

2. Der Ähnlichkeitsbeweis der Evolution – ein Zirkelschluß?

Zusammenfassung: Die Organismen weisen ein hierarchisch abstufbares Ähnlichkeitsmuster auf. Diese Ähnlichkeitshierarchie wird gewöhnlich nicht allein durch funktionelle Erfordernisse erklärt, sondern darauf zurückgeführt, daß es evolutionäre Kanalisierungen beim Organismenwandel gab. Sie sollen zu homologen Strukturen geführt haben. Seit DARWIN werden Homologien durch gemeinsame Abstammung gedeutet. Die Interpretation von homologen Ähnlichkeiten als Indizien evolutionärer Kanalisierung ist jedoch nur theoriegeleitet, also nur unter der *Vorgabe* der Evolutionstheorie, möglich. Daraus folgt, daß es den „Homologiebeweis“ der Evolution nicht gibt.

Weiter wird das Verhältnis zwischen Definitionen und Erkennungskriterien von Homologien diskutiert. In phylogenetischen Homologiedefinitionen wird zwar ein Bezug zur Evolutionstheorie hergestellt; diese Definitionen beinhalten aber kein Werkzeug zur *Erkennung* von Homologien. Nicht-phylogenetische Definitionen dagegen liefern zwar häufig Erkennungskriterien für Homologien, stehen aber auch nicht-phylogenetischen Deutungen offen. Es zeigt sich in der Praxis, daß in vielen konkreten Fällen nach morphologischen Kriterien bestimmte Homologien als stammesgeschichtliche Nicht-Homologien (Konvergenzen, Reversionen) zu interpretieren sind. Eine experimentelle Begründung für das Auftreten von Homologien ist nur im Rahmen kreuzbarer Arten möglich.

Ähnlichkeit ist ein grundlegendes Phänomen im Bereich des Lebendigen und findet sich auf morphologischer, anatomischer, physiologischer, biochemischer, genetischer oder embryologischer Ebene (Abb. 5). Der Vergleich der Organismen deckt eine abgestufte Ähnlichkeit auf, die es erlaubt, die Lebewesen in einer hierarchischen Weise taxonomisch zu ordnen (Abb. 4). Das ist kein selbstverständlicher Befund, denn es wäre prinzipiell denkbar, daß das Ähnlichkeitsmuster der Organismen ohne Ordnungsmöglichkeiten auftreten und taxonomische Gruppierungen gar nicht vorgenommen werden können.

Die Tatsache, daß Lebewesen in hierarchischen Systemen taxonomisch geordnet werden können, wird evolutionstheoretisch durch einen allgemeinen Abstammungsprozeß er-

klärt. Die (homologen) Ähnlichkeiten der Lebewesen werden häufig sogar als besonders wichtige Indizien für die Evolutionstheorie gewertet, insbesondere in Lehr- und Schulbüchern.¹ (Zum Begriff „Homologie“ siehe weiter unten.)

In diesem Kapitel soll vor diesem Hintergrund der Frage nachgegangen werden, ob das Ähnlichkeitsmuster der Organismen als unabhängiger Beweis für die postulierte Abstammungsverwandtschaft aller Lebewesen gelten kann.

2.1 Ursachen für Ähnlichkeit

Im folgenden werden zunächst unterschiedliche Ursachen für Ähnlichkeiten zwischen Lebewesen vorgestellt (Abb. 6).

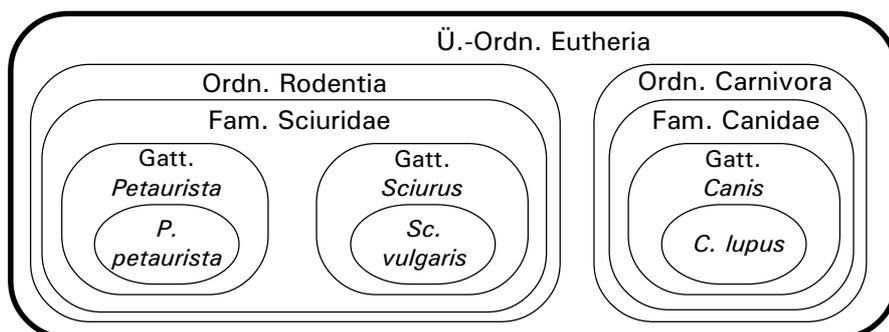
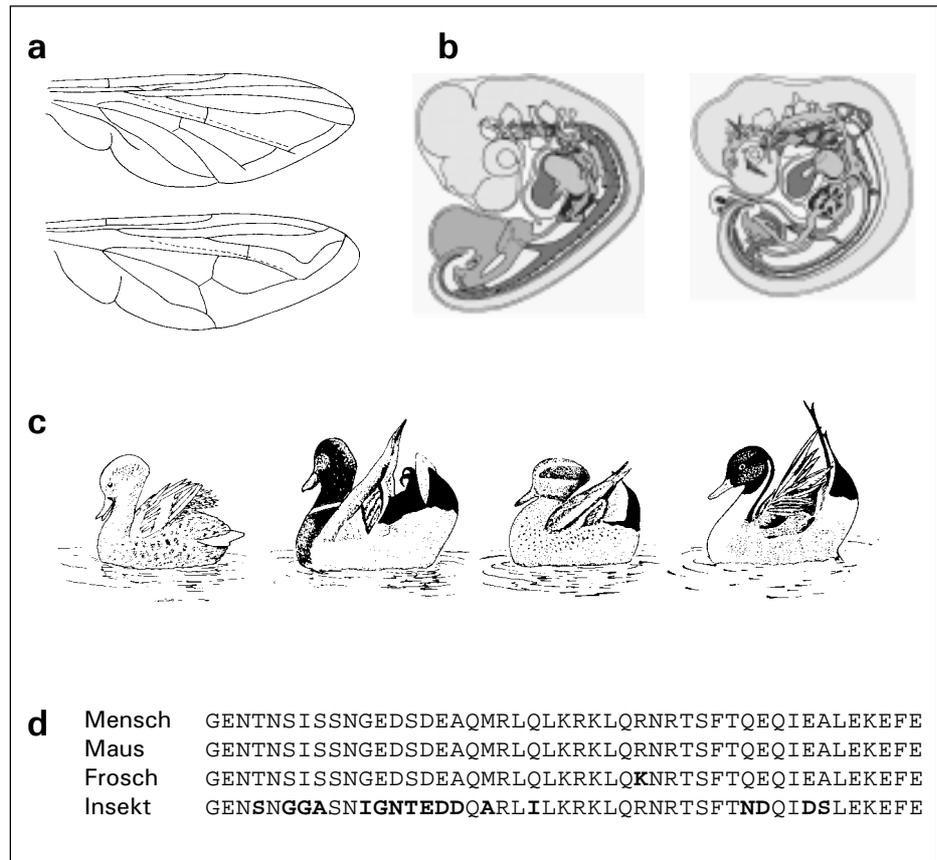


Abb. 4: Ordnung der Lebewesen in einem hierarchischen, enkapselnden System, am Beispiel von Riesengleithörnchen (*P. petaurista*), Eichhörnchen (*Sc. vulgaris*) und Wolf (*C. lupus*). (Nach PETERS & GUTMANN 1971)

Abb. 5: Beispiele von Ähnlichkeiten: a morphologisch, am Beispiel des Flügelgeäders der Schwebfliegen *Syrphus annulipes* (oben) und *Eristalomyia tenax*; b embryologisch am Beispiel des Pharyngulastadiums von Vogel (links) und Mensch; c ethologisch am Beispiel der Balzbewegung „Kurzhochwerden“ bei Männchen der Tüpfelente, Stockente, Krickente und Spießente; d biochemisch am Beispiel der Aminosäuresequenz der „eyeless“-ähnlichen Homeobox-Proteine aus verschiedenen Organismen. (a und c aus W. SUDHAUS & K. REHFELD, Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Gustav Fischer Verlag © Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1992; b und d aus JUNKER & SCHERER 2001)



„Zufall“

Es besteht die Möglichkeit, daß Ähnlichkeiten zufällig sind (z. B. spezielle Übereinstimmungen bei sogenannten „Doppelgängern“). Die Deutung durch „Zufall“ erklärt jedoch nichts, denn sie besagt, daß eine konkrete Ursache nicht gefunden wurde oder daß es gar keine Ursache gibt. Die außerordentlich weit verbreitete Existenz von Ordnungsmustern bei Lebewesen läßt jedoch systematische Ursachen dafür sehr plausibel erscheinen.

Analogien

Als Ursache für Ähnlichkeiten kommen *funktionelle Erfordernisse* in Frage. Beispielsweise erfordert das Bildsehen eine Grundausstattung eines optischen Apparates, woraus funktionell bedingte Ähnlichkeiten resultieren. Ein anderes Beispiel wäre die Ausbildung einer Torpedoform bei schwimmenden Organismen mit unterschiedlichen Grundbauplänen (Abb. 7). Ein großer Teil der Ähnlichkeiten kann durch

die zu erfüllende Funktion verstanden werden. Die allein funktionell verstehbaren Ähnlichkeiten geben keine eindeutigen Hinweise auf den Weg ihrer Entstehungsweise, wie im folgenden noch deutlich werden wird. In der Biologie wurde für ausschließlich (oder hauptsächlich) funktionell bedingte (nicht primär abstammungsbedingte, s. u.) Ähnlichkeiten der Begriff der Analogie eingeführt. Diese sollen konvergent, d. h. auf unabhängigen phylogenetischen Wegen entstanden sein.

Sollen ausgehend von derselben Ausgangsstruktur unabhängig voneinander ähnliche Strukturen evolviert sein, spricht man von Parallelismen (Parallelevolution; vgl. z. B. HERRE 1961), während Analogien auf unterschiedliche Ausgangsstrukturen zurückgeführt werden.

Homologien

Beim Studium der Organismen drängt sich jedoch der Eindruck auf, daß viele Ähnlichkeiten nicht oder nicht allein durch die Funktion der betreffenden Strukturen zu verstehen sind.

Wenn RIDLEY (1990, 19) behauptet, daß biologische Klassifikationen von Ähnlichkeiten bestimmt werden, „die nicht funktionell notwendig sind“, so liegt dem offenbar die Meinung zugrunde, daß zahlreiche Ähnlichkeiten funktionell nicht erklärbar seien. Diese Auffassung liegt auch dem nachfolgenden Zitat DARWINS (1859, 415) zugrunde: „What can be more curious than that the hand of a man, formed for grasping, that of a mole for digging, the leg of a horse, the paddle of the porpoise, and the wing of the bat, should all be constructed on the same pattern, and should include the same bones, in the same relative positions?“

Paradebeispiel ist das in DARWINS Zitat angeführte Knochengerüst der Extremitäten der Landwirbeltiere (Abb. 8), das scheinbar unabhängig von der Funktionsweise der Extremität einen einheitlichen Bauplan erkennen läßt. Hier könnte man argumentieren, daß ein Flügel oder ein Grabbein aufgrund unterschiedlichster Funktionen dieser Strukturen ebenso unterschiedliche Knochengerüste aufweisen sollten (vgl. dazu aber die Diskussion in Abschnitt 3.1). Das ist aber bekanntlich weitgehend nicht der Fall. Die Übereinstimmung im Bauplan und in den Lagebeziehungen im Gesamtorganismus erscheint in diesem Fall funktionell nicht erforderlich. (Bei den Paddelextremitäten der Delphine, Ichthyosaurier oder Plesiosaurier ist die Situation allerdings nicht so einfach; eine Benennung der Elemente nach einem „Ur-Tetrapoden-Bauplan“ ist mindestens teilweise nur Konventionssache.)

Bereits Geoffroy SAINT-HILAIRE (1772-1844) hatte angesichts des Phänomens gleicher Lagebeziehungen vom „principe des connexions“ gesprochen, welches sich bis heute in zeitgenössischen Homologiekonzeptionen widerspiegelt (RIEPEL 1993b, 3; STARCK 1950). Lagebeziehungen erhalten mehr Gewicht als Form und Funktion in der Frage nach wesentlichen, phylogenetisch aussagekräftigen Merkmalen.

Entsprechend werden Homologien nicht primär aufgrund ihrer *Funktionen* als solche erkannt (und ggf. phylogenetisch ausgewertet), sondern aufgrund der Lage im Organgefüge und aufgrund des morphologisch-anatomischen oder embryologischen Vergleichs (vgl. Abb. 8 und 9, Tab. 1; zur Definition und Erkennung von Homologien s. Abschnitt 2.3; zu Ein-

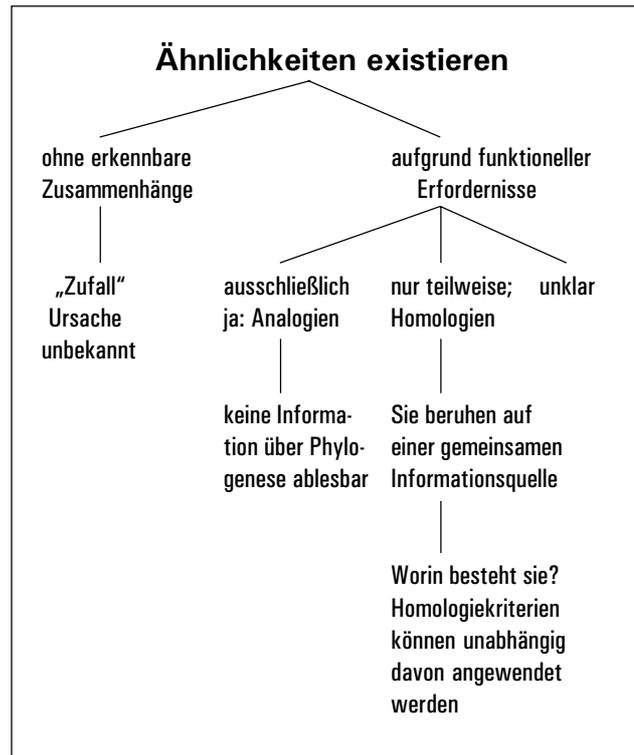


Abb. 6: Ursachen für Ähnlichkeiten (Erläuterungen im Text)

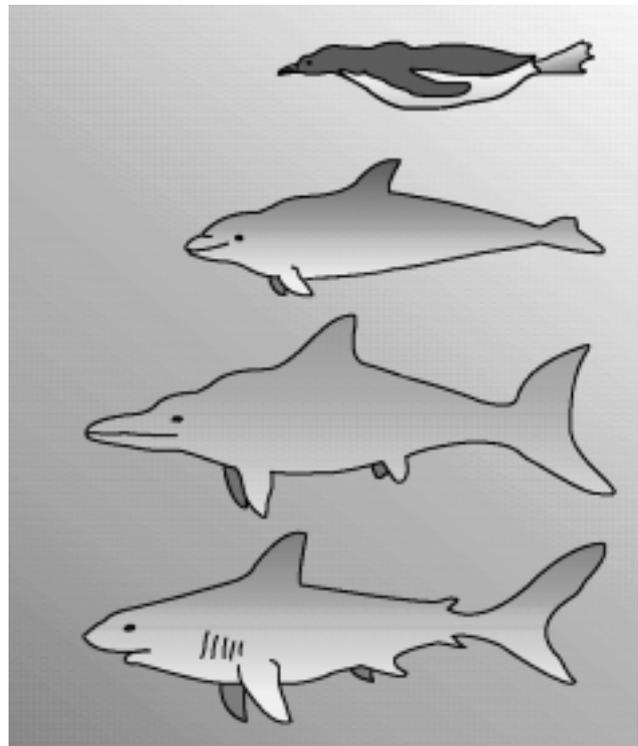


Abb. 7: Analogie als Übereinstimmung der Körperform am Beispiel der Torpedoform von Haifisch, Ichthyosaurier, Delphin und Pinguin (von unten; nach WUKETTIS 1982).



Abb. 8: Das klassische Beispiel für homologe Strukturen nach dem Kriterium der Lage: das Knochengeriüst der Vorderextremitäten der Landwirbeltiere (von oben: Vogel, Fledermaus, Mensch, Leopard, Reh). Ausgangspunkt nach evolutionärer Vorstellung ist ein Uramphibium, welches das „Strickmuster“ des Knochengeriüsts erworben hatte. In der weiteren Wirbeltierevolution konnte das Grundmuster trotz unterschiedlichster Funktionen nur noch abgewandelt, aber nicht mehr grundlegend neu „konstruiert“ werden.

schränkungen des Lagekriteriums s. z. B. SATTLELER [1988]: Es gibt Fälle, in denen sich Homologiebestimmungen nach dem Lagekriterium mit Bestimmungen nach dem Qualitätskriterium widersprechen).²

In jüngerer Zeit ist die Homologiediskussion wieder stark aufgeflammt, da sich mehr

Tab. 1: Homologiekriterien (nach A. REMANE). Letztlich lassen sich alle Kriterien auf das Lagekriterium zurückführen.

Kriterium der Lage: Organe oder Strukturen sind homolog, wenn sie die gleiche Lage in einem vergleichbaren Gefügesystem einnehmen (vgl. Abb. 8).

Kriterium der Kontinuität: Organe sind homolog, wenn sie sich durch eine Reihe von Zwischenformen miteinander verbinden lassen (vgl. Abb. 9).

Kriterium der spezifischen Qualität: Komplexe Organe sind (unabhängig von ihrer Lage) homolog, wenn sie in zahlreichen Charakteren übereinstimmen, also etwa gleich gebaut sind.

und mehr zeigt, daß keine Kongruenz zwischen homologen Genen, homologen Entwicklungswegen und homologen Adultstrukturen besteht. Daher wird nach neuen, möglichst umfassend anwendbaren Definitionen gesucht, doch diese Suche erweist sich als schwierig. Diese Problematik wird in Abschnitt 3.5 thematisiert.

Deutung durch Evolution. Evolutionstheoretisch werden funktionell nicht erklärte Ähnlichkeiten dieser Art durch das Beibehalten evolutiv erworbener Strukturen erklärt. „Homology ... has to do with what is conserved in evolution“ (ROTH 1991). Die durch Evolution erworbene Komplexität angelegter embryologischer Grundmuster verhindere eine beliebige Wandelbarkeit der Organismen: weitere Evolutionswege werden dadurch kanalisiert. Dadurch treten homologe Ähnlichkeiten auf, die von den analogen, bloß funktionsbedingten und allein durch die Wirkung von Umwelteinflüssen hervorgerufenen Ähnlichkeiten unterschieden werden. Diese Vorstellung läuft im Rahmen evolutionstheoretischer Hypothesen darauf hinaus, daß es im Fluß des Werdens eine gewisse Konstanz gibt, die sich in Homologien bemerkbar macht. Prägnant formuliert: „Homology is 'what remains unchanged in the face of change' (STEVENS, 1984) or evolutionary time“ (HALL 1995, 29) (vgl. Abb. 10). Dieses Verständnis findet sich auch bei DARWIN (1859) in dem oft zitierten Satz: „I believe ... that propinquity of descent, – the only known cause of the similarity of organic beings, – is the bond,

hidden as it is by various degrees of modification, which is partially revealed to us by our classifications.“

Deutung durch geistige Konzepte. Ein Blick in die Geschichte der Biologie zeigt, daß vor dem Durchbruch des Evolutionsgedankens die Ähnlichkeiten der Lebewesen auf gemeinsame geistige Konzepte (Schöpfung) zurückgeführt wurden. Daß man beim Verständnis der Gestalt der Lebewesen zwischen Umweltanpassungen und anderen, „essentiellen“ Merkmalen unterscheiden kann, wurde im 19. Jahrhundert auch von Nichtdarwinisten wie Louis AGASSIZ festgestellt (RIEPEL 1988a, 146). Für AGASSIZ waren diese Merkmale Ausdruck der Ordnung Gottes, und Naturforscher konnten nach seinem Verständnis diese Ordnung erkennen, auch wenn sie nicht an Gott glaubten (RIEPEL 1988a, 147; RIEPEL 1988b, 38).

Die Möglichkeit der Deutung von Ähnlichkeiten durch Schöpfung wird in der Biologie seit langem nicht mehr diskutiert (oder nur im Rahmen historischer Darstellungen behandelt). Dennoch gibt es keine zwingenden empirischen Gründe für den Ausschluß dieses Deutungsrahmens. Dies wird in Kapitel 5 noch thematisiert werden, doch soll an dieser Stelle auf den Standardeinwand gegen eine Schöpfungskonzeption eingegangen werden, daß man nämlich den Bereich der Naturwissenschaft verlassen, wenn man Bezug auf „Schöpfung“ nehme. Dieser Einwand übersieht, daß auch evolutionäre Deutungen, die diesen Bezug vermeiden, den Bereich naturwissenschaftlicher Argumen-

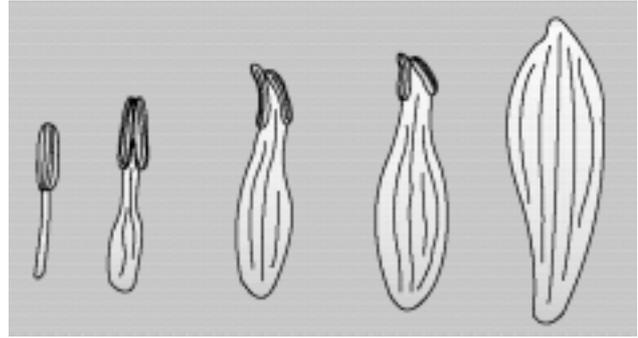


Abb. 9: Das Homologie-Kriterium der Kontinuität am Beispiel des Übergangs von Staubblättern zu Kronblättern durch Verbreiterung der Filamente bei der Seerose. (Nach OSCHKE 1972)

tation verlassen *müssen*, wenn nach Ursachen der Ähnlichkeiten gefragt wird. Denn genauso wie Schöpfungsakte der Empirie nicht zugänglich sind, entziehen sich auch die unzähligen hypothetischen Vorläufer und der hypothetische Evolutionsverlauf der Empirie – mindestens, wenn es um makroevolutionäre Prozesse geht (vgl. dazu auch Abschnitt 2.4). Die Deutung des Ähnlichkeitsmusters der Lebewesen durch Ursprungstheorien erfolgt deduktiv, d. h. unter *Vorgabe* einer bestimmten Rahmentheorie. Die hier angeschnittene komplexe Problematik soll an dieser Stelle nicht weiter vertieft werden.

Die Idee, daß es Konstanten der Form unabhängig von Umweltbedingungen und darauf zugeschnittenen speziellen Anpassungen gebe, wurde schon vor dem Aufkommen der Evolu-

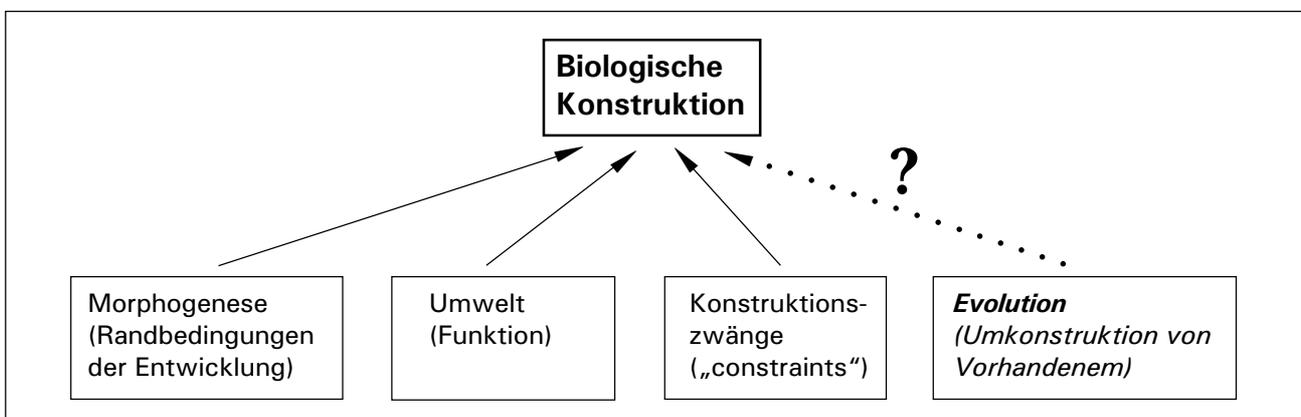


Abb. 10: Biologische Konstruktionen müssen verschiedene Randbedingungen erfüllen. Ist es notwendig, zum Verständnis biologischer Konstruktionen auch auf Evolution zurückzugreifen? (Nach VOGEL 1989a, verändert)

tionstheorie geäußert. Auch die vorevolutionäre Morphologie suchte nach Konstanten in den Gestalten der Lebewesen, um sie von den Anpassungen zu unterscheiden.³ Der antidarwinistische Naturforscher Louis AGASSIZ wies in seinem 1859 erschienenen *Essay on Classification* darauf hin, daß mit dem Konzept der Anpassung konstante Elemente im Bau der Lebewesen in unterschiedlichen ökologischen Bedingungen nicht erklärbar seien. Diese Konstanz war für ihn die Essenz oder das Typische der Lebewesen.⁴ Daraus wird deutlich, daß die Erkenntnis, es gebe Konstanten in den Strukturen der Lebewesen, die nicht funktionell erklärt (erklärbar?) sind, keineswegs zwangsläufig eine evolutionäre Deutung nahelegt. Sie wurde auch nicht als Problem im Rahmen einer nicht-evolutionären Weltansicht empfunden (anders als bei DARWIN, s. o.).

Konstrukte des forschenden Wissenschaftlers

Schließlich sei die Auffassung erwähnt, daß das Ähnlichkeitsmuster der Lebewesen ein Kunstprodukt des menschlichen Geistes und nicht objektiv vorgegeben sei, sondern vom forschenden Wissenschaftler erzeugt werde (vgl. ROSSMANN 2000; vgl. Abschnitt 5.2). Das Herauslesen von Hinweisen auf phylogenetische Zusammenhänge wäre damit grundsätzlich in Frage gestellt.

2.2 Theorieabhängigkeit der Deutung von Homologien

Kann man die Behauptung, manche Ähnlichkeiten seien nicht funktionell bedingt, durch objektive Daten belegen? Wie kann man (teilweise) nicht-funktionell bedingte (das heißt nach der Synthetischen Evolutionstheorie: nicht-umweltadaptive) Ähnlichkeiten *erkennen*, wie man sie z. B. bei den Tetrapodenextremitäten (Abb. 8) annimmt? Tatsächlich könnten die Knochengerüste des Grabbeins des Maulwurfs oder des Vogelflügels doch die jeweils optimalen Lösungen der betreffenden Konstruktionsanfordernisse sein. Diese Möglichkeit kann kaum ausgeschlossen werden. *Dazu müßte man*

nämlich zeigen, daß ein anders gebautes Knochengerüst die erforderlichen Funktionen besser erfüllt als die verwirklichte Form. Obwohl hierfür der Nachweis fehlt, geht man stillschweigend davon aus, daß es bessere Lösungen geben könnte. Wie wird dies begründet? Meistens wird gar keine Begründung explizit gegeben. Die Auffassung, es gebe bessere Lösungen, scheint stattdessen aus der *Voraussetzung* der Evolutionstheorie zu resultieren, wonach suboptimale Lösungen von Konstruktionsanfordernissen wegen des oben erwähnten Kanalisierungseffekts zu erwarten sind. Denn im Rahmen einer evolutionären Bildung von Strukturen sind Kompromisse erforderlich. Neue Strukturen und Baupläne können evolutiv nur durch *Umbau* entstehen. Die jeweils bereits vorhandene Komplexität angepaßter Strukturen verhindert eine beliebige Wandelbarkeit der Organismen.

Die nicht-funktionelle Deutung von Ähnlichkeiten ergibt sich somit nicht zwingend aus den Beobachtungsdaten, sondern ist nur bei Vorgabe der Evolutionstheorie und darüber hinaus nur in Verbindung mit einem konkreten *vorausgesetzten* Evolutionsverlauf möglich. Nicht-Funktionalität von Ähnlichkeiten ist kein empirischer Befund. Daraus folgt: *Die Feststellung einer nicht-umweltadaptiven Ähnlichkeit ist nur theoriegeleitet möglich und somit kein unabhängiger Beleg für gemeinsame Abstammung.* Den „Homologiebeweis“ für Evolution gibt es also nicht. (Diese Feststellung wird im folgenden noch weiter begründet werden. Und in Kapitel 4 werden wir im Zusammenhang mit dem sog. „Unvollkommenheitsargument“ auf diese Argumentation zurückkommen.)

Die Theorieleitung in der Homologiefeststellung und -deutung ist an sich keine überraschende Erkenntnis, denn es gehört heute fast schon zur wissenschaftstheoretischen Allgemeinbildung, daß es keine aussagekräftigen Daten ohne Theorien gibt. Da in Schul- und Lehrbüchern die Existenz von (homologen) Ähnlichkeiten jedoch gewöhnlich als „Beweis“ für Evolution gewertet wird (vgl. die in Anmerkung 1, S. 28f. angeführten Beispiele), muß dieser Tatbestand besonders hervorgehoben werden. Es besteht grundsätzlich ein Spielraum für andere Deutungen. So spielte auch in der vorphylogenetischen idealistischen Mor-

phologie die nicht-funktionelle Deutung von Homologien zur Typusabgrenzung eine dominierende Rolle.⁵

Rekonstruktion des stammesgeschichtlichen Verlaufs

Für die Rekonstruktion der postulierten Stammesgeschichte kommen nur homologe Ähnlichkeiten in Betracht, denn nur diese scheinen nicht ausschließlich umweltadaptiv zu sein.⁶ Die Bemühungen, den mutmaßlichen stammesgeschichtlichen Ablauf anhand des Ähnlichkeitsmusters der Organismen zu rekonstruieren, basieren also auf der Annahme, es gebe zahlreiche nicht ausschließlich funktionell bedingte Ähnlichkeiten, also vergleichend-biologisch bestimmte Homologien, die auf gemeinsame Abstammung zurückgeführt werden. (Es wurde bereits erwähnt, daß Fossilien meist nur eine untergeordnete Bedeutung in phylogenetischen Rekonstruktionen haben.) Die entscheidende Voraussetzung, die eine die Stammesgeschichte widerspiegelnde Systematik ermöglicht, ist also die Auffassung, daß „evolutiver Ballast“ mitgeschleppt wird, der durch gegenwärtige Erfordernisse nicht funktionell erklärbar sein soll. Diese evolutive Erblast entsteht dadurch, daß eine Evolution neuer Organisationstypen nicht beim Punkt Null beginnen kann, sondern an bereits existierenden Organismen. Wie gezeigt wurde, ist diese Voraussetzung anhand des Ähnlichkeitsmusters der Organismen zwar in sich schlüssig, aber nicht beweisbar, da der mutmaßliche „evolutive Ballast“ nicht objektiv erkennbar ist.

2.3 Definition und Erkennung von Homologien

Homologien (genauer: ein Teil der Homologien, nämlich die Synapomorphien, s. Abschnitt 3.1) bilden also die Basis für eine die Phylogenie rekonstruierende Systematik. Wie werden Homologien definiert und erkannt? Die Antwort auf diese Frage erweist erneut die Theorieabhängigkeit der evolutionären Deutung von Ähnlichkeit.

Definitionen

Im Rahmen der Evolutionslehre kann es nach Auffassung vieler Biologen nur *eine* Definition von Homologien geben: Danach beruht die Homologie eines Merkmals bei verschiedenen evolutionären Arten oder überindividuellen Naturkörpern (geschlossenen Abstammungsgemeinschaften = monophyletischen Gruppen; vgl. Kapitel 3) auf der Übernahme des Merkmals von einer gemeinsamen Stammart (Ax 1988, 72; Ax spricht ausdrücklich von einer „Definition“). Das zoologische Wörterbuch von HENTSCHEL & WAGNER (1986, 319) definiert homologe Organe als „Organe mit gleicher entwicklungsgeschichtlicher Herkunft.“⁷

LANKESTER schlug schon im Jahr 1870 vor, den Begriff „Homologie“ durch „Homogenie“ zu ersetzen, um die stammesgeschichtliche Deutung einzubringen, und weil der Begriff „Homologie“ ein vordarwinistisches Konzept voraussetze (PANCHEN 1994, 44). Als Beispiel sei auf Abb. 8 und die dortige Bildunterschrift verwiesen. Man kann folglich von einer „*phylogenetischen Definition*“ sprechen („*taxic homology*“); es handelt sich dabei aber offenkundig bereits um eine *Deutung*.

Einige Biologen wollen in der Definition jedoch eine vorschnelle Festlegung auf den stammesgeschichtlichen Deutungsrahmen ausdrücklich vermeiden. So faßt OSCHÉ (1973) Homologien folgendermaßen: „Homolog sind Strukturen, deren nicht-zufällige Übereinstimmung auf *gemeinsamer Information* beruht.“ Ähnlich definiert VAN VALEN (1982): „Homology is resemblance caused by a *continuity of information*“ (vgl. MINELLI & PERUFFO 1991; ROTH 1991; HASZPRUNAR 1992; Hervorhebungen nicht im Original).

Diese umfassenderen Definitionen haben den Sinn und den Vorteil, daß mit ihnen auch Homonomien (serielle Homologien, z. B. Ähnlichkeiten zwischen den Vorder- und Hinterextremitäten), Symmetrien und sexuelle Homologien (Sexualdimorphismen; Ähnlichkeiten zwischen den Geschlechtern) erfaßt werden können (vgl. Abschnitt 3.4). Sie verzichten im Gegensatz zur phylogenetischen Definition auf die Bestimmung (Identifikation) der gemeinsamen Informationsquelle (auch wenn sie von Makroevolution überzeugt sind).

Alle bisher genannten Definitionen bieten jedoch kein Werkzeug, mit dem Homologien *erkannt* werden können. Zu diesem Zweck muß auf morphologische Kriterien zurückgegriffen werden (s. nachfolgenden Abschnitt). Die phylogenetische Definition ist lediglich ein Ausdruck der vorausgesetzten Evolutionstheorie und zum Zwecke des *Erkennens* von Homologien unbrauchbar. Darauf haben bereits HERTWIG (1906) und NAEF (1931) hingewiesen. Auch die theoriefreien Versionen von OSCHER und VAN VALEN bieten keine praktische Handhabe in konkreten Fällen. Daher müssen Erkennungskriterien formuliert werden.

Erkennungskriterien

Das Erkennen von Homologien und die Unterscheidung von für die Phylogenetik unbrauchbaren Konvergenzen und Parallelismen ist in der Praxis oft sehr schwierig, wenn nicht unmöglich. INGLIS (1966, 219f.) hat diese Schwierigkeit überspitzt auf den Punkt gebracht: „Two structures are homologous when in the opinion of a competent comparative anatomist they are homologous“ (vgl. DOHLE 1989). Subjektive Wertungen spielen bei der Bestimmung von Homologien eine nicht auszuschaltende Rolle. A. REMANE (1956) versuchte subjektive Elemente mit den schon klassisch zu nennenden *morphologischen Homologiekriterien* (Tab. 1) zu ver ringern. Sie gehen bemerkenswerterweise auf einen Antievolutionisten, nämlich Richard OWEN (1843) zurück. Er definierte im Glossar seiner „Lectures on the comparative anatomy“: „Homologue. The same organ in different animals under every form and function“ (PANCHEN 1994; vgl. BOCK 1989; J. REMANE 1989).

Die Hintergründe der Denkweise OWENS beleuchtet PANCHEN (1994): sein Homologiekonzept ist demnach von seinem Archetypkonzept her zu verstehen; Homologien leiten sich von derselben Struktur im Archetypen ab; Archetypen wiederum gehen auf Gedanken Gottes zurück: „For the Divine mind which planned the Archetype also foreknew all its modifications“ (OWEN 1849, zit. in PANCHEN 1994, 39). Die Tatsache, daß OWENS viel zitierte Definition im Glossar seiner Arbeit erschien, ist ein Hinweis darauf, daß er ein bereits bekanntes älteres Konzept aufgreift; es kann tatsächlich

bis ARISTOTELES zurückverfolgt werden (HALL 1992, 38f.; PANCHEN 1994, 40f.; RIEPPEL 1994, 64).⁸

OWENS Definition wurde vom Grundgedanken her vielfach bis heute beibehalten und auf verschiedene Weise konkretisiert. Bekannt sind die drei Homologiekriterien der Lage, der spezifischen Qualität und der Kontinuität (Abb. 9, Tab. 1, S. 20), neben denen es noch weitere Hilfskriterien gibt.

Die vergleichend-biologischen Kriterien können unabhängig vom zugrundegelegten Ursprungskonzept angewendet werden. Homologien sind durch irgendwelche Kriterien auch ohne das Wissen bzw. die Annahme von Evolution und genauso gut im Rahmen einer Schöpfungslehre erkennbar (vgl. RIEPPEL 1988a, 126).⁹ So wurden erstaunliche Homologiefeststellungen in „vorphylogenetischer“ Zeit unabhängig von der DARWINSchen Deszendenztheorie getroffen, z. B. die REICHERTSche Theorie über die Homologisierung der Gehörknöchelchen der Säugetiere mit Kiefergelenkknochen der Reptilien im Jahre 1837 (vgl. ULLRICH 1994) oder die Homologisierung der Pollensäcke und Samenanlagen der Samenpflanzen mit den Mikro- und Makrosporangien der Farne durch HOFMEISTER im Jahre 1851 (vgl. z. B. EHRENDORFER 1991, 699). Oft wird von einem „biologischen Homologiekonzept“ („transformational homology“) gesprochen, wenn bei der Homologiebestimmung nur Bezug auf biologische Kriterien, nicht aber auf (hypothetische) stammesgeschichtliche Verhältnisse genommen wird. Im letzteren Fall ist von „phylogenetischen Homologien“ („taxic homology“; Synapomorphien; vgl. Kapitel 3) die Rede.

GOODWIN (1984, 101) versucht, die verschiedenen Aspekte der Homologiedefinitionen zu kombinieren: „Homology is an equivalence relation of a set of forms which share a common *structural plan* and are thus transformable one into the other.“ „Transformable“ kann im phylogenetischen Sinn gedeutet, könnte aber auch im idealistischen Sinn verstanden werden (im Sinne von Variationen von Grundbauplänen).

„Zerlegung“ der Organismen als Voraussetzung für Homologiefeststellungen. Homologien können nur als solche erkannt bzw. gefaßt werden, wenn die Organismen gedanklich in

Teile zerlegt werden, um diese anschließend nach bestimmten *vereinbarten* Regeln (Homologiekriterien) miteinander zu vergleichen und darauf phylogenetische Betrachtungen aufzubauen (vgl. RIEPPEL 1988a, 38). Dieses Vorgehensweise kann jedoch kaum objektiviert werden: das gilt sowohl für die jeweiligen Bezugspunkte für den Homologienvergleich als auch für die Regeln, nach denen Homologien erkannt werden; dies äußert sich darin, daß es über Homologieverhältnisse häufig kontroverse Diskussionen gibt (RIEPEL 1988a, 46, 49). GUTMANN (1989) lehnt die Rekonstruktion der Phylogenese anhand von Homologien (bzw. genauer: Synapomorphien, s. u.) prinzipiell ab: „Lebende Konstruktionen und Energiewandler können nicht von Merkmalen aus verstanden und in ihrem Evoluieren begriffen werden“ (S. 19). Vielmehr müsse vom organismisch-konstruktiven Gefüge ausgegangen werden. Daher lehnt GUTMANN (1989) den Homologiebegriff und eine darauf aufgebaute Phylogenetik ab (vgl. auch PETERS & GUTMANN 1971; 1973). Die Homologien „gestatten nur, den Organismus als Konfiguration von Merkmalen, eben typologisch, zu sehen, machen aber blind gegenüber seinen Konstruktions- und Funktionseinheiten“ (PETERS & GUTMANN 1973, 276). Die Homologiekriterien spielten daher allenfalls eine „propädeutische“ Rolle, d. h. als mögliche erste Orientierung. „Die Stichhaltigkeit etwa eines Stammbaumes erweist sich nicht an der Anzahl der mit Hilfe der Homologiekriterien festgestellten Übereinstimmungen, sondern einzig und allein daran, ob man die Gliederung des Stammbaumes nach dem Ökonomieprinzip, und das heißt der Evolutionstheorie entsprechend, wahrscheinlich machen kann“ (PETERS & GUTMANN 1973, 276). (Zum Ökonomieprinzip siehe Abschnitt 3.2.) Der Homologiebegriff sollte daher nur zur Darstellung, nicht aber zur Rekonstruktion phylogenetischer Abläufe verwendet werden und wie folgt definiert werden: „Homologie nennt man die in monophyletischer Herkunft bestehende Entsprechung zweier oder mehrerer in ihrem Verhältnis zum Organismus genau umschriebenen Strukturen“ (PETERS & GUTMANN 1973, 277).

Diese fundamentale Kritik fand unter den Biologen insgesamt wenig Widerhall – zurecht?

Tatsächlich ist – abgesehen von der Kritik der Frankfurter GUTMANN-Gruppe – das Homologiekonzept in den letzten Jahren auch aus anderen Gründen in eine ernste Krise (WELLS & NELSON 1997) geraten, auf die wir noch zu sprechen kommen werden (Abschnitt 3.5). Im folgenden sollen jedoch zuerst die eingebürgerten Argumentations- und Vorgehensweisen mit dem Homologiekonzept dargelegt und analysiert werden.

Der Zusammenhang zwischen phylogenetischer Deutung und vergleichend-biologischen Erkennungskriterien

Wir stehen also vor der Situation, daß in *phylogenetischen* Homologiedefinitionen zwar ein Bezug zur Evolutionstheorie hergestellt wird, daß *diese* Definitionen aber keine Anweisung bereithalten, wie Homologien überhaupt erkannt werden.¹⁰ Nicht-phylogenetische Definitionen dagegen liefern zwar Erkennungskriterien für Homologien, stehen aber auch nicht-phylogenetischen Deutungen offen. Wie weiter unten noch dargelegt wird, muß zudem in vielen konkreten Fällen angenommen werden, daß nach morphologischen Kriterien bestimmte Homologien als stammesgeschichtliche Nicht-Homologien (Konvergenzen, Reversionen) zu interpretieren sind.

Phylogenetische Deutung und vergleichend-biologische Erkennungskriterien stehen zunächst also unverbunden nebeneinander. In der Diskussion um die Erkennbarkeit und phylogenetische Verwertbarkeit von Homologien müssen daher zwei Ebenen auseinandergelassen werden: Die empirische (die relativ wenig theoriegebunden ist) und die kausale (theoriegebundene) Beurteilung (Interpretation) und Anwendung von Homologien. Die erste ermöglicht nach klar bestimmbar Kriterien (vgl. Tab. 1) eine Unterscheidung zwischen Homologie und Nicht-Homologie. Die zweite Ebene beinhaltet eine Deutung über die *Ursache* der Homologien (gemeinsame Abstammung? Abwandlung eines Bauplans?) und sollte zusammen mit der ersten eine Entscheidung darüber ermöglichen, welche Ähnlichkeiten als Indikatoren auf gemeinsame Abstammung gelten können.

Die Informationsquelle für Homologien

Worin besteht die von OSCHÉ und von VAN VALEN angesprochene gemeinsame Informationsquelle? Wird sie in einem gemeinsamen Vorfahren identifiziert, resultiert daraus die o. g. phylogenetische Definition für Homologie. Wie bereits erläutert wurde, ist die Feststellung einer gemeinsamen Abstammung nicht aus dem Ähnlichkeitsbefund ableitbar, sondern muß *vorgegeben* werden. Die gemeinsame Informationsquelle kann die empirisch arbeitende Biologie nicht bestimmen. Homologie ist ein deduktives Konzept (RIEPEL 1980). D. h.: Nicht das *Zustandekommen* von Homologien wird erforscht, sondern der vorliegende Tatbestand der Existenz homologer Strukturen im Rahmen theoretischer *Vorgaben* interpretiert. OSCHÉ (1973, 157) meint dazu, in der Phylogenetik werde nur Vererbung als einzige Form der Informationsübertragung „*zugelassen*“; als Informationsspeicher könne jedoch auch „ein 'Schöpfer' angenommen werden, nach dessen 'Plan' die verglichenen Strukturen erstellt worden sind“ (S. 156). Es könnten auch Systeme homologisiert werden, die im biologischen Sinn keineswegs durch Phylogenese entstanden sind. Ähnlich hat sich auch PETERS (1984, 202) geäußert: Das Phänomen der hierarchisch geordneten Ähnlichkeit der Lebewesen vertrage sich ganz außerordentlich gut mit der Vorstellung einer Evolution. „Es verträgt sich aber mindestens ebensogut mit der Vorstellung einer *scala rerum* oder einer statisch typologisch geordneten Welt. Ohne Zusatzannahmen zwingt die Ähnlichkeit der Organismen für sich allein also keineswegs zu einem Glauben an Evolution.“¹¹ Die mit morphologischen Kriterien ermittelten Homologien lassen sich zwar phylogenetisch deuten, doch stehen sie auch anderen Deutungsweisen offen.

Ein Zitat von LUBOSCH (1931, 39) zur Geschichte der Homologiedeutung vor und nach DARWIN verdeutlicht diese Situation: „Trotz dieser Umdeutung der Begriffe und trotz dem dadurch hervorgerufenen Anschein einer völlig neuen Richtung in der Morphologie ist nun aber von irgend einer Lücke im Gange der Forschung selbst nirgends etwas zu finden. Der Fortschritt der morphologischen Einzelkenntnisse geht fugenlos über das Jahr 1859

hinweg. Die bisherigen Forschungen werden einfach fortgesetzt, ja die Ergebnisse, die wir vielleicht als die wichtigsten unserer Periode ansehen können, ... hätten nicht nur ohne den Darwinismus entstehen können, sondern wären tatsächlich in der Sprache der Typus- und Urformlehre einwandfreier auszudrücken gewesen.“ Zu einem ähnlichen Urteil gelangt GUTMANN (1989, 29): „Es wurden mit dem Aufkommen der Evolutionstheorie nur die Ordnungsschemata der Lebewesen, die Systematik und Formenbeschreibung umgedeutet“; die darwinistische Evolutionstheorie sei so gesehen gar kein wirklicher Einschnitt gewesen. BACHMANN (1995, 404) stellt ebenso fest, daß die Erklärungen der Evolutionstheorie überraschend wenig Folgen für die Praxis der Systematik gehabt haben (vgl. auch CRONQUIST 1987, 7). In diesem Sinne meint auch BRADY (1985), daß die Evolutionslehre zur Klassifikation nicht erforderlich sei. Die Begründer der Evolutionslehre hatten das Muster der Klassifikation nicht entdeckt, sondern es als unabhängige Evidenz einverleibt (vgl. DE PINNA 1996, 6; PANCHEN 1999; MISHLER 2000, 661f.).

In diesem Zusammenhang ist noch bemerkenswert, daß die vorphylogenetischen Systeme den modernen weitgehend gleichen (PETERS & GUTMANN 1971, 238).¹² TROLL (1937, 46) stellt fest, daß die Vergleichende Morphologie durch die Phylogenetik methodisch überhaupt nicht überwunden worden sei. Seinerzeit bestritt er die Existenz einer selbständigen phylogenetischen Methode, die an die Stelle der vergleichend-typologischen getreten wäre.¹³ Nach Auffassung von RIEPEL (1993a, 162) belegt die Geschichte der Vergleichenden Biologie „die Unabhängigkeit der Suche nach Ordnung in der Natur von der Erklärung dieser Ordnung durch Evolution“.

Mit der Cladistik (vgl. Kapitel 3) wollten viele ihrer Befürworter (heute wohl die Mehrzahl der Taxonomen in der Zoologie) dies radikal ändern, denn dort wird häufig der Anspruch ausdrücklich vertreten, die Vorgabe der Evolutionstheorie in der Praxis der Systematik zur Geltung zu bringen. (Die sog. „pattern cladists“ erheben diesen Anspruch allerdings nicht.) Wir werden jedoch sehen (vor allem im

Abschnitt 3.3), daß auch im Prozedere der Cladistik typologische Verfahrensweisen nicht vermieden werden können.

Homologie-Feststellung und phylogenetische Deutung: ein Zirkelschluß?

Aufgrund der geschilderten Sachverhalte wird immer wieder auf die *Zirkularität* der Homologie-Interpretation hingewiesen (vgl. BOCK 1969; MAYR 1984, 176; RIEPEL 1984, 52). Danach werden Homologien einerseits verwendet, um die Phylogenese zu begründen, andererseits werden unter der Vorgabe eines hypothetischen Abstammungsverlaufs Homologien festgestellt. Der Zirkel läßt sich dadurch nicht umgehen, daß man – wie oben durchgeführt – Definition und Erkennungskriterien trennt (phylogenetische Definition; vergleichend-biologische Kriterien). Denn die Ergebnisse des Vergleichs von Organismen bzw. Strukturen lassen sich nicht ohne theoretische Vorgaben in einen Stammbaum übersetzen. D. h.: Die Feststellung von Homologien nach wohldefinierten Kriterien (vgl. Tab. 1) führt nicht „automatisch“ zur Bestimmung eines Abstammungsverlaufs. Es ist nur ein hypothetisch-deduktives Verfahren dergestalt möglich, daß in einem ersten Schritt ein Evolutionsverlauf postuliert wird und dann eine Prüfung erfolgt, ob der postulierte Verlauf eine widerspruchsfreie Deutung der Befunde ermöglicht. In der Praxis ist das jedoch oft mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden (vgl. z. B. AX 1988; SUDHAUS & REHFELD 1992; vgl. Kapitel 3).

BOCK (1989) stellt fest, daß die Evolutionstheorie die Homologieforschung und ihre Schlußfolgerungen diktiert und nicht umgekehrt. Bei Konflikten zwischen den allgemein akzeptierten Grundsätzen der Evolutionstheorie und den Methoden der Homologie-Analyse würden die letzteren als fehlerhaft und revisionsbedürftig gelten.¹⁴ Es sei verkehrt zu meinen, Homologieforschung könne unabhängig von anderen biologischen Ideen betrieben werden.

2.4 Experimentelle Begründung des evolutionstheoretischen Homologie-Arguments?

An dieser Stelle soll noch auf die Behauptung eingegangen werden, Homologien seien „experimentell überprüfbare Zeichen für Verwandtschaft“ (BERCK 2002). Die experimentelle Prüfbarkeit ist zwar grundsätzlich gegeben, jedoch nur für sehr enge Grenzen, nämlich innerhalb kreuzbarer Populationen. Werden homologe Organe nicht kreuzbarer Grundtypen dagegen auf gemeinsame Vorfahren zurückgeführt, so kann dies nicht mehr *experimentell* begründet werden (vgl. Abb. 11). Der Test der Kreuzbarkeit ist nicht möglich. Vielmehr beruht hier die Homologisierung auf einer Extrapolation vom experimentell zugänglichen auf den experimentell nicht erfaßbaren Bereich. Es handelt sich um einen bloßen Analogieschluß. Als solchen kann man ihn als *Deutungsmöglichkeit* stehen lassen, sollte ihn aber auch entsprechend charakterisieren. Um es beispielhaft zu verdeutlichen: Die Abstammungsbedingtheit von Homologien *innerhalb* der menschlichen Art (innerhalb dieser Fortpflanzungsgemeinschaft) begründet nicht die Abstammungsbedingtheit von Homologien zwischen Menschen und Menschenaffen. Wenn von experimenteller Belegbarkeit von Evolution gesprochen wird, muß also differenziert werden, ob man sich argumentativ innerhalb kreuzbarer Populationen bewegt oder außerhalb (vgl. Abschnitt 1.3).

Der Philosoph Kurt HÜBNER bemerkt dazu: „Wenn wir ... aus dem bekannten Vorgang der

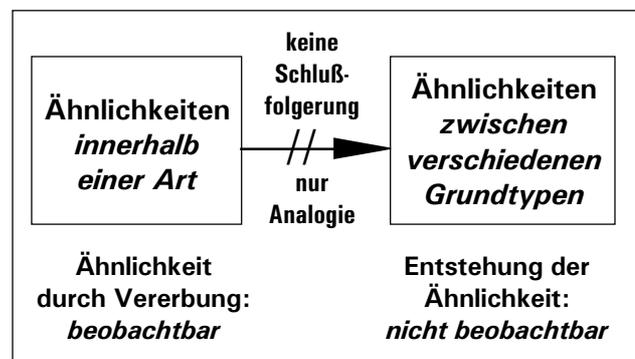


Abb. 11: Von der Ursache für Ähnlichkeit innerhalb einer Art kann nicht zwingend auf dieselbe Ursache bei grundtypübergreifenden Ähnlichkeiten geschlossen werden.

Zeugung und den daraus resultierenden Familienähnlichkeiten folgern, daß auch überall dort eine gemeinsame Abstammung vorliegt, wo überhaupt Homologien auftreten, dann handelt es sich nicht um einen Induktions-, sondern um einen *Analogieschluß*... Die darwinistischen Evolutionstheoretiker aber verwechseln einen solchen Analogieschluß bereits mit der Wirklichkeit der Sache selbst und befinden sich damit, wissenschaftlich gesehen, in einem archaischen Zustand“ (HÜBNER 2001, 53; Hervorhebung im Original).

HÜBNER schreibt weiter: „Könnten wir nicht im Hinblick auf das, was das Tatsachenmaterial wirklich hergibt, ebenso gut, wie schon PAULUS (Röm 1,20), auf einen Schöpfergott schließen, der alle diese Formen hervorgebracht hat, wobei wir uns doch ebenfalls einer Analogie bedienen, nämlich derjenigen zum Schaffen durch Menschenhand? Warum kommt uns aber *dieser* Analogieschluß so viel weniger plausibel als der andere vor, obgleich sie doch beide gleich viel oder gleich wenig wert sind? Offenbar liegt dies an der allgemeinen, wissenschaftlichen Mentalität, die uns, Kindern unserer Zeit, aufgeprägt ist“ (HÜBNER 2001, 54; Hervorhebung im Original).

Man mag Analogieschlüsse plausibel finden – zwingend sind sie nicht. Für einen Naturforscher, der das Ähnlichkeitsmuster unter einem schöpfungstheoretischen Vorverständnis interpretiert, ist es ein plausibler Analogieschluß, aus ähnlichen Konstruktionen auf denselben Urheber zu schließen (vgl. Abschnitt 2.1).

2.5 Schlußfolgerungen und Ausblick

Die Diskussion der Definition und Erkennung von homologen Ähnlichkeiten, die als Grundlage für phylogenetische Betrachtungen herangezogen werden, hat die Theorieverflochtenheit des „Homologiebeweises“ der Evolution deutlich gemacht. Die Behauptung von RIDLEY (1990, 20): „Die Tatsache, daß Arten gemeinsame Homologien aufweisen, ist ein Beweis für die Evolution, denn wären sie unabhängig voneinander entstanden, gäbe es keinen Grund, weshalb sie homologe Ähnlichkeiten aufwei-

sen sollten“ trifft also nicht zu, weil *im Rahmen phylogenetischer Rekonstruktionen* häufig morphologisch begründete Homologien eben gerade doch als konvergent und damit als unabhängig entstanden gedeutet werden. Damit kann – konsequent weitergedacht – auch nicht ausgeschlossen werden, daß *alle* ähnlichen Strukturen unabhängig entstanden sind. Für Merkmalsübereinstimmungen kann es viele Ursachen geben, weshalb der gemeinsame Besitz von Merkmalen mehrdeutig und als definierendes Kriterium für (phylogenetisch interpretierte) Homologien empirisch leer ist (MINDELL & MEYER 2001, 436).¹⁵

Die (homologe oder analoge) Ähnlichkeit der Organismen *an sich* gibt über ihre *Ursache* keine eindeutige und zwingende Auskunft. Daher liefern Ähnlichkeiten keinen Beweis für Evolution. Es sei an das Zitat von RIEPPEL erinnert (Abschnitt 2.3), daß die Geschichte der Vergleichenden Biologie die Unabhängigkeit der Suche nach Ordnung in der Natur von der Erklärung dieser Ordnung durch Evolution belegt. Der Ähnlichkeitsbefund kann zwar im evolutionstheoretischen Kontext interpretiert werden, doch steht er grundsätzlich auch einer Deutung im Rahmen eines typologischen Konzepts im Sinne einer Schöpfungslehre offen. Daraus ergibt sich die Aufgabe, Prüfkriterien zu entwickeln, die eine Bewertung der unterschiedlichen Interpretationen von Ähnlichkeit erlauben (vgl. dazu Kapitel 5).

Anmerkungen

¹ Nach Auffassung von BAYRHUBER & KULL (1998, 402) „liefert die Erforschung von Homologien in allen Teilgebieten der Biologie die Begründung der Abstammungslehre und erlaubt die Feststellung der stammesgeschichtlichen Verwandtschaften.“

„Die einfachste Erklärung für Homologien... ist die Abstammung von gemeinsamen Vorfahren“ (BAUER 1981, 332).

„Haben verschiedene Arten gleiche Organe, so vermuten wir übereinstimmende Gene. Eine derartige Übereinstimmung kann *nur* aus der Stammesgeschichte erklärt werden“ (MIRAM & SCHARF 1988, 378; Hervorhebung nicht im Original).

OSCHE (1972, 11) nennt die Zeugnisse der Homologienforschung unter der Rubrik „Beweise für die Deszendenztheorie“. „Sie liefern den Beweis für die Verwandtschaft aller Lebewesen, d. h. für deren

Wurzel in *gemeinsamen Ausgangsformen*“ (S. 20, Hervorhebung im Original).

SIEWING (1982, 103) ist der Auffassung, daß die abgestufte Ähnlichkeit der Organismen „kausal *nur* durch die Annahme einer gemeinsamen historischen, also stammesgeschichtlichen Herkunft gegeben werden“ könne (Hervorhebung nicht im Original).

„Die Tatsache, daß Arten gemeinsame Homologien aufweisen, ist ein *Beweis* für die Evolution, denn wären sie unabhängig voneinander entstanden, gäbe es keinen Grund, weshalb sie homologe Ähnlichkeiten aufweisen sollten“ (RIDLEY 1990, 20; Hervorhebung nicht im Original).

- 2 SÄTTLER (1974) weist darauf hin, daß die fünf Kategorien des klassischen morphologischen Modells der Pflanzen (Sproß, Stiel, Blatt, Wurzel und Emergenz) nicht als ausschließlich zu betrachten sind; sie können ineinander übergehen und bilden ein Kontinuum. Auch die relative Position zueinander kann variieren. Das klassische Modell ist dagegen auf strikter Diskontinuität zwischen den genannten Kategorien begründet (S. 367f.). Übergänge und unübliche Positionen werden aber beobachtet (wenn auch eher selten); für die klassische Morphologie stellen sie „schwierige Fälle“ dar. In diesem Sinne stellt SÄTTLER (1996) eine „Kontinuum-Morphologie“ der klassischen Morphologie gegenüber. Er spielt beide aber nicht gegeneinander aus, sondern sieht sie komplementär zueinander. Da die Kontinuum-Morphologie ein Kontinuum zwischen den o. g. Kategorien sieht (wofür es viele Belege gibt), könne es auch „Grade von Homologien“ geben. Beispielsweise ist ein fertiles Phyllocladium partiell homolog zu einem Blatt und zu einem Sproß (SÄTTLER 1996, 577).
- 3 RIEPPEL (1988a, 146) zitiert hierzu RUSSELL (1926): „The aim of ... pre-evolutionary morphology had been to discover and work out in detail the unity of plan underlying the diversity of forms, *to disentangle the constant in animal form and to distinguish from it the accessory and adaptive*“ (Hervorhebung nicht im Original).
- 4 Über AGASSIZ schreibt RIEPPEL (1988a, 146): „Louis Agassiz for instance, in his *Essay on Classification* (1859), was quick to point out that the law of 'Conditions of Existence' would not explain why a microcosm such as a drop of water, surely a homogeneous medium, should contain animal life of great diversity: ... Conversely the concept of adaptation left unexplained why the same type should preserve its essential structure and similarity in representatives which occupy different ecological niches or show widely disjunct or worldwide distribution.“ ... „The quintessence is: 'in all these animals and plants there is one side of their organization which has an immediate reference to the elements in which they live, and another which has no such

connection; and yet it is precisely that part of the structure of animals and plants, which has no direct bearing upon the conditions in which they are placed in nature, *which constitutes their essential, their typical character*' (Agassiz, 1859: 47). This is the aspect of organization seized upon modern structuralism, investigating the causes of the distinctiveness of the type and explaining it by developmental constraints. The concept of an idealistic *bauplan* is thereby replaced by the empirical concept of generative mechanisms of form (SHUBIN and ALBERCH, 1986)“ (RIEPEL 1988a, 146; die Hervorhebung im Zitat von AGASSIZ nicht im Original).

- 5 Daß Ähnlichkeit nicht theorieunabhängig als Indiz für gemeinsame Anstammung gewertet wird, verdeutlichen auch folgende interessante Zitate: „Es ist demnach offensichtlich, daß eine Klassifikation der Organismen zwei Grundprinzipien gehorchen muß, Ähnlichkeit und gemeinsame Abstammung. Leider sind diese beiden Prinzipien oft in Konflikt miteinander, und das ist der Grund für den zur Zeit bestehenden Zwiespalt in der Taxonomie“ (MAYR 1990, 264). MAYR (1990, 274) zitiert drei Wissenschaftler, die diesen Sachverhalt ähnlich ausgedrückt haben: „The reconstruction of phylogeny is a logically distinct task from making classifications, and can be discussed separately“ (FELSENSTEIN). „Classifications cannot be made to reflect very much about phylogeny without frustrating other functions of scientific classification“ (HULL). „It is essential to see that classification and the reconstruction of genealogical relationships are separable undertakings“ (SOBER).
- 6 Wenn alle Ähnlichkeiten *allein* auf umweltbedingte Anpassungszwänge zurückzuführen wären, gäbe es *unter evolutionstheoretischen Prämissen* keine Möglichkeit, zwischen abstammungs- und umweltbedingten Ähnlichkeiten, also zwischen Homologien und Analogien zu unterscheiden. Nach morphologischen oder anderen vergleichend biologischen Kriterien wären zwar Homologien bestimmbar, doch könnte ihnen als solchen keine Information über hypothetische phylogenetische Zusammenhänge entnommen werden, wenn die als homolog bestimmten Organe auch unabhängig voneinander entstanden sein könnten (vgl. Abb. 19). Damit wäre phylogenetischen Rekonstruktionen die theoretische Basis entzogen, da diese mit der Bestimmung synapomorpher Homologien beginnen. (Zum Begriff „Synapomorphie“ siehe Kapitel 3.)
- 7 Vgl. auch ABOUHEIF et al. 1997, 433; RIEPPEL 1988a, 52). DE PINNA (1996, 7) formuliert: „If a given similarity can be traced to a single synapomorphy somewhere in the hypothesis, then the similarity is homologous.“
- 8 „When Aristotle realized that dolphins were related not to sharks but to mammals, he must have made this discovery on the basis of what we, today,

would call homology“ (RIEPPPEL 1994, 64).

⁹ „Pattern analysis is concerned with logical relations of homology, and hence is static and ahistorical“ (RIEPPPEL 1988a, 126).

¹⁰ Dies wird schon seit langem kritisiert, z. B. von PETER (1922, 313) mit der Feststellung, daß der Nachweis gemeinsamer Abstammung „überhaupt erst durch Vergleichung morphologischer Einheiten möglich ist.“ ECKARDT (1964, 81) bemerkt dazu: „Wenn man Homologie definiert als Ähnlichkeit auf Grund gemeinsamer Abstammung, wird der Anschein erweckt, als ob wir die Abstammung als bekannte Größe oder Tatsache in den Händen hielten, um danach die Homologien festzulegen. In Wirklichkeit muß aber die Abstammung erst aus der Analyse der Ähnlichkeiten erschlossen werden, es gibt keine davon unabhängige Erkenntnis der Abstammung!“

¹¹ *scala rerum*: Stufenleiter der Naturgegenstände

¹² Abweichungen können mindestens teilweise durch den Datenzuwachs erklärt werden (die Gräsertaxonomie ist ein Beispiel dafür; vgl. dazu beispielhaft JUNKER 1993b) und sind dann nicht auf das Umschwenken zur Evolutionslehre zurückzuführen.

¹³ BOYDEN (1947, 656) bemerkt dazu: „The labors of systematics in the 19th century before and after Darwin produced essentially similar fruits, i. e., the classifications of Owen and of Huxley show no marked differences from those which followed except insofar as greater knowledge of comparative anatomy made it possible to group animals more naturally.“ Eine ähnliche Feststellung trifft auch FRIEDRICH (1932) in einem geschichtlichen Rückblick zur Homologie-Thematik. SÄTTLER 1974, 369f.: „Thus, the introduction of evolution theory has not eradicated essentialism in morphology.“

¹⁴ „If any conflict exists between the accepted principles of evolutionary theory and the methods of homology analyses, then the latter are in error and must be reconsidered“ (BOCK 1989, 330).

¹⁵ „... there are multiple causes for character similarity [convergent evolution, character reversal and parallel evolution] ..., rendering shared similarity for traits ambiguous or empirically empty as a defining criterion for homology, and of little practical use for evolutionary studies“ (MINDELL & MEYER 2001, 436; vgl. S. 439).