf diesen Punkt eingehen, an dieser Stelle soll nur erwähnt werden, daß mir kein Beleg bekannt ist, daß Remane Timoféeff-Ressovsky öffentlich wegen dessen Herkunft und sowjetischer Staatsbürgerschaft angegriffen hätte.⁸ Die psychologischen, institutionellen, biographischen und politischen Differenzen haben den Konflikt sicher verstärkt und zur Unversöhnlichkeit der Kontrahenten beigetragen, aber sie geben noch keinen Hinweis auf die inhaltliche Dimension.

Ein nicht zu unterschätzender Punkt der Auseinandersetzung zwischen Remane und Timoféeff-Ressovsky war die relative Bedeutung alter versus junger Disziplinen in der Biologie. Timoféeff-Ressovsky argumentiert aus der Sicherheit einer jungen aufstrebenden Disziplin, wenn er schreibt, daß die klassischen Methoden der Evolutionsforschung (Morphologie, Biogeographie, Systematik und Paläontologie) „weitgehend erschöpft [seien], was sich darin äußert, daß in den letzten drei Jahrzehnten auf diesem Gebiete nichts wirklich wesentliches und neues erreicht werden konnte“. Er bemängelt weiter, daß von den Vertretern dieser Richtungen „die auf den Mechanismus der Variabilität sich beziehenden Erkenntnisse der experimentellen Genetik viel zu wenig beachtet und zur Klärung von Evolutionsfragen herangezogen“ wurden.⁹

Remane, der in erster Linie Morphologe war, antwortete auf diese Kritik indem er „ein klares Arbeitsprogramm für die Weiterarbeit an der Frage nach den Ursachen phylogenetischer Entwicklung“ vorschlug. Konkret soll die morphologische Forschung „die Prinzipien der Umbildung der Organismen aus den phylogenetischen Einzellinien“ herausarbeiten, was bisher nur zum geringen Teil geleistet worden sei.¹⁰ 1955 hat Remane diesen disziplinären Konflikt noch einmal eindringlich vor Augen geführt und vom „geistigen Mord eines Wissenschaftsgebietes“ gesprochen: „Bedenklich wird dann solche Entwicklung erst, wenn die ‚alten‘ Gebiete von den neuen Gebieten, die jene gar nicht mehr verstehen, kritisiert oder negiert werden. Dadurch wird nicht nur die wertvolle Arbeit ganzer Forschergenerationen annulliert, früher oder später wirkt sich die vollzogene Ausschaltung von Gebieten hemmend und störend aus auf die anderen Gebiete der Biologie“.¹¹

Die Befürchtung, daß die klassischen Fächer der Biologie durch die Erfolge der Molekularbiologie und anderer experimenteller Ansätze an Einfluß verlieren und ein Großteil der Ressourcen — Studenten und Gelder — in die neuen Bereiche abwandert, wurde von Mayr

⁷ Im folgenden werde ich von den Vertretern der Synthetischen Theorie kurz als Synthetiker sprechen. Es gab natürlich auch innerhalb der Synthese unterschiedliche Positionen; ich werde mich in erster Linie auf Timoféeff-Ressovskys Thesen beziehen. Mein Artikel soll am Beispiel Remane auch zeigen, nach welchen Kriterien zwischen Synthetikern und ihren Gegnern unterschieden wurde. Zur inhaltlichen Bestimmung der Synthetischen Theorie vgl. Mayr und Provine 1980; Senglaub 1998; Junker 1999; Reif, Junker und Hoßfeld 2000 sowie die Beiträge in Junker und Engels 1999.

⁸ Remane hat offensichtlich der Versuchung widerstanden, den Konflikt dadurch zu lösen, daß er Timoféeff-Ressovsky durch persönliche Angriffe diskreditiert. Dies war keineswegs selbstverständlich, wie die politisierten Auseinandersetzungen um den Lamarckismus vor und nach 1945 zeigten. Vgl. Junker und Hoßfeld 2000; Junker 2000; Junker in Vorb.

⁹ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 157-8.

¹⁰ Remane 1939, S. 219-20.

¹¹ Remane 1955, S. 159-160, 162.

geteilt.¹² Da Mayr anders auf diese Situation reagierte als Remane, kann der geschilderte disziplinäre Konflikt kaum der einzige Grund für die Kontroverse zwischen Remane und den Synthetikern gewesen sein. Er war aber wichtig, wie die Versammlungen in Würzburg und Rostock zeigten.

Würzburg 1938 und Rostock 1939

Die Kontroverse 1939 in Rostock ging, zumindest nach den publizierten Vorträgen zu schließen, von Remane aus. Konkret wandte er sich gegen bestimmte Thesen von Timoféeff-Ressovsky, die dieser ein Jahr vorher auf der 13. Jahresversammlung der *Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft* in Würzburg (25. September 1938) vorgetragen hatte und die in einem 60seitigen Artikel mit dem Titel „Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen)“ in der *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* publiziert worden waren.¹³

Um die Tragweite von Remanes Kritik zu verstehen, ist es notwendig, kurz auf die Bedeutung der Würzburger Versammlung für die Synthetische Theorie in Deutschland einzugehen. In Würzburg hatten neben Timoféeff-Ressovsky auch Klaus Patau (1908-1975), Georg Melchers (1906-1997) und W. F. Reinig Vorträge gehalten, in denen die von Theodosius Dobzhansky (1900-1975) in seinem *Genetics and the Origin of Species* (1937) propagierte Synthese zwischen Genetik und Evolutionstheorie aufgegriffen wurde.¹⁴ Diese 'synthetischen' Vorträge konnten offensichtlich auf die Unterstützung durch die beiden Direktoren am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie Max Hartmann (1876-1962) und Fritz von Wettstein (1895-1945) bauen, **die Melchers, Patau und Reinig für dieses Thema 'vorgesehen' hatten.**¹⁵ Ein Jahr später, 1939, erschien auch eine deutsche Übersetzung von Dobzhanskys Buch, zu der Hartmann ein Vorwort verfaßte.

Dobzhansky hatte 1937 geschrieben: „genetics has so profound a bearing on the problem of the mechanisms of evolution that any evolution theory which disregards the established genetic principles is faulty at its source“.¹⁶ Dieser Anspruch lag auch den genannten 'synthetischen' Vorträgen in Würzburg und Rostock zugrunde. Damit hatten die deutschen Genetiker eindrucksvoll gezeigt, daß sie von nun an das Thema „Evolution“ entscheidend im Sinne der neuen Synthese mitzubestimmen gedachten.

Während sich in Würzburg vor allem die Genetiker versammelt hatten, waren auf der Jahresversammlung der *Deutschen Zoologischen Gesellschaft* in Rostock auch andere zoologische Spezialdisziplinen vertreten. Damit war Remane als Morphologe direkt gefordert. Er hat nun nicht versucht, die neuen, zunächst vor allem mikroevolutionären Thesen der Synthetiker aufzugreifen und in sein Fachgebiet zu integrieren, wie das Bernhard Rensch

¹² Vgl. Mayr 1963, S. 765; Mayr 1982, S. 892; Junker 1996.

¹³ Timoféeff-Ressovsky 1939b; Remane 1939, S. 209, 214, 216; Hoßfeld 1998.

¹⁴ Alle vier Artikel erschienen im Band 76 der *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* (1939). Vgl. Patau 1939; Melchers 1939; Reinig 1939a; Timoféeff-Ressovsky 1939a.

¹⁵ Melchers erwähnt in seinen Erinnerungen zwar nur den eigenen Vortrag, es ist aber zu vermuten, daß Ähnliches auch für Patau gilt. Vgl. Melchers 1987, S. 387. **Reinig hat ähnlich bemerkt, daß er in Würzburg "auf Wunsch von M. Hartmann ein Referat zu halten" hatte. Brief von Reinig an Konrad Senglaub, 26. November 1976, S. 4 (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Historische Schriftgutsammlung, Best. Zool. Mus., Sign. SV., Akte Senglaub, Mappe Reinig, W. F.).**

¹⁶ Dobzhansky 1937, S. 8.

(1900-1990), Mayr und George Gaylord Simpson (1902-1984) taten. Remane reagiert vielmehr mit Abgrenzung und Abwehr.¹⁷ Auf die theoretischen Divergenzen, die dieser Strategie Remanes zugrunde liegen, werde ich nun etwas genauer eingehen.

Gemeinsamkeiten

Die 30er und 40er Jahre waren allgemein eine Zeit theoretischer Spekulationen in der Evolutionstheorie, es gab Lamarckisten, Orthogenetiker, Idealisten, Anti-Evolutionisten, Saltationisten und Darwinisten, um nur die bekanntesten Richtungen zu erwähnen. Die Vielfalt der beteiligten Disziplinen und theoretischen Konzepte macht es notwendig zunächst zu klären, worum es bei der Kontroverse zwischen den Synthetikern und Remane **nicht** ging.

Ende der 30er, Anfang der 40er Jahre erschienen mehrere theoretische Artikel von Remane. Aufschlußreich für die Frage theoretischer Gemeinsamkeiten mit den Synthetikern ist ein Artikel von 1941 über „Die Abstammungslehre im gegenwärtigen Meinungskampf“, der im *Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie* erschien. In diesem Artikel kritisiert Remane die neueren Angriffe gegen die Abstammungslehre als unberechtigt, da diese „nach wie vor eine der Tragsäulen biologischer Forschung“ und „für den Aufbau von Vererbungslehre und Rassenhygiene von grundlegender Wichtigkeit“ sei.¹⁸ Als wichtigen Grund für die weitverbreitete Abneigung gegen die Abstammungslehre nennt er, daß diese zu einem „Wechsel der Weltbilder“ geführt habe, der von vielen als „schmerzlich“ und als „Entgötterung der Natur“ empfunden werde.¹⁹ Diese emotionalen Gründe können jedoch keinen Anspruch auf wissenschaftliche Gültigkeit haben.²⁰ Die Evolutionstheorie sei zudem wegen ihrer praktischen Bedeutung in Pflanzen- und Tierzucht sowie aus eugenischen Gründen wichtig: „Die Abstammungslehre hat das biologische Weltbild aus der starren Statik der geschaffenen Welt gelöst und es in schaffende Dynamik übergeführt. Sie gab damit den Organismen einschließlich des Menschen nicht nur eine Vergangenheit, sondern auch eine Zukunft. Dem Menschen sogar eine gestaltbare Zukunft!“²¹

Remanes Verteidigung der Evolutionstheorie, seine strikte Trennung zwischen Sehnsüchten und naturwissenschaftlichen Tatsachen und seine pro-eugenischen Äußerungen sind von den Synthetikern seiner Zeit geteilt worden. Ein weitergehender Vergleich der Weltanschauung der Kontrahenten ist schwerer durchzuführen. Remane hat sich jedenfalls in seinen Publikationen

¹⁷ Auch in späteren Jahrzehnten hat Remane immer wieder kritisch auf Schriften und Thesen von Timoféeff-Ressovsky verwiesen. Vgl. Remane 1940, S. 119; 1949, S. 32; 1952, S. 349-55, 371. Demgegenüber scheint Timoféeff-Ressovsky Remane nie zitiert zu haben; in seinen wichtigen, zusammenfassenden theoretischen Erörterungen der Evolutionstheorie wird Remane nicht erwähnt (Timoféeff-Ressovsky 1939a, b). Dies gilt auch für die grundlegende Darstellung Bauer und Timoféeff-Ressovsky 1943.

¹⁸ Remane 1941, S. 89.

¹⁹ Remane 1941, S. 90.

²⁰ "Stellen wir uns aber die Frage, ob das naturwissenschaftliche Weltbild auf Ergebnissen der Wissenschaft oder auf der Sehnsucht nach Harmonie und Geborgenheit aufgebaut werden soll, so dürfte die Antwort klar sein." Remane 1941, S. 90.

²¹ Remane 1941, S. 90-1. Diese Äußerung entspricht in ihrer allgemeinen Tendenz der auch von anderen Synthetikern geäußerten Zielvorstellung "Control over evolution" (Simpson 1949, S. 325; vgl. auch Junker und Paul 1999; Junker 1998b, 2000). Die konkrete Ausformulierung bleibt bei Remane vage. Es finden sich Hinweise auf die medizinische Eugenik, aber auch auf die NS-Politik und Ideologie.

in der NS-Zeit nur am Rande und relativ verhalten mit politischen und weltanschaulichen Fragen befaßt.²²

Lamarckismus

Der Lamarckismus wird von Remane und den Synthetikern gleichermaßen abgelehnt. Für Timoféeff-Ressovsky ist dieses Konzept überholt und er kommt zu dem lapidaren Schluß: „Andere Faktoren, wie z. B. ein direkter richtender Einfluß der Umwelt, sind uns nicht bekannt, und die bisherigen Ergebnisse der experimentellen Genetik sprechen gegen die Möglichkeit der Existenz derartiger Faktoren und gegen die Notwendigkeit ihrer Annahme“.²³ Auch Remane lehnt lamarckistische Vorstellungen ab. So betont er ausdrücklich, „daß für lamarckistische Theorien jede Erfahrungsgrundlage fehlt und daß selbst wenn wir eine Vererbung erworbener Eigenschaften als möglich annehmen würden, gleichfalls nur ein minimaler Bezirk der Phylogenie mit dieser Theorie erklärt werden könnte“.²⁴ Im Prinzip sei der lamarckistische Mechanismus zwar vorstellbar, aber entscheidend bleibe, ob er auch nachgewiesen werden kann. Und dies sei trotz zahlreicher Experimente niemals gelungen. Es sei „daher nur gerechtfertigt, wenn diese Theorie nach den endlosen Diskussionen allmählich gänzlich verlassen wird“.²⁵

Saltationismus

Interessanterweise finden sich auch zum Saltationismus gemeinsame Überzeugungen. Dieser Punkt wurde bisher oft mißverstanden.²⁶ Auch die moderne Evolutionstheorie kennt diskontinuierliche Vorgänge, beispielsweise die Mutationen. So definiert Timoféeff-Ressovsky Mutationen als „plötzliche, sprunghafte Erbänderungen, die in ihrem weiteren Erbgang nach den generelleren Mendelregeln bei Kreuzungen spalten und sich rekombinieren können“.²⁷ Auch die Synthetiker erkannten die Existenz phänotypisch auffälliger, 'großer' Mutationen an,²⁸ sie schätzen aber ihre Bedeutung für die Evolution eher gering ein. Vor allem Erwin Baur

²² Folgende Zitate belegen eine gewisse Annäherung an das Dritte Reich: "Mutationstheorie und Vererbungslehre haben [...] nicht nur den Daseinskampf unseres Volkes durch die Gewinnung zahlreicher wichtiger Rassen unserer Nutzpflanzen und Nutztiere erleichtert, es ist ihnen auch gelungen, die Gefahren der Degeneration des Menschen aufzuzeigen und die Mittel zur Arterhaltung in die Hand zu geben. Die Frage, ob hier die Erkenntnisse der Vererbungslehre eingesetzt werden dürfen, ist schon seit drei Jahrzehnten keine Frage der wissenschaftlichen Gültigkeit mehr, sondern nur eine Frage des Vorhandenseins einer verantwortungsbewußten politischen Leitung". Remane 1940, S. 126. Ein Jahr später zitiert Remane Konrad Lorenz mit den Worten: "Wer aber um das große und allgemeine Werden weiß, wer im heutigen Menschen nur ein vorübereilendes Glied in der Flucht der Erscheinungen sieht und als stammesgeschichtlicher Naturforscher [...] ein gewisses Ahnungsvermögen für Dinge hat, die erst im Werden sind, der wird in unseren heutigen deutschen Menschen schon die Ansätze zu einer kaum geahnten Höherentwicklung sehen!" Lorenz 1940, S. 28; vgl. Remane 1941, S. 91. Zum Vergleich dieser Zitate mit den Aussagen zeitgenössischer Evolutionstheoretiker vgl. Junker 1998b, 2000; Junker und Hoßfeld 2000; Hoßfeld 2000.

²³ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 205.

²⁴ Remane 1939, S. 216; ähnlich auch in Remane 1940, S. 123-4.

²⁵ Remane 1941, S. 116.

²⁶ So meint Potthast, daß Remane und Timoféeff-Ressovsky in Rostock "um die Allgemeingültigkeit des Gradualismus" stritten. Potthast 1999, S. 277-8.

²⁷ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 162.

²⁸ Vgl. beispielsweise folgendes Zitat: "Auf der einen Seite stehen 'große' Mutationen, die oft sehr starke Abweichungen morphologischer und physiologischer Art von dem Ausgangstyp aufweisen; die also stark abnorme, oft teratologisch wirkende Merkmalsabweichungen, oder Merkmale, die den Wert von

(1875-1933) hatte betont, daß, wenn „überhaupt Faktor-Mutationen das Material für eine natürliche Zuchtwahl und damit für die Evolution liefern, dann sind es im wesentlichen diese kleinen Mutationen“.²⁹

Demgegenüber wird in saltationistischen Theorien angenommen, daß Makromutationen das einzige oder zumindest überwiegende Material für die Entstehung neuer Arten oder höherer Taxa sind. Hugo De Vries (1848-1935) hat dies 1901 so ausgedrückt: „Die neue Art ist somit mit einem Male da; sie entsteht aus der früheren ohne sichtbare Vorbereitung, ohne Uebergänge“.³⁰ Sehr bekannt wurde auch Richard Goldschmidts (1878-1958) Konzept des 'hopeful monster' und der seltenen, aber extrem folgenreichen Mutationen: „I further emphasized the importance of rare but extremely consequential mutations affecting rates of decisive embryonic processes which might give rise to what one might term hopeful monsters, monsters which would start a new evolutionary line if fitting into some empty environmental niche“.³¹ Und schließlich sei das klassische saltationistische Zitat von Schindewolf erwähnt: „Der neue Typus ist sprunghaft da, Bindeglieder zwischen ihm und der Ausgangsform bestehen nicht, und damit fehlen uns alle sicheren Anhalte für die phylogenetische Herleitung eines Typus. 'Der erste Vogel kroch aus einem Reptilei', wie wiederholt treffend gesagt worden ist“.³²

Bei der Entscheidung, ob Remane saltationistische Thesen vertreten hat, muß unterschieden werden, ob er die von der damaligen Genetik postulierten Mutationen oder Makrosprünge im Sinne von De Vries oder Schindewolf annimmt. Auf die vermittelnden Theorien soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden, da sie sich hauptsächlich auf botanische Phänomene beziehen (vor allem auf die Polyploidie, aber auch auf 'große' Genmutationen).³³ Wenn man unter Saltationismus das zweite Konzept, d.h. die sprunghafte Entstehung neuer Arten oder Typen, versteht, so spricht sich Remane ausdrücklich dagegen aus.

1948 hat Remane der „Theorie sprunghafter Typenneubildung“ einen eigenen Artikel gewidmet. Er behandelt hier die Frage, ob die Stammesgeschichte „in allmählicher stufenweiser Abänderung oder teilweise in größeren Organisationssprüngen erfolgt“ ist.³⁴ Während zu Beginn des Jahrhunderts vorwiegend die Genetiker „unter dem Eindruck der sprunghaften Mutationen in verschiedenem Ausmaß die sprunghafte Umbildung der Organismen befürworteten“ hatten, habe die Auffassung sprunghafter Typenentstehungen nun vor allem in der Paläontologie weite Verbreitung gefunden. Remane nennt in diesem Zusammenhang Schindewolf und Karl Beurlen (1901-1985).³⁵ Der Saltationismus der frühen Genetiker sei von demjenigen der Paläontologen abzugrenzen, da letzterer viel umfassender ist. Remane stellt fest, daß „die Typostrophenlehre, auch abgesehen von den Schwierigkeiten genetischer Art, höchst unwahrscheinlich“ sei. Als Gründe nennt er, daß der „neuentstandene Organisationstyp“ den „ihm zusagenden Lebensraum selbst aktiv aufsuchen“ und zudem bei

Merkmalsunterschieden bei höheren systematischen Kategorien haben könnten, hervorrufen. Von solchen 'großen' Mutationen gibt es alle Übergänge zu den 'kleinen' Mutationen, die kaum feststellbare Abweichungen der quantitativen Merkmale und Eigenschaften erzeugen". Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 162.

²⁹ Baur 1930, S. 398.

³⁰ De Vries 1901-03, Bd. 1, S. 3.

³¹ Goldschmidt 1933, S. 547. Vgl. auch Goldschmidt 1940, S. 182-3, 393; Dietrich 1992.

³² Schindewolf 1936, S. 59.

³³ Vgl. Dobzhansky 1937, S. 192; Stubbe und Wettstein 1941; Schwanitz 1943.

³⁴ Remane 1948, S. 257.

³⁵ Remane 1948, S. 257.

sich sexuell fortpflanzenden Organismen etwa gleichzeitig mindestens ein Männchen und ein Weibchen in erreichbarer Nähe entstehen müßten.³⁶

Remane versucht nun im weiteren zu analysieren, warum trotz dieser offensichtlichen Unwahrscheinlichkeiten an saltationistischen Vorstellungen festgehalten werde. Als Hauptgrund erwähnt er, daß es beim Übergang von der vor-phylogenetischen zur phylogenetischen Ära versäumt wurde, die Methoden der Morphologie und Systematik kritisch zu überprüfen. So „strömten alle früheren morphologischen Betrachtungen, die 'Entwicklungsgesetze', die 'Typusvorstellungen', ungehemmt in die phylogenetische Denkweise ein und haben hier zu Kollisionen nach Art der Typrostrophentheorie geführt“.³⁷ Auch in späteren Jahren hat sich Remane gegen den Saltationismus ausgesprochen. So schreibt er 1957, daß die Makroevolution keine Makromutationen erfordert, und 1959, daß die allmähliche Entstehung der heute organisatorisch weit getrennten Typen aus einer gemeinsamen Stammform gut gesichert sei.³⁸ Remane wendet sich also explizit gegen saltationistische Vorstellungen und nimmt keine Sprünge an, die über das von damaligen Genetikern angenommene Maß hinausgehen.

Orthogenese

Als letzter inhaltlicher Punkt, bei dem sich gewisse Gemeinsamkeiten zwischen den Synthetikern und Remane finden lassen, soll die Frage der Orthogenese diskutiert werden. Unter Orthogenese versteht man die Vorstellung, daß die Evolution ein gerichteter Prozeß ist, der sich im wesentlichen unabhängig von den Anforderungen der Umwelt aufgrund innerer Faktoren entfaltet.

Timoféeff-Ressovsky spricht diese Frage im Zusammenhang mit dem Evolutionsfaktor Mutabilität an und kommt zu dem Schluß, daß „der Mutationsvorgang bei allen daraufhin untersuchten Objekten keine eindeutige Gerichtetheit“ zeigt.³⁹ Einschränkend fügt er hinzu, daß insofern eine „gewisse Gerichtetheit“ durch die Mutabilität in den Evolutionsvorgang kommt, „als nur das im Evolutionsprozeß einer Organismengruppe gebildet wird, wozu durch den Mutationsprozeß die erforderlichen Bausteine geliefert werden können“.⁴⁰ Des weiteren entstehen Entwicklungszwänge (constraints) durch die zunehmende Komplexität der Organismen:

Es „bedeutet sicherlich jeder Differenzierungsschritt eine gewisse Einschränkung oder Änderung weiterer Variationsmöglichkeiten [...]. Es gibt selbstverständlich unzählige Möglichkeiten, sich verschiedene Fälle des Eingriffes jedes Differenzierungs- und

³⁶ Remane 1948, S. 257.

³⁷ Remane 1948, S. 257; ähnlich hatte sich Zimmermann bereits 1943 (S. 22) geäußert.

³⁸ Vgl. Remane 1957, S. 168; Remane 1959b, S. 417.

³⁹ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 187. Als richtende Evolutionsfaktoren läßt Timoféeff-Ressovsky nur Selektion und Isolation gelten, "wobei die Selektion die Adaptation und zeitliche Differenzierung, die Isolation — die räumliche Differenzierung in erster Linie bedingen." Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 205. "Zum Schluß muß noch für alle Mutationsarten betont werden, daß der Mutationsprozeß ein statistisch-zufälliger Vorgang ist und somit im allgemeinen ungerichtet verläuft. Auch bei der experimentellen Mutationsauslösung konnte bisher ein gerichtetes Mutieren nicht mit Sicherheit bewiesen werden". Bauer und Timoféeff-Ressovsky 1943, S. 347.

⁴⁰ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 188.

Adaptationsschrittes in die weitere Variationspotenz vorzustellen. In diesem, also rein negativen, Sinne kann die Mutabilität als richtender Faktor betrachtet werden^{.41}

Während Timoféeff-Ressovsky die Orthogenese auf der Basis der experimentellen genetischen Befunde diskutiert,⁴² geht Remane von paläontologischen und morphologischen Beobachtungen aus. Er bezeichnet die Orthogenese auch als „Theorie des phyletischen Wachstums“.⁴³ Als ihren Grundgedanken bestimmt er die Analogiebildung zwischen Ontogenie und Phylogenie und kommt zu dem Schluß: „Eine solche Übertragung des Individualgeschehens auf die Stammesentwicklung ist zwar denkbar, aber sehr gewagt“.⁴⁴ Es sei zwar festzustellen, daß die Stammesgeschichte „auch Gesetzmäßigkeiten allgemeinerer Art“ aufweise und sich mit „statistischer Genauigkeit die Existenz `bevorzugter Entwicklungstendenzen“ nachweisen lassen, aber bis „zum Nachweis einer inneren Wachstumsentwicklung“ sei es noch ein weiter Weg.⁴⁵

Als besondere Schwierigkeit der orthogenetischen Theorien nennt Remane die Aufspaltung von Stammarten und die Weiterentwicklung der Tochterarten in unterschiedliche Richtungen. Die Annahme, daß eine Sippe aus „inneren Ursachen nach einer anderen Entwicklungsrichtung abschwinkt und so zwei Arten aus innerer Tendenz entstehen“, sei ein „Unding“.⁴⁶ Er kommt zum Schluß, daß der größte Teil der Stammesentwicklung durch die Orthogenese nicht erklärt werden könne und „nur noch die bereits mehrfach erwähnten `bevorzugten Entwicklungstendenzen“ bleiben, „die vielleicht einmal in ferner Zeit auf diesem Wege erklärt werden könnten. Vorläufig läßt sich mit dieser Theorie in der Stammesgeschichte gewinnbringend nicht arbeiten“.⁴⁷

1959 hat Remane diese Ansicht bekräftigt und „Versuche, die phylogenetischen Abläufe mit der ontogenetischen Entwicklung der Individuen vom Ei bis zum Erwachsenen gleichzusetzen“⁴⁸, als verfehlt kritisiert. Er glaubt aber andererseits, daß diese „typische Orthevolution der heute gängigen Auffassung der Evolution durch Mutationen nach dem Typ der Drosophila- oder Antirrhinum-Mutationen und durch Selektion Schwierigkeiten“ bereite.⁴⁹ Remane geht hier leider nicht auf die Schriften von Rensch ein, der in den 30er und 40er Jahren versucht hatte, die Orthogenese im Rahmen der Synthetischen Theorie (d.h. auf der Basis von Selektion und ungerichteten Mutationen) zu erklären.⁵⁰ Statt dessen postuliert Remane als Ursache der

⁴¹ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 189; vgl. auch Bauer und Timoféeff-Ressovsky 1943, S. 347.

⁴² Timoféeff-Ressovsky spricht sich nicht direkt gegen die orthogenetischen Mechanismen aus. Wie aus den Diskussionsbeiträgen zu seinem Vortrag von Fritz Lenz (1939) und H. Burgeff (1939) hervorgeht, wurde er aber so verstanden. Vgl. auch Hoßfeld 1998, S. 196-7.

⁴³ Remane 1941, S. 113.

⁴⁴ Remane 1941, S. 113. Diese Vorstellung hat eine lange Geschichte und liegt einer ganzen Reihe anti-selektionistischer Evolutionstheorien des 19. Jahrhunderts zugrunde. Vgl. Junker 1989, 1995, 1998a.

⁴⁵ Remane 1941, S. 114.

⁴⁶ Remane 1941, S. 114.

⁴⁷ Remane 1941, S. 115.

⁴⁸ Remane 1959a, S. 224.

⁴⁹ Remane 1959a, S. 224-5.

⁵⁰ Rensch 1943b, S. 14-25; 1947, S. 54-6.

Orthoevolution Mutationsdruck durch gerichtete Mutationen großer Häufigkeit.⁵¹ Es bleibt unklar, wie diese Richtung der Mutationen zustande kommen soll, da Remane innere Ursachen ablehnt. Diese Erklärung der Orthoevolution widerspricht natürlich den Grundlagen der Synthetischen Theorie.

Einen zusammenfassenden Eindruck von den Gemeinsamkeiten zwischen den Synthetikern und Remane gewinnt man, wenn man die jeweils kritisierten Biologen ansieht. So werden von Remane beispielsweise die Theorien der Paläontologen Schindewolf, Beurlen und Edgar Dacqué (1878-1945) abgelehnt. Eine ähnlich negative Einschätzung dieser Autoren findet sich bei dem Synthetiker Rensch.⁵² Abweichungen von den Synthetikern finden sich dagegen vor allem bei den Autoren, die Remane zustimmend erwähnt. Hier sind neben den auch von den Synthetikern geschätzten Heinrich Georg Bronn (1800-1862), Konrad Lorenz (1903-1989) und Erwin Stresemann (1889-1972), die Mutationisten De Vries und William Bateson (1861-1926), sowie die Morphologen Johann Wolfgang Goethe (1749-1832), Carl Nägeli (1817-1891), Karl von Goebel (1855-1932) und Troll zu nennen, die (soweit möglich) dem Darwinismus kritisch gegenüberstanden.

Faßt man die Gemeinsamkeiten zusammen, so zeigt sich folgendes: Remane war wie die Synthetiker ein Vertreter der Evolutionsbiologie. Es handelt sich also nicht um eine grundlegende Auseinandersetzung mit der idealistischen Morphologie, dem Lamarckismus oder mit einem der Anti-Evolutionisten. Die abweichenden Folgerungen aus dem Phänomen der evolutionären Trends und die unterschiedlichen Traditionen, auf die sich die Kontrahenten beziehen, haben aber mögliche Konfliktpunkte sichtbar gemacht.

Kontroversen

Der Kern der Auseinandersetzung zwischen Remane und den Synthetikern dreht sich um die Frage, ob die Evolutionsmechanismen Selektion, Mutation und Zufall ausreichen, um die biologische Evolution **in ihrer Gesamtheit** zu erklären. Oder ob, alternativ dazu, noch weitere, unbekannte Mechanismen anzunehmen sind. Diese Frage wird oft unter dem Aspekt diskutiert, ob die Makroevolution durch die Phänomene der Mikroevolution erklärt werden könne.

Mikroevolution — Makroevolution

Timoféeff-Ressovsky versteht unter „Makroevolution“ die „Hauptzüge der Differenzierung und Adaptation innerhalb größerer Organismengruppen, längerer Zeitabschnitte und höherer systematischer Kategorien“.⁵³ Da es wegen der langen Zeiträume, die diese Vorgänge benötigen, unmöglich sei, die Makroevolution experimentell zu analysieren, könne man den Mechanismus der Makroevolution nur indirekt erschließen. Die Methode der Wahl sei dabei die Untersuchung der Mikroevolution, d.h. von solchen Vorgängen „der Adaptation und Differenzierung“, „die von einer in Zeit und Raum sowohl der wissenschaftlichen Beobachtung, als auch dem Experiment zugänglichen Größenordnung sind; dabei beziehen sie sich nur auf kleinere Organismengruppen und niedere systematische Kategorien“.⁵⁴

⁵¹ Zumindest an diesem Punkt widerspricht er De Vries, der von einer großen Seltenheit der Mutationen ausgeht: "Die mittleren Zeitintervalle zwischen zwei aufeinander folgenden Mutationen sind gleichfalls auf einige wenige Jahrtausende zu schätzen". De Vries 1901-03, Bd. 3, S. 714.

⁵² Vgl. Rensch 1943a, 1947.

⁵³ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 160.

⁵⁴ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 160.

Es stellt sich nun die Frage, ob die so gewonnenen Erkenntnisse als Erklärungsprinzip für die Makroevolution ausreichen. Timoféeff-Ressovsky selbst ist wie die meisten Synthetiker vorsichtig optimistisch. So meint er, daß keine grundsätzlichen Bedenken zu ersehen seien, „den Mechanismus der Mikroevolution auf den der Makroevolution und deren Spezialprobleme [...] zu extrapolieren“.⁵⁵ Zugleich verweist er aber an mehreren Stellen darauf, daß noch weitere Untersuchungen notwendig seien.⁵⁶ Er kommt zu dem Schluß, daß „heutzutage auch die Erforschung der Makroevolution **nur** durch Gesichtspunkte, die aus der engeren genetisch-evolutionistischen Forschung sich ergeben, belebt werden könnte“.⁵⁷

Timoféeff-Ressovskys Vorsicht erklärt sich zum Teil aus der Tatsache, daß 1939 erst damit begonnen wurde, die Phänomene der Makroevolution selektionistisch und auf der Basis der bekannten Mutation zu erklären. Vor allem Rensch und Simpson haben dies in den folgenden Jahren zu leisten versucht.⁵⁸ Von verschiedenen Synthetikern wurde aber zugestanden, daß die Erklärung der Makroevolution durch die bekannten Evolutionsmechanismen gewisse Zusatzannahmen erfordert. Baur, einer der wichtigsten frühen Vertreter der Synthese, schrieb 1919, daß

„die Mehrzahl der Spezies-Unterschiede und erst recht die Unterschiede zwischen den Gattungen und noch höheren systematischen Einheiten anderer Art sind, und nicht bloß als Summierung von solchen kleinen durch je eine Mutation entstandenen Grundunterschieden aufgefaßt werden können. Darüber, wie diese andern Unterschiede entstehen, wissen wir aus unsern Vererbungsversuchen noch gar nichts“.⁵⁹

Baur betont in diesem Zusammenhang, daß das Wissen über die Mutationen noch sehr lückenhaft sei, und vermutet, daß bald „neue Kategorien von Mutation“ gefunden werden, „Kategorien, durch welche auch solche tiefgreifenden Unterschiede entstehen, wie wir sie zwischen höheren systematischen Einheiten vorfinden“.⁶⁰ In der 7.-11. Auflage der *Vererbungslehre* von 1930 wurde diese Passage stark überarbeitet und der zitierte Gedanke fallen gelassen. Baur geht zu diesem Zeitpunkt offensichtlich nicht mehr davon aus, daß neue Mutationstypen gefunden werden, auf die die Makroevolution zurückgeht.⁶¹ Er bleibt aber dabei, daß bestimmte evolutionäre Vorgänge, wie die Entstehung von *Antirrhinum majus* und *Antirrhinum Orontium* aus einer gemeinsamen Stammform durch Kleinmutationen, Selektion und Isolation schwer erklärbar sind: „Wir können vorläufig hier nur unser 'ignoramus' eingestehen“.⁶² Und noch 1947 schrieb Rensch:

„Die von der Vererbungsforschung entwickelten Vorstellungen über Mutation und Selektion haben sich in stetig wachsendem Maße als tragfähige Grundlage für das Verständnis der Rassen- und Artbildung erwiesen [...]. Nun hat sich aber gleichzeitig herausgestellt, daß die größeren Züge der Stammesentwicklung, wie sie in der allmählichen Differenzierung von Gattungen, Familien, Ordnungen usw. und damit auch

⁵⁵ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 169.

⁵⁶ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 160-1, 210.

⁵⁷ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 161 (Hervorhebung hinzugefügt).

⁵⁸ Rensch 1943b, 1947; Simpson 1944.

⁵⁹ Baur 1919, S. 345.

⁶⁰ Baur 1919, S. 346.

⁶¹ Baur 1930, S. 310-12.

⁶² Baur 1930, S. 400.

in der Herausbildung neuer Organe und neuer Baupläne zu erkennen sind, besonderen Regeln ('Gesetzen') folgen, die aus dem genetisch untersuchten Vorgang der Rassen- und Artbildung nicht unmittelbar abgeleitet werden können".⁶³

Rensch fordert aber zugleich, „alle bei transspezifischer Evolution auftretenden Sonderfaktoren und Regeln auf ihre Gültigkeit sowie daraufhin zu prüfen, wieweit sie durch bereits erkannte Evolutionsmechanismen gedeutet werden können".⁶⁴

Aus Remanes Artikel von 1939 läßt sich nur schwer erkennen, wie er Makro- und Mikroevolution abgrenzt. Eine erste klare Darstellung seiner Position findet sich in einem Artikel von 1949. Dort unterscheidet er drei Auffassungen:

„1. Makroevolution = Typogenese (Typostrophe), also die Auffassung, daß die großen Bautypen der Organismen sprungweise entstanden seien.“

„2. Makroevolution = Entstehung der großen Einheiten des Systems, wobei diese im Gegensatz zur Typogenese durchaus allmählich entstanden sein können; Mikroevolution = Entstehung der kleinen Einheiten des Systems.“

„3. Unterscheidung nach der Art (Richtung) der Veränderungen in: Makroevolution = Organisationsänderungen im Sinne des Aufbaues und Umbaues funktioneller Einheiten, also von Apparaten; Mikroevolution = Habitusänderungen (Proportionsänderungen, Reduktionen usw.).“⁶⁵

Remane bekennt sich nun zu der unter (3) genannten Bestimmung, die sich auf die **Art der Veränderung** bezieht. Demgegenüber hatte Timoféeff-Ressovsky die Unterscheidung Mikro- und Makroevolution nach der Größe der Organismengruppen, der Länge der Zeitabschnitte und der hierarchischen Ebene der systematischen Taxa vorgenommen. Die von Remane vorgenommene Verschiebung von der zeitlichen und räumlichen Ebene auf die Art der Veränderung ermöglicht es ihm, eine eigene morphologische Definition der Makroevolution vorzuschlagen. Die Definitionen der Makroevolution bei Timoféeff-Ressovsky und Remane zeigen in ihrer Unterschiedlichkeit einen gemeinsamen Kern: Makroevolution ist jeweils der nicht (oder noch nicht) durch die experimentelle Genetik nachweisbare Rest bei der Erklärung der Evolution.⁶⁶ Die Makroevolution ist in diesem Sinne ein Sammelbegriff, der alle Phänomene umfaßt, die sich der experimentellen, aktualistischen Methode entziehen.

Die Unterteilung in Organisations- und Habitusänderungen, die Remane 1949 vornimmt, ist bereits in seinen früheren Artikeln implizit enthalten und war auch bei anderen Biologen seiner Zeit populär. Hans Stubbe (1902-1989) und Fritz von Wettstein beispielsweise legen bei ihrem Plädoyer für eine evolutionäre Rolle der Makromutationen die Differenzierung zwischen Anpassungs- und Organisationsmerkmalen zugrunde.⁶⁷

⁶³ Rensch 1947, S. 1.

⁶⁴ Rensch 1947, S. 2.

⁶⁵ Remane 1949, S. 35-36.

⁶⁶ 1952 erläutert Remane seine Position folgendermaßen: "Unter Organisationsänderung ist dabei der Aufbau und Umbau funktioneller Einheiten im Organismus zu verstehen. Da diese durch Differenzierung und Synorganisation entstehen, deckt sich der Bereich der Makroevolution im wesentlichen mit dem vorhin ermittelten Bezirk, für den die Anwendbarkeit der Mutationstheorie noch nicht anerkannt werden konnte". Remane 1952, S. 372. Vgl. weiterführend Zachos und Hoßfeld (in Vorb.).

⁶⁷ Stubbe und Wettstein 1941, S. 271-2. Historisch geht diese Unterscheidung auf Nägeli zurück. Nägeli hatte einen dualistischen Evolutionsmechanismus angenommen und die Anpassungsmerkmale auf direkte Umweltinduktion, die Organisationsmerkmale auf den Vervollkommnungstrieb zurückgeführt. Vgl. Nägeli 1884, S. 327; Junker 1989, S. 182-3.

Mutationen

Remane fordert nun, daß für unterschiedliche Typen von Änderungen auch entsprechende Mutationstypen existieren müssen. Diese Forderung war im Prinzip auch von den Synthetikern anerkannt und positiv beantwortet worden. Die „gesamten Erfahrungen der experimentellen Genetik“ zeigen laut Timoféeff-Ressovsky,

„daß durch Mutationen und deren Kombinationen **alle möglichen Merkmalsabweichungen**, von ganz unauffälligen morphologischen und physiologischen Änderungen bis zu den größten und auffälligsten Merkmalen und Eigenschaften bei allen Organismen erzeugt werden. Somit erfüllen die Mutationen die erste Forderung; die an das elementare Evolutionsmaterial gestellt werden muß“. ⁶⁸

Die Aussage wird nun von Remane scharf kritisiert. Bislang sei die Mutationstheorie, wenn sie sich auf die „bisher durch Experiment und Beobachtung festgestellten Mutationen“⁶⁹ beschränke, nur in der Lage, einen begrenzten, relativ bescheidenen Teil der Phylogenie zu erklären, einen Teil „der geographischen und ökologischen Rassenbildung, einen Teil von nebensächlichen Art- und Gattungsunterschieden [...] sowie einen Teil der Organreduktionen und der Neotenie“.⁷⁰ Für alle übrigen phylogenetischen Prozesse, Remane nennt sie die „wichtigsten“, den „Kern des Phylogenieproblems“, komme der Mutationstheorie kein Erklärungswert zu.⁷¹ Als Beispiele erwähnt er die Differenzierung, die Umbildung, die Entstehung und Abwandlung funktioneller Systeme im Organismus, die biologische Einschaltung neuer Merkmale sowie Generationswechsel und Funktionswechsel.⁷² Diese Liste entspricht im wesentlichen den oben unter Organisationsänderungen der Makroevolution genannten Punkten. Remane vermutet, daß „von 200 bis 300 neuen Mutationen des bisherigen Typs keine neuen Aufschlüsse zu erwarten sein [dürften], die Genetik muß besonders nach andersartigen Erbänderungen suchen, und die Morphologen müssen dann überprüfen, ob und inwieweit sie für phylogenetische Prozesse auswertbar sind“.⁷³

Der Konflikt zwischen den Synthetikern und Remane spitzt sich also auf die Frage zu, ob es sinnvoll ist, auf der Basis der bekannten genetischen Mutationen die Phänomene der Makroevolution zu erklären, oder ob dies unwahrscheinlich ist, wie Remane vermutet.⁷⁴ Da man mit Ausnahme weniger Fälle in der Phylogenetik nicht in der Lage sei, Aussagen über die Art der Erbänderung zu machen und sich keine „Identität phylogenetischer Umbildungstypen mit bestimmten Realmutationen“⁷⁵ feststellen ließ, muß es noch eine andere Art von Mutationen geben. Wie stellt sich Remane nun diese 'andersartigen' Mutationen vor? Um dies

⁶⁸ Timoféeff-Ressovsky 1939a, S. 158 (Hervorhebung hinzugefügt). Vgl. auch Timoféeff-Ressovsky 1937, S. 163; Stubbe und Wettstein 1941, S. 266-8.

⁶⁹ Remane 1939, S. 208. Remane spricht von "Realmutationen".

⁷⁰ Remane 1939, S. 215.

⁷¹ Remane 1939, S. 216-7.

⁷² Remane 1939, S. 210-3.

⁷³ Remane 1939, S. 220.

⁷⁴ "A. Remane (1939) hält zumindest die phylogenetischen Umbildungen höherer Ordnung bisher nicht durch die Mutationstheorie für erklärbar, da die eigentlich differenzierenden Mutationen (im Gegensatz zu den experimentell studierten 'Realmutationen') noch nicht bekannt geworden seien". Rensch 1947, S. 55.

⁷⁵ Remane 1939, S. 207, 210.

klären, soll kurz auf Remanes Verständnis der 'Realmutationen' (= die durch Experiment und Beobachtung bekannten Mutationen) eingegangen werden.

Bereits 1927 hat er in dem Artikel „Art und Rasse“ eine ausgefeilte Systematik innerartlicher Variabilität vorgelegt, die sich aber nicht durchgesetzt hat.⁷⁶ In diesem Zusammenhang führt er den Begriff „Exotypus“ ein, der den „Aberration der meisten Systematiker“, den „single variations“ oder „Groß-Mutationen“ entsprechen soll.⁷⁷ Remane versteht darunter „meist einzeln, bisweilen gruppenweise auftretende Abänderungen innerhalb einer Art, die in Einzelmerkmalen oft beträchtlich vom normalen Artbild abweichen“.⁷⁸ Es handelt sich also um auffälligere und diskontinuierliche genetische Polymorphismen. Als Beispiele erwähnt er Albinismus, Melanismus, Rufinismus, Zeichnungsänderungen, Abweichungen in der Zahl von Zähnen, Zehen, sowie Schlitzblättrigkeit und Blutblättrigkeit bei Pflanzen.⁷⁹

Er behauptet nun weiter, daß die „im Experiment beobachteten Mutationen [...] mit einem sehr hohen Grad von Wahrscheinlichkeit den Exotypen gleichgesetzt“ werden dürfen.⁸⁰ Für die 20er Jahre ist diese Ansicht noch vertretbar und beispielsweise hat Stresemann in seinen Mutationsstudien (1926) ähnliche Ansichten geäußert.⁸¹ Zu diesem Zeitpunkt geht Remane tatsächlich von Großmutationen aus, die aber im Rahmen der von der Genetik gefundenen Größenordnung bleiben, und sich doch wesentlich (z.B. in der Häufigkeit) von den De Vriesschen Mutationen unterscheiden. Mitte der 20er Jahre setzte hier ein entscheidender Umschwung ein.

Durch die Arbeiten von Baur bzw. Nikolai W. und Elena A. Timoféeff-Ressovsky (1898-1973) war deutlich geworden, daß die auffälligeren Mutationen nur einen kleinen Teil der genetischen Variabilität ausmachen. Baur hatte den Irrtum der Genetiker in seinem zukunftsweisenden Artikel „Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem“ von 1925 aus den besonderen Bedingungen, unter denen die frühen genetischen Experimente stattfanden, erklärt:

„Zwar zeigt das Experiment, daß Faktormutation bei fast allen Organismen beobachtet wurde, die man bisher auch nur einigermaßen daraufhin untersucht hat, aber ihre Häufigkeit schien sehr gering, und im wesentlichen schienen durch Faktormutation Typen zu entstehen, die zwar sehr oft stark von der Stammform abweichen, die aber fast ausnahmslos Mißbildungen darstellten, jedenfalls nur ganz ausnahmsweise einen positiven Selektionswert haben“.⁸²

⁷⁶ Ein Grund für die mangelnde Resonanz wurde von Rensch genannt: "Meines Erachtens genügt es völlig, hierfür den eindeutigen Begriff der 'individuellen Varietät' anzuwenden und von einer Benennung dieser Varietäten abzusehen, da diese überflüssig und zudem nur in wenigen Fällen durchführbar ist, denn es gibt ja bekanntlich eine große Reihe von Tierarten, von denen fast jedes Individuum eine besondere Zeichnung oder Form besitzt". Rensch 1929, S. 10.

⁷⁷ Remane 1927, S. 17.

⁷⁸ Remane 1939, S. 214.

⁷⁹ Remane 1939, S. 216.

⁸⁰ Remane 1927, S. 23.

⁸¹ Remane bezieht sich in seinen "Exotypus-Studien an Säugetieren" (1928) ausdrücklich auf Stresemann: "Ich habe die Absicht, eine Reihe spezieller Exotypenstudien an Säugetieren zu veröffentlichen, in ähnlicher Weise, wie es E. Stresemann in seinen Mutationsstudien an Vögeln getan hat". Remane 1928, S. 64.

⁸² Baur 1925, S. 110-1; vgl. auch Baur 1924.

Er selbst habe „auch lange Zeit unter dem Eindruck dieser Beobachtungen die Bedeutung der Faktormutationen für die Evolution sehr gering eingeschätzt“.⁸³ Inzwischen habe sich aber gezeigt, daß diese „heute verbreitete Ansicht über die Häufigkeit und das Ausmaß der Faktormutationen [...] völlig falsch [sei]. Falsch ist die Annahme, daß die Mehrzahl der Faktormutanten Mißgeburten darstellen, und ebenso falsch ist die Annahme, daß Faktormutanten nur sehr selten auftreten“.⁸⁴ Diese Meinung sei dadurch entstanden, daß ungeübte Beobachter nur die Mutanten wahrnehmen, die sehr auffällig sind, und daß heterozygot auftretende rezessive Mutationen nur durch besondere Versuchsanordnungen erkennbar werden.⁸⁵

Die Synthetiker haben ihren Kritikern z.T. unterstellt, daß sie diesen Schritt zu häufigen Kleinmutationen als wichtigstem Evolutionsmaterial ignoriert hätten. In diesem Sinne vermutete Walter Zimmermann 1939, daß die Trennung zwischen Mikro- und Makroevolution letztlich auf Makromutationen hinauslaufe, da nur so die Mikroevolution als Vorstufe der Makroevolution umgangen werden könne.⁸⁶ Und Mayr bemerkte kürzlich: „Remane attributed everything to De Vriesian mutations, revealing that he had no idea of modern genetics“.⁸⁷

Dies scheint aber zumindest z.T. ein Mißverständnis zu sein, denn Remane lehnt Makromutationen als Erklärung für seine Theorie ausdrücklich ab. Seine andersartigen Erbänderungen sollen nicht größer, sondern nur qualitativ anders sein.⁸⁸ 1939 behauptet er sogar, daß die andersartigen Erbänderungen gradueller seien als die Mutationen der Genetiker. Auch für die Makroevolution „ist das Auftreten der Änderungen in großen Sprüngen keinerlei Notwendigkeit, die Phylogenie zeigt vielmehr gerade hier schrittweise kleine Änderungen in viel deutlicherem Maß, als bei den durch Realmutationen entstandenen Merkmalsänderungen“.⁸⁹

Es ist sicher ein Problem, daß Remane meines Wissens nach keinen Versuch unternommen hat, seine andersartigen Erbänderungen näher zu charakterisieren. Er geht aber davon aus, daß dies grundsätzlich möglich sei.⁹⁰ Remane gibt auch keine Hinweise auf historische Vorläufer seiner dualistischen Theorie. Gewisse Parallelen z.B. zu Plates Erbstockhypothese sind aber offensichtlich. Plate hatte „Mendelstock“ und „Erbstock“ folgendermaßen unterschieden: „[...] die gewöhnlichen Gene der Mendel'schen Analyse bedingen die Varietäts- und einzelne Artmerkmale, diejenigen des Erbstocks die Eigenschaften der Organisation und des Bauplans,

⁸³ Baur 1925, S. 111.

⁸⁴ Baur 1925, S. 111.

⁸⁵ Vgl. auch E. A. und N. W. Timoféeff-Ressovsky 1927.

⁸⁶ Zimmermann 1939, S. 219.

⁸⁷ Mayr 1999, S. 24.

⁸⁸ Eine ähnliche Ansicht wurde auch von dem Paläontologen Schindewolf vertreten: "Im übrigen brauchen die Großmutationen, die etwa am Anfang einer Klasse oder Ordnung stehen und diese einleiten, vielleicht gar nicht einmal von höherer Größenordnung zu sein als die bereits experimentell nachgewiesenen. Der Unterschied des Verhaltens besteht im wesentlichen nur in der Reichweite und stammesgeschichtlichen Geltungsdauer der durch Großmutationen abgewandelten Organisationen und in dem jeweils verschiedenen Umfang der Kreise, die sich auf jenen Grundlagen aufbauen. Das aber sind Erscheinungen, die erst nachträglich zutage treten und nicht notwendigerweise von dem primären Ausmaß der den Anstoß gebenden Mutationen abhängen. Ausschlaggebend ist ferner, daß diese Mutationen im Gegensatz zu den gewöhnlichen Kleinmutationen in das Grundgefüge der Organisation eingreifen und entscheidend neue Entwicklungswege erschließen, weshalb sie neuerdings von W. Ludwig auch treffend als Schlüsselmutationen bezeichnet werden." Schindewolf 1950, S. 406.

⁸⁹ Remane 1939, S. 218-9.

⁹⁰ Remane 1941, S. 119.

die meist auch solche der Art, Gattung oder höheren Kategorien sind".⁹¹ Auch Remanes allgemein skeptische Position was den Erklärungswert der Synthese angeht, war durchaus kein Einzelfall. Sogar Autoren, die der Synthetischen Theorie weit mehr Zuversicht entgegenbrachten, haben über weitere, unbekannte Evolutionsmechanismen spekuliert.⁹²

Remane hat seine skeptische Einstellung offensichtlich nie revidiert; das einzige, was man konstatieren kann, ist eine zunehmende Vorsicht, sich festzulegen. Noch 1952 vermutet er, daß es bei „der Vielheit der Gen-Mutationsmöglichkeiten“ durchaus möglich sei, „daß die bisher festgestellten Gen-Mutationen nur einen bestimmten Typ repräsentieren, und noch ganz andere auch in ihrem Verhalten unterschiedliche Gen-Mutationstypen existieren“.⁹³ Er gesteht nun aber zu, daß es „denkmöglich“ sei, daß sich die andersartigen Erbänderungen „in ihrem Wesen als identisch mit den bisher bekannten Realmutationen erweisen“.⁹⁴ Aber „Denkmöglichkeiten“ genügen nicht, denn dann könne man auch die Vererbung erworbener Eigenschaften akzeptieren. Zu fordern sei vielmehr der experimentelle Nachweis, „daß Differenzierungen und Synorganisierungen durch Mutationen aufgebaut werden können“.⁹⁵ Solange dies nicht der Fall sei, „muß die Anwendung der Mutationstheorie auf diese Gebiete als unsichere Hypothese betrachtet werden“.⁹⁶

Remane hat wohl keinen großen Wert darauf gelegt, die fehlenden Mutationstypen zu finden, denn dies hätte den Anspruch der Synthetiker, die Evolution in ihrer Gesamtheit zu erklären, gestützt. Die Kontroversen um die Reichweite der Mutationstheorie erklären zu einem Teil, warum Remane von den Synthetikern als Gegner wahrgenommen wurde. Als einziger Grund scheint dieser Punkt aber nicht ausreichend, die Schärfe der Auseinandersetzung zu erklären, denn auch manche Synthetiker waren bei dieser Frage neuen Ideen gegenüber offen (s.o.). Rensch hat in seinem Rückblick auf die Entstehung der Synthetischen Theorie Remanes Kritik sogar als konstruktiven Beitrag bewertet: „But he [Remane] correctly claimed that geneticists should search for mutations that could particularly contribute to the understanding of the phylogenetic development of new organs“.⁹⁷

Selektion

Für die Synthetische Theorie ist die Selektion der wichtigste richtende Evolutionsmechanismus; auch Remane akzeptiert ihre Bedeutung, es macht sich aber eine gewisse Reserviertheit bemerkbar. Für eine darwinistische Grundhaltung bei Remane scheint zunächst zu sprechen, daß er die „auslesende Wirkung des Kampfes ums Dasein“ für eine „gesicherte Tatsache“ hält.⁹⁸ Andererseits ist auffällig, daß er großen Wert darauf legt, die Sicherheit der

⁹¹ Plate 1932, S. 924.

⁹² Vgl. Baur 1919, S. 345; Baur 1930, S. 400; Hartmann 1933, S. 658; Melchers 1939, S. 254-6; Herre 1943, S. 529; Ludwig 1943, S. 518; Schwanitz 1943, S. 438; Simpson 1944, S. 206-211; vgl. auch Woltereck 1943, S. 118-9.

⁹³ Remane 1952, S. 353.

⁹⁴ Remane 1952, S. 370-1.

⁹⁵ Remane 1952, S. 371.

⁹⁶ Remane 1952, S. 371.

⁹⁷ Rensch 1980, S. 288-9.

⁹⁸ Remane 1940, S. 118.

Abstammungslehre im Gegensatz zur Vorläufigkeit der „Faktorenfrage“ zu betonen.⁹⁹ Erklärungsbedürftig ist auch, daß er Mutations- und Selektionstheorie stets gemeinsam diskutiert, und erstere sieht er, wie gezeigt, sehr kritisch. Schon 1941 erwähnt er im Abschnitt „Das Problem der Ursachen phylogenetischer Umbildung“ die Selektionstheorie nicht eigens, sondern bezeichnet die „Mutationstheorie als legale Nachfolgerin der Darwinschen Selektionstheorie“.¹⁰⁰ Diese Struktur behält Remane auch 1952 bei.

An manchen Stellen überträgt sich sein Zweifel an der Mutations- auf die Selektionstheorie. Die Verwendung des Wortes 'Selektionstheorie' statt 'Mutationstheorie' im zweiten Satz des folgenden Zitats könnte eine Freudische Fehlleistung sein, aber gerade wenn dies der Fall sein sollte, wird Remanes Distanz deutlich:

„Wenn vorhin die **geringfügige Leistungsfähigkeit der Mutationstheorie** für die phylogenetische Umbildung hervorgehoben wurde, so liegt diese an dem bisher bekannten Mutationsmaterial, nicht an der Auslese. Es darf also diese **geringe Leistungsfähigkeit der 'Selektionstheorie'** nicht verwendet werden, um die Auslese im Kampf ums Dasein als bedeutungslose Angelegenheit hinzustellen“.¹⁰¹

In einem Artikel, der auf einen Vortrag auf der *Ersten Reichstagung der Wissenschaftlichen Akademien des NSD.-Dozentenbundes* (8. bis 10. Juni 1939 in München) zurückgeht, wird Remane noch deutlicher:

„[...] Plate hat mit Recht die *Drosophila*-Mutanten als ein regelrechtes Krüppelheim bezeichnet. Daraus ergibt sich, daß der Mutationsvorgang vorwiegend degenerativen Charakter trägt und somit die biologische Wirkung des Kampfes ums Dasein **in erster Linie arterhaltend** ist, indem sie die immer wieder auftretenden degenerativen Mutationen ausmerzt und so die Art und ihre Leistungsfähigkeit erhält“.¹⁰²

Zu den politischen Konnotationen sei bemerkt, daß Remane hier die Mutationstheorie sprachlich zu diskreditieren versucht. Das Zitat macht auch verständlich, warum er von den Synthetikern als wissenschaftlicher Gegner empfunden wurde. Für die Synthetische Theorie wie für alle echten Darwinisten ist die Selektion ein kreativer Vorgang, der eben nicht nur stabilisierend wirkt, nicht nur 'in erster Linie arterhaltend' ist, sondern zur Weiterentwicklung führt. Wenn man diesen Punkt als das wesentlichste Kriterium für den Darwinismus sieht, wofür sehr viel spricht, dann ist Remane als Anti-Darwinist zu bezeichnen.

Welchen Evolutionsmechanismus vertritt Remane aber dann? Er hat sich seinen Schriften zu diesem Punkt immer sehr vorsichtig, um nicht zu sagen unklar ausgedrückt. Der Grund ist wahrscheinlich, daß er mit der schon in den 30er Jahren obsoleten Vorstellung des Mutationsdruckes sympathisierte. In einer Diskussion über Trends in der Evolution heißt es:

⁹⁹ Remane 1957, S. 163. "In der Folgezeit hat sich dann auch die Bezeichnung Darwinismus verhängnisvoll für die Geltung der Abstammungslehre ausgewirkt, da unter diesem Wort in weiten Kreisen die Abstammungslehre insgesamt, in den fachlichen Diskussionen aber meist nur die spezielle Selektionstheorie verstanden wurde. Unsicherheiten im Geltungsbereich der Selektionstheorie wurden infolge der gleichen Namensverwendung dann ohne weiteres als Unsicherheiten der Abstammungslehre insgesamt gewertet". Remane 1941, S. 92.

¹⁰⁰ Remane 1941, S. 112.

¹⁰¹ Remane 1941, S. 120 (Hervorhebung hinzugefügt).

¹⁰² Remane 1940, S. 118-9 (Hervorhebung hinzugefügt). Remane scheint sich auch mit der Komponente des Zufalls in der Synthetischen Theorie nicht anfreunden zu können: "Das eben angeführte Gebiet gehört in das schon oft als Schwierigkeit einer Zufallstheorie hervorgehobene Problem der harmonischen Artänderung". Remane 1939, S. 212.

„Betrachte ich diese Gesamtsituation, so erscheint mir die Annahme am wahrscheinlichsten, daß bestimmte Mutationen in großer Häufigkeit und in weitgehend gerichteter Weise auftreten, und daß sich diese Häufung viele Generationen wiederholt. Der Phylogenetiker wünscht sich zur Erklärung also gerichtete Mutationen, die sich zuerst spät phänotypisch auswirken mit sehr hoher Mutationsintensität, um die Orthevolutionen erklären zu können“.¹⁰³

Der Mutationsdruck soll auch eine Abschwächung des Selektionsdrucks nach sich ziehen: „Mit der Steigerung des Mutationsdruckes würde auch die Forderung nach intensiver Selektionswirkung eingeschränkt bzw. aufgehoben werden. Solche Mutationsvorgänge kennen wir noch nicht, aber die Erweiterungen unserer Kenntnisse auf diesem Gebiet läßt die Hoffnung auf ihren Nachweis noch offen“.¹⁰⁴

Remanes Evolutionsmechanismus für makroevolutionäre Trends — soweit sich dies aus seinen oft kryptischen Äußerungen entnehmen läßt — ist also Mutationsdruck durch einen unbekanntem Mutationstyp. Damit ist auch klar, warum Remane die Synthese in der Evolutionsbiologie nicht anerkennen will, sondern eher ein Auseinanderdriften der daran beteiligten Disziplinen konstatiert.¹⁰⁵ In dem erwähnten Diskussionsbeitrag von 1959 spricht er sogar davon, bei der Verknüpfung der historischen Phylogenese mit den experimentell gefundenen Mutationen „die Bruchspalten heilig zu halten“.¹⁰⁶

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß Remane der Mutationstheorie und damit der Synthetischen Theorie für die wichtigsten Bereiche der Evolution keinerlei Erklärungswert zuspricht.¹⁰⁷ Die Selektion hat für ihn in erster Linie einen stabilisierenden Effekt. Die Charakterisierung von Remane als Anti-Darwinist mag für manchen Leser wegen der wenigen verfügbaren direkten Zitate zu extrem erscheinen. Die Tatsache, daß er einen anti-selektionistischen Mechanismus (Mutationsdruck) vorschlägt, daß er Mutations- und Selektionstheorie als Einheit auffaßt (und kritisiert) und schließlich, daß er sich nicht positiv zur Selektion als kreativem Faktor äußert, sind aber zusammengenommen relativ eindeutige Indizien.

Mehr noch als diese verstreuten Aussagen von Remane widersprechen seine wissenschaftlichen und weltanschaulichen Grundüberzeugungen der Synthese. Sowohl der Dualismus der Evolutionsmechanismen und als auch die Unterscheidung zweier Merkmalstypen hat eine lange Tradition und wurde schon 1865 von Nägeli gegen Darwins Selektionstheorie vorgebracht. Insofern repräsentierte Remane eine vor allem in Deutschland einflußreiche Tradition des Anti-Darwinismus. Seine typologische Auffassung der Morphologie verhindert, daß er das Populationsdenken und damit letztlich die Selektionstheorie akzeptieren kann. Er hofft, die Morphologie als eigenständige Wissenschaft dadurch zu retten, daß er die Bedeutung der organismischen Baupläne betont und indem er der Genetik den Erklärungswert für diese Phänomene abspricht. Organismen sind für ihn mehr als Aggregate einzelner Merkmale, die durch äußere Bedingungen, durch Vererbung erworbener Eigenschaften, Selektion oder zufällige Mutationen verändert werden.

¹⁰³ Remane 1959a, S. 225.

¹⁰⁴ Remane 1959a, S. 225.

¹⁰⁵ "Die Frage nach den Triebkräften phylogenetischer Entwicklung steht trotz ihres beträchtlichen Alters noch heute in vollster Diskussion und die scharfen Gegensätze, die in dieser Frage zwischen den Genetikern auf der einen, den meisten Morphologen und Paläontologen auf der anderen Seite bestehen, sind trotz jahrelanger Arbeit zahlreicher Wissenschaftler nicht überbrückt worden". Remane 1939, S. 206.

¹⁰⁶ Remane 1959a, S. 228.

¹⁰⁷ Vgl. auch Zachos und Hoßfeld (in Vorb.)

Diese Überlegungen zeigen, daß es bei der Kontroverse zwischen Remane und den Synthetikern um mehr geht als um Details des Mutationsvorganges. Es stehen sich zwei wissenschaftliche Grundeinstellungen gegenüber. Wie Mayr geschrieben hat, sollte die Evolutionäre Synthese zwischen diesen Grundeinstellungen vermitteln:

„It was a synthesis between an experimental-reductionist philosophy (strongest among the geneticists) and an observational-holistic philosophy (strongest among the naturalists), and finally between an anglophone tradition with emphasis on mathematics and adaptation and a continental European tradition with emphasis on populations, species and higher taxa.“¹⁰⁸

Remane hat sich dieser Synthese verweigert, da er sie als Gefährdung der Morphologie und nicht als Chance aufgefaßt hat. Noch 1940 hat er zwar von der Hoffnung auf eine Synthese zwischen Genetik und Morphologie gesprochen:

„Der Teil der Biologie, der auf den Entdeckungen Gregor Mendels aufgebaut wurde, steht bei Erkennung dieser Sachlage nicht im Gegensatz und Kampf zu einer Goetheschen Naturbetrachtung, beide stehen ohne sich zu stören, gleichberechtigt in unserer Lehre vom Leben nebeneinander. Daß beide Gebiete dereinst in eine auch methodisch einheitliche Biologie verschmelzen, erhoffen wir von der Zukunft.“¹⁰⁹

Wie gezeigt hat er sich aber in seinen konkreten Ausführungen gegen die Evolutionäre Synthese der 1930er und 40er Jahre ausgesprochen. Er fühlte sich durch die Herausforderungen der Genetik und der Evolutionären Synthese in die Defensive gedrängt und hat weitgehend destruktiv reagiert, indem er die neuen Erkenntnisse in ihrer Bedeutung herunterspielte und versuchte, einen genetikfreien Phänomenbereich zu konstruieren. Die Unüberbrückbarkeit der wissenschaftlichen Überzeugungen deutet auf weitergehende weltanschauliche Unterschiede hin. Berndt Heydemann hat von Remanes „pantheistischer religiöser Einstellung im Sinne Goethes“ gesprochen.¹¹⁰ Dieses Lebensprinzip lasse sich in Goethes Worten so formulieren: „Alle Gestalten sind ähnlich, und keine gleicht der andern; Und so deutet das Chor auf ein geheimes Gesetz, Auf ein heiliges Rätsel.“¹¹¹

Die zentrale Ursache für die Kontroverse zwischen Remane und den Synthetikern, der sich auch in der wechselseitigen Sprachlosigkeit manifestierte, war der Widerspruch zwischen pantheistischer und pragmatisch-materialistischer Weltanschauung. Die anderen Ebenen des Konflikts, von den persönlichen über die disziplinären bis zu den inhaltlichen Differenzen, waren demgegenüber sekundär.

Die Folgen

1941 hat Remane geschrieben, daß er „die Ansicht einiger allzu optimistischer Genetiker kritisieren“ müsse.¹¹² Wilhelm Ludwig (1901-1959) hat 1943 diese optimistische Einstellung treffend charakterisiert:

¹⁰⁸ Mayr 1993, S. 31.

¹⁰⁹ Remane 1940, S. 126.

¹¹⁰ Heydemann 1977, S. 89.

¹¹¹ Goethe [1817-22] 1987, S. 420-1.

¹¹² Remane 1941, S. 119.

„Für den Optimisten — Dobzhansky bezeichnet in der Einleitung seines Buches die Darstellung ausdrücklich als 'optimistisch' — liegt also kein Grund vor, an der Erklärbarkeit der gesamten Evolution durch die Selektionstheorie zu zweifeln. Vermag sie nicht alles plausibel zu machen? Sind nicht sämtliche Prämissen mathematisch fundiert? Der Optimist sagt: 'Wir sind Vertreter einer vielversprechenden, aber auch sehr jungen Wissenschaft. Es kann uns nicht zugemutet werden, schon heute jedes beliebige Beispiel einer ausgefallenen Art selektionistisch zu erklären. Aber wir operieren mit Beobachtungen, und diese haben gegenüber 'Verlautbarungen vom grünen Tisch' (Dobzhansky) zurückzutreten".¹¹³

Faßt man Remanes doch recht deutliche inhaltliche Widerstände gegen die Synthetische Theorie zusammen, so ist es in gewisser Weise verwunderlich, daß er ab der zweiten Auflage in der *Evolution der Organismen* (1959) vertreten war. Die *Evolution der Organismen* war ja in Anspruch und über weite Strecken des Inhalts eines der wichtigsten Werke zur Synthetischen Theorie in Deutschland. Welche Gründe den Herausgeber Gerhard Heberer (1901-1973) bewogen haben, die Gemeinsamkeiten stärker zu gewichten als die deutlichen Unterschiede, wären ein interessantes Thema, das aber an dieser Stelle zu weit führen würde.¹¹⁴ W. E. Reif hat darauf aufmerksam gemacht, daß noch Mitte der 60er Jahre in Günther Osches „Grundzügen der allgemeinen Phylogenetik“ Remanes Einfluß spürbar wird.¹¹⁵

Was war die Folge der Kontroverse in Rostock? Es kam zunächst nicht zu einer Annäherung der Positionen. Timoféeff-Ressovsky ist in seinem grundlegenden Artikel in Heberers *Evolution der Organismen* nicht auf Remanes Einwürfe eingegangen, sondern hat sie mehr oder weniger ignoriert. 1945 wurde Timoféeff-Ressovsky dann in die Sowjetunion zurückgebracht und in einem Lager interniert. Damit war einer der wichtigsten Architekten der Synthetischen Theorie in Deutschland ausgeschaltet. Remane, Schindewolf und Troll auf der anderen Seite hatten institutionell einflußreiche Positionen.

Und so blieben es auf dem 3. Phylogenetischen Symposium, das 1958 abgehalten wurde, dem Hamburger Zoologen Gustav de Lattin (*1913) und mit Einschränkungen dem Genetiker Georg Gottschewski¹¹⁶ vorbehalten, die Position der Synthetischen Theorie zu vertreten. De Lattin kommt zu der Forderung:

¹¹³ Ludwig 1943, S. 507. Der Ausdruck 'optimistisch' wurde von Witta Lerche eingefügt. Im Original heißt es dagegen 'assertive': "The treatment had to be made assertive rather than polemic, dogmatic rather than apologetic". Dobzhansky 1937, S. XV. Es ist interessant, wie dieser Übersetzungsfehler eine Eigendynamik gewinnt — der Grund ist wohl, daß er ein zutreffendes Charakteristikum der Synthetiker darstellt.

¹¹⁴ Heberer war mit dem Beitrag von Victor Franz in der ersten Auflage der *Evolution der Organismen* unzufrieden gewesen und deshalb bemüht, einen anderen Autoren zu finden (vgl. Hoßfeld 1997, S. 136 Fn.). Daß die Wahl auf Remane fiel, deutet darauf hin, daß es im Umfeld der Synthetischen Theorie keinen geeigneten Kandidaten gab.

¹¹⁵ "An vielen Stellen des Textes fällt auf, daß Osche sich bemühte, Remanes Postulat — es müsse neben Kleinmutationen auch Systemmutationen geben — zu widersprechen. Remanes nachwirkender Einfluß wird durch solche Stellungnahmen sehr deutlich! In seinem Schlußwort ließ Osche die Frage offen, ob sich Makroevolution vollständig durch die Mikroevolution erklären lasse". Reif 2000, S. 385. Vgl. Osche 1966, S. 873.

¹¹⁶ "Ohne auf diese Frage näher eingehen zu wollen, scheint es mir aber keineswegs erlaubt zu sein, aus dieser 'ungeklärten' Lage in der Mutationsgenetik, die von dem einen optimistischer und von dem anderen pessimistischer angesehen wird, Kapital zu schlagen und daraus zu schließen, daß wir überhaupt nie in der Lage sein werden, das Entstehen von Merkmalen, die einen evolutiven Wert haben, zu erklären bzw. daß wir hierfür einen 'neuen' Mutationsvorgang fordern müssen". Gottschewski 1959, S. 230-1.

In „anbetracht der Tatsache, daß die genannten Evolutionsfaktoren [Selektion, Mutabilität, Elimination, Isolation] die einzigen bisher mit Sicherheit erkannten Grundlagen der stammesgeschichtlichen Entwicklung darstellen, und daß ihnen in weiten Bereichen der Evolution ohne jeden Zweifel ein großer und gesicherter Erklärungswert zukommt, sollte m. E. die Arbeit der kommenden Jahre zunächst einmal ganz vorwiegend darauf verwendet werden, zu prüfen, was diese Faktoren maximal zu leisten vermögen“.¹¹⁷

Ergänzend fügt er hinzu: „Der Versuch, schon jetzt weitere und nach dem augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse notwendigerweise rein hypothetische Faktoren zur Erklärung der Phylogenese heranzuziehen, dürfte sich dagegen wohl mindestens ebenso störend auswirken wie eine ungerechtfertigte Verallgemeinerung evolutionsgenetischer Befunde“.¹¹⁸

Diese sachliche und eher ausgleichende Position war nun sicher sehr verdienstvoll, aber für die Weiterentwicklung der Synthetischen Theorie wäre eine offensivere Darlegung der wichtigsten Thesen und eines weiteren Forschungsprogrammes wichtiger gewesen. Auch die anderen potentiellen Vertreter dieser Theorie konnten oder wollten dies nicht leisten. Timoféeff-Ressovsky war in der Sowjetunion, Mayr emigriert, Ludwig alkoholkrank und zeigte lamarckistische Sympathien, Rensch wandte sich anderen Themen zu, Zimmermann ging der Auseinandersetzung aus dem Weg, Heberer fiel wegen seiner politischen Belastung aus und hatte auch eher organisatorische als theoretische Fähigkeiten, Fritz von Wettstein war gestorben — um nur einige der möglichen Kandidaten zu nennen. Insofern muß man aus Sicht der Synthetischen Theorie feststellen, daß nach der Sitzung in Rostock nicht 'alles gut ging', sondern daß sich die Biologie in Deutschland aus der Weiterentwicklung des modernen Darwinismus verabschiedete.

Literatur

Bauer, H., und Timoféeff-Ressovsky, N. W.: Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. In: Heberer, G. (Hrg.), S. 335-429 (1943)

Baur, E.: Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 37, 107-115 (1925)

Baur, E.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Dritte und vierte Neubearb. Auflage. Berlin: Gebrüder Borntraeger 1919

Baur, E.: Einführung in die Vererbungslehre. 7.-11., völlig Neubearb. Aufl. Berlin: Gebrüder Borntraeger 1930

Baur, E.: Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. Bibliotheca Genetica 4, 1-170 (1924)

Brömer, R., Hoßfeld, U. (Hrg.): Darwinismus und/als Ideologie. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 6. Berlin. Verlag für Wissenschaft und Bildung, in Vorb.

Brömer, R., Hoßfeld, U., und Rupke, N. A. (Hrg.): Evolutionsbiologie von Darwin bis heute. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 4. Berlin. Verlag für Wissenschaft und Bildung 2000

Burgeff, H.: Aussprache. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 76, 219 (1939)

¹¹⁷ de Lattin 1959, S. 237.

¹¹⁸ de Lattin 1959, S. 237.

- de Lattin, G.: Aussprache [Trends in der Evolution]. *Zoologischer Anzeiger* 162, 236-239 (1959)
- De Vries, H.: Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich. Bd. 1, Die Entstehung der Arten durch Mutation. Bd. 2, Elementare Bastardlehre. Leipzig: Veit 1901-03
- Dietrich, M. R.: Macromutation. In: Keller, E. F., and Lloyd, E. A. (Eds.): *Keywords in Evolutionary Biology*, pp. 194-201. Cambridge, Mass., London: Harvard University Press 1992
- Dobzhansky, Th.: *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press 1937. Deutsche Ausgabe: *Die genetischen Grundlagen der Artbildung*. Übers. von Witta Lerche. Jena: Gustav Fischer 1939
- Ghiselin, M. T.: The Failure of Morphology to Assimilate Darwinism. In: Mayr and Provine (Eds.), pp. 180-193 (1980)
- Goethe, J. W.: *Sämtliche Werke. Briefe, Tagebücher und Gespräche. I. Abteilung, Band 24, Schriften zur Morphologie*. Hg. von Dorothea Kuhn. Frankfurt am Main: Deutscher Klassiker Verlag 1987
- Goldschmidt, R.: Some Aspects of Evolution. *Science* 78, 539-547 (1933)
- Goldschmidt, R.: *The Material Basis of Evolution*. New Haven and London: Yale University Press 1940
- Gottschewski, G.: Aussprache [Trends in der Evolution]. *Zoologischer Anzeiger* 162, 229-231 (1959)
- Hartmann, M.: *Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben*. 2. Aufl. Jena: Gustav Fischer 1933
- Heberer, G. (Hrg.): *Die Evolution der Organismen, Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre*. Jena: Gustav Fischer 1943
- Herre, W.: Domestikation und Stammesgeschichte. In: Heberer, G. (Hrg.), S. 521-544 (1943)
- Heydemann, B.: Zum Tode von Professor Dr. Dr. h.c. Adolf Remane. *Faunistisch-ökologische Mitteilungen* 5, 85-91 (1977)
- Hoßfeld, U.: Dobzhansky's Buch 'Genetics and the Origin of Species' (1937) und sein Einfluß auf die deutschsprachige Evolutionsbiologie. *Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie* 5, 105-144 (1998)
- Hoßfeld, U.: Gerhard Heberer (1901-1973) — Sein Beitrag zur Biologie im 20. Jahrhundert. Berlin: Verlag für Wissenschaft und Bildung 1997
- Hoßfeld, U.: Staatsbiologie, Rassenkunde und Moderne Synthese in Deutschland während der NS-Zeit. In: Brömer, R., Hoßfeld, U., und Rupke, N. A. (Hrg.), S. 249-306 (2000)
- Hoßfeld, U.: Zoologie und Synthetische Theorie: Interview mit Wolf Herre. In: Junker und Engels (Hrg.), S. 241-257 (1999)
- Junker, Th., und Engels, E.-M. (Hrg.): *Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930-1950*. Berlin: Verlag für Wissenschaft und Bildung 1999
- Junker, Th., und Hoßfeld, U.: Synthetische Theorie und 'Deutsche Biologie': Einführender Essay. In: Brömer, R., Hoßfeld, U., und Rupke, N. A. (Hrg.), S. 231-248 (2000)

Junker, Th., und Paul, S.: Das Eugenik-Argument in der Diskussion um die Humangenetik: eine kritische Analyse. In: Engels, E.-M. (Hrg.): *Biologie und Ethik*, S. 161-193. Stuttgart: Philipp Reclam jun. 1999

Junker, Th.: Charles Darwin und die Evolutionstheorien des 19. Jahrhunderts. In: Jahn, I. (Hrg.): *Geschichte der Biologie. Theorien, Methoden, Institutionen, Kurzbiographien*. 3. Aufl., S. 356-385. Jena, Stuttgart: Gustav Fischer 1998a

Junker, Th.: *Darwinismus und Botanik. Rezeption, Kritik und theoretische Alternativen im Deutschland des 19. Jahrhunderts*. Stuttgart: Deutscher Apotheker Verlag 1989

Junker, Th.: Eugenik, Synthetische Theorie und Ethik. Der Fall Timoféeff-Ressovsky im internationalen Kontext. In: Engels, E.-M., Junker, Th., und Weingarten, Michael (Hrg.): *Ethik der Biowissenschaften: Geschichte und Theorie*, S. 7-40. Berlin: Verlag für Wissenschaft und Bildung 1998b

Junker, Th.: Factors Shaping Ernst Mayr's Concepts in the History of Biology. *Journal of the History of Biology* 29, 29-77 (1996)

Junker, Th.: Gab es politische Motive für Bernhard Rensch's Abwendung vom Lamarckismus in den Jahren 1933-36? In: Brömer, R., Hoßfeld, U. (Hrg.): *Darwinismus und/als Ideologie. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie*, Bd. 6. Berlin. Verlag für Wissenschaft und Bildung, in Vorb.

Junker, Th.: Synthetische Theorie, Eugenik und NS-Biologie. In: Brömer, R., Hoßfeld, U., und Rupke, N. A. (Hrg.), S. 307-360 (2000)

Junker, Th.: Wandte sich Bernhard Rensch in den Jahren 1933-38 aus politischen Gründen vom Lamarckismus ab? In: Hoßfeld, U., Brömer, R. (Hrg.): *Darwinismus und/als Ideologie. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie*, Bd. 6. Berlin. Verlag für Wissenschaft und Bildung, in Vorb.

Junker, Th.: Was war die Evolutionäre Synthese? Zur Geschichte eines umstrittenen Begriffes. In: Junker und Engels (Hrg.), S. 31-78 (1999)

Junker, Th.: Zur Rezeption der Darwinschen Theorien bei deutschen Botanikern (1859-1880). In: Engels, E.-M. (Hrg.): *Die Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert*, S. 147-181. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 1995

Kraus, O., und Hoßfeld, U.: 40 Jahre 'Phylogenetisches Symposium' (1956-1997): Eine Übersicht — Anfänge, Entwicklung, Dokumentation und Wirkung —. *Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie* 5, 157-186 (1998)

Lenz, F.: Aussprache. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 76, 218 (1939)

Lorenz, K. Nochmals: Systematik und Entwicklungsgedanke im Unterricht. *Der Biologe* 9, 24-36 (1940)

Lorenz, K. Nochmals: Systematik und Entwicklungsgedanke im Unterricht. *Der Biologe* 9, 24-36 (1940)

Ludwig, W.: Die Selektionstheorie. In: Heberer, G. (Hrg.), S. 479-520 (1943)

Mayr, E., and Provine, W. B. (Eds.): *The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology*. Cambridge, Mass., London: Harvard University Press 1980

Mayr, E.: *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Cambridge, Mass., London: The Belknap Press of Harvard University Press 1982

- Mayr, E.: The New versus the Classical in Science. *Science* 141, 765 (1963)
- Mayr, E.: Thoughts on the Evolutionary Synthesis in Germany. In: Junker und Engels (Hrg.), S. 19-30 (1999)
- Mayr, E.: What was the Evolutionary Synthesis? *Trends in Ecology and Evolution* 8, 31-4 (1993)
- Melchers, G.: Ein Botaniker auf dem Wege in die Allgemeine Biologie auch in Zeiten moralischer und materieller Zerstörung und Fritz von Wettstein, 1895-1945 mit Liste der Veröffentlichungen und Dissertationen (Persönliche Erinnerungen). *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 100, 373-405 (1987)
- Melchers, G.: Genetik und Evolution (Bericht eines Botanikers). *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 76, 229-259 (1939)
- Nägeli, C. v.: *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*. München und Leipzig: Oldenbourg 1884
- Nägeli, C.: *Entstehung und Begriff der Naturhistorischen Art*. München: Verlag der Akademie 1865
- Osche, G.: Grundzüge der allgemeinen Phylogenetik. In: Bertalanffy, L. v., und Gessner, F. (Hrg.): *Handbuch der Biologie*. Bd. III/2, S. 817-906. Frankfurt am Main: Akademische Verlagsgesellschaft Athenaion 1966
- Pätau, K.: Die mathematische Analyse der Evolutionsvorgänge. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 76, 220-8 (1939)
- Plate, L.: *Vererbungslehre. Mit besonderer Berücksichtigung der Abstammungslehre und des Menschen*. 2. Aufl. Bd. 1. Mendelismus. Jena: Gustav Fischer 1932
- Potthast, T.: Theorien, Organismen, Synthesen: Evolutionsbiologie und Ökologie im angloamerikanischen und deutschsprachigen Raum von 1920 bis 1960. In: Junker und Engels (Hrg.), S. 259-292 (1999)
- Reif, W. E.: Deutschsprachige Evolutions-Diskussion im Darwin-Jahr 1959. In: Brömer, R., Hoßfeld, U., und Rupke, N. A. (Hrg.), S. 361-96 (2000)
- Reif, W.-E., Junker, Th., und Hoßfeld, U.: The Synthetic Theory of Evolution: General problems and the German Contribution to the Synthesis. *Theory in Bioscience*, in Vorb.
- Reif, W.-E., Junker, Th., und Hoßfeld, U.: The Synthetic Theory of Evolution: General Problems and the German Contribution to the Synthesis. *Theory in Biosciences*, 119 41-91 (2000)
- Reinig, W. F.: Die Evolutionsmechanismen, erläutert an den Hummeln. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft; Zoologischer Anzeiger Supplementband* 12, 170-206 (1939b)
- Reinig, W. F.: Die genetisch-chorologischen Grundlagen der gerichteten geographischen Variabilität., *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 76, 260-308 (1939a)
- Remane, A.: Art und Rasse. *Verhandlungen der Gesellschaft für Physische Anthropologie* 2, 2-33 (1927)
- Remane, A.: Artbild und Vererbung. In: *Erste Reichstagung der Wissenschaftlichen Akademien des NSD.-Dozentenbundes* (München, 8.-10. Juni 1939), S. 117-126. München, Berlin: J. F. Lehmann 1940

- Remane, A.: Aussprache [Trends in der Evolution]. Zoologischer Anzeiger 162, 222-228 (1959a)
- Remane, A.: Der Geltungsbereich der Mutationstheorie. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft; Zoologischer Anzeiger Supplementband 12, 206-220 (1939)
- Remane, A.: Die Abstammungslehre im gegenwärtigen Meinungskampf. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie 35, 89-122 (1941)
- Remane, A.: Die Geschichte der Tiere. In: Heberer, G. (Hrg.): Die Evolution der Organismen. 2. Aufl. Bd. I, S. 340-422. Stuttgart: Gustav Fischer 1959b
- Remane, A.: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft 1952
- Remane, A.: Die morphologischen Typen der Mutationen. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1948, 31-36 (1949)
- Remane, A.: Die Theorie sprunghafter Typenneubildung und das Spezialisationsgesetz. Die Naturwissenschaften 35, 257-261 (1948)
- Remane, A.: Exotypus-Studien an Säugetieren I. Zur Definition der systematischen Kategorie Aberration oder Exotypus. Zeitschrift für Säugetierkunde 3, 64-79 (1928)
- Remane, A.: Fortschritte und heutige Probleme der Stammesgeschichte. Makro- und Mikroevolution. Naturwissenschaftliche Rundschau 10, 163-9 (1957)
- Remane, A.: Morphologie als Homologienforschung. Zoologischer Anzeiger Supplementband 18, 159-183 (1955)
- Rensch, B.: Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin: Borntraeger 1929
- Rensch, B.: Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre. In: Heberer, G. (Hrg.), S. 57-85 (1943a)
- Rensch, B.: Die paläontologischen Evolutionsregeln in zoologischer Betrachtung. Biol. General. 17, 1-55. (1943b)
- Rensch, B.: Historical Development of the Present Synthetic Neo-Darwinism in Germany. In: Mayr and Provine (Eds.), pp. 284-302 (1980)
- Rensch, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die Transspezifische Evolution. Stuttgart: Ferdinand Enke 1947
- Riedl, R., und Krall, P.: Die Evolutionstheorie im wissenschaftstheoretischen Wandel. In: Wieser, W. (Hrg.): Die Evolution der Evolutionstheorie: Von Darwin zur DNA, S. 234-266. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag 1994
- Schindewolf, O. H.: Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeitmessung, Organische Stammesentwicklung, Biologische Systematik. Stuttgart: Schweizerbart 1950
- Schindewolf, O. H.: Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. Berlin: Bornträger 1936
- Schwanitz, F.: Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen. In: Heberer, G. (Hrg.), S. 430-478 (1943)

- Senglaub, K.: Neue Auseinandersetzungen mit dem Darwinismus. In: Jahn, I. (Hrg.): Geschichte der Biologie. Theorien, Methoden, Institutionen, Kurzbiographien. 3. Aufl., S. 558-579. Jena, Stuttgart: Gustav Fischer 1998
- Siewing, R.: A. Remane (10.8.1898 bis 22.12.1976). Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 342-343 (1977)
- Simpson, G. G.: Tempo and Mode in Evolution. New York: Columbia University Press 1944
- Simpson, G. G.: The Meaning of Evolution. A Study of the History of Life and of Its Significance for Man. New Haven: Yale University Press 1949
- Stresemann, E.: Uebersicht über die 'Mutationsstudien' I-XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse. (Mutationsstudien XXV). Journal für Ornithologie 74, 377-385 (1926)
- Stubbe, H., und Wettstein, F. v.: Über die Bedeutung von Klein- und Großmutationen in der Evolution. Biologisches Zentralblatt 61, 265-97 (1941)
- Timoféeff-Ressovsky, N. W., und Helena A.: Genetische Analyse einer freilebenden Drosophila melanogaster-Population. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen 109, 70-109 (1927)
- Timoféeff-Ressovsky, N. W.: Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Beeinflussung der Erbanlagen durch Strahlung und andere Faktoren. Dresden und Leipzig: Steinkopff 1937
- Timoféeff-Ressovsky, N. W.: Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen). Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 76, 158-218 (1939a)
- Timoféeff-Ressovsky, N. W.: Genetik und Evolutionsforschung (Zusammenfassung). Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft; Zoologischer Anzeiger Supplementband 12, 157-169 (1939b)
- Ullerich, F.-H.: Zoologie in Kiel. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 85.2, 29-38 (1992)
- Woltreck, R.: Einige Tatsachen und ein Vorschlag zum Streit um die sogenannte 'Mikro- und Makrophylogese'. Zoologischer Anzeiger 142, 105-21 (1943)
- Zachos, F., und Hoßfeld, U.: Adolf Remane: Biographie und ausgewählte evolutionsbiologische Aspekte in seinem Werk. In: Brömer, R., Hoßfeld, U. (Hrg.): Darwinismus und/als Ideologie. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 6. Berlin. Verlag für Wissenschaft und Bildung, in Vorb.
- Zimmermann, W.: Aussprache. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 76, 219 (1939)
- Zimmermann, W.: Die Methoden der Phylogenetik. In: Heberer, G. (Hrg.), S. 20-56 (1943)
- Zoologischer Anzeiger 1963: Professor Dr. Adolf Remane 65 Jahre alt. Zoologischer Anzeiger 171, 1-2 (1963)