

gekreuzt werden können. Möglicherweise verbergen sich in der heterogenen Gruppe der Pitcairnoideae weitere Grundtypen. Schließlich müssen Kreuzungen zwischen den Unterfamilien untersucht werden. Selbst ein Fehlschlagen aller Kreuzungsbemühungen wäre allerdings noch kein Beweis für tatsächliche Existenz von verschiedenen Grundtypen. Ergänzende Untersuchungen müßten hinzukommen.

Literatur

- BASKERVILLE E (1994) Cultivar / Grex Registrations for 1991 – June 1994. J. Bromeliad Soc. 5 (44), 214-219.
BAENSCH U & BAENSCH U (1994) Blühende Bromelien. Tropic Beauty Publishers, Nassau / Bahamas.

- BEADLE DA (1991) A preliminary listing of all known cultivar and grex names for the Bromeliaceae. Bromeliad Society Inc., Los Angeles.
DAHLGREN RMT, CLIFFORD HT & YEO PF (1985) The families of the Monocotyledons. Structure, Evolution and Taxonomy. Berlin, Heidelberg, New York.
EHLERS R (1994) Änderung in der Nomenklatur: Es gibt eine neue Gattung *Racinaea*. Bromelie 1, 14-16.
LEHMANN H (1986) Bestimmungsschlüssel für die Gattung Tillandsia. Deutsche Bromelien Gesellschaft, Frankfurt a. M.
RAUH W (1990) Bromelien. Tillandsien und andere kulturliebende Bromelien. Stuttgart.
SCHERER S (Hg, 1993) Typen des Lebens. Berlin.
SMITH LB & DOWNS RJ (1974-79) Flora Neotropica Monograph. No 13-14, 1-3: Bromeliaceae. (Bd. Tillandsioideae 1977, Pitcairnoideae 1974, Bromelioideae 1979) New York.

Der Ähnlichkeitsbeweis der Evolution – ein Zirkelschluß?

Reinhard Junker, Sommerhalde 10, D-72270 Baisersbronn

Zusammenfassung: Die Organismen weisen ein hierarchisch abgestuftes 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.

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

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

nen Abstammungsprozeß erklärt. Vielfach werden die (homologen) Ähnlichkeiten der Lebewesen sogar als Hauptindiz für die Evolutionstheorie gewertet, insbesondere in Lehr- und Schulbüchern.¹ In diesem Beitrag soll vor diesem Hintergrund der Frage nachgegangen werden, ob das Ähnlichkeitsmuster der Organismen als unabhängiger Beweis für die postulierte Abstammungsverwandtschaft aller Lebewesen gelten kann.

Ursachen für Ähnlichkeit

„Zufall“

Ähnlichkeiten zwischen Lebewesen können verschiedene Ursachen haben (Abb. 1). 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. Die außerordentlich weit verbreitete Existenz von Ordnungsmustern bei Lebewesen läßt jedoch systematische Ursachen dafür sehr plausibel erscheinen. Mit „Zufall“ zu „erklären“ würde bedeuten, daß diese Ursachen unbekannt sind oder gar nicht existieren sollen.

Analogien

Als zweite Ursache für Ähnlichkeiten kommen funktionelle Erfordernisse in Frage. Beispielsweise

erfordert das Bildsehen eine Grundausrüstung eines optischen Apparates, woraus funktionell bedingte Ähnlichkeiten resultieren. Ein anderes Beispiel wäre die Ausbildung einer Torpedoform bei schwimmenden Organismen bei unterschiedlichen Grundbauplänen (Abb. 2). Ein großer Teil der Ähnlichkeiten kann durch die zu erfüllende Funktion verstanden werden. Die allein funktionell verstehbaren Ähnlichkeiten geben keine Hinweise auf den Weg ihrer Entstehungsweise, wie im folgenden noch deutlich werden wird. In der Biologie wurde für (scheinbar) nur (oder hauptsächlich) funktionell bedingte (nicht primär abstammungsbedingte, s. u.) Ähnlichkeiten der Begriff der Analogie eingeführt.

Homologien

Beim Studium der Organismen drängt sich jedoch der Eindruck auf, daß viele Ähnlichkeiten nicht oder nicht allein durch die Funktion der betreffenden Strukturen erklärbar sind. Paradebeispiel ist das Knochengerüst der Extremitäten der Landwirbeltiere (Abb. 3), 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. Das ist aber bekanntlich nicht der Fall. Die Übereinstimmung im Bauplan und in den Lagebeziehungen im Gesamtorganismus erscheint in diesem Fall funktionell nicht erforderlich.

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 verhindert eine beliebige Wandelbarkeit der Organismen: weitere Evolutionswege werden dadurch kanalisiert. Als Folge davon treten homologe Ähnlichkeiten auf, die von den analogen, bloß funktionsbedingten und durch die Wirkung von Umwelteinflüssen kanalisierten Ähnlichkeiten unterschieden werden. Homologien werden also – wenn überhaupt – nicht primär aufgrund ihrer Funktionen als solche erkannt (und phylogenetisch ausgewertet), sondern aufgrund der Lage im Organgefüge und aufgrund des morphologisch-anatomischen oder embryologischen Vergleichs (vgl. Abb. 3 und 4, Infokasten; zur Definition und Erkennung von Homologien s. u.). Allerdings wird diese Priorität doch wieder dadurch in Frage gestellt, daß man sich auf embryologisch fixierte Entwicklungsfunktionen beruft, die aufgrund von Selektionswirkungen nur durch einen bestimmten Bauplan erfüllt werden können. Auf diese Weise sollen Bauplanhomologien doch wieder funktionell verständlich werden (ALBERCH 1982).

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 (das heißt evolutionstheoretisch: nicht-umweltadaptiv) bedingte Ähnlichkeiten erkennen, wie man sie z. B. bei den Tetrapodenextremitäten (Abb. 3) annimmt? Tatsächlich könnten die Knochengerüste des Grabbeins des Maulwurfs oder des Vogelflügels doch die jeweils optimalen Lösungen der betreffenden Konstruktionserfordernisse 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. Trotzdem geht man stillschweigend davon aus, daß es bessere Lösungen geben könnte. Dieses Stillschweigen erklärt sich aus der Voraussetzung der Evolutionstheorie, nach der suboptimale Lösungen von Konstruktionserfordernissen wegen des erwähnten Kanalisierungseffekts zu erwarten

Glossar

Analogie: Bezeichnung für Strukturen und Organe, die trotz ähnlicher Funktion so verschieden gebaut sind, daß eine gemeinsame Abstammung ausgeschlossen wird, z.B. Vogel- und Insektenflügel.

Evolutionäre Kanalisierung: Organismen können nicht „wegen Umbau schließen“ (G. OSCHKE). Das bedeutet, daß der postulierte evolutionäre Wandel immer an bereits vorliegenden Konstruktionen der Lebewesen aufbauen muß. Der jeweils erreichte strukturelle Aufbau der Organismen erlaubt weitere Änderungen nur in bestimmten Richtungen: Kanalisierung.

Homologie: Gleichwertigkeit von Strukturen oder Organen im Bau und in der Lage im Gesamtorganismus, unabhängig von deren Funktion. Auch Verhaltensweisen oder ontogenetische Abläufe können homologisiert werden (vgl. Abb. 3 und 4).

Morphologie: Lehre vom Bau und der Gestalt der Organismen und ihrer Organe

Phylogenie: Stammesgeschichte der Organismen

Taxonomie: Wissenschaft, die sich (unabhängig von eventuell zugrundeliegenden Ursprungskonzepten) mit der Ordnung und Einteilung der Lebewesen befaßt.

Typologie: Auf G. CUVIER (1760-1836) und J. W. GOETHE (1749-1832) gegründete Lehre, welche die Vielfalt der morphologischen und funktionellen Eigenschaften der Tierwelt auf wenige abstrakte Typen (Baupläne) zurückzuführen versuchte.

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.

Nicht-Funktionalität von Ähnlichkeiten ist kein empirischer Befund.

Die nicht-funktionelle Deutung von Ähnlichkeiten ist folglich nur bei Vorgabe der Evolutionstheorie und darüber hinaus nur in Verbindung mit einem konkreten vorausgesetzten Evolutionsverlauf möglich. Nicht-Funktionalität von Ähnlichkeiten ist also kein empirischer Befund. Daraus folgt: Die Feststellung einer nicht-umweltadaptiven Ähnlichkeit ist nur theoriegeleitet möglich und folglich kein unabhängiger Beleg für gemeinsame Abstammung.

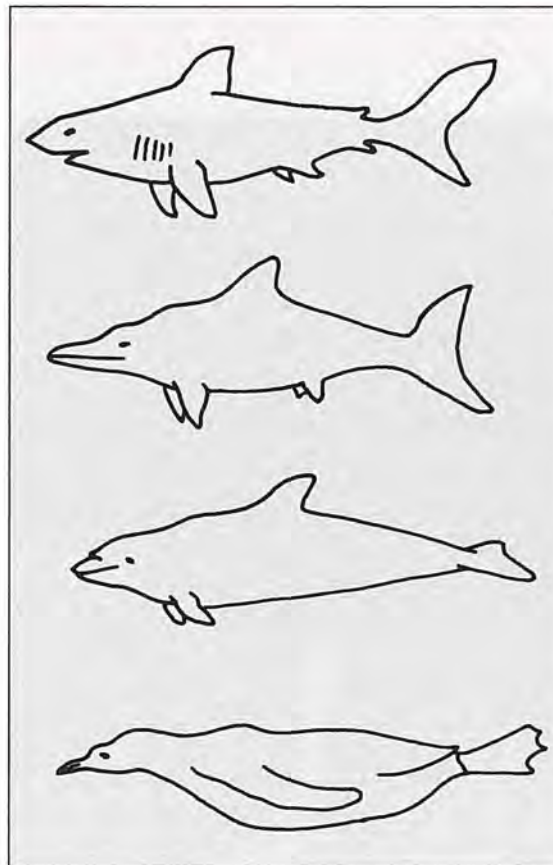


Abb. 2: Analogie als Übereinstimmung der Körperform am Beispiel der Torpedoform von Haifisch, Ichthyosaurier, Delphin und Pinguin (von oben; nach WUKETITS 1982).

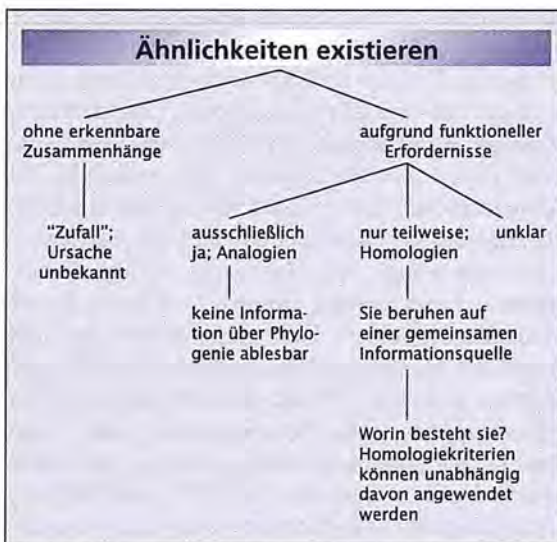


Abb. 1: Ursachen für Ähnlichkeiten (Erläuterungen im Text)

Dies ist an sich keine überraschende Erkenntnis, denn es gehört heute fast schon zur wissenschaftstheoretischen Allgemeinbildung, daß es keine aussagekräftigen Fakten ohne Theorien gibt. Da in Schul- und Lehrbüchern die Existenz von (homologen) Ähnlichkeiten jedoch gewöhnlich als „Beweis“ für Evolution gewertet wird (vgl. Anm. 1), muß dieser Tatbestand dennoch besonders hervorgehoben werden. Es besteht grundsätzlich ein Spielraum für andere Deutungen. So spielte auch in der vorphylogenetischen idealistischen Morphologie die nicht-funktionelle Deutung von Homologien zur Typusabgrenzung eine dominierende Rolle. Den „Homologiebeweis“ für Evolution gibt es also nicht.

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. Wenn alle Ähnlichkeiten allein auf umweltbedingte Anpassungszwänge zurückzuführen wären, gäbe es unter evolutionstheoretischen Prämissen keine Möglichkeit, zwischen abstammungs- und umweltbedingten Ähnlichkeiten zu unterscheiden. Nach morphologischen oder anderen vergleichend biologischen Kriterien wären zwar Homologien bestimmbar, doch würden sie als solche keine Information über ihren Werdegang geben.

Versuche, den mutmaßlichen stammesgeschichtlichen Ablauf anhand des Ähnlichkeitsmusters der Organismen² zu rekonstruieren, basieren auf der Annahme, es gebe zahlreiche nicht ausschließlich funktionell bedingte Ähnlichkeiten, also Homologien im eben charakterisierten Sinne, die auf gemeinsame Abstammung zurückgeführt werden. Die entscheidende Voraussetzung, die eine die Stammesgeschichte widerspiegelnde Systematik ermöglicht, ist also die Auffassung, daß „evolutiver Ballast“ mitgeschleppt wird, der 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.

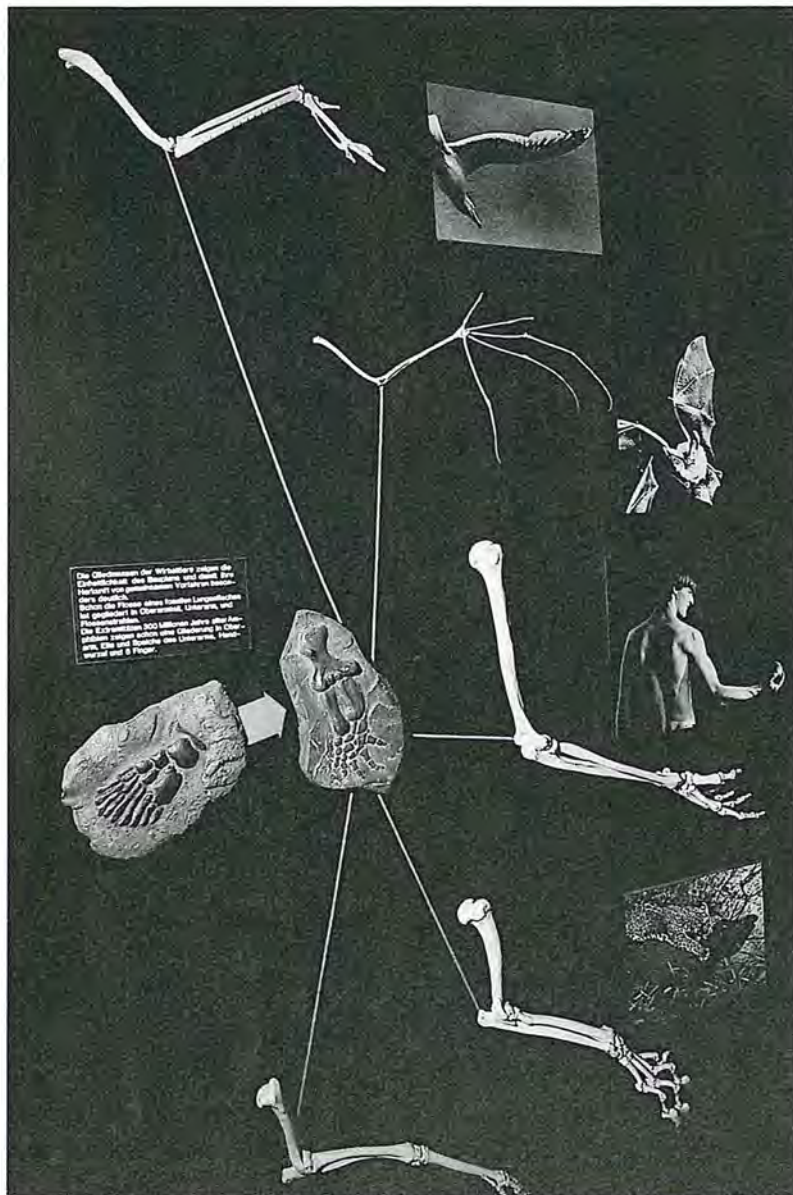


Abb. 3: Das klassische Beispiel für homologe Strukturen nach dem Kriterium der Lage: das Knochengerüst der Vorderextremitäten der Landwirbeltiere. Ausgangspunkt nach evolutionärer Vorstellung ist ein Uramphibium, das das „Strickmuster“ des Knochengerüsts erworben hatte. In der weiteren Wirbeltierevolution konnte das Grundmuster trotz unterschiedlichster Funktionen nur noch abgewandelt, aber nicht mehr grundlegend neu „konstruiert“ werden. (Westfälisches Museum für Naturkunde, Münster)

Definition und Erkennung von Homologien

Homologien sind 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) auf der Übernahme des Merkmals von einer gemeinsamen Stammart (Ax 1988, 72; Ax spricht ausdrücklich von einer „Definition“). Das zoologische Wörterbuch (HENTSCHEL & WAGNER 1986, 319) definiert homologe Organe als „Organe mit gleicher entwicklungsgeschichtlicher Herkunft“. Als Beispiel sei auf Abb. 3 und die dortige Bildunterschrift verwiesen. Man kann von einer „phylogenetischen Definition“ sprechen; es handelt sich dabei aber bereits um eine Deutung. Einige Biologen wollen in der Definition jedoch eine vorschnelle Festlegung auf den stammesgeschichtlichen Deutungsrahmen ausdrücklich vermeiden. So faßt OSCHKE (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; Hervorhebungen nicht im Original).

Diese umfassenderen Definitionen haben den Sinn und den Vorteil, daß mit ihnen auch Homonomien (seriale Homologien, z. B. Ähnlichkeiten zwischen den Vorder- und Hinterextremitäten), Symmetrien und sexuelle Homologien (Sexualdimorphismen; Ähnlichkeiten zwischen den Geschlechtern) erfaßt werden können. Sie verzichten im Gegensatz zur phylogenetischen Definition auf die Bestimmung der gemeinsamen Informationsquelle. Sie 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 NAEF (1931) und HERTWIG (1906) hingewiesen. Auch die theoriefreien Versionen von OSCHKE 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 ist in der Praxis oft sehr schwierig, wenn nicht unmöglich. INGLIS hat diese Schwierigkeit überspitzt auf den Punkt gebracht: „Two structures are homologous when in the opinion of a competent comparative anatomist they are homologous“ (zit. in DOHLE 1989). Subjektive Wertungen spielen bei der Bestimmung von Homologien eine nicht auszuschaltende Rolle. Umso aner kennenswerter ist das Bemühen, subjektive Elemente zu minimieren. Dies

versuchte A. REMANE (1952) mit den schon klassisch zu nennenden morphologischen Homologiekriterien (Infokasten). Sie gehen bemerkenswerterweise auf einen Antievolutionisten, nämlich Richard OWEN (1843) zurück. Er definierte: „Homologue. The same organ in different animals under every form and function“ (zit. nach BOCK 1989; vgl. J. REMANE 1989). Diese Definition wurde verfeinert und auf verschiedene Weise konkretisiert. Bekannt sind die drei Homologiekriterien der Lage, der spezifischen Qualität und der Kontinuität (Abb. 4, Infokasten), neben denen es noch weitere Hilfskriterien gibt.

Die vergleichend-biologischen Kriterien können unabhängig vom zugrundegelegten Ursprungskonzept angewendet werden. Homologien können durch diese Kriterien auch ohne das Wissen bzw. die Annahme von Evolution erkannt werden. Die Erkennungskriterien sind auch im Rahmen einer Schöpfungslehre anwendbar.

RIEPEL (1988, 49) 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).

Der Zusammenhang zwischen phylogenetischer Deutung und vergleichend-biologischen Erkennungskriterien

Der Begriff Homologie stammt – wie bereits erwähnt – aus „vorphylogenetischer“ Zeit, und erstaunliche Homologiefeststellungen wurden unabhängig von der Darwinschen Deszendenztheorie getroffen, z. B. die Reichertsche Theorie über die Homologisierung der Gehörknöchelchen der Säugetiere mit Kiefergelenkknöcheln 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).

Über phylogenetische Zusammenhänge sagen die nach anatomisch-morphologischen Kriterien erkannten Homologien nichts aus. Sie können – wie die gerade genannten Beispiele zeigen – genauso gut im Sinne eines statisch-typologischen Konzepts ausgewertet werden. 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 auseinandergehalten werden: Die empirische (die relativ wenig theoriegebunden ist) und die kausale (theoriegebundene) Beurteilung (Interpretation) und Anwendung von

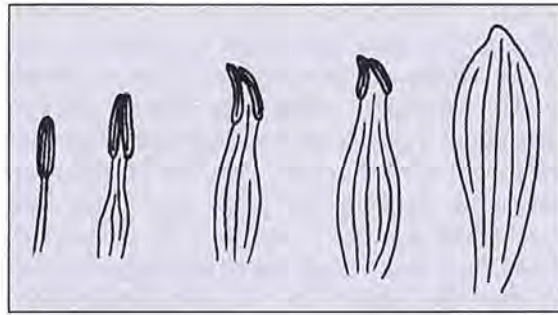


Abb. 4: Das Homologie-Kriterium der Kontinuität am Beispiel des Übergangs von Staubblättern zu Blütenblättern durch Verbreiterung der Filamente bei der Seerose. (Nach OSCHKE 1972)

Homologien. Die erste ermöglicht nach klar bestimmbar Kriterien (vgl. Abb. 3, 4, Infokasten) 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 Kriterien zur Abgrenzung von Homologien und Nicht-Homologien liefern.³

Die gemeinsame Informationsquelle
kann die empirisch arbeitende
Biologie nicht bestimmen.

Die Informationsquelle für Homologien

Worin besteht die von OSCHKE 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 diese Feststellung 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

Infokasten: Homologiekriterien (nach A. Remane)

Kriterium der Lage: Organe oder Strukturen sind homolog, wenn sie die gleiche Lage in einem vergleichbaren Gefügesystem einnehmen (vgl. Abb. 3).

Kriterium der Kontinuität: Organe sind homolog, wenn sie sich durch eine Reihe von Zwischenformen miteinander verbinden lassen (vgl. Abb. 4).

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

Rahmen theoretischer Vorgaben interpretiert. OSCHKE (1973) 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“. 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 ebenso gut 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.“ Die mit morphologischen Kriterien ermittelten Homologien lassen sich zwar phylogenetisch deuten, doch stehen sie auch anderen Deutungsweisen offen.

**„Ohne Zusatzannahmen zwingt die
Ähnlichkeit der Organismen
für sich allein also keineswegs
zu einem Glauben an Evolution.“**

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.

In diesem Zusammenhang ist auch interessant, daß die vorphylogenetischen Systeme den modernen weitgehend gleichen; Abweichungen können mindestens teilweise durch den Datenzuwachs erklärt werden (die Gräser-taxonomie ist ein Bei-

spiel dafür; vgl. dazu beispielhaft JUNKER 1993) und sind dann nicht auf das Umschwenken zur Evolutionslehre zurückzuführen.

Homologie-Feststellung und phylogenetische Deutung: ein Zirkelschluß?

Aufgrund dieses Sachverhalts wird immer wieder auf die Zirkularität der Homologie-Interpretation hingewiesen (vgl. BOCK 1969; MAYR 1984, 176). 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. Infokasten) 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).⁴

BOCK (1989) stellt fest, daß die Evolutionstheorie die Homologieforschung und ihre Schlußfolgerungen diktiert und nicht umgekehrt. „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“ (S. 330). Es sei verkehrt zu meinen, Homologieforschung könne unabhängig von anderen biologischen Ideen betrieben werden.

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 (homologe oder analoge) Ähnlichkeit der Organismen an sich gibt über ihre Ursache keine eindeutige und zwingende Auskunft. Daher liefern Ähnlichkeiten keinen Beweis für Evolution. Der Ähnlichkeitsbefund kann zwar im evolutionstheoretischen Kontext interpretiert werden, doch steht er grundsätzlich auch einer Deutung im Rahmen eines typologischen Konzepts im Sinne einer Schöp-

fungslehre offen. Daraus ergibt sich die Aufgabe, Prüfkriterien zu entwickeln, die eine Bewertung der unterschiedlichen Interpretationen von Ähnlichkeit erlauben.

Dank

Den Herren Dr. Martin ADLER, Peter KLÖCKNER, Dr. Herfried KUTZELNIGG, Prof. Dr. Siegfried SCHERER und cand. med. Henrik ULLRICH danke ich für konstruktive Kritik und wertvolle Hinweise.

Anmerkungen

¹ Nach Auffassung von BAYRHUBER & KULL (1989, 442) „liefert die Erforschung von Homologien in allen Teilgebieten der Biologie die Begründung der Abstammungslehre und erlaubt die Feststellung der stammesgeschichtlichen Verwandtschaften“ (Hervorhebung im Original).

„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).

² Der Fossilbericht spielt für die Ermittlung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge – abgesehen von groben Tendenzen – wegen des systematischen Fehlens von Zwischenformen in den meisten Fällen keine wesentliche Rolle. „In weiten Bereichen der Fauna und Flora sind wir mangels fossilisationsfähiger Gewebe gänzlich auf den Zeithorizont der Gegenwart beschränkt... Aber auch bei Einheiten, für welche eine fossile Überlieferung vorliegt, bilden die heute lebenden Arten die Basis der phylogenetischen Verwandtschaftsforschung“ (AX 1988, 137f.). Nach SUDHAUS & REHFELD (1992, 202) sind Fossilien „zum Aufstellen von Stammbäumen der *rezenten Organismen* nahezu entbehrlich“ (Hervorhebung nicht im Original).

³ Die Frage, wie gut dies gelingt und welche Schwierigkeiten damit verbunden sind, soll einer gesonderten Untersuchung vorbehalten bleiben.

⁴ Darauf wird hier nicht weiter eingegangen; dieser Sachverhalt soll jedoch in einer späteren Arbeit dargestellt und aufgearbeitet werden (vgl. Anm. 3).

Literatur

- ALBERCH P (1982) Developmental constraints in evolutionary processes. In: BONNER JT (ed) *Evolution and development*. Berlin, S. 313-332.
- AX P (1988) *Systematik in der Biologie*. Stuttgart.
- BAUER EW (Hg., 1981) *CVK Biologiekolleg*. Berlin.
- BAYRHUBER H & KULL U (Hg., 1989) *Linder Biologie. Lehrbuch für die Oberstufe*. Stuttgart.
- BOCK W (1969) Discussion: the concept of homology. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 167, 71-73.
- BOCK W (1989) The homology concept: its philosophical foundation and practical methodology. *Zool. Beitr.* 32, 327-353.
- DOHLE W (1989) Zur Frage der Homologie ontogenetischer Muster. *Zool. Beitr.* 32, 355-389.
- EHRENDORFER F (1991) Dritte Abteilung: Spermatophyta, Samenpflanzen. In: SITTE P, ZIEGLER H, EHRENDORFER F & BRESINSKY A (1991) *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Begr. von E. Strasburger u. a. Stuttgart, Jena, New York, S. 699-828.
- GUTMANN WF (1989) *Die Evolution hydraulischer Konstruktionen*. Frankfurt/M.
- HENTSCHEL E & WAGNER G (1986) *Zoologisches Wörterbuch*. Stuttgart, Jena.
- HERTWIG O (1906) *Handbuch der vergleichenden experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Jena.
- JUNKER R (1993) Der Grundtyp der Weizenartigen (Poaceae, Tribus Triticeae). In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens*. Berlin, S. 95-112.
- LUBOSCH W (1931) Geschichte der vergleichenden Anatomie. In: BOLK L (Hg.) *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, Bd. 1. Berlin - Wien.
- MAYR E (1984) *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt*. Heidelberg.
- MINELLI A & PERUFFO B (1991) Developmental pathways, homology and homonymy in metameric animals. *J. evol. Biol.* 3, 429-445.
- MIRAM W & SCHARF KH (1988) *Biologie heute* SII. Hannover.
- NAEF A (1931) Allgemeine Morphologie (Die Gestalt als Begriff und Idee). In: BOLK L (Hg.) *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Berlin, Wien.
- OSCHE G (1972) *Evolution. Grundlagen - Erkenntnisse - Entwicklungen der Abstammungslehre*. Freiburg.
- OSCHE G (1973) Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. *Aufs. Reden Senckenb. naturf. Ges.* 24, 155-165.
- PETERS DS (1984) Evolutionstheorie - Zwangsläufigkeit und Grenzen. In: KAISER P & PETERS DS (Hg.) *Evolutionstheorie und Schöpfungsverständnis*. Regensburg, S. 193-218.
- 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.
- RIEPEL O (1980) Homology, a deductive concept? *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 18, 315-319.
- RIEPEL O (1988) *Fundamentals of comparative biology*. Basel.
- ROTH VL (1991) Homologies and hierarchies: problems solved and unresolved. *J. evol. Biol.* 4, 167-194.
- SIEWING R (1982) *Biologische Evolution. Einführung in die Problematik*. In: SIEWING R (Hg) *Evolution*. Stuttgart, S. 95-118.

- SUDHAUS W & REHFELD K (1992) Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Stuttgart, Jena, New York.
 ULLRICH H (1994) Embryologie und Homologie: Die Gaupp-Reichertsche Theorie. Stud. Int. J. 1, 15-24.
 VAN VALEN L (1982) Homology and causes. J. Morphol. 173,

305-312.

- WILLMANN R (1985) Die Art in Raum und Zeit. Berlin und Hamburg.
 WUKETITS FM (1982) Grundriß der Evolutionstheorie. Darmstadt.

Adam kam aus ... Neues zur Ausbreitungsgeschichte des Menschen

Sigrid Hartwig-Scherer, Frühlingstr. 67a,
D-85354 Freising

Zusammenfassung: Bezüglich des Ursprungsortes und Ausbreitungszentrums des anatomisch-modernen Menschen wird die Monoregionale Evolutionsvorstellung mit mehrheitlichem Konsens der Multiregionalen Hypothese vorgezogen. Bislang galt Afrika als der Ort des Hauptgeschehens, sowohl was die Evolution des anatomisch-modernen Menschen als auch die des *Homo erectus* betrifft. Verschiedene neuere Erkenntnisse erfordern eine Umorientierung bezüglich dieser Vorstellung. So finden sich vermehrt Hinweise darauf, daß *Homo sapiens*-Formen im Nahen Osten (Israel) ebenso alt gewesen sein können wie in Afrika und daß sie sich von ihrer Morphologie als Ausgangsformen gleichermaßen eignen. Außerdem erfordert die Neudatierung javanischer *Homo erectus*-Fossilien auf 1,6-1,8 Millionen Jahre eine Revision der Vorstellung, daß diese Menschenform in Afrika entstand und erst relativ spät diesen Kontinent verließ. Die neueren Erkenntnisse aus Chronologie, Morphometrie und Molekularbiologie sind möglicherweise auch mit der Vorstellung vereinbar, daß sowohl der moderne Mensch als auch andere Menschenformen im Nahen Osten entstanden sein könnten.

Widersprüchliche Theorien

Eine zentrale Debatte der Anthropologie der 80er Jahre rankte sich um den Ursprungsort und das Ausbreitungszentrum des anatomisch-modernen Menschen. Zwei grundlegend verschiedene Modelle wurden und werden diskutiert: (a) Multiregionale Evolution (WOLPOFF 1989; WOLPOFF & THORNE 1991; auch Regionale Kontinuität, Kandelabermodell, Noahs Söhne, Neandertalphasenmodell genannt) und (b) das „Single-Origin“-Modell (STRINGER 1991; STRINGER & ANDREWS 1988; auch unter Arche-Noah Modell, Garten-Eden-Modell, „Out of Afrika 2“, Mutter-Eva-Hypothese, „Population replacement“ bekannt). Ersteres Modell nimmt an, daß der heu-

tige Mensch an verschiedenen Orten gleichzeitig aus lokalen Vertretern des *H. erectus* evolvierte. Das zweite postuliert einen einzigen Entstehungsort, von dem aus sich der anatomisch-moderne Mensch über die Alte Welt ausbreitete und frühere Menschenformen ersetzte. Der klar favorisierte Ursprungsort war bisher Afrika, u. a. von Günter BRÄUER aus Hamburg begründet und vertreten (BRÄUER 1984; 1992). Für dieses Modell sprach unter anderem, daß die Wahrscheinlichkeit für die Entstehung des heutigen Menschen an einem einzigen Ursprungsort größer erscheint als eine mehr oder weniger gleichzeitige und unabhängige Entstehung an mehreren Orten. Eine kontroverse Gegenüberstellung geben THORNE & WOLPOFF (1992) und WILSON & CANN (1992).

Mehrfacher Ursprung des Menschen?

Die ursprüngliche Interpretation mitochondrialer DNA-Daten (CANN et al. 1987), unter dem Begriff „Mutter-Eva-Hypothese“ bekannt geworden, war zunächst eines der stärksten Argumente für die „Out of Africa 2“-Hypothese. Da sich jedoch die vorgeschlagene Version mit afrikanischen Populationen als Stammbaumwurzel als statistisch nicht signifikant herausgestellt hat (MADDISON 1991; TEMPLETON 1992), ist die „Mutter-Eva“-Hypothese vermehrt in Kritik geraten. Das wurde von verschiedener Seite als Stärkung für die multiregionale Hypothese angesehen. Eine kürzlich in *Nature* erschienene Arbeit chinesischer Forscher wird von deren Autoren als Unterstützung des Multiregionalen Modells gewertet (CHEN et al. 1994): ein in den 80er Jahren gefundener früher archaischer *Homo sapiens* aus Jinniushan (China) wurde kürzlich auf 200.000 Jahre datiert und lebte möglicherweise zeitgleich mit den spätesten *erectus*-Formen aus Zhoukoudian. Die Autoren sehen im neu rekonstruierten Schädel klare Hinweise für eine lokale Kontinuität im *erectus-sapiens* Übergangsfeld und grenzen diesen chinesischen