

Problembereiche der evolutionären Deutung von Ähnlichkeit

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29,
D-72270 Baiersbronn

Zusammenfassung: Als homolog bestimmte Ähnlichkeiten werden evolutionstheoretisch durch gemeinsame Abstammung gedeutet. Unter evolutionstheoretischen Prämissen sollte bei genügender Datenkenntnis eine widerspruchsfreie Rekonstruktion der Stammesgeschichte durch Auswertung von Merkmalsübereinstimmungen möglich sein. In der Praxis der phylogenetischen Systematik, bei der Erklärung sexueller, serieller und symmetrischer Homologien sowie von Unterschieden in der Ontogenese homologer Organe tritt jedoch eine Reihe von Schwierigkeiten auf, die auf grundlegende Probleme evolutionärer Deutungen des Ähnlichkeitsmusters der Lebewesen verweisen.

Im Beitrag „Der Ähnlichkeitsbeweis der Evolution – ein Zirkelschluß?“ (JUNKER 1995) wurde gezeigt, daß das hierarchisch abgestufte Ähnlichkeitsmuster der Organismen eine Deutung durch Evolution nicht erzwingt. Denn es kann nicht ausgeschlossen werden, daß sowohl die als homolog bestimmten als auch die als konvergent gedeuteten Ähnlichkeiten vollständig durch funktionelle Erfordernisse verstehbar sind und Evolution als Erklärung mithin nicht erforderlich ist. Daraus wurde gefolgert, daß es den „Homologiebeweis“ der Evolution nicht gibt. Dennoch steht der Ähnlichkeitsbefund einer evolutionstheoretischen Deutung offen. Im folgenden soll anhand einschlägiger Befunde zur Ähnlichkeit der Organismen geprüft werden, wie gut sich die Merkmalsübereinstimmungen im evolutionären Deutungsrahmen interpretieren lassen. Im evolutionären Kontext sollen Schlußfolgerungen abgeleitet und auf ihre Datenverträglichkeit getestet werden.

Zum Ähnlichkeitsbefund gehören nicht nur interspezifische Homologien adulter (ausgewach-

sener) Organismen (homologe Ähnlichkeiten bei verschiedenen Arten), sondern auch seriale, sexuelle und symmetrische Homologien sowie Befunde aus der Embryologie. Zur Beurteilung der Erklärungskraft der Evolutionslehre müssen auch diese Befunde herangezogen und bewertet werden.

Gelangt man aufgrund von Merkmalsvergleichen zu einem widerspruchsfreien phylogenetischen System?

Wenn Homologien durch einen Abstammungs- und Aufspaltungsprozeß entstehen, sollte es bei genügender Datenkenntnis möglich sein, aus ihrem Auftreten ein widerspruchsfreies phylogenetisches System zu (re)konstruieren. Das resultierende System sollte den realen Abstammungszusammenhang testbar und widerspruchsfrei (hypothetisch) darstellen. Dieses Ziel verfolgt die phylogenetische Systematik (HENNIG 1982).

Testbarkeit bedeutet, daß es theoriekonforme Kriterien zur Erkennung von Homologien und Konvergenzen geben muß, die in konkreten Fällen zu sicheren Ergebnissen führen. Dies ist wichtig, da nur Homologien (genauer: Apomorphien, s. u.) für eine phylogenetische Systematik ausgewertet werden können.

Widerspruchsfrei heißt, daß die Merkmalsverteilungen der untersuchten Taxa nicht zu Konflikten oder Unverträglichkeiten in der Stammbaumrekonstruktion führen sollten.

Darüber hinaus sollten postulierte Entwicklungswege den allgemein akzeptierten Evolutionsmechanismen nicht widersprechen. Beispielsweise ist aufgrund der bekannten Evolutionsmechanismen eine „hopeful-monster-Evolution“ nur in bescheidenem Umfang möglich. Allerdings wird in der phylogenetischen Systematik gemäß ihrer Arbeitsvorschrift nicht nach Evolutionsmechanismen gefragt. Daher soll schon an dieser Stelle kritisch angemerkt werden, daß die Absehung von der Mechanismenfrage wesentliche Aspekte biologischer Realität ausblendet und damit zu einem (inhaltlich und methodisch) fragwürdigen Reduktionismus führt. (Bei einer nicht-phylogenetisch orientierten Systematik könnte die Mechanismenfrage dagegen berechtigtermaßen ausgeblendet werden.)

Das Ziel der phylogenetischen Systematik ergibt sich folgerichtig aus der Voraussetzung einer mono-

Apomorphie: abgeleitetes („höher entwickeltes“) Merkmal

Homologie: Gleichwertigkeit von Strukturen oder Organen im Bau und in der Lage im Gesamtorganismus, unabhängig von deren Funktion.

Konvergenz: mehrfach unabhängig entstandenes baugleiches Merkmal

Plesiomorphie: ursprüngliches („primitives“) Merkmal

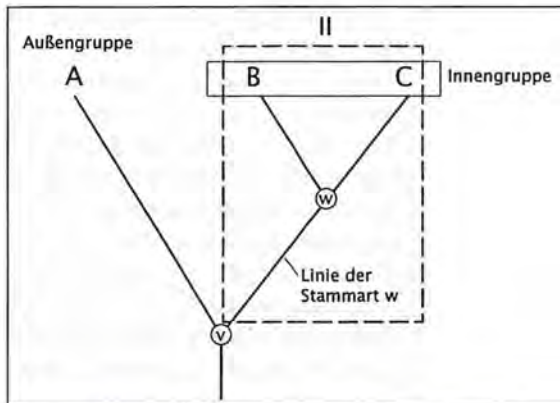


Abb. 1: Demonstration einer „evolutionären Art“ und einer „Abstammungsgemeinschaft“. Eine evolutionäre Art verläuft von der Aufspaltung einer Art bis zur nächsten Trennung – unabhängig vom Ausmaß des postulierten evolutionären Wandels; in der Abbildung also von v bis w. Auch wenn nach der Aufspaltung von w eine der beiden Arten B oder C sich gegenüber w nicht mehr ändert, wird B bzw. C als andere evolutionäre Art von w unterschieden. Die Abstammungsgemeinschaft II – ein „phylogenetisches Taxon“ – besteht aus den beiden Arten B und C und der Stammart w. (Nach Ax 1988)

phyletischen (allenfalls oligophyletischen) Abstammung aller Lebewesen. Beim Versuch, eine den Evolutionsverlauf widerspiegelnde Systematik zu entwickeln, ergeben sich jedoch Schwierigkeiten, die auf grundlegende Probleme evolutionärer Deutungsweisen des Ähnlichkeitsmusters der Lebewesen verweisen. Sie sollen im folgenden erläutert und diskutiert werden.

Die Grundeinheit der phylogenetischen Systematik sind *evolutionäre Arten*. Darunter versteht man Fortpflanzungsgemeinschaften in der Zeit, deren Lebensspanne mit der Spaltung einer existierenden Art beginnt und mit dem Aussterben oder einer nachfolgenden Spaltung endet (Ax 1988, 25ff.; HENNIG 1982, 62ff.; WILLMANN 1985; Abb. 1). In der phylogenetischen Systematik werden neben den Individuen und evolutionären Arten nur noch *geschlossene Abstammungsgemeinschaften* als biologische Realitäten anerkannt (Ax 1988; Abb. 1; vgl. Erläuterungen in der Bildunterschrift).¹

Auf dieser Basis erfolgen Homologiefeststellungen und phylogenetische Systematik folgendermaßen: Geschlossene Abstammungsgemeinschaften sind erkennbar, wenn sie mindestens *ein* genuines gemeinsames Eigenmerkmal besitzen, das sonst nicht vorkommt. Bestimmte Übereinstimmungen in den Merkmalsmustern miteinander verglichener Arten bilden die Basis für Hypothesen über die phylogenetische Verwandtschaft zwischen Arten.

Übereinstimmungen von Merkmalen sind jedoch verschieden interpretierbar (Abb. 2):

1. als Synapomorphien; sie beziehen sich auf Homologien eines Monophylums, d. h. auf Homologien, die exklusiv in einer bestimmten geschlossenen Abstammungsgemeinschaft vorkommen,
2. als Sympletiomorphien; sie beziehen sich auf Homologien *verschiedener* Abstammungsgemeinschaften²,
3. als Konvergenz; dabei handelt es sich um Merkmalsübereinstimmungen, die unabhängig voneinander in getrennten Abstammungslinien entstanden sind.

Die phylogenetische Systematik besitzt nun aber keinen empirischen Maßstab zur Unterscheidung der Alternative Homologie – Konvergenz (Ax 1988), d. h. zur Bestimmung, ob eine Merkmalsübereinstimmung durch gemeinsame Abstammung bedingt oder unabhängig entstanden ist.³ Wie kann dennoch zwischen Homologien und Konvergenzen unterschieden werden? Es geschieht durch Abzählung (und evtl. Gewichtung, s. u.) von jeweils zu postulierenden Konvergenzen bei konkurrierenden Stammbaumrekonstruktionen. Diejenige Rekonstruktion, die mit der geringsten Anzahl von Konvergenzpostulaten auskommt, ist als die wahrscheinlichste anzusehen. Daraus ergeben sich die Feststellungen über Konvergenzen. „Die Formulierung von Hypothesen über Synapomorphie oder Konvergenz apomorpher Übereinstimmungen vollzieht sich im Rahmen des Prinzips der sparsamsten Erklärung“ (Ax 1988, 88; vgl. S. 89; WIRTH 1984, 16).

Das Phänomen der Konvergenz ist keine Randerscheinung, mit der es die phylogenetische Systematik nur in seltenen Sonderfällen zu tun hätte, sondern es ist weit verbreitet. Einige besonders

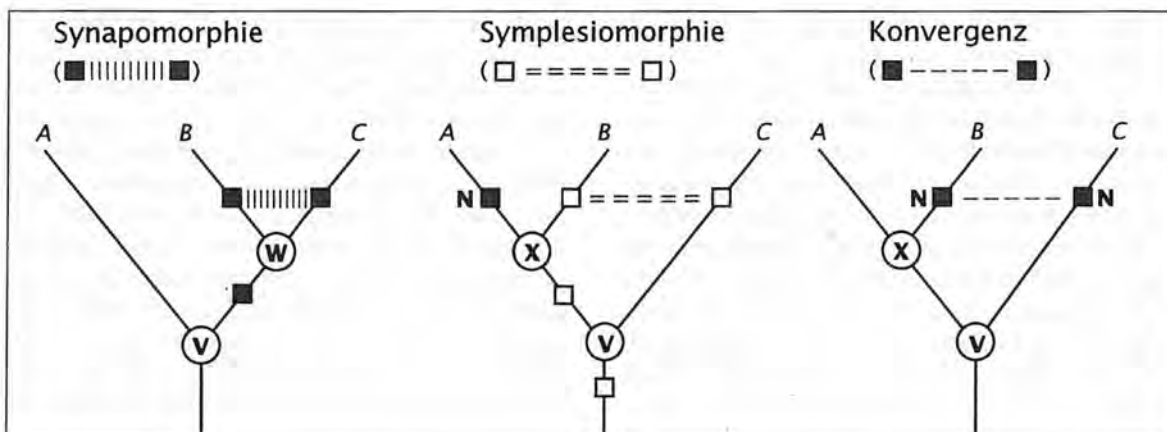


Abb. 2: Drei Möglichkeiten der Ursachen für Übereinstimmungen zwischen zwei Arten bzw. Abstammungsgemeinschaften (B und C). N = evolutionäre Neuheit. (Nach Ax 1988)

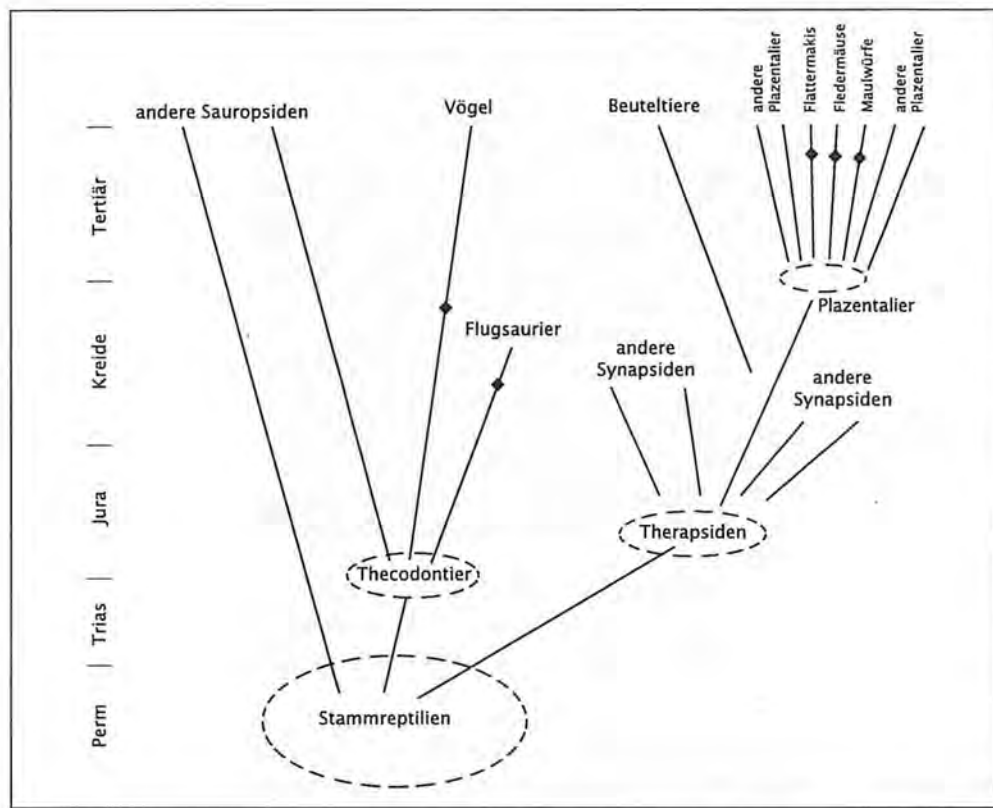


Abb. 3: Vereinfachter Stammbaum mit der Position der Organismengruppen, die einen Brustbeinkiel besitzen (◆). Eine homologe Bildung kommt bei Vögeln, Flugsauriern, Flattermäusen und Maulwürfen vor; sie muß trotz vergleichend morphologisch begründbarer Homologie phylogenetisch konvergent gedacht werden, da die jeweiligen evolutionär zu postulierenden gemeinsamen Vorfahren unspezialisiert gewesen sein müssen, d. h. keinen Brustbeinkiel besessen haben können. Evolutionäre Verbindungen nach KÄMPFE (1985), ROMER (1968) und LAMBERT (1988), stark vereinfacht.

augenfällige Beispiele sind die Warmblütigkeit bei Vögeln und Säugetieren (sie soll unabhängig erworben worden sein), das Vorkommen eines Brustbeinkiels bei Vögeln, Flugsauriern und Fledermäusen (Abb. 3); pneumatisierte (lufthaltige) Knochen bei Flugsauriern und Vögeln. Mindestens 40 mal unabhängig voneinander sollen im Laufe der Evolution Photorezeptoren oder Augen erworben worden sein (MAYR 1984, 491). Fleischfressende Pflanzen verteilen sich auf ganz unterschiedliche Familien, ebenso CAM-Pflanzen (Pflanzen mit speziellen Stoffwechselfähigkeiten zur effektiven Nutzung von CO_2) und sukkulente Pflanzen. Weiter können zahlreiche Bestäubungs- und Verbreitungsmechanismen von Samen und Früchten (z. B. Federschweifflieger- und Schirmchenbau, Angelhaken-Mechanismen etc. in nicht näher verwandten Pflanzenfamilien) oder der Besitz von Ölkörpern an Samen zur Anlockung von Ameisen und zur Verbreitung durch sie genannt werden usw.

In vielen Fällen kann freilich geltend gemacht werden, daß Stammbaumrekonstruktionen in einer Weise möglich sind, daß wesentlich mehr Apomorphien als Konvergenzen vorliegen. So gesehen hat sich die phylogenetische Systematik oftmals bewährt. Doch auch das Gegenteil kommt in selteneren Fällen vor, Pattsituationen, die eine Entschei-

dung bei konkurrierenden Stammbaumrekonstruktionen nicht erlauben, ohne daß eine Merkmalsgewichtung vorgenommen wird (Ax 1988, 93). Wie gut die phylogenetische Rekonstruktion gelingt, kann hier nicht generell bewertet, sondern muß von Fall zu Fall geprüft werden. An dieser Stelle geht es nur um die Feststellung, daß es kaum phylogenetische Systeme gibt, die keine „unschönen“ Konvergenzen annehmen müssen.

Die Merkmalsverteilung bei den Arten und Organismengruppen erlaubt es also in der Regel nicht, phylogenetische Systeme zu (re)konstruieren, die von auffälligen Konvergenzen frei wären. Dies hat folgende Konsequenz: Versucht man Organismen in einem phylogenetischen System anzuordnen, muß man bei zahlreichen Merkmalsübereinstimmungen Konvergenzen postulieren, obwohl nach den vergleichend-biologischen Kriterien (REMANE 1952) zweifelsfrei Homologien vorliegen (Beispiele siehe oben). Dieser Satz bedarf einer näheren Erläuterung: An anderer Stelle (JUNKER 1995) wurde erläutert, daß morphologisch-

anatomische Erkennungskriterien für Homologien unabhängig von der phylogenetischen Deutung angewendet werden können (und müssen).

Das Phänomen der Konvergenz ist keine Randerscheinung, sondern weit verbreitet.

In der phylogenetischen Systematik wird mit solchermaßen bestimmbarer Homologien jedoch nicht gearbeitet⁴, sondern es werden entsprechend der Merkmalsverteilung in den untersuchten Taxa Synapomorphien, Plesiomorphien und Konvergenzen bestimmt (Abb. 2). In der Praxis tritt nun die Situation auf, daß nach morphologischen Kriterien bestimmte Homologien Konvergenzen oder Apo- bzw. Plesiomorphien sein können (Abb. 4). Die Entscheidung darüber wird nach dem Sparsamkeitsprinzip und aufgrund eines hypothetischen Evolutionsverlaufs gefällt, nicht aber allein anhand der Ähnlichkeit der Einzelstrukturen (vgl. JUNKER 1995). Die evolutionäre Deutung des Ähnlichkeitsmusters wird desto weniger plausibel, je mehr Konvergenzen postuliert werden müssen.

Denn gerade die homologen Ähnlichkeiten werden als entscheidende Ähnlichkeitsindizien für gemeinsame Abstammung gewertet. Wenn nun in vielen Fällen „morphologische Homologien“ phylogenetische Konvergenzen sind (also nicht auf gemeinsame Abstammung zurückzuführen sind), schwächt dies die Indizienkraft des Ähnlichkeitsmusters für Evolution.

Konstruktionszwänge versus Sparsamkeitsprinzip

Die mit dem Sparsamkeitsprinzip arbeitende phylogenetische Systematik kann aufgrund des weitverbreiteten Phänomens der Konvergenz unter möglichen Stammbaumvarianten nur in dem Sinne „objektiv“ entscheiden, als die Variante mit der geringsten Anzahl von (ggf. vergleichbar „gewichtigen“) Konvergenzen am wahrscheinlichsten ist. Außerdem kann die Komplexität der Merkmale berücksichtigt werden. D. h.: Je komplexer ein Merkmal ist, desto unwahrscheinlicher ist seine konvergente Entstehung – ebenfalls ein Sparsamkeitsargument. (Das Maß an Komplexität kann ohne Kenntnis der Genetik allerdings kaum objektiv bestimmt werden.) Der empirische Befund ist nicht allein die entscheidende Instanz, sondern er ist es erst in Verbindung mit einer Vereinbarung, dem Sparsamkeitsprinzip.

Der Bauplan der Extremität der Landwirbeltiere ist für sich genommen kein unbezweifelbarer Beleg für einmalige Entstehung

Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß der Evolutionsverlauf gar nicht dem „sparsamsten Weg“ gefolgt ist – im Gegenteil: Durch die im evolutionstheoretischen Rahmen zu erwartenden Kanalisierungen des Organismenwandels kann (muß) mit „Umwegen“ gerechnet werden. Die Frankfurter Senckenbergische Arbeitsgruppe für Phylogenetik geht an dieser Stelle mit ihrer Kritik noch erheblich weiter und setzt grundsätzlicher an: Merkmalsvergleiche seien gar nicht geeignet, Abstammungsverhältnisse zu bestimmen. Lebewesen könnten nicht von Merkmalen aus in ihrem Evoluieren begriffen werden (GUTMANN 1989, 19). Vielmehr bestimmten die jeweils vorhandenen Vorkonstruktionen den weiteren möglichen evolutionären Verlauf. Dabei sei durchaus denkbar, daß ein scheinbar homologes Merkmal mehrfach konvergent entstanden ist – entgegen dem Sparsamkeitsprinzip, und zwar deshalb, weil aus konstruktiven Gründen u. U. nur die mehrfache Konvergenz in Frage kommt. PETERS (1993) verdeutlicht diese Kritik am Beispiel der Extremitäten der Wirbeltiere. Er

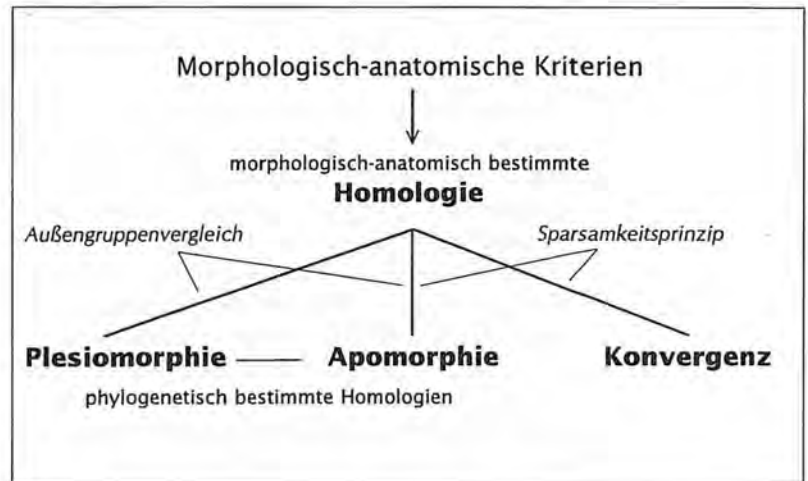


Abb. 4: Der Begriff „Homologie“ kann unterschiedlich gebraucht werden, je nachdem, ob er morphologisch-anatomisch oder phylogenetisch definiert wird (vgl. JUNKER 1995). In der phylogenetischen Systematik werden Merkmalsübereinstimmungen nach bestimmten „Arbeitsvorschriften“ nach Apomorphien, Plesiomorphien und Konvergenzen unterschieden (Abb. 2). Nach morphologisch-anatomischen Erkennungskriterien bestimmte Homologien können sich in der phylogenetischen Systematik sowohl als Apomorphien oder Plesiomorphien wie auch als Konvergenzen erweisen. Darin besteht gerade die in diesem Artikel diskutierte Schwierigkeit in der phylogenetischen Systematik, daß sie keinen empirischen Maßstab zur Unterscheidung der Alternative Apomorphie/Plesiomorphie (= phylogenetisch bestimmte Homologie) – Konvergenz besitzt (s. Text).

kommt zum Schluß, daß der Bauplan der Tetrapoden (Landwirbeltier)-Extremität „für sich genommen kein unbezweifelbarer Beweis für einmalige Entstehung, also für die Homologie der Teile und damit für die Monophylie der Träger dieses Bauplans“ sein könne. Aus formalen Übereinstimmungen von (komplexen) Strukturen könnten keine voreiligen phylogenetischen Schlüsse gezogen werden.

Merkmalsgewichtung – Lesrichtung – Ökonomieprinzip – Vervollkommenung

Wenn also die phylogenetische Systematik biologischer Realität gerecht werden will, ist eine Gewichtung von Merkmalen unverzichtbar. Ein evolutionärer Verlauf muß unter Berücksichtigung von Konstruktionszwängen hypothetisch erarbeitet werden (GUTMANN 1989) und daraus können Gewichtungen abgeleitet werden. Bei dieser Vorgehensweise werden Gewichtungen nicht subjektiv getroffen, sondern ergeben sich aus dem hypothetisch vorgegebenen Evolutionsverlauf.

Die Kausaltheorien der Phylogenetiker (Frage der Mechanismen für Makroevolution) könnten also wertvolle Informationen zur phylogenetischen Bewertung von Merkmalsübereinstimmungen (Apomorphie? Konvergenz?) liefern (vgl. GUTMANN 1989, PETERS 1993). Allerdings ist der Einbezug der hypothetischen evolutionären Abfolge der Entstehung von Strukturen oder ihres Umbaus insofern

problematisch, als die Mechanismen der Makroevolution weitgehend unbekannt sind (beispielhaft dargestellt in SCHERER 1983, 1984, 1995).

Durch den Verzicht auf Gewichtungen, wie er von AX (1988, 93) gefordert wird, könnte ein Anschein von besonderer Objektivität der phylogenetischen Systematik erweckt werden. Denn Gewichtungen beinhalten entweder subjektive Wertungen oder sind theorieabhängig. In Einzelfällen gehen die Meinungen folglich immer wieder auseinander. Tatsächlich aber wäre der Verzicht auf Gewichtung auch nicht objektiver als ihre Einbeziehung. Denn Verzicht bedeutete eine *Gleichgewichtung* der zugrundegelegten Merkmale und das stellt ja auch bereits eine Wertung dar.

Durch Merkmalsgewichtung wird also die Realität der organismischen Konstruktionen gebührend in Rechnung gestellt. Auf diese Weise könnte man bestimmten Homologiefeststellungen mehr Gewicht verleihen als konkurrierenden. Merkmalsgewichtungen können auf der Vorgabe hypothetischer evolutionärer Wandlungen beruhen oder die Komplexität der verglichenen Strukturen berücksichtigen. Gewichtungen sind auch dann (leichter) möglich, wenn die Genetik bekannt ist, die den betreffenden Strukturen zugrundeliegt. Doch als absolutes Maß kann die Genetik nicht gelten, denn vieles spricht dafür, daß die Form und die Ausprägung von Lebensstrukturen nicht nur genetisch bedingt ist. Doch führt dies in eine Thematik, die zwar grundlegend für die Biologie ist, den Rahmen dieses Beitrags aber sprengt.

Eine weitere Schwierigkeit besteht darin, die *Richtung* des Evolutionsverlaufs zu bestimmen. Welche Merkmalsausprägung ist ursprünglich, welche abgeleitet (MAYR 1984, 184)? PETERS & GUTMANN (1971) meinen, daß die *Lesrichtung* evolutiver Abwandlungsreihen sich daraus ergebe, daß Evolution ein *Ökonomisierungsprozeß* sei. Bei der Rekonstruktion des Evolutionsverlaufs müßten der Funktionsaspekt und ökonomische Gesichtspunkte berücksichtigt werden. Es müsse beurteilt werden, welcher der beiden zur Diskussion stehenden Evolutionsverläufe eher zunehmende Ökonomisierung bedeute, und daraus ergebe sich die *Lesrichtung*. Diese Autoren zeigen gerade anhand der Argumentationsweisen der phylogenetischen Systematiker, daß doch nicht der bloße Merkmalsvergleich (wie behauptet wird), sondern daß „Überlegungen über das Fungieren und Funktionieren der untersuchten Merkmale“ entscheidend herangezogen werden (vgl. GUTMANN 1989).

Doch auch hier ist Kritik angebracht. Woran soll erkannt werden, daß eine Konstruktion oder ein Organismus ökonomischer gebaut ist als andere? Zu diesem Nachweisproblem gesellt sich die Frage, weshalb die mutmaßlich weniger effektiv funktionierenden Organismen nicht im Laufe der Evolution verdrängt wurden. Weshalb gibt es überhaupt noch Amphibien oder Reptilien mit einem

weitaus weniger leistungsfähigen Herz-Blutkreislaufsystem als es Säugetiere besitzen? Offenbar deshalb, weil es für sie in ihrer Umwelt und ihrer Lebensweise entsprechend ökonomischer war, das weniger effiziente Herz-Blutkreislaufsystem zu behalten. Die Herz-Blutkreislaufsysteme sind den Lebensweisen dieser Organismen jeweils angemessen. Eine Veränderung zu größerer Effizienz konnte daher nur in veränderter Umwelt selektiv „gefordert“ bzw. begünstigt werden. (Wie plausibel die vorgeschlagenen Szenarien sind, nach denen z. B. einige Fische den ihnen angestammten Lebensraum verließen, um in die neue Umwelt des Festlandes überzugehen, wo Selektionsdrücke eine höhere Effizienz des Herz-Blutkreislaufsystems begünstigen, soll hier nicht diskutiert werden.) Zwar liegt zweifellos verschiedene Effizienz vor, sie hat aber keinen erkennbaren Zusammenhang mit einer Ökonomisierung. Ein Maß für Ökonomie kann nur im Zusammenhang mit den Umweltbedingungen festgestellt werden, nicht durch isolierte Betrachtung der Organismen und ihrer Strukturen. Daraus folgt: Aus der Existenz unterschiedlich effizienter Organausprägungen kann kein zwingendes Argument für eine evolutive Vervollkommnung abgeleitet werden. SUDHAUS (1980, 186) stellt dazu fest: „Beobachtet man die Situation, daß ausgehend von bestehenden Vorstrukturen einer gemeinsamen Ahnenform dieses Merkmal nur in einer phylogenetischen Linie eine Vervollkommnung erfuhr, während in einer anderen die primitive Ausbildung erhalten blieb, obwohl in dieser Linie viele Arten als 'Experimentierstadien' und ein langer Evolutionszeitraum vorliegen, so muß dafür eine Erklärung gesucht werden.“

Man kann bezweifeln,
daß der Erwerb neuer Organe
überhaupt etwas mit
Ökonomisierung zu tun hat.

OSCHE (1973) weist in diesem Zusammenhang ebenfalls darauf hin, daß man bereits wissen muß, wohin der Weg führte, um eine Entscheidung über den Grad der Ökonomisierung treffen zu können. So sei es beispielsweise für manche Organismen ökonomischer gewesen, Extremitäten zu erwerben, für andere, sie zu verlieren.

Man kann folglich bezweifeln, daß der Erwerb neuer Organe überhaupt etwas mit Ökonomisierung zu tun hat.

Die *Lesrichtung* wird in der phylogenetischen Systematik durch den Außengruppenvergleich zu bestimmen versucht. Der Vergleich mit einer Außengruppe (vgl. Abb. 1) soll klären, ob das betrachtete Merkmal abgeleitet oder ursprünglich

ist bzw. auf welchen Merkmalspartner Entsprechendes zutrifft. Die Ausprägung des Merkmals in der Außengruppe wird dann gegenüber der Ausprägung in der Innengruppe als ursprünglich gewertet. Daraus wird die Lesrichtung abgeleitet. Je nach Verteilung der Merkmale können auf diesem Wege jedoch u. U. verschiedene Richtungen plausibel gemacht werden. Als Beispiel kann der Besitz von Brutbeuteln bei Säugetieren genannt werden. Unter den Säugern besitzen die Kloakentiere und Beuteltiere diese Struktur, nicht aber die Plazentalier. Durch den Außengruppenvergleich ist nicht sicher zu entscheiden, ob dieses Merkmal bei diesen beiden Tiergruppen (konvergent) neu erworben wurde (dann handelte es sich um ein abgeleitetes Merkmal) oder ob bei den Plazentaliern eine Reduktion vorliegt (dann wäre der Brutbeutel innerhalb der Säugetiere als ursprünglich zu werten) (vgl. Ax 1988).

Seriale, sexuelle und symmetrische Homologien

Als homolog zu interpretierende Ähnlichkeiten gibt es nicht nur zwischen verschiedenen Arten, sondern auch innerhalb einer Art oder eines Organismus, nämlich seriale Homologien (Homonomien), sexuelle Homologien und symmetrische Homologien.

Seriale Homologien

Unter serialer bzw. repetitiver Homologie versteht man die Bauplangleichheit verschiedener Körperteile desselben Organismus. Man könnte von intraorganismischer Homologie sprechen und interorganismischen oder interspezifischen Homologien gegenüberstellen. Beispielsweise sind die Vorder- und Hinterextremitäten der Wirbeltiere serial homolog. Im Rahmen der Evolutionslehre ergibt sich bei der Erklärung serialer Homologien folgendes Dilemma (man denke dabei z. B. an die Entwicklung der Tetrapodenextremität):

a) entweder wurde eine bereits komplexe Struktur verdoppelt. Das bringt jedoch unübersehbare Schwierigkeiten in der Mechanismenfrage mit sich, denn komplexe Strukturen müssen komplex im Organismus integriert sein. Ein solcher Schritt käme einer „hopeful-monster“-Mutation gleich. Solche Mutationen sind durchaus bekannt – man denke an die homöotischen Mutationen bei der Fruchtfliege *Drosophila*, durch die ganze Körperteile an verkehrten Stellen ausgeprägt werden, oder an Mißbildungen wie die Ausbildung zusätzlicher Finger oder Beine. Aufgrund der genetischen und epigenetischen Verflochtenheit der Körperstrukturen haben sich solche Mutationen für die Evolution jedoch als unbrauchbar erwiesen. Dieser Weg erscheint daher nicht gangbar.⁵

b) Als zweite Möglichkeit kann die Annahme herangezogen werden, daß bereits im Anfangsstadium der phylogenetischen Entstehung die serialen Homologien unter einer gemeinsamen genetischen oder entwicklungsmechanischen Kontrolle standen, wie das bei den Theorien zur Entstehung der Wirbeltierextremitäten gewöhnlich angenommen wird. Dabei wird in allen Varianten von unspezialisierten, ungegliederten Vorstufen ausgegangen (Kiemenbögen, Seitenfalten, äußere Kiemen). Bei dieser Version besteht Erklärungsbedarf dafür, wie die weitere Entwicklung erfolgen konnte. Sie mußte nämlich einerseits parallel verlaufen, andererseits zugleich der unterschiedlichen Spezifität der oberen und unteren Extremität gerecht werden. Ungerichtete Mutationen sind für einen solchen Prozeß nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand jedoch überfordert; die Mechanismenfrage bleibt ungeklärt.

Die beiden Versionen a) und b) könnten durch die Annahme verbunden werden, daß die serial homologen Organe zwar aufgetrennten Wegen entstanden sind (so sind Brust- und Bauchflossen bei den meisten Fischen ziemlich verschieden), später jedoch unter eine regulative Instanz gerieten. ROTH (1984) ist der Auffassung, daß Vorder- und Hinterextremitäten der Tetrapoden analoge Bildungen sind, die erst nachträglich unter gemeinsame genetische Kontrolle kamen. Diese Autorin meint daher, daß paradoxerweise die Extremitäten eines *Vorfahren* einen *geringeren* Grad an Homologie untereinander aufweisen könnten als die Extremitäten eines evolutionär später auftretenden Organismus – entgegen der sonst vorgenommenen phylogenetischen Deutung interspezifischer Homologien. Ähnlich argumentieren TABIN & LAUFER (1993): Bei der ontogenetischen Entwicklung der Extremitäten werden *Hox*-Gene exprimiert, die nach der Vermutung dieser Autoren früher nur in der Hinterextremität ausgeprägt wurden. Später aber sollen sie durch eine homöotische Transformation die Struktur der Hinterextremität den vorderen Gliedmaßen aufgeprägt haben. Zuvor sollen sich die Vorder- und Hinterextremitäten etwa wie unter b) beschrieben entwickelt haben. Als Belege für diese Sicht führen TABIN & LAUFER (1993) die Quastenflosser an, deren Flossen sehr ähnlich sind. Die Extremitäten der ältesten fossilen Tetrapoden aus dem Devon sind allerdings deutlich verschieden, so daß der Zeitpunkt der postulierten homöotischen Transformation nicht sicher bestimmt werden kann. Die genetische Basis für diese postulierte Transformation ist unbekannt (TABIN & LAUFER 1993).

Einige Biologen wollen seriale Homologien strikt aus der Homologieforschung heraushalten; sie seien für die Phylogenetik uninteressant. Damit wird jedoch ein Teil biologischer Realitäten ausgeblendet. Die Befunde liegen vor und bedürfen einer Erklärung.

Sexuelle und symmetrische Homologien

Ähnlich problematisch unter evolutionstheoretischen Prämissen ist die Deutung von *sexuellen Homologien* (Homologien der Sexualorgane). Die weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane höherer Wirbeltiere sind unzweifelhaft homolog (gemessen an den morphologischen Homologiekriterien), ohne daß man sie von einem Gebilde einer zwittrigen oder eingeschlechtlichen Ahnenform herleiten könnte. Die aufgrund der Homologiefeststellung übliche Deutung durch gemeinsame Abstammung scheidet auch hier aus, weil die Annahme einer zwittrigen oder eingeschlechtlichen Stammform nicht in den evolutionären Kontext paßt. SUDHAUS stellt dazu fest (1980, 183): „Eine Homologiefeststellung erlaubt nicht in jedem Fall, die entsprechenden Strukturen auf eine gemeinsame Grundstruktur einer Ahnenform zurückzuführen.“ Phylogenetische Erklärungen serialer und sexueller Homologien sind offensichtlich problematisch. Beispielhaft sei zur Deutung sexueller Homologien nochmals SUDHAUS (1980, 183) zitiert (und dem Leser das Urteil über die Plausibilität der gelieferten Erklärung überlassen): „Die phylogenetische Erklärung muß wohl lauten, daß z. B. während der Herausbildung von Begattungsorganen in der Evolution der Säugetiere der jeweilige Plan des ontogenetischen Zwischenstadiums auf das weibliche Geschlecht übertragen wurde, so daß aus derselben Anlage in anderem Funktionszusammenhang ein divergentes Organ entwickelt werden konnte.“

Auch wenn plausible Modelle für die phylogenetische Entstehungsweise seriell und sexuell homologer Organe vorgelegt werden sollten, bleibt die Feststellung, daß vergleichbare morphologische Befunde (Homologien, Homonomien, sexuelle Homologien) teils für phylogenetisch auswertbar erachtet werden, teils aber nicht.

Entsprechen homologen Organen homologe Entwicklungswege?

Im Rahmen der Evolutionslehre wird man am ehesten erwarten, daß homologen Organen homologe Gene und homologe ontogenetische Entwicklungswege entsprechen. Beides ist jedoch nicht der Fall. Homologe Strukturen werden oft auf verschiedenen Wegen ausgebildet (Beispiele bei DE BEER 1971). Dies entspricht nicht den evolutionstheoretischen Erwartungen und verursacht Erklärungsschwierigkeiten. „It appears then that Darwin's usage of the term 'homology', which he defines in the *Origin* as 'relationship between parts which result from their development from corresponding embryonic parts' is just what homology is not“ (DE BEER 1971, 14). Ein aufschlußreiches Fallbeispiel dazu erörtert ULLRICH (1994).⁶

Schlußfolgerungen

Die Diskussion hat gezeigt, daß es erhebliche Schwierigkeiten bei der phylogenetischen Deutung von Ähnlichkeiten gibt. Die Schwierigkeiten resultieren teilweise gerade daraus, daß das Merkmalsmuster in einen phylogenetischen Stammbaum gestellt werden muß, da von einer monophyletischen (allenfalls oligophyletischen) Evolution der Organismen ausgegangen wird. Wenn auf postulierte Abstammungsverhältnisse keine Rücksicht genommen zu werden bräuchte (wie es in der numerischen Taxonomie praktiziert wird), könnte man die vorgefundenen Merkmalsmuster der Organismen durch freie Kombination von Einzelmerkmalen bzw. Merkmalskomplexen erklären. Die Existenz von Mosaikformen wie z. B. des Schnabeltiers, dessen erste nach Europa gebrachte Haut für eine Fälschung gehalten wurde (GRZIMEK 1968, 38), könnte viel leichter verstanden werden, wenn eine freie Merkmalskombination möglich wäre. Daher stellt sich die Frage, ob typologische Konzepte aus der Biologie zurecht herausgedrängt wurden. Vielleicht ist auch diese Situation der Grund, weshalb sich typologisches Denken im evolutionären Denkraum gehalten hat, wie dies immer wieder (z. B. von AX 1988) kritisiert wird, obwohl das evolutionstheoretische Deutungsschema schon über ein Jahrhundert zugrundegelegt wird.

Anmerkungen

¹ Das Konzept der evolutionären Art hat sehr fragwürdige Konsequenzen. So kann eine Abspaltung einer Gründerpopulation von einer Stammpopulation zu einer neuen Art führen (Beispiele bei JUNKER 1993). Die Stammart bleibt dabei völlig unverändert. Dennoch müßte sie aufgrund der Abspaltung der neuen Art einen neuen Namen erhalten. AX (1988, 35) fordert das ausdrücklich: Die Folgearten müssen „neue Eigennamen erhalten, auch wenn zwischen einer bestimmten Stammart und einer ihrer beiden Folgearten genetische Identität bestehen kann.“ Daß ein solches Vorgehen nicht allen Biologen einleuchtet, liegt auf der Hand (vgl. HENNIG 1982, 62ff., WIRTH 1984, 30f. und beispielhaft GÖRTHNER 1984, 59ff.).

² Die Bestimmung von Synapomorphien und Symplesiomorphien ist nur unter Angabe des taxonomischen Niveaus möglich. Die unterschiedliche Bezeichnung verdeutlicht nur das Bezugssystem. Ein Beispiel: Fangbeine bestimmter Insekten sind apomorph, aber auch homolog zu Gliederbeinen, die nicht so spezialisiert gebaut sind. D. h.: Das entsprechende homologe Organ (hier: Gliederbein) kommt auch bei anderen Taxa vor, die die betreffende Synapomorphie (hier: Fangbein) nicht besitzen. Innerhalb einer speziellen Gruppe der Fangschrecken sind die Fangbeine jedoch plesiomorph, bezüglich der Nicht-Fangschrecken (also „außerhalb“) apomorph.

- ³ Die Unterscheidung zwischen Apomorphien und Plesiomorphien erfolgt durch den Außengruppenvergleich. Diese Unterscheidung ist für unsere Betrachtung weniger wichtig.
- ⁴ Ax (1988, 90f.) bestreitet die Existenz von Kriterien der Erkennung von Homologien; die Meinung, Homologien könnten über bestimmte Kriterien festgestellt werden, sei „erkenntnistheoretisch nicht haltbar“. Eine Begründung für diese Auffassung geht aus den weiteren Ausführungen dieses Autors nicht unmittelbar hervor. GUTMANN (1993) lehnt darüber hinaus den Homologiebegriff sogar ab, weil Homologiefeststellungen auf subjektiver Formerfassung beruhten und weil die Vergleichsmethoden der Homologieforschung keine dreistellige Relation im Vergleichen herstellen könnten.
- ⁵ Am ehesten als brauchbares Modell für die spontane Vermehrung von Organellen könnten Beispiele aus dem Pflanzenreich dienen wie etwa die Vermehrung von Blütenblättern oder der Anzahl der Blätter in einem Blattquirl (wie sie nicht selten bei der Einbeere *Paris quadrifolia* vorkommt). In der Regel handelt es sich dabei um modifikative, also nicht-erbliche Änderungen. Ob die erblich bedingten Fälle mit der Entstehung serieller Homologien (insbesondere im Tierreich) vergleichbar sind, muß eigens bedacht werden.
- ⁶ Diese interessante Thematik bedarf einer gesonderten Abhandlung.

Dank: Dr. Martin ADLER, Peter KLÖCKNER, Dr. Herfried KUTZELNIGG, Monika C. MÜLLER, Prof. Dr. Siegfried SCHERER und cand. med. Henrik ULLRICH danke ich für konstruktive Kritik und wertvolle Hinweise.

Literatur

- AX P (1988) Systematik in der Biologie. Stuttgart.
- GORTHNER A (1984) Die Bedeutung der Steinheimer Schnecken für die Evolutionstheorie. Mitt. dtsh. malak. Ges. 37, 56-64.
- GRZIMEK B (1968) Eierlegende Säugetiere. In: GRZIMEK B (Hg) Grzimeks Tierleben. Band 10. Säugetiere 1. München, S. 37-48.
- GUTMANN WF (1989) Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Frankfurt/M.
- GUTMANN WF (1993) Ist Form real? In: WEINGARTEN M & GUTMANN WF (Hg) Geschichte und Theorie des Vergleichs in den Biowissenschaften. Frankfurt, S. 91-110.
- HENNIG W (1982) Phylogenetische Systematik. Berlin und Hamburg.
- JUNKER R (1993) Prozesse der Artbildung. In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 31-45.
- JUNKER R (1995) Der Ähnlichkeitsbeweis der Evolution – ein Zirkelschluß? Stud. Int. J. 2, 18-23.
- KÄMPFE L (1985) Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. Jena
- LAMBERT D (1988) Alles über die Dinosaurier. Würzburg.
- MAYR E (1984) Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Heidelberg.
- OSCHE G (1973) Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. Aufs. Reden Senckenb. naturf. Ges. 24, 155-165.
- PETERS DS (1993) Konstruktionszwänge bei der Skelettentwicklung am Beispiel der Tetrapoden-Gliedmaßen. Praxis der Naturwiss. – Biologie 8/42, 38-42.
- PETERS DS & GUTMANN WF (1971) Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 9, 237-263.
- REMANE A (1952) Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig.
- REMANE J (1989) Die Entwicklung des Homologie-Begriffs seit Adolf Remane. Zool. Beitr. 32, 497-503.
- ROMER AS (1968) Vertebrate Paleontology. Chicago.
- ROTH VL (1984) On homology. Biol. J. Linn. Soc. 22, 13-29.
- SCHERER S (1983) Basic functional states in the evolution of cyclic photosynthetic electron transport. J. theor. Biol. 104, 289-299.
- SCHERER S (1984) Transmembrane electron transport and the theory of neutral evolution. Origins of Life 14, 725-731.
- SCHERER S (1995) Höherentwicklung bei Bakterien: Ist ein molekularer Mechanismus bekannt? In: MEY J, SCHMIDT R & ZIBULLA S (Hg) Streitfall Evolution. Stuttgart, S. 85-104.
- SUDHAUS W (1980) Problembereiche der Homologienforschung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 73, 177-187.
- TABIN C & LAUFER E (1993) Hox genes and serial homology. Nature 361, 692-693.
- ULLRICH H (1994) Embryologie und Homologie: Die Gaupp-Reichertsche Theorie. Stud. Int. J. 1, 11-20.
- WILLMANN R (1985) Die Art in Raum und Zeit. Berlin und Hamburg.
- WIRTH U (1984) Die phylogenetische Systematik (Das Prinzip von Hennig). Mitt. dtsh. malak. Ges. 37, 6-35.