

Reinhard Junker

**Ähnlichkeiten
Rudimente
Atavismen**

STUDIUM INTEGRALE

Reinhard Junker

**Ähnlichkeiten
Rudimente
Atavismen**

Design-Fehler
oder Design-Signale?

edition «pascal»

STUDIUM INTEGRALE BIOLOGIE

 Studiengemeinschaft
WORT UND WISSEN

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Junker, Reinhard:

Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen : Design-Fehler
oder Design-Signale? / Reinhard Junker. –

Holzgerlingen : Hänssler, 2002

(Studium Integrale : Biologie)

(Edition "Pascal")

ISBN 3-7751-3827-7

ISBN 3-7751-3827-7

Bestell-Nr. 393.827

Studium Integrale

© Copyright 2002 by Hänssler-Verlag

Umschlaggestaltung: Ilona Arfaoui / Regine Tholen;

Bildmotiv: Westfälisches Museum für Naturkunde,

Münster

Satzherstellung: Studiengemeinschaft Wort und Wissen,
Baiersbronn

Druck und Bindung: Weihert Druck, Darmstadt

Mottos

„Der Populationsgenetiker Theodosius Dobzhansky wird auch heute noch gerne zitiert mit seinem Glaubensbekenntnis: «Nichts in der Biologie macht Sinn, es sei denn im Licht der Evolutionstheorie.» Dieser Satz ist in zweierlei Hinsicht aufschlußreich. Zum einen handelt es sich nicht um einen Beobachtungssatz, sondern um eine Forderung, gar einen Imperativ, der gebietet und verbietet und damit das Forschungsprogramm der Biologie um die Mitte des 20. Jahrhunderts festschreibt. Zum anderen impliziert der Ausspruch, und das ist noch wesentlicher, zugleich sein Gegenteil, daß nämlich die Natur im Prinzip auch im Lichte anderer Theorien betrachtet werden könnte. ... Es wird darum gehen zu zeigen, daß die Welt aus verschiedenen Blickwinkeln betrachtet werden kann und daß sie – je nach Sicht der Dinge – dem Betrachter auch unterschiedlich erscheint. Stellt der Forscher verschiedene Fragen an die Natur, so wird er unterschiedliche Antworten erhalten“ (RIEPEL 1989a, 13).

„Wird die Idee der Evolution, oder einer speziellen Evolutionstheorie wie jener Darwins, der Beobachtung vorausgestellt, so wird die Welt im Licht jener Theorie erscheinen. Die Theorie wird sich nie als falsch erweisen können, sondern stets mit der Beobachtung in Einklang stehen“ (RIEPEL 1989a, 18).

„By making our explanation into the definition of the condition to be explained, we express not scientific hypothesis but belief. We are so convinced that our explanation is true that we no longer see any need to distinguish it from the situation we are trying to explain. Dogmatic endeavours of this kind must eventually leave the realm of science“ (BRADY 1985, 177).

edition»pascal«

Die Vergleichende Biologie gilt zum einen als eine wesentliche Belegquelle für die allgemeine Abstammung der Lebewesen im Sinne der Evolutionsanschauung, zum anderen als Rückgrat für phylogenetische Rekonstruktionen. Tatsächlich aber ermöglicht das Ähnlichkeitsmuster der Lebewesen weder eine Schlußfolgerung auf Makroevolution noch stellt es einen Wegweiser für ein Nachzeichnen der postulierten Phylogenese dar. Vielmehr fungiert die Evolutionsanschauung als *Vorgabe*, als Leitvorstellung für die Deutung der Beobachtungsdaten. Dies zeigt der Autor anhand zahlloser Argumente auf und kommt dabei zu ungewohnten Einsichten.

Der Gebrauch rudimentärer Organe und Atavismen als „Evolutionbeweise“ erweist sich ebenso als zirkelschlüssig wie das sog. „Argument der Unvollkommenheit“, wonach im Bau der Lebewesen „Design-Fehler“ nachweisbar sein sollen. Der Autor dreht den Spieß um und weist nach, daß zahlreiche Befunde der Vergleichenden Biologie im evolutionstheoretischen Deutungsrahmen unerwartet, im Rahmen einer alternativen Schöpfungslehre jedoch verstehbar sind.

Durch die kritische Diskussion der biologischen Befunde sowie den Aufweis zirkulärer Schlüsse wird die Arbeit zu einer reizvollen und anregenden, manchmal auch provozierenden Lektüre.

W
|
W

hänssler



9 783775 138277

ISBN 3-7751-3827-7

Inhalt

Vorwort	9	3.3 Subjektive Elemente der phylogenetischen Systematik	46
1. Einleitung	11	Was ist ein „Merkmal“?	46
1.1 Der Bau und die Merkmalsverteilungen der Lebewesen als Indizien für ihren Ursprung ..	11	„Ursprünglich“ und „abgeleitet“	46
1.2 Zielsetzung	12	Merkmalsgewichtung	47
1.3 Begriffsklärungen	13	Bestimmung der Außengruppe	47
2. Der Ähnlichkeitsbeweis der Evolution – ein Zirkelschluß?	17	Weitere Einwände	47
2.1 Ursachen für Ähnlichkeit	17	Schlußfolgerungen	48
„Zufall“	18	3.4 Serielle, sexuelle und symmetrische Homologien	49
Analogien	18	Serielle Homologien	49
Homologien	18	Sexuelle und symmetrische Homologien	51
Konstrukte des forschenden Wissenschaftlers	22	3.5 Die Suche nach dem „Wesen“ von Homologien	52
2.2 Theorieabhängigkeit der Deutung von Homologien	22	3.5.1 Problemstellung	52
Rekonstruktion des stammesgeschichtlichen Verlaufs	23	3.5.2 Entsprechen homologen Organen homologe Entwicklungswege und homologe Gene?	52
2.3 Definition und Erkennung von Homologien ..	23	3.5.3 Homologien und ontogenetische Entwicklungswege	53
Definitionen	23	3.5.4 Homologe Organe und homologe Gene	56
Erkennungskriterien	24	3.5.5 Konsequenzen: Neue Homologiekonzepte	58
Der Zusammenhang zwischen phylogenetischer Deutung und vergleichend-biologischen Erkennungskriterien	25	Homologie von Prozessen	58
Die Informationsquelle für Homologien	26	Entwicklungsmodule als Homologieanzeiger	59
Homologie-Feststellung und phylogenetische Deutung: ein Zirkelschluß?	27	Kritik	60
2.4 Experimentelle Begründung des evolutionstheoretischen Homologie-Arguments?	27	3.5.6 Das „Organismal Context Principle“ ..	62
2.5 Schlußfolgerungen und Ausblick	28	3.6 Schlußfolgerungen	63
3. Problembereiche der evolutionären Deutung von Ähnlichkeit	31	4. Das Argument der Unvollkommenheit	67
3.1 Gelangt man aufgrund von Merkmalsvergleichen zu einem widerspruchsfreien phylogenetischen System?	32	4.1 Darstellung des Arguments	67
3.1.1 Problemstellung	32	4.2 Die Struktur des Arguments	69
3.1.2 Homologien, Apomorphien, Konvergenzen	34	4.2.1 Theologische Argumentation	69
3.1.3 Beispiele von Konvergenzen	35	4.2.2 Wissenschaftstheoretische Aspekte	70
3.1.4 Biologische Homologien als phylogenetische Konvergenzen	36	4.3 Biologische Kritik	71
3.1.5 Konsequenzen	40	4.3.1 Nachweis von Unvollkommenheit	71
3.1.6 Hebt sich vom „Rauschen der Konvergenzen“ ein klares „phylogenetisches Signal“ ab?	40	4.3.2 Der Teil und das Ganze	72
3.1.7 Molekulare und morphologische Ähnlichkeiten	42	4.3.3 Nicht-Vorhersagbarkeit und Plastizität von Evolutionstheorien	73
3.1.8 Konstruktionszwänge versus Sparsamkeitsprinzip	42	4.3.4 Grundtypen und Mikroevolution	74
3.2 Merkmalsgewichtung – Lesrichtung – Ökonomieprinzip – Vervollkommnung	43	4.3.5 Optimalität als Indiz gegen Evolution?	75
		4.3.6 Zusammenfassung	76
		4.4 Seltsame Konstruktionen als Design-Signal? ..	76
		5. Die Ordnung der Lebewesen als Design-Signal?	81
		5.1 Systematik wird durch philosophische Grundlagen „kanalisiert“	81
		5.2 Kann es eine schöpfungstheoretische Systematik geben?	83

5.3	Erwartungen an das Merkmalsmuster unter schöpfungstheoretischen Prämissen	85	Polyvalente Stammformen?	135	
5.3.1	Baum, Baukasten, Netzwerk	86	Grabende Säugetiere	137	
5.3.2	Wann sind Cladogramme am widerspruchsrärmsten?	90	Die Abdominalknochen der Walartigen	138	
5.3.3	Abgrenzbarkeit oberhalb Grundtyp- Ebene	93	Offene Fragen	140	
5.3.4	Muster versus Prozeß	94	Indizien aus anderen Fachgebieten	140	
5.3.5	Stratigraphische Position von Zwischenformen	94	Exkurs: Evolution der Walartigen	141	
5.4	Deutungen überraschender Befunde im Rahmen der Evolutionstheorie	95	Schlußfolgerungen zur Rudimentations- Problematik	144	
5.5	Schlußfolgerungen	96	Seekühe	145	
6.	Rudimentäre Organe	99	Riesenschlangen	145	
6.1	Problemstellung	99	7.5	Andere Rudimentationsweisen	145
6.2	Das Kriterium der Funktionslosigkeit	101	7.6	Evolutionstheoretische Probleme	146
	Funktionslose Organe?	102	8.	Rudimentäre Embryonalorgane	149
	Zwischenergebnis	106	8.1	Zur heutigen Formulierung der „biogenetischen Grundregel“	150
	Restfunktion?	107	8.2	Theorieabhängige Argumentation	154
6.3	Das morphologische Kriterium	109	8.3	Ähnlichkeit als Argument	155
6.4	Das Kriterium „Unstimmigkeit von Struktur und Funktion“	109	8.4	Unterschiedliche Selektion in Ontogenese und Phylogenese	158
	Die Ganzheit der Organismen	111	8.5	Mehrfachfunktionen embryonaler Organe ..	160
6.5	Das Kriterium der erhöhten Variabilität	114	8.6	Rekapitulation und Mikroevolution	161
6.6	Das Kriterium der nahen Verwandtschaft ..	115		Neotenie	161
6.7	Schlußfolgerungen	119	8.7	Offene Fragen	162
7.	Rudimentäre Organe im Kontext der Evolutionslehre	121		Ein rudimentäres Embryonalorgan als Design-Signal?	164
7.1	Die Vielfalt der Rudimentation	121	8.8	Schlußfolgerungen	165
	Rudimentation und Aphanisie	122	9.	Atavismen	167
7.2	Regressive Rudimentation	123	9.1	Theriefreie Kriterien für „Atavismen“?	167
	Höhlentiere	124	9.2	Erklärungen für das Auftreten von Atavismen	168
	Flugunfähigkeit bei Insekten und Vögeln ...	129		Einige Beispiele	169
	Weitere Beispiele	130		Kleine Ursache – große Wirkung	173
	Dauer des Zeitraums der Rückbildung	131	9.3	Mikroevolutiv deutbare Atavismen	174
	Schlußfolgerungen	133	9.4	Offene Fragen	176
	Zusammenfassung	133	10.	Zusammenfassung	179
7.3	Rudimentäre Strukturen mit neuer Funktion (neoplastische Rudimentation)	133		Summary	180
7.4	Substitution der Funktion durch ein anderes Organ (metaplastische Rudimentation)	133		Glossar	181
	Schlängelnde Fortbewegung	134		Literatur	183
				Sach- und Artnamenregister	197

Vorwort

Die Vergleichende Biologie gilt zum einen als eine wesentliche Belegquelle für die allgemeine Abstammung der Lebewesen im Sinne der Evolutionsanschauung, zum anderen als Rückgrat für phylogenetische Rekonstruktionen. Meist wird im Schrifttum dabei der Eindruck erweckt, als bestünde die Möglichkeit, direkt aus den vorliegenden empirischen Daten zumindest auf die „Realität“ einer allgemeinen Evolutionsgeschichte des Lebens zu schließen. Dies wird in dieser Arbeit bestritten. Die Wissenschaftstheorie hat gezeigt, daß die Deutung von Daten theoriegeleitet erfolgt – nicht nur die Deutung, sondern gewöhnlich auch die Gewinnung von Daten. Doch wird dies in den meisten Lehrbüchern und insbesondere in der Schulbuchliteratur nicht zum Ausdruck gebracht (vgl. dazu Anmerkung 1, S. 28f.). Dies ist ein Grund, weshalb in der vorliegenden Arbeit die Theorieleitung bzw. Theorieabhängigkeit bei der Deutung von Daten der Vergleichenden Biologie besonders hervorgehoben wird und weshalb im einzelnen gezeigt wird, wo und wie diese Theorieleitung zum Tragen kommt.

Da die Deutung von Beobachtungsdaten theoriegeleitet erfolgt und die Daten somit die Deutung durch eine *bestimmte* Theorie nicht erzwingen, besteht prinzipiell die Möglichkeit, verschiedene Leitanschauungen für die Deutung zu wählen. Dies ist ein zweiter Grund, weshalb die Theorieabhängigkeiten konkret aufgezeigt werden sollen. Von der daraus resultierenden Freiheit, verschiedene Leitanschauungen für das Verständnis biologischer Daten zugrunde zu legen, soll Gebrauch gemacht werden. Konkret: Alternativ zur eingebürgerten konventionellen Sicht einer allgemeinen Abstammung aller Lebewesen wird in dieser Arbeit auch danach gefragt, ob und wie die einschlägigen Befunde aus der Vergleichenden Biologie auch im Rahmen einer Schöpfungsanschauung gedeutet werden können. Dabei geht es um den Bau der Lebewesen und die Verteilung ihrer Merkmale (Kapitel 2-5), rudimentäre Organe (Kapitel 6-7), Befunde aus der

Embryologie (Kapitel 8) und um Atavismen (Kapitel 9).

Teile dieser Publikation sind in ähnlicher Form bereits veröffentlicht worden. Einige Abschnitte von Kapitel 2 und 3 erschienen in den Jahren 1995 und 1996 als Beiträge in *Studium Integrale Journal*, Kapitel 6-9 als Monographie unter dem Titel „Rudimentäre Organe und Atavismen – Konstruktionsfehler des Lebens?“ (erschienen 1989 im Zeitjournalverlag Berlin). Diese Ausführungen wurden erheblich ergänzt, überarbeitet und aktualisiert. Die Abschnitte über Rudimentäre Organe (ab Kapitel 6) sind in sich weitgehend geschlossen. Um den gedanklichen Zusammenhang in Kapitel 6 nicht zu stören, gibt es dort in geringem Maße Wiederholungen einiger Argumente, die in vorherigen Kapiteln bereits zur Sprache gekommen sind.

Um den Lesefluß zu fördern, wurden englische Zitate häufig sinngemäß übersetzt wiedergegeben und die Originalzitate in Anmerkungen gestellt. Nur besonders markante oder bedeutsame Zitate werden im laufenden Text im Original wiedergegeben. In den Anmerkungen finden sich außerdem weiterführende Zitate, die das im laufenden Text Gesagte vertiefen oder untermauern.

Mein herzlicher Dank gilt allen, die durch konstruktive Kritik unterschiedlicher Teile früherer Fassungen sowie der überarbeiteten und neu verfaßten Texte wertvolle Hinweise gegeben und dadurch zur Bereicherung und Verbesserung der Arbeit beigetragen haben: Dr. Martin ADLER, Prof. Dr. Erich BLECHSCHMIDT, Dr. Judith FEHRER, Peter KLÖCKNER, Dr. Herfried KUTZELNIGG, Dr. Monika C. MÜLLER, Dr. Paul NELSON, Dr. Klaus NEUHAUS, Dr. Torsten ROSSMANN, Prof. Dr. Siegfried SCHERER, Manfred STEPHAN, Dr. Henrik ULLRICH, Dr. Barbara VAN CLEVE und Thomas WASCHKE. Herrn Dr. Frieder ZIMBELMANN verdanke ich wesentliche Informationen zur Evolution der Walartigen (Abschnitt 7.4).

Folgenden Verlagen danke ich für die Erlaubnis zum Abdruck von Abbildungen: Paul

Parey Verlag Hamburg: Abb. 61, 63 und 71, Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg: Abb. 5a, c, 16 und 85, CLV-Verlag Bielefeld: Abb. 48 (verändert).

Frau Britta MOLL und Herrn Jörg THOMAS gilt mein Dank für das Anfertigen einiger Zeichnungen. Richard WISKIN stellte mir das Foto von der Hawaiiigans (Abb. 38) und Frau Trautemaria BLECHSCHMIDT Abb. 84 zur Verfügung. Frank R. MEYER fertigte die Scans an, Elisabeth

BINDER half mit beim Korrekturlesen. Auch ihnen danke ich dafür herzlich.

Dem Westfälischen Museum für Naturkunde Münster danke ich besonders für die Genehmigung der Verwendung des Bildmotivs für das Buchcover und für Abb. 8; dem Museum Schloß Rosenstein Stuttgart verdanke ich die Genehmigung zum Abdruck der Abbildung 73.

Reinhard Junker, im Februar 2002

1. Einleitung

1.1 Der Bau und die Merkmalsverteilungen der Lebewesen als Indizien für ihren Ursprung

Die Bemühungen, Ursprung und Geschichte der Lebewesen zu rekonstruieren, konzentrieren sich zu einem Großteil auf die Baupläne *heutiger* Lebewesen. So gehören sechs von acht Gebieten, aus denen nach FUTUYMA (1998, 122f.) Indizien für Evolution gewonnen werden, im weiten Sinne zum Bereich der Vergleichenden Biologie. Dabei ist „Bauplan“ umfassend gemeint: Merkmale der Lebewesen im gestaltlichen, anatomischen, verhaltensbiologischen, physiologischen, molekularen oder genetischen Bereich. Aus den Baueigentümlichkeiten, den Merkmalsausprägungen und dem Muster der Merkmalsverteilungen – kurz: aus der Vergleichenden Biologie – soll der stammesgeschichtliche Werdegang entschlüsselt werden. Selbstverständlich werden dazu auch Befunde aus der Paläontologie, der Embryologie, der Biogeographie und anderen Bereichen herangezogen, doch gilt die Vergleichende Biologie heutiger Formen als die wichtigste Datenquelle für die Phylogenetik. Der Fossilbericht spielt – 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“ (vgl. ebd. auch S. 102f. sowie DONOGHUE et al. 1989, 42ff.; HALLAM 1988, 134ff.; WILLMANN 1990). (Damit soll natürlich nicht gesagt werden, daß Fossilien keine Bedeutung als Indizien für Evolution hätten, doch ist dies ein eigenes Thema, auf das hier nicht eingegangen wird.) Neuerdings gibt es allerdings Tendenzen,

dem Fossilbericht (wieder) mehr Gewicht in der phylogenetischen Rekonstruktion zuzugestehen.

Das Ähnlichkeitsmuster der heutigen Lebewesen ist also gewöhnlich *die* Datenbasis für phylogenetische Rekonstruktionen, insbesondere dann (aber nicht nur), wenn Fossilfunde fehlen oder selten sind.

Schon früh wurde erkannt, daß die Vielfalt der Lebewesen *hierarchisch* nach abgestuften Ähnlichkeiten geordnet werden kann (Abb. 1) – was *a priori* keine Selbstverständlichkeit ist. Allerdings besagt die Ordnung der Lebewesen aufgrund von Merkmalsverteilungen an sich nichts unmittelbar über deren Entstehung und Geschichte. Eine abgestufte Ordnung der Lebewesen kann nämlich durchaus auch auf der Basis einer Schöpfungslehre erwartet werden (vgl. Kapitel 5) und wurde in vordarwinistischer Zeit auch erfolgreich (d. h. mit Zuwachs an Erkenntnis) so gehandhabt.¹ Mit dem Durchbruch des Evolutionsgedankens wurde diese Ordnung jedoch als Hauptindiz für eine allgemeine Evolution der Lebewesen neu interpretiert.

Aber nicht nur aus den Merkmalsverteilungen der Lebewesen werden Rückschlüsse auf ihren stammesgeschichtlichen Werdegang gezogen, sondern auch aus dem *Bau* ihrer Organe und aufgrund der verwirklichten lebendigen Konstruktionen. Evolutionsbiologen glauben Spuren von Vorläuferformen in den heutigen Ar-

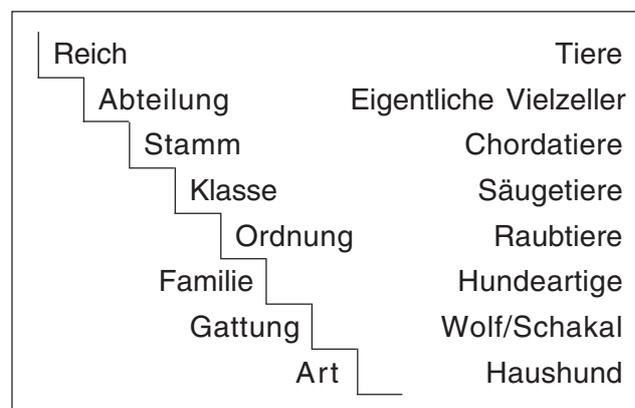


Abb. 1: Hierarchische Darstellung der Ähnlichkeiten der Lebewesen am Beispiel des Haushundes.

ten feststellen zu können. Die Rede ist hier zum einen von „rudimentären Organen“, die als rückgebildet oder gar als funktionslos betrachtet werden (siehe Kapitel 6 und 7), zum anderen aber auch von durchaus funktionstüchtigen Organen, die seltsam konstruiert erscheinen und deren Konstruktionen ein evolutives Erbe offenbaren sollen (siehe Kapitel 4).

Aus den Konstruktionen der Lebewesen wurde in „vorphylogenetischer Zeit“ (vor DARWIN) häufig ein ganz anderer Rückschluß gezogen: Ein Designer müsse angenommen werden, der zielorientiert die durchdacht erscheinenden Konstruktionen geplant und erschaffen habe. Dieses „alte“ Design-Argument hat in den letzten Jahren neue Aufmerksamkeit in der kritischen Diskussion um die Evolutionstheorie auf sich gezogen. Die Rede ist von „Design-Signalen“ (REMYNE 1993) oder von „irreduzibler Komplexität“ (BEHE 1996), die sich einer Entstehung durch bekannte Evolutionsmechanismen widersetzen sollen. Lebensstrukturen scheinen demnach so beschaffen zu sein, daß sie auf einen Schöpfer als Urheber verweisen. Evolutionstheoretiker versuchen den Spieß dieses Arguments umzudrehen, indem sie auf tatsächliche oder vermeintliche Unvollkommenheiten in der Schöpfung verweisen („Unvollkommenheits-Argument“). Dem „Design-Konzept“ werden „Design-Fehler“ entgegengehalten, die den Schluß auf einen intelligenten Designer vereiteln sollen.

Das Unvollkommenheits-Argument scheint als Beleg für eine allgemeine (Makro-)Evolution (s. Abschnitt 1.3) der Lebewesen einen besonderen Stellenwert zu besitzen, denn es wird häufig angeführt. Beispielsweise beschäftigt sich FUTUYMA in der neuesten Ausgabe seines renommierten Lehrbuchs über Evolution (1998) im einleitenden und einem weiteren Kapitel mit diesem Thema. Nach seiner Auffassung spreche die Einheitlichkeit des Knochengerüsts der Extremitätenknochen der Landwirbeltiere nicht für Design: „Design does not require that the same bony elements form the frame of the hands of the primates, the digging forelimbs of moles, the wings of bats, birds, and pterosaurs, and the flippers of whales and penguins“ (FUTUYMA 1998, 122). Erstaunlicherweise wird die-

ser Satz vom Autor nicht weiter begründet (in Kapitel 4 werden wir uns mit diesem Argument befassen). Dieses häufiger zitierte Beispiel zeigt, daß keineswegs nur „rudimentäre Organe“ als Indizien gegen „Design“ aufgeboten werden. Weiter meint FUTUYMA, daß die unterschiedliche Konstruktion des Tintenfisch- und Wirbeltier-Linsenauges inkonsistent mit der Annahme eines allmächtigen Schöpfers sei, der optimales Design verwirklichen könne. Es überrascht, solche Sätze inmitten von Ausführungen über biologische Sachverhalte zu finden, denn es handelt sich offenkundig um theologische Spekulationen über die mutmaßliche Schaffensweise eines „Designers“. Popularisiert wurde dieses Argument vor allem durch Stephen J. GOULDS „Panda-Prinzip“ (s. Kapitel 4).

1.2 Zielsetzung

Vor dem angerissenen Hintergrund ergeben sich folgende Zielsetzungen dieses Buches:

- Es sollen die Argumentationsstrukturen dargestellt und kritisch hinterfragt werden, anhand derer aufgrund des Baus und der Merkmalsverteilungen der Lebewesen auf ihren stammesgeschichtlichen Ursprung geschlossen wird.
- Es soll geprüft werden, inwieweit die vorgebrachten Argumente theorieabhängig sind, ob es also im Bereich der Vergleichenden Biologie theoriefreie Belege oder gar Beweise für einen evolutionären Ursprung der Arten gibt. In diesem Zusammenhang wird es auch um das o. g. „Unvollkommenheits-Argument“ („Design-Fehler“) gehen.
- Weiter soll der Frage nachgegangen werden, welche konkreten Erwartungen an das Merkmalspektrum und an den Bau der Lebewesen aus der Evolutionstheorie abgeleitet werden und ob diese Erwartungen den vorgefundenen Merkmalsverteilungen entsprechen.
- Schließlich sollen die Befunde der Vergleichenden Biologie auch auf die Möglichkeit einer nicht-evolutionären Deutung befragt werden. Hier wird das „Design-Konzept“ im Mittelpunkt der Betrachtung stehen.

1.3 Begriffsklärungen

Wenn wie in diesem Buch eine alle Organismen umfassende Stammesgeschichte nicht als Tatsache vorausgesetzt und auch eine Schöpfungs-Alternative diskutiert wird, ist es besonders wichtig, einige Grundbegriffe auseinanderzuhalten, um Mißverständnisse zu vermeiden, die einem häufig begegnen. Zum besseren Verständnis der in den nachfolgenden Kapiteln präsentierten Überlegungen sollen einige Anmerkungen zur Problematik des Artbegriffs und zu den Evolutionsmechanismen vorangestellt werden. Wichtig sind insbesondere die Begriffspaare „Biospezies und Grundtyp“ sowie „Mikro- und Makroevolution“.

Artbegriff. Die Problematik des Artbegriffs ist in der Biologie nicht in allgemeingültiger Weise gelöst. Es kursieren unterschiedlichste Artbegriffe, die in verschiedenen Zusammenhängen zweckmäßig sind. So werden genetische, morphologische oder ökologische Artbegriffe unterschieden. Für die in diesem Buch verfolgten Fragestellungen ist vor allem der bislang wenig beachtete Grundtyp-Begriff von besonderer Bedeutung (SCHERER 1993b). Er gehört wie der wohl gebräuchlichste „Biospezies-Begriff“ zu den genetischen Artbegriffen, faßt Artgrenzen aber viel weiter. Zu einer **Biospezies** werden alle Individuen gerechnet, die unter natürlichen Bedingungen fruchtbare Nachkommen hervorbringen, also fertil mit-

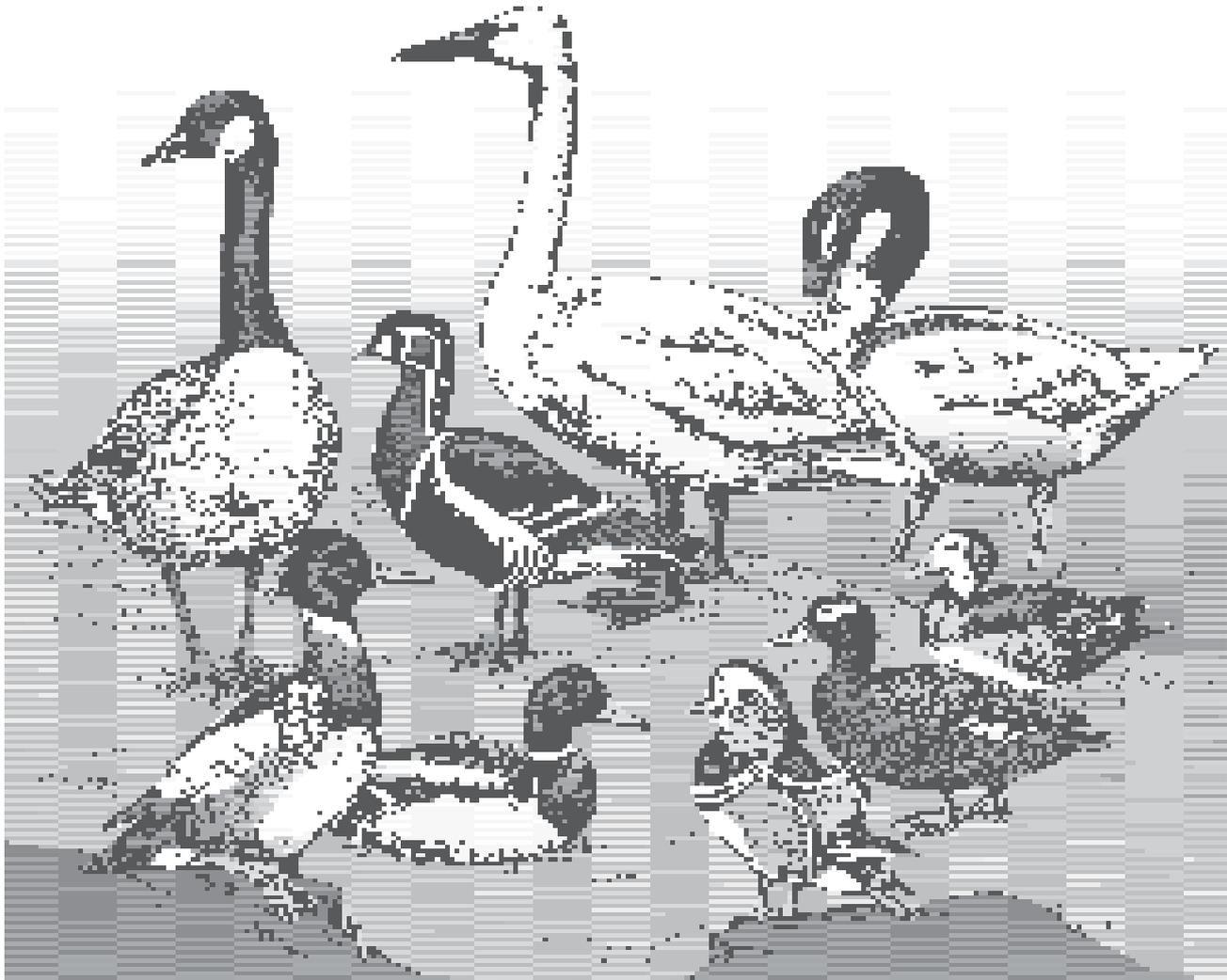


Abb. 2: Ein Beispiel für einen Grundtyp: die Entenartigen. Die Abbildung zeigt einen kleinen Ausschnitt aus der Vielfalt dieser Gruppe. Hintere Reihe: Kanadagans (*Branta canadensis*), Rothalsgans (*Branta ruficollis*), Trompeterschwan (*Cygnus buccinator*), Schwarzhalsschwan (*Cygnus melanocoryphus*), Untere Reihe: Mittelsäger (*Mergus serrator*), Stockente (*Anas platyrhynchos*), Mandarinente (*Aix galericulata*), Laysan-Stockente (*Anas platyrhynchos laysanensis*, Unterart der Stockente), Afrikanische Zwergglanzente (*Nettapus auritus*). (Aus JUNKER & SCHERER 2001)

einander kreuzbar sind. In der **Grundtyp**-Definition wird ebenfalls die Kreuzbarkeit zugrundegelegt; im Gegensatz zur Biospezies-Definition wird aber weder die *Fruchtbarkeit* der Mischlinge noch das Auftreten der Mischlinge *unter natürlichen Bedingungen* gefordert. Für die Zugehörigkeit zum selben Grundtyp ist nur erforderlich, daß nach einer echten Befruchtung die Embryonalentwicklung beginnt und dabei das Erbgut beider Eltern ausgeprägt wird.

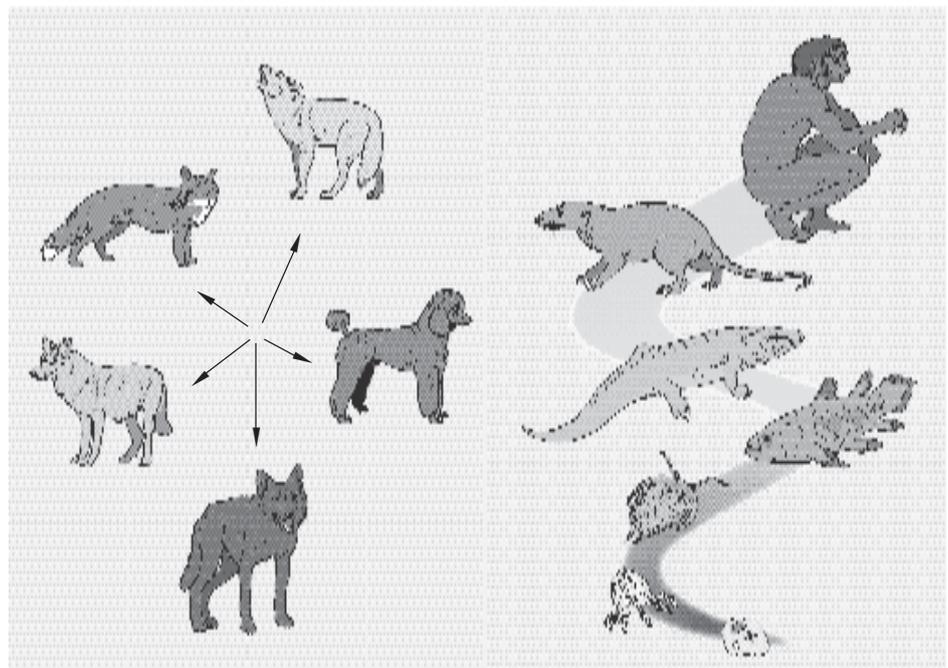
Eine genaue Begründung für diese Definition sowie Ausführungen zu den Stärken und Schwächen des Grundtypkonzepts finden sich bei SCHERER (1993b). Beispiele für Grundtypen sind die Pferdeartigen (Pferde, Esel und Zebras können erfolgreich miteinander gekreuzt werden, wenn auch die Mischlinge in der Regel unfruchtbar sind), die Entenartigen (Abb. 2), Fasanenartigen, Hundeartigen oder Kamelartigen. Bei den Pflanzen können z. B. die Kernobstgewächse (Maloideae) oder die Weizenartigen (Triticeae) genannt werden. In SCHERER (1993a) wird eine Reihe von Grundtypen detailliert beschrieben. Im Tierreich liegen die Grundtypgrenzen oft auf dem Niveau der systematischen Kategorie „Familie“; es muß jedoch in jedem Einzelfall geprüft werden, wo die Grundtypgrenze liegt.

Das Grundtypkonzept hat im Rahmen von Schöpfungslehren besondere Bedeutung, kann

aber auch im Rahmen von Evolutionstheorien angewendet werden und ist unabhängig von Ursprungsvorstellungen. Werden die Grundtypen als Schöpfungseinheiten verstanden, kann man in gewissem Sinn von einem *typologischen* Konzept sprechen. Die Grundtypen dürfen dabei aber nicht als starr und unflexibel verstanden werden, im Gegenteil: die einzelnen Grundtypen sind durch vielfältige Variationsprozesse (Mikroevolution, s. u.) meist in zahlreiche mehr oder weniger spezialisierte Biospezies aufgespalten. Grundtypen werden als genetisch polyvalent (d. h. polymorph und flexibel) vorausgesetzt. Typologie und Populationsdenken (reale Populationen bestehen aus einzigartigen Individuen, nicht aus „Typen“) schließen sich nicht aus, sondern ergänzen einander (entgegen MAYR [1984, 38f.], der hier einen Gegensatz sieht).

Mikro- und Makroevolution. Als weitere grundlegende Begriffe, auf die in dieser Arbeit öfter Bezug genommen wird, sollen „Mikroevolution“ und „Makroevolution“ charakterisiert werden. Unter **Mikroevolution** werden hier Variationsvorgänge auf der Basis bereits vorhandener Konstruktionen verstanden; solche Veränderungen können auf Spezialisierungen hinauslaufen (etwa an besondere Umweltbedingungen), es kann sich um Optimierungen einzelner Merkmale handeln (beispiels-

Abb. 3: Mikroevolution (links, Variationen innerhalb von Grundtypen) und Makroevolution (rechts, Grundtyp-übergreifend). (Aus JUNKER & SCHERER 2001)



weise bei Korngrößen von Getreide oder bei Schnabelformen von Vögeln) oder auch um Rückbildungen. Man könnte Mikroevolution als „Variation eines Themas“ beschreiben, als „Optimierungsproblem“ bezeichnen oder als „Überlebensstrategien“ charakterisieren (Näheres in JUNKER & SCHERER 2001, Kapitel II.4; vgl. Abb. 3). Um einen Bezug zum Grundtypkonzept herzustellen: Mikroevolution bedeutet Variation innerhalb von Grundtypen (Polyvalenz).

Dagegen meint **Makroevolution** die Entstehung neuer Konstruktionen. (Wie sich das genetisch äußert, ist eine im Wesentlichen noch zu klärende Frage, da bezüglich der genetischen Komponenten bei der Entstehung neuer Strukturen zu vieles noch im Dunkeln liegt.) Makroevolution ist also die „Entstehung eines neuen Themas“ oder ein „Konstruktionsproblem“. Bezeichnend für einen makroevolutionären Übergang ist die Notwendigkeit vieler unabhängiger zusammenpassender Änderungen, die erzielt werden müssen, um eine neue funktionsfähige Struktur zu erhalten. In einzelnen Fällen mag ohne genetische Studien nicht eindeutig zu klären sein, ob es sich bei einem (beobachteten oder hypothetischen) Übergang um Mikro- oder Makroevolution handelt; in der Regel ist die Entscheidung dagegen leicht zu treffen.

Wichtig ist noch folgende Klarstellung: Der Unterschied zwischen Mikro- und Makroevolution kann nicht an irgendwelchen Taxongrenzen (Art, Gattung, Familie) festgemacht werden, sondern er orientiert sich an der *Qualität* der Veränderung einzelner Organe oder Lebensstrukturen. Die Gleichung „Viel Mikroevolution = Makroevolution“ geht daher nicht auf (vgl. JUNKER & SCHERER 2001, 67), und die Tatsache, daß die Bildung neuer Biospezies

empirisch belegt ist, ist kein Indiz für Makroevolution, da solche Artbildungsprozesse durch mikroevolutive Prozesse erklärbar sind (vgl. JUNKER 1993a). Solche Prozesse sind aber nicht beliebig extrapolierbar und können nach bisherigen Erkenntnissen die erforderliche neue „Qualität“ nicht hervorbringen (JUNKER & SCHERER 2001).

Mikro- und Makrosystematik. In einigen Kapiteln dieses Buches geht es um Systematik. Da Grundsatzfragen der Deutung von Daten im Rahmen von Ursprungsmodellen diskutiert werden, wird es vornehmlich um die Systematik *höherer Taxa* gehen, konkret oberhalb des Grundtyp-Niveaus (bzw. des Familien-Niveaus). Dieser Bereich soll mit **Makrosystematik** bezeichnet werden. Denn in der Deutung des Merkmalsmusters höherer Taxa gehen die Auffassungen im Rahmen verschiedener Ursprungskonzepte (Evolution, Schöpfung) offensichtlich auseinander, während im Bereich der **Mikrosystematik** (innerhalb von Grundtypen) ähnliche Deutungen vorliegen und ähnliche Probleme gelöst werden müssen. Die Begriffe „Mikrosystematik“ und „Makrosystematik“ korrespondieren mit Mikro- und Makroevolution, insofern als Unterschiede im Bereich der Mikrosystematik vermutlich durch mikroevolutive (experimentell oft nachvollziehbare) Prozesse erklärt werden können.

Anmerkung

¹ So stellt beispielsweise BRADY (1985, 114) fest: „Pre-Darwinian systematics did not profess an evolutionary explanation for homology, but that privation did not prevent an extensive investigation of comparative anatomy, during which the principles of systematics were developed“ (vgl. RIEPPEL 1988b).

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).

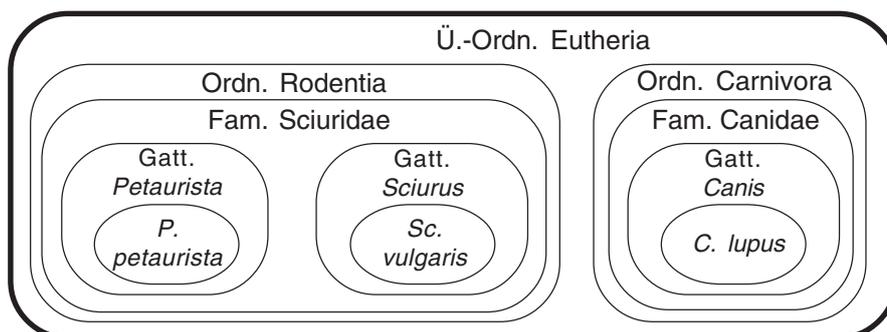
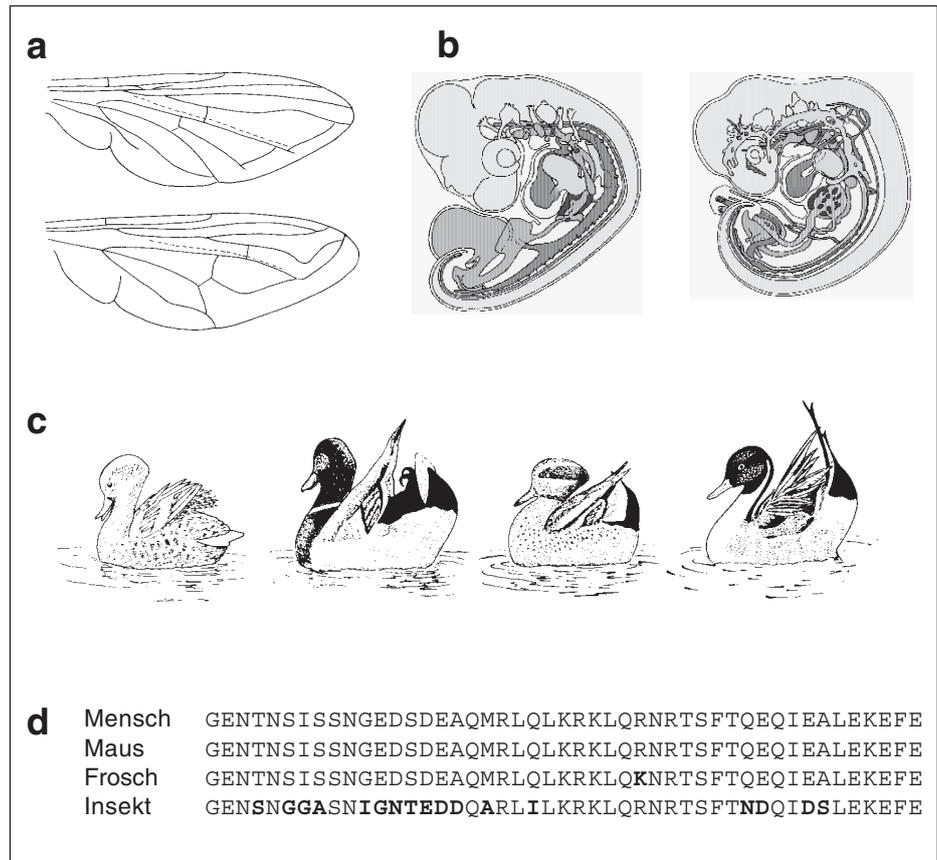


Abb. 4: Ordnung der Lebewesen in einem hierarchischen, enkapselnden System, am Beispiel von Riesengleithörnchen (*P. petaurista*), Eichhörnchen (*Sc. vulgaris*) und Wolf (*C. lupus*). (Nach PETERS & GUTMANN 1971)

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 „Kurz-hochwerden“ 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-

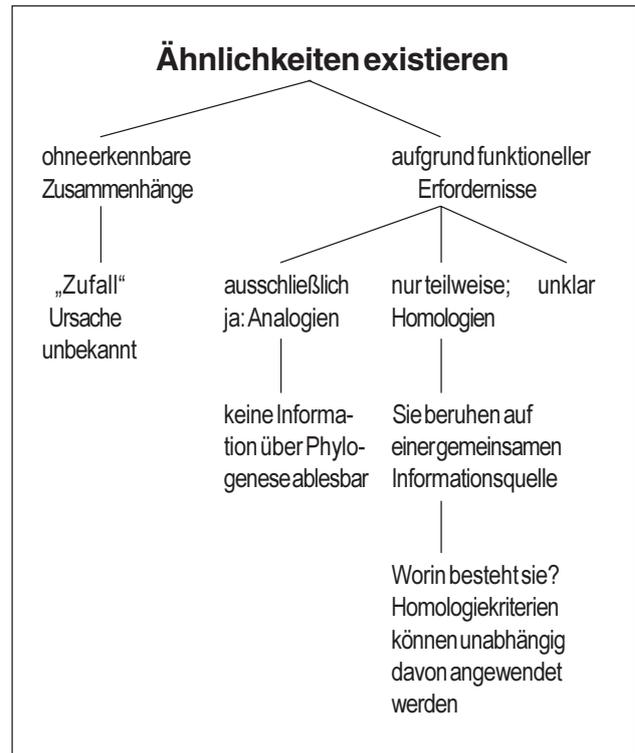


Abb. 6: Ursachen für Ähnlichkeiten (Erläuterungen im Text)

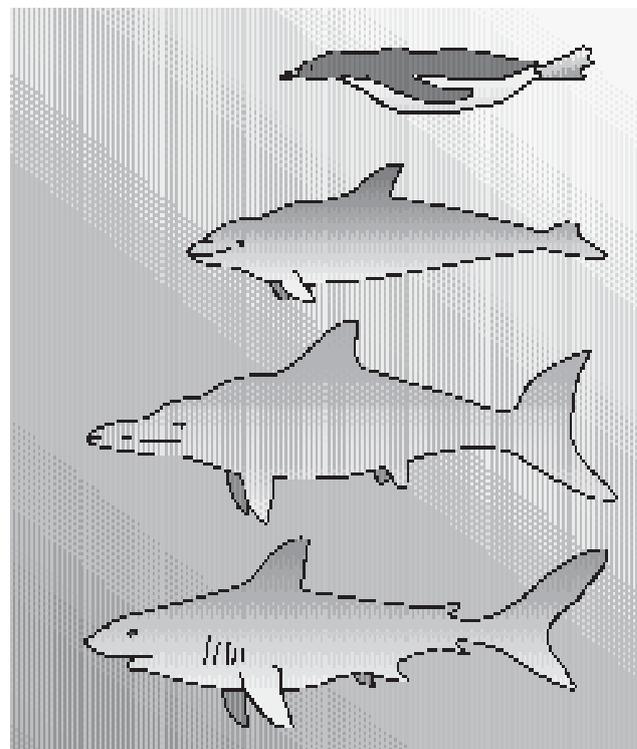


Abb. 7: Analogie als Übereinstimmung der Körperform am Beispiel der Torpedoform von Haifisch, Ichthyosaurier, Delphin und Pinguin (von unten; nach WUKETITS 1982).



Abb. 8: Das klassische Beispiel für homologe Strukturen nach dem Kriterium der Lage: das Knochengestüt der Vorderextremitäten der Landwirbeltiere (von oben: Vogel, Fledermaus, Mensch, Leopard, Reh). Ausgangspunkt nach evolutionärer Vorstellung ist ein Uramphibium, welches das „Strickmuster“ des Knochengestüts 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. SATT-
LER [1988]: Es gibt Fälle, in denen sich Homolo-
giebestimmungen nach dem Lagekriterium mit
Bestimmungen nach dem Qualitätskriterium
widersprechen).²

In jüngerer Zeit ist die Homologiediskussi-
on wieder stark aufgeflammt, da sich mehr

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

Kriterium der Lage: Organe oder Strukturen sind
homolog, wenn sie die gleiche Lage in einem ver-
gleichbaren 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 Orga-
ne sind (unabhängig von ihrer Lage) homolog, wenn
sie in zahlreichen Charakteren übereinstimmen, also
etwa gleich gebaut sind.

und mehr zeigt, daß keine Kongruenz zwi-
schen homologen Genen, homologen Entwick-
lungswegen und homologen Adultstrukturen
besteht. Daher wird nach neuen, möglichst um-
fassend anwendbaren Definitionen gesucht,
doch diese Suche erweist sich als schwierig.
Diese Problematik wird in Abschnitt 3.5 the-
matisiert.

Deutung durch Evolution. Evolutionstheore-
tisch werden funktionell nicht erklärte Ähn-
lichkeiten dieser Art durch das Beibehalten
evolutiv erworbener Strukturen erklärt. „Ho-
mology ... has to do with what is conserved in
evolution“ (ROTH 1991). Die durch Evolution
erworbene Komplexität angelegter embryolo-
gischer Grundmuster verhindere eine beliebige
Wandelbarkeit der Organismen: weitere
Evolutionen werden dadurch kanalisiert.
Dadurch treten homologe Ähnlichkeiten auf,
die von den analogen, bloß funktionsbeding-
ten und allein durch die Wirkung von Umwelt-
einflüssen hervorgerufenen Ähnlichkeiten un-
terschieden werden. Diese Vorstellung läuft
im Rahmen evolutionstheoretischer Hypothe-
sen darauf hinaus, daß es im Fluß des Werdens
eine gewisse Konstanz gibt, die sich in Homo-
logien 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 pro-
pinquity 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 Umwelthanpassungen 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-

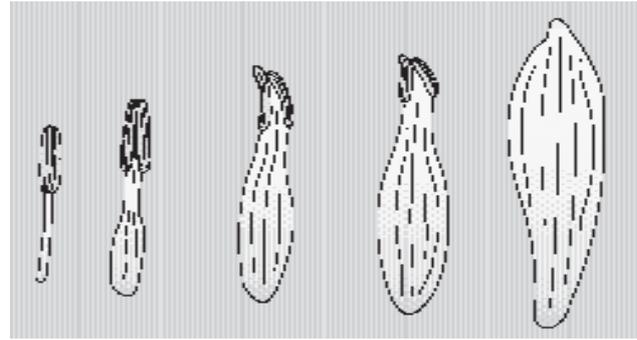


Abb. 9: Das Homologie-Kriterium der Kontinuität am Beispiel des Übergangs von Staubblättern zu Kronblättern durch Verbreiterung der Filamente bei der Seerose. (Nach OSCHKE 1972)

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 Rahmen-theorie. 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-

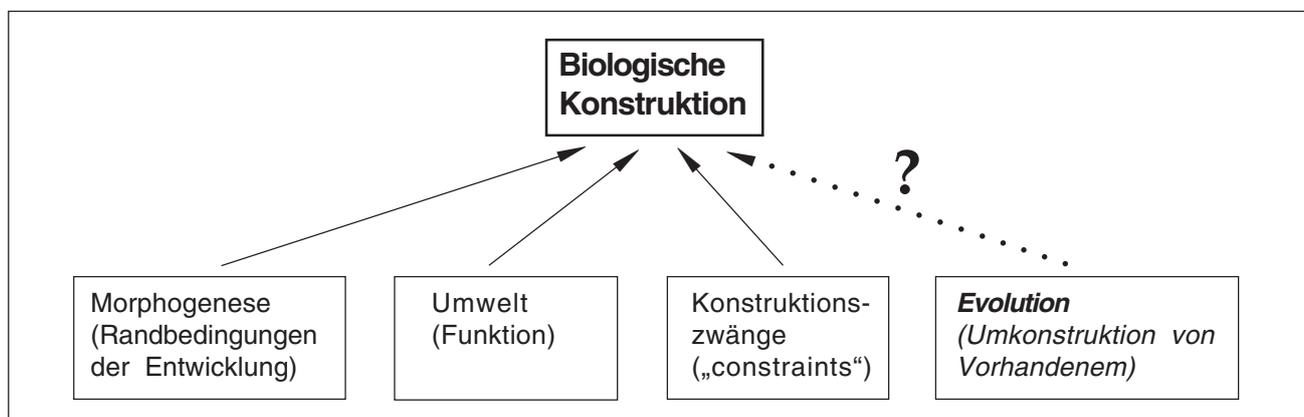


Abb. 10: Biologische Konstruktionen müssen verschiedene Randbedingungen erfüllen. Ist es notwendig, zum Verständnis biologischer Konstruktionen auch auf Evolution zurückzugreifen? (Nach VOGEL 1989a, verändert)

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 Phylogenese 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 REICHERTSCHEN 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; RIEPPEL 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

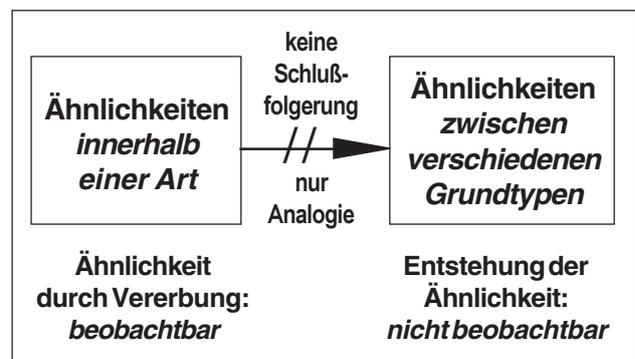


Abb. 11: Von der Ursache für Ähnlichkeit innerhalb einer Art kann nicht zwingend auf dieselbe Ursache bei grundtypübergreifenden Ähnlichkeiten geschlossen werden.

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)“ (RIEPPPEL 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. SATTLER 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).

3. Problembereiche der evolutionären Deutung von Ähnlichkeit

Zusammenfassung: Als homolog bestimmte Ähnlichkeiten werden evolutionstheoretisch durch gemeinsame Abstammung gedeutet. Unter evolutionstheoretischen Prämissen wurde ursprünglich erwartet, daß bei genügender Datenkenntnis eine einigermaßen widerspruchsfreie (kongruente) Rekonstruktion der Stammesgeschichte durch Auswertung von Merkmalsübereinstimmungen möglich sein sollte. In der Praxis der phylogenetischen Systematik (Cladistik), 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 einzelnen werden folgende Problembereiche diskutiert: Aufgrund von Merkmalsvergleichen gelangt man nicht zu einem widerspruchsfreien (kongruenten) phylogenetischen System, vielmehr sind Cladogramme mit mehr oder weniger zahlreichen Homoplasien (Konvergenzen, Parallelismen und Reversionen) durchsetzt; oft handelt es sich dabei um komplexe Strukturen, bei denen evolutionstheoretisch mehrfache Entstehung angenommen werden müßte. Eine objektive Unterscheidung zwischen Homologien und Konvergenzen ist nicht möglich; zu dieser Unterscheidung können nur Plausibilitätsargumente unter evolutionstheoretischen Prämissen ins Feld geführt werden. Subjektive Elemente können dabei nicht ausgeschaltet werden, auch nicht im Rahmen der Cladistik.

Klärungen über Homologieverhältnisse sind auch nicht möglich unter Bezugnahme auf ontogenetische Entwicklungswege und auf homologe Gene. Denn homologe Gene, Entwicklungswege und homologe Adultstrukturen passen häufig nicht aufeinander. Homologe Adultstrukturen werden oft auf unterschiedlichen ontogenetischen Wegen ausgebildet, denen wiederum nicht selten nicht-homologe Gene entsprechen.

Vor diesem Hintergrund ist in den letzten Jahren die Diskussion darüber neu in Gang gekommen, was das „Wesen“ von Homologien sei. Was ist das Konstante im Fluß des hypothetischen evolutiven Werdens, welches auf Abstammungsverhältnisse hinweist? Nach neueren Konzepten sollen Entwicklungsmodule als Homologieanzeiger gelten. Strukturen sind demnach homolog, wenn sie gleichen Entwicklungszwängen unterliegen. Diese Konzepte sind allerdings bislang unpräzise und aufgrund zu geringer Kenntnisse über den Zusammenhang von Genen, ontogenetischen Entwicklungswegen und Adultstrukturen (noch?) nicht praktikabel.

Fast unbemerkt scheint sich vor dem Hintergrund der Homologienproblematik ein Paradigmenwechsel in der Biologie anzubahnen. Das klassische neodarwinistische Konzept, die Formbildung und die Homologieverhältnisse von den Genen *aufsteigend* erklären zu wollen, erweist sich als nicht tragfähig. Stattdessen sollen Homologien ihren Ursprung in epigenetischen Eigenschaften und Mechanismen haben, welche die genetische Evolution beeinflussen, statt aus ihr zu resultieren. Gene und Entwicklungswege erscheinen so als Bausteine, die in unterschiedliche Zusammenhänge eingepaßt werden können. Hier stellt sich zum einen die Frage nach den Mechanismen, zum anderen kommt ein Baukastensystem einer Schöpfungsvorstellung entgegen.

Im vorigen Kapitel 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 zwingend er-

forderlich 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 Merkmalskonstellationen 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 Organismen (homologe Ähnlichkeiten bei verschiedenen Arten), sondern auch serielle, sexuelle und symmetrische Homologien sowie Befunde aus der Embryologie und der Genetik. Zur Beurteilung der Erklärungskraft der Evolutionstheorie müssen auch diese Befunde herangezogen und bewertet werden.

3.1 Gelangt man aufgrund von Merkmalsvergleichen zu einem widerspruchsfreien phylogenetischen System?

3.1.1 Problemstellung

Wenn Homologien durch einen Abstammungs- und Aufspaltungsprozeß entstehen, sollte es bei genügender Datenkenntnis möglich sein, aus ihrem Auftreten ein einigermaßen wider-

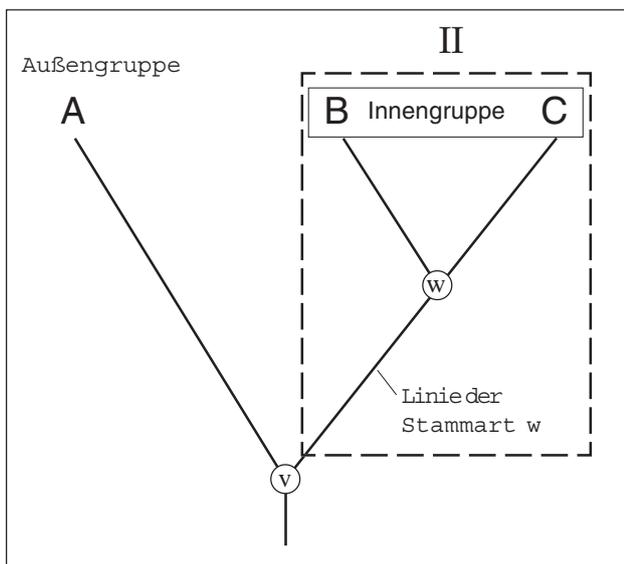


Abb. 12: Demonstration einer „evolutionären Art“ und einer „Abstammungsgemeinschaft“. Eine evolutionäre Art verläuft von der Aufspaltung einer Art bis zur nächsten Trennung – unabhängig vom Ausmaß des postulierten evolutiven Wandels; in der Abbildung also von v bis w. Auch wenn sich nach der Aufspaltung von w eine der beiden Arten B oder C 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)

spruchsfreies (kongruentes) phylogenetisches System zu (re)konstruieren. Das resultierende System sollte den realen Abstammungszusammenhang testbar und möglichst widerspruchsfrei (hypothetisch) darstellen. Dieses Ziel verfolgt die phylogenetische Systematik (HENNIG 1950; HENNIG 1982; LORENZEN 1994).

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: Synapomorphien, 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. Das heißt: Die untersuchten Merkmale sollten sich in die gleiche hierarchische Ordnung fügen (Kongruenz). MAHNER & BUNGE (2000, 230) stellen dies als „Idealziel“ heraus, welches aber durch Inkongruenzen gestört werde (dazu mehr weiter unten).

Darüber hinaus sollten postulierte Entwicklungswege den allgemein akzeptierten Evolutionsmechanismen nicht widersprechen. Beispielsweise ist aufgrund der bekannten Evolutionsmechanismen eine „hopeful-monster-Evolution“ allenfalls in bescheidenem Umfang möglich. Allerdings wird in der phylogenetischen Systematik gemäß ihrer Arbeitsvorschrift nicht nach Evolutionsmechanismen gefragt (Ax 1988, 83f.). 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 (vgl. Bock 1981). (Bei einer nicht-phylogenetisch orientierten Systematik kann die Mechanismenfrage dagegen berechtigtermaßen ausgeblendet werden.)

Das Ziel der phylogenetischen Systematik ergibt sich folgerichtig aus der Voraussetzung einer monophyletischen (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. 12). In der phylogenetischen Systematik werden neben den *Individuen* und *evolutionären Arten* nur noch *geschlossene Abstammungsgemeinschaften* als biologische „Realitäten“ anerkannt, nicht dagegen paraphyletische Gruppen (Ax 1988; Abb. 13; vgl. Erläuterungen in der Bildunterschrift). Angesichts der Problematik des Artbegriffs (Unschärfen bei der Abgrenzung von Biospezies) stellt sich allerdings die Frage, ob man „evolutionäre Arten“ wirklich als Realitäten ansehen kann. Denn evolutionäre Arten werden von einer Aufspaltung von einer Biospezies bis zur nächsten Aufspaltung abgegrenzt. Diese Grenzen sind aber unscharf.¹

Evolutionäre Arten werden nicht durch Merkmale definiert, sondern durch den (hypothetischen) Bezug auf den unmittelbaren Vorfahren und auf den nächsten Gabelungspunkt (Abb. 12). RIEPPEL (1999, 10) schreibt dazu: „Merkmale sind nicht gleichzusetzen mit der Art, der Abstammungsgemeinschaft, sondern bloß Indiz ihrer Existenz. Der Eigenname einer Art, einer Abstammungsgemeinschaft, dagegen ist definierbar, und zwar nicht etwa unter Bezug auf Ähnlichkeiten, sondern unter Bezug auf den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren derselben. Säugetiere sind also nicht als Gruppe definierbar durch das Vorhandensein von Fell, Milchdrüsen, drei Gehörknöchelchen, u.s.w. Statt dessen sind Säugetiere definiert als Gruppe, welche ausnahmslos alle Abkömmlinge des letzten gemeinsamen Vorfahren des Schnabeltieres, des Känguruhs und der Spitzmäuse, und all ihre fossilen Verwandten, mit einschließt.“

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 1993a; vgl. Abb. 14). 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.“ In die-

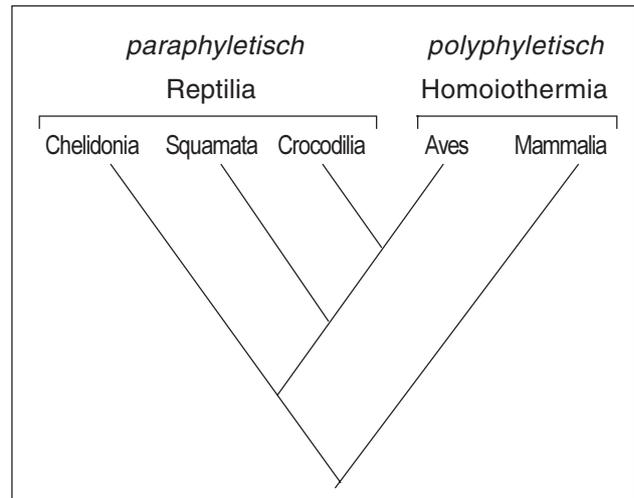


Abb. 13: Eine traditionelle Klassifikation der Amniota. Die Reptilia bilden im cladistischen System eine *paraphyletische* Gruppe, da sie nicht durch Synapomorphien (vgl. Abb. 15) gekennzeichnet ist, die *nur* bei ihnen vorkommen. Vögel und Säugetiere könnten als homoiotherme (gleichwarme) Tiere in eine gemeinsame Gruppe gestellt werden, doch aufgrund der Verteilung vieler anderer Merkmale wird die Homoiothermie als konvergent entstanden gedeutet. Die Homoiothermia sind daher *polyphyletisch*.

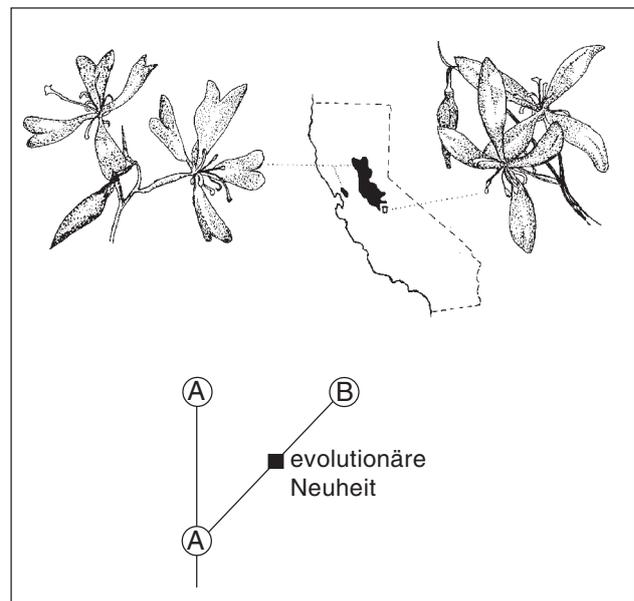


Abb. 14: Oben: Peripatrische Artbildung am Beispiel der Clarkie. Am Rand des Verbreitungsgebietes der in Kalifornien verbreiteten *Clarkia biloba* hat sich die neue Art *C. lingulata* abgespalten, die sich im Blütenbau und Karyotyp von *C. biloba* unterscheidet. Obwohl *C. biloba* unverändert geblieben ist, müsste sie nach der Abspaltung als neue *evolutionäre Art* abgegrenzt werden. (Nach LEWIS & ROBERTS 1956, verändert; s. dazu JUNKER 1993, 40) Unten: Schematische Darstellung dieses Vorgangs (nach Ax 1984). A müsste nach der Abspaltung einen neuen Namen erhalten (Ax 1988, 35); vgl. Abb. 12.

sem Sinne äußern sich auch SUDHAUS & REHFELD (1992, 47). Daß ein solches Vorgehen nicht allen Biologen einleuchtet, liegt auf der Hand (vgl. HENNIG 1982, 62ff.; WIRTH 1984, 30f. und beispielhaft GORTNER 1984, 59ff.).

3.1.2 Homologien, Apomorphien, Konvergenzen

Auf der oben geschilderten Basis erfolgen Homologiefeststellungen und phylogenetische Systematik folgendermaßen: Geschlossene Abstammungsgemeinschaften sind erkennbar, wenn sie mindestens ein genuines gemeinsames Eigenmerkmal besitzen, das sonst bei näheren Verwandten nicht vorkommt. Bestimmte Übereinstimmungen in den Merkmalsmustern miteinander verglichener Arten bilden die Basis für Hypothesen über die phylogenetische Verwandtschaft zwischen Arten. Da man mit diesem Prozedere zu einem gabelig verzweigten Klassifikationsschema gelangt, hat sich auch der Begriff „Cladistik“ eingebürgert (*cladus*, lat. Zweig).

Übereinstimmungen von Merkmalen sind jedoch verschieden interpretierbar (Abb. 15; vgl. auch Tab. 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 **Symplesiomorphien**; sie beziehen sich auf Homologien *verschiedener* Abstammungsgemeinschaften,²

3. als **Konvergenz**; dabei handelt es sich um Merkmalsübereinstimmungen, die unabhängig voneinander in getrennten Abstammungslinien entstanden sind (hierzu sind nach dem Prozedere der Cladistik auch Parallelismen zu rechnen).

Das heißt: nach biologischen Kriterien ermittelte Homologien müssen nicht notwendigerweise phylogenetische Homologien sein; letztere bilden nur eine Teilmenge der ersteren. Erst der Kongruenztest klärt, ob Homologien mit Synapomorphien gleichgesetzt werden können (SMITH 1994, 35). Das biologische Homologiekonzept (vgl. dazu Abschnitt 3.5) fällt mit dem phylogenetischen nicht zusammen.

Reversionen, also der Rückfall in einen ursprünglichen Zustand müssen unter 3. ebenfalls berücksichtigt werden. In der angelsächsischen Literatur wird häufig der Begriff „homoplasy“ verwendet, um Konvergenzen, Parallelismen und Reversionen begrifflich zusammenzufassen (vgl. z. B. WOOD 1999). Der Begriff wurde bereits 1870 von Ray LANKESTER geprägt, von ihm aber nur für Parallelismen verwendet (LANKESTER 1870; vgl. OSBORN 1902; NAEF 1926, 414). Auch in der deutschsprachigen Literatur taucht mittlerweile der Begriff „Homoplasie“ mehr und mehr auf und wird im weiten Sinne verwendet (RIEPEL 1999, 21). Da dieser Begriff bislang eher selten gebraucht wird und in zahlreichen hier zugrundegelegten Publikationen das

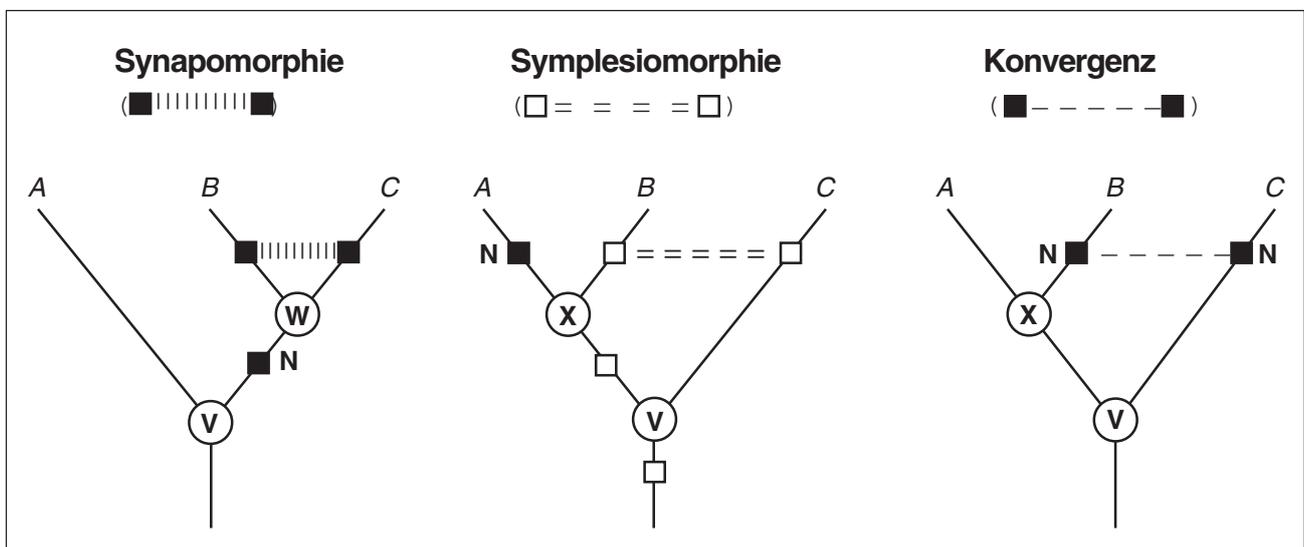


Abb. 15: Drei Möglichkeiten der Ursachen für Übereinstimmungen zwischen zwei Arten bzw. Abstammungsgemeinschaften (B und C). N = evolutionäre Neuheit. (Nach Ax 1988)

Begriffspaar Homologie–Konvergenz verwendet wird (z. B. Ax 1984), soll hier „Konvergenz“ verwendet werden, auch wenn die Argumentation häufig ebenso auf Reversionen zutreffen kann.

Die Bestimmung von Synapomorphien und Sympleiomorphien 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“) jedoch apomorph.

Strenggenommen sind Apomorphien nicht zwingend Homologien im phylogenetischen Sinne, sondern *Hypothesen von phylogenetischen Homologien* (vgl. WÄGELE 2001, 125f.). Wie noch dargelegt wird, können nämlich durch Hinzunahme neuer Daten aus Apomorphien Konvergenzen – bzw. entsprechend: Hypothesen von Konvergenzen – werden. Im angelsächsischen Sprachraum wird auch von „taxic homology“ gesprochen und den „transformational homologies“ gegenübergestellt. PATTERSON (1982) schlägt vor, Homologien mit Synapomorphien (taxic homologies) gleichzusetzen.

Die phylogenetische Systematik besitzt nun aber keinen empirischen Maßstab zur Unterscheidung der Alternative Homologie – Konvergenz (Ax 1988; vgl. SHUBIN 1994b, 206), d. h. zur Bestimmung, ob eine Merkmalsübereinstimmung durch gemeinsame Abstammung bedingt oder unabhängig entstanden ist.³ Wie kann dennoch zwischen Homologien und Konvergenzen (und Parallelismen) 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; RIEPPEL 1983, 136; RIEPPEL 1999, 16, 38).⁴

Im Rahmen phylogenetischer Deutungen werden Homologien also nicht bzw. nicht al-

lein durch biologische Kriterien bestimmt, sondern auch durch die Verteilung der Merkmale im Dendrogramm.⁵ Die Merkmale selber verraten einen möglicherweise homoplastischen Charakter nicht; sie sind erst im Nachhinein ggf. als homoplastisch bestimmbar.⁶ PETERS (1994, 224) gibt zu bedenken: „Ein nach Ähnlichkeiten forschender Vergleich kann in solchem Rahmen allenfalls ein propädeutisches Unterfangen sein, da Ähnlichkeiten als solche noch keineswegs notwendigerweise bestimmte Verwandtschaftsverhältnisse beweisen“ (vgl. auch PETERS 1976, 333f.). NAEF (1926, 412) weist darauf hin, daß LANKESTER bereits 1870 „erkannt“ hatte, „daß der Begriff der Homologie, der reinen vergleichenden Morphologie entnommen, nicht leisten konnte, was die Phylogenetik (höchst unbilligerweise) von ihm verlangte, nämlich die wirklichen oder hypothetischen Beziehungen zwischen blutsverwandten Formen und ihren Teilen zum Ausdruck zu bringen.“ Würden gleichartige Faktoren auf gleichartige Teile wirken, so könnten unabhängig voneinander die gleichen Neubildungen entstehen (NAEF 1926, 414).

3.1.3 Beispiele von Konvergenzen

Das Phänomen der Konvergenz und des Parallelismus ist keine Randerscheinung, mit der es die phylogenetische Systematik nur in seltenen Sonderfällen zu tun hätte, sondern es ist weit verbreitet. Einige besonders augenfällige Beispiele sind die Warmblütigkeit bei Vögeln und Säugetieren (sie soll unabhängig erworben worden sein), Fangbeine bei Fangschrecken und Netzflüglern (Abb. 16), das Vorkommen eines Brustbeinkiels bei Vögeln, Flugsauriern und Fledermäusen (Abb. 17), pneumatisierte (lufthaltige) Knochen bei Flugsauriern und Vögeln, malpighische Gefäße (Ausscheidungsorgane) bei Arachniden und Antennaten (SUDHAUS & REHFELD 1992, 88; vgl. Tab. 2). Fleischfressende Pflanzen verteilen sich auf ganz unterschiedliche Familien, ebenso CAM-Pflanzen (Pflanzen mit speziellen Stoffwechselfähigkeiten zur effektiven Nutzung von CO₂) und sukkulente Pflanzen. Weiter können zahlreiche Bestäubungs- und Verbreitungsmechanismen von Samen und Früchten (z. B. Federschweifflie-

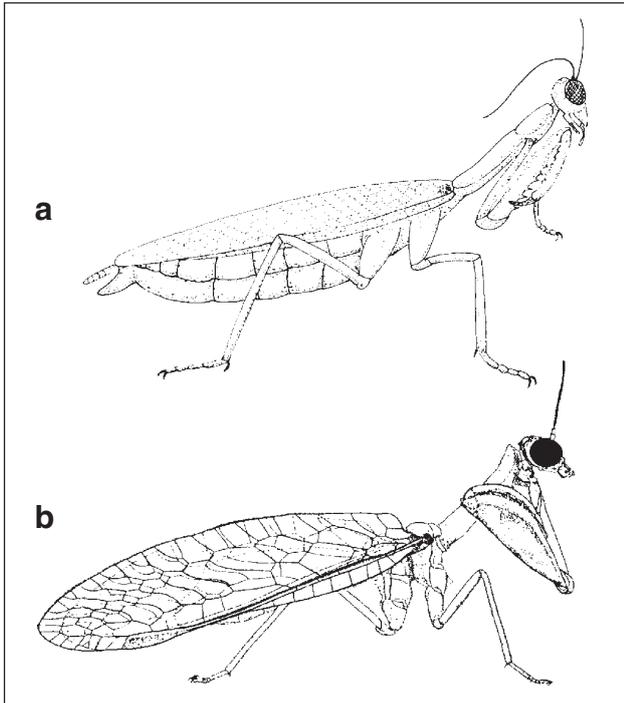


Abb. 16: Frappierend ähnlich gebaut und evolutionstheoretisch dennoch als Parallelentwicklung zu deuten sind die Fangbeine bei den Fangschrecken und den Netzflüglern. a Fangschrecke *Mantis religiosa*, b Fanghafte *Mantispa styriaca*. „Beide Taxa stimmen zudem in der dreieckigen Kopfform mit weit auseinandergerückten Augen (zum besseren Fixieren der Beute-Insekten) und dem halsartig verlängerten und recht beweglichen Prothorax überein. Die primäre Deutung, daß auch die letzte gemeinsame Stammart so ausgesehen haben müßte, ist unvereinbar mit bestehenden Divergenzen. ... Beide Taxa gehören ... in zwei getrennte, gut begründete Verwandtschaftsgruppen.. Würde man für ihre letzte gemeinsame Stammart ein Fangbein annehmen, so müßte es in vielen Linien unabhängig zu einem Laufbein umgewandelt worden sein“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 91). (Aus W. SUDHAUS & K. REHFELD, Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Gustav Fischer Verlag © Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1992)

ger- und Schirmchenbau, Angelhaken-Mechanismen etc. in nicht näher verwandten Pflanzenfamilien; Abb. 18) oder der Besitz von Ölkörpern an Samen zur Anlockung von Ameisen und zur Verbreitung durch sie genannt werden usw. Der bekannte Botaniker CRONQUIST (1987, 24) stellt fest, daß die Angiospermen (bedecktsamige Blütenpflanzen) mit Konvergenzen durchsetzt sind.⁷

MOORE & WILLMER (1997) zeigen in einer Überblicksarbeit auf, daß auch bei den Wirbellosen

Konvergenzen weit verbreitet sind und daß das Ausmaß an Konvergenzen stark unterschätzt worden ist.⁸ Das gilt auch für die Larvalentwicklung (S. 36). Beispielsweise muß angenommen werden, daß die Tracheen (von außen in den Körper sich verzweigende Luftröhren zur Atmung) mindestens viermal unabhängig entstanden sind, wobei in den betroffenen Tieren das Tracheensystem in fast identischer Weise gebaut ist (MOORE & WILLMER 1997, 14). Bei den Wirbellosen beschränken sich Konvergenzen zudem nicht vornehmlich auf „untergeordnete Merkmale“; sogar komplexe Design-Merkmale sind oft konvergent und für die Rekonstruktion der Phylogenese irreführend (MOORE & WILLMER 1997, 16). Diese beiden Autorinnen kommen zum Schluß, daß jedes phylogenetische Schema der Metazoen auf der Wahl bestimmter Merkmale beruht, und daß stillschweigend davon ausgegangen wird, daß die anderen Merkmale konvergent sein müssen.⁹

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 als praktikabel erwiesen. Doch auch das Gegenteil kommt nicht selten vor, sozusagen Pattsituationen, die eine Entscheidung bei konkurrierenden Stammbaumrekonstruktionen nicht erlauben, ohne daß eine Merkmalsgewichtung vorgenommen wird (AX 1988, 93; vgl. MOORE & WILLMER 1997). Wie gut die phylogenetische Rekonstruktion gelingt, kann hier nicht generell bewertet, sondern muß von Fall zu Fall geprüft werden. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß es kaum phylogenetische Systeme gibt, die keine „unschönen“ Konvergenzen annehmen müssen.

In Abschnitt 5.3 werden wir auf die Konvergenzproblematik in einem anderen Zusammenhang zurückkommen.

3.1.4 Biologische Homologien als phylogenetische Konvergenzen

Die Merkmalsverteilung bei den Arten und Organismengruppen erlaubt es also in der Regel nicht, phylogenetische Systeme zu (re)konstruieren, die von auffälligen Konvergenzen

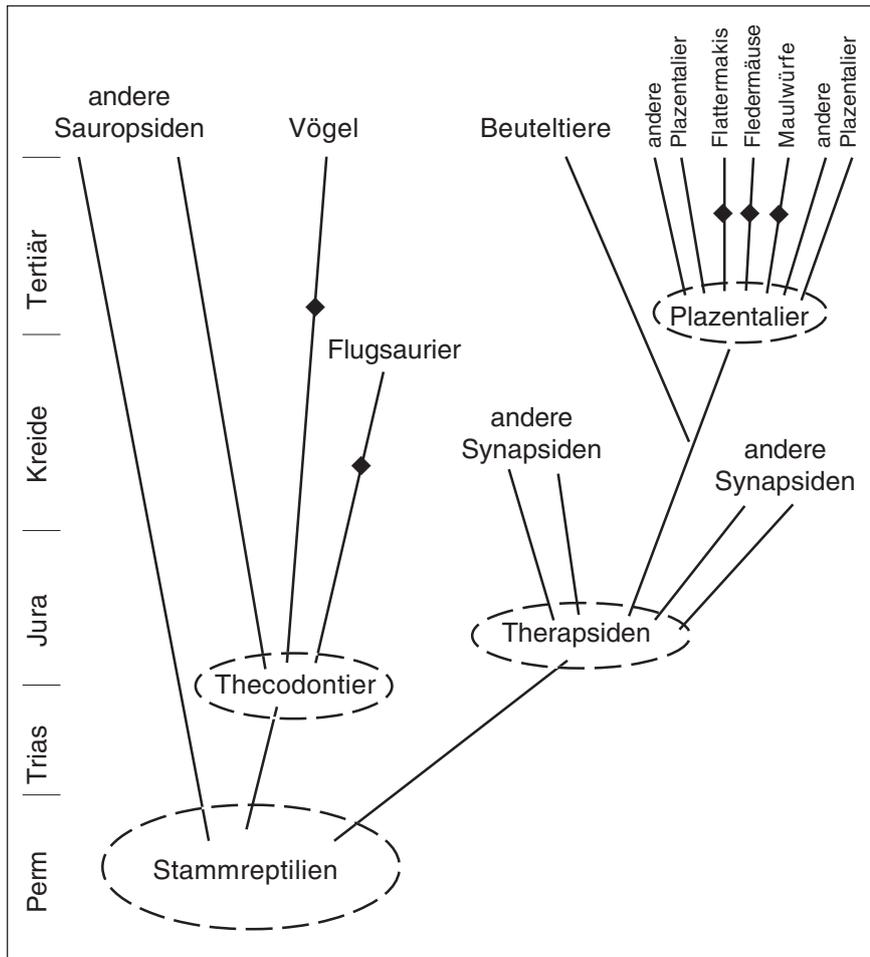


Abb. 17: Vereinfachter Stammbaum mit der Position der Organismengruppen, die einen Brustbeinkiel besitzen (◆). Eine homologe Bildung kommt bei Vögeln, Flattersauriern, Flattermäki, Fledermäusen und Maulwürfen vor; sie muß trotz vergleichend morphologisch begründbarer Homologie phylogenetisch konvergent 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.

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 1956; Tab. 1) zweifelsfrei Homologien vorliegen (Beispiele siehe oben). Dieser Satz bedarf einer näheren Erläuterung: Im 2. Kapitel wurde erläutert, daß morphologisch-anatomische Erkennungskriterien für Homologien unabhängig von der phylogenetischen Deutung angewendet werden können (und müssen). In der phylogenetischen Systematik ist dieses Verfahren zur Bestimmung von Homologien (Synapomorphien) jedoch nur ein erster Schritt. In einem zweiten Schritt werden entsprechend der Merkmalsverteilungen in den untersuchten Taxa Synapomorphien, Plesiomorphien und Konvergenzen bestimmt (Abb. 15; Abb. 20).

In der Praxis tritt also die Situation auf, daß nach morphologischen Kriterien bestimmte Homologien nicht nur Apo- oder Plesiomorphien,

sondern auch auch Konvergenzen sein können (Abb. 19; Abb. 20; vgl. Tab. 2; vgl. RIEPPEL 1983, 136; RIEPPEL 1994, 93f.). Die durch eine cladistische Analyse bestimmten Synapomorphien bilden folglich nur einen Teil der nach biologischen Kriterien ausgewiesenen Homologien (vgl. SHUBIN 1994b, 205). Die Entscheidung darüber wird nach dem Sparsamkeitsprinzip (s. o.) und aufgrund eines hypothetischen Evolutionsverlaufs gefällt, nicht aber allein anhand

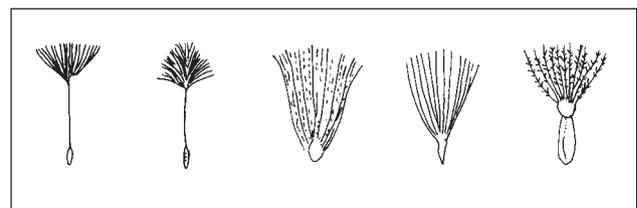
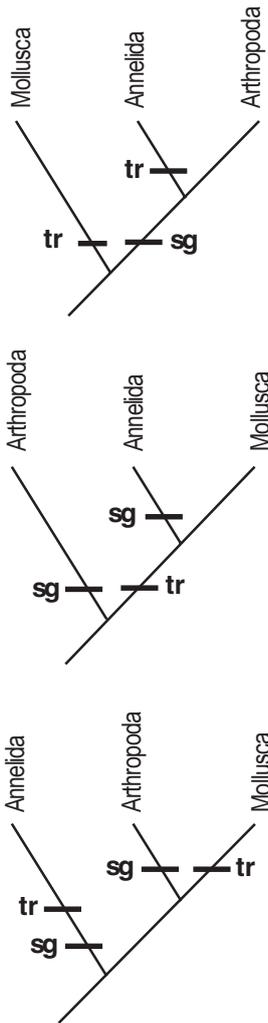


Abb. 18: Konvergente Ausbildung von Flughaaren an Samen, von links: Korbblütler (*Taraxacum*), Hundsgiftgewächs (*Strophantus*), Sauergras (*Eriophorum*), Nachtkerzengewächs (*Epilobium*) und Baldriangewächs (*Valeriana*). (Nach SUDHAUS & REHFELD 1992).



Merkmale	Taxa		
	Arachnida	Antennata	Crustacea
Malpighische Gefäße	+	+	-
Mandibeln	-	+	+

Merkmale	Taxa		
	Mollusca	Annelida	Arthropoda
Trochophora-Larve	+	+	-
mesodermale Segmentation	-	+	+
Hämocyanin-Atmungspigmente u.a.	+	-	+

Tab. 2: Oben: Merkmalsverteilung der Malpighischen Gefäße und Mandibeln für Taxa der Arthropoden (nach SUDHAUS & REHFELD 1992). Diese Autoren schreiben dazu: „Wir sind gehalten, eine konvergente Entwicklung entweder von Mandibeln oder von Malpighischen Gefäßen in Betracht zu ziehen. ... Die Komplexität von Mandibeln und Malpighischen Gefäßen kann als gleichwertig eingestuft werden.“ Zwar könne eventuell der unterschiedliche ontogenetische Bildungsweg als Hinweis darauf gewertet werden, daß die Malpighischen Gefäße konvergent entstanden sind, doch müsse bedacht werden, daß Entwicklungswege homologer Strukturen unterschiedlich sein können (vgl. Abschnitt 3.5). Die Entscheidung darüber, welche Gemeinsamkeit als Indiz für phylogenetische Verwandtschaft (als Synapomorphie bzw. „taxic homology“) zu werten ist, wird mit dem Sparsamkeitskriterium begründet: „Eine klare Entscheidung ist erst möglich, wenn weitere Merkmale in den Vergleich einbezogen werden“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 88).

Unten: Merkmalswidersprüche komplexer Merkmale bei Mollusken, Anneliden und Arthropoden. (Nach EERNISSE et al. 1992)

Links daneben mögliche Cladogramme zum unteren Beispiel. Das unterste Cladogramm ist zwar weniger sparsam in Bezug auf die beiden Merkmale „Trochophora-Larve“ (tr) und „mesodermale Segmentation“ (sg), paßt jedoch besser in Bezug auf andere Merkmale. Alternativ könnten jeweils auch Reversionen einzelner Merkmale angenommen werden. (Nach EERNISSE et al. 1992).

der Ähnlichkeit der Einzelstrukturen (vgl. Abschnitt 2.3). (Wie schon gezeigt, würde Letzteres auch gar nicht genügen.) Ähnlich stellt RIEPPEL (1999, 21) fest: „Merkmale, die bislang als Homologien bezeichnet wurden, können sich plötzlich als inkongruent herausstellen, und müssen dann als unabhängig erworben, oder als Homoplasien bezeichnet werden, während Merkmale, die zuvor als homoplastisch erkannt wurden, sich neu als kongruent herausstellen, also neu als Homologien gedeutet werden müssen“ (vgl. auch RIEPPEL 1999, 38; WAKE 1999, 27; SMITH 1998, 438).¹⁰ Da sich durch die Hinzunahme neuer Merkmale eine neue Konstellation des gesamten Merkmalspektrums ergeben kann, gilt: „Jede Homologie-Aussage ist eine Hypothese, deren mehr oder weniger große Wahrscheinlichkeit durch weitere wissenschaftliche Ergebnisse erhöht oder auch vermindert werden kann. Sie steht damit jederzeit zur Dis-

position“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 71; vgl. RIEPPEL 1994, 93; KITCHING et al. 1998, 14). „Eine Homologie-Feststellung bedeutet, daß man die mehrfach unabhängige Entstehung der zur Diskussion stehenden Merkmale für unwahrscheinlich hält“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 71).

Die geschilderte Situation bedeutet, daß man den Strukturen selber nicht „ansehen“ kann, ob es sich um Homologien oder Konvergenzen handelt. Denn auch Konvergenzen sind „hochgradige Übereinstimmungen“, die jedoch „nicht auf gemeinsamer Information beruhen“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 85). Diese beiden Autoren bringen die Situation auf den Punkt: „Als Konvergenz bezeichnet man solche Analogien, die aufgrund eines hohen Ähnlichkeitsgrades für einmal entstanden (und damit homolog) gehalten werden können“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 85).

Hierzu noch einmal zwei Beispiele: Das erste kommt aus der Biochemie und betrifft das Vorkommen von Nikotin. SUDHAUS & REHFELD (1992, 89) stellen dazu fest: „So stützt sich die Annahme einer konvergenten Entwicklung von Nikotin im wesentlichen darauf, daß es in verschiedensten, nicht näher verwandten Pflanzengruppen nachweisbar ist“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 89).

Im zweiten Beispiel geht es um Verwandtschaftsbeziehungen der karbonischen und permischen Lepospondylen (frühe Amphibien). Laut CARROLL (1999, 47) ähneln viele abgeleitete Merkmale in verschiedenen Linien der karbonischen Lepospondylen denen, die konvergent bei Eidechsen des Känozoikums auftreten, die einen verlängerten Körper und verkürzte Extremitäten besitzen, oder modernen kleinen Amphibien. Auch unter kleinen paläozoischen Amphibien finden sich zahlreiche Konvergenzen; daher sei es nicht gerechtfertigt, anhand von als synapomorph bestimmten Merkmalen auf gleichen phylogenetischen Ursprung zu schließen.¹¹ CARROLL weist in seinem Beitrag auch darauf hin, daß schlängelnde Fortbewegung vielfach unabhängig entstanden sein muß. Werden nur heute lebende Formen betrachtet, könnte man diese Organismen als monophyletische Gruppe interpretieren; unter Einschluß fossiler Taxa ändert sich das Bild jedoch, so daß eine mehrfach unabhängige Entstehung angenommen werden muß, obwohl zahlreiche Merkmale gleichartig ausgebildet sind und damit Synapomorphien vortäuschen (CARROLL 1999, 56f.). Hier wird beispielhaft deutlich, daß Merkmalsverteilungen Synapomorphien nahelegen können, die in Wirklichkeit doch nicht Ergebnis gemeinsamer Vorfahren sind und somit als Konvergenzen betrachtet werden müssen.¹²

G. P. WAGNER wendet in der Diskussion zu CARROLLS Beitrag ein, daß bei Betrachtung von Homologien von *Merkmalszuständen* diese Feststellungen zwar richtig seien, daß davon aber

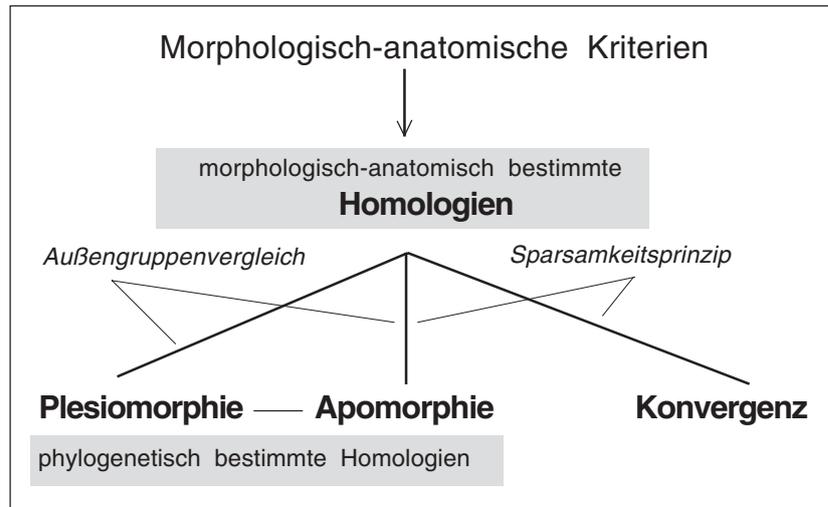


Abb. 19: Der Begriff „Homologie“ kann unterschiedlich gebraucht werden, je nachdem, ob er morphologisch-anatomisch oder phylogenetisch definiert wird. In der phylogenetischen Systematik werden Merkmalsübereinstimmungen nach bestimmten „Arbeitsvorschriften“ nach Apomorphien, Plesiomorphien und Konvergenzen unterschieden (Abb. 15). Nach morphologisch-anatomischen Erkennungskriterien bestimmte Homologien können sich in der phylogenetischen Systematik sowohl als Apomorphien oder Plesiomorphien als auch als Konvergenzen erweisen. Darin besteht gerade die in diesem Kapitel diskutierte Schwierigkeit in der phylogenetischen Systematik, daß sie keinen empirischen Maßstab zur Unterscheidung der Alternative Apomorphie/Plesiomorphie (= phylogenetisch bestimmte Homologie) – Konvergenz besitzt (s. Text).

die Untersuchung ganzer in der (ontogenetischen) Entwicklung individualisierter Strukturen unterschieden werden müsse. Dort sei eine mehrfache Entstehung ziemlich selten (CARROLL 1999, 62f.). Weiter oben wurde demgegenüber jedoch vermerkt, daß bei Wirbelloren in zahlreichen Fällen auch „übergeordnete Strukturen“ konvergent entstanden sein müssen (MOORE & WILLMER 1997).

Die zwei Schritte der phylogenetischen Systematik. Das in den Abschnitten 3.1.1-3 Dargestellte kann so zusammengefaßt werden (vgl. Abb. 20): In der phylogenetischen Systematik werden Synapomorphien, die als Grundlagen für das phylogenetische System dienen, in zwei aufeinanderfolgenden Schritten bestimmt.

1. Zunächst werden anhand biologischer (morphologischer oder anderer) Kriterien Homologien festgestellt; genauer: Es werden Hypothesen von Homologien aufgestellt. Diese können, müssen aber nicht als Synapomorphien gedeutet werden. Dazu muß der 2. Schritt durchgeführt werden.

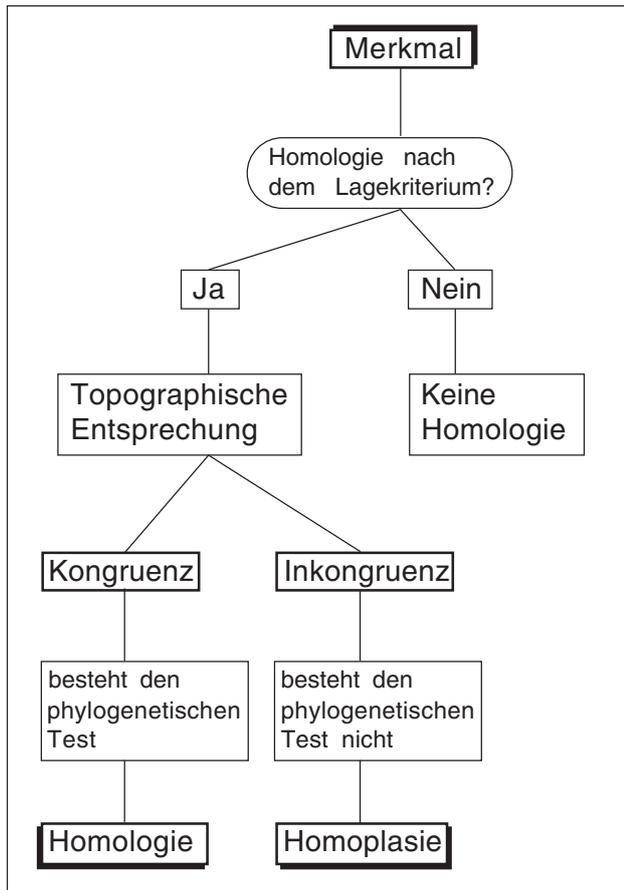


Abb. 20: Das Verhältnis nach biologischen Kriterien ermittelter homologer Organe („topographische Entsprechung“) zu phylogenetisch bestimmten Homologien und Homoplasien. (Nach RIEPPEL 1988, leicht verändert)

2. Durch den Kongruenztest wird darauf aufbauend mit Hilfe des Sparsamkeitsprinzips bestimmt, welche Homologien Synapomorphien sind, und welche mit größerer Wahrscheinlichkeit Konvergenzen darstellen (vgl. KLUGE & STRAUSS 1985, 257f.).

3.1.5 Konsequenzen

Die geschilderten Beispiele haben weitreichende Folgen: Wenn nach bestimmten Kriterien erkannte Homologien sich auch als Konvergenzen herausstellen können (vgl. Abb. 20; Tab. 2), ist die übliche Schlußfolgerung vom Vorliegen einer Homologie auf gemeinsame Abstammung nicht mehr möglich. Damit wird noch einmal deutlich, daß es den Homologiebeweis der Evolution nicht gibt (vgl. Kapitel 2). „We must therefore conclude with Huxley (1945)

that 'the homology, though perfectly real, no longer implies descent from a common ancestor, showing the common feature'" (SZARSKI 1949, 127).

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. An anderer Stelle vertritt er vehement, daß es an der Zeit sei, „mit den beständigen Sprüchen vom Primat der 'Homologiefeststellung' für den Nachweis phylogenetischer Verwandtschaft aufzuhören“ (AX 1989, 493). Doch diese Aufforderung erweist sich selber nur als „Spruch“, wenn man bedenkt, daß jede phylogenetische Analyse notgedrungen mit einem typologischen Vergleichen beginnen muß (vgl. Abschnitte 2.3 und 5.1).

GUTMANN (1989; 1993) lehnt darüber hinaus den Homologiebegriff sogar ab, weil Homologiefeststellungen auf subjektiver Formerfassung beruhen und weil die Vergleichsmethoden der Homologieforschung keine dreistellige Relation im Vergleichen herstellen könnten („A ist homolog zu B hinsichtlich X“). Mit dieser Argumentation wird dem „Homologiebeweis der Evolution“ allerdings definitiv die Basis entzogen (vgl. Abschnitt 2.2), da es ohne vergleichend-biologisch begründete Homologiefeststellungen keine theorieunabhängige (und damit zirkelfreie) Begründung für Evolution im Bereich der Vergleichenden Biologie gibt.

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 „biologische Homologien“ phylogenetische Konvergenzen sind (also nicht auf gemeinsame Abstammung zurückzuführen sind), schwächt dies die Indizienkraft des Ähnlichkeitsmusters für Evolution.

3.1.6 Hebt sich vom „Rauschen der Konvergenzen“ ein klares „phylogenetisches Signal“ ab?

Das Konvergenzproblem kann kaum unterschätzt werden. Das geht beispielhaft aus Ausführungen von MISHLER et al. (1994, 477) in einem Überblicksartikel über phylogenetische Beziehungen zwischen Grünalgen und Moo-

sen hervor. Die Autoren weisen darauf hin, daß auch komplexe morphologische Merkmalsysteme konvergent entstanden sein und daher irreführende Verwandtschaftsbeziehungen nahelegen können. (Wie erwähnt, haben MOORE & WILLMER [1997] diesen Sachverhalt auch bei Wirbellosengruppen festgestellt.) Sie vermuten dahinter starke Selektionsdrücke, die dazu führen, daß Merkmale nicht unabhängig voneinander evolvieren.¹³ MISHLER et al. hoffen, daß bei genügender Datenmenge sich unterschiedliche Konvergenzen „neutralisieren“ und sich dadurch ein Trend in Richtung des tatsächlichen Phylogeneseverlaufs herauskristallisiert.¹⁴ Einzelne Datensätze könnten jedenfalls nicht als maßgeblich für die tatsächliche Phylogenese zugrundegelegt werden. Verschiedene morphologische Datensätze würden einander ebenso widersprechen wie morphologische und molekulare Daten. Auf der Basis *aller* Daten zusammengenommen kristallisiert sich jedoch deutlich eine bestimmte phylogenetische Rekonstruktion heraus. Weitere Daten könnten das bisherige Ergebnis vielleicht untermauern, so die Autoren.¹⁵ Diese Hoffnung könnte jedoch trügerisch sein, denn wenn schon ein begrenzter Datensatz zu zahlreichen Merkmalswidersprüchen führt, dann dürfte sich diese Situation durch weitere Daten noch verschlechtern; bestenfalls kommen keine neuen Merkmalswidersprüche mehr hinzu.

KITCHING et al. (1998, 139) bemerken in ihrem Buch über Cladistik, daß die Analyse verschiedener Datensätze zu Cladogrammen führen könne, die zum Teil nur kleinere Unterschiede untereinander aufwiesen, zum Teil aber völlig verschieden seien.¹⁶ In der Phylogenetik behilft man sich in solchen Situationen häufig damit, daß bei widersprechenden Daten nur derjenige Teil der Daten zugrundegelegt wird, der „konvergenzfrei“ ist. Auf diese Weise gelangt man zum sog. „*consensus tree*“ (vgl. ADAMS 1972; KITCHING et al. 1998, 139ff.; RIEPPEL 1999, 70): Bei nicht deckungsgleichen Dendrogrammen bei Auswertung verschiedener Datensets werden im *consensus tree* nur diejenigen Daten berücksichtigt, die in allen rivalisierenden Bäumen zueinander passen (Abb. 21). *Consensus trees* sind häufig schlecht aufgelöst, d. h. es gibt Polytomien (Mehrfachaufzweigungen) statt Dichotomien (Gabelungen); die Visualisierung

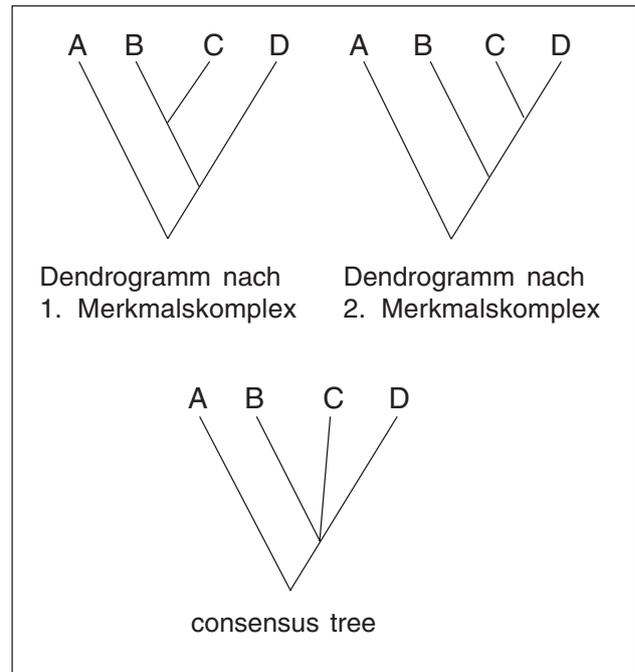


Abb. 21: Konstruktion des *consensus tree* aus zwei teilweise inkongruenten Dendrogrammen. Der *consensus tree* ist nur teilweise aufgelöst.

inkompatibler Merkmale wird unterdrückt (WÄGELE 2001, 105).

Daß das Konvergenzproblem keine Randerscheinung ist, geht auch aus der Feststellung ARMBRUSTERS (1996, 227) hervor, daß Homoplasien „sehr häufig“ seien, und daß die Systematiker bei der Auswahl von Merkmalen daher oft selektiv vorgehen würden, um Homoplasien zu verringern: bei „guten“ Merkmalen kämen wenig Homoplasien vor, bei „schlechten“ dagegen viele. Daher würde das Ausmaß an Homoplasien in den meisten systematischen Studien wahrscheinlich unterschätzt.¹⁷ Sollte diese Einschätzung ARMBRUSTERS zutreffen, würde das bedeuten, daß Befunde, welche die Plausibilität evolutionstheoretischer Interpretationen herabsetzen, tendenziell übergangen werden.

WOOD (1999, 79) bezeichnet Konvergenzen und Reversionen als Rauschen, das das phylogenetische Signal übertönt. Konvergenzen würden auf Selektionswirkungen und Anpassungen hinweisen und den Zusammenhang zwischen Phylogenie und den Merkmalen der Phänotypen schwächen.¹⁸ Ähnlich äußert sich RIEPPEL (1999, 84): „Werden große Datenmengen untersucht, kann der Grad von Homopla-

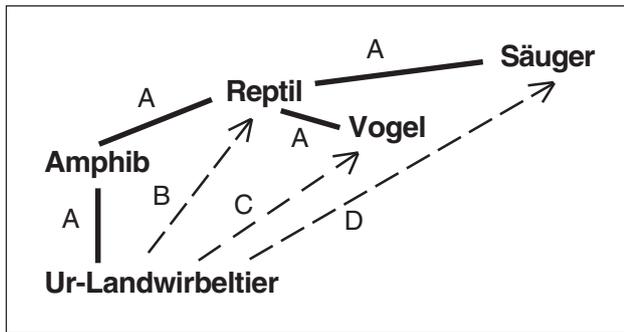


Abb. 22: Ist der Bau des Extremitätenskeletts der Landwirbeltiere ein Hinweis auf gemeinsame Abstammung (durchgezogene Linien)? Oder ist auch denkbar, daß das Extremitätenskelett mehrfach unabhängig entstanden ist? (gestrichelte Linien)
Es könnte sein, daß der Weg A der mit Abstand sparsamste ist, d. h. die geringste Anzahl von Konvergenzen fordert, daß aber aus Gründen der Konstruktion nur die Wege B, C und D gangbar sind. Homologien (Synapomorphien) wären in einem solchen Fall irreführend. (Näheres im Text)

sie so dominant sein, daß eine Parsimonie-Analyse kein klares phylogenetisches Signal mehr liefern kann. Dieser Fall kann besonders auch bei den sehr großen Datenmengen molekularer Analysen eintreten. Oder auch, wenn Daten verschiedener Organsysteme miteinander kombiniert werden.“

3.1.7 Molekulare und morphologische Ähnlichkeiten

Zahlreiche Konvergenzen müssen auch angenommen werden angesichts der Tatsache, daß molekular und morphologisch begründete Dendrogramme häufig nicht kongruent sind. 1987 gab Colin PATTERSON das Buch „Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?“ heraus. Der Anlaß für das Buch war der Befund, daß evolutionäre Stammbäume, die auf molekularen Sequenzen beruhen, sich oft von den Stammbäumen unterscheiden, denen morphologische Befunde zugrunde lagen. Sechs Jahre später nahmen PATTERSON et al. (1993) eine Neubewertung der Befundlage vor. Sie gingen dabei auf zahlreiche neue Daten aus dem Tier- und Pflanzenreich ein, die in der Zeit von 1987 bis 1992 gewonnen wurden. Die meisten Untersuchungen betrafen höhere taxonomische Kategorien oberhalb des Familien-Ni-

veaus. Die Übereinstimmung zwischen molekularen und morphologischen Phylogenien schienen nicht besser auszufallen als dies 1987 der Fall war. Nur wenige taxonomische Gruppen wiesen vollständig passende Stammbäume auf, wenn verschiedene Untersuchungsmethoden angewendet werden. Widersprüche traten umso häufiger auf, je mehr Gruppen berücksichtigt, je mehr Merkmale betrachtet wurden und je höher der betrachtete taxonomische Level gewählt wurde. Molekulare Stammbäume widersprachen einander in gleichem Maße wie molekulare und morphologisch begründete Phylogenien. Werden alle Stammbäume zu einem consensus tree kombiniert, bleiben typischerweise nur wenige passende Eigenschaften übrig, die nicht im Konflikt zueinander stehen. Die Schlußfolgerung der Autoren ist pessimistisch bezüglich der Möglichkeit, daß Evolutionstheoretiker jemals in der Lage sein werden, einen einzigen, einigermaßen widerspruchsfreien Verwandtschaftsbaum aller Lebewesen zu konstruieren. Mittlerweile sind die Erwartungen an die Passung von Dendrogrammen zurückgeschraubt worden; Deckungsgleichheit wird nicht mehr erwartet; vielmehr wird die Hoffnung darauf gerichtet, aus den fehlenden Kongruenzen interessante Aspekte evolutionärer Vorgänge herausfinden zu können.

3.1.8 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. Es bietet sich hier an, auch die Komplexität der Merkmale zu berücksichtigen. 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.)

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 (vgl. Abb. 22). NELSON & PLATNICK (1981, 39) halten es für nicht entscheidbar, ob Evolution immer, manchmal oder gar niemals die sparsamsten Wege geht.¹⁹

Die Senckenbergische Arbeitsgruppe für Phylogenetik (Frankfurt/M)²⁰ geht an dieser Stelle mit ihrer Kritik noch erheblich weiter und setzt grundsätzlicher an (weiter oben war davon schon die Rede): Merkmalsvergleiche seien gar nicht geeignet, Abstammungsverhältnisse zu bestimmen. Lebewesen könnten nicht von Merkmalen aus in ihrem Evoluieren begriffen werden (GUTMANN 1989, 19). Durch Merkmalsaddition (Zusammenzählen von Apomorphien und Konvergenzen) würde man am Verständnis der Organismen und evolutionärer Transformationen total vorbei gehen, da Organismen kohärente Systeme und ihre Merkmale mehr oder weniger eng verflochten seien (vgl. GRASSHOFF 1994, 209; DULLEMEIJER 1980; RIEPEL 1985a, 242). Vor diesem Hintergrund sei es „unhaltbar ..., daß die Kladistik ihre Systematik als 'Phylogenetische Systematik' ausgibt“ (GRASSHOFF 1994, 210). „Eine Gestaltmorphologie, der jegliche kausale Erklärung fehlt, und eine Phylogenetik, die auf solcher Grundlage steht, rufen nach Hilfe von außen, nach der Molekulargenetik. Es ist allerdings abzusehen, daß die von dort gerne gewährte Hilfe nur eine scheinbare sein kann“ (ebd.). DULLEMEIJER (1980, 175) rechnet das Hennigsche System gar zu einer „idealistischen Morphologie“.²¹ Daher sei ein Wechsel der zugrundeliegenden Philosophie nötig, um den Graben zur Evolutionsbiologie zu überbrücken (DULLEMEIJER 1980, 244).

Die Phylogenetik müsse vielmehr – so die Senckenbergische Arbeitsgruppe für Phylogenetik – von den jeweils vorhandenen Vorkonstruktionen ausgehend den weiteren möglichen evolutionären Verlauf rekonstruieren. Dabei sei durchaus denkbar, daß ein (morphologisch-anatomisch) 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 Bei-

spiel der Extremitäten der Wirbeltiere. Er 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. Tatsächlich wird mittlerweile diskutiert, daß die Landwirbeltiermerkmale sich mehrmals unabhängig von verschiedenen Fischvorfahren ausgehend entwickelt haben könnten (CARROLL 1995; MILNER 1996; THULBORN et al. 1996). Hier hat sich herausgestellt, daß die konvergenten Ähnlichkeiten die abstammungsbedingten Homologien bei weitem überwiegen können; dadurch wird das Sparsamkeitsprinzip ein unbrauchbarer Führer, um Synapomorphien zu erkennen.²² RIEPEL (1993a, 166) ist der Auffassung, daß die Voraussetzung des Sparsamkeitsprinzips sich nicht weiter begründen lasse, wenn sie auch methodisch notwendig sei. Das Parsimonieprinzip habe aber „grundsätzlich nichts mit Geschichte oder Evolution zu tun“ (RIEPEL 1999, 19; vgl. DULLEMEIJER 1980, 173, 175ff.; SZALAY & BOCK 1991, 9). Es gehe lediglich darum, ein Klassifikationsschema zu bilden, „das maximal ökonomisch ist, das also ein Maximum von Information bezüglich der Merkmalsverteilung speichert“ (ebd.).²³ MOORE & WILLMER (1997, 9) weisen darauf hin, daß das Sparsamkeitsprinzip impliziere, daß Ähnlichkeit aufgrund gemeinsamer Abstammung häufiger sei als Konvergenz. „It tends to undervalue the extent, importance and effects of evolutionary convergence, and is thus an incomplete and inadequate means for achieving supportable estimates of evolutionary history.“²⁴

3.2 Merkmalsgewichtung – Lesrichtung – Ökonomieprinzip – Vervollkommnung

Wenn also die phylogenetische Systematik biologischer Realität gerecht werden will, ist eine Gewichtung von Merkmalen unverzichtbar. Ein evolutionärer Verlauf muß unter Berücksichti-

gung von Konstruktionszwängen hypothetisch erarbeitet werden (GUTMANN 1989; vgl. BOCK 1981; VOGEL 1989b; RIESS et al. 1989) und daraus können Gewichtungen abgeleitet werden.

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; BOCK 1981). 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; vgl. SZATHMÁRY & MAYNARD SMITH 1995; JUNKER & SCHERER 2001).

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 ein Verzicht auf unterschiedliche Gewichtung würde eine *Gleichgewichtung* der zugrundegelegten Merkmale bedeuten und das stellt ja auch bereits eine Wertung dar. „Die Nichtbeachtung der unterschiedlichen Wertigkeit der Merkmale entspräche der Feststellung des Wertes zweier Spardosen allein nach der Zahl der darin enthaltenen Geldstücke“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 137).

Durch Merkmalsgewichtung 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. VOGEL (1989b, 61) meint sogar, daß die Konstruktionsmorphologie in der Lage sein sollte, für eine Wertigkeit von Merkmalen objektive Kriterien zur Verfügung zu stellen. Gewichtungen könnten auch dann (leichter) möglich sein, 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 sind. Doch führt dies in eine Thematik, die zwar grundlegend für die Biologie ist, den Rahmen dieser Arbeit aber sprengt (vgl. dazu aber auch Abschnitt 3.5).

Auch wenn also für die Einbeziehung von Merkmalsgewichtungen Gründe genannt werden können, bleibt ein solches Verfahren problematisch, weil es keine klaren, objektiven Kriterien für Gewichtungen gibt. Dies gilt gleichermaßen, wenn die Komplexität von Merkmalen zugrundegelegt wie wenn hypothetische Entwicklungsverläufe einzelner Strukturen als „Meßlatte“ vorgegeben werden (RIEPEL 1988a, 61).

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 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“ sowie ökologische Aspekte entscheidend herangezogen werden (PETERS & GUTMANN 1971, 244, 249f.; vgl. GUTMANN 1989).

Doch auch hier ist Kritik angebracht. Woran soll erkannt werden, daß eine Konstruktion einer Art A oder ein Organismus A insgesamt ökonomischer gebaut ist als eine Konstruktion von Art B bzw. Organismus B? Je nach Erfordernissen in verschiedenen Umwelten bzw. aufgrund unterschiedlicher Lebensweisen sind verschiedene Konstruktionen angemessen. 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 das der Säugetiere? Offenbar deshalb, weil es für sie in ihrer Umwelt und ihrer Lebensweise entsprechend ökonomischer war (und ist), ein weniger effizientes Herz-Blutkreislaufsystem zu besitzen. 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.²⁵

Ein ähnliches Beispiel: CAIN (1989, 25) kritisiert die Auffassung, wonach Amphibien gegenüber Reptilien benachteiligt seien, weil sie für die Fortpflanzung auf Wasser angewiesen sind, die Reptilien dagegen nicht, und hält dagegen, daß die Amphibien eine auffällig erfolgreiche Gruppe seien, trotz Konkurrenz von Reptilien und Säugetieren. Kann man daher den evolutionären Übergang von Amphibien zu Reptilien unter dem Gesichtspunkt einer Ökonomisierung verstehen?

Nach der „Kritischen Evolutionstheorie“ (GUTMANN & BONIK 1981; GUTMANN 1989) ist die Umwelt nicht die Triebfeder für den evolutiven Wandel; vielmehr sollen neue Konstruktionen in die für sie adäquaten Lebensräume einwandern. Doch was führt nach dieser Vorstellung zur Entstehung einer neuen Konstruktion? Zwar liegt zweifellos verschiedene Effizienz vor, sie hat aber keinen nachweisbaren Zusammenhang mit einer Ökonomisierung. Das Maß für Ökonomie muß daher im Zusammenhang mit der Lebensweise beurteilt 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 Abwandlungsrichtung 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 Evolu-

tionszeitraum vorliegen, so muß dafür eine Erklärung gesucht werden.“ Und DULLEMEIJER (1989, 132) gibt zu bedenken: „Es kann (noch) nicht gezeigt werden, daß die Verschiebung zu einer anderen Umwelt von Ökonomie bestimmt ist, weil die Funktionen nicht direkt vergleichbar sind.“

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.

Außengruppenvergleich. Die Lesrichtung wird in der phylogenetischen Systematik durch den Außengruppenvergleich zu bestimmen versucht. Der Vergleich mit einer Außengruppe (vgl. Abb. 12) 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 Säugtiere als ursprünglich zu werten) (vgl. Ax 1988).

Insgesamt wird deutlich, daß an vielen Stellen subjektive Einschätzungen in die Entscheidungen über die phylogenetische Aussagekraft von Merkmalen einfließen – oder sogar einfließen *müssen*. Im nächsten Abschnitt soll dazu ein kurzer Überblick gegeben werden.

3.3 Subjektive Elemente der phylogenetischen Systematik

Die phylogenetische Systematik tritt mit dem Anspruch auf, subjektive Elemente in den Stammbaumrekonstruktionen auszuschalten, wie sie in traditionellen systematischen Konzepten vorkommen. Die Praxis zeigt jedoch, daß dies nicht gelingt und vermutlich prinzipiell unmöglich ist. Nachfolgend werden einige „Einfallstore“ subjektiver Elemente im cladistischen Prozedere angesprochen.

Die Feststellung subjektiver Elemente ist wichtig, weil alternative systematische Vorgehensweisen häufig mit dem Hinweis auf Subjektivität abgelehnt werden, insbesondere schöpfungstheoretische Konzepte (vgl. dazu Kapitel 5), aber auch die sog. „evolutionäre Klassifikation“, die gemeinsame Abstammung und allgemeine Ähnlichkeit (nicht nur Synapomorphien) kombiniert (vgl. MAYR 1990). Es stellt sich damit die Frage, ob es eine nicht-subjektive Systematik überhaupt gibt oder geben kann. Wichtig ist, die jeweiligen Prämissen offenzulegen und die (unvermeidlichen) subjektiven Elemente zu kennzeichnen, um eine konstruktive Diskussion zu erleichtern.

Was ist ein „Merkmal“?

Es ist nicht objektivierbar, was ein *Merkmal* ist. Die Methodik der phylogenetischen Systematik beruht aber grundlegend gerade auf einem Merkmalsvergleich. Methodologisch ist die Auswahl, Wertung und die Variation der Merkmale sowie ihre Codierung der kritischste Teil der cladistischen Analyse (FISHER 1991, 108).²⁶ SCHMIDT-RHESA & BARTOLOMAEUS (2001, 124) erinnern daran, „dass trotz Computereinsatz die ersten Schritte einer phylogenetischen Analyse, nämlich die Merkmalsanalyse und das Codieren von Merkmalen in einer Datenmatrix, auf Homologie-Hypothesen beruhen, die nur der Bearbeiter, nicht aber der Computer leisten kann.“ Doch diskrete Merkmale können nicht objektiv bestimmt werden, am wenigsten im evolutionären Kontext, meint der Botaniker HEDBERG (1995, 5), denn die meisten Merkmale würden kontinuierliche Abwandlungen zeigen und seien polygen bestimmt. FUTUYMA (1998)

verdeutlicht die Problematik am Beispiel der Zähne: Wieviele Merkmale sind z. B. bei einer Zahnreihe von 10 Zähnen zu berücksichtigen? Handelt es sich um *ein* Merkmal oder sind es 10 Merkmale? Wo ist die Grenze zwischen verschiedenen Merkmalszuständen? Graduelle Übergänge von Merkmalszuständen können nicht erfaßt werden. Dazu kommt noch, daß verschiedene Methoden der Charakterisierung derselben Merkmale zu verschiedenen Phylogenien führen können (FOREY & KITCHING 2000). Merkmale sind aus diesen Gründen keine Tatsachen, sondern „Konstrukte“ (WÄGELE 2001, 27ff., 117).

WÄGNER (1996, 36) gibt zu bedenken: „Jede phylogenetische Studie beginnt mit einer gedanklichen Aufteilung des Organismus in Einheiten der Beschreibung oder Merkmale“ (vgl. STEVENS 1991; WÄGNER 2000a; 2000b; ROKAS 2001). Implizit werde erwartet, daß Merkmale und daher Homologien natürliche Einheiten sind, aber es gibt keine Übereinstimmung darüber, von welcher Art diese natürlichen Einheiten sein sollen. WÄGNER schlägt vor, Homologien als modulare Einheiten der evolutiven Transformation zu verstehen (vgl. dazu Abschnitt 3.5).

„Ursprünglich“ und „abgeleitet“

Die Bestimmung abgeleiteter Merkmale (Apomorphien), die der phylogenetischen Systematik zugrundeliegen, ist nicht objektiv möglich (vgl. Abschnitt 3.2). HEDBERG (1996, 91) stellt fest: „Whatever computer programme is used, most cladistic studies in taxonomic botany have to rely on comparison of polarized character states. And, since polarizing is achieved by comparison with one or more hypothetical sister group(s) or other outgroup(s), it involves a strong *subjective* element“ (Hervorhebung nicht im Original).

Die Polarität der Merkmale (primitiv → abgeleitet) wird aufgrund ihrer Verteilung unter den Taxa festgelegt, nicht aufgrund stratigraphischer Daten in der Paläontologie (BENTON 1998, 398). Stammbäume könnten eigentlich dadurch ihre Wurzel erhalten, daß man das älteste Fossil an ihre Basis stellt, aber so wird gewöhnlich nicht vorgegangen. STUESSY & CRI-

SCI (1984) diskutieren zahlreiche Kriterien für Primitivität und stellen fest, daß kein Lesrichtungskriterium für Merkmalszustände absolut ist. Alle haben konzeptionelle oder methodische Probleme verschiedener Art (S. 75).

DULLEMEIJER (1980, 172) kritisiert an dieser Stelle eine Zirkelhaftigkeit der Argumentation: Beim cladistischen Prozedere müsse man zunächst von mindestens drei Taxa ausgehen, einem Vorfahren und zwei Schwestertaxa. Aus dieser Konstellation werde die Apomorphie von Merkmalen abgeleitet, andererseits beruhe die Unterscheidung zwischen Vorfahre – Nachfahre auf der Bestimmung von Apomorphien. „A more disastrous circular reasoning cannot be thought of. Here again the prepresent subjective knowledge of the investigator plays a dominant part“ (DULLEMEIJER 1980, 172).

Merkmalsgewichtung

Wie in Abschnitt 3.2 bereits angemerkt wurde, ist eine Merkmalsgewichtung unvermeidlich, da auch der Verzicht darauf eine Gewichtung darstellt, nämlich die Gleichgewichtung. Auch hier kann ein subjektives Element nicht ausgeschaltet werden.

Die Bestimmung der Außengruppe

Die Außengruppe, die verwendet wird, um Apomorphien zu bestimmen, sollte möglichst eine Schwestergruppe sein, aber ihre Wahl beruht hauptsächlich auf subjektiven Erwägungen (HEDBERG 1995, 7; CRONQUIST [1987, 23] bringt einige Beispiele bei den Angiospermen). „Kladisten ... haben ... in meinen Augen entgegen ihren selbstgestellten Ansprüchen nie zeigen können, daß die Methode des Außengruppenvergleichs nicht zirkulär sei“ (BOCK 1994, S. 250).

RIDLEY (1990, 105) verteidigt dagegen den Außengruppen-Vergleich als nicht zirkelschlüssig: „Die Argumentation des Fremdgruppen-Vergleichs ist nicht zirkelschlüssig. Sie beruht auf der oft als sukzessive Annäherung bezeichneten Methode, nach der in allen Naturwissenschaften Theorien aufgestellt werden. Sobald neue Tatsachen zusammengestellt und

untersucht wurden, werden sie im Licht dieser Theorie überprüft. Stimmen sie überein, erhöht sich das Vertrauen in die Theorie. Wenn nicht, könnten sie auf eine neue Theorie hinweisen, die für die Untersuchung verwendet werden kann. Eine Theorie wird kontinuierlich anhand neuer Beweise einer Wiederholungsprüfung unterzogen, und wenn sich die Theorie verändert hat, so müßten sich ebenso unsere Interpretationen aller vorherigen Beweise ändern. Es werden keine Zirkelschlüsse gezogen, sondern es wird eine Theorie überprüft. Beim Fremdgruppen-Vergleich können wir von einer groben Vorstellung davon, was eine Fremdgruppe sein könnte, ausgehen. Passen dann weitere Befunde in diese grobe Vorstellung, so ist die Hypothese (provisorisch) bestätigt und kann zur Interpretation weiterer Fakten verwendet werden.“ Mit diesen Erklärungen wird jedoch der Zirkelargument-Vorwurf nicht entkräftet.

Weitere Einwände

CRONQUIST (1987, 15ff.) bemängelt, daß im System der phylogenetischen Systematik Parallelentwicklungen (die von einem gemeinsamen Vorfahren ausgehen) nicht angemessen gewichtet werden, obwohl gerade diese enge stammesgeschichtliche Verwandtschaft anzeigen würden. Denn Parallelentwicklungen sind von einem gemeinsamen Startpunkt aus viel wahrscheinlicher als von verschiedenen Ausgangssituationen. Parallelismen werden aber im cladistischen Prozedere nicht als Verwandtschaftsindikatoren berücksichtigt. CRONQUIST (1987, 17) findet es für das Verständnis phylogenetischer Zusammenhänge destruktiv, wenn taxonomische Gruppen allein deshalb aufgelöst würden, weil einige ihrer wichtigen Merkmale enge Parallelismen und nicht strikt monophyletisch sind. Es zeige sich aber immer mehr, daß Parallelismen häufig vorkämen.²⁷

GORDON (1999) wirft die Frage auf, ob das Konzept der Monophylie überhaupt der biologischen Realität gerecht werde. Er geht dieser Frage an den beiden Beispielen der Entstehung der Lebens und der Entstehung der Landwirbeltiere (Tetrapoden) nach und behauptet, daß polyphyletische Ansätze nicht aufgrund der

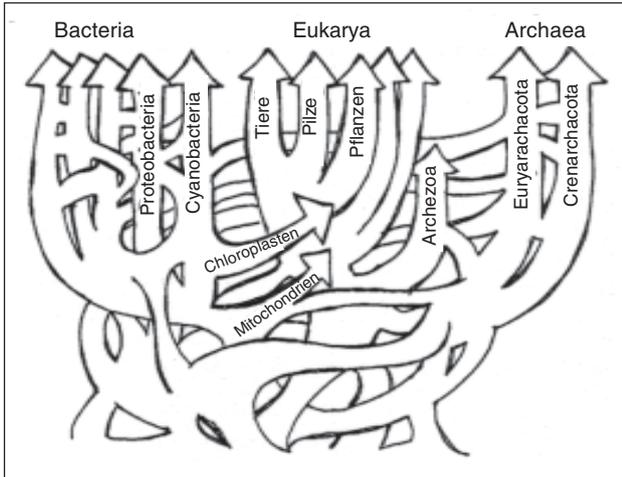


Abb. 23: Ein Stammbusch oder Evolutionsnetz wie es von DOOLITTLE (1999) vorgeschlagen wurde. Es gibt hier keine einzelne „Urzelle“, sondern eine Gemeinschaft vieler verschiedenen Organismen, die ihre Gene in starkem Ausmaß miteinander teilten. Erst später habe sich das Leben dann in die drei heutigen Domänen aufgespalten. Der damalige massive horizontale Gentransfer erkläre, warum die drei Domänen so viele Gene gemeinsam haben. (Modifiziert aus DOOLITTLE 1999)

naturkundlichen Daten, sondern aus theoretischen bzw. philosophischen Gründen als unplausibel ausgeschlossen würden (S. 339). Phylogenetische Analysen würden auf der Basis des Cladismus durchgeführt, der konzeptionell Monophylie voraussetzt. Bei der Entstehung des Lebens und der Entstehung der Tetrapoden gebe es jedoch deutliche Hinweise auf eine polyphyletische Entstehung. Aufgrund der Beobachtung, daß es ein buntes Flickmuster von Genen verschiedenster Herkunft in den einzelnen Organismen gibt, müßten unter evolutionstheoretischen Prämissen vielfache Gentransfers postuliert werden, die sich in einer komplex vernetzten „Urgemeinschaft primitiver Zellen“ ereignet hätten. Die zahlreichen (vielleicht über 100) Ausgangsformen, die an diesen Gentransfers beteiligt gewesen waren, sollen polyphyletisch entstanden sein (DOOLITTLE 1999; 2000; GORDON 1999; vgl. NEUHAUS 2000; Abb. 23).²⁸ Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß diese Feststellung den Vorstellungen der Schöpfungslehre sehr entgegenkommt (vgl. Kapitel 5, insbesondere Abschnitt 5.3.1), zumal ungeklärt ist, warum und wie sich die häufigen Gentransfers abspielten und woher die postulierte „Urgemeinschaft“ kam

(NEUHAUS 2000). Im Rahmen der Schöpfungslehre wird freilich nicht von (bisher rein hypothetischen) horizontalen Gentransfers ausgegangen, sondern die mosaikartige Verteilung der Gene als Indiz für ein „Baukastensystem“ gewertet (Näheres in Abschnitt 5.3.1).

Zum Ursprung der Landwirbeltiere stellt GORDON fest, daß die geographische Verteilung der relevanten Fossilien einen mehrfachen Ursprung favorisiere (S. 340; vgl. CARROLL 1995; 1999; vgl. Abschnitt 3.1.7). Die Ähnlichkeiten zwischen den verschiedenen Gruppen von Amphibien aus dem Oberdevon seien auf Homoplasien (Konvergenzen und Parallelismen) zurückzuführen, mithin also keine Indikatoren auf gemeinsame Vorfahren (vgl. das Zitat von CARROLL [1999, 60] in Anmerkung 22). Das heißt aber nichts anderes, als daß die Merkmalsverteilung in einem großen Ausmaß mosaikartig ausgeprägt ist, so daß sich aus ihr keine klaren phylogenetischen Linien ableiten lassen. Außerdem wird – wie oben bereits vermerkt – das Sparsamkeitsprinzip (d. h. die Annahme möglichst weniger Konvergenzen) als methodische Vorgabe der phylogenetischen Rekonstruktion in Frage gestellt. Zu einer ähnlichen Rückfrage gelangt auch FOLEY (1993, 197) angesichts eines großen Ausmaßes an Parallelentwicklungen und Konvergenzen unter fossilen Hominiden: „And yet if cladistics is itself showing that convergence is rife in the real world of evolution, then the very assumptions of cladistics are open to question. In revealing elegantly how frequently selection can lead different species to parallel each other's trajectories, cladistics may well be mapping its own methodological limits.“

Schlußfolgerungen

Der Versuch, subjektive Elemente in der phylogenetischen Systematik radikal auszuschalten, erinnert teilweise fast an den Versuch, sich an den eigenen Haaren aus dem Sumpf herauszuziehen, so etwa bei der Merkmalsgewichtung. Die biologische Realität ist zu komplex, um in der Systematik ohne eine gewisse Subjektivität auskommen zu können; anders ausgedrückt: Es sind *Festlegungen* (Konventionen) erforderlich (z. B. in der Frage, was Merkmale

sind), die von den Daten nicht erzwungen werden. Doch darf diese Feststellung nicht als Freibrief für Beliebigkeit mißverstanden werden. Vielmehr ist selbstverständlich Rechenschaft über die getroffenen Festlegungen zu geben, soweit dies durch Daten begründet werden kann.

3.4 Serielle, 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 serielle Homologien (Homonomien), sexuelle Homologien und symmetrische Homologien.

Serielle Homologien

Unter serieller bzw. repetitiver Homologie versteht man die Bauplangleichheit verschiedener Körperteile desselben Organismus. Man könnte von intraorganismischer Homologie sprechen und diese den interorganismischen oder interspezifischen Homologien gegenüberstellen. Beispielsweise sind die Vorder- und Hinterextremitäten der Wirbeltiere seriell homolog. Im Rahmen der Evolutionslehre ergibt sich bei der Erklärung serieller Homologien folgendes Dilemma (man denke dabei z. B. an die Entwicklung der Tetrapodenextremität; vgl. Abb. 24):

a) entweder wurde eine bereits ausgebildete 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 homeotischen 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 Makroevolution jedoch als

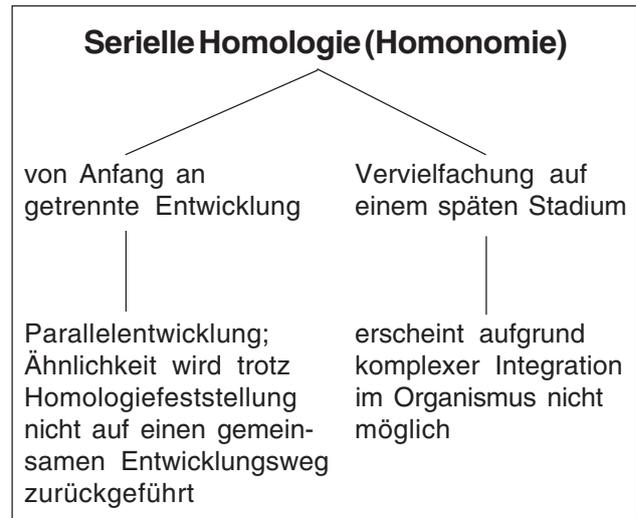


Abb. 24: Problematik der seriellen Homologie

unbrauchbar erwiesen. Dieser Weg erscheint daher nicht gangbar.

Am ehesten als brauchbares Modell für die spontane Vermehrung von Organteilen 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 einer Organvermehrung mit der Entstehung serieller Homologien (insbesondere im Tierreich) vergleichbar sind, müßte geprüft werden.

b) Als zweite Möglichkeit kann die Annahme herangezogen werden, daß bereits im Anfangsstadium der phylogenetischen Entstehung die seriellen 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 (Kiemerbögen, Seitenfalten, äußere Kiemen). Bei dieser Version besteht Erklärungsbedarf dafür, wie die weitere Entwicklung erfolgen konnte. Sie müßte nämlich einerseits parallel verlaufen, andererseits zugleich der unterschiedlichen Spezifität der vorderen und hinteren Extremität gerecht werden. Ungerichtete Mutationen sind für einen solchen Prozeß nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand jedoch überfordert; die Mechanismenfrage bleibt un-

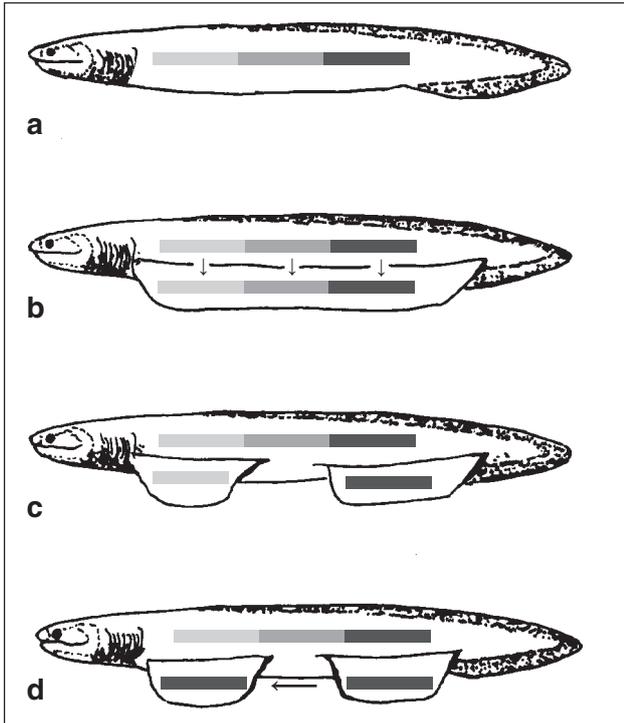


Abb. 25: Modell für die Evolution paariger Extremitäten. In heutigen Wirbeltierembryonen werden 13 paraloge *Hox*-Gen-Gruppen entlang der Körperachse exprimiert (in der Abbildung als Stab mit verschiedener Schattierung dargestellt). In dieser Weise könnten diese Gene vor der phylogenetischen Entstehung der Extremitäten exprimiert worden sein (a). Nach einer gängigen Hypothese entstanden die Flossen aus Seitenfalten (b). Diese Seitenfalte mußte weiter zweigeteilt worden sein, wobei in beiden Teilen zunächst verschiedene *Hox*-Gene exprimiert wurden (c). Eine homeotische Transformation irgendwann auf dem Weg zu den Tetrapoden führte dazu, daß in beiden Extremitäten dieselben *Hox*-Gene exprimiert werden. (Nach TABIN & LAUFER 1993)

geklärt (vgl. JUNKER & SCHERER 2001, Kap. III und IV).

Die beiden Versionen a) und b) könnten durch die Annahme verbunden werden, daß die seriell homologen Organe zwar auf getrennten Wegen entstanden sind (so sind Brust- und Bauchflossen bei den meisten Fischen ziemlich verschieden), später jedoch unter eine gemeinsame 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. LAUDER (1994, 176) weist darauf hin, daß frühe Wirbeltiere keine detaillierten Ähnlichkeiten zwischen Brust- und Bauchflossen aufweisen. Der Bau der Hinterflossen von Haifischen und Strahlenflossern ist deutlich verschieden vom Bau der Brustflossen. Mit der Entstehung der Tetrapoden, bei denen Vorder- und Hinterextremitäten eine gemeinsame funktionelle Kontrolle benötigen, sei anscheinend eine entwicklungsbiologische und genetische Koppelung eingetreten, aufgrund derer nun eine Homologie entstanden sei.²⁹ Auch dies läuft auf eine größere Gemeinsamkeit in den Nachfahren im Vergleich zu den Vorfahren hinaus.

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 sollen sie durch eine homeotische Transformation die Struktur der Hinterextremität den vorderen Gliedmaßen aufgebracht haben (Abb. 25). 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 Vorder- und Hinterextremitäten der ältesten fossilen Tetrapoden aus dem Devon sind allerdings deutlich verschieden, so daß der Zeitpunkt der postulierten homeotischen Transformation nicht sicher bestimmt werden kann. Die genetische Basis für diese postulierte Transformation ist unbekannt (TABIN & LAUFER 1993).

Man beachte, daß diese Argumentation eine Erklärung vom Ergebnis her ist. Die Beobachtungen widersprechen bisherigen bzw. früheren evolutionstheoretischen Erwartungen und laufen dem Homologieargument offenkundig zuwider. Dieses wird mit Zusatzannahmen über hypothetische Prozesse gestützt und dadurch vor Widerlegung geschützt.

Einige Biologen wollen serielle Homologien strikt aus der Homologieforschung heraushal-

ten; sie seien für die Phylogenetik uninteressant (Diskussion bei ROTH 1984; s. auch SCHMITT 1989). Damit wird jedoch ein Teil biologischer Realitäten ausgeblendet. Die Befunde liegen vor und bedürfen einer Erklärung. Die folgende Überlegung von HUBBS (1944, 294) kann verdeutlichen, weshalb serielle Homologien nicht aus der Homologieforschung herausgehalten werden können: Wenn beispielsweise eine Schuppe x des Organismus A zur Schuppe y des Organismus B homolog ist und die Schuppe y von B der Schuppe z von A homolog ist, dann ist auch Schuppe x von A homolog zu Schuppe z von A (Abb. 26). Wie kann man also einen Unterschied zwischen interspezifischen und seriellen Homologien machen?

HASZPRUNAR (1992, 16ff.; vgl. ROTH 1994, 310ff.) unterscheidet vier Typen von Homologien (vgl. Tab. 3) und macht an Beispielen klar, daß man sie nicht scharf voneinander trennen kann. Artübergreifende Homologien können auf die innerartlichen Homologie-Typen zurückgeführt werden (HASZPRUNAR 1992, 20f.). So kann durch Heterochronie eine ontogenetische Homologie zur supraspezifischen Homologie werden. Die Behauptung von AX, daß die Gleichsetzung sich wiederholender Teile in einem Organismus „etwas fundamental anderes“ sei als die Identifizierung bestimmter Strukturen zwischen verschiedenen Organismen, ist damit nicht haltbar.

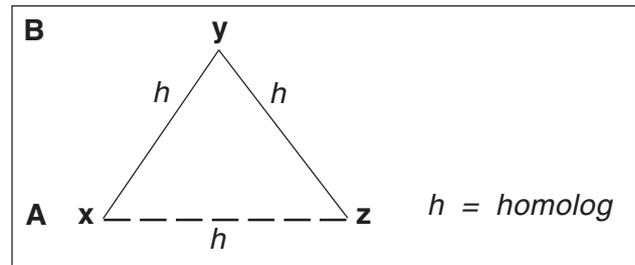


Abb. 26: Wenn Schuppe x des Organismus A zur Schuppe y des Organismus B homolog ist und die Schuppe y von B der Schuppe z von A homolog ist, dann ist auch Schuppe x von A homolog zu Schuppe z von A.

Sexuelle und symmetrische Homologien

Ähnlich problematisch unter evolutionstheoretischen Prämissen ist die Deutung von *sexuellen Homologien* (Homologien der Sexualorgane) und *symmetrischen Homologien* (Links-Rechts-Entsprechungen paariger Organe). 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 Stamm-

Tab. 3: Typen von Homologien nach HASZPRUNAR (1992, 17). Zur Bedeutung von interspezifischen Homologien für die Phylogenetik notierte HASZPRUNAR lapidar: „obvious“ (*).

	Serielle Homologie	Ontogenetische Homologie	Di-/Polymorph-Homologie	Interspezifische Homologie
Ebene des Vergleichs	gleiches Individuum zur gleichen Zeit	gleiches Individuum zu verschiedenen Zeiten	Di-/polymorphe Individuen derselben Art	verschiedene Arten
Mutationen	homeotische Mutationen	heterochronische Mutationen	Mutationen der Geschlechtschromosomen	Atavismen (vgl. Kapitel 9)
Beispiel	Federn eines Vogels	Federn von Küken und Huhn	weiße und braune Federn von Hühnerrassen	Federn eines Huhns und eines Fasans
Bedeutung für die Phylogenetik	Individualisierung	Paedomorphose, Progenesis, Neotenie usw.	Grundlage für Artbildung	„offensichtlich“*

form 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 serieller 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.

„Rudimentäre“ (primäre oder sekundäre) Geschlechtsmerkmale sind insofern von Bedeutung, als sie deutlich machen, daß Ähnlichkeit nicht notwendig auf gemeinsame Abstammung zurückgeführt werden muß. Solche Fälle legen nach KUHN (1947, 69f.) eine typologische Auffassung von Homologien nahe.

3.5 Die Suche nach dem „Wesen“ von Homologien

3.5.1 Problemstellung

In den bisherigen Abschnitten wurde dargelegt, daß Homologien *als Indizien auf gemeinsame Abstammung und als Grundlage für phylogenetische Rekonstruktionen* auf dem Wege des Formenvergleichs nicht sicher bestimmt werden können. STEVENS (1984b) versteht Homologien als „what remains unchanged in the face of change“; ROTH (1991) als „what is conserved in

evolution“. Was aber ist das Konstante im Fluß der Evolution (sofern diese vorausgesetzt wird), das sozusagen entgegen allen Selektionsdrücken und Veränderungen „eingerammt“ ist? Und woran kann diese Konstante sicher erkannt werden, wenn nicht an den Strukturen selber?

Und weiter: Was ist das „Wesen“ von Homologien angesichts der Tatsache, daß es keine unmittelbare Kontinuität von fertigen Strukturen zu ebensolchen der nächsten Generation gibt? Beispielsweise entstehen Flügel nicht aus Flügeln, sondern entwickeln sich über den „Umweg“ einer weitgehend undifferenzierten befruchteten Eizelle. Aufgrund dieser Tatsache stellt RIEPPEL (1994) fest, daß Homologie keine historische oder materielle Identität sein kann, sondern eine abstrakte oder logische Beziehung bedeutet.

Der Schlüssel für ein tragfähiges biologisches Homologiekonzept („*transformational homology*“) könnte in ontogenetischen Entwicklungswegen oder noch weiter zurück in den Genen liegen.³⁰ Kann also eine Klärung der Homologieverhältnisse durch Einbeziehung der „unteren Ebenen“ (Ontogenese, Genetik) herbeigeführt werden? Dieser Frage wird im folgenden nachgegangen.

Der Begriff „Homologie“ wird in diesem Abschnitt im vergleichend-biologischen Sinne und im Sinne des genannten „Konstanzfaktors“ verwendet („what is conserved in evolution“ – ROTH 1991).

3.5.2 Entsprechen homologen Organen homologe Entwicklungswege und homologe Gene?

Im Rahmen der Evolutionslehre wird man am ehesten erwarten, daß homologen Organen homologe Gene und homologe ontogenetische Entwicklungswege entsprechen (vgl. Abb. 27; vgl. STEVENS 1984b, 398). Beides ist jedoch nicht der Fall. „With growing knowledge the idea of sameness became more refined by the realization that there are various aspects to it: the same structural organization ..., the same developmental origin ..., the same developmental constraints ..., the same (genetic) information ... Most difficulties with the homology concept

are because these various aspects of sameness are not congruent“ (WAGNER 1994, 274). Strukturelle Homologien können bestehen bleiben, auch wenn sich die zugrundeliegenden entwicklungsbiologischen, molekularen und genetischen Prozesse bzw. Vorgaben ändern. Die empirischen Befunde mehren sich, wonach keine Entsprechung zwischen genetischer, entwicklungsbiologischer und morphologischer Evolution besteht (MÜLLER & NEWMAN 1999, 70; vgl. ABOUHEIF 1999; ABOUHEIF et al. 1997; ALBERCH 1985; BOLKER & RAFF 1996; DICKINSON 1995; HALL 1995; MINDELL & MEYER 2001; MÜLLER 1996).³¹ Schon DARWIN hatte in späteren Auflagen von *Origin of species* sich – im Gegensatz zu HAECKEL – vorsichtig bezüglich des Zusammenhangs von Ontogenese und Phylogenese geäußert (HALL 1995, 4, 7). Homologien lassen sich daher nicht (jedenfalls bei weitem nicht durchgängig) durch Bezugnahme auf ontogenetische Entwicklungswege oder auf homologe Gene definieren (Beispiele folgen in Abschnitt 3.5.3). Daher sind neue Homologiedefinitionen gefragt (s. u.) und die Hoffnung auf eine universell anwendbare Definition scheint zu schwinden; dieses Ziel scheint sogar nicht einmal mehr erstrebenswert zu sein: „... arriving at a consensus for a modern definition of 'homology' does not appear to be an achievable goal“ (BUTLER 2000, 39). BOLKER & RAFF (1996, 493) sehen als einzige Gemeinsamkeit in den Versuchen, eine einzige, klare und eindeutige Definition für „Homologie“ zu entwickeln, die Einsicht, daß es eine solche Definition bisher nicht gebe. LAUDER (1994, 153) hält die Suche nach dem „Ort“ der Homologie gar für verfehlt. Dabei meint er mit „Ort der Homologie“ eine bestimmte Klasse von Daten, die als „a priori-Kriterium“ am ehesten auf homologe Ähnlichkeit hinweise (S. 156f.). Eine solche Klasse gebe es nicht; Homologien könnten nur *a posteriori* im Rahmen phylogenetischer Untersuchungen bestimmt werden. Damit wird insgesamt zirkelschlüssig argumentiert: Homologien sollen Grundlage für die Phylogenese sein; diese aber wird benötigt, um Homologien zu erkennen (vgl. Abschnitt 2.3).

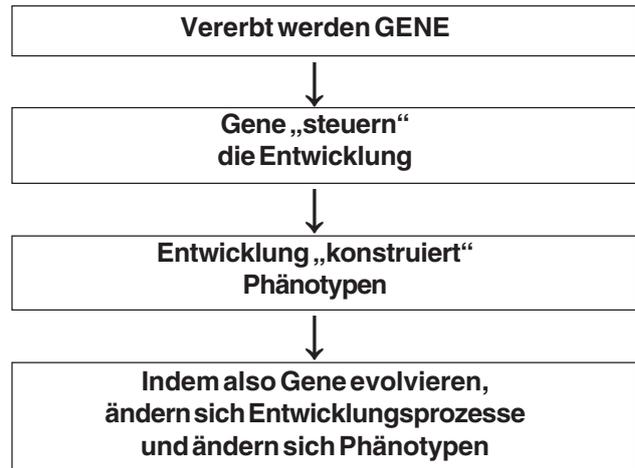


Abb. 27: Nach der neodarwinistischen Sicht von Evolution sollten homologe Organe homologen Genen und homologen Entwicklungswegen entsprechen (nach WELLS & NELSON 1997). Diese Erwartung drückt beispielsweise STEVENS (1984b, 398) aus: „The young stages of the organism are usually thought to be the most conservative and least open to change.“

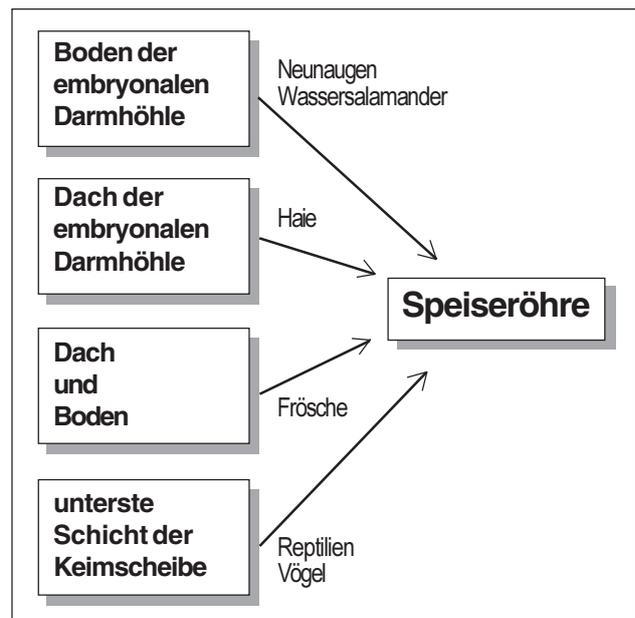


Abb. 28: Aus verschiedenen embryonalen Regionen entstehen bei verschiedenen Arten homologe Organe.

3.5.3 Homologien und ontogenetische Entwicklungswege

Homologe Strukturen werden oft auf verschiedenen Wegen ausgebildet (Beispiele bei PETER 1922; NAEF 1926; DE BEER 1971; ALBERCH 1985; vgl. WAGNER 1989a, 1163; PANCHEN 1992, 192; RIEPPEL 1993, 25; WELLS & NELSON 1997; ABOUHEIF 1997; Abb. 28). Homologe Organe können

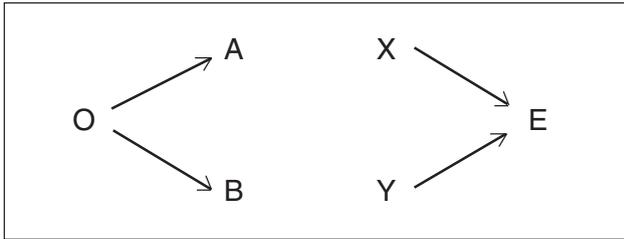


Abb. 29: Ein gemeinsames embryonales Stadium O kann sich unter verschiedenen Bedingungen oder in verschiedenen Arten in verschiedene Adultstrukturen A oder B differenzieren. Umgekehrt können verschiedene embryonale Entwicklungsabfolgen (X, Y) zu einer homologen Adultstruktur E führen. (Nach ALBERCH 1985)

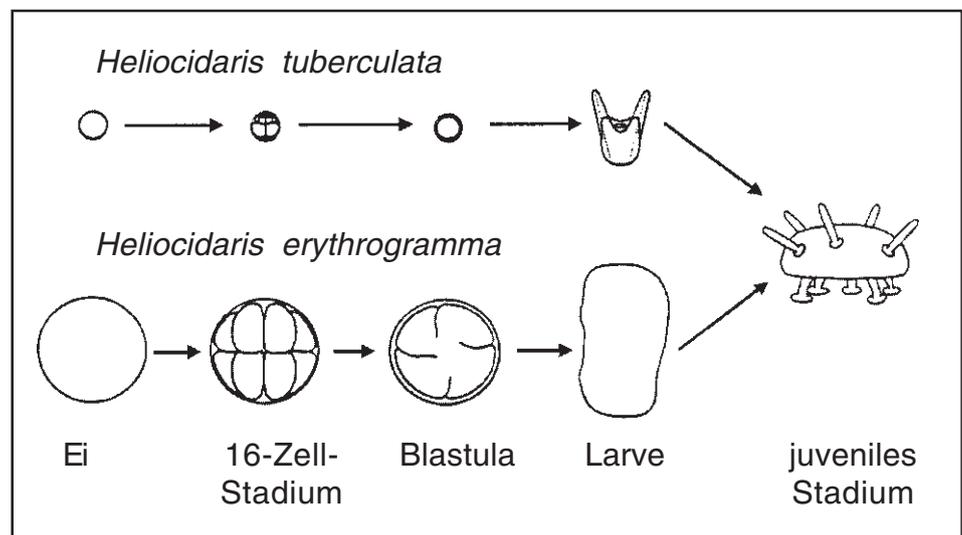
(auch bei nahe verwandten Formen) aus verschiedenen Körpersegmenten und sogar aus verschiedenen Keimblättern gebildet werden; dafür gibt es zahlreiche Beispiele, wie SZARSKI (1949, 125) bemerkt (siehe auch STARCK 1950, 96; JARDINE 1967, 127). SZARSKI (1949, 127) weist darauf hin, daß der Entwicklungsbiologe SPEMANN zur Schlußfolgerung gelangte, daß es unmöglich sei, eine Definition für „Homologie“ auf den Errungenschaften der experimentellen Embryologie aufzubauen (vgl. SPEMANN 1915, 83f.³²; s. auch PETER 1922). Abb. 29 verdeutlicht die Problematik: Aus einem gemeinsamen embryonalen Stadium können unter verschiedenen Bedingungen oder in verschiedenen Arten unterschiedliche Strukturen entstehen. Umgekehrt können auf verschiedenen ontogenetischen Entwicklungswegen homologe Adultstrukturen entstehen; das gilt für grundlegende Teile des Wirbeltierbauplans wie

das Neuralrohr, die Vorniere oder den Verdauungstrakt (SHUBIN 1994a, 250). Solche Beispiele hält ALBERCH (1985, 51) eher für die Regel als für die Ausnahme. Ein Beispiel dazu zeigt Abb. 30.

Besonders bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß die ersten Stadien der ontogenetischen Entwicklung der verschiedenen Wirbeltierklassen extrem unterschiedlich sind (Abb. 31, vgl. Abschnitt 8.1). Bezüglich der ersten Stadien der individuellen Entwicklung kann von einer Entsprechung von homologen Organen und homologen Entwicklungswegen keine Rede sein.

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang auch das schon lange bekannte Phänomen, daß Regenerationen von Organen auf anderen Entwicklungswegen verlaufen können als die Bildung des ursprünglichen Organs (s. z. B. HALL 1995, 21ff.; SANDER 1989). Ein Beispiel dafür ist die Regeneration der Linse bei Amphibien, die von peripheren Zellen der Iris ausgeht. Diese Iriszellen entdifferenzieren sich, bilden keine Irisproteine mehr, beginnen mit Zellteilungen und der Synthese von Linsenproteinen und bilden eine neue Linse, die in das Auge funktional integriert wird. Dieser Mechanismus der Bildung der Linse ist völlig verschieden von der embryonalen Linsenbildung, die vom Ektoderm des Gehirns ausgeht (HALL 1995, 23). Gemeinsame Entwicklungsmechanismen können daher als generelles Kriterium zur Erkennung homologer Strukturen nicht gefordert werden.

Abb. 30: Bei zwei Arten der Seeigel-Gattung *Heliocidaris* wird das Juvenilstadium auf verschiedenen Entwicklungswegen erreicht. (Nach WELLS & NELSON 1997)



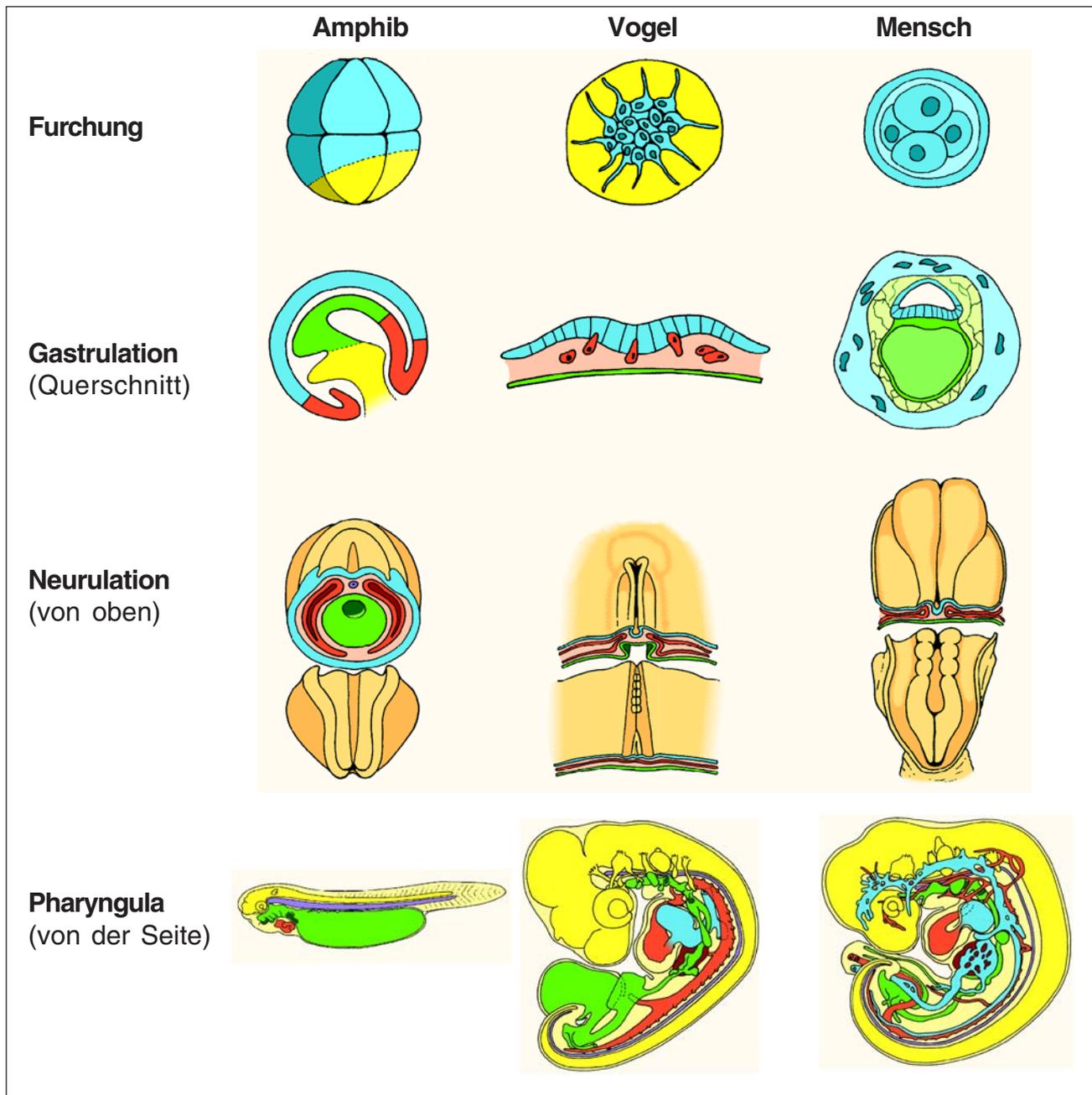


Abb. 31: Stadien der ontogenetischen Frühentwicklung bis zur Körpergrundgestalt (Pharyngula) bei Amphibien (Frosch), Vögeln (Hühnchen) und dem Menschen. Der Vergleich zeigt deutliche Verschiedenheiten hinsichtlich des Erscheinungsbildes und des Entwicklungsablaufs bei den einzelnen Wirbeltierklassen. Auch bei Erreichen des typischen Wirbeltierbauplans (Pharyngula) bleiben die klasseneigenen Merkmalsmuster erkennbar. (Nach HINRICHSSEN 1991 und DREWS 1993 sowie JUNKER & SCHERER 2001)

Diese Befunde entsprechen nicht den evolutionstheoretischen Erwartungen und verursachen 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). HALL (1995, 21) geht noch weiter: Die

lang anhaltende Stabilität bzw. Unveränderlichkeit der Homologien stehe in scharfem Kontrast zur Labilität der ontogenetischen Entwicklungsprozesse – im Gegensatz zur bisher vorherrschenden Auffassung.³³

Ein aufschlußreiches Fallbeispiel (Entstehung des Mittelohres) erörtert ULLRICH (1994). Er stellt fest (1994, 15): „Phylogenetische, am Biogenetischen Grundgesetz Haeckels orien-

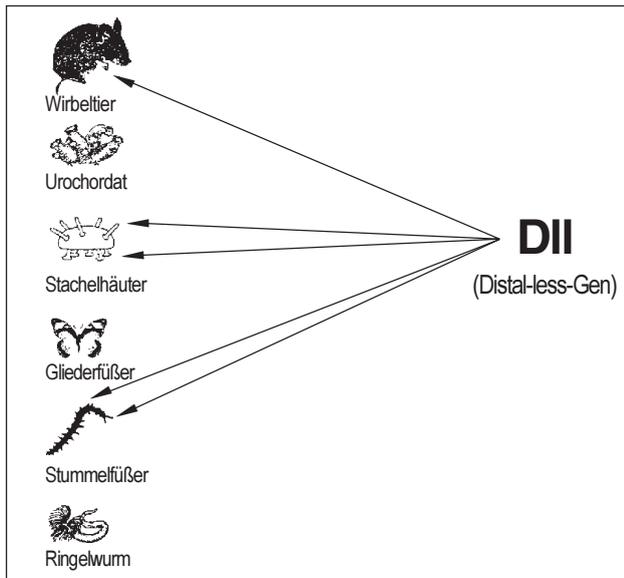


Abb. 32: Assoziation zwischen einem bestimmten Regulationsgen und mehreren nicht-homologen Strukturen. Das *Distal-less-Gen* (*Dll*; *Dlx* in Mäusen) codiert für eine Homeodomäne. Dieses Protein wird während der Embryonalentwicklung verschiedenster Tierstämme (wie abgebildet) exprimiert, in z. T. sehr verschiedenen, nicht homologen Strukturen (Pfeile): Extremitäten (Maus), Röhrenfüße und Stacheln (Echinodermen) und Lobopoden und Antennen (Stummelfüßer). (Nach WELLS & NELSON 1997) HALL (1995, 25) bemerkt dazu: „To claim that homologous structures need not have common genetic bases may seem counterintuitive (or even heretical!). Surely, the statement that structures are homologous because they 'can be traced back to the same feature in the presumptive common ancestor' implies a commonality of genetic processes, and just as surely, I am claiming that it does not.“

tierte Homologiebetrachtungen zur Mittelohrentstehung bei Wirbeltieren führen bei Berücksichtigung aufeinanderfolgender Stadien der Ontogenese zu völlig gegensätzlichen Resultaten.“ Die Herleitung der Mittelohrknochen der Säugetiere aus bestimmten Kieferknochen der Reptilien beruft sich u. a. auf die anatomisch-topographischen Verhältnisse der knorpelig angelegten Mittelohranlagen bei den Säugern. Die Situation im vorangehenden Blastemstadium spricht dagegen dafür, die Mittelohrknochen der Reptilien mit denen der Säugetiere zu homologisieren, „weil in beiden Fällen die angesprochenen Strukturen Entwicklungsprodukte des zweiten und nicht des ersten Pharyngealbogens“ seien (ULLRICH 1994, 15, nach OTTO 1984). Je nach zugrundegelegtem ontogeneti-

chem Entwicklungsstadium können also verschiedene Homologieverhältnisse, die sich gegenseitig ausschließen, begründet werden.

Sogar das klassische Beispiel der Vergleichenden Biologie, die Ähnlichkeit der Extremitätenknochen der Tetrapoden, kann nicht durch Ähnlichkeiten im ontogenetischen Entwicklungsverlauf begründet werden. Denn die ähnlichen Knochenmuster entstehen in verschiedenen Arten aus verschiedenen Abfolgen von Knorpelbildungen (WELLS & NELSON 1997, 16).³⁴ Die verschiedenen Tetrapodengruppen besitzen kein gemeinsames Vorknorpelstadium der Skelettentwicklung der Extremitäten, welches die Ausprägung ancestraler adulter Extremitäten primitiver Tetrapoden rekapituliert (HINCHLIFFE 1989, 217; HINCHLIFFE 1990; HINCHLIFFE & GRIFFITHS 1983³⁵).

Die Erklärung der Konservierung anatomischer Merkmale trotz verschiedener Funktionen und entsprechend postulierter Anpassungsdrücke (z. B. beim Extremitätenskelett) durch Entwicklungszwänge hat also ihre Tücken, denn ontogenetische Entwicklungswege sind oft variabler als die Merkmale, die durch sie gebildet werden (WAGNER & MISOF 1993, 449).³⁶ Die weitverbreitete Meinung, frühe Entwicklungsstadien seien konservativ, weil jede frühe Störung wahrscheinlich spätere Abfolgen beeinflusst, entspricht nicht den Tatsachen. WAGNER & MISOF (1993, 450) bringen eine Tabelle von Beispielen, wo das nicht so der Fall ist. Die Lagebeziehungen auf morphologischer Ebene haben offenbar mehr Gewicht als die plastischen ontogenetischen Entwicklungsvorgänge (RIEPEL 1993b, 25).³⁷

3.5.4 Homologe Organe und homologe Gene

Homologe Gene und homologe Adultstrukturen entsprechen sich häufig ebenfalls nicht. Gegen diese Entsprechung steht vor allem die universelle Verbreitung homeotischer Gene. In vielen Fällen beeinflussen homologe Homeobox-Gene die Bildung nicht-homologer Strukturen. Wenn man die Situation bei Insekten mit den Verhältnissen bei Wirbeltieren vergleicht, ist Nicht-Entsprechung sogar häufiger anzutreffen als Entsprechung (GALIS 1996, 402). Einige Beispiele:

- Das *Brachyury (T)*-Gen spielt bei Wirbeltieren eine Rolle bei der Entwicklung der Chorda, während das homologe Gen bei Insekten die Bildung des Enddarms beeinflusst (GALIS 1996, 402).

- Mäuse besitzen ein Gen, das sehr ähnlich ist wie dasjenige, das die Antenne einer Fliege in ein Bein verwandeln kann (*antennapedia*). Bei Mäusen beeinflusst das betreffende Gen den hinteren Gehirnteil.

- Obwohl Mäuse und Fliegen ein ähnliches Gen besitzen, das die Entwicklung des Auges beeinflusst, ist das Facettenauge der Fliege grundverschieden vom Kameraauge der Maus (vgl. dazu ABOUHEIF 1997, 407).

- Die Expression des Gens *fringe* bestimmt die Region, in welcher sich sowohl bei Fliegen als auch bei Vögeln die Extremitäten bilden, obwohl die Mechanismen jeweils völlig verschieden sind (GILBERT & BOLKER 2000, 538).

- Tetrapoden besitzen abgeleitete Extremitäten; das Autopodium (Fingerknochen) ist nicht homolog mit den Flossenstrahlen (MÜLLER 1996, 9f.). Obwohl nun die Flossenstrahlen der Teleostier-Fische hochspezialisiert sind, werden nach bisherigen Untersuchungen dieselben *Hox*-Gene wie bei den Gliedmaßen der Landwirbeltiere exprimiert. Die Rolle der *Hox*-Gene scheint nur in der Regulation des Grundmusters zu liegen. Die evolutionären Änderungen von Flosse zu Tetrapodenextremität müßten sich offenbar auf untergeordneten Ebenen abgespielt haben oder es müßte sich der epigenetische Kontext geändert haben, in welchem *Hox*-Gene exprimiert werden (MÜLLER 1996, 10f.). „Highly conserved molecular mechanisms may be used in radically different developmental contexts, indicating that the machinery of development consists of modular units that become recombined during evolution“ (MÜLLER 1996, 11).

- Auch innerhalb der Insekten finden sich Beispiele dafür, daß homologe Homeobox-Gene bei der Bildung nicht-homologer Strukturen beteiligt sind. Beispielsweise ist das Gen *distalless* bei *Drosophila* bei der Formung von Beinen und Flügeln der erwachsenen Tiere beteiligt, beim Schmetterling *Precis coenidis* dagegen wird es in den larvalen Vorbeinen exprimiert und in den Flügelbereichen, in welchen Augenflecken entstehen (GALIS 1996).

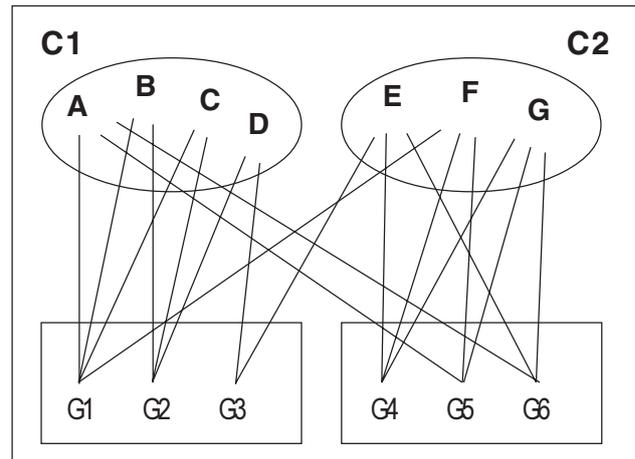


Abb. 33: Zwischen Genen (G1 – G6) und Merkmalen (A-G) bzw. Merkmalskomplexen (C1 und C2) bestehen komplexe Beziehungen. (Nach WAGNER 1996)

- Die *eyeless*-Mutation führt bei *Drosophila* zum Verlust der Augen. Nach einigen Generationen von Inzucht zwischen homozygoten *eyeless*-Mutanten erscheinen die Augen wieder. Da die betreffenden Tiere nach wie vor das Wildtyp-Allel von *eyeless* nicht besitzen, müssen andere Gene für *eyeless* eingesprungen sein (HALL 1995, 24).

Die homeotischen Gene fungieren offenbar als Schalter zwischen alternativen Entwicklungswegen, während die Information für die resultierenden Strukturen woanders liegt (WELLS & NELSON 1997, 15). Evolutionstheoretisch wird argumentiert, daß es eine gewisse Unabhängigkeit der Evolution von Genen und Entwicklungsmustern einerseits und von der Merkmalsevolution andererseits gibt (MÜLLER 1996, 11). Weiter wird hier an eine „genetische Übernahme“ („co-option“) bei der Regulation der Ontogenese nicht-homologer Strukturen (z. B. des Facetten- und des Linsenauges) gedacht (ABOUHEIF 1997, 407; vgl. BOLKER & RAFF 1996, 492; s. u.).

Einen Überblick über die Entsprechung von homologen Genen und homologen Strukturen gibt WRAY (1999). Eine Entsprechung kann am ehesten *innerhalb* von Tierstämmen festgestellt werden, während es nur wenige Übereinstimmungen zwischen verschiedenen Stämmen gibt (WRAY 1999, 193). Die meisten Regulationsgene sind in verschiedenen Entwicklungsphasen aktiviert und zwar gewöhnlich bei nicht-homologen Strukturen und oft bei nicht verwandten Entwicklungsprozessen. Die Assoziation

zwischen einem bestimmten Regulationsgen und mehreren nicht-homologen Strukturen scheint eher die Regel als die Ausnahme zu sein (WRAY 1999, 195; vgl. Abb. 32 und 33). WRAY stellt weiter fest, daß die Bedeutung dieser „Eine-zu-viele-Entsprechung“ („one-to-many mapping“) für die Evolutionstheorie bisher wenig Beachtung gefunden habe. Klar sei jedoch, daß die Anwesenheit eines bestimmten Regulationsgens in zwei Arten kein sicherer Hinweis darauf ist, daß die betreffenden Strukturen, in denen die Gene exprimiert werden, homolog sind. Die Beziehung zwischen Genen und morphologischen Strukturen könnte erst nach einer Analyse der ontogenetischen Entwicklungswege verstanden werden. Genetische Ähnlichkeit reicht also genausowenig wie morphologische Ähnlichkeit aus, um eine Homologie schlüssig zu begründen (GALIS 1996, 403).³⁸

Man kann freilich argumentieren, daß die für die eigentliche Form verantwortlichen Gene doch homolog sein könnten; sie sind eben nicht bekannt. Definitiv nicht-homolog seien nur häufig die Strukturen, die durch gleiche „Schaltorgane“ kontrolliert werden. Das ist aber unter evolutionstheoretischen Prämissen erstaunlich genug und läßt Fragen nach den Mechanismen und Selektionsdrücken aufwerfen (s. u.).

Daß ein einfaches Ablesen von morphologischen Homologien an Genen nicht möglich ist, stellen auch ABOUHEIF et al. (1997, 433) fest, indem sie darauf hinweisen, daß weitere Informationen benötigt werden, um Aussagen über mögliche Homologieverhältnisse machen zu können: Benötigt werde eine stabile Phylogenie der Taxa, eine Rekonstruktion der evolutionären Geschichte der Gene, deren Expression verglichen wird, eine umfangreiche taxonomische Stichprobe sowie ein detailliertes Verständnis der vergleichenden Anatomie und Embryologie.³⁹ Zu einer ähnlichen Schlußfolgerung gelangt HALL (1999, 245) in seiner Zusammenfassung des *Novartis Foundation Symposiums* über Homologie: Lösungen zur Homologieproblematik könnten nur gefunden werden, wenn die Beziehungen zwischen Genen, Entwicklungswegen und Adultstrukturen aufgeklärt werden.⁴⁰

Als Zwischenergebnis kann festgehalten werden, daß die Existenz von Homologien nicht nach dem neodarwinistischen Erklärungssche-

ma von unten nach oben (Abb. 27) begründet werden kann. Eine strikt hierarchische Vorstellung des Organismus (Gene → Entwicklung → Phänotyp) muß aufgegeben werden (MINELLI 1998, 341). Wir werden darauf weiter unten in Abschnitt 3.5.6 zurückkommen.

Weiter zeigt sich, daß einer der wichtigsten Begriffe der zoologischen Disziplinen und der Vergleichenden Anatomie – Homologie – nach wie vor nicht exakt definiert werden kann (HALL 1994, 2) – eine Feststellung die bereits SZARSKI (1949, 127) vor über 50 Jahren machte.⁴¹

3.5.5 Konsequenzen: Neue Homologiekonzepte

Für die Homologieproblematik bedeuten die vorgestellten Befunde, daß der Nachweis ähnlicher molekularer Mechanismen und ähnlicher ontogenetischer Stadien und Abfolgen nicht genügt, um Homologie von Adultstrukturen zu demonstrieren. Das gilt auch für andere Daten oder Eigenschaften, die in der Vergangenheit als Schlüssel zur Bestimmung historisch bedingter Homologien vorgeschlagen wurden (MINDELL & MEYER 2001, 435). Das Homologiekonzept muß aufgrund solcher Befunde neu durchdacht werden. Die Phänomene, an denen sich ein Durchpausen gemeinsamer Vorstufen zeigt, müssen neu bestimmt werden. Was ist die „Einheit des Vergleichs“? („unit of comparison“) (RIEPEL 1994, 73). HASZPRUNAR (1992, 16) schlägt als Grundlage für den Formenvergleich ausgeprägt komplexe oder abgrenzbare Merkmale vor, deren Struktur oder Muster klar erkennbar ist.⁴² Und MÜLLER (1996, 11) ist der Auffassung, daß ein „systemisches“ oder „funktionales“ Konzept von Homologie benötigt wird, wenn morphologische Homologien von genetischen und entwicklungsbiologischen Mechanismen teilweise unabhängig sind.⁴³ Was wird dazu konkret vorgeschlagen?

Homologie von Prozessen

GILBERT et al. (1996, 364) und GILBERT & BOLKER (2000, 438ff.) setzen anstelle der Homologie von Strukturen eine *Homologie von Prozessen* in der ontogenetischen Formbildung. Nach die-

sem Konzept läge eine Homologie vor, wenn die Formbildung von Organen durch homologe Prozesse erfolgt, nicht aber, wenn strukturell homologe Organe auf verschiedenen ontogenetischen Wegen erreicht werden. Die Ontogenese fungiert hier also nicht nur als *Hilfsmittel* zum Erkennen von Homologien, sondern ist Basis für eine Neudefinition von „Homologie“ (vgl. BOLKER & RAFF 1996, die sich mit diesen Ansatz kritisch auseinandersetzen). GILBERT et al. (1996) schlagen in diesem Zusammenhang eine neue Konzeption morphogenetischer Felder vor. Sie würden durch die Interaktion von Genen und Genprodukten erzeugt und definiert durch Information, die in räumliche Gegebenheiten übersetzt werde. Während nach früheren Vorstellungen Felder durch anatomische und cytoplasmatische Gegebenheiten ohne Zusammenhang mit dem Erbgut definiert worden seien, basieren sie nach den neuen Vorstellungen auf genetisch definierten Interaktionen zwischen Zellen. Das Wirken morphogenetischer Felder in der Ontogenese sei zu Unrecht von den Genen als (alleinigen) vermeintlichen Formagentien zurückgedrängt worden. Homologien seien nun auf der Ebene morphogenetischer Felder zu suchen. Homologe morphogenetische Felder können innerhalb desselben Organismus existieren (serielle Prozeßhomologie) oder bei verschiedenen Organismen (orthologe Prozeßhomologie). Homologe Gene können in verschiedenen Feldern eine verschiedene Rolle spielen. Die Felder sind in gewissem Sinne „Ökosystemen“ vergleichbar, da der Ausfall bestimmter Gene unter bestimmten Bedingungen ausgeglichen werden kann (GILBERT et al. 1996, 367).

Auch HINCHLIFFE (1990) plädiert anhand des Beispiels der ontogenetischen Entwicklung der Tetrapodenextremitäten für eine Homologie von Prozessen. Die Homologie der Extremitäten verschiedener Wirbeltiergruppen könne nicht auf dasselbe archetypische Muster zurückgeführt werden, sondern beruhe auf einem gemeinsamen Prozeß, auf einer ähnlichen Abfolge von Interaktionen während der Entwicklung und nicht auf einer sehr ähnlichen Konstellation sich entwickelnder Skelettelemente (HINCHLIFFE 1990, 123, 126, 129), wie weiter oben schon vermerkt wurde.

Schon L. V. BERTALANFFY hatte 1936 in ähnli-

chem Sinne vorgeschlagen, solche Organe als homolog zu bestimmen, die unter entsprechenden organisierenden Bedingungen entstanden sind (vgl. STARCK 1950, 960). Damit wird „nicht mehr das materielle Anlagensubstrat, sondern die Dynamik des Entwicklungsablaufes“ als entscheidendes Kriterium zugrundegelegt (STARCK 1950, 960).

Was steuert die Formbildung? An dieser Stelle wird ein grundsätzliches Problem deutlich, nämlich das der Agentien der Formbildung. Kann durch die genetische Information alleine überhaupt die Formbildung des Phänotyps verständlich gemacht werden? Wo liegt überhaupt das Pendant zur phänotypischen Form? Die homeotischen Gene sind es nach dem Dargelegten nicht; was dann? Die Gene stellen das Baumaterial zur Verfügung; dieses bedingt aber nicht die Form. Gene sind dafür verantwortlich, welche Moleküle ein Organismus produzieren kann, doch die molekularen Komponenten determinieren im allgemeinen nicht die Form der Organismen (GOODWIN 1985, 32).⁴⁴ NIJHOUT (1990) kritisiert verbreitete Formulierungen, wonach „Gene die Entwicklung kontrollieren“ oder „Genome das Programm für die Entwicklung“ bereitstellten. „The only strictly correct view of the function of genes is that they supply cells, and ultimately organisms, with chemical materials“ (S. 444). Im Bild gesprochen: Die Fahrt eines Autos könne nicht durch das Lenkrad erklärt werden, auch wenn dieses notwendig ist (S. 442). Diese komplexe Problematik soll hier nicht weiter ausgebreitet werden, doch dürfte deutlich geworden sein, daß die Inkongruenz zwischen homologen Genen, Entwicklungswegen und Organen mit der Formbildungsproblematik eng verknüpft ist.

Entwicklungsmodule als Homologieanzeiger

WAGNER (1989a, 1163) präsentiert folgende Homologie-Konzeption: Er stellt zunächst heraus, daß zu Homologien die drei Kennzeichen „Konservierung“, „Individualität“ und „Einzigartigkeit“ gehören. Um diese drei Eigenschaften von Homologien zu erklären seien nicht alle Aspekte der Entwicklung von gleicher Bedeutung. Homologie impliziere die Existenz historisch erworbener und genetisch regulierter Entwicklungszwänge. Ein Muster phänotypischer Variation müsse aber nicht mit einem invarianten Entwicklungsweg gekoppelt oder durch ihn verursacht sein. Es bestehe keine Notwendigkeit zu erwarten, daß Homologien ähnliche oder identische Entwicklungswege besitzen. (Ursprünglich war diese Erwartung

aber evolutionstheoretisch motiviert vorhanden.) Nur bestimmte Eigenschaften des Entwicklungssystems müssen konserviert werden, damit die drei o. g. Eigenschaften erklärt werden (S. 1164).

Nach WAGNER (1989b) laufen diese Überlegungen darauf hinaus, sog. „Entwicklungsmodule“ als Homologieanzeiger zu betrachten (vgl. auch WAGNER 1994; 1996; 1999). Strukturen sind homolog, wenn sie gleichen Entwicklungszwängen unterliegen und individualisierte Teile des Phänotyps sind: „Structures from two individuals or from the same individual are homologous if they share a set of developmental constraints, caused by locally acting self-regulatory mechanisms of organ differentiation. These structures are thus developmentally individualized parts of the phenotype“ (WAGNER 1989b, 62). „A homolog (or homologous structure), as the term is used here, is a heritable semiautonomous unit of the phenotype that gains its individuality with respect to the rest of the body by its unique developmental organization and has been acquired only once in the history of the group of animals possessing this character“ (WAGNER 1989a, 1169). Ähnlich definiert MÜLLER (1996, 5) Homologien als „the establishment and conservation of individualized structural units in organismal evolution“ (vgl. auch RIEPPEL 1994, 92).

Kritik

An die neuen Homologiekonzeptionen (Prozesshomologien, Entwicklungsmodule) müssen einige kritische Fragen gestellt werden:

Auch Entwicklungsmodule könnten konvergent entstanden sein. Zunächst stellt sich genauso wie bei klassischen Homologiekonzepten auch hier die Frage, woran erkannt werden kann, daß (bzw. ob) solchermaßen bestimmte Homologien nur einmal entstanden sind. Diese Frage bleibt hier ebenso ohne sichere Antwort. Weder Entwicklungszwänge noch epigenetische Interaktionen schützen Entwicklungsabläufe vor evolutivem Wandel, stellt HALL (1992, 194) fest; gerade dieser Umstand verhindere eine Kopplung von Homologien von Endstrukturen mit Entwicklungsvorgängen, was durch zahlreiche Beispiele belegt wer-

de. Daher sei es fragwürdig, gleiche Entwicklungsprozesse als obligatorische Erfordernis für die Bestimmung von Homologien zu betrachten.⁴⁵ RIEPPEL & GRANDE (1994, 248) machen zur Verdeutlichung dieser Kritik folgendes Gedankenexperiment: Es könnte sein, daß zwei *konvergente* Strukturen sowohl morphologisch sehr ähnlich seien als durch ähnliche ontogenetische Transformationen entstünden. Nach biologischen Kriterien müßten sie als homolog angesehen werden; nur ein Kongruenztest unter Hinzuziehung weiterer Merkmale könne Argumente bringen, ob es sich um eine phylogenetische Homologie oder um Konvergenz handle. Es wird deutlich, daß genau dieselbe Kritik, die bei den klassischen Homologiekriterien angebracht werden kann, auch hier greift (vgl. Abschnitt 3.1.3).

Sind „Entwicklungszwänge“ empirisch nachweisbar? RIEPPEL (1994, 66f.) kritisiert, daß die Zurückführung von Ähnlichkeiten individualisierter Entwicklungseinheiten (sensu WAGNER) auf gemeinsame Entwicklungszwänge zwar in sich schlüssig sei, jedoch keine empirische Basis habe (vgl. RIEPPEL & GRANDE 1994, 246ff.). Strukturelle Gleichheit wird zunächst durch Entwicklungszwänge erklärt, die ihrerseits mit dem Hinweis auf strukturelle Gleichheit begründet würden (Zirkelargument). Solange kein kausaler Mechanismus für die Invarianz der Entwicklung gefunden würde, sei der Verweis auf „Entwicklungszwänge“ empirisch leer und nur eine Umschreibung für die strukturelle Gleichheit. *Warum* aber sind die Entwicklungszwänge gleich? Wenn dazu auf gemeinsame Abstammung verwiesen wird, wird die Homologie nicht mehr nur durch kausale Entwicklungsmechanismen erklärt, sondern durch die Stammesgeschichte. „While similarity of developmental constraints may cause similarity of structure, no explanation is offered as to why developmental constraints are shared, nor is it even necessary to address the issue as to whether similar developmental constraints are shared because of chance, because of independent acquisition, because of hidden affinities determined by a Creator, or because of common descent“ (RIEPPPEL 1994, 67f.).

RIEPPPEL stellt also fest, daß Homologiekonzepte ohne kausale Erklärungen ahistorisch

(ohne Zusammenhang mit einem Ursprungskonzept) bzw. zirkulär seien. „... how is it possible to recognize similarity independent of its causal explanation – indeed a necessity if circular reasoning is to be avoided!“ (RIEPEL 1994, 68).

Wenn aber die Testbarkeit eines „biologischen Homologiekonzepts“ – abgesehen vom Kongruenztest – (derzeit noch?) in Frage gestellt ist, erscheint das Konzept als solches fragwürdig.

Wie werden Entwicklungsmodule aufgebaut?

Nach WAGNER können neue Gene in einen mit ihnen bislang unverknüpften Entwicklungsprozeß eingebracht werden: genetische Piraterie („genetic piracy“) bzw. genetische Übernahme („co-option“; s. o.). WAGNER (1989a) operiert mit „generative rules of pattern formation“ und „ontogenetic networks“; durch eine „epigenetische Falle“ sollten bestimmte Entwicklungszwänge festgehalten werden.

Solche Prozesse sind jedoch kein Resultat experimenteller Forschungen, sondern werden aufgrund vergleichender Studien der genetischen Verhältnisse bei verschiedenen Arten postuliert (siehe MINELLI 1998, 342). WELLS & NELSON (1997, 16) halten dem Vorschlag WAGNERS, Homologie durch konservierte Entwicklungszwänge zu fassen, denn auch entgegen, daß dieses Kriterium zu schwammig sei, um nützlich zu sein. Dieses Konzept müsse konkretisiert werden.

HALL (1992, 193) kritisiert ebenfalls in diesem Sinne, daß Entwicklungszwänge (noch?) nicht klar identifizierbar seien, womit WAGNERS Definition nicht auf konkrete Situationen anwendbar sei.⁴⁶ Seine Definition werfe eine Anzahl grundlegender Schwierigkeiten auf, hauptsächlich wegen unserer geringen Kenntnisse über Entwicklungszwänge. Auch DE PINNA (1996, 7) hält die neuen Definitionen für nicht erfolgreich, weil sie keine konkreten Angaben darüber enthalten, wie Homologien entdeckt, getestet und in der Biologie genutzt werden können.⁴⁷ Eine „absolute Homologie“ habe daher keine theoretische Basis. Die Suche nach einer „eingebauten“ Qualität, die den Homologiestatus unabhängig von evolutionstheoretischen Vorgaben begründe, hält DE PINNA für verfehlt. OSTER et al. (1988, 862) schließlich hal-

ten die Vorstellung von Entwicklungszwängen für ein bloßes Schlagwort für unklare Vorstellungen über den Einfluß der Ontogenese auf Phylogenese.

Mechanismen. Die Verschiebung der Homologisierung von Strukturen (Gene, Entwicklungswege, adulte Organe) auf Prozesse wirft neue Fragen nach den zugrundeliegenden Mechanismen und Ursachen auf. Wenn Homologien von Endstrukturen beibehalten werden können, während die zugehörigen genetischen und molekularen Grundlagen sowie die entwicklungsbiologischen Abläufe sich verschieben können (WAGNER & NEWMAN 1999, 70)⁴⁸, stellt sich die Frage, warum diese Verschiebung überhaupt erfolgen sollte und wie sie erfolgte. Welchen Selektionsvorteil hat eine solche Verschiebung jemals gehabt? Weshalb ist genetische und morphologische Evolution entkoppelt? Wie können „Bauteile des Phänotyps eine unabhängige Rolle in der morphologischen Evolution spielen“, wie MÜLLER & NEWMAN (1999, 70) es ausdrücken? Überlegungen dazu sind in vollem Gange, und man wird abwarten müssen, ob testbare Vorstellungen entwickelt werden können. Bislang scheinen die Vorschläge dazu zu pauschal und spekulativ formuliert zu sein. Die Verschiebungen in den Zuordnungen zwischen Genen, Entwicklungswegen, regulativen Netzwerken und Adultstrukturen werden jedenfalls vergleichend-biologisch erschlossen unter Vorgabe der Evolutionstheorie und sind kein experimentell nachvollzogener Prozeß. TAUTZ weist in der Diskussion zu MÜLLER & NEWMAN (1999, 77) darauf hin, daß es keine publizierten Beispiele von Änderungen in der Regulation gebe, die zu einer Innovation geführt hätten.⁴⁹

HALL (1999) macht es sich in seiner Zusammenfassung des *Novartis Foundation Symposiums* über die Homologieproblematik zu leicht, wenn er es nicht überraschend findet, daß Entsprechungen zwischen Genen, ontogenetischen Entwicklungswegen und Adultstrukturen sich ändern, da „Evolution Abstammung mit Modifikation und Variation“ sei. Doch, es ist überraschend, da eine Entkoppelung zwischen homologen Genen, Entwicklungswegen und Adultstrukturen evolutionstheoretisch gesehen „unmotiviert“ erscheint. Welche Randbedin-

gungen haben dafür gesorgt? (s. o.) HALL (1999, 244f.) schreibt: „If one repeatedly found that homologous structures had different developmental pathways and different genetics, one could draw conclusions about the evolutionary process; the developmental pathways and their genetic bases have evolved. This should not be surprising because evolution is descent with modification and variation. If, on the other hand, one found that the same genetic basis was involved in generating the same developmental processes to make the homologous structures, one should be surprised. Such a constancy would indicate a constraint on evolutionary processes.“ Man sollte an dieser Stelle aber gerade erwarten, daß diese constraints eine Veränderung generell verhindern. Hier wird ein evolutionstheoretisches Problem (Nicht-Entsprechung von ontogenetischen Abfolgen und den Adultstrukturen) kurzerhand als nicht-existent erklärt durch den Verweis auf eine allgemeine Evolutionsfähigkeit der Organismen.

WAKE (1999, 26f.) folgert aufgrund der in diesem Abschnitt genannten Probleme, daß es keinen empirisch nachvollzogenen naturalistischen Mechanismus der Homologie gebe, er hält diese Frage jedoch für irrelevant. „Homology is the *anticipated* and expected consequence of evolution. Homology is not evidence of evolution nor is it necessary to understand homology in order to accept or understand evolution. ... Can homology ever be definitely demonstrated? I think not. I view homology as something that follows from the fact of evolution“ (WAKE 1999, 27). Solche Feststellungen kann man wohl nur als Eingeständnis eines Scheiterns der Bemühungen werten, Homologien auf einer materiellen Ebene festzumachen. Außerdem sei aus WAKES Zitat hervorgehoben, daß auch er Homologien keinen Beweischarakter für Evolution zuerkennt (vgl. Kapitel 2). Homologien seien – so WAKE – nicht absolut und könnten nicht unabhängig von phylogenetischen Zusammenhängen erkannt werden.

3.5.6 Das „Organismal Context Principle“

MÜLLER & NEWMAN (1999, 71) gelangen zur Schlußfolgerung, daß die Entstehung organis-

mischer Gestalt und damit die Etablierung von Homologien auf anderen Mechanismen beruhen muß als dem allmählichen Erwerb kleiner, adaptiver Variationen von Merkmalen im Sinne des Neodarwinismus (Abb. 27). Stattdessen sollen Homologien ihren Ursprung in epigenetischen Eigenschaften und Mechanismen haben, welche die genetische Evolution beeinflussen, statt aus ihr zu resultieren. Theorien zur organischen Evolution müßten berücksichtigen, daß Homologien eigenständig als „Design-Attraktoren“ („attractors of design“) wirken und auf diese Weise autonome Organisatoren des Phänotyps in einer evolutionären Linie werden. Damit werde ein Schritt weg von einem Gen-zentrierten Verständnis des Organismus und des darauf aufgebauten Evolutionsverständnisses gemacht (vgl. die o. g. Anmerkungen zur Formbildungsproblematik und die Ausführungen zur Mechanismenfrage).

Viele Paradoxa, die sich im Rahmen des Neodarwinismus beim Homologieproblem ergeben, rühren nach Auffassung von WELLS & NELSON (1997) daher, daß die Gene als ursächlich primäre Agentien betrachtet werden. Nach dem von ihnen vorgeschlagenen „Organismal Context Principle“ sind die Organismen den Genen dagegen vorgeordnet; Organismen determinieren die funktionellen Rollen der Gene, die sie besitzen. Zur Verdeutlichung dieses Gedankens nennen sie als Vergleich das Verhältnis eines sinnvollen Textes mit den lexikographisch geordneten Wörtern, die im Text benutzt werden. Mit denselben Wörtern können Sätze mit sehr verschiedener Bedeutung konstruiert werden. Gene sind polyfunktional, wie auch Wörter eines Lexikons; ihre Funktion hängt vom Kontext ab. Als Beispiel nennen die Autoren das oben schon erwähnte Gen *distalless*, das in verschiedenen Lebewesen in der Steuerung sehr verschiedener Formbildungen benutzt wird (Abb. 32). „There is no mystery to the different structural endpoints of the gene *distalless* if one puts the organismal context first. But that interpretation of the gene-phenotype (or DNA-morphology) causal relationship is very difficult to reconcile with neo-Darwinian common descent. One needs an author to intend, and compose, the higher-level context“ (WELLS & NELSON 1997, 18). Die Autoren erkennen hier einen Hinweis auf den Schöpfungsge-

danken; darauf werden wir in Kapitel 5 zurückkommen.

3.6 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 evolutionstheoretischer Perspektive 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 ausgeprägten Mosaikformen wie z. B. des Schnabeltiers (Abb. 34), 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 (vgl. Abschnitt 5.3). Daher stellt sich die Frage, ob typologische Konzepte aus der Biologie zurecht herausgedrängt wurden. Vielleicht ist diese Situation einer der Gründe, weshalb sich typologisches Denken im evolutionären Denkraum gehalten hat, wie dies immer wieder festgestellt und kritisiert wird (vgl. Abschnitt 2.3), obwohl das evolutionstheoretische Deutungsschema schon fast eineinhalb Jahrhunderte zugrundegelegt wird.

Eine allgemein befriedigende Homologie-definition scheint heute in weitere Ferne gerückt denn je. Je nach Homologiekriterium (Gene, Entwicklungswege, Adultstrukturen) ergeben sich oft unterschiedliche Homologiefeststellungen. Wie es zu den häufigen Nicht-Entsprechungen kommen konnte, ist evolutionstheoretisch unklar. Weder ist ersichtlich, weshalb überhaupt beispielsweise homologe Adultstrukturen im Laufe einer Evolution auf unterschiedlichen ontogenetischen Entwick-



Abb. 34: Das Schnabeltier vereinigt unterschiedlichste Merkmale, die typisch sind für sehr verschiedene Tiergruppen: Säugermerkmale (Haare, Milchdrüsen), Reptilienmerkmale (Kloake, Eiablage), Merkmal ähnlich den Entenartigen (Hornschnabel), außerdem Ruderschwanz und Schwimmfüße.

lungswegen gebildet werden, noch ist klar, wie solche Verschiebungen vonstatten gingen. Mit Konzepten wie einer genetischen Übernahme („co-option“) wird vorerst nur das Ergebnis eines postulierten Prozesses *beschrieben*, ohne daß damit die erforderlichen Mechanismen und Selektionsdrücke geklärt wären.

Anmerkungen

- ¹ „Whether species do have a greater 'objective reality' than lower or higher taxa is either wrong or at least debatable“ (MALLETT 1995).
- ² Als „plesiomorph“ werden Merkmale bezeichnet, die dem phylogenetisch interpretierten Ursprung nahe sind bzw. in diesem Sinne interpretiert werden („ursprüngliche“, „primitive“ Merkmale), als apomorph solche, die dem Ursprung ferner sind („höherentwickelt“, „abgeleitet“). „Sympleiomorph“ bzw. „synapomorph“ bedeutet entsprechend: gemeinsamer Besitz eines plesiomorphen bzw. apomorphen Merkmals.
- ³ Die Unterscheidung zwischen Apomorphien und Plesiomorphien erfolgt durch den Außengruppenvergleich. Diese Unterscheidung ist für unsere Betrachtung weniger wichtig.
- ⁴ Ähnlich auch LAUDER (1994, 169). „The identification of both analogous and homologous characters thus depends on our estimate of the relationships among taxa.“
- ⁵ „The identification of derived character states is an important aspect of cladistics (STEVENS 1980), but this is usually based on character state distributions rather than on independent conclusive evidence“ (BACHMANN 1995, 405). „... in many instances, we deduce that a character state is homoplasious from its distribution in a phylogeny“ (FUTUYMA 1998, 111; Hervorhebungen nicht im Original).

- ⁶ „David Begun looked at homoplasy more broadly across primates, and concluded that in the context of fossil groups homoplasies can not be identified a priori; they can only be identified a posteriori“ (WOOD 1999, 79).
- ⁷ „Talk to anyone who has studied any angiosperm family of considerable size, and he/she will tell you, in effect, 'my group is shot through with parallelism'“ (CRONQUIST 1987, 24).
- ⁸ „Our examples indicate that even the minimum detectable levels of convergence are often high, and we conclude that at all levels convergence has been greatly underestimated“ (MOORE & WILLMER 1997, 1).
- ⁹ „Even very broad design features are often convergent and thus phylogenetically misleading“ (MOORE & WILLMER 1997, 16). „Any scheme of metazoan phylogeny that has been (or could be) proposed, relies on choosing certain morphological features as suitable for identification of monophyletic groups, with the tacit admission that other features must be convergent“ (MOORE & WILLMER 1997, 33).
- ¹⁰ FISHER (1991, 109) bringt die Problematik auf den Punkt: „Each instance of homoplasy is treated as an ad hoc hypothesis because it 'explains away', without independent testing, a similarity that would otherwise be judged to support an alternative hypothesis of relationship.“
- ¹¹ „Many derived characters exhibited by divergent clades of Carboniferous lepospondyls resemble those achieved convergently among Cenozoic squamates that have elongate bodies and reduced limbs, and by lineages of modern amphibians that have undergone miniaturization. Incongruent character distribution, poorly resolved cladograms and functionally improbable character transformations determined by phylogenetic analysis suggest that convergence was also common among paleozoic amphibians with a skull length under 3 cm, including lepospondyls, early amniotes and the putative ancestors of modern amphibians. *For this reason, it is injudicious to equate apparent synapomorphy* (perceived common presence of a particular derived character in two putative sister-taxa) *with strict homology of phylogenetic origin*“ (Hervorhebung nicht im Original).
- ¹² „In establishing relationships, it is vital to recognize that characters may be homologues on the basis of structural and positional correspondence, or similarity of developmental patterns and constraints, without necessarily being the result of immediate common ancestry“ (CARROLL 1999, 60).
- ¹³ „It has been suggested that even complex morphological character systems may be subject to convergent evolution when under strong selective constraints and thus could give misleading phylogenetic reconstructions because of non-independence of characters. ... Any one character system (or maybe all) are influenced by constraints that tend to bias phylogeny reconstruction one way or another“
- ¹⁴ „The hope is that if one looks at enough character systems the various noise-producing factors will 'cancel out' and a common historical signal can be detected. There is only one known process that can impose a common pattern across all these widely different character systems: phylogeny“ (MISHLER et al. 1994, 477). Mit den „noise-producing factors“ sind Konvergenzen gemeint.
- ¹⁵ „The results of the various analyses illustrate, if nothing else, how difficult phylogenetic reconstruction is at this deep level, and how no particular data set acts as a 'magic bullet' ... The two morphological data sets gave conflicting results in some respects, as did the major molecular data sets. Nevertheless, the combined ('total evidence') analysis is reasonably well resolved and well supported, and supports previous phylogenetic and systematic studies to a large extent. It is likely that much of the remaining ambiguity can be removed once more complete data sets are produced“ (MISHLER et al. 1994, 480).
- ¹⁶ „In practice ... analysis of different data sets can produce cladograms with everything from minor discrepancies in the placement of one taxon to completely different overall topologies“ (KITCHING et al. 1998, 139).
- ¹⁷ „Yet homoplasy may sometimes be very common. As a result, systematists often select characters that minimize homoplasy in the data set; 'good' characters exhibit low homoplasy, and 'bad' characters exhibit high homoplasy. *Hence levels of homoplasy are probably underestimated in most systematic studies*“ (ARMBRUSTER 1996, 227; Hervorhebung nicht im Original).
- ¹⁸ „Homoplasy has much to tell us about selection and adaptation, yet it weakens the link between phylogeny and the phenotype. It threatens the effectiveness and reliability of phylogenetic systematics because the cladistic method is predicated by the belief that covarying characters are more likely homologies than homoplasies. Homoplasy is the noise that drowns out the phylogenetic signal.“
- ¹⁹ NELSON & PLATNICK (1981, 39) urteilen: „One might ask why a parsimony criterion should be used – after all, how do we know that evolution has actually been parsimonious? The answer, of course, is that we don't: we don't know whether evolution was always, sometimes, or even never parsimonious. ... In short, if we do not prefer the most parsimonious hypothesis, we have no basis for preferring any one of these numerous alternatives over the others.“ Ähnlich äußern sich BUNGE & MAHNER (2000, 240): „Sparsamkeit kann nur eine heuristische Annahme sein, mit der man eine Untersuchung beginnt, weil uns nichts garantiert, daß die Natur und vor allem Evolution wirklich sparsam ist.“ Jedes Abweichen vom Sparsamkeitsprinzip müsse durch zusätzliche

- Kenntnisse gerechtfertigt werden: „Zur Merkmalsanalyse sollte jedes Wissen über evolutive, adaptive, ökologische, genetische und ontogenetische Prozesse oder Mechanismen willkommen sein.“
- ²⁰ Die „Senckenberger“ gelten zwar als Außenseiter; doch ihre Argumente haben m. E. Gewicht. Das am Ende von Anmerkung 19 genannte Zitat von MAHNER & BUNGE geht im Grunde genommen in die Richtung der Argumentation der Senckenberger.
- ²¹ „Hennig's system only says what idealistic comparative anatomy has done for ages“ (DULLEMEIJER 1980, 175). „Simple idealistic homology, which is what his synapomorphies in essence are, cannot be used to show a phylogenetic relationship without adding information about real blood relationship, genetic connection and time direction and time spacing“ (DULLEMEIJER 1980, 177).
- ²² „In extreme cases, such as those exemplified by very small Carboniferous tetrapods, similarities due to homoplasy may far outweigh those resulting from phylogenetic homology, thus making parsimony an unreliable means of recognizing synapomorphies“ (CARROLL 1999, 60).
- ²³ In diesem Sinne stellt auch PANCHEN (1992, 155) fest: „Cladistics depends absolutely on parsimony, yet the principle is difficult and contentious.“ PATTERSON (1988, 79) versteht das Sparsamkeitsprinzip als notwendige Vorgabe in den Untersuchungsmethoden, nicht aber als Vorgabe der Natur.
- ²⁴ RIEPPEL (1988a, 61) bemerkt dazu: „It must be borne in mind that the parsimony principle is an intended methodological rule, an imperative which bids and forbids: it is not an argument for objectivity or empiricism!“ Und: „The admission of the principle of parsimony into the methodology of phylogeny reconstruction is thus an acknowledgment of ignorance“ (RIEPEL 1988a, 61).
- ²⁵ 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.
- ²⁶ „Methodologically, the most critical part of a cladistic analysis is the selection, assessment of variation in, and coding of characters“ FISHER (1991, 108).
- ²⁷ „It is destructive to understanding to dissolve a taxonomic group merely because some of its important characters turn out to reflect close parallelism instead of absolute monophyly. The more we learn about phylogeny the more examples of close parallelism we find“ (CARLQUIST 1987, 17).
- ²⁸ „At the macro-scale, life appears to have had many origins. The base of the tree of life appears not to have been a single root, but was instead a network of inextricably intertwined multiple branches deriving from many, perhaps 100 or more, genetic sources“ (GORDON 1999, 335).
- ²⁹ „A phylogenetic analysis reveals that the pectoral and pelvic appendages in early vertebrates do not possess such detailed similarities in structure. Sharks and ray-finned fishes possess pelvic fin supports that are quite different in morphology from the endoskeletal elements supporting the pectoral fin. ... With the origin of tetrapods and the common functional role for fore- and hindlimbs in terrestrial support and locomotion, however, developmental/genetic links between fore- and hindlimbs appear to have arisen that constitute a homology for tetrapods“ (LAUDER 1994, 176).
- ³⁰ „The ... argument relates to the von Baerian notion of ontogenetic divergence, which roots the notion of homology not in the actualized morphology of terminal taxa, but in the potential expressed by shared ontogenetic primordia“ (RIEPEL 1994, 94).
- ³¹ „Empirical evidence continues to highlight the lack of concordance among genetic, developmental and morphological evolution“ (MÜLLER & NEWMAN 1999, 70).
- ³² „Es scheint also, daß der Homologiebegriff in der Fassung der historischen Periode sich unter unseren Händen auflöst, wenn wir auf kausalem Gebiet mit ihm arbeiten wollen, und zwar nicht aus dem allgemeinen Grund, weil sich das Wandelbare überhaupt nicht in feste Begriffe fassen läßt, sondern aus dem viel schwerer wiegenden, weil die Entwicklung in anderer Weise verläuft, als man sich, wohl halb unbewußt, bei der ersten Aufstellung und späteren Handhabung der Begriffe dachte“ (SPEMANN 1915, 83f.).
- ³³ „One could go so far as to say that essential long-term stability (unchangeability) of homology stands in contrast to the lability of developmental processes; this is not a view that has predominated in the past!“ (HALL 1995, 21).
- ³⁴ „Embryology does not contribute to comparative morphology by providing evidence of limb homology in the form of an unchanging pattern of condensation common to all tetrapod limbs“ (HINCHLIFFE 1990, 121).
- ³⁵ „A re-examination using more precise modern autoradiographic methods casts doubt on the archetype theory (HINCHLIFFE 1990, 120). „It must be concluded therefore that the prechondrogenic pattern in tetrapods is specialized rather than archetypal“ (HINCHLIFFE 1990, 121). HINCHLIFFE plädiert daher für eine Homologisierung von Prozessen anstelle von Strukturen (siehe weiter unten im Text).
- ³⁶ „... this approach to explain the biological basis of homology is plagued by the fact that developmental pathways are often more variable than the characters that they produce“ (WAGNER & MISOF 1993, 449).
- ³⁷ RIEPEL (1993b, 25) resümiert: „Indeed, all the above examples, and doubtlessly many more, document

the dominance of topological relations at the morphological level over a plasticity of developmental dynamics.“

³⁸ „It then turns out that genetic similarity, just as morphological similarity, is in itself insufficient to demonstrate homology conclusively“ (GALIS 1996, 403). Ähnlich DICKINSON & SEGER (1996, 468): „Convergences of this kind, in which homologous gene products are recruited to analogous functions, may be more common than most biologists would imagine.“

³⁹ „Any hypothesis of morphological homology based on gene expression data should include: (1) a robust phylogeny of the taxa; (2) a reconstructed evolutionary history of the genes whose expression is being compared; (3) extensive taxonomic sampling, including a broad range of evolutionarily informative species; and (4) a detailed understanding of comparative anatomy and embryology.“

DICKINSON (1995, 120) meint sogar: „Anatomical homology will become a useless concept if it is inferred in all organs in which homologous molecules are found to have similar functions“.

⁴⁰ „Elements are not homologous because they have a particular pattern of processes at a lower level. The challenge for the future is to find the ways in which connections are made between levels, i.e. between gene level, the cellular level, the developmental organization level, the phenotype and the population behavioural level. How these convergent properties are translated from one level to another is the major biological problem we need to be concentrating on when we invoke the term homology.“

⁴¹ So stellt denn WAGNER (2000b, 2) fest: „The homology concept has a long but frustrating history.“

⁴² „The entity of comparison is a feature of such complexity or distinctness to enable clear identification of this structure or pattern“ (HASZPRUNAR 1992, 16).

⁴³ „If homology, the establishment of structural identity, is to some extent independent from the establishment of novel genetic and developmental mechanisms, a systemic or 'functional' concept of homology is required“ (MÜLLER 1996, 11).

⁴⁴ „Genes are responsible for determining which molecules an organism can produce, ... the molecular composition of organisms does not, in general, determine their form“ (GOODWIN 1985, 32).

⁴⁵ „Of course, neither developmental constraints, nor epigenetic interactions, render development itself immune to evolutionary change, ... it is that very capacity for evolutionary change that renders coupling homology to development so inappropriate“ (HALL 1992, 194). „... sufficient examples of homolo-

gous structures fail to meet this criterion [WAGNER 1989, 62] such that we are forced to question whether shared development is a *mandatory* requirement for homology“ (HALL 1995, 28; Hervorhebung im Original).

⁴⁶ „WAGNER admits that we cannot yet, with clarity, identify all the developmental constraints and so this central portion of the definition is to all intents and purposes, unoperational“ (HALL 1992, 193).

⁴⁷ „in the sense that they have not resulted in any concrete effect on the way homologies are discovered, tested and utilized in biology“ (DE PINNA 1996, 7).

⁴⁸ „Homology may persevere while the underlying developmental, molecular and genetic constituents drift“ (WAGNER & NEWMAN 1999, 70).

⁴⁹ WAGNER & MISOF (1993) präsentieren zur Frage, wie Entwicklungszwänge auf adulte Ausprägungen mit der Tatsache der Entwicklungsvariation vereinbart werden können, am Beispiel von Flossenhaken der Brustflosse des Fisches *Salaria pavo* (Blenniidae, Perciformes) folgende Hypothese, die sich auf Fälle mäßiger Variation („moderate variation“) des Entwicklungsweges bezieht: „We suggest that it is necessary to distinguish between generative morphogenetic mechanisms and stabilizing 'morphostatic' mechanisms. If the stabilizing mechanisms are affected by other genes than the generative processes, than developmental pathways can vary while the adult pattern remains the same. The adult pattern would be determined by the stabilizing mechanisms as long as variation of the developmental process provides the necessary material for stabilizing the adult configuration. ... Only those variations of development would be permitted which provide the necessary cellular material at the right spot and the right time“ (WAGNER & MISOF 1993, 453). Doch was sorgt dafür, daß die morphostatischen Mechanismen mit den veränderten Entwicklungswegen zurechtkommen? Welche Selektionsdrücke sollten überhaupt einen solchen Wechsel begünstigen?

Entsprechend unterscheiden die Autoren „*generative constraints*“ (Entwicklungszwänge im engen Sinne) und „*morphostatic constraints*“: „limitations to phenotypic variation caused by the stabilization of particular patterns rather than the inability of the generative processes of development to produce them in the first place“ (WAGNER & MISOF 1993, 453). Diese beiden Mechanismen müssen als genetisch entkoppelt angenommen werden – WAGNER & MISOF (1993, 454) fragen, ob das biologisch plausibel ist. Im Falle der Fischflossenhaken meinen die Autoren das plausibel machen zu können.

4. Das Argument der Unvollkommenheit

Zusammenfassung: Nach Auffassung vieler Biologen weisen zahlreiche Konstruktionen der Lebewesen Mängel auf (sog. „Design-Fehler“). Daraus resultiert ein sog. „Unvollkommenheits-Argument“: Ein allmächtiger Schöpfer würde keine fehlerhaften Konstruktionen erschaffen, daher weisen „Design-Fehler“ auf einen evolutionären Ursprung der Lebewesen hin. Denn im evolutionären Prozeß könnten immer nur bereits vorhandene Konstruktionen *umgebaut* werden, was zu Design-Kompromissen und folglich zu Unzulänglichkeiten führen *müsse*.

Das „Unvollkommenheits-Argument“ kann jedoch von drei Seiten her in Frage gestellt werden. Erstens handelt es sich im Kern um ein theologisches und nicht um ein naturwissenschaftliches Argument, da es nur auf der Basis bestimmter Gottesvorstellungen formuliert werden kann. Zweitens stellen Argumente gegen Schöpfung nicht notwendigerweise Argumente für Evolution dar. Und drittens sind Unvollkommenheiten kaum empirisch nachweisbar, sondern stellen evolutionstheoretisch begründete Vermutungen dar, deren Plausibilität mit der evolutionstheoretischen Voraussetzung steht oder fällt. Auch das Argument der Kanalisierung von Evolutionsvorgängen (als eine Voraussetzung für die Herausbildung von „Design-Kompromissen“) ist anfechtbar.

Umgekehrt liest Walter J. REMINE aus dem Bau der Lebewesen sog. „Design-Signale“ heraus und entwickelt auf dieser Basis eine „message-Theorie“, wonach die Lebewesen eine „Botschaft“ enthielten, die auf einen schöpferischen Urheber verweisen.

In den bisherigen Kapiteln stand die *Verteilung* der Merkmale in den verschiedenen Arten im Vordergrund. Im folgenden wird vor allem der *Bau* einzelner Organe ins Blickfeld gerückt. Kann die Struktur lebender Konstruktionen Hinweise auf ihren Ursprung vermitteln? Ein Spezialfall sind die sog. „rudimentären Organe“, denen zwei eigene Kapitel (Kapitel 6 und 7) gewidmet werden.

Biologen vertreten häufig die Auffassung, aus zahlreichen *heutigen* Konstruktionen der Lebewesen könne offensichtlich auf einen evolutiven Ursprung geschlossen werden. Als Belege werden vor allem Beispiele von Unvollkommenheiten der Natur angeführt: Rudimentäre Organe (vgl. Kapitel 6), scheinbar unverständliche ontogenetische Entwicklungsabläufe (Kapitel 8) oder funktionell scheinbar nicht erklärbare Ähnlichkeiten bei Lebewesen (vgl. Kapitel 2).

Daraus wird häufig ein „Argument aufgrund von Unvollkommenheit“ gemacht, auf welches im einleitenden Abschnitt des 1. Kapitels bereits kurz eingegangen wurde. Die Struktur dieses in verschiedenen Spielarten und Zusammenhängen vorkommenden Arguments wird im folgenden dargestellt und kritisiert.

4.1 Darstellung des Arguments

Das Unvollkommenheits-Argument findet sich bereits ausdrücklich bei Charles DARWIN (1859). In den achtziger Jahren wurde es besonders durch Stephen J. GOULDS „Der Daumen des Panda“ in die Diskussion gebracht und stark popularisiert. Da der seltsame Panda-Daumen sozusagen als Kronzeuge für die Existenz von Unvollkommenheiten in der Schöpfung herangezogen wird, wird in diesem Zusammenhang auch vom „Panda-Prinzip“ gesprochen. Der Daumen des Pandabären ist deshalb sonderbar, weil er anatomisch gar kein Daumen ist, sondern aus dem radialen Sesambein der Hand gebildet ist (Abb. 35). Dieser zusätzliche Daumen bildet einen sechsten Finger, mit dessen Hilfe die Pandas sehr geschickt Blätter abstreifen können. Warum aber ist der Daumen nicht so konstruiert wie beim Menschen, weshalb ist diese seltsame Konstruktion eines sechsten Fingers verwirklicht? „Die beste Lösung eines Ingenieurs wird von der Geschichte verhindert. ... Der Sesambein-Daumen gewinnt keinen Preis in einem Ingenieurswettbewerb“, schreibt GOULD (1989, 24). Der ursprüngliche Daumen sei durch die vorlaufende Evolution auf eine andere Rolle verpflichtet, aus der er nicht entlassen werden konnte, so daß ein ver-

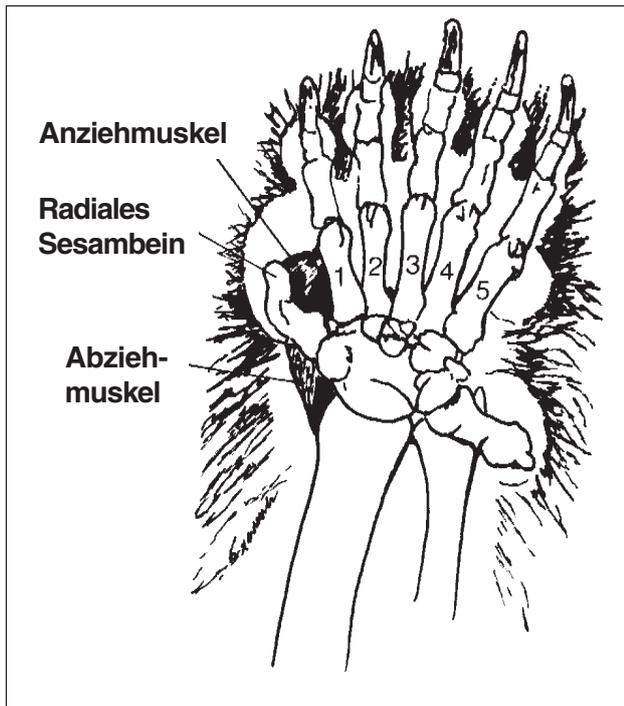


Abb. 35: Der Daumen des Panda. (Nach GOULD 1989)

größerer Handwurzelknochen als Ersatz verwendet werden mußte.

Solche scheinbar nur zweitbesten Lösungen und seltsamen Konstruktionen versteht nun GOULD als untrüglichen Hinweis auf eine evolutive Entstehung. Die (mutmaßlich) defekten Konstruktionen sind es, die auf Evolution hinweisen, *nicht* die *perfekten*, denn Perfektion lasse sich ebensogut mit einem Schöpfungsglauben vereinbaren (GOULD 1989, 39). Unvollkommenes dagegen sei mit einem Schöpfungsglauben unvereinbar. „Eine ideale Formgebung und Gestaltung ist ein schlechtes Argument für die Evolution; denn es öffnet nur die vorausgesetzten Handlungen eines allmächtigen Schöpfers nach. Sonderbare Anordnungen und komische Lösungen sind der Beweis für die Evolution – also Wege, welche ein vernünftiger Gott niemals eingeschlagen hätte, denen aber natürliche Prozesse unter dem Zwang der Entwicklungsgeschichte notgedrungen folgen“ (GOULD 1989, 20f.). „We must look for imperfections and oddities, because any perfection on organic design or ecology obliterates the paths of history and might have been created as we find it“ (GOULD 1986, 63).

GOULD spricht geradezu von einer „Botschaft“ des Lebens. Über den Organismus

schreibt er: „In seiner Form und in seinem Verhalten verkörpert er eine allgemeine Botschaft, die wir nur lesen lernen müssen. Die Sprache, in der seine Lektionen abgefaßt sind, ist die der Evolutionstheorie“ (GOULD 1989, 9). Diese Argumentation findet sich auch bei zahlreichen anderen Biologen. Beispielsweise meint CHERFAS (1984, 29, zit. in REMINE 1993, 26): „Wenn es keine Unvollkommenheiten gäbe, gäbe es auch keine Hinweise auf die Geschichte und folglich nichts, was die Deutung durch Evolution mittels natürlicher Selektion gegenüber Schöpfung favorisieren würde.“ Oder in jüngerer Zeit KULL (1994): „Der Mensch beispielsweise ist keine mechanisch optimale Konstruktion; sein mechanisches System in Bindegewebe und Knorpel hat die Aufrichtung noch nicht bewältigt – die Folgen sind Plattfüße, Hängebauch, Bandscheibenschäden. ... Die vorausgegangene Evolution macht es in manchen Fällen unmöglich, das eigentliche Optimum zu erreichen.“¹

„Darwins Rätsel“. Nicht nur bei unvollkommen erscheinenden Strukturen wird auf diese Weise argumentiert. So schreibt PENZLIN (1994): „Eine Funktion ist erst dann richtig verstanden, wenn sie auch als ein im historischen Prozeß der Evolution Gewordenes begriffen wird. Wie wäre es sonst verständlich, daß die Wale ihren Sauerstoff aus der Luft beziehen und nicht, wie die meisten Bewohner des Meeres, mit Hilfe von Kiemen atmen?“ Dieses Argument findet sich bereits ausführlich bei DARWIN; es wird häufig am Beispiel des Extremitätengerüsts der Landwirbeltiere festgemacht (vgl. FUTUYMA 1998, 122; vgl. Abschnitt 1.1). DARWIN (1859, 415) schreibt (wie bereits in Abschnitt 2.1 zitiert): „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?“ Es erscheint nicht einsichtig, weshalb trotz verschiedener Funktionen der Extremitäten bei den Wirbeltieren derselbe Bauplan verwirklicht ist. REMINE (1993, 15) nennt dieses Argument „Darwins Rätsel“: Weshalb sollte ein Schöpfer ähnliche Designs für verschiedene Zwecke (z. B.

Vorderextremitäten der Wirbeltiere) und in anderen Fällen verschiedene Designs für denselben Zweck verwenden (Analogie, z. B. Vogelflügel, Fledermausflügel, Insektenflügel)? Die Verwendung gleicher Baupläne für verschiedene Zwecke widerspreche der Freiheit eines Schöpfers.

Klassisch formuliert findet sich das „Rätsel Darwins“ bei dessen Betrachtungen zur Homologie bei Orchideen (zit. bei NELSON 1996, 511): „Can we feel satisfied by saying that each Orchid was created, exactly as we now see it, on a certain 'ideal type'; that the omnipotent Creator, having fixed on one plan for the whole Order, did not depart from this plan; that he, therefore, made the same organ to perform diverse functions – often of trifling importance compared with their proper function – converted other organs into mere purposeless rudiments, and arranged all as if they had to stand separate, and then made them cohere? Is it not a more simple and intelligible view that all the Orchideae owe what they have in common, to descent from some monocotyledonous plant...“

Ein weiteres Beispiel: RIDLEY argumentiert am Beispiel der Abdominalknochen der Walartigen (Abb. 73, S. 138; vgl. Abschnitt 7.2), daß die Tatsache, daß sie nicht funktionslos seien, nicht gegen ihre Homologie spreche; und in der Homologie mit Becken- und Extremitätenknochen der Landsäugetiere liege ein Beleg für Makroevolution. Denn: „Why, if whales originated independently of other tetrapods, should they use bones that are adapted for limb articulation to support their reproductive organs? If they were truly independent, some other support would be used“ (RIDLEY 1996, 57).

Ein biochemisches Beispiel dieser Argumentationsweise findet sich ebenfalls bei RIDLEY (1985, 10) bezüglich des genetischen Codes: Wenn alle Arten getrennt erschaffen worden wären, sollten wir sehr überrascht sein, wenn sie alle mit demselben genetischen Code erschaffen worden wären.

4.2 Die Struktur des Arguments

Das „Unvollkommenheits-Argument“ versteht sich nicht primär als Beleg für Evolution, son-

dern als Indiz gegen Schöpfung, denn – so wird argumentiert – ein Schöpfer würde keine Unvollkommenheiten oder seltsame Konstruktionen in der Natur erschaffen. NELSON (1996) hat das Argument wie folgt formalisiert:

Voraussetzungen:

1. Wenn p ein Beispiel für Design ist, dann wurde p entweder durch einen weisen Schöpfer („wise creator“) erschaffen oder entstand durch Evolution.

2. Wenn die Design-Struktur p von einem intelligenten Schöpfer erschaffen wurde, dann sollte p perfekt sein (oder keine Unvollkommenheiten aufweisen).

3. Die Design-Struktur p ist nicht perfekt (oder weist Unvollkommenheiten auf).

Folgerung: Die Design-Struktur p wurde nicht von einem intelligenten Schöpfer erschaffen, sondern entstand durch Evolution.

Diese Argumentationsstruktur soll im folgenden analysiert und kritisiert werden. Die Kritik setzt an den theologischen (Abschnitt 4.2.1), wissenschaftstheoretischen (Abschnitt 4.2.2) und biologischen Aspekten der Argumentation ein (Abschnitt 4.3).

4.2.1 Theologische Argumentation

Die ersten beiden Voraussetzungen sind offenkundig theologischer Natur, da sie nur im Zusammenhang mit Mutmaßungen über die Handlungsweisen eines Schöpfers formuliert werden können (vgl. auch SCADDING 1982): Ein Schöpfer würde keine Unvollkommenheiten erschaffen oder er würde nicht dieselben Baupläne für verschiedene Funktionen verwenden (vgl. Extremitätenknochen der Landwirbeltiere). Es ist erstaunlich, wie unbefangen manche Autoren in Abhandlungen zur Evolutionstheorie und sogar in Lehrbüchern in ihrer Argumentation theologische Überlegungen einbringen. Das ist sicher nicht verboten, sollte aber als „Grenzüberschreitung“ kenntlich gemacht werden. Gleichwohl ist diese Art der theologischen Argumentation sehr problematisch, denn woher sollte einem der Empirie verpflichteten Naturwissenschaftler bekannt sein, wie ein Schöpfer bei der Erschaffung vorgeht? Warum sollte es – wie RIDLEY meint (s. o.) – sehr überraschend sein, wenn ein Schöpfer alle Arten

mit demselben genetischen Code ausstattet? (Nebenei: Es gibt bei zahlreichen Arten verschiedene kleinere Abweichungen vom „universalen Code“; vgl. JUNKER & SCHERER [2001], 297f.) Aussagen über die Handlungsweisen eines Schöpfers könnten nur durch Offenbarung gewonnen werden.

Wenn also Aussagen über Gottes Handeln zugrundegelegt werden und somit eine Grenzüberschreitung begangen wird, so müßte angegeben werden, was für ein Schöpfungsverständnis und welches Gottesbild zugrundegelegt werden. Im Rahmen einer an der Bibel orientierten Schöpfungslehre ist zu bedenken, daß nach biblischen Aussagen die heutige Schöpfung von einer ursprünglichen unterschieden wird. Während die Schöpfung heute als „unter der Knechtschaft der Vergänglichkeit seufzend“ geschildert wird (Römer 8,19ff.), gab es in der ursprünglichen Schöpfung keinen Tod. Auf die damit verbundenen theologischen und biologischen Fragen soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden (vgl. dazu JUNKER 1994; 2001). Wichtig ist für den hier diskutierten Zusammenhang lediglich, daß – in biblischer Perspektive – aus der Struktur der heutigen Schöpfung gar nicht *unmittelbar* auf Gottes *ursprüngliches* Schöpfungshandeln geschlossen werden kann.² Damit ist dem Argument der Unvollkommenheit sozusagen der theologische Boden entzogen.

Damit gelangen wir zu einem weiteren Aspekt. Das Unvollkommenheits-Argument setzt eine statische Schöpfung voraus, indem es davon ausgeht, an der *heutigen* Schöpfung unmittelbar Gottes Schöpfungshandeln ablesen zu können. Doch wie gerade erläutert, ist dies keine notwendige Voraussetzung für ein Schöpfungskonzept; vielmehr beinhaltet die *biblische* Schöpfungslehre sogar ausdrücklich eine dynamische Schöpfungsvorstellung. Dazu gehört zum einen der erwähnte theologisch begründete Unterschied zwischen der heutigen und ursprünglichen Schöpfung. Zum anderen ist zu berücksichtigen, daß das Grundtypmodell mikroevolutive Prozesse (vgl. Abschnitt 1.3) einschließt. In deren Rahmen kann es auch zu Rückbildungen und auf diese Weise zu „Unvollkommenheiten“ kommen (dieser Thematik widmen sich die Kapitel 6 und 7).

Wird also theologisch argumentiert, so muß

erklärt werden, *welches* Schöpfungsverständnis zugrundegelegt wird, und es muß dargelegt werden, wie die Lebensstrukturen aussehen müßten, die von einem „intelligenten Schöpfer“ erschaffen wurden. Darüber wird gewöhnlich nicht explizit Rechenschaft abgegeben. Nach NELSON (1996, 513) kann aus DARWINS Gebrauch des Unvollkommenheits-Arguments herausgelesen werden, daß ihm das Schöpfungsverständnis der in England verbreiteten natürlichen Theologie des 19. Jahrhunderts zugrunde lag.³ Doch DARWINS Schöpfungsverständnis ist natürlich nicht das Maß dessen, welche Inhalte einer Schöpfungslehre beigegeben werden können.

Die am Anfang von Abschnitt 4.2 präsentierte Argumentationskette ist also dann anfechtbar, wenn keine klaren Vorstellungen darüber entwickelt und begründet werden, was im Rahmen eines Schöpfungsverständnisses der Natur in Bezug auf den Bau und die Merkmalsverteilungen der Lebewesen zu erwarten wäre.

4.2.2 Wissenschaftstheoretische Aspekte

Contra Schöpfung = Pro Evolution? Die Argumentation mit „Unvollkommenheit“ beruht des weiteren stillschweigend auf einem „Entweder – Oder“: Entweder Schöpfungsglaube oder Evolutionslehre – wobei ein ganz bestimmter Schöpfungsglaube im Hintergrund steht, nämlich der Glaube von einer heute perfekten Schöpfung (siehe oben). Es wurde bereits vermerkt, daß diese undifferenzierte Form der Schöpfungsvorstellung nicht allein maßgeblich ist und insbesondere nicht der biblischen entspricht. Aber auch wissenschaftstheoretisch ist die Argumentation nicht haltbar. Denn Kritik an einer bestimmten Ursprungsvorstellung begründet nicht eine andere. Was gegen Schöpfung spricht oder sprechen soll, paßt nicht automatisch zur Evolutionstheorie. Dies gilt übrigens auch anders herum.

GOULD und andere argumentieren, man könne an den vollkommenen Strukturen keine Geschichte ablesen, wohl aber an den unvollkommenen. Doch das stimmt nicht, denn weshalb *müssen* Unvollkommenheiten eine Geschichte haben? Dafür gibt es keine Notwendigkeit. In

diesem Zusammenhang ist zu bedenken, daß „Unvollkommenheit“ relativ ist und aus einem Design-Kompromiß herrühren kann, der im Rahmen einer Schöpfungsvorstellung genauso zu fordern ist wie im Rahmen von Makroevolution (vgl. dazu Abschnitt 4.3.2). „Unvollkommenheiten“ können also durchaus in der verwirklichten Form als geschaffen interpretiert werden.

Insgesamt fehlt dem „Unvollkommenheits-Argument“ damit auch eine solide wissenschaftstheoretische Basis.

Ist eine Design-Theorie testbar? Häufig werden schöpfungstheoretische Überlegungen als unwissenschaftlich oder pseudowissenschaftlich bezeichnet, da sie keine Testmöglichkeiten böten. Andererseits wird im Zusammenhang mit dem Unvollkommenheits-Argument behauptet, Erwartungen der Schöpfungslehre seien widerlegt worden. Hier liegt eine offenkundige Inkonsistenz der Kritik vor, denn eine nicht-prüfbare Theorie könnte auch nicht widerlegt werden.⁴ Die Frage nach der Testbarkeit einer Design-Theorie wird in Kapitel 5 ausführlicher aufgegriffen.

4.3 Biologische Kritik

4.3.1 Nachweis von Unvollkommenheit

Das „Unvollkommenheits-Argument“ ist aber auch biologisch problematisch, weil es nur sticht, wenn die Unvollkommenheit auch nachgewiesen wird oder wenigstens plausibel gemacht werden kann. Darwins Rätsel (s.o.) beruht auf unserer Unkenntnis über Struktur-Funktions-Beziehungen.⁵ Bei der Präsentation des Arguments anhand des Panda-Daumens stellt GOULD (1989, 21) selber fest, daß er über die „Geschicklichkeit“ der Tiere erstaunt sei. Das Unvollkommenheits-Argument steht und fällt mit dem Nachweis, daß die betrachtete Struktur besser konstruiert werden könnte. Dieser Nachweis aber gestaltet sich als äußerst schwierig, wenn nicht als unmöglich. Ein japanisches Forscherteam (ENDO et al. 1999) hat vor einigen Jahren mit modernsten Forschungsmethoden wie Computertomographie und Magnetresonanzverfahren die Panda-Tatze erneut untersucht. Die Forscher kamen zum

Schluß, daß das verlängerte Sesambein nicht als zusätzlicher Finger angesehen werden könne, da es nicht unabhängig von den anderen Fingern bewegt werden kann. Vielmehr bildet es mit dem Handwurzelknochen und dem Mittelhandknochen eine Einheit und kann nur zusammen mit diesen bewegt werden. Außerdem muß die Funktionsweise des Pseudodaumens im Zusammenspiel mit einer weiteren anatomischen Besonderheit verstanden werden: „An der Außenkante der Hand liegt ein länglicher, mit der Elle verbundener akzessorischer Handwurzelknochen, dessen Spitze nach hinten weist. Krümmt der Panda nun alle seine fünf Finger seiner Tatze ein, so wird damit auch der Pseudodaumen bewegt. Schließlich liegt er parallel zum akzessorischen Handwurzelknochen. Es entsteht somit eine zangenartige Struktur, die sich mit der Greifhand eines Roboters vergleichen läßt: Die fünf gekrümmten Finger stehen parallel zueinander und finden in dem Pseudodaumen und dem akzessorischen Handwurzelknochen ein Widerlager. Mit diesem Zangenriff kann der Panda mit großer Geschicklichkeit und Genauigkeit zu seiner Lieblingsnahrung greifen“ (BISCHOF 1999 in einer Zusammenfassung der Ergebnisse von ENDO et al.; vgl. Abb. 36). ENDO et al. (1999) haben damit gezeigt, daß bei der Panda-Tatze viel feinere Greifmechanismen verwirklicht sind, als in früheren morphologischen Modellen vermutet worden war.⁶ Angesichts dieser Ergebnisse und der Tatsache, daß die Pandabären ihre Tatze offenbar sehr gekonnt und zweckmäßig einsetzen, bleibt wenig Raum für den Nachweis einer „Unvollkommenheit“. Das „Panda-Prinzip“ steht ausgerechnet im Falle seines Kronzeugen auf schwachen empirischen Füßen.

Können nur vorhandene Strukturen umgebaut werden? Eine weitere Voraussetzung, die dem Panda-Prinzip zugrunde liegt, ist im evolutionstheoretischen Kontext ebenfalls fragwürdig, nämlich die Behauptung, es könnten nur vorhandene Strukturen umgebaut werden, so daß später Spuren dieses Umbaus erkennbar sind. Dies zeigt ein zum Gleitflug befähigtes ausgestorbenes Reptil (*Coelurosauravus jaekeli*; Abb. 37), dessen vollständiges Skelett vor ein paar Jahren entdeckt wurde. Es besaß einen

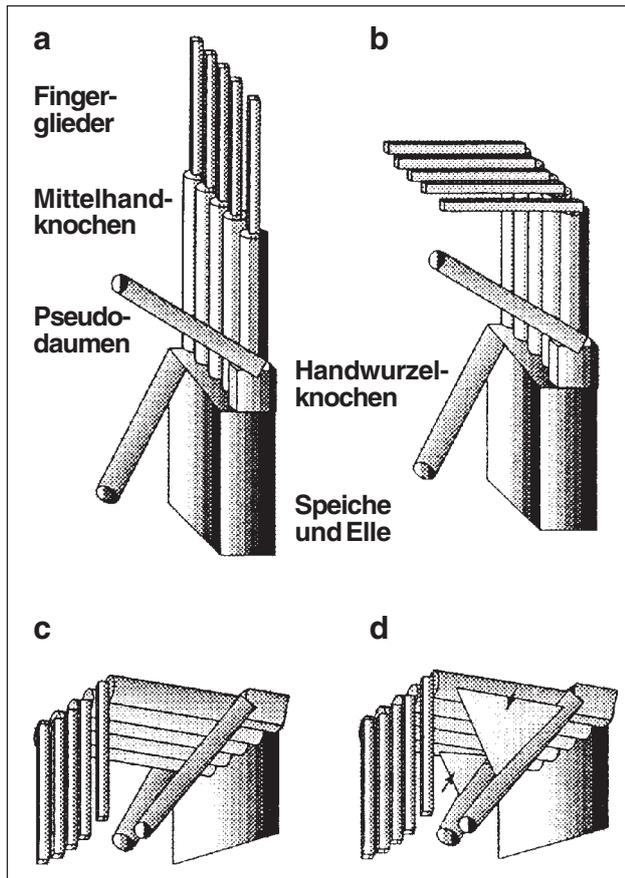


Abb. 36: Schematische Zeichnung des Greifmechanismus der Panda-Hand. a Finger gestreckt, b,c Einkrümmen der Finger, d Muskelaktion (Pfeile) beim Zangengriff. (Nach ENDO et al. 1999)

Gleitschirm, dessen Gerüst nicht wie bei anderen zum Gleitflug und aktiven Fliegen befähigten Wirbeltieren die übliche Modifikation des Extremitätenbauplans der Landwirbeltiere aufwies. Das Gerüst bestand auch nicht aus umgebildeten Rippen oder anderen sonst bereits vorhandenen Elementen des Skeletts; auch handelte es sich nicht um ein Duplikat der Extremitäten. Vielmehr stellte der Flügel eine komplette Neukonstruktion dar (FREY et al. 1997). Die seitlich ansitzende Gleitmembran wurde durch radial angeordnete, stark verlängerte hohle Knochenstäbe von dermale (Haut) Ursprung gestützt, also nicht durch in anderen Reptilien sonst auch vorhandene Knochen. Die Stützstäbe waren nicht mit dem Brustkorb verbunden.

Dieser Gleitflieger stellt das Panda-Prinzip in Frage. Interpretiert man diesen Fund im evolutionstheoretischen Kontext, so bedeutet dies, daß eine *de novo*-Entstehung von Struktu-

ren möglich ist und nicht nur auf der Basis des Vorhandenen umgebaut wird. Das Argument, die Evolution konnte nicht anders verfahren, als eine bereits vorhandene Struktur umzubilden (beim Panda-Daumen das Sesambein), erweist sich zumindest als nicht zwingend. Damit fehlt dem Panda-Prinzip eine weitere Voraussetzung, um es als Beleg für das Vorliegen eines Design-Fehlers verwenden zu können.

Das Beispiel des Panda-Daumens zeigt, daß Behauptungen über Unvollkommenheiten mit Vorsicht zu betrachten sind. Ohne Rückgriff auf stammesgeschichtliche Hypothesen kann zunächst allenfalls nur festgestellt werden, daß der Bau eines Organs unverstanden ist. Die Behauptung einer Unvollkommenheit nimmt Bezug zu einer mutmaßlichen evolutionären Vorgeschichte. Wenn beim Panda-Bären eine phylogenetische Beziehung zu anderen Bären hergestellt wird, dann kann natürlich *im Nachhinein* dessen Tatze im Sinne eines Anbaus gedeutet werden; die Argumentation ist also theorieabhängig.

Entsprechendes gilt für die Behauptung von Funktionslosigkeit; wir werden beim Thema „rudimentäre Organe“ darauf zurückkommen (Kapitel 6).

Vermutlich gibt es zahlreiche Organe, deren Funktionalität – anders als beim Panda-Daumen – nicht hinreichend geklärt ist. Aber auch dann gilt, daß es sich allenfalls um *mögliche* Hinweise auf Suboptimalität in der Natur handelt; das „Unvollkommenheits-Argument“ ist auch dann ein „weiches“ Argument, da es jederzeit durch Erweiterung der Funktionskenntnisse des jeweils in Rede stehenden Organs obsolet werden kann.⁷

Als Ergebnis kann festgehalten werden: Unvollkommenheiten in der Natur können nicht objektiv festgestellt werden und damit nicht als Belege für Evolution dienen, sondern lediglich im Nachhinein unter Vorgabe der Evolutionstheorie gedeutet werden (im Sinne eines evolutionären Umbaus oder einer Verkümmern).

4.3.2 Der Teil und das Ganze

Organismen sind synorganisierte Kreaturen, d. h. viele Organe sind polyfunktional. Sie

müssen gleichzeitig verschiedene Zwecke erfüllen. Das bedeutet notwendigerweise, daß nicht jede einzelne Struktur für jeden Zweck, den sie erfüllt, optimal sein kann. Kompromisse sind daher unvermeidlich. Ein Urteil über die Vollkommenheit eines Organs kann sinnvollerweise nur gefällt werden, wenn der Organismus als Ganzes, einschließlich seiner Ontogenese, im Blick ist. Die isolierte Betrachtung einzelner Organe ist verfehlt, erst recht, wenn diese im Hinblick auf nur eine von evtl. mehreren Funktionen bewertet werden.

NELSON (1996, 505f.) präsentiert dazu folgendes Beispiel: Die Schwimmflossen von Meeresschildkröten scheinen schlecht gebaut zu sein, um mit ihnen für die Eiablage Löcher im Sand von Stränden zu graben. Dieselben Flossen sind jedoch für die Fortbewegung im Wasser, wo sich die Meeresschildkröten meistens aufhalten, sehr effektiv gestaltet. GUTMANN & PETERS (1973, 166) sprechen von „Kompromißstrukturen“, die „wegen mehrerer Anforderungen oder angesichts einer Beziehung zu anderen sie einengenden oder behindernden Bauteilen nicht optimal sein können. Optimale Verhältnisse stellen sich dann gleichsam durch Integration über mehrere Funktionen ein.“

Man könnte freilich spekulieren, daß Lebewesen auch so konstruiert sein könnten, daß sie für jede zu erfüllende Aufgabe ein eigenes Organ besitzen, so daß keine Überschneidungen der Funktionen suboptimale Lösungen erzwingen müßten. Doch hier gilt: Diesen Organismus müßte man erst konstruieren, um durch einen *Vergleich* feststellen zu können, welche Lösung die bessere ist. Dieser Vergleich aber ist nicht möglich. MAYNARD SMITH (zit. in NELSON 1996, 504) hat die Problematik der fehlenden Vergleichsmöglichkeit erkannt: „It is clearly impossible to say what is the 'best' phenotype unless one knows the range of possibilities. If there were no constraints on what is possible, the best phenotype would live for ever, would be impregnable to predators, would lay eggs at an infinite rate, and so on“ – also im Volksmund gesprochen: die eierlegende Wollmilchsau. Um noch einmal auf den Panda-Bären zurückzukommen: NELSON (1996, 505) stellt die Frage: „Why couldn't the creator have given pandas the ability to fly?“ Man könnte diese Frage durchaus auch evolutionstheore-

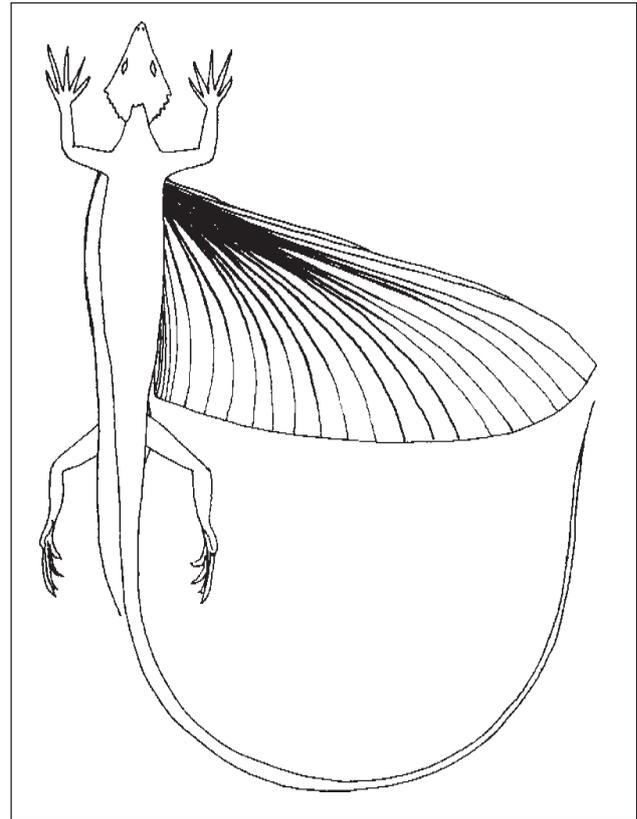


Abb. 37: Der Gleitflieger *Coelurosaurus jaekeli*, dessen Gleitmembran durch hohle Knochenstäbe von dermale (Haut) Ursprung gestützt wurde. (Nach FREY et al. 1997)

tisch formulieren. Letztlich wird deutlich, daß es wenig Sinn macht, solche Spekulationen anzustellen.

4.3.3 Nicht-Vorhersagbarkeit und Plastizität von Evolutionstheorien

Damit ist ein Kennzeichen vieler evolutionstheoretischer Hypothesen angesprochen, das von Wissenschaftstheoretikern häufig thematisiert wurde: die mangelnde Vorhersagbarkeit von empirischen Befunden. Hier liegt zweifellos ein grundlegendes wissenschaftstheoretisches Problem. Theorien über den Ursprung und die Geschichte der Lebewesen beinhalten Aussagen über einen vergangenen Prozeß; *darüber* können sie natürlich keine Vorhersagen machen. Man könnte zwar darüber Rechenschaft abgeben, welche Beobachtungen im jeweiligen Modell erwartet werden, doch kann kein Wissenschaftler unvoreingenommen an

diese Aufgabe herangehen; er hat immer Vorwissen, das ihn beeinflusst. So ist jeder, der sich mit Ursprungsfragen in der Biologie auseinandersetzt, durch seine Kenntnisse in der Taxonomie und der Vergleichenden Biologie und durch seine Ursprungsvorstellungen vorgeprägt und wird geneigt sein, seine Kenntnisse als Vorhersagen seines Modells auszugeben.

So wurde die Anatomie des Panda-Daumens *nicht* aus evolutionstheoretischen Überlegungen heraus *vorhergesagt*, so REMINE (1993). Das gelte auch für andere „Unvollkommenheiten“, folglich könnten sie auch nicht als Belege für Evolution gelten. Man könnte im evolutionstheoretischen Rahmen durchaus auch die Erwartung formulieren, daß der erste Finger der Panda-Tatze wieder in eine opponierbare Stellung hätte gebracht werden können. Wer evolutionstheoretisch orientiert ist, muß evolutionären Prozessen noch viel gewaltigere Umbauvorgänge zutrauen. Warum also hätte der Panda-Daumen nicht aus seiner mit den anderen Fingern fixierten Position wieder herausgelöst werden können?

Offenbar laufen also evolutionstheoretische Deutungen hier nicht nach dem Muster „Vorhersage – Prüfung – Bestätigung/Widerlegung“ ab, vielmehr liegt eine Art Wechselwirkung zwischen den Daten und der jeweiligen Formulierung evolutionstheoretischer Hypothesen vor. Die Evolutionstheorie wird den Daten immer wieder neu angepaßt. Auch überraschende Daten führen nicht zur Hinterfragung der Evolutionstheorie, sondern nur zu ihrer Modifikation. Die Option einer Widerlegung scheint dabei ausgeschlossen zu sein. REMINE (1993) spricht in diesem Zusammenhang von der *Plastizität* der Evolutionstheorie.

Ist REMINES Kritik überzogen? Bevor diese Frage bejaht wird, mache man sich klar, daß wohl kaum je darüber Rechenschaft gegeben wurde, welche Befunde *aus der Vergleichenden Biologie* die Evolutionstheorie falsifizieren oder unplausibel machen würden. Es wäre eine reizvolle Aufgabe, solche Befunde zu nennen. Sollte es aber keine Falsifizierungsmöglichkeiten aus der Vergleichenden Biologie geben, ist die Behauptung der Plastizität der Evolutionstheorie in diesem Bereich begründet.

Man hätte beispielsweise erwarten können, daß es keine nennenswerten Widersprüche zwi-

schen morphologisch begründeten und molekularen Stammbäumen geben sollte (vgl. HILLIS 1987; PATTERSON 1993). Ebenso könnte man aus der Evolutionstheorie die Erwartung folgern, daß aufgrund der zugrundeliegenden Zufallsprozesse keine oder allenfalls nur sehr ausnahmsweise Konvergenzen auftreten (vgl. Abschnitt 3.1). Beides ist bekanntlich nicht der Fall, ohne daß Makro-Evolution damit in Frage gestellt wird. Vielmehr führen diese Befunde dazu, neue evolutionstheoretische Vorstellungen zu entwickeln. Genau darin zeigt sich die Plastizität der Evolutionstheorie.

Es soll damit nicht behauptet werden, daß Schöpfungsvorstellungen weniger plastisch wären (vgl. dazu Kapitel 5), sondern es geht um die Einsicht, daß erst die *Vorgabe* einer Ursprungsvorstellung Deutungen erlaubt und daß die Daten nicht *bestimmte* Deutungen erzwingen. Während Schöpfungsvorstellungen häufig mit dem Einwand konfrontiert werden, daß in deren Deutungsrahmen alles vorhergesagt werden könne, so daß keine Prüfungs- und Widerlegungsmöglichkeit gegeben sei, seien evolutionäre Deutungen prüfbar und widerlegbar. Die bisherige Diskussion hat aber gezeigt, daß diese Behauptung in dieser einfachen Form nicht stimmt. In Kapitel 5 wird diese Problematik weiter aufgegriffen und vertieft.

4.3.4 Grundtypen und Mikroevolution

Wenn mutmaßliche Unvollkommenheiten durch mikroevolutive Prozesse im Grundtypenrahmen erklärbar sind (vgl. Abschnitte 1.3, 6.6 und 7.2), sind sie auch im schöpfungstheoretisch interpretierten Grundtypmodell erklärbar und können in diesem Rahmen durchaus auch erwartet werden. Entsprechendes gilt für Homologiefeststellungen innerhalb von Grundtypen. So kann DARWIN'S Orchideenbeispiel (Abschnitt 4.1) teilweise in diesem Sinne interpretiert werden, da die Orchideenfamilie aufgrund unzähliger art- und gattungsübergreifender Kreuzungen in relativ wenige Grundtypen eingeteilt werden kann. Bauplangemeinsamkeiten innerhalb von Grundtypen werden auch in schöpfungstheoretischer Perspektive durch Abstammung von einem gemeinsamen Vor-

läufer interpretiert (Grundtypdiversifikation, die meist durch Spezialisierungen erfolgt).

Als möglicherweise suboptimal im Rahmen einer Mikroevolution angepaßt kann beispielsweise die Hawaiiigans (Abb. 38) betrachtet werden. Im Gegensatz zu den anderen Gänsen ist sie weder ein Schwimmvogel noch ein Zugvogel. Von Menschen auf Hawaii verschleppt, hat sie sich als Landgans spezialisiert und lebt auf Lavaflächen (BARDELL 1997). Gelegenheit zum Schwimmen gibt es kaum. Passend für diesen Lebensraum hat die Hawaiiigans längere Beine und kräftigere Zehen entwickelt. Die Schwimmhäute sind reduziert, jedoch nicht ganz verschwunden. Ideal wäre es auf dem oft rauhen Untergrund vermutlich, wenn sie gar keine Schwimmhautreste mehr hätte. Alle Gänse gehören zusammen mit den Enten und Schwänen zu einem Grundtyp (SCHERER 1993c). Nach dem Grundtypmodell handelt es sich bei der Hawaiiigans demnach um eine Spezialisierung innerhalb eines Grundtyps. Das heißt, sie wurde nicht in der jetzt vorliegenden spezialisierten Ausprägung erschaffen, und ihre mutmaßliche „Unvollkommenheit“ kann im Rahmen der Grundtypenbiologie nicht auf das Konto der Schöpfung geschlagen werden. Wenn BARDELL (1997) in seinem Beitrag über dieses und ähnliche Beispiele von „Hinweisen auf Evolution“ spricht, so gilt dies nur für Mikroevolution.

4.3.5 Optimalität als Indiz gegen Evolution?

In evolutionstheoretischer Perspektive sind optimale Strukturen nicht unbedingt zu erwarten. ZOGLAUER (1991) weist darauf hin, „daß der Vorstellung einer Optimierung durch Evolution eine falsche Projektion der Struktur technischen Handelns auf die Natur zugrundeliegt“ (S. 194). Technische Werte würden vom Menschen definiert, weil mit der Konstruktion eines Objekts ein bestimmtes Ziel erreicht werden soll. Dieses Ziel bestimme den Wert der zu optimierenden Größe. Da bei der biologischen Evolution dieses Ziel von vornherein fehle, könne man den Naturprodukten auch keine Werte oder Qualitäten zusprechen (S. 209). Andernfalls müsse man eine teleologische Biologie voraussetzen. „Jede Ware hat einen Wert



Abb. 38: Hawaiiigans *Branta sandvicensis* (Foto: R. WISKIN)

für den Verbraucher, während die Fitness eines Organismus keinen Wert für irgendjemanden darstellt“ (S. 210). Aufgrund dieser Überlegungen bezweifelt ZOGLAUER, „daß es in der Evolution Größen gibt, die optimiert werden“ (S. 211). „Optimierung ist an Ziele oder Zwecke gebunden, die es in der Natur nicht gibt. ... Optimalität ist daher kein Wesensmerkmal der Natur, das ihr unabhängig von unserem Erkennen und unserem Dasein zukommen würde“ (212).

An diese Argumentation kann sich eine interessante Fragestellung anschließen: Können optimal konstruierte Strukturen nachgewiesen werden, deren Optimalität unter evolutionstheoretischen Prämissen gar nicht zu erwarten wäre? Genau das behauptet WEINDEL (2000) für ein biochemisches Beispiel: die Bindestärke der Basenpaarung der DNA. WEINDEL zeigt, daß unter Ursuppenbedingungen auf der alleinigen Basis physico-chemischer Vorgänge eine *maximale*, nicht aber eine für die biologische Funktion *optimale* Bindestärke der Nucleoba-

sen zu erwarten gewesen wäre. Da jedoch die biochemisch optimale Bindestärke verwirklicht ist, komme man nicht umhin, eine Zielvorgabe zu postulieren. Doch genau dies kann evolutionstheoretisch nicht vorausgesetzt werden. Es könnte eine reizvolle Aufgabe sein, weitere Beispiele dieser Art aufzuspüren.

Die Aufgabe kann noch etwas weiter gefaßt werden: Leisten manche Strukturen des Lebens mehr, als vom Standpunkt des Überlebensvorteils und der Nachkommenproduktion zu erwarten wäre? Das wäre sozusagen das umgekehrte Argument zum Unvollkommenheitsargument.

4.3.6 Zusammenfassung

Fassen wir die Argumentation anhand des in Abschnitt 4.1 („Darwins Rätsel“) genannten Beispiels der Abdominalknochen der Walartigen zusammen. Deren Homologie mit Beckenknochen der Landwirbeltiere soll Makroevolution belegen – mit der Begründung, daß sie bei unabhängiger Entstehung (also auch bei der Annahme einer Schöpfung) anders gestaltet wären. Es ist jedoch nicht beweisbar, daß Abdominalknochen der *Wale* an eine (ehemalige) Stützfunktion angepaßt waren; das ist vielmehr eine evolutionstheoretisch motivierte Schlußfolgerung. Zum anderen ist keine bessere Konstruktion bekannt, die man als Vergleich heranziehen könnte. Und schließlich fehlt eine zwingende Begründung, weshalb die Abdominalknochen der *Wale* nicht doch unabhängig entstanden sein können, wobei „unabhängig“ in einem Schöpfungskonzept nur Unabhängigkeit in der Realisierung, nicht aber in der „geistigen Urheberschaft“ bedeutet.

Einzelne Organe dürfen nicht (nur) isoliert betrachtet werden, sondern müssen im Organismusganzen bewertet werden, wenn eine Einschätzung über mögliche Unvollkommenheiten erfolgen soll. Und schließlich muß geprüft werden, ob die zur Diskussion stehenden Beispiele sich im mikroevolutiven Rahmen innerhalb von Grundtypgrenzen bewegen.

4.4 Seltsame Konstruktionen als „Design-Signal“?

In Abschnitt 4.1 wurde erläutert, inwiefern auch ohne definitiven Nachweis von „Unvollkommenheiten“ aus der Vergleichenden Biologie ein „Design-Fehler-Argument“ abgeleitet wird. FUTUYMA (1998, 122) schreibt in seinem Lehrbuch: „Design does not require that the same bony elements form the frame of the hands of the primates, the digging forelimbs of moles, the wings of bats, birds, and pterosaurs, and the flippers of whales and penguins.“ Genauso meint FUTUYMA, daß die unterschiedliche Konstruktion des Cephalopoden- und Wirbeltier-Linsenauges inkonsistent mit der Annahme eines allmächtigen Schöpfers sei, der optimales Design verwirklichen könne.⁸ RIDLEY sieht gar die Existenz von Homologien an sich als Argument gegen Schöpfung: „Probably the most powerful general argument for evolution: the existence of certain kinds of similarities (called homologies) between species – similarities that would not be expected to exist if each species had originated independently“ (RIDLEY 1991, 40).

Darauf wurde entgegnet, daß zum einen nicht klar ist, ob es wirklich bessere Konstruktionen gibt und daß zum anderen das Argument tief in die Theologie hineingreift, indem Mutmaßungen über Gottes Handeln maßgeblich zugrundegelegt werden.

Schon DARWIN hatte dieses Argument in seinem Orchideenbuch und anhand des „Standardbeispiels“ der Extremitätenknochen der Landwirbeltiere vorgebracht (s. die in Abschnitt 4.1 unter „Darwins Rätsel“ abgedruckten Zitate DARWINS). (Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß das Orchideenbeispiel auch im Rahmen des Grundtypmodells interpretierbar ist, da es mikroevolutiv erklärt werden kann.) REMINE (1993) versucht an dieser Stelle, den Spieß mit dem „Design-Fehler“- bzw. „Unvollkommenheits-Argument“ nochmals umzudrehen, wenn er gerade seltsame Konstruktionen wie den Panda-Daumen oder die Verwendung einheitlicher Baupläne für verschiedene Funktionen (wie bei den Landwirbeltierextremitäten) als „Design-Signale“ interpretiert. Um seine Argumentation darzustellen, muß etwas

ausgeholt werden: REMINE formuliert eine „message-Theorie“, die er auf verschiedene biologische Phänomene anwendet, u. a. auch auf „seltsame“ Konstruktionen und vermeintliche Unvollkommenheiten. Die message-Theorie weist eine einfache generelle Struktur auf:

- Einerseits ist die Ähnlichkeit der Lebewesen auf allen biologischen Ebenen derart ausgeprägt, daß der Rückschluß auf einen gemeinsamen Ursprung unvermeidlich erscheint. Dieser gemeinsame Ursprung kann grundsätzlich entweder durch gemeinsame Abstammung oder durch einheitliche Planung (Schöpfung) begründet werden (Kapitel 2 und 3). Diesen Aspekt nennt REMINE „Botschaft der Gemeinsamkeit“ („unifying message“).

- Andererseits ist die Unterschiedlichkeit der Lebewesen dergestalt, daß deren Ursprung durch makro-evolutionäre Theorien nicht schlüssig erklärt werden kann („nicht-naturalistische Botschaft“ nach REMINE, „non-naturalistic message“).

- Aus beiden „Botschaften“ zusammen hört REMINE die „Lebensbotschaft“ heraus, daß das Leben in einer Weise beschaffen sei, daß es wie das Ergebnis eines einzigen Designers aussieht und zu anderen Entstehungskonzepten nicht paßt. Sowohl Ähnlichkeiten als auch Verschiedenheiten spielen in der message-Theorie besondere Rollen: Ähnlichkeiten weisen auf einen einzigen Ursprung hin, während die Unterschiede eine Erklärung durch natürliche Vorgänge erschweren oder unmöglich machen und somit auf einen absichtsvoll schaffenden Designer hinweisen.

REMINÉ glaubt sogar, daß die Lebewesen bewußt so konstruiert wurden, daß an ihnen diese Lebensbotschaft erkannt werden kann, und macht sich Gedanken darüber, wie die Lebewesen und ihre Vielfalt gebaut werden mußten, damit das Ziel, mit ihnen die Lebensbotschaft zu schicken, erreicht werden kann.

Seine Argumentationsweise soll nun am Phänomen der Formenvielfalt und der Ähnlichkeit der Lebewesen dargestellt werden. REMINE stellt sich die Frage, wie ein Designer die Merkmale der Lebewesen auf die Organismen verteilen muß, damit das Merkmalsmuster die Lebensbotschaft tragen kann. Würden alle überhaupt nur denkbaren Kombinationen von Merkmalen verwirklicht (Matrix-Struktur der

Ordnung der Lebewesen) oder wäre die Formenvielfalt der Lebewesen so beschaffen, daß man die Lebewesen der Ähnlichkeit nach geordnet in Form eines Kreises darstellen könnte, würden Kenntnislücken (z. B. ausgestorbene Formen, die nicht gefunden wurden) dieses Muster zerstören, so daß die dahinterstehende Ordnung nicht mehr erkannt werden könnte (vgl. Abb. 39). Mit einer hierarchisch strukturierten Ordnung dagegen kann dieser Effekt vermieden werden, denn eine hierarchische Ordnung kann auch bei erheblicher Lückenhaftigkeit erkannt werden (Abb. 40). Andererseits könnte eine hierarchische Struktur der Ordnung der Lebewesen erheblich leichter durch Evolution gedeutet werden als eine Matrix-Struktur. Gegen die evolutionstheoretische Deutung spricht aber das zahlreiche Vorkommen von Konvergenzen: Viele Merkmale sind so verteilt, daß sie sich der Anordnung in einem widerspruchsfreien Stammbaum widersetzen (vgl. Abb. 17, 42, Tab. 2, S. 38; Abschnitte 3.1; 5.3.1). Aus diesen Beobachtungen und Überlegungen resultiert für REMINE die „Lebensbotschaft“ im Bereich der Vergleichenden Biologie:

- „unifying message“: Es gibt eine Reihe von Ähnlichkeiten, die allen Lebewesen ge-

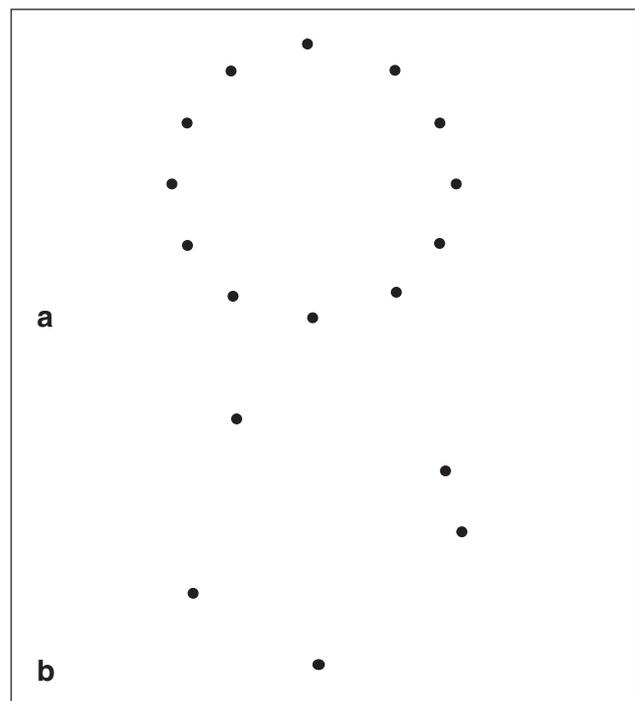


Abb. 39: Ordnung der Lebewesen in Form eines Kreises (a). Lückenhaftigkeit der Formenkenntnis (b) zerstört das Muster.

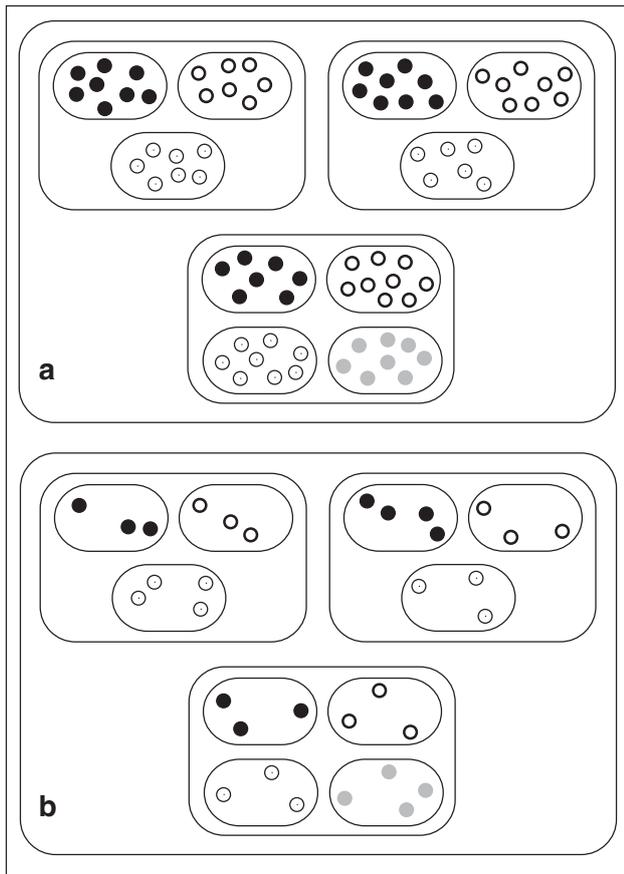


Abb. 40: Hierarchische Ordnung der Lebewesen. Das Ordnungsmuster (a) kann auch bei erheblicher Lückenhaftigkeit der Formenkenntnis (b) erkannt werden.

meinsam sind (z. B. Struktur der Erbsubstanz, wichtige Stoffwechsellmoleküle). Der Rückschluß auf einen gemeinsamen Ursprung ist unvermeidlich.

- „non-naturalistic message“: Die Unterschiede zwischen den Lebewesen können nicht durch bekannte natürliche Vorgänge überbrückt werden und die Merkmalsverteilungen entsprechen nicht evolutionstheoretischen Erwartungen.

Beides zusammen ergibt die „biotic message“.

Die eingangs erwähnten scheinbaren Unvollkommenheiten der Lebewesen wie der Pseudodaumen des Panda oder überraschende Bauplanähnlichkeiten bei verschiedener Funktion finden im Rahmen der message-Theorie eine überraschende Erklärung. Sie dienen als Hinweise darauf, daß es nur einen einzigen Designer gibt und gehören somit zur „unifying message“. Eine Nutzlosigkeit dieser Struktu-

ren kann zwar nicht aufgezeigt werden (im Gegenteil: ihre Funktion ist in der Regel bekannt) – seltsam sind sie gleichwohl, aber gerade deshalb können sie die message-Funktion als Hinweisgeber auf denselben Urheber ausüben. Von der Evolutionstheorie wurden diese Strukturen andererseits nicht vorhergesagt, sondern werden allenfalls im Nachhinein erklärt (s. o.).

Test der message-Theorie. REMINE bemüht sich, die message-Theorie in einer wissenschaftlichen, d. h. prüfbar Form zu präsentieren. Er gibt Prüfkriterien an, anhand derer seine Theorie bestätigt oder verworfen werden kann. Die Botschaft der Gemeinsamkeit und die nicht-naturalistische Botschaft müssen durch Daten belegt werden. Da im Bereich der Gemeinsamkeiten („unifying message“) zwischen der message-Theorie und der Evolutionstheorie keine besonderen Unterschiede bestehen, läuft die Prüfung der message-Theorie auf den Nachweis hinaus, daß die Unterschiede zwischen den Lebewesen nicht durch natürliche Prozesse zu überbrücken sind. Dieser Test ist prinzipiell möglich, und durch Nachweise einer solchen Überbrückung würde die message-Theorie geschwächt werden. Die message-Theorie macht somit die Voraussage, daß die Unterschiede zwischen den Lebewesen auch künftig nicht durch natürliche Prozesse (Evolution) erklärt werden können.

In Abschnitt 5.3 werden weitere Testmöglichkeiten einer schöpfungstheoretisch orientierten Makrosystematik (vgl. Abschnitt 1.3) diskutiert.

Der entscheidende Knackpunkt der Bewertung der Erklärungskraft der message-Theorie ist die exakte Erfassung der „non-naturalistic message“. Auf der analytischen Ebene ist sie sehr schwer zu greifen. Dazu sollten folgende Voraussetzungen gegeben sein: Alle natürlichen Evolutionsprozesse sowie die Struktur-Funktions-Beziehungen des fraglichen Systems müssen hinreichend gut verstanden sein. Weil dies eine kaum zu erfüllende Forderung ist, läuft ein nicht unwesentlicher Teil der Erkennung der „nicht-naturalistischen Botschaft“ auf der intuitiven Ebene ab und ist dementsprechend von persönlichen Meinungen mitbe-

stimmt. Aber Anregungen für Forschung gibt das ReMINESche Konzept allemal, und das alleine ist schon Grund genug, dieses Konzept in der Interpretation von Naturphänomenen zu berücksichtigen.

Anmerkungen

- ¹ Diese Einschätzung ist allerdings höchst fragwürdig, da es sich hierbei offenkundig um Zivilisationskrankheiten handelt, die durch ungesunde Lebensweise auftreten.
- ² PAULUS stellt in Römer 1,19ff. allerdings heraus, daß Gottes „ewige Macht und göttliche Größe“ an seinen Werken erkennbar ist. Dies ist aber sehr allgemein formuliert und bedeutet nicht, daß aus den heutigen Phänomenen des Lebens auf die Struktur der ursprünglichen, im Bibeltext als „sehr gut“ charakterisierten Schöpfung geschlossen werden kann. Denn die Bibel berichtet auch von einem Bruch in der Schöpfung durch den Einbruch des Todes, der die ganze Welt in Mitleidenschaft gezogen hat.
- ³ „Many arguments in the *Origin* make sense only if one presupposes the creator of early nineteenth century English natural theology – and DARWIN does not challenge this conception“ (NELSON 1996, 513).
- ⁴ Der Wissenschaftstheoretiker SOBER (1993, 46; zit. in NELSON 1996, 494) stellt dazu fest: „[Many biologists] have taken pains to point out how the hypothesis of evolution by natural selection makes predictions that differ dramatically from those that flow from design hypothesis. ... At the same time and often in the same book, some biologists and philosophers have pursued a quite different line of attack. They have argued that creationism is not a scientific hypothesis because it is untestable. ... If creationism cannot be tested, then what was one doing when one emphasized the imperfection of nature? Surely it is not possible to test and find wanting a hypothesis that is, in fact, untestable.“
- ⁵ In diesem Sinne äußert sich CAIN (1957-58, 213) zum „Rätsel Darwins“: „Now while there may be truth in this remark, it must be pointed out that its cogen-

cy rests in large part on our ignorance. Because we ourselves have failed in the attempt to see any functional reason why certain animals have a particular structure in common, we conclude that there can be none. ... We know too little about *all* the selective forces acting upon a single organ from its first development ...“ (Hervorhebung im Original). CAIN (1989, 4) bestreitet auch, daß die Grundbaupläne der Organismen an sich nicht Ausdruck der Anpassung sind. Vielmehr müßten sie aufgrund ihrer Anpassung verstanden werden. Dafür nennt er vier Gründe: 1. Diese Meinung habe sich aus früheren, nicht zutreffenden Ideen „fortgepflanzt“; 2. Wenn wir die adaptive oder funktionelle Bedeutung eines Organs nicht kennen würden, läge das viel wahrscheinlicher an unserer Unkenntnis als an einer tatsächlichen Funktionslosigkeit; 3. evolutions-theoretisch gesehen wäre genug Zeit, um Form-Funktions-Mißverhältnisse auszugleichen; insbesondere wenn man an die gewaltigen Umbauten denkt, die evolutiv bereits abgelaufen sein sollen; 4. es gibt heute mehr direkte Nachweise von Funktionalitäten (Anpassungen) von Eigenschaften, die die größeren Taxa charakterisieren. Daher stellt CAIN folgende These zur Diskussion: „The thesis I wish to put forward therefore, is that broadly speaking, the major plans of construction shown by the older groups are soundly functional and retained merely because of that“ (CAIN 1989, 4).

- ⁶ „We have shown that the hand of the giant panda has a much more refined grasping mechanism than has been suggested in previous morphological models“ (ENDO et al. 1999).
- ⁷ Beim Unvollkommenheitsargument muß außerdem noch bedacht werden, worauf sich die mutmaßliche Unvollkommenheit bezieht: „unvollkommen“ im Hinblick auf welche Funktion oder Umwelt? So können z. B. veränderte Umweltbedingungen zu „Unvollkommenheiten“ führen. Oder ein polyfunktionales Organ mag in Bezug auf eine Nebenfunktion nicht optimal sein.
- ⁸ Man beachte, daß einmal eine Homologie, dann aber Konvergenz als Argument gegen Design vorgebracht wird.

5. Die Ordnung der Lebewesen als Design-Signal?

Zusammenfassung: In diesem Kapitel wird der Frage nachgegangen, ob und wie eine schöpfungstheoretisch begründete Systematik gestaltet werden kann. Zwar ist es nicht möglich, aus einem Schöpfungskonzept konkrete Folgerungen bezüglich des zu erwartenden Merkmalsmusters der Lebewesen zu ziehen, dennoch kann danach gefragt werden, ob das vorgefundene Merkmalsmuster im Rahmen einer schöpfungstheoretischen Konzeption plausibel gedeutet werden kann. In der evolutionär orientierten Makrosystematik wird vom Ansatz her nicht anders verfahren: auch dort sind nur Deutungen im Nachhinein, jedoch keine zwingenden Vorhersagen möglich. Da jede systematische Arbeit durch philosophische Vorgaben geleitet wird, ist es legitim, auch schöpfungstheoretisch motivierte Ansätze zu verfolgen. Es zeigt sich, daß es auch unter schöpfungstheoretischen Prämissen Testmöglichkeiten für die Deutung des Merkmalsmusters der Lebewesen gibt.

Evolutionstheoretiker gehen davon aus, daß das Merkmalsmuster der Lebewesen Hinweise auf ihren phylogenetischen Werdegang abgibt. Die bisherigen Ausführungen sollten jedoch deutlich machen, daß das Merkmalsmuster an sich *nicht* dessen Deutung im evolutionstheoretischen Rahmen *erfordert*, sondern lediglich grundsätzlich *ermöglicht* (vgl. Kapitel 2). Außerdem wurde eine Reihe von Schwierigkeiten diskutiert, die gerade dadurch auftreten, daß im evolutionstheoretischen Deutungsrahmen die Formenvielfalt der Lebewesen in ein Baumschema gebracht werden muß, wenn die Phylogenese nachgezeichnet werden soll (Kapitel 3).

Nicht nur vor diesem Hintergrund sind Überlegungen zu einer nicht-phylogenetischen Makrosystematik legitim. Es soll daher die Frage aufgeworfen werden, ob die Ordnung der Lebewesen, die Verteilung ihrer Merkmale auf höhere Taxa (oberhalb des Grundtypniveaus) ein Design-Signal trägt. D. h.: Weist das Muster der Ähnlichkeiten der Lebewesen Indizien auf, die Hinweise auf eine unabhängige Entstehung der Grundtypen abgeben? Das würde auf ein Schöpfungsverständnis hinauslaufen. Darüber hinaus stellt sich die Frage, wie im Rahmen einer nicht-evolutionär orientierten Makrosystematik methodisch vorgegangen werden kann.

5.1 Systematik wird durch philosophische Grundlagen „kanalisiert“

Bevor auf diese Fragen zugegangen wird, sollen vorbereitend einige wissenschaftstheoretische Anmerkungen vorangestellt werden.

Wenn die Vielfalt der Lebewesen geordnet werden soll, stellt sich die Frage, nach welchen Gesichtspunkten diese Ordnung erfolgen soll. Es wird gewöhnlich angestrebt, ein „*natürliches System*“ zu entwickeln. Doch was heißt das? Soll sich die Essenz der Dinge (wie bei LINNÉ), das „*Design Gottes*“ oder ein *phylogenetischer Ablauf* in der Systematik widerspiegeln? Soll nur ein (hypothetisches) Verzweigungsschema (Cladistik) erstellt werden, soll nur das Ausmaß der Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit zwischen verschiedenen Taxa berücksichtigt werden (Phänetik; SOKAL & SNEATH 1963; vgl. SNEATH 1995) oder soll beides miteinander kombiniert werden (evolutionäre Klassifikation; BOCK 1973; MAYR 1974; 1975; 1990; Kritik dazu z. B. HENNIG 1974)? Soll einfach nur ein *praktisch handhabbares* Ordnungssystem geschaffen werden, das unabhängig von der Entstehungsweise der Lebensvielfalt zu sehen ist? (vgl. MINELLI 1993, 11; „*pattern cladists*“, vgl. z. B. RIEPPEL 1999, 8; RIEPPEL & GRANDE 1994, 230f.; CHARIG 1982). SUDHAUS & REHFELD (1992, VII) stellen einleitend zu ihrem Lehrbuch fest, daß eine „*unvoreingenommene Betrachtung der Natur und damit auch eine theorienlose Systematik weder möglich noch erwünscht*“ sei. RIEPPEL (1993b, 5) schreibt dazu: „... as there is no theo-

ry-free observation, there cannot be a theory-neutral perception of 'similarities' or of regularity. As a consequence, a theoretical framework is required to guide observation in the perception of similarity, and this will depend on the kind of regularity which is expected or hypothesized to exist in nature."

Das „typologische Tor“. Wie auch immer in der Systematik vorgegangen wird – es ist immer ein Gang durch ein „typologisches Tor“ notwendig: Die Formenvielfalt muß bestmöglich erfaßt werden. So gelangt TOMLINSON (1984, 380) zur Aufforderung, daß man die Typologie nicht vermeiden solle, da sie der erste Schritt in jeder morphologischen Analyse sei.¹ RIEPPEL (1989b) weist darauf hin, daß die Systematik – historisch belegt – von der Evolutionstheorie unabhängig ist. Daß diese Unabhängigkeit auch logisch bzw. epistemologisch notwendig ist, begründet BRADY (1985) philosophisch. „Arten müssen erst als solche erkannt sein, bevor sie aufgrund eines kontinuierlichen Abstammungsprozesses miteinander verknüpft werden können. Die systematische Forschung geht mit logischer Notwendigkeit einer Erklärung der Ordnung in der Natur durch die Hypothese von 'descent with modification' voraus“ (RIEPEL 1989b, 197; Hervorhebung im Original). NELSON & PLATNICK (1981, 328) sind der Auffassung: „... systematists always have been, are, will be, and should be, typologists.“ Und BROWER (2000, 19) stellt fest, daß das grundsätzliche Prozedere des Erkennens von Homologien sich in den letzten 200 oder mehr Jahren nicht geändert habe.² Dies sei der Fall, weil die empirische Basis vom jeweiligen Deutungsrahmen – Evolution, Plan Gottes oder anderes – relativ unabhängig sei.³

Einfluß von Ursprungsvorstellungen auf die Systematik? Nach dem Siegeszug der Abstammungslehre soll das System der Lebewesen in der Regel dem zugrundegelegten Evolutionsgedanken gerecht werden. So definieren HENTSCHEL & WAGNER (1986, S. 577) Systematik: „Die Lehre von der Klassifikation der Organismen; Wissenschaftszweig, ... der die Beschreibung, Benennung, Ordnung der Taxa in ein System anstrebt, welches die stammesgeschichtliche Entwicklung widerspiegelt (phylogenetische

Systematik).“ NATHO et al. (1990, 765) beschreiben diesen Wissenschaftszweig in der Botanik folgendermaßen: „Das wissenschaftliche Ziel der Systematik ist kein beliebiges System, sondern ein der Pflanzenwelt adaequates, d. h. ihren besonderen Eigentümlichkeiten entsprechendes.“ Die Voraussetzung evolutionärer Deutung ist in der Biologie längst selbstverständlich, doch ändert dies nichts daran, daß es sich um eine *Vorgabe* handelt: „Such is our familiarity with the ideal of evolutionary divergence that we have ceased to recognize it for what it is: an *a priori* model of evolutionary change“ (A. E. FRIDAY, in MOORE & WILLMER 1997, 2f.). LEE (1999, 724) stellt fest, daß der Versuch, die Vielfalt der Lebewesen in ein Baumschema zu bringen, nur durch Bezugnahme auf die Evolutionstheorie gerechtfertigt werden kann.

Die *Cladistik* (*phylogenetische Systematik*) hat seit HENNIG (1950; 1966) Verfahrensweisen zur Systematik entwickelt, die der Vorgabe, es gebe einen Stammbaum, in objektiver Weise gerecht werden sollen. RIDLEY (1983, 651) stellt dazu fest, daß in HENNIGS System Evolution nicht vorausgesetzt werden müsse, um seine Verfahrensweisen anzuwenden, sondern um diese zu *begründen*. Nicht alle Systematiker sind allerdings der Ansicht, daß eine Systematik die Stammesgeschichte widerspiegeln solle (oder könne). CRONQUIST (1987, 14) meint sogar, daß ein praktikables taxonomisches System gar keine perfekte Widerspiegelung der Evolution liefern könne (vgl. auch S. 11). Die *Phänetik* beansprucht nur, eine praktikable Ordnung der Lebewesen aufzubauen. RIDLEY (1990, S. 108) bemerkt dazu: „Hinter beiden Systemen [Cladistik, Phänetik] stehen völlig verschiedene Philosophien. Die eine versucht das Evolutionsmodell der Verzweigung zu behaupten, die andere das Modell der morphologischen Ähnlichkeit“ (vgl. CRONQUIST 1987, 36; DONOGHUE & CANTINO 1988, 124f.). Die Prozeduren in beiden Verfahren, Ordnung herzustellen, sind entsprechend deutlich verschieden. Die Philosophie, die hinter einer Systematik steckt, hat also maßgebliche Folgen für die konkrete Vorgehensweise in der Systematik. Zur Vorgehensweise der Phylogenetischen Systematik (Cladistik) und zum Unterschied zur Phänetik und zur evolutionären Systematik wird auf die ein-

schlägige Literatur verwiesen (z. B. RIDLEY 1990).

Das die Lebensvielfalt *erfassende* und *beschreibende* Teilgebiet der Systematik wird häufig als Taxonomie abgegrenzt. Man könnte trennen zwischen der Taxonomie als Beschreibung der Ähnlichkeit der Lebewesen und der Systematik als dem Versuch, das Ähnlichkeitsmuster der Lebewesen in ein phylogenetisches Konzept (oder irgendein anderes Ursprungskonzept) zu bringen. Die beiden Begriffe werden jedoch uneinheitlich gebraucht (vgl. z. B. HAWKSWORTH & BISBY 1988, 9). Außerdem wird auch die Taxonomie durch Ursprungsvorstellungen beeinflusst.

Der oben erwähnten Auffassung, wonach durch die Systematik nur eine praktikable Ordnung der Lebewesen konstruierbar sei, liegt offenbar die Einschätzung zugrunde, daß das Muster der Ähnlichkeiten der Lebewesen neutral gegenüber Ursprungsvorstellungen sei, d. h., daß aus ihm eine realhistorische Entstehung nicht erschlossen werden könne. Oder es könnte die Einschätzung dahinter stehen, daß die heutige Formenvielfalt eine phylogenetische Rekonstruktion anhand des Merkmalsmusters gar nicht ermöglicht. Das würde dann auch bedeuten, daß das Muster der Ähnlichkeiten auch für eine Deutung im Rahmen einer Schöpfungsvorstellung offen ist. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang auch die Feststellung von LORENZEN (1994, 200), daß die taxonomischen und die phylogenetischen Erfordernisse oft im Gegensatz zueinander stünden. Auch dieser Befund kann als Argument dafür gewertet werden, daß die Vielfalt der Lebewesen nicht-evolutionär motivierten Ordnungsschemata offensteht.⁴

5.2 Kann es eine schöpfungstheoretische Systematik geben?

Jede systematische Arbeit orientiert sich also zwangsläufig an Leitanschauungen, und ihre Ergebnisse werden von deren Wahl beeinflusst. Außerdem ist die Wahl der zugrundegelegten Leitidee nicht durch die Daten der Vergleichenden Biologie festgelegt; vielmehr besteht hier Offenheit. Daher kann zunächst festgehalten werden, daß eine Systematik unter schöp-

fungstheoretischen Leitanschauungen prinzipiell legitim ist und naturwissenschaftlichen Charakter haben kann, wenn sie übliche wissenschaftsmethodische Standards erfüllt. Da jede Systematik ihren philosophischen Hintergrund hat, von dem ihre praktische Arbeit geleitet wird, steht eine schöpferorientierte Systematik nicht deshalb schon jenseits von Naturwissenschaft, wenn sie dezidiert philosophische oder religiös motivierte Vorgaben einbringt. Für Louis AGASSIZ, den kreationistisch eingestellten Zeitgenossen Charles DARWINs, sicherte eine voreingestellte Harmonie zwischen dem menschlichen Geist und den Werken der Schöpfung die Möglichkeit, den Plan der Schöpfung durch das Studium der Natur zu erkennen (RIEPEL 1988b, 38; vgl. Abschnitt 2.1).

Den Bemühungen, eine schöpfungstheoretische Systematik aufzubauen, wird man allerdings sofort entgegenhalten, daß die Gedanken eines Schöpfers nicht verobjektivierbar seien, und daß daher eine Systematik, die das „Design Gottes“ widerspiegeln soll, nicht objektiv erstellbar sei. Außerdem könnten keine Vorhersagen gemacht werden.⁵ Dieses Argument führte bereits Charles DARWIN (1859, 416) an: „On the ordinary view of the independent creation of each being, we can only say that so it is; – that it has so pleased the Creator to construct each animal and plant.“

Doch die Situation ist etwas komplizierter: Zum einen muß von einem erkenntnistheoretischen Standpunkt aus die Möglichkeit einer Schöpfung offengelassen werden. Zum zweiten ist es durchaus ein reizvolles Forschungsprogramm, herauszufinden, weshalb bestimmte Phänomene gerade so und nicht anders beschaffen sind. Unter schöpfungstheoretischer Prämisse muß man beim „Es hat dem Schöpfer so gefallen“ nicht unbedingt stehenbleiben. Und schließlich laufen manche Argumentationsmuster im Rahmen der Evolutionslehre auf ein „Es hat der Evolution so gefallen“ hinaus.

Dazu kommt noch, daß auch die Stammesgeschichte nicht objektiv vorgegeben ist und auch im Rahmen der Evolutionstheorie keine bestimmten Gruppierungen von Lebewesen vorhergesagt werden. Natürlich kann man nach vorgegebenen Algorithmen die Vielfalt der Lebewesen ordnen, aber solche Prozeduren

funktionieren unabhängig davon, ob es eine Makroevolution gab oder nicht. Die phylogenetische Systematik kann lediglich hypothetisch vorgeben, daß eine Stammesgeschichte abgelaufen ist, nicht aber ein konkretes Raster eines Evolutionsverlaufs. Sie muß also erst etwas „entdecken“ – oder besser: konstruieren, was nicht objektiv vorgegeben ist (niemand hat der Phylogenese zugesehen). „Klassifikationen müssen, wenn sie objektiv sein wollen, die Phylogenese darstellen“, schreibt RIDLEY (1990, 109). Aber wie in Kapitel 3 gezeigt, ist dies nicht ohne subjektive Wertungen und Vereinbarungen möglich. Ein theorieunabhängiges konkretes *Nachzeichnen* der Abläufe aufgrund der heutigen Ordnung der Lebewesen ergibt sich nicht zwingend aus den vorhandenen Datensätzen. Eine phylogenetische Systematik kann genausowenig unmittelbar aus den Daten der Vergleichenden Biologie abgelesen werden wie eine „Ordnung Gottes“. Die Aufgabe, die sich einer schöpfungstheoretisch orientierten Makrosystematik stellt, ist durchaus einer phylogenetisch orientierten Rekonstruktion vergleichbar. In beiden Fällen muß ein konkretes Ordnungsschema erst erarbeitet oder konstruiert werden, und es wird vorausgesetzt, daß es dieses gibt (oder wenigstens, daß man nach geeigneten Kriterien eine handhabbare Ordnung erstellen kann).

Schließlich kann auch die Phylogenese als historischer Prozeß keiner direkten Prüfung unterzogen werden. Daran muß erinnert werden, wenn schöpfungstheoretisch motivierte Konzepte vorschnell und pauschal als „unwissenschaftlich“ (weil nicht direkt prüfbar) abgelehnt werden. Entsprechend kann auch im phylogenetischen Deutungsrahmen eine bestimmte Ordnung in der Natur nicht vorhergesagt werden: „Order in nature is not predictable in the true sense, since it is not concerned with reproducible processes“ (RIEPEL 1988a, 54).

Konkrete Vorhersagen? Es scheint allerdings ein *Unterschied* zwischen beiden Vorgehensweisen zu bestehen, nämlich was die *Erwartungen* beider Ansätze betrifft. Für die phylogenetische Systematik ist klar, daß die Vielfalt der Lebewesen in ein *Baumschema* gebracht werden muß (jedenfalls im Bereich der Makrosystematik; in der Mikrosystematik – inner-

halb von Grundtypen – kann auch mit einem Netzschema gerechnet werden). Im Rahmen der Schöpfungslehre kann dagegen kaum eine *bestimmte* konkrete Erwartung an die Makrosystematik gestellt werden. Weiter unten werden wir jedoch sehen, daß auch im evolutions-theoretischen Rahmen das Ordnungsschema, das gesucht und *rekonstruiert* werden soll, doch nicht eindeutig vorgegeben ist (Abschnitt 5.4), denn das Baumschema ist u. U. nicht zwingend. Und was geschieht, wenn die evolutionstheoretischen Erwartungen nicht eintreffen? Sie werden an die neuen Gegebenheiten angepaßt. Damit kann aber im Grunde genommen nicht mehr von „Erwartungen“ oder „Vorhersagen“ gesprochen werden. Deutungen der Ordnung der Lebewesen im Hinblick auf Ursprungsvorstellungen sind offenbar generell nur *im Nachhinein* möglich; d. h.: das taxonomische Wissen wird entweder in ein Stammbaumkonzept eingepaßt oder im Rahmen eines hypothetischen Schöpfungs-Designs interpretiert. Es sei an das Zitat von WOOD (1999) in Abschnitt 3 erinnert, wonach Konvergenzen nur *a posteriori* als solche erkannt werden können.⁶

Kann unter diesen Umständen anhand der Ergebnisse der Taxonomie überhaupt eine *prinzipielle* Bevorzugung einer der beiden Deutungsmöglichkeiten empirisch begründet werden? Diese Frage kann dann bejaht werden, wenn konkrete Vorhersagen an das Datenmuster formuliert werden, die prüfbar sind und sich bewähren. Im folgenden widmen wir uns dieser Frage unter schöpfungstheoretischen Vorzeichen, werfen dabei aber immer auch einen Blick auf die phylogenetisch orientierte Systematik. Die nachfolgenden Ausführungen knüpfen an die Deutungsprobleme im Rahmen makroevolutionärer Hypothesen (Kapitel 3) an, woraus sich die Frage stellt, ob die evolutionstheoretischen Anomalien in einem schöpfungstheoretischen Konzept (besser) gedeutet werden können.

Die Rolle kausaler Zusammenhänge in der Systematik. Ein weiterer Unterschied zwischen einer evolutionstheoretischen und einer schöpfungstheoretischen Systematik besteht darin, daß im Rahmen der Evolutionslehre kausale Zusammenhänge berücksichtigt werden können, was im Rahmen der Schöpfungslehre nicht

der Fall ist (außer in der Mikrosystematik, d. h. innerhalb von Grundtypen). Wenn eine phylogenetisch orientierte Systematik die Stammesgeschichte nachzeichnen will, sollten die bei hypothetischen Evolutionsverläufen erforderlichen Umbauten konstruktiv plausibel gemacht werden (vgl. Abschnitt 3.2). Beispielsweise gibt es Hinweise darauf, daß die als Vorfahren der Vögel favorisierten Theropoden Dinosaurier eine Krokodillunge besessen haben (RUBEN et al. 1997). Diese aber erscheint aus konstruktiven Gründen nicht in eine Vogellunge umbaubar. Außerdem sind bei den Theropoden die Finger I-III ausgebildet, bei den Vögeln dagegen die Finger II-IV (BURKE & FEDUCIA 1997; SHUBIN 1994b, 212ff.). Entsprechende Verwandtschaftsbeziehungen sind damit in Frage gestellt. Im Rahmen schöpfungstheoretischer Systematik stellen sich solche Probleme nicht.

Ordnung in der Natur: Ein Kunstprodukt des menschlichen Geistes? Gibt es überhaupt Ordnung in der Natur, die objektiv vorgegeben ist (sei es durch einen Evolutionsablauf oder durch ein Wirken eines Schöpfers) und vom forschenden Menschen *nachgezeichnet* werden kann? ROSSMANN (2000) charakterisiert dies als „naturalistische“ Einstellung, der er die „handlungstheoretische“ Einstellung gegenüberstellt, wonach sich der Naturforscher bewußt ist, daß er in die Natur eingreift und selbst Teil des Forschungsgegenstandes ist; natürliche Kategorien würden demnach *erzeugt*, Ordnung wäre ein Produkt des menschlichen Geistes, das nicht primär in der Natur vorgegeben wäre. Still-schweigend wird wohl von den meisten Biologen eine naturalistische Vorstellung vorausgesetzt. Die bisherigen Ausführungen dürften aber deutlich gemacht haben, daß an erster Stelle des Ordnen neben den Beobachtungsdaten vom Forscher erdachte und vereinbarte Regeln (Vorschriften) des Ordnen stehen, die nicht in der Natur abgelesen werden können, sondern aufgrund von wie auch immer gearteten Vorüberlegungen oder Prägungen des Forschers oder der Forschergemeinschaft zugrundegelegt werden. ROSSMANN vertritt die These, daß die Taxonomie, Systematik und ihre phylogenetischen Schlußfolgerungen vom Standpunkt und den Definitionen des Bearbeiters

abhängen. Daraus folgt für ihn ein „biologisches Unschärfeprinzip“, was aus der Unfähigkeit des Naturforschers resultiert, die Natur objektiv wahrzunehmen und zu beschreiben, da er selbst als Teil der Natur Einfluß auf sie ausübt.

Der Standpunkt des Naturforschers geht also notwendigerweise in die Art der Betrachtung und Systematisierung der Natur und alle darauf aufbauenden Arbeitsschritte wie das Rekonstruieren stammesgeschichtlicher Zusammenhänge ein. Im folgenden geht es darum, ob und welche Erwartungen an das Merkmalsmuster unter schöpfungstheoretischen Prämissen formuliert werden können.

5.3 Erwartungen an das Merkmalsmuster unter schöpfungstheoretischen Prämissen

Kann man aufgrund des Schöpfungsmodells konkrete *Vorhersagen an das zu erwartende Merkmalsmuster* der Lebewesen ableiten, um die Aussagen an der Realität zu prüfen? Es wurde schon angesprochen, daß dies nicht in eindeutiger Weise möglich ist. Im folgenden sollen dazu einige Überlegungen zur Diskussion gestellt werden. Es soll nicht behauptet werden, daß die nachfolgenden Beobachtungen sich zwingend aus dem Schöpfungsmodell ableiten lassen, sondern nur, daß sie in diesem Rahmen deutbar sind, z. T. leichter deutbar als im Rahmen des Evolutionsmodells. Wenn also von „Erwartungen“ oder „Vorhersagen“ im Schöpfungsmodell gesprochen wird, so gilt dies mit den Einschränkungen, die in Abschnitt 5.2 thematisiert wurden und die auch für evolutionstheoretische Erwartungen gelten, d. h. es handelt sich zunächst um Erwartungen im Nachhinein (d. h. auf der Basis von bereits vorliegenden Datenkenntnissen). Sind solche Erwartungen aber einmal formuliert, können sie als Vorhersagen für weitere Befunde zugrundegelegt werden.

Es sei daran erinnert (vgl. Abschnitt 4.2.2), daß Kritiker der Schöpfungslehre durchaus von einer Testbarkeit schöpfungstheoretischer Behauptungen ausgehen, wenn sie z. B. Argu-

mente gegen eine Design-Theorie vorbringen. Solche Kritik macht nur Sinn, wenn Testmöglichkeiten vorliegen. Hier soll nun gezeigt werden, daß auf der Basis der Schöpfungslehre tatsächlich konkrete Erwartungen formuliert werden können. Kritiker wenden an dieser Stelle häufig ein, daß beliebige Erwartungen an das Merkmalsmuster der Lebewesen aus der Schöpfungslehre abgeleitet werden können; die Daten würden also immer „passen“. Die Kritik ist insofern berechtigt, als in der Tat keine *eindeutigen* Erwartungen aus der Schöpfungslehre abgeleitet werden können (s. o.), aber genau das gilt – wie bereits gezeigt – auch für die Evolutionslehre. Der Kritik der Beliebigkeit der Vorhersagen der Schöpfungslehre kann dadurch begegnet werden, daß ein bestimmter Versuch konkreter Vorhersagen gestartet wird. Dann kann konkret anhand empirischer Daten auch eine Überprüfung vorgenommen werden. Nachträglich mögen dann Modifikationen oder sogar Neukonzeptionen erforderlich sein, doch eine solche Vorgehensweise unterscheidet sich methodisch nicht von Theorieanpassungen im evolutionstheoretischen Deutungsrahmen. In diesem Sinne werden in den folgenden Abschnitten einige testbare Vorhersagen vorgestellt und diskutiert.

5.3.1 Baum, Baukasten, Netzwerk

Man kann im Rahmen des Schöpfungsmodells postulieren, daß die Lebewesen nach einem Ordnungsschema und nach einem Baukastenprinzip geschaffen wurden⁷, d. h.: Merkmale können hier frei kombiniert gedacht werden.⁸ Dies äußert sich in Konvergenzen. Zu viele Konvergenzen würden allerdings eine Ordnungsmöglichkeit erschweren oder sogar unmöglich machen. Wenn die Formenvielfalt also in einer erkennbaren Ordnung geschaffen wurde, dürfen Konvergenzen auch nicht überhandnehmen (vgl. REMINE 1993; Abschnitt 4.4).

Wenn man eine Gruppe von Lebewesen, deren Ähnlichkeitsmuster zahlreiche Konvergenzen aufweist, aufgrund des Besitzes gemeinsamer Merkmale miteinander verbindet, so entsteht ein *Netzwerk* von Beziehungen (vgl. Abb. 41).

Vor diesem Hintergrund kann man nun die

Vorhersage treffen, daß weitere Funde heutiger oder fossiler Arten bzw. neue Erkenntnisse über die Ähnlichkeit der Lebewesen eher zu neuen Vernetzungen führen als bisherige Stammbaumrekonstruktionen stützen werden. Oder kurz: *Baum oder Netzwerk?* Es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß es sich dabei um eine konkrete, prüfbare Vorhersage handelt.

In Kapitel 3 wurde festgestellt, daß die Merkmale der Lebewesen in einer Art und Weise verteilt sind, daß Stammbaumrekonstruktionen nicht ohne eine mehr oder weniger große Anzahl von Konvergenzen auskommen. Den dort genannten Beispielen seien zur Untermauerung weitere angefügt. So stellt MEYEN (1987, 97f.) in seinem paläobotanischen Lehrbuch fest, daß die Merkmalsverteilungen der Farnartigen so chaotisch sind (d. h. in so viel unterschiedlichen Merkmalskombinationen auftreten), daß eine Systematik äußerst erschwert ist. Über Verwandtschaftsverhältnisse bei Farnen gibt es entsprechend „dramatically different hypotheses“ (ROTHWELL 1999, 190). Eine ähnliche Situation zeigt sich bei den devonischen Landpflanzen (JUNKER 1996), aber auch sonst in der Paläobotanik (vgl. z. B. ROTHWELL & SERBET 1994).

Unter der Überschrift „Der Niedergang der makrotaxonomischen Forschung“ schreibt MAYR (1984, 175f.): „Die meisten Nicht-Taxonomen sind erstaunt, wenn sie hören, wie wenig sicher unsere Kenntnis der Verwandtschaftsgrade der Organismen immer noch ist. Zum Beispiel wissen wir bei der Mehrheit der Vogelordnungen immer noch nicht, welche andere Ordnung jeweils am nächsten mit ihr verwandt ist. Das gleiche gilt für viele Säugerfamilien und -gattungen ...“

Doch diese Ungewißheiten bei der Klassifikation der höheren Wirbeltiere sind unbedeutend im Vergleich zu denen, die bei der Einstufung der Wirbellosen, der niedrigen Pflanzen und vor allem der Prokaryoten und Viren bestehen.

Wir müssen ehrlich zugeben, daß unsere Unkenntnis dieser Verwandtschaftsbeziehungen immer noch groß genug, um nicht zu sagen, überwältigend, ist“ (vgl. dazu Abb. 43; zu den Konvergenzen bei den Vögeln vgl. FEDUCIA 1996).⁹ THOMAS (1997) kommentiert FEDUCIA

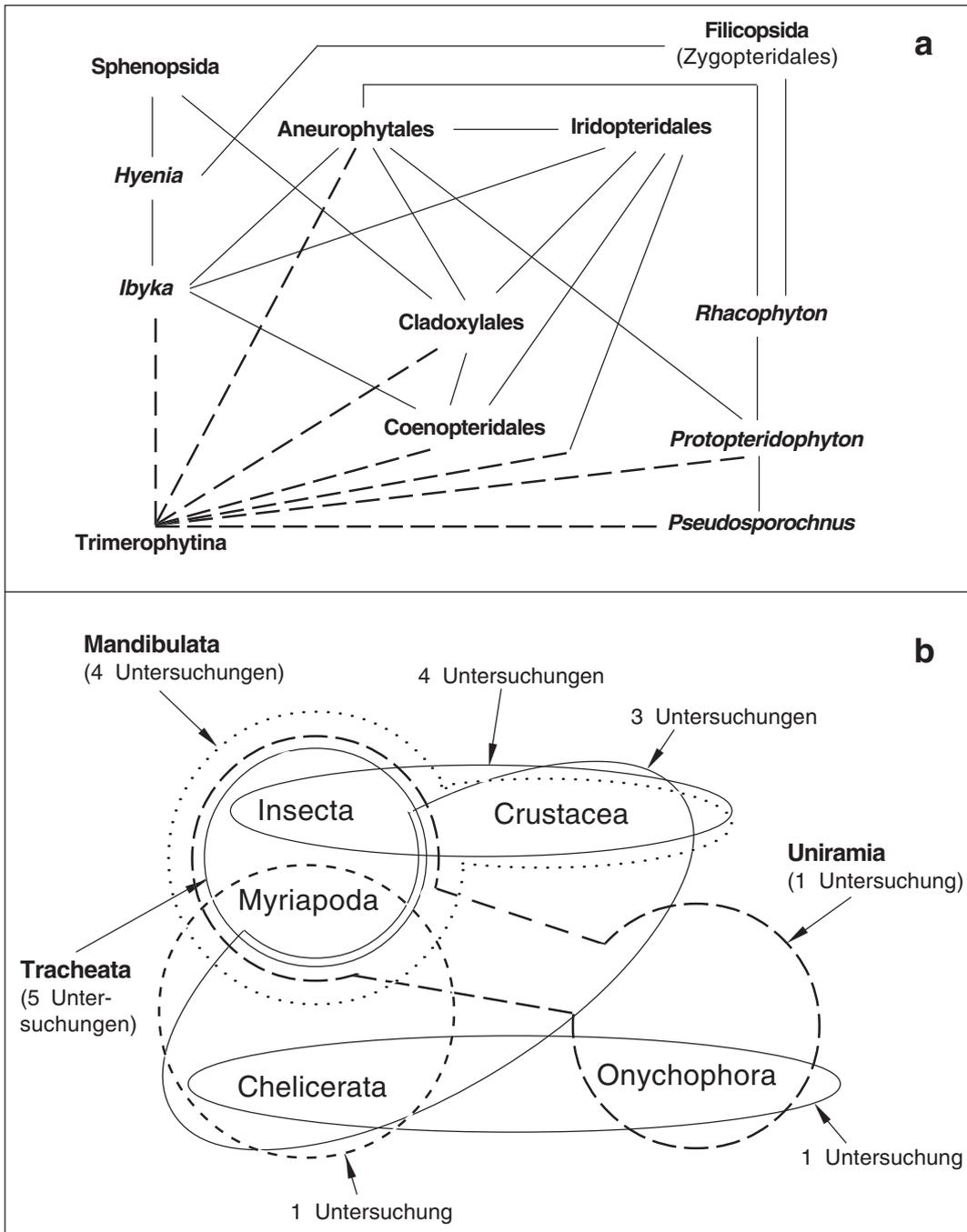


Abb. 41: Ähnlichkeitsbeziehungen unter Lebewesen können als Netzwerk dargestellt werden: a am Beispiel des vielfältigen Beziehungsgefüges devonischer Landpflanzen aufgrund unterschiedlicher gemeinsamer Merkmale (aus JUNKER 1996); b am Beispiel der Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden (Gliederfüßer). Je nach zugrundegelegten Merkmalen ergeben sich unterschiedliche Gruppierungen. Die entsprechenden Untersuchungen stammen alle aus den 1990er Jahren. (Nach WÄGELE 2001).

CIAS (1996) Ausführungen zur Phylogese der Vögel: „A major theme of the rest of Feduccia's book ist that convergence is so rife in birds that morphology cannot be used to determine phylogeny.“

Konvergenzen werden auch bei Protein- oder Nukleotidsequenzen festgestellt. HILLIS (1994, 351) rechnet damit, daß weitere Fälle molekularer Konvergenz bekannt werden, wenn sich die Molekularbiologen mit diesem Phänomen befassen werden (vgl. RIEPPEL 1988a, 62f.; BOLKER & RAFF 1996, 491).¹⁰ Biochemische

Konvergenzen schildern beispielsweise GRAUMANN & MARAHIEL (1996) und MORRIS & COBAGE (1991). So können Aminosäuren in verschiedenen Tier- und Pflanzengruppen auf völlig verschiedenen Synthesewegen gebildet werden. Die Konstruktion von Phylogenien aufgrund der Verteilung ähnlicher Moleküle sei daher unangemessen.¹¹

Entsprechen solche Feststellungen und die ihnen zugrundeliegenden Befunde den Erwartungen im Rahmen der Evolutionstheorie? Wenn MAYR im o. g. Zitat von „Überraschung“

spricht, dann kann man diese Frage wohl vereinen (vgl. dazu auch Abschnitt 5.3.4). Umgekehrt passen solche Befunde zur schöpfungstheoretischen Vorstellung einer freien Kombinierbarkeit von Merkmalen.

GRASSHOFF, keineswegs Anhänger einer Schöpfungslehre, stellt zu einer typischen Stammbaumdarstellung des Lehrbuchs von PRANTL fest, daß sich darin die Unmöglichkeit widerspiegeln, in der Fachliteratur irgendetwas einigermaßen Verbindliches über stammesgeschichtliche Zusammenhänge zu erfahren. „Dies kontrastiert ganz stark mit der weit verbreiteten These, es werde alles Biologische nur im evolutionären Kontext verständlich“ (GRASSHOFF 1994, 203). Das heißt aber nichts anderes, als daß ein alternativer Zugang zur Deutung der Formenvielfalt grundsätzlich diskutabel ist.

MOORE & WILLMER (1997, 3) meinen eine Tendenz unter den Biologen zu erkennen, die Konvergenzproblematik herunterzuspielen oder zu übergehen (vgl. auch PATTERSON 1988, 77). In Abschnitt 3.1.6 wurde schon darauf hingewiesen, daß die Systematiker nach Meinung von ARMBRUSTER (1996, 227) dazu neigen, Merkmale selektiv zu verwenden: „gute“ Merkmale würden bevorzugt, d. h. solche, die wenig Konvergenzen aufweisen.¹² Dies führe zu einer Unterschätzung des Ausmaßes an Konvergenzen. Tatsächlich sei dieses Phänomen bedeutsamer als gewöhnlich erkannt wird, und seine Häufigkeit sollte in der Systematik entsprechend berücksichtigt werden, meinen MOORE & WILLMER (1997). Für die Wirbellosen gilt: „Between phyla, we know very little about ancestral states and true phylogeny; we are presented with a huge diversity of *overlapping sets of characters*, which cannot be made to coincide in any classification. We are forced to the conclusion that convergent evolution has been very widespread“ (MOORE & WILLMER 1997, 3).¹³ WAKE (1991) konnte bei Salamandern so viele morphologische und molekulare Konvergenzen finden, daß keine Phylogenie erstellt werden konnte. Er hält die Salamander in dieser Hinsicht nicht für eine Ausnahme.

Baukastensystem? Bemerkenswerterweise gelangen unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen arbeitende und denkende Wissen-

schaftler immer wieder zu Erkenntnissen, die die Vorstellung von einem Baukastensystem des Lebens stützen. Nachfolgend einige Beispiele:

Zur Merkmalsverteilung unter den Landpflanzen bemerkt LEISTIKOW (1994, 85): „Noch auffallender ist allerdings die Verwendung des Baum-Symbols zur Veranschaulichung der Phylogenie, weil sie weit eher gedankliche Operationen nachbildet, die sich in der Vorstellungswelt des Autors abspielen, als die heterobathmischen Entwicklungen und Muster (TAKHTAJAN 1959), in denen der erdgeschichtliche Werdegang der Landpflanzen sich wirklich vollzogen hat.“ LEISTIKOW stellt damit fest, daß die Realität der Formenvielfalt einer Baumdarstellung entgegensteht.

In ihrem paläobotanischen Lehrbuch schreiben STEWART & ROTHWELL (1993, 212; ähnlich wie der oben zitierte Lehrbuchautor MEYEN), daß es kein einziges Merkmal gebe, wonach eine Pflanze als Farn definierbar ist.¹⁴ Dahinter verbirgt sich nichts anderes als eine baukastenartige Verteilung der Merkmale in den verschiedenen Familien. In phylogenetischen Schemata äußert sich dies in strauchförmigen Darstellungen.

Wie oben bereits erwähnt, bilden die Farne diesbezüglich keine Ausnahme. Ähnliches schildern KNOLL et al. (1984, 41) bei den Angiospermen: Kein Taxon enthalte ausschließlich undifferenzierte oder hochdifferenzierte Merkmale. Die meisten Angiospermen-Familien seien eine Mischung aus mehr oder weniger differenzierten Merkmalen in unterschiedlichen Kombinationen und es gebe keine Familie mit ausschließlich primitiven oder ausschließlich abgeleiteten Merkmalen. Dies gelte auch für den Fossilbericht. Mosaikrevolution sei daher eher die Regel als die Ausnahme in der Geschichte der Gefäßpflanzen.¹⁵

Im Sinne eines „Baukastensystems“ läßt sich auch das Phänomen der „polythetischen Gruppen“ deuten, das besonders bei Pflanzen verbreitet ist. Darunter versteht man Taxa höherer Ordnung, die schwer definierbar sind und sich dadurch „auszeichnen“, daß kein Merkmal, welches in dieser Gruppe vorkommt, bei allen Mitgliedern anzutreffen ist. Alle diese Merkmale sind jedoch in der Gruppe als ganze verbreitet und sie kommen bei den meisten Mit-

gliedern vor (STEVENS 1984a, 171). Dagegen sind monothetische Gruppen durch ein exklusives Merkmal oder einen Merkmalskomplex ausgezeichnet, der bei allen Mitgliedern und nur bei diesen vorkommt. STEVENS (1984a, 172) nennt als Beispiel die Angiospermenfamilie der Doldenblütler (Umbelliferae = Apiaceae). Alle Merkmale, welche die Umbelliferen charakterisieren, kommen entweder nicht bei allen Arten dieser Familie vor oder sie kommen auch bei anderen Familien vor.¹⁶

Interessant ist noch folgende Beobachtung: Der Botaniker CRONQUIST (1969, 188, zit. in MINELLI 1993, 17) stellt fest: Die Merkmale, anhand derer Familien und Ordnungen von Angiospermen unterschieden werden, sind zum großen Teil solche, die schwerlich mit Anpassung und Überlebensvorteil in Verbindung zu bringen sind: Die Position des Fruchtknotens (Hypogynie, Perigynie, Epigynie); die Form der Kronblätter (Polypetalie, Sympetalie; Apetalie); die Ausprägung von Früchten (Apokarpie, Synkarpie); die Stellung der Samenanlage im Fruchtknoten (Plazentation); Anzahl der Blütenteile von jeder Art; Anwesenheit oder Abwesenheit von Endosperm oder Perisperm im Samen; die Abfolge der Entwicklung der Staubblätter und so weiter. Wenn sie aber nicht als Anpassungen zu verstehen sind, weshalb bleiben sie erhalten und variieren nicht stark? Weshalb gibt es einen Zwang zur Beibehaltung? MINELLI stellt denn auch fest (S. 18): „The current notion that they are influenced little by natural selection is often a suggestion, rather than positive knowledge.“ Man kann hier aber auch die Vermutung anstellen, daß sich in solchen Merkmalen Konstanten verschiedener Grundtypen zeigen, die auch hier häufig mosaikartig verteilt sind (vgl. dazu auch Tab. 4).

Auch TROLL, zweifellos wie CRONQUIST eine Kapazität unter den Botanikern des 20. Jahrhunderts, kommt zu einem ähnlichen Gesamteindruck: „Auch die Konvergenzen erschöpfen sich nicht in solchen Anpassungsmerkmalen. Die pflanzlichen Gestaltungsverhältnisse weisen vielmehr auch in diesen höchst merkwürdigen Erscheinungen *unverkennbare Züge nicht adaptiver Natur* auf und es sind gerade diese, welche sich an Formen verschiedener Organisation wiederholen. Wir stehen also vor der Tatsache, daß die als Konvergenzen bezeichneten

- Kapselöffnungsmechanismus der Früchte durch biegbare Zähnchen bei Primeln und Nelkengewächsen (ähnlich auch beim Peristom der Mooskapseln)
- Schmetterlingsblumen (Schmetterlingsblütler, Lerchensporn, Kreuzblümchen)
- Stieltellerblumen (Nelken, Vergißmeinnicht, Flieder, Nachtkerze)
- Griffel als Pollenfänger besenartig ausgebildet (Wicken, Lerchensporn)
- Verschieden lange Staubblätter (Primeln, Lungenkraut)
- Federschweifflieger (Anemone, Nelkenwurz)
- Behaarte Samen (Weide, Weidenröschen, Pappel, Baumwolle)
- Beeren und beerenähnliche Gebilde (als Frucht: Johannisbeere, Dattel, Tomate, Banane; als Sammelnußfrucht: Erdbeere; als Sammelsteinfrucht: Himbeere; als Apfelfrucht: Vogelbeere; als Samenzapfen: Wacholder; als Samen: Eibe; als Fruchtstand: Ananas)
- geflügelte Früchte (Birke, Ulme, Ampfer)
- Klettfrüchte (Labkraut, Möhre, Nelkenwurz u.v.a.)
- Springfrüchte (Wiesenschaumkraut, Rühr-mich-nicht-an, Sauerklee)
- Ameisenverbreitung, Ausbildung von am Samen hängenden Ölkörpern (Lerchensporn, Veilchen u.v.a.)
- Fleischfressende Pflanzen (häufig)
- Spiralisierung von Grannen oder Fruchtblättern (Hafer, Reiherschnabel)
- zweiseitig symmetrische Blüten (mindestens 25 mal unabhängig entstanden)
- sekundäre Pollenübertragung (mindestens 25 mal unabhängig entstanden)

Tab. 4: Eine Auswahl von Konvergenzen bei Angiospermen. Die in Klammer angegebenen Gattungen sind nur Beispiele (nicht vollständig) und gehören jeweils verschiedenen Familien an, in denen das betreffende Merkmal in der Regel nur teilweise verwirklicht ist.

Ähnlichkeiten nicht von außen bedingt und deshalb auch nicht aus konvergenter Anpassung zu erklären sind. Wir haben es vielmehr mit einem der erstaunlichsten Phänomene des organischen Lebens zu tun, dessen vorurteilslose Auffassung uns zu der Überzeugung führt, daß die Natur ihren Gestaltungen besondere *Ideen* zugrundelegt, die sie an organisations-typisch gänzlich verschiedenem Substrat in die Wirklichkeit umsetzt“ (TROLL 1937, 24; Hervorhebungen im Original). Und weiter: „Es ist die

von Goebel immer wieder in den Vordergrund gestellte Erkenntnis, daß die *Mannigfaltigkeit der Organbildung größer ist als die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen und Funktionsprinzipien*“ (TROLL 1937, 43; Hervorhebung im Original).

In dieselbe Richtung weist eine Untersuchung von SEYBOLD (1927). Er unterscheidet 26 Blattyphen bei Angiospermen (innerhalb drei Rubriken: ungeteilt, fiederig, handförmig) und stellt umfangreiche Statistiken zusammen, welche Blattyphen in welchen Familien vorkommen. SEYBOLD spricht von „homologen Konvergenzreihen“. Ökologische Gründe für die Blattkonvergenzen hält er nicht für glaubhaft. Das Vavilovsche Gesetz der homologen Reihen finde hier glänzende Bestätigung (S. 128).¹⁷

ROTH (1994, 304) macht zu diesem Themenkomplex darauf aufmerksam, daß bis zum frühen 19. Jahrhundert Geflechte, Netze und Karten in der botanischen Systematik verwendet wurden. Unsere gegenwärtige Präferenz für eine verschachtelte Hierarchie folge nicht aus einer der Natur innewohnenden Logik, sondern aus der Entsprechung mit einem Aufzweigungs- und Veränderungsprozeß.¹⁸ Doch der Phylogenetiker könne nicht zur Netzdarstellung zurückkehren, da eine Art oder Gattung nicht in allen Richtungen mit anderen verbunden werden könne.¹⁹ Es stellt sich allerdings angesichts der geschilderten Befunde die Frage, ob die Baumdarstellung zurecht als einzige akzeptable Form der systematischen Darstellung gelten kann.

5.3.2 Wann sind Cladogramme am widerspruchsrärmsten?

Wenn versucht wird, die Vertreter eines bestimmten Taxons in eine Baumdarstellung zu bringen, so kann in schöpfungstheoretischer Perspektive erwartet werden, daß der Ausgangspunkt eine genetisch polyvalente Form ist, weil dort erschaffene Ausgangsformen mit maximalen „genetischen Kapazitäten“ zugrundegelegt werden. Konkret kann die Vorhersage gemacht werden, daß die Cladogramme tendenziell dann am sparsamsten sein werden, wenn an der Basis eine komplexe und nicht eine einfach gebaute Form steht. Im Rahmen

des Schöpfungsmodells kann diese wiederum als Modell für einen maximal ausgestatteten Urtyp interpretiert werden. Dieser Urtyp wäre sozusagen auf der „Plan-Ebene“ zu denken (wäre also nicht real), wenn die betrachtete Gruppe mehrere Grundtypen umfaßt, und als ursprünglicher Grundtyp (also real), wenn die betrachteten Formen zu einem einzigen Grundtyp gehören. Eine komplexe Stammform an der Basis eines Cladogramms widerspricht dagegen ursprünglichen evolutionstheoretischen Erwartungen.

Als gut untersuchtes Beispiel können hier die Lepidophyten des Karbons genannt werden (BATEMAN et al. 1992; vgl. JUNKER 2000; Abb. 42 und den dortigen Bildtext).

Bemerkenswert sind in diesem Zusammenhang als weiteres Beispiel die Verwandtschaftsbeziehungen der Arthropoden (Gliederfüßer), über die 1996 in Uppsala ein Symposium abgehalten wurde (BUDD 1996). So hat sich zunehmend herausgestellt, daß es Gründe gibt, die Arthropoden trotz ihrer Gemeinsamkeiten als polyphyletisch zu betrachten. Die Vertreter einer Monophylie sind untereinander uneins über die Beziehungen der Arthropodengruppen. Der Grund dafür sind zahlreiche Konvergenzen, die unterschiedliche, sich widersprechende Verwandtschaftsverhältnisse nahelegen (vgl. auch EERNISSE et al. 1992). Abb. 41b zeigt dies eindrucksvoll: eine Netzdarstellung entspricht offenbar der Formenvielfalt besser als eine Baumdarstellung. Es zeichnet sich ab, daß hinter der verwirrenden Vielfalt eine begrenzte Zahl verbreiteter und genetischer Mechanismen stehen könnte. Der Einfluß dieser genetischen „Toolbox“, so BUDD (1996), mag in verschiedenen Entwicklungslinien zur Ausprägung gleicher Phänotypen geführt haben. Solche Mechanismen könnten helfen, die zahlreichen Konvergenzerscheinungen bei Arthropoden besser zu verstehen. ADLER (1997, 42f.) kommentiert diese Entwicklung wie folgt: „Das von BUDD angesprochene genetische Instrumentarium der Morphogenese beinhaltet nach derzeitigem Kenntnisstand ein hierarchisches System von Kontrollgenen, über das je nach Organismus und Organ aus einer Grundausrüstung morphogenetischer Möglichkeiten die jeweils 'passende' realisiert wird. Dabei ist die Grundausrüstung innerhalb größerer systema-

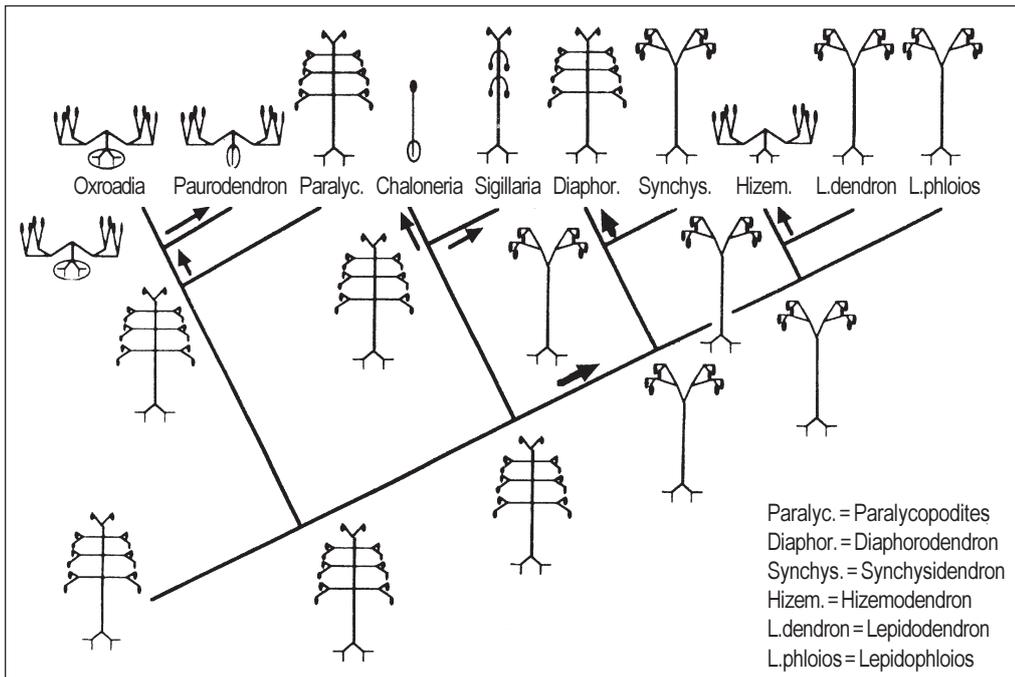


Abb. 42: Dendrogramm von 10 Taxa oberkarbonischer Lepidophyten mit Darstellung der Wuchsformen. Pfeile stehen für Wuchsformübergänge, die mehrfach unabhängig (konvergent) erfolgt sind. (Nach BATEMAN 1994)

tischer Gruppen wenig verschieden, und die Gestaltunterschiede der Untergruppen und Arten resultieren sozusagen aus der unterschiedlichen Benutzung desselben Baukastens. Vor diesem Hintergrund kann etwa in einem gedachten Ur-Arthropoden ein beachtliches Arsenal an Gestaltmöglichkeiten gedacht werden, das vornehmlich durch Variation der Kontrollinstanz zu der vorliegenden Formenfülle geführt haben könnte. In den derzeit gängigen Kategorien und Begriffen der Systematik, die aus morphologischen Merkmalsmustern auf die Phylogenie und die natürliche Verwandtschaft der Organismen schließen sollen, findet ein solches Konzept einer genetisch komplexen Stammform und der differenziellen Gestaltverwirklichung keinen Widerhall. Vielmehr wird deutlich betont, daß zwischen Merkmalen des Grundbauplans (Apomorphien) sowie Parallelentwicklungen, die auf keiner Verwandtschaft beruhen (Konvergenzen), streng zu trennen sei. Sollte sich die Vorstellung eines umfassenden genetischen 'Grundbaukastens' festigen, so müßten diese Begriffe und die darauf beruhenden Systeme auf ihre Schlüssigkeit angesichts der genetischen Gegebenheiten überprüft werden." Ein solcher „Super-Arthropode“ mit vielen komplexen „Bauteilen“ kann als realer Organismus jedoch kaum gedacht werden. Die geschilderte Situation läuft daher

auf die schöpfungstheoretisch motivierte Erwartung einer *ideellen* komplexen Urform („Ur-Arthropode“) hinaus und ist in evolutionstheoretischer Perspektive eher unerwartet und bereitet dort zumindest erhebliche Deutungsprobleme.

Daß der Mosaikcharakter vieler Fossilien eine Widerspiegelung ähnlicher regulatorischer Gene sein könnte, meint auch SHUBIN (1998). Reguliert werden kann aber nur das, was schon da ist. Soll man also annehmen, daß die in den Fossilien zum Vorschein kommende Vielfalt in einem hypothetischen Vorläufer „gesammelt“ bereits vorlag? Im Grunde genommen nähert man sich mit solchen Überlegungen ideellen Bauplänen, die als „Baukästen“ für unterschiedliche Kombinationen dienen. Nebenbei könnte sich, sollte die Entwicklung in dieser Richtung weitergehen, ein grundlegender Wandel in phylogenetischen Rekonstruktionen einstellen: „Wenn unabhängige Evolution von Schlüsselmerkmalen verbreitet ist, wie soll Phylogenie dann rekonstruiert werden?“ fragt SHUBIN (1998). Die Orientierung an gemeinsamen abgeleiteten Merkmalen (Synapomorphien) könnte in die Irre führen (vgl. die o. g. Anmerkungen von ADLER).

Ein weiteres extremes Beispiel sei noch angeführt: WILLMER (1990) präsentiert einen Wirbellosen-Stammbaum, der fast keine „Baum-

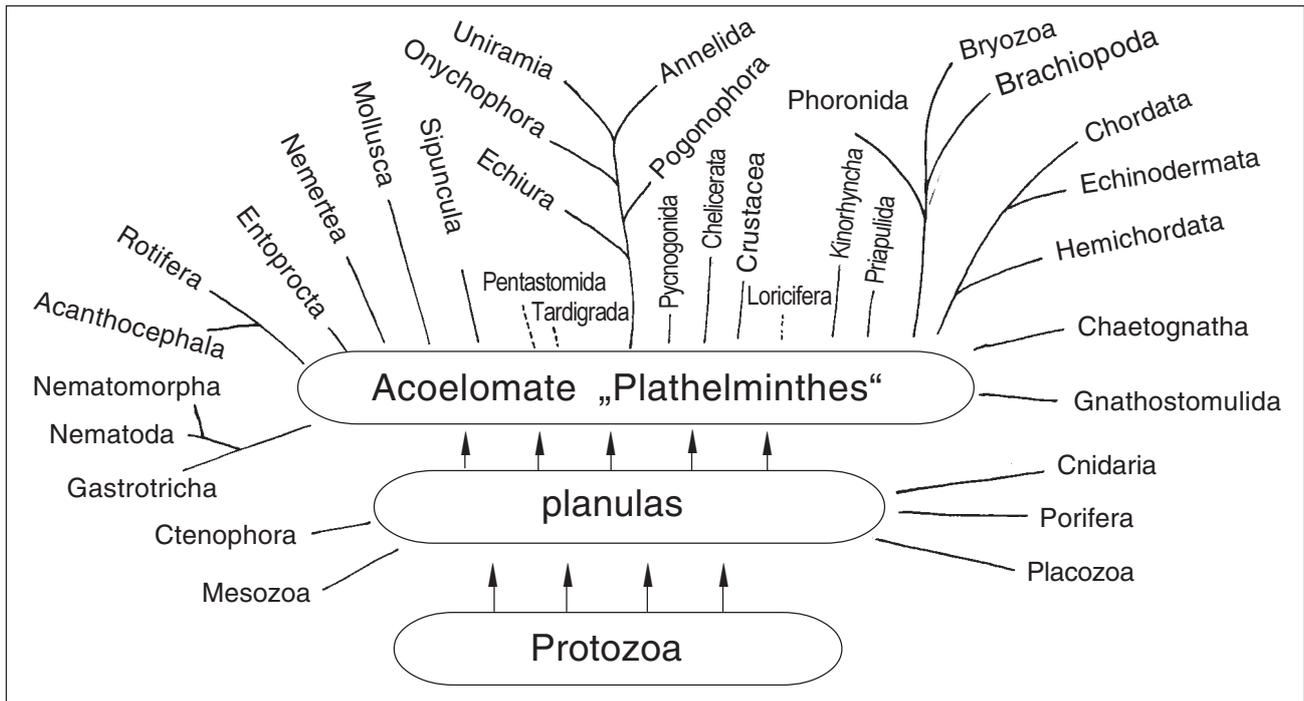


Abb. 43: Verwandtschaftsbeziehungen unter Wirbellosen nach WILLMER (1990).

strukturen“ mehr besitzt (Abb. 43). Diese Darstellung ergibt sich nach Berücksichtigung praktisch aller Strukturen, die je als Argumente in der hundertjährigen Diskussion ins Feld geführt wurden. WILLMER (1990, 361) kommentiert: „A phylogenetic scheme for the invertebrates, based on all evidence amassed here, ... cannot be a vine or a neatly dichotomous tree. It must branch like a field of grass low down ...“ GRASSHOFF (1994, 203) bemerkt dazu: „Es ist in diesem Zusammenhang daran zu erinnern, daß zum Beispiel unter den Coelenteraten schon alle Haupt-Gruppen als Ausgangs- und Endformen der Entwicklung requiriert wurden, daß für die vielfältigen Konstruktionen der Schwämme überhaupt keine Entwicklungslinien auszumachen sind, daß für die Arthropoden monophyletische, diphyletische oder polyphyletische Entwicklungen behauptet werden ..., daß schließlich Konstruktionstypen vor allem wurmförmiger Tiere, wie z. B. Pogonophoren, Nemertini, oder auch Bryozoen und Brachiopoden als eine Art erratischer Blöcke je nach Strömungsrichtung der Ansichten auf verschiedene Plätze verschoben werden.“ Es ist keine Frage, daß eine solche Situation evolutionstheoretisch unerwartet ist und stattdessen den Gedanken einer unabhängigen Existenz von Grundtypen stützt.

Evolutionsbiologen sehen sich vor diesem Hintergrund vermehrt der Aufgabe gegenüber, die an sich schon unwahrscheinliche Entstehung komplexer Strukturen mehrfach erklären zu müssen. Der gängige Hinweis auf „experimentelle Phasen“ der Evolution kann nicht als Erklärung gelten, weil damit keine Mechanismen des mehrfach unabhängigen Neuerwerbs angegeben werden. NIKLAS (1997, 297ff.) postuliert genetische Revolutionen in Verbindung mit verminderter Selektion, bedingt durch das Eindringen in neue Umwelten. Auch hier ist die Mechanismenfrage unklar. Wichtige Einsichten erhoffen sich die Biologen durch genetische und entwicklungsbiologische Studien.

Vor diesem Hintergrund gewinnt das nachfolgende Zitat unerwartete Bedeutung: „Heuristisch wertlos ... sind Hypothesen, die weiteres Fragen und Forschen verhindern. So würde die Annahme, hochgradig übereinstimmende komplexe Strukturen könnten bei verschiedenen Arten beliebig oft entstanden sein, die Untersuchung ihrer phylogenetischen Verwandtschaft unmöglich machen“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 3). Die Erkenntnisse der letzten Jahre tendieren zum Teil genau in diese Richtung: übereinstimmende komplexe Strukturen sollen mehrfach unabhängig entstanden sein. Sie erschweren in der Tat Untersuchungen über

phylogenetische Verwandtschaft, lassen sich aber im Rahmen eines Baukastensystems deuten und sind dort auch nicht unerwartet.

MEYER (1999) stellt sich vor, daß Konvergenzen oder allgemein Homoplasien dadurch zustande kommen, daß latente Gene und Entwicklungsmechanismen während der Evolution neu „auferweckt“ werden. In Wirklichkeit sollen demnach auch bei Homoplasien Homologien auf einer tieferen Ebene vorliegen. Durch das längere Ausschalten und spätere Wiedereinschalten erscheinen dann solche Strukturen als homoplastisch, die es gar nicht sind. Als Belege für diese Vorstellung bringt MEYER Beobachtungen an Cichliden in den großen ostafrikanischen Seen. MEYER schließt seine Ausführungen wie folgt: „The long retention of genetic systems – whether they are continuously expressed in all descendants of an evolutionary lineage in the form of homology, or only intermittently in the form of parallel evolution or even convergent evolution – may hence be caused by similar biological basis and may be due to similar evolutionary principles. Homology and non-homology might thus be extremes along a continuum rather than two completely different kinds of mechanisms“ (MEYER 1999, 152).

Dieses Konzept läuft ebenfalls auf polyvalente Stammformen hinaus, denn damit Gene oder Entwicklungsmechanismen aufgeweckt werden können, müssen sie schon da sein. Bei MEYERS Beispiel der Cichliden handelt es sich allerdings um mikroevolutive Phänomene, um Vorgänge, die sich innerhalb von Grundtypen (vgl. Abschnitt 1.3) abspielen. Es läßt sich im Sinne polyvalenter Stammformen deuten.²⁰

Einer Ausweitung dieses Arguments auf makroevolutive Bereiche und die damit verbundenen Zeiträume steht zweierlei entgegen: Zum einen würde ein längeres Stilllegen zu irreversiblen Verlusten führen, da den zwangsläufig auftretenden Verlustmutationen selektiv nicht entgegengewirkt werden kann (vgl. Abschnitt 9.2). Zum anderen würde die Ausweitung des Arguments auf einen Alleskönner-Organismus hinauslaufen, dessen Existenz biologisch vollkommen unplausibel wäre (vgl. die Ausführungen weiter oben über den hypothetischen „Super-Arthropoden“). Das Konzept komple-

xer Stammformen läuft bei Extrapolation in die Vergangenheit darauf hinaus, die unabhängige Entstehung diskreter Grundtypen zu postulieren, was einem Schöpfungsverständnis entspricht.

5.3.3 Abgrenzbarkeit von Taxa oberhalb Grundtyp-Ebene

Im schöpfungstheoretischen Deutungsrahmen kann erwartet werden, daß oberhalb der Grundtyp-Ebene Abgrenzungen von Taxa leichter möglich sind als innerhalb von Grundtypen. Innerhalb der Grundtypen muß nämlich aufgrund der Hybridisierungsmöglichkeiten mit netzförmigen Verwandtschaftsbeziehungen gerechnet werden, im Sinne realer Abstammungszusammenhänge. Oberhalb der Grundtyp-Ebene besteht nach dem Grundtypmodell diese Möglichkeit der Quervernetzung nicht mehr. Daher sollten in diesen höheren systematischen Bereichen Abgrenzungen leichter möglich sein. Beispielsweise stellt hierzu REMANE (1954, 179) fest, „daß der Ausbau des natürlichen Systems im Bereich der Familien, Ordnungen und Klassen viel sicherer ist als im Bereich von Artenschwärmen und nahestehenden Gattungen.“ Die umfangreichen Ergebnisse der taxonomischen Forschung könnten auf diese Frage hin ausgewertet werden.

Dabei ist folgendes zu beachten: Es geht an dieser Stelle um *Abgrenzungen* von Grundtypen oder höheren systematischen Einheiten, nicht um *Beziehungsverhältnisse*. Letztere mögen sich im Sinne des diskutierten Baukastensystems ebenfalls in Form von Vernetzungen darstellen, was ja tatsächlich häufig der Fall ist. Das aber schließt die Abgrenzbarkeit einzelner Grundtypen nicht aus. Wie bereits gezeigt, können die Vernetzungen auf höherer Ebene aufgrund der hier vorliegenden Kreuzungsbarrieren nicht mehr durch reale Verwandtschaftsbeziehungen begründet werden; vielmehr müssen hier im Rahmen der Evolutionstheorie Konvergenzen oder massiver horizontaler Gentransfer postuliert werden. Beides ist mechanistisch ungeklärt und nach bisherigem Kenntnisstand unplausibel.

5.3.4 Muster versus Prozeß

Die Tatsache, daß die Vielfalt der Lebewesen dem Taxonomen als diskontinuierliches Muster entgegentritt, verdient in diesem Zusammenhang Erwähnung. Dies umso mehr, als ein diskontinuierliches Muster auf dem Hintergrund einer kontinuierlich verlaufenden Evolution nicht primär zu erwarten ist, dagegen sehr wohl im Rahmen der Grundtypenbiologie. Mit dem Spannungsbogen von „Muster und Prozeß“ befaßt sich unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen RIEPPEL (1985b, 339): „Im Lichte eines kontinuierlichen Transformismus [mußte] die Klassifikation als künstliche Ordnung erscheinen, als Folge der 'Regeln der Zoologie'.“ – „Die Verbindung von Typologie und Kontinuität, die Kombination einer essentialistischen und einer nominalistischen Betrachtungsweise der Natur, mußte zu Widersprüchlichkeiten führen. Muster und Prozeß erweisen sich als inkompatibel. Sollen Muster und Prozeß zu einer einheitlichen Schau der Natur verschmelzen, muß das Kontinuitätsprinzip fallengelassen werden. Transformation muß sich dem Muster entsprechend sprunghaft vollziehen“ (S. 340). Der Darwinismus verfolgt im Rahmen der Zeit ein nominalistisches Artkonzept (S. 340). Ein kontinuierlicher Prozeß muß ein diskontinuierliches Muster erklären (S. 341). Nach der kreationistischen Haltung konzipiert Gott die Essenz außerhalb der Zeit und aktualisiert sie im Rahmen der Zeit; RIEPPEL nennt als Beispiel für diese Denkweise L. AGASSIZ (S. 341; vgl. dazu die Ausführungen zu AGASSIZ auf S. 21).

RIEPEL (1985b, 341) kommt zum Schluß, daß Muster und Prozeß zwei komplementäre Sichtweisen der Natur darstellen, die wie zwei Seiten einer Münze nicht gleichzeitig in den Blick genommen werden können: als Muster, d. h. als subordinierte Hierarchie von Typen; als Prozeß, d. h. als Brückenschlag zwischen den Kategorien des diskontinuierlichen Musters. Muster und Prozeß sind inkompatibel und komplementär, „denn erst aufgrund des Musters erhält der Prozeß eine Richtung, und erst durch den Prozeß findet das Muster eine Erklärung“ (S. 341f.). „Der Versuch einer einheitlichen Erfassung der Natur, wie er in der natürlichen Theologie angelegt war und im Evolu-

tionismus fortlebt, muß als gescheitert gelten“ (S. 342).

Die Muster-Analyse schafft Diskontinuität; die Prozeß-Analyse führt zu einem genealogischen Kontinuum der Generationenfolge. Wie kann diese Spannung aufgelöst werden, wenn nicht durch das Verlassen des evolutionstheoretischen Paradigmas?

5.3.5 Stratigraphische Position von Zwischenformen

Schließlich kann man die Erwartung ableiten, daß es zwar aufgrund des Auftretens von Konvergenzen (Abschnitt 5.3.1) zahlreiche ausgeprägte Mosaikformen gibt, diese aber aufgrund ihrer Merkmalszusammensetzung und aufgrund ihrer stratigraphischen Position nicht als evolutive Übergangsformen interpretierbar sind (Abb. 44). Hierzu können wiederum Untersuchungen über fossile Pflanzen (vgl. JUNKER 1996; 2000; ROTHWELL & SERBET 1994) genannt werden. In vielen anderen Fällen zeigen sich ähnliche Probleme, wie nachfolgende zusammenfassende Bewertungen veranschaulichen: Die ältesten bekannten Vertreter der Hauptgruppen der Wirbeltiere unterscheiden sich so sehr voneinander, „daß ihre verwandtschaftlichen Beziehungen nur schwer zu rekonstruieren sind. Jede dieser Gruppen besitzt ein Mosaik ursprünglicher und abgeleiteter Merkmale, aber keine nähert sich dem anatomischen Merkmalsmuster, das man für primitive Vorfahren der anderen Gruppen erwarten würde“ (CARROLL 1993, 16). Hier wird definitiv zum Ausdruck gebracht, daß beobachtete Merkmalskonstellationen nicht den evolutionstheoretischen Erwartungen entsprechen.

Doch dies ist kein Einzelfall. So stellt SHUBIN (1998) fest, daß Fossilien, die aus Zeiten stammen, in denen größere evolutionäre Übergänge erfolgt sein sollen, oft keine intermediäre Merkmalsausprägungen aufweisen, sondern ein „Mischmasch definierender Merkmale vieler verschiedener Gruppen“ sind. Dies gilt beispielsweise für frühe Fische (ZHOU et al. 1999; AHLBERG 1999), frühe Amphibien (CLACK 1998), frühe Vögel (FEHRER & ZIMBELMANN 1998; ZIMBELMANN 1999) und für viele Arthropoden (BUDD 1996; ADLER 1997; s. o.).

Die Kenntnisse über das stratigraphische Vorkommen fossiler Formen kann natürlich lückenhaft und unrepräsentativ sein (vgl. RIEPEL & GRANDE 1994, 241ff.), doch kann die Situation nach statistischen Überlegungen beurteilt werden: Wenn mögliche Kandidaten für evolutionäre Übergangsformen *regelmäßig* stratigraphisch nicht passen, so kann dieser Befund nicht einfach mit dem Hinweis auf die Lückenhaftigkeit der Fossilbelege erklärt werden.

5.4 Deutung überraschender Befunde im Rahmen der Evolutionstheorie

Im letzten Abschnitt kamen Befunde zur Sprache, die evolutionstheoretisch nicht leicht zu deuten sind und oft eher unerwartet waren. Eine Widerlegung der Evolutionstheorie stellen sie jedoch nicht dar, zum einen aus prinzipiellen Erwägungen, zum anderen aufgrund der Plastizität der Evolutionstheorie – oder besser: der Plastizität aller Ursprungsvorstellungen (vgl. Abschnitt 4.3.3). REMINE (1993) meint in diesem Zusammenhang zu den Problemen der Makrosystematik: Würde es beispielsweise nicht gelingen, die Vielfalt der Formen in ein hierarchisch geordnetes System zu bringen, so werden neue Evolutionsmechanismen postuliert werden, etwa horizontaler Gentransfer. REMINE hat recht: Angesichts des Merkmalsmosaiks der Archaeobakterien wird genau dies diskutiert und im Rahmen der Endosymbiontenhypothese ausdrücklich angenommen (vgl. JUNKER & SCHERER 2001, 301f.; NEUHAUS 2000). REMINE (1993, S. 349) zitiert ANDERSON (1970, S. 1346), der diese Möglichkeit sogar im Falle des Tetrapoden- und Tintenfischauges ausdrücklich erwägt: „While squid and vertebrate eyes differ in many details, they solve the same basic problems and each would benefit enormously from bits and pieces of plans interchanged. A continuous flow and interchange of gene parts 'on approval' would both explain and facilitate parallel evolution.“

Evolutionstheoretisch könne – so REMINE – ein hierarchisches Ordnungssystem zwar grundsätzlich erwartet werden; andere Erwartungen sind aber auch möglich:

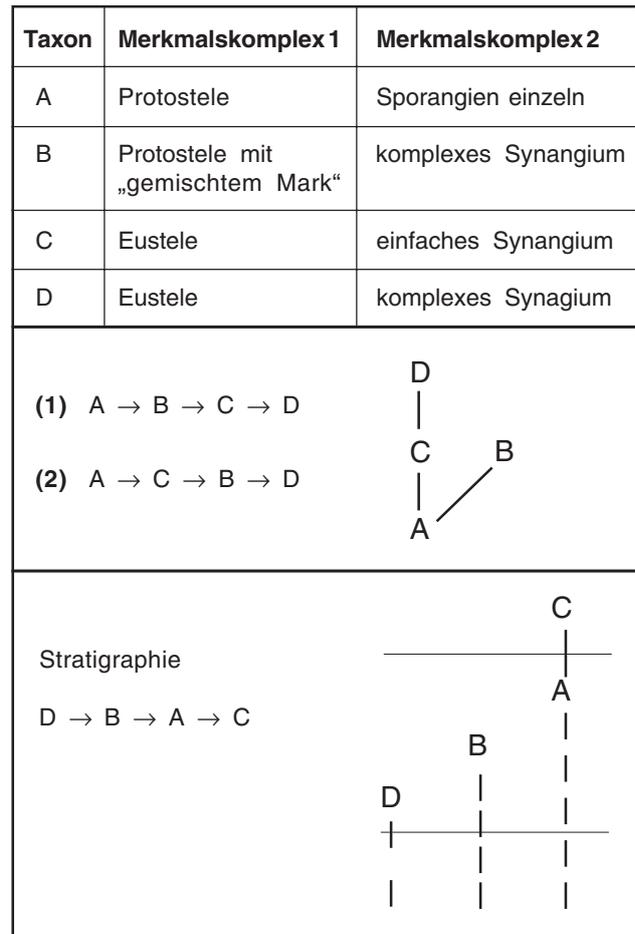


Abb. 44: Prüfmöglichkeiten für stammesgeschichtliche Hypothesen. 1. Merkmalsphylogenien sollten zusammenpassen (Merkmalskomplexe 1 und 2, am Beispiel von Leitgefäßsystemen und Sporangienstellungen devonischer Landpflanzen); im Beispiel passen die Merkmalszustände von B und C nicht. 2. Merkmalsphylogenien sollten zur stratigraphischen Abfolge passen. Im Beispiel paßt nur die Abfolge A → C zur Merkmalsphylogenie. (Aus JUNKER 2000)

- Werden fließende Übergänge von Art zu Art zugrundegelegt, sollten keine klaren Grenzen entstehen.

- Sterben zu viele Arten unentdeckt aus, könnte ein chaotisches Muster verschiedener Merkmale übrigbleiben.

Wie kann in dieser Situation die Evolutionstheorie falsifiziert werden? REMINE zitiert ELDRIDGE (1982, S. 36/38; zit. S. 350): „If we had failed to find this nested pattern of similarities interlinking all forms of life in our backyards, we would, as scientists, be forced by the rules of the game to reject the very notion of evolution.“ Die Praxis bestätigt dies jedoch nicht. Widersprechende oder problematische Befunde

verlieren durch neue Anpassungen der Evolutionstheorie ihre falsifizierende Kraft. Man kann hier wohl mit Fug und Recht die Frage stellen, wie eine evolutionär orientierte Systematik widerlegt werden könnte.

Diese Frage stellt sich natürlich auch an die Schöpfungslehre, aber eben nicht nur an sie, wie oft behauptet wird. In beiden Fällen liegen im wesentlichen (oder überhaupt nur) Deutungen im Nachhinein vor.

5.5 Schlußfolgerungen

Die vorstehenden Ausführungen haben deutlich gemacht, daß das Merkmalsmuster der Lebewesen einer schöpfungstheoretischen Deutung offensteht. Damit ist zwar noch kein Weg zur konkreten Umsetzung einer Makrosystematik gewiesen, doch kann hier vielleicht an vorhandene taxonomische Konzepte angeknüpft werden, die nicht eine phylogenetische Abfolge nachzeichnen wollen, sondern nur ein praktikables Ordnungsverfahren anstreben. Klar ist, daß die Grundtypen ein „relativ objektiv“ bestimmbares Taxon sind (vgl. SCHERER 1993). Wie eine Systematik oberhalb des Grundtypniveaus die Vielfalt der Grundtypen ordnen soll, stellt für die Schöpfungslehre eine noch zu lösende Aufgabe dar.

Dieser Abschnitt steht unter der Überschrift, ob das Ähnlichkeitsmuster der Lebewesen ein Design-Signal im Sinne von Walter REMINE (1993) sei (vgl. Abschnitt 4.4). Eine scharfe Argumentation ist hier kaum möglich, doch kann festgehalten werden, daß zahlreiche Befunde „harte Brocken“ für evolutionstheoretische Deutungen darstellen, die als „nicht-naturalistische Botschaft“ (S. 77ff.) interpretiert werden können. Tatsächlich zeigt das Merkmalsmuster der Lebewesen häufig netzartige Querverbindungen (Abschnitt 5.3.1), und es wurde schon von manchen evolutionstheoretisch denkenden Biologen festgestellt, daß das Merkmalsmuster in vielen Fällen baukastenartig zusammengesetzt sei. Genau dies entspricht Erwartungen des Schöpfungsmodells bzw. – da die Formulierung von „Erwartungen“ (wie in Abschnitt 5.2 diskutiert) fragwürdig ist – es läßt sich im schöpfungstheoretischen Rahmen plausibel deuten (vgl. Abschnitt 5.3).

Anmerkungen

- ¹ „Do not eschew typology, it is the first step in any morphological analysis“ (TOMLINSON 1984, 380). Vgl. auch PETERS (1976, 333f.).
- ² „The basic process of recognizing homologous features has not changed for 200 years or more“ (BROWER 2000, 19).
- ³ „The empirical observation of similar features among taxa, and the further observation that these features imply a pattern of grouping into nested sets based on the similarities and differences of these features, are not dependent on evolution, God's plan, or any other explanatory theory“ (BROWER 2000, 12).
- ⁴ Bemerkenswert ist an dieser Stelle die Beobachtung, daß die biologische Systematik weitgehend erfolgreich arbeitet, obwohl bis heute Vorgehensweisen aus vorevolutionärer Zeit zugrundeliegen: „One of the paradoxes of modern science is the way in which biological systematics is largely successful despite employing a structure which has been largely inherited from the last century or even earlier. ... Surprising too is the way in which this structure seems apparently capable of handling a vastly greater number of organisms today than were even conceived of last century“ (HEYWOOD 1988, 44). MAHNER & BUNGE (2000, 240) kommen zum „Schluß, daß die Systematik zwar weder Kenntnis evolutiver Mechanismen noch Kenntnis anderer biologischer Theorien logisch voraussetzt, solche Kenntnisse aber zur Verfeinerung einer Klassifikation beitragen können und sollen.“
- ⁵ „The creationists cannot specify what the 'plan of creation' is – they cannot find the rule that would predict groups“ (BRADY 1985, 119).
- ⁶ Das dort abgedruckte Zitat betrifft Primaten; das gilt aber genauso auch bei anderen Gruppen.
- ⁷ Die Idee des „Baukastensystems“ kommt nicht von ungefähr, sondern drängt sich beim Studium der Formenvielfalt immer wieder auf, wie weiter unten noch gezeigt wird. Bekanntlich spielt es in der Forschung keine Rolle, *woher* Hypothesen kommen. POPPER (1984, 257) unterscheidet in seinem berühmten Werk „Logik der Forschung“ zwischen dem Kontext der *Entdeckung* – woher kommt die Theorie, durch was ist sie inspiriert? – und dem Kontext der *Geltung* – wie kann eine Theorie beurteilt werden, wodurch ist sie gerechtfertigt? D.h. es geht in der Frage der Wissenschaftlichkeit einer Theorie nicht darum, wie man zu einer Theorie gekommen ist, sondern ob die vorliegende Theorie methodisch zu rechtfertigen ist; für POPPER, ob sie falsifizierbar ist.
- ⁸ Die Merkmale *müssen* freilich nicht als frei kombinierbar vorausgesetzt werden. Es handelt dabei um eine *Möglichkeit*, deren Plausibilität untersucht werden soll.

- ⁹ Daß molekulare Methoden hier mittlerweile mehr Klarheit bringen (MAYR [1988, 40] unter Bezugnahme auf SIBLEY and AHLQUIST [1983]) ändert nichts an dem Befund, daß die anatomisch-morphologischen Verhältnisse keine klaren Zuordnungen der Taxa ermöglichen und zahllose Konvergenzen zu fordern sind.
- ¹⁰ „Some cases of convergence of sequences are known, and more cases will undoubtedly come to light as molecular biologists begin to look for the phenomenon“ (HILLIS 1994, 351). Einige weitere Zitate sollen die umrissene Situation verdeutlichen:
 „The levels of 'noise' in systematics are great enough that we often find data sets which falsify every possible phylogeny. No matter what the phylogeny, one character or another must have evolved with more than the minimum possible number of steps“ (FELSENSTEIN 1988, 115).
 „Cladistics had its first wave of success as many long-standing problems were successively and effectively solved and, once recognized for what they are, paraphyletic taxa disappear from our classifications. Today things are different. While some continue to dwell on the potential of paraphyly, the greatest challenge facing systematics is what to do with the wealth of data that stubbornly show varying degrees of conflict, even in the face of rigorous analysis“ (WILLIAM & SIEBERT 2000, 205).
 „Biologen, die sowohl an rezenten als auch an ausgestorbenen Tiergruppen arbeiten, behaupten ganz im Gegenteil, daß Konvergenzen sehr häufig zu beobachten sind“ (CARROLL 1993, 8).
- ¹¹ „We agree that the construction of phylogenies from the distribution of similar molecules is an inadequate approach“ (MORRIS & COBABE 1991, 308). Die Synthesewege müßten berücksichtigt werden, denn:
 „Phylogenetic variation in the synthesis of tyrosine and lysine demonstrates that chemical identity of molecules may be brought about by unrelated synthetic pathways“ (S. 307). Auch Collagene müssen mindestens dreimal unabhängig entstanden sein, da sie auf sehr verschiedenen Synthesewegen gebildet werden (S. 319).
- ¹² WÄGELE (2001, 157) plädiert dafür, nicht alle Merkmale in phylogenetischen Analysen zu berücksichtigen, sondern solche mit geringer Homologiewahrscheinlichkeit wegzulassen; solche Merkmale würden in die Analyse nur „Rauschen“ und falsche Signale einbringen. Doch die Feststellung von Homologiewahrscheinlichkeiten kann kaum objektiviert werden (vgl. WÄGELE 2001, 137ff.). Zudem dürften viele Konvergenzen eine hohe Homologiewahrscheinlichkeit besitzen.
- ¹³ Überlappende Konstellationen von Merkmalen kommen auch häufig innerhalb von Grundtypen vor; doch dies kann dort durch Hybridisierung erklärt werden.
- ¹⁴ „Natural or monophyletic groups are recognized on the basis of shared, derived features (synapomorphies). Ferns do not fit this definition“ (STEWART & ROTHWELL 1993, 212).
- ¹⁴ „No living flowering plant taxon contains exclusively undifferentiated or highly differentiated characters. ... However, most angiosperm families are a mixture of more or less differentiated characters in varying combinations, and even the families at the extremes of an 'advancement scale' do not approach the purely primitive or advanced end members that are theoretically possible in such a scheme. ... This pattern is not restricted to recent angiosperms but may also be observed in the fossil record“ (KNOLL et al. 1984, 41). Anschließend nennen die Autoren Beispiele. „In the light of these more familiar examples, it is perhaps most appropriate to view mosaic evolution as the rule rather than the exception in vascular plant history“ (KNOLL et al. 1984, 41).
- ¹⁶ „All characters of the Umbelliferae that characterized the family either did not occur in all members of the group, or also occurred outside the Umbelliferae“ (STEVENS 1984a, 171). Dieser Autor schlußfolgert: „Thus the natural groups that Linnaeus recognized did not necessarily have defining characters. They simply had a number of characters in common that tended to co-vary, but no character was necessarily either unique or constant“ (STEVENS 1984a, 172). „In the middle of the nineteenth century it was generally conceded that most families did not have defining characters“ (STEVENS 1984a, 173).
- ¹⁷ Das Vavilovsche Gesetz (VAVILOV 1922; 1949) besagt: Einander mehr oder weniger verwandte Arten oder Gattungen werden durch ähnliche Variationsreihen charakterisiert, und zwar von solcher Regelmäßigkeit, daß – wenn eine Varietätenreihe in einer Art oder in einer Gattung bekannt ist – man das Vorhandensein ähnlicher Formen und ähnlicher genotypischer Unterschiede in anderen Gattungen voraussagen kann. Je näher sich die Arten und Gattungen im Pflanzensystem stehen, um so ähnlicher sind ihre Variationsreihen.
- ¹⁸ „By the early 19th century, webs, nets, and maps were used in botanical systematics. ... Our current preference for the nested hierarchy, and its persistence as a model of patterned variation in the living world, is due not to any inherent 'logic' intrinsic to this type of pattern, but to its isomorphism with a process of branching and divergence“ (vgl. STEVENS 1984a; RIEPPEL 1988a, 54).
- ¹⁹ „The phylogeneticist cannot fall back to the Net: a species or genus cannot be connected in all directions: the emblem of a phylogeneticist is a Tree“ (BATHER 1927, zit. in STEVENS 1984a, 170).
- ²⁰ Dazu paßt auch die Beobachtung von RIEPPEL (1989c), daß auf niedrigem taxonomischem Niveau (Familien, Gattungen, Arten) deutlich häufiger Konvergenzen vorkommen als im makrotaxonomischen

Bereich. RIEPPEL vermutet, daß dies durch ontogene-
tische Entwicklungszwänge bedingt sei, so daß häufig unabhängig dieselben Merkmalszustände auftreten. Dies ist genau die Situation, die bei einem polyvalenten Grundtyp erwartet werden kann. RIEP-

PEL weist darauf hin (S. 57), daß unter diesen Umständen das cladistische Prozedere fragwürdig ist. Für eine Ausweitung dieser Erklärung auf den makrotaxonomischen Bereich fehlt jedoch die Kenntnis der dazu erforderlichen Mechanismen.

6. Rudimentäre Organe

Zusammenfassung: Die Kriterien für die Einstufung eines Organs als „rudimentär“ sind entweder nicht sicher testbar oder theorieabhängig: Die Voraussetzung von Evolution oder Schöpfung wird entweder schon in der Definition direkt oder indirekt vorgegeben, oder es kann in konkreten Fällen nur unter der evolutions- oder schöpfungstheoretischen Voraussetzung eine Diagnose gestellt werden.

Die Kriterien „Funktionslosigkeit“ und „Unstimmigkeit von Struktur und Funktion“ sind nicht testbar, in modifizierten Versionen (unter Einbeziehung von Vergleichen rudimentärer Organe mit homologen Vollorganen anderer Arten) theorieabhängig. Sie werden unter der Vorgabe der Evolutionstheorie angewendet und können ohne diese Vorgabe nicht formuliert werden. Mit dem Kriterium der „erhöhten Variabilität“ kann nur ein Teil möglicher Rudimentierungen erfaßt werden. Das Kriterium der „nahen Verwandtschaft“ (Kreuzbarkeit) von Trägern rudimentärer bzw. voll ausgebildeter Organe ist theorieabhängig. Es kann im Grundtypmodell angewendet werden.

6.1 Problemstellung

Im einleitenden und im vierten Kapitel wurde bereits erwähnt, daß die Zweckmäßigkeit der Organe und Strukturen der Lebewesen lange Zeit vielfach als ein starkes Indiz dafür galt, daß die Lebewesen aus der Hand eines genialen Konstrukteurs stammen (Design-Argument). Mitte des 19. Jahrhunderts ließ die DARWINsche Selektionstheorie jedoch eine übernatürliche Erklärung der Zweckmäßigkeit lebendiger Organisation überflüssig erscheinen. Mit Blick auf verkümmerte oder gar völlig zwecklos erscheinende Organe wurde das Design-Argument weiter in Frage gestellt. In Kapitel 4 wurde darauf bereits eingegangen. In diesem und dem folgenden Kapitel soll es vor allem um solche Organe gehen, die als rudimentär interpretiert werden. Bekannte Beispiele sind der Wurmfortsatz des Menschen, Beckengürtelreste bei Walen oder Flügelstummel bei flugunfähigen Insekten oder Vögeln. Natürliche Selektion sollte eine Erklärung sowohl für die Zweckmäßigkeit der Organe als auch für die gelegentlich (scheinbar) anzutreffende Zwecklosigkeit von Strukturen bieten: Durch die Wirkung der natürlichen Auslese blieben Organe erhalten, würden verbessert oder sogar neu „geschaffen“; nach Wegfall der Selektionswirkung seien sie der Verkümmierung preisgegeben.

Eigentlich erscheint es paradox, daß rückgebildete Organe Evolution belegen sollen, min-

destens wenn als Hauptproblem der Evolutionsforschung die Erklärung des Erwerbs *neuer Konstruktionen* gesehen wird. So werden denn rudimentäre Organe häufig nur indirekt im Sinne des „Unvollkommenheits-Arguments“ als Belege *gegen Schöpfung* und damit indirekt *für Evolution* gewertet. Zur Kritik an dieser Argumentationsweise sei auf die Ausführungen des 4. Kapitels verwiesen (insbesondere Abschnitt 4.2.2). Für sich alleine stellen rudimentäre Organe natürlich keine Belege für eine konstruktive Evolution dar; sie können lediglich als Indizien für die Veränderlichkeit der Lebewesen herangezogen werden.

Rudimentation bereits vorhandener Konstruktionen sind allerdings auch ein Theorienbestandteil der Grundtypenbiologie, die mikroevolutive Prozesse auf der Basis polyvalenter Stammformen beinhaltet (vgl. Abschnitte 1.3, 6.6 und 7.2). Ebenso wird grundsätzlich auch im Grundtypmodell mit der Möglichkeit gerechnet, daß Organe Merkmale aufweisen können, die als Indizien für anders gestaltete Vorläuferstadien *innerhalb von Grundtypen* interpretiert werden können – freilich nur dann, wenn die dafür erforderlichen Änderungen durch mikroevolutive Prozesse, d. h. durch empirisch belegbare Vorgänge erklärt werden können.

Bei der Problematik um die rudimentären Organe geht es letztlich nicht nur um Rückbildungen, sondern generell darum, ob es durch-

aus voll funktionstüchtige Strukturen gibt, die jedoch unverkennbar Spuren ihrer phylogenetischen Vergangenheit zeigen, Ausprägungen, die nur durch Anpassung an frühere Erfordernisse, nicht mehr durch Anpassungen an jetzige Erfordernisse erklärbar seien. In diesem Sinne ist der englische Begriff „vestigial organ“ („Spurenorgan“) treffender als „rudimentäres Organ“, weil er umfassender ist. Auf diese Thematik wurde bereits in Kapitel 4 im Zusammenhang mit der Problematik der „Konstruktionsfehler“ eingegangen.

Auch aus einem anderen Grund beinhaltet die Thematik nicht nur Rückbildungserscheinungen. Denn zahlreiche evolutionär als rudimentär interpretierte Organe werden durch Neubildung oder Umkonstruktionen anderer Organe kompensiert. Bei solchen Kompensationen würde es sich zum Teil eindeutig um Makroevolution handeln, wenn die betreffenden Organe auf evolutiven Wege entstanden sein sollten (vgl. Abschnitt 7.3 und die dort genannten Beispiele). Auf diesem Wege – durch Betrachtung des Gesamtzusammenhangs – könnten rudimentäre Organe indirekt doch als Hinweise auf Makroevolution gewertet werden.

Charles DARWIN geht in seinem berühmten Werk „Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl“ (1859) auf die rudimentären Organe ausführlich ein. Er schreibt: „Denken wir weiter über den Gegenstand nach, so erfaßt uns Verwunderung. Dieselbe Urteilskraft, die uns die meisten Teile und Organe als gewissen Zwecken vortrefflich angepaßt erkennen läßt, sagt uns nun ebenso überzeugend, daß rudimentäre oder atrophierte Organe unvollkommen und zwecklos sind“ (1967, S. 632).¹ DARWIN bezog sich auf rudimentäre Organe, um dem theologischen Argument vom „Design“ zu begegnen (vgl. dazu aber Abschnitt 4.2.1): Wäre jedes Lebewesen und jedes einzelne Organ gesondert erschaffen worden, wäre es vollkommen unerklärbar, daß manche Teile wie die Zähne in der Embryonalentwicklung des Kalbes oder die geschrumpften Flügel mancher Käfer so häufig den deutlichen „Stempel der Nutzlosigkeit“ tragen.²

In jüngerer Zeit schrieb der Freiburger Biologe Hans MOHR (1982, 26): „Die Welt als Schöpfung eines allwissenden und allmächtigen

Schöpfers ist ein ebenso brauchbarer Ausgangspunkt für funktionale Erklärungen in der Biologie. Allerdings bereitet die überzeugende Erklärung der in jedem biologischen System vorkommenden Defekte und rudimentären Teile unter diesen Umständen nahezu unüberwindliche Schwierigkeiten. Es fällt dem Naturforscher schwer, offensichtliche Defekte und rudimentäre Teile unter diesen Umständen als Teil eines göttlichen 'Heilsplans' anzuerkennen. Die Evolutionstheorie hingegen kann die angepaßte Zweckmäßigkeit eines Organismus ebenso überzeugend und elegant erklären wie seine Unzulänglichkeiten.“

Rupert RIEDL wagt sogar die Behauptung: „Wir wären eine katastrophale Planung, hätte uns jemand geplant“ (RIEDL 1984, 191). Und an anderer Stelle: „Jeder Organismus ist eine historische Gestalt und überhaupt nur zu verstehen, wenn man jegliches ins Auge faßt, was er schon gewesen ist“ (RIEDL 1975, 275). Er meint damit, daß der (erwachsene) Organismus Spuren völlig anders konstruierter Vorfahren aufweise. So nennt er die Konstruktion des menschlichen Körpers eine „Torpedo-Brücken-Turm-Konstruktion“ (RIEDL 1984). Unser Körper sei ein „Kompromiß seiner Geschichte“.

Zurückhaltender formulieren SUDHAUS & REHFELD die Problematik wie folgt: „Das Zustandekommen der genannten Merkmale kann man unter den gegenwärtigen Bedingungen nicht verstehen, wohl aber lassen sich ehemalige Selektionsdrucke aufzeigen“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 113). In diesem Sinne sprechen sie von einer „historischen Bedingtheit“: „Ein Phänomen ist erst dann voll verstanden, wenn sowohl die aktuelle Verursachung als auch die evolutive Bedingtheit geklärt ist“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 7; vgl. Abb. 10, S. 21). Damit nähert sich die Argumentation dem „Design-Fehler“-Argument (vgl. Abschnitt 4.1).

Wie kann aber die mutmaßliche „historische Bedingtheit“ erkannt und nachgewiesen werden? Als besonders geeignet gelten für diesen Zweck rudimentäre Organe. Wie werden diese erkannt? In diesem Kapitel wird eine Reihe von Kriterien für „rudimentäre Organe“ vorgestellt und kritisch diskutiert. Hauptgegenstand des darauffolgenden Kapitels sind Erläuterung und Kritik evolutionstheoretischer

Interpretationsweisen. Auf die biogenetische Grundregel wird in Kapitel 8 eingegangen, bevor sich Kapitel 9 dem Thema „Atavismen“ widmet. Hier und da werden sich einige Wiederholungen bereits abgehandelter Überlegungen und Argumente nicht vermeiden lassen, um den Lesefluß nicht zu oft mit Verweisen zu unterbrechen.

In einer 1960 erschienenen Monographie über Rudimentation fordert I. KRUMBIEGEL die Biologen auf, sich dieser Thematik intensiver zu widmen als es bis dahin der Fall war. Ein Ergebnis einer Ende der 1980er Jahre durchgeführten Literatur-Recherche war, daß dieser Aufruf kaum gefruchtet hat. Arbeiten zu dieser Thematik sind dünn gesät. Ein größerer Teil befaßt sich mit der Rudimentation bei Höhlentieren, denen sich diese Arbeit relativ ausführlich widmet (Abschnitt 7.2). Sonst wird diese Thematik mit wenigen Ausnahmen nur am Rande einer Reihe von Arbeiten unterschiedlicher Zielsetzungen gestreift, aus denen aber einige Schlußfolgerungen gezogen werden können. Demgegenüber spielt der Rudimenten-„Beweis“ für Evolution in Schul- und Lehrbüchern eine außergewöhnlich große Rolle. Die dort genannten Beispiele wirken oft recht überzeugend. Es handelt sich dabei in der Regel um schon sehr lange bekannte Phänomene wie die Griffelbeine der Pferde, Beckengürtelknochen bei Walen, Nägel an den Flossen von Seelöwe und Walroß, Schulter- und Beckengürtelknochen bei Schlangen, die Flügelreste des Kiwi, Augnrückbildungen bei Höhlentieren, Staubblattrudimente bei Rachenblüttern sowie das Steißbein und die Ohrmuskulatur des Menschen.

Die Illustration von Argumenten muß sich auf typische Beispiele aus der großen Zahl der als rudimen-

tär geltenden Organe beschränken. Eine detailliertere Betrachtung muß den jeweiligen Spezialisten vorbehalten bleiben, da Beispiele für Rudimentation aus den verschiedensten Tier- und Pflanzengruppen und beim Menschen kommen, die ein einzelner nicht allesamt gründlich aufarbeiten kann. Daher befaßt sich die folgende Darstellung vornehmlich mit den Argumentationsstrukturen, die im Zusammenhang mit rudimentären Organen zu finden sind, um diese zu analysieren und ggf. zu hinterfragen.

Die Kennzeichnung „rudimentär“ erweckt gewöhnlich die Assoziation „funktionslos“ (FORBES 1970, NAYLOR 1982). „Funktionslosigkeit“ ist jedoch nur eines von mehreren Kriterien, mit denen organismische Strukturen als rudimentär erkannt werden sollen. Im folgenden wird eine Reihe solcher Kriterien vorgestellt. Dabei wird jeweils der Frage nachgegangen, ob diese Kriterien 1. testbar und 2. unabhängig von der zugrundegelegten Ursprungstheorie (theorieunabhängig) anwendbar sind. „Testbar“ soll bedeuten, daß das betreffende Kriterium in konkreten Fällen mit sicherem Ergebnis angewendet werden kann.

6.2 Das Kriterium der Funktionslosigkeit

Die gebräuchlichste Klassifikation für „rudimentär“ ist die völlige oder teilweise Funktionslosigkeit: „A vestigial structure could be

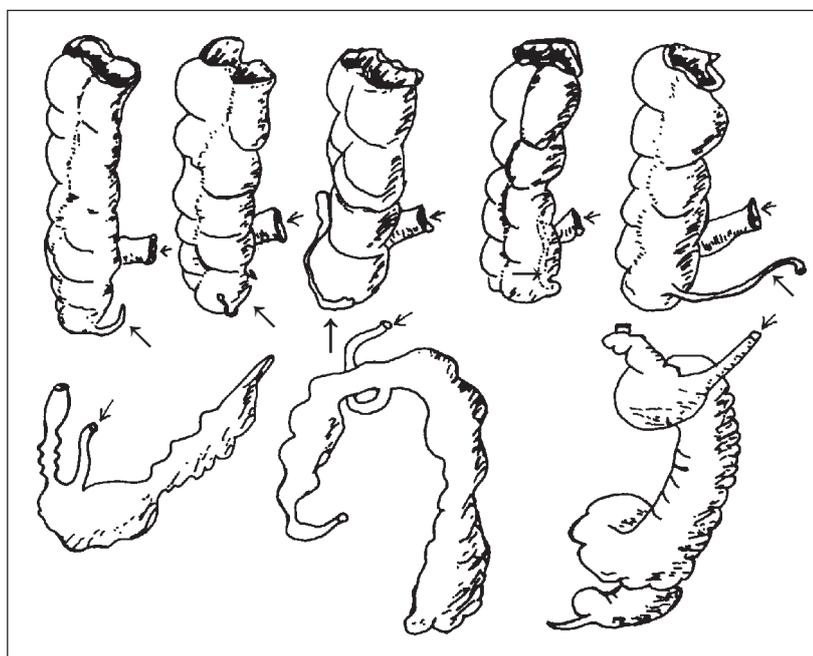


Abb. 45: Blinddärme und ihr Wurmfortsatz bei Säugetieren. Obere Reihe: Blinddärme des Menschen mit fünf verschiedenen Größen und Lagen des Wurmfortsatzes (große Pfeile), was dessen Fluktuation dokumentiert. Untere Reihe: Blinddarm der Wasserratte, *Arvicola amphibius* (links), der Bisamratte, *Ondatra zibethica* (Mitte) und des Greifstachlers *Coendou prehensilis* (rechts). Die Blinddärme dieser Arten sind viel größer als beim Menschen. Kleine Pfeile: Einmündung des Dünndarms in den Dickdarm. (Nach KRUMBIEGEL 1961)

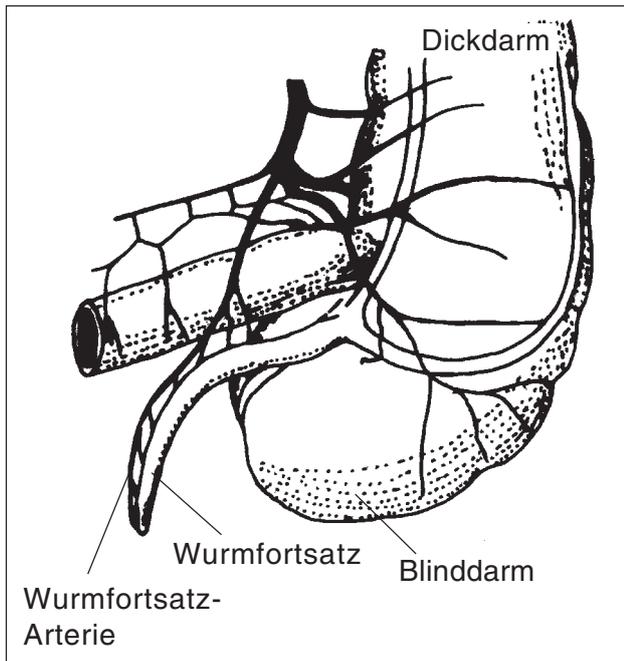


Abb. 46: Der Wurmfortsatz ist gut durchblutet, was auf seine Funktionsfähigkeit hinweist. (Nach MURRIS 1991)

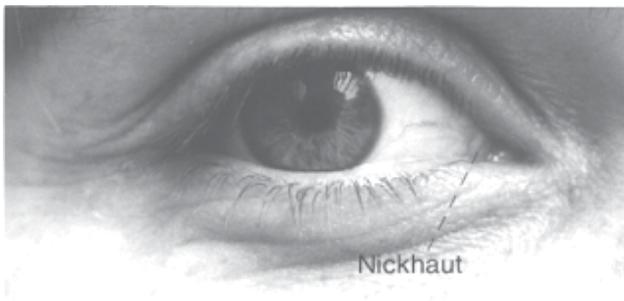


Abb. 47: Das Nickhaut, „rudiment“ des Menschen.

defined as a tissue or an organ modified during descent from one more fully developed and functional“ (WILSON 1982, 1356). In der einfachsten Form lautet es:

K1 Eine Struktur ist rudimentär, wenn sie funktionslos ist.

Man spricht auch von „Rückbildung“ oder „Regression“. Dabei soll es im folgenden (Kapitel 6-8) um solche Rudimente gehen, die bei allen Vertretern einer Art vorkommen.

Funktionslose Organe?

Es ist allgemein bekannt, daß viele Rudimente vorschnell als nutzlos angesehen wurden. Der deutsche Anatom WIEDERSHEIM zählte Ende des

19. Jahrhunderts 90 „rudimentäre“ Organe beim Menschen auf (WIEDERSHEIM 1887); in der dritten Auflage nennt er (WIEDERSHEIM 1902) sogar über 100. Darunter befanden sich die meisten endokrinen Drüsen, deren wichtige, teilweise sogar lebensnotwendige Funktion heute längst bekannt ist. Allerdings war auch WIEDERSHEIM nicht der Auffassung, daß alle diese Organe funktionslos seien, sondern daß sie „ihre ursprüngliche physiologische Bedeutung teilweise oder gänzlich verloren haben“ (1902, 218). Beim Menschen trug die intensive medizinische Forschung dazu bei, daß die Funktionen seiner Organe aufgeklärt werden konnten.

Einige Beispiele von Organen, die z. T. heute noch als funktionslos oder rudimentär bezeichnet werden, werden nachfolgend genannt und kritisch diskutiert:

Der gut durchblutete *Wurmfortsatz* des Menschen (vgl. Abb. 45 und 46) hat eine „Abwehrfunktion bei Allgemeinerkrankungen“ (MÖRIKE et al. 1981, 265), weshalb er auch als „Dickdarmonsille“ (Dickdarmmandel) bezeichnet wird (BROMAN 1931). Die dort erfolgende Produktion von Weißen Blutkörperchen erfolgt an einer strategisch günstigen Stelle, um Bakterien zu bekämpfen (MURRIS 1991). Damit erhält der Blinddarm, der ein Reservoir der Darmflora bildet, einen Schutz gegen Krankheitskeime. BERGMAN & ROWE (1990, 41) und DAVIDHEISER (1969, 235) weisen darauf hin, daß die taxonomische Verteilung des Wurmfortsatzes unter den Säugetieren eine mehrfach unabhängige Rudimentation erfordern würde. Die Alt- und Neuweltaffen besitzen paradoxerweise keinen Wurmfortsatz, womit die Vorstellung einer Rudimentation beim *Menschen* zusätzlich fragwürdig wird.

Vögel, manche Reptilien und einige Säugetiere besitzen ein drittes, durchsichtiges Augenlid, die *Nickhaut*. Sie hat eine Art „Scheibenwischerfunktion“. Die Plica semilunaris, die als „rudimentäre Nickhaut“ des Menschen (Abb. 47) interpretiert wird, erfüllt den Zweck, Fremdstoffe zu sammeln, die in den Augapfel gelangen, und sie im Augenwinkel zu einer klebrigen Masse zu verbinden. Dort können sie leicht entfernt werden, ohne Schaden anzurichten (STIBBE 1928, 169f.). Außerdem dient die Plica der Beweglichkeit des Augapfels (BERGMAN & ROWE 1990, 55). STIBBES Untersuchungen

zeigten, daß die Nickhaut der Säugetiere und des Menschen strukturell deutlich verschieden von der der Vögel ist. Daher solle der Ausdruck „Nickhaut“ für Säugetiere fallengelassen werden (Näheres bei BERGMAN & ROWE 1990, 55).

Das *Steißbein des Menschen* ist notwendig für den Ansatz der Beckenbodenmuskulatur, welche die inneren Organe des kleinen Beckens trägt, und somit für den aufrechten Gang unabdingbar. Die Beweglichkeit, die das Steißbein seiner ontogenetischen Herkunft aus der Wirbelsäule verdankt, ist für den Geburtsvorgang entscheidend (vgl. BENNINGHOFF 1985, 516ff.).

Häufig zitiert wird auch die *Ohrmuskulatur* des Menschen. Hierzu erwähnt ELERT (1921, 236) in einem apologetischen Werk *Indianerstämme*, bei denen das Spitzens der Ohren noch heute praktiziert würde. Wegen der Beweglichkeit des Kopfes erscheint ein Ohrspitzen jedoch nicht notwendig (DEWAR 1957, 168). Vielleicht ist es aber doch in manchen Situationen nützlich. DEWAR denkt an die Möglichkeit, durch Ohrbewegungen Insekten verscheuchen zu können, was in den Tropen eine nützliche Fähigkeit wäre. Natürlich könnten dazu auch die Hände benutzt werden, doch blieben diese dann frei für andere Tätigkeiten. Sollte diese Funktionen gegeben sein, könnte man vermuten, daß diese Fähigkeit zur ursprünglichen Ausstattung des *Menschen* gehörte und daß bis heute ein weitgehender Verlust dieser Fähigkeit eingetreten ist (mikroevolutive Degeneration, vgl. Abschnitt 7.2). Die rudimentäre Ohrmuskulatur wäre damit kein Hinweis auf tierische Vorfahren. Ontogenetisch entstehen die Ohrmuskeln wachstumskonstruktiv notwendig in sog. Dehnungsfeldern (vgl. JUNKER & SCHERER 2001, 182, 193; nach BLECHSCHMIDT 1976, 136ff.).

Der ebenfalls als rudimentär eingestufte sogenannte *Darwinsche Ohrhöcker* (Abb. 48) trägt zusammen mit den anderen Faltungen und Vertiefungen der Ohrmuschel zur Fähigkeit des räumlichen Hörens bei. Für die Auswertung im Gehirn ergeben sich dadurch sechs Vergleichswerte: zwei zwischen dem oberen und dem unteren 'Ohr' jeder Seite, zwei zwischen dem oberen und dem unteren 'Ohr' gegenüberliegender Seiten sowie je eine zwischen

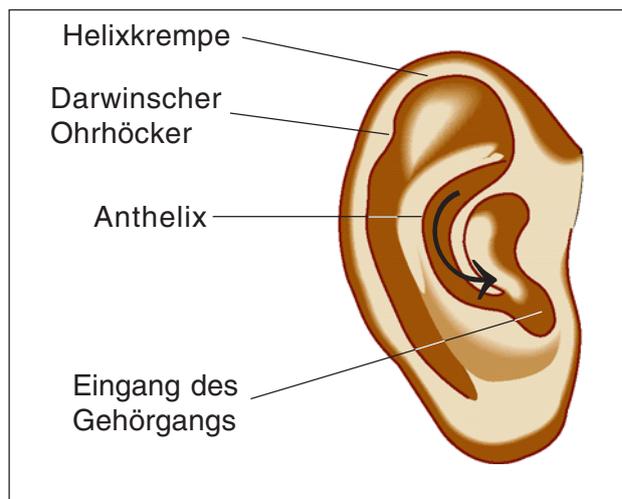


Abb. 48: Die auf die „Anthelix“ treffenden Schallwellen werden einmal direkt zum Eingang des Gehörgangs geleitet, zum anderen unter der Helixkrempe auf indirektem, längerem Wege (Pfeil). Dadurch gelangt jeder Ton zweimal mit einem Zeitintervall von einer Fünftausendstel Sekunde an das Trommelfell. (Nach KUHN 1989)

den beiden unteren 'Ohren'. Die Meßwerte werden im Gehirn zu einem räumlich gegliederten Schallbild der Umgebung verrechnet, woraus eine äußerst verfeinerte Analyse des Gehörten resultiert. Diese Konstruktion ermöglicht es, einige Geräusche in den Hintergrund zu drängen und andere bewußt herauszuheben. Eine ausführliche Beschreibung findet sich bei KUHN (1989) in Anlehnung an BUCHARD et al. (1987).

Die *Hautmuskulatur* des Menschen wird häufig als rudimentär und funktionslos eingestuft. Sie führt bei kältebedingter Kontraktion zur Aufrichtung der Haare (Gänsehaut), was jedoch kaum einen Wärmeeffekt bringt. Dagegen können Säuger mit Fell durch diesen Vorgang ihr Fell aufplustern und dadurch Wärmeabstrahlung wirkungsvoll verringern. Doch auch beim Menschen üben diese Muskeln eine Funktion aus. Die Muskeltätigkeit produziert eine gewisse Wärme und warnt die betroffene Person vor einem Körpertemperaturproblem (BERGMAN & ROWE 1990, 64).

Die rudimentären *Becken- und Oberschenkelknochen der Wale* (Abb. 49 und 73) haben in beiden Geschlechtern Beziehungen zum Genitalapparat (Bewegung des Penis bzw. Kontraktion der Vagina; vgl. z. B. BEHRMANN 1994a;

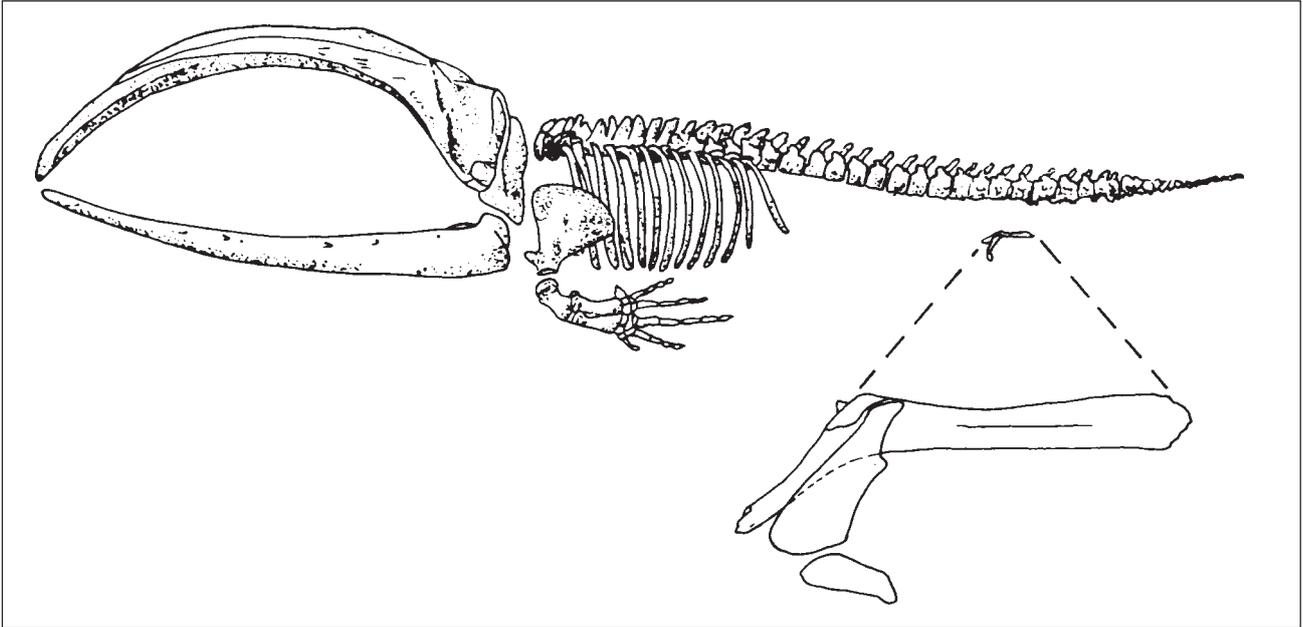


Abb. 49: Skelett des Grönlandwals (*Balaena mysticetus*) mit Becken- und Hinterextremitätenrudiment. (Nach MÜLLER 1970)

YABLOKOV 1974; Abb. 74) und sind bei Männchen und Weibchen entsprechend etwas unterschiedlich. Sie dienen außerdem als Ansatzstellen für die starke Aftermuskulatur (YABLOKOV 1974, 234). Deren Aufgabe ist es zu verhindern, daß durch den hohen hydrostatischen Druck in größeren Wassertiefen der Darminhalt der Tiere ausgepreßt wird.

Die als „Rest“ interpretierte der *Haarbedekung bei Bartenwalen* ist für die Tiere sehr bedeutungsvoll, wie YABLOKOV (1974, 235ff.) berichtet. Die Haare besitzen eine komplexe Struktur und spielen eine wichtige Rolle als „Tastorgane“ bei der Futtersuche. Auch die Anordnung dieser Haare ist auf diesen Zweck abgestellt und bei verschiedenen Arten entsprechend der jeweiligen Nahrungsgrundlage verschieden. *Delphinus delphis* verliert allerdings diese Haare nach der Geburt; sie zeigen Merkmale einer Rückbildung. YABLOKOV (1974, 241) möchte jedoch eine vorgeburtliche Funktion dieser Haare nicht ausschließen.

Geruchssinnesorgane bei Walen sind zwar rudimentär, aber nicht funktionslos. Die „Reste“ des nasopalatinalen Kanals des Finnwals (*Balaenoptera physalus*) haben vermutlich eine Sinnesfunktion (QUAY & MITCHELL 1971): „... while they (die Reste der nasopalatinalen Kanäle) have lost all connections and relations with olfactory and probably chemoreceptor systems general-

ly, they have become invested with an extensive array of mechanoreceptor endings. Richness, tissue relations and geometry of these sensory endings suggest that the nasopalatine duct remnants in these whales have acquired during evolution a new sensory and functional significance“ (S. 271). Dieses Sinnesorgan ist also auch als für den Lebensraum passende Konstruktion schöpfungstheoretisch deutbar.

Die zahnlosen *Bartenwale* bilden in der Embryonalentwicklung *Zahnanlagen*, die nicht ausdifferenziert, sondern wieder rückgebildet werden. Sie spielen eine große Rolle bei der Formung der Kieferknochen. DEWAR (1957, 171) gibt zu bedenken, daß die Anordnung, die Anzahl und die Form der embryonalen Zähne sich von der anderer Wale unterscheiden. Bartenwal-Embryonen legen in jeder Kieferhälfte 40-53 Zähne an, während fossile Wale nur 11 besitzen. SUDHAUS & REHFELD (1992, 162) schließen daraus auf Vorfahren mit zahlenvermehrten Zähnen; ein fossiler Nachweis für diese Hypothese steht jedoch aus. Da die Bartenwale also eine individuelle Ausprägung besitzen, ist die Vorstellung, es handle sich um Relikte eines hypothetischen Vorfahren, zumindest fragwürdig und eine ad-hoc-Annahme. Da auch bei den Vögeln – evolutionstheoretisch argumentiert – von einem Verlust der Zähne ausgegangen werden muß, diese aber vollständig

verschwunden sind, könnte man auch einen vollständigen Verlust der Zähne bei Bartenwalen erwarten, wenn sie wirklich funktionslos wären. Die Vögel benötigen embryonale Zahnanlagen zur Bildung ihrer zarten Kiefer nicht; dasselbe gilt für die zahnlosen Ameisenbären, während die Edentaten (Zahnarme) mit ihrem vergleichsweise massiven Kiefer embryonal Zähne ausbilden.

Die Pferde besitzen nur eine voll ausgebildete Zehe; zwei weitere Zehen sind als rudimentäre *Griffelbeine* seitlich davon ausgebildet. Auch diese Knochen sind funktionsfähig (DEWAR 1957, 169f.; MURRIS 1991; Abb. 50). Sie stabilisieren das Bein, sind Ansatzstellen für verschiedene Beinmuskeln und bilden zusammen mit dem voll ausgebildeten Metacarpale eine Furche, in der wichtige Bänder liegen. Der ganze Komplex bildet eine komplizierte Einheit, ohne welche die Leistungsfähigkeit der Extremität nicht möglich wäre.

Die *Klauen der Boa und Python* (Extremitätenknochen; Abb. 51) sind hilfreich bei der Bewegung der Schlangen im Geäst und dienen als Hilfsorgane bei der Begattung (RUSCH 1968; DEWAR 1957, 167). PETZOLD (1984, 21, 68) erwähnt die Rolle der Aftersporne der Anakondas im Paarungsverhalten. Sie sind bei den Männchen stärker ausgebildet als bei den Weibchen.

In verschiedenen Zelltypen vieler Organismen kommen *rudimentäre Cilien* vor. Sie haben oft sensorische Funktion. GARDINER & RIEGER (1980) berichten über Untersuchungen an rudimentären Cilien in Muskelzellen von Echino-

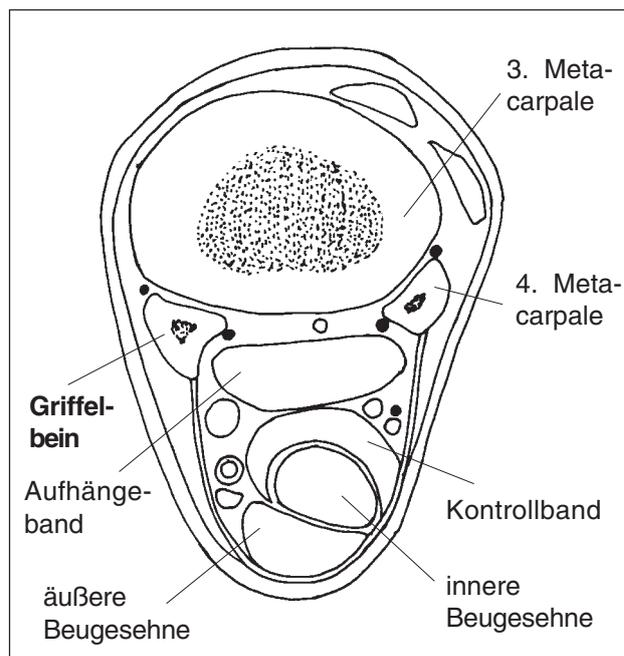


Abb. 50: Vorderextremität (quer) des Pferds ab dem Ellenbogen. Die Griffelbeine stabilisieren das Bein, sind Ansatzstellen für verschiedene Beinmuskeln und bilden zusammen mit dem voll ausgebildeten Metacarpale eine Furche, in der wichtige Bänder liegen. Der ganze Komplex bildet eine komplizierte Einheit, ohne welche die Leistungsfähigkeit der Extremität nicht möglich wäre. (Nach MURRIS 1991)

dermen (Stachelhäuter) und Anneliden (Ringelwürmer). Sie äußern die Vermutung, daß diese lokale Änderungen des hydrostatischen Drucks in der Leibeshöhle registrieren. Die Änderungen werden durch die Bewegungen des Tieres hervorgerufen. Dadurch würde jede Muskelzelle individuell mit Sinneseindrücken

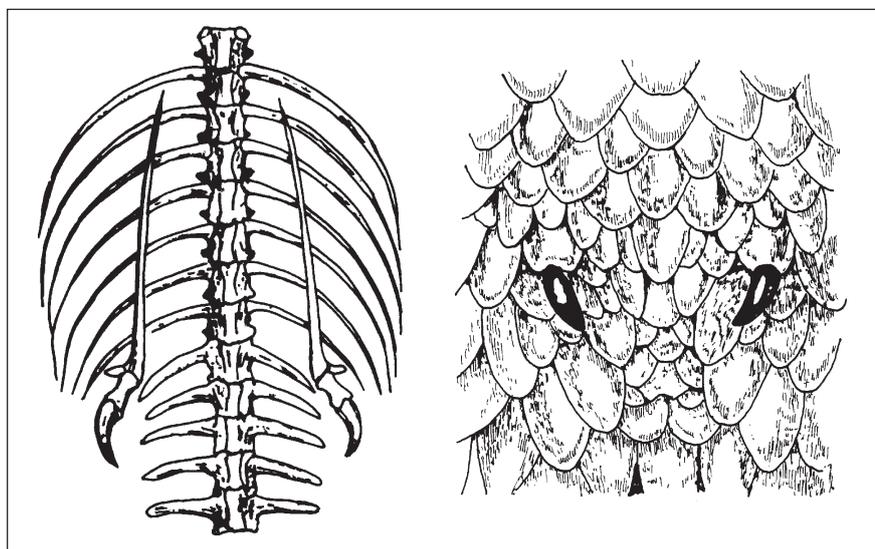


Abb. 51: Becken- und Extremitätenrudiment und Klauen der Python. Die Klauen sind äußerlich sichtbar (rechts). (Nach STRICKBERGER 1990, nach ROMANES)

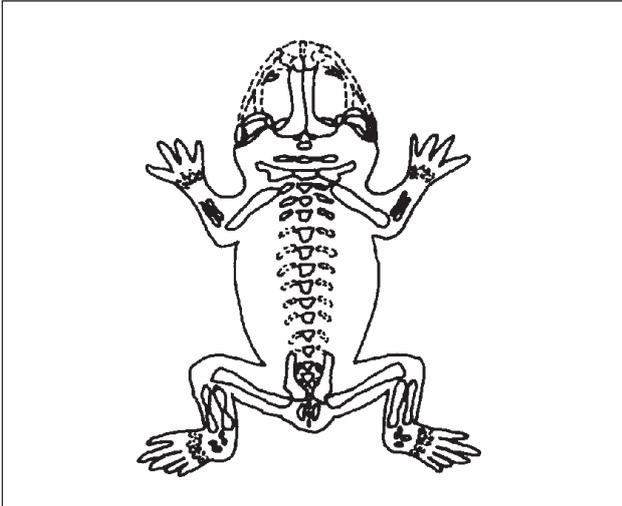


Abb. 52: Schwanzwirbel des Frosches *Triadobatrachus massinoti* (Proanura, Amphibia). Ein Schwanz ist äußerlich nicht sichtbar. (Aus WILKENS et al. 1979, nach MÜLLER)

entsprechend den Aktivitäten des Tieres versorgt. Auf diese Weise könnte jede Muskelzelle sowohl als Sinnes- als auch als Effektorzelle fungieren.

Der Schiffsbohrwurm (*Teredo navalis*), eine wurmförmige Muschel, hat statt einer Schale nur wenige Kalkstückchen am Kopf. Diese kleinen Reste der Schale haben jedoch eine außerordentlich wichtige Funktion: mit ihrer Hilfe raspeln die Tiere Holz ab; dadurch kann der Schiffsbohrwurm Gänge in Holzpfähle, Schiffe usw. bohren, in denen er lebt und sich von Holz und Plankton ernährt (vgl. SIEWING 1985, 689).

Die rudimentären *Schwanzwirbel der Frösche* spielen als sog. Urostyl eine Rolle im Sprungapparat (WILKENS et al. 1979, 132; Abb. 52).

KOCH (1935) berichtet von Rudimenten der rückgebildeten, seitlichen (2. und 5.) Zehen am Skelett der vorderen Extremitäten der wiederkäuenden Huftiere. Teile der „rückgebildeten“ Zehen sind neuen Funktionen angepaßt, bei manchen Arten fehlen sie jedoch völlig. „In der Regel läßt ... die veränderte Form bei den heute lebenden Formen einen weiten Spielraum der Formverschiedenheit zu. Das hat ermöglicht, daß sich Unterschiede in der Form der Rudimente bei den einzelnen Arten und Gattungen entwickelt haben. Da die Formeigentümlichkeiten innerhalb einer Art meist konstant sind, ist es möglich, diese rückgebildeten Zehen zur Unterscheidung systematischer Gruppen zu

benutzen.“ Die innerartliche Stabilität der Rudimente spricht gegen eine Funktionslosigkeit (vgl. K5, S. 114).

Über das seitliche *rudimentäre Auge des Pfeilschwanzkrebse* (*Limulus*) schreibt FAHRENBACH (1970), der hohe Grad cytologischer Spezialisierung passe nicht zur Auffassung, daß es völlig rudimentär sei, sonst hätte es keine 200 Millionen Jahre erhalten bleiben können. Seine Funktion bestehe möglicherweise darin, Stoffwechselreaktionen an langfristige Änderungen der Lichtverhältnisse anzupassen. Zum rudimentären Auge des Pfeilschwanzkrebse schreiben KAWAGUTI & MABUCHI (1970, 12): „The under-developed condition of the rhabdome suggests a poor photic ability in the rudimentary eye. But the well-developed organization in the cytoplasm of the reticular cells indicates some secretory functions.“

Weitere Beispiele werden weiter unten in diesem sowie im nächsten Kapitel z. T. ausführlich diskutiert.

Zwischenergebnis

Als rudimentär gedeutete Organe erwiesen sich in zahllosen Fällen als nicht funktionslos. Darüber hinaus ist der Nachweis der Funktionslosigkeit von Organen schwer zu führen und wohl in keinem Fall mit letzter Sicherheit möglich. Das Argument der Funktionslosigkeit ist also aus prinzipiellen Gründen nicht anwendbar, da Funktionslosigkeit nicht empirisch feststellbar ist. Empirisch begründet kann immer nur gesagt werden, daß die Funktion eines Organs (noch) unbekannt ist. GUTMANN & PETERS (1973) bringen es auf den Punkt, wenn sie feststellen: „Die Diskussion über 'funktionslose' Organe erscheint wenig sinnvoll, da man nicht weiß, wie man sie feststellen soll. Die Suche nach Funktionen ist ein sinnvolles Forschungsprogramm, das unsere unzulänglichen Funktionskenntnisse vorantreiben und die vielfachen Hinweise auf sogenannte funktionslose Organe eliminieren wird.“ Und CAIN (1989, 18) stellt fest, daß sich die Merkmale dort, wo Untersuchungen vorgenommen wurden, als angepaßt erwiesen hätten. Manche Eigenschaften mögen dabei eine notwendige Folge der Entstehung anderer Merkmale sein und nicht

selbst adaptiv sein, doch dies sei kaum jemals nachgewiesen worden. Wenn man jedoch dogmatisch voraussetze, daß viele Merkmale nicht-adaptiv sein *müßten*, werde man nicht motiviert sein, sie zu untersuchen.³ Viele Urteile über Funktionslosigkeit beruhten auf Unkenntnis, nicht auf nachgewiesenem Wissen (CAIN 1989, 13). Ähnlich äußern sich auch SUDHAUS & REHFELD (1992, 156): „Vielfach findet sich die Behauptung, es gäbe funktionslose Strukturen oder Entwicklungsabläufe, was sich aber generell nicht nachweisen läßt. Hingegen ergibt erst die Suche nach Funktionen prüfbare Ansätze.“ Diese Zitate machen deutlich, daß eine vorschnelle „Feststellung“ von Funktionslosigkeit Forschung blockieren kann; umgekehrt: die Annahme, es gebe eine adäquate Funktion, stimuliert Forschung, wenn noch keine befriedigende Erklärung gefunden wurde.

Ist Funktionslosigkeit evolutionstheoretisch zu erwarten? Schließlich ist sehr fraglich, ob Funktionslosigkeit evolutionstheoretisch überhaupt erwartet werden kann. Ein funktionsloses Organ wird nämlich nach einer gewissen Zeit verschwinden, wenn keine stabilisierende Selektion mehr wirkt. Insbesondere nach größeren Zeiträumen sind Strukturen nur in einer Ausprägung zu erwarten, in der der strukturelle Aufwand und die zu erfüllende Funktion in einem sinnvollen Verhältnis stehen (vgl. CAIN 1989, 13; vgl. Abschnitt 6.4). Genau das aber ist auch in schöpfungstheoretischer Perspektive zu erwarten. Angesichts gleicher Erwartungen an die zu beobachtenden Daten können diese aber nicht als „Schiedsrichter“ zwischen den Modellen auftreten.

Restfunktion?

Funktionslosigkeit ist also nicht sicher nachweisbar; leichter ist jedoch die Aussage zu begründen, daß ein bestimmtes Organ eine bestimmte Funktion *im Vergleich* zur Funktion eines homologen Vollorganes eines anderen Organismus nicht oder nicht in gleichem Ausmaß erfüllt.

Als rudimentär werden daher auch Organe eingestuft, die nach (mutmaßlicher) Verkümmern eine neue Funktion übernommen oder

(noch) eine Restfunktion behalten haben. So erfüllt der *Blinddarm* des Menschen eine weniger wichtige und weniger ausgeprägte Funktion als der Blinddarm vieler Säugetiere (Abb. 45), ist aber nicht funktionslos. Er wird dennoch als „Rudiment“ gedeutet, da er bei anderen Arten eine ausgeprägtere Funktion besitzt. Diese Deutung ist jedoch fragwürdig, denn sie würde bedeuten, daß eine nützliche Fähigkeit – Verdauung von Zellulose – aufgegeben wurde, wofür evolutionstheoretisch kein Grund ersichtlich ist.

In ähnlicher Weise werden die *Schwingkölbchen* (Halteren) der Dipteren (Zweiflügler) (vgl. Abb. 69) oft als rudimentiertes zweites Flügelpaar vierflügeliger Vorfahren gedeutet, obwohl die („neue“) Funktion der Halteren als unentbehrliche Gleichgewichtsorgane lange bekannt ist (vgl. BRAUNS 1950/51).

Das Verbleiben einer „Restfunktion“ wird allgemein durch die Verflechtung der Gene (Polygenie, Pleiotropie) gedeutet (vgl. OSCHÉ 1966): Letzte Reste eines rudimentären Organs werden beibehalten, weil die ihm zugrundeliegenden Gene noch andere, eventuell lebenswichtige Funktionen erfüllen (vgl. Abschnitt 8.3).

Es werden also nicht nur funktionslose oder in ihrer (ursprünglichen) Funktion beeinträchtigte Organe zu den rudimentären gerechnet, sondern auch solche, deren Funktion sich (u.U. grundlegend) verändert hat und die *in bezug auf eine angenommene bestimmte frühere Funktion rudimentär* sind. Ein nicht funktionsloses Organ kann als rudimentär angesehen werden *im Vergleich* zu einem anderen homologen Organ. BROMAN (1931) spricht in diesem Zusammenhang von „Vollorganen“, welche die Vorläufer der rudimentären seien. Rudimentäre Organe werden somit sehr differenziert gedeutet und klassifiziert.

Das Kriterium der Funktionslosigkeit (K1) könnte damit folgendermaßen modifiziert werden:

K2 Eine Struktur ist rudimentär, wenn sie eine ihrer Funktionen ganz oder teilweise eingebüßt hat.

Diese Formulierung stellt in Rechnung, daß viele (wenn nicht alle) Organe mehrere Funktionen erfüllen.

YABLOKOV (1974, 246) meint, es sei logischer, von Rudimentierung einer Funktion als von einer Struktur zu sprechen. So stehen z. B. die oben erwähnten Beckenknochen bei Walen nicht nur bei diesen Tieren, sondern auch bei Landsäugetieren in Beziehung zum Genitalapparat (Mehrfachfunktion bei den landlebenden Säugetieren), und dienen nur bei ersteren (auch) der Fortbewegung. Diese Funktion sei im Laufe der Evolution der Wale verlorengegangen.⁴ Aber in dieser Formulierung ist das Kriterium nicht theorieunabhängig anwendbar. (Zur Fossilsituation siehe Abschnitt 7.4.) Denn es besteht keine Notwendigkeit, die unterschiedliche Anzahl von Funktionen homologer Organe bei verschiedenen Arten evolutionstheoretisch zu deuten. Die Definition beruht nämlich auf der *Annahme*, daß früher mehrere Funktionen vorhanden waren. Diese Annahme ist evolutionstheoretisch vorgegeben und damit ist das Kriterium K2 theorieabhängig.

Insgesamt kann festgehalten werden, daß „Funktionslosigkeit“ zwar ein theorieunabhängiges Kriterium darstellt, aber generell nicht sicher nachweisbar ist. In der verfeinerten Version K2 ist das Kriterium zwar testbar, aber theorieabhängig.

In vielen Arbeiten über rudimentäre Organe werden zur Funktion weder Angaben gemacht noch Überlegungen angestellt, sondern nur der morphologische Befund beschrieben (vgl. Kriterium K3). So beschreibt MCDOWELL (1974) die rudimentäre linke Lunge der Seeschlange *Ephalophis greyi*, RAO & SHAMANNA (1963) berichten von einem rudimentären Arillus (Gewebe, welches eine fleischige Hülle um den Samen bildet) am Samen des Mohngewächses (Papaveraceae) *Sanguinaria canadensis*, MOSS-SALENTIJN (1978) über rudimentäre Zähne bei Säugern, FORBES (1970) über Schalenreste bei der „Pfefferstreuer“-Muschel, BOUCHER (1986) über larvale Gehäusereste bei Nacktschnecken. KREBS (1969) konnte ein rudimentäres Coronoid (Kronenbein, ein Deckknochen im Unterkiefer niederer Wirbeltiere) im Unterkiefer der ausgestorbenen säugerähnlichen Pantotheria nachweisen. Über die Funktion von Strukturen bei fossilen Lebewesen sind Aussagen mit noch mehr Unsicherheiten behaftet als

bei rezenten Organismen.

Einige Beispiele von Organen mit unbekannter Funktion seien genannt (in KRUMBIEGEL [1960; 1961] finden sich noch weitere; wobei zu prüfen wäre, ob manche Fälle durch Rudimentation innerhalb von Grundtypen deutbar sind):

- Wozu dient das winzige Nagelrudiment des Fischotters, der zum Ergreifen seiner Nahrung keine Krallen benötigt?

- Der zu den Beuteltieren gehörende Schwimmbeutler (*Chironectes*) hat an den Vorderpfoten nur winzige, tief in die Haut eingesunkene Nagelreste (KRUMBIEGEL 1961, 58).

- Bei den Seekühen ist das Gebiß durch reibende Hornplatten ersetzt. Lediglich ein oberer Eckzahn ist vorhanden; er bleibt aber im Zahnfleisch verborgen (KRUMBIEGEL 1961, 59).

- Der Honigbeutler (*Tarsipes*) hat nur zuckerkorngroße Zahnschmelzspitzen. „Das Tier saugt Nektar und bedarf hierzu keiner stärker beißenden Zähne mehr“ (KRUMBIEGEL 1961, 61). Wozu braucht dieses Tier seine Zahnrudimente? (Formung des Kiefers?, s. o.)

- Viele Wirbeltiere besitzen neben den paarigen seitlichen Augen noch ein Scheitel- oder Parietalauge, vielfach in rudimentärer Ausprägung (so z. B. bei der Blindschleiche [PETZOLD 1971]). Dieses Organ ist nach dem Prinzip des Kameraauges gebaut und besitzt Linse und Retina. Ob es bei den Arten, die es in rudimentärer Ausformung besitzen, eine Funktion erfüllt, ist nicht geklärt.

Der unter evolutionstheoretischer Perspektive Forschende wird häufig von einer anderen Fragestellung ausgehen als der im Rahmen einer Schöpfungsbiologie Arbeitende. So ist die Suche nach einer Funktion in manchen Fällen sehr schwierig. Zunächst wird man daher im evolutionstheoretischen Rahmen versuchen, „Reste“ einer Funktion eines eventuell existierenden homologen Vollorgans mit bekannter Funktion auszumachen, aber das muß nicht immer die richtige Spur sein. Im schöpfungstheoretischen Rahmen wird man dagegen eher motiviert sein, nach einer Funktion der als rudimentär eingestuften Organe zu suchen; dadurch kann Forschung angeregt werden (s. o.).

Auf einen Einwand soll noch eingegangen werden (vgl. NAYLOR 1982): Wissenschaft ar-

beite nur mit Faktischem und nicht mit Möglichem. Wenn also für bestimmte Organe keine Funktion bekannt sei, so könne nicht mit möglichen Funktionen argumentiert werden. Das ist zwar richtig, aber wenn sich ein Beweis oder ein Indiz auf einen Negativbefund („Funktionslosigkeit“) stützt, so ist die Beweislast gegeben, die Funktionslosigkeit *nachzuweisen*. Die vielen vorschnell als funktionslos erklärten Organe, deren Bedeutung später erkannt wurde, sprechen für sich.

6.3 Das morphologische Kriterium

Wie bereits erwähnt, werden Organe oft ohne ausdrückliche Bezugnahme auf Funktionsfähigkeit bzw. Funktionsverlust als rudimentär gedeutet. Man schließt in solchen Fällen aus der Morphologie auf Rudimentation:

K3 Eine Struktur ist rudimentär, wenn es Organismen gibt, welche diese Struktur in stärker ausgeprägter Form besitzen (als „homologes Vollorgan“).

YABLOKOV (1974, 232) spricht hier von einem „morphologischen Kriterium“. Dieses Kriterium ist ebenfalls nur anwendbar, wenn die Evolutionstheorie vorgegeben wird. Denn Unterschiede in der Ausprägung von Organen müssen nicht notwendigerweise im Sinne einer gemeinsamen Abstammung gedeutet werden. YABLOKOV (1974, 232) urteilt: „Such vague definitions of the concept of vestigial organs are characteristic of works in the field of evolutionary morphology and general biology.“ Diese unpräzise Vorstellung von rudimentären Organen finde sich auch bei DARWIN, sie habe sich bis zur Gegenwart gehalten (vgl. auch Abschnitte 7.3 und 7.4).

Zur Erläuterung greifen wir auf das bereits genannte Beispiel des Blinddarms zurück: Die Blinddärme verschiedener Arten sind verschieden groß und der Funktionswert der Organe ist verschieden: Für einen Hasen ist der Blinddarm weitaus wichtiger als für den Menschen. Das ist empirischer *Befund*. Die Tatsache aber, „daß gewisse Organe bei verschiedenen Arten verschiedene Bedeutung haben und dementsprechend verschieden ausgebildet sind, be-

darf nicht erst einer 'vernünftigen Erklärung' durch die Evolutionslehre“ (ANDERMANN 1937, 205). Man kann zwar eine Regressionsreihe, ausgehend von gemeinsamen Säugetiervorfahren mit großem Blinddarm konstruieren; dies wird aber von den Daten weder gefordert noch nahegelegt. Es handelt sich um eine *Deutung*, die unter evolutionstheoretischen Prämissen *möglich*, aber ohne diese Vorgabe nicht zwingend ist. Auch hier haben wir es mit einem *theorieabhängigen* Kriterium zu tun.

Andere bereits erwähnte Beispiele dieser Art sind die Abdominalknochen der Walartigen (vgl. Abschnitt 6.2 und 7.4) oder die Nickhaut des menschlichen Auges.

6.4 Das Kriterium „Unstimmigkeit von Struktur und Funktion“

In die Definitionen für „rudimentäre Organe“ ist die evolutionstheoretische Deutung meist schon eingearbeitet („rückgebildet“, „im Laufe der Evolution verkümmert“ u. ä.). Eine interessante (und die umfassendste) Charakterisierung rudimentärer Organe, welche eine vorweggenommene Deutung zu vermeiden sucht, findet sich bei DIEHL (1980, 42): Diese Organe „kennzeichnet ... eine gewisse Unstimmigkeit von Struktur und Leistung. Wir können ihren speziellen Bau und ihre Anordnung aus den gegenwärtigen Lebensbedingungen funktionell nicht erklären“ (vgl. SUDHAUS & REHFELD 1992, 113; vgl. Abb. 10. S. 21). Die Harmonie von Organismus und Umwelt sei „eben doch nicht lückenlos.“ Man könnte also sagen, daß rudimentäre Organe dadurch gekennzeichnet sind, daß der strukturelle Aufwand für die zu erfüllende Funktion unverhältnismäßig groß ist (oder zu sein scheint), und von „Spurenorganen“ oder „Spurenstrukturen“ sprechen, zu denen sowohl rückgebildete als auch umkonstruierte Organe zu rechnen wären. Die Charakterisierung „vestigial“ für „rudimentär“ im Englischen trifft dieses Kennzeichen.

K4 Ein Organ ist rudimentär, wenn eine Unstimmigkeit von Struktur und Funktion vorliegt.

Legen wir die DIEHL'sche Definition zugrunde:

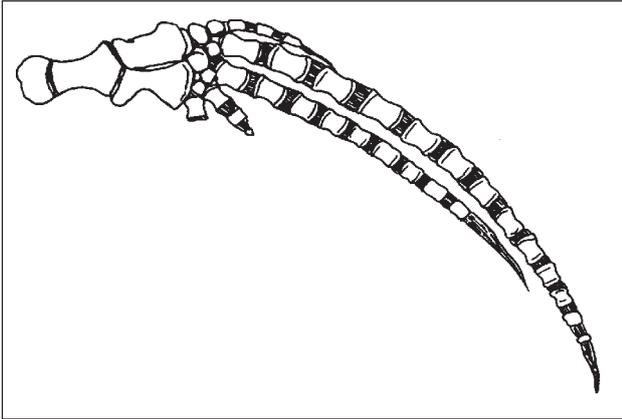


Abb. 53: Skelett der rechten Flosse des Grindwals *Globicephala*. (Nach SLIJPER 1979)

Ist „Unstimmigkeit von Struktur und Funktion“ empirisch feststellbar? Auch hier wird man verneinen; eine solche Unstimmigkeit ist ohne theoretische Vorgabe genausowenig nachweisbar wie Funktionslosigkeit (Kriterium K1).

Ein Beispiel: Eine große Anzahl höhlenbewohnender oder unterirdisch lebender Organismen besitzt Augenrudimente. Die mohnkorngroßen Augen des Maulwurfs (*Talpa europaea*) bestehen im Prinzip aus allen Augenteilen; mit ihnen kann das Tier noch sehen. Die Lider des südeuropäischen Maulwurfs (*Talpa caeca*) sind verwachsen. Der Beutelmull (*Notoryctes typhlops*) besitzt ebenfalls Linse und Glaskörper, aber nur bindegewebige, kümmerliche Reste eines Sehnervs. Sein Auge ist von Haut überzogen, und selbst Lichtempfindung scheint nicht mehr vorhanden zu sein. Das Auge des Goldmulls (*Chrysochloris*) schließlich mißt nur etwa 1 mm im Durchmesser, der dünne Sehnerv ist entartet und das ganze Gebilde ist mit behaarter starker Haut bedeckt (KRUMBIEGEL 1961, 28f.; NEVO 1979, 270, 279; HICKMAN 1990). Das Sehvermögen dieser Arten ist also beeinträchtigt oder ganz ausgefallen. Wird das Auge nur unter dem Gesichtspunkt des Sehvermögens beurteilt, wäre der Schluß auf die besagte Diskrepanz mindestens plausibel. Für einen blinden Organismus ist der Materialaufwand für Augenteile nutzlos. Nun können aber andere Funktionen des Auges bzw. der Augenanlage nicht ausgeschlossen werden, und damit ist ein Nachweis der Diskrepanz strenggenommen nicht möglich. Tatsächlich weiß man, daß die Augenanlage eine form-

gebende Funktion bei der Ausbildung des Kopfes während der Embryonalentwicklung hat (s. Abschnitt 8.6).⁵

Bei diesen Beispielen ist darüber hinaus zu bedenken, daß es sich durchaus um bloße Degenerationen innerhalb eines Grundtyps handeln kann. Im Rahmen des Grundtypmodells kann als Ausgangssituation ein zwar schwach entwickeltes, aber doch für die unterirdische Lebensweise angemessenes Auge angenommen werden. Von dieser Situation aus könnten je nach Richtung der weiteren Spezialisierung Verkümmierungen eingetreten sein, die schließlich zur nahezu vollständigen Erblindung geführt haben. (Vgl. dazu auch die Diskussion zu blinden Höhlentieren in Abschnitt 7.2.)

In anderen Fällen kann nur unter der *Vorgabe* einer hypothetischen Vorgeschichte (z. B. eines angenommenen Evolutionsablaufs) angegeben werden, worin eine Diskrepanz von Struktur und Funktion bestehen könnte. So kann man einige Knochen der Vorderextremitäten der Wale (Humerus, Radius und Ulna), die das Skelett für die Brustflossen bilden (Abb. 53), als Rudimente der Knochenkonstruktion der Vordergliedmaßen landlebender Säugetiere ansehen. Zweifellos sind diese Knochen nicht funktionslos. Aber ihre *Bauplanähnlichkeit* mit dem Skelett der mutmaßlichen Vorfahren scheint funktionell nicht notwendig, da das Knochengerüst bei Fischen diese starke Ähnlichkeit nicht aufweist. Darin könnte nun eine Unstimmigkeit zwischen Struktur und Funktion gesehen werden, doch ist der Nachweis, daß diese *Ähnlichkeit* funktionell unnötig ist, wiederum nicht zu führen. Dieses Argument wurde in Kapitel 2 ausführlich behandelt (vgl. auch Abschnitt 4.4).

SCADDING (1981, 1982) vertritt u. a. aufgrund solcher Fälle die Auffassung, daß Rudimente nicht mehr beweisen als ihre Homologie. (Und in Kapitel 2 wurde gezeigt, weshalb Homologien keine Beweise für Evolution darstellen können.)

Zu den Brustflossenknochen der Wale ist noch zu bemerken, daß die Anordnung der einzelnen Knochen bei den Walen einzigartig ist; unter den Säugetierextremitäten ist die Flosse der Walartigen „ganz einmalig“ („entirely original“, ARVY 1976, 180; Abb. 53). Auch MÜL-

LER (1970, 204) meint, es sei schwierig, die komplexen Elemente mit den Handwurzelknochen der anderen Säugetiere zu homologisieren. Die Anzahl der Knochen der distalen Region schwankt bei den Walartigen übrigens zwischen 12 und 26. ARVY (1976) ist der Auffassung, daß es außer der Übereinkunft in der Nomenklatur keinen Grund gebe, zwischen Elle, Speiche, Hand- und Fingerknochen zu unterscheiden. Die Homologie ergibt sich demnach nur aus der Lage der Knochen.

Stammesgeschichtlich bedingte Fehlkonstruktionen? Manche Strukturen werden als stammesgeschichtlich bedingte Fehlkonstruktionen angesehen. (Es sei an die Deutung RIEDLS erinnert [Abschnitt 6.1], der Bauplan des Menschen sei der Plan eines Urfisches, der zur Brückenkonstruktion eines Kriechtieres zu rechtgebastelt sei, das nun aufgerichtet auf zwei seiner Beine stehe; vgl. Kapitel 4.) Bei solchen Beispielen spricht man zwar nicht von „Rudimenten“, nach der DIEHL'schen Charakterisierung fallen diese Strukturen aber auch unter die Rubrik „rudimentär“. Als Beispiel hierfür wird gelegentlich die *Überkreuzung von Speise- und Luftröhre* bei Säugetieren genannt. Wegen der Gefahr des Verschluckens sei diese Konstruktion nicht optimal und als stammesgeschichtlich bedingte Fehlkonstruktion anzusehen. Doch davon kann nicht die Rede sein, denn bei Nicht-Überkreuzung würde die Speiseröhre vor dem Herzen liegen, was z. B. bei einer Vergrößerung des Herzens zu einem Abdrücken der Speiseröhre führen würde. Die Überkreuzung hat zudem einige Vorteile: In der Luftröhre hinaufbeförderter Schleim kann in die Speiseröhre abgeleitet werden. Außerdem macht diese Konstruktion Atmung durch den Mund möglich, was bei Anstrengung, beim Heraushusten von Fremdkörpern oder auch bei starkem Schnupfen eine dankenswerte Einrichtung ist. Außerdem ist diese Konstruktion platzsparend. Eine Unstimmigkeit von Struktur und Funktion liegt also (entgegen RIEDL) nicht vor (weitere Vorteile dieser Konstruktion nennen BERGMAN & ROWE 1990, 62f.).

Im übrigen kann man hier leicht einem Denkfehler unterliegen: STUHLHOFER (1983, 493) mahnt, bei der Suche nach Fehlern im Organismenreich vorsichtig zu sein. Solange keine bes-

sere Alternative erprobt sei, könne man kaum sagen, ob es überhaupt eine Alternative gibt, die besser geeignet wäre. Er erwähnt das vielzitierte Wirbeltierauge, in welchem der „Film“ (die Netzhaut) verkehrt herum eingelegt ist und das noch andere „Konstruktionsfehler“ (RIEDL) aufweise. Tatsächlich erfüllt das Auge seine Aufgaben trotz dieser „Fehler“ hervorragend (vgl. Abschnitt 4.4 und den folgenden Abschnitt). Der eigentliche Fehler liegt hier in der *isolierten Betrachtungsweise* einer anatomischen *Detailstruktur* unter Ausblendung des ganzen Organismus und seiner Ontogenese. Darauf gehen wir im folgenden ein.

Die genannten Beispiele zeigen jedenfalls, daß die Deutung der betrachteten Strukturen als rudimentär in erster Linie durch die Vorgabe der Evolutionstheorie, nicht durch den empirischen Befund nahegelegt wird. Das Kriterium der „Unstimmigkeit von Struktur und Funktion“ ist ebenfalls theorieabhängig.

Die Ganzheit der Organismen

Die isolierte Betrachtung von Organen kann zu Fehldeutungen führen. Wir erläutern dies zunächst anhand eines bereits besprochenen Beispiels: Wird der Blinddarm des Menschen isoliert betrachtet, so kann man ihn als rudimentär im Vergleich zum Blinddarm einiger Säugetiere deuten (rudimentär im Sinne von: im Laufe der Stammesgeschichte verkümmert). Der menschliche Organismus funktioniert nun aber als Ganzes anders als beispielsweise der Organismus des Hasen. Für den Menschen ist sein vergleichsweise kleiner Blinddarm ebenso zweckmäßig wie für den Hasen dessen großer. Der Blinddarm des Menschen hat einen geringeren Funktionswert als der des Hasen. Dieselben (homologen) Organe haben für verschiedene Arten einen unterschiedlichen Funktionswert – entsprechend ihrer Bedeutung im ganzen Organismus. In der Schöpfungslehre ist verschiedener Funktionswert homologer Organe ohne weiteres verständlich und unproblematisch. Die unterschiedlichen Funktionswerte von homologen Organen verschiedener Organismen sind den jeweiligen Grundtypen angemessen. Im Organismus-Ganzen haben auch „rudimentäre“ Organe ihren angemessenen Stellenwert, wenn man einmal von den

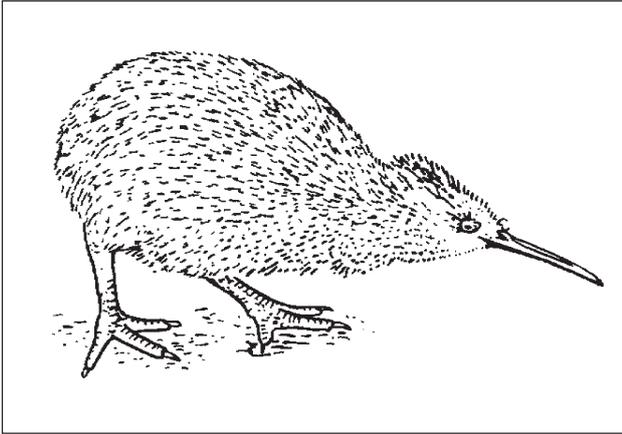


Abb. 54: Der Kiwi (*Apteryx*), ein flugunfähiger Vogel der australischen Region. Die Lebensweise des Kiwi entspricht der eines kleinen Säugetieres. Flugunfähige Vogelarten gibt es vor allem auf Inseln, da dort meist nur wenige natürliche Feinde leben.

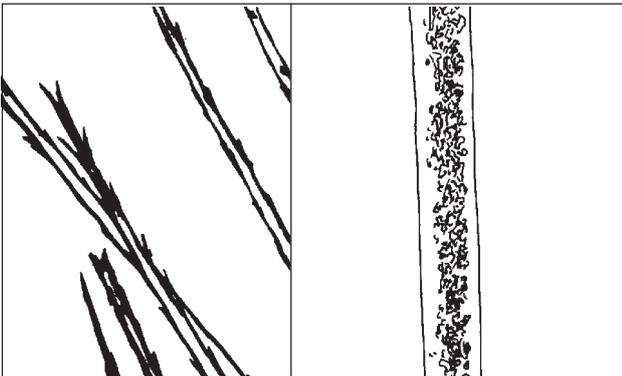


Abb. 55: Schematische Nachzeichnung elektronenmikroskopischer Aufnahmen von Federstrahlen. Links: Enden der Strahlen einer Brustfeder eines Kiwi (400-fach vergrößert) mit Häkchenresten. Rechts: Fahne eines Kasuars, 80-fach vergrößert. Häkchen fehlen völlig. Die Federn sind haarartig. (Nach FEDUCCIA 1980)

Fällen eindeutig regressiver Rudimentation absieht (s. Abschnitt 7.2).

NEUHAUS & ULLRICH (2000) zeigen am Beispiel des Baus und der Lage der Netzhaut des Wirbeltierauges, daß die auf den ersten Blick unverständlich erscheinende inverse Lage der Netzhaut (wodurch die Sinneszellen auf der „falschen“ Seite liegen) funktionell voll verständlich ist, wenn die Gesamtkonstruktion des Auges berücksichtigt wird (vgl. auch AYOUB 1997; NEUHAUS 1997). Eine isolierte Betrachtung einzelner Gewebe führt dagegen in die Irre.

CARLQUIST (1969) schreibt über die Blüten-

anatomie, daß die Präsentation von Daten über *isolierte* Aspekte (z. B. Verlauf der Leitgefäße) zu Irrtümern führen kann, weil Blütenstrukturen *funktionelle Einheiten* sind: „... the more isolated that anatomical structures become, the more suspicious we should be of interpretations offered“ (S. 334). Er meint, Blütenstrukturen seien, mit wenigen Ausnahmen, keine funktionslosen Relikte, sondern positive Anpassungen. Seiner Auffassung widerspricht aber WILSON (1982) und verweist auf das zahlreiche Vorkommen von blind endigenden Leitgefäßen, die zu Stellen führen, an denen früher (mutmaßlich) Organe waren. Doch können solche Fälle auch ein Forschungsanreiz sein, die funktionellen Zusammenhänge zu klären. Funktionslosigkeit wurde schon häufig vorschnell theoriegeleitet konstatiert oder vermutet.⁶

Ein anderes Beispiel einer Struktur, die unter Berücksichtigung des Ganzheitsaspekts u.U. eine andere Deutung findet als bei isolierter Betrachtungsweise, sind die Flügel der zu den flugunfähigen Laufvögeln gehörenden Kiwis (vgl. Abschnitt 7.2, S. 129f.; Abb. 54). Die Kiwis besetzen eine spezielle ökologische Nische, die der eines Kleinsäugers entspricht, der sie als Vögel jedoch hervorragend angepaßt sind. Sie haben in Anpassung an ihre Lebensweise nicht nur rudimentäre Flügel, sondern auch haarartige Federn, einen biegsamen Schnabel und andere eigentümliche Merkmale. Man könnte also davon ausgehen, daß auch die Vorfahren des Kiwi ihre Flügel nie zum Fliegen, sondern immer nur als Gleichgewichtsorgan benutzten. Die Kiwis unterscheiden sich deutlich von den anderen (großen) Laufvögeln (FALLA 1993). Fossil sind Kiwis nur aus dem Quartär bekannt (REID & WILLIAMS 1975); ihre Entstehung ist paläontologisch nicht belegt. Man könnte sie also als primär flugunfähigen Grundtyp interpretieren. Durch die deutliche Abgrenzbarkeit von anderen Laufvögeln ist ihre Bestimmung als Grundtyp gut begründet; ob die Flugunfähigkeit erst durch Rückbildungen entstanden ist, muß jedoch offen bleiben. Denn die Laufvögel besitzen außer den rudimentären Federn noch weitere Merkmale, die auf ein ehemaliges Flugvermögen hinweisen: z. B. verwachsene Handgelenksknochen, ein Luftsacksystem zur besseren Ventilierung der Lunge und ein großes Kleinhirn für die Koordination (CALDER

1978). Hier wäre zu klären, ob diese Merkmale eine aktuelle Funktion besitzen (vgl. dazu die generelle Diskussion zum Nachweis von Funktionslosigkeit in Abschnitt 6.2). Folgt man der Argumentation von REMINE (1993; vgl. Kapitel 5), könnten die genannten Merkmale als Teil der „unifying message“ interpretiert werden. Sollte die Flugunfähigkeit des Kiwi auf Rückbildung zurückgehen, könnte dies auf eine Neotenie (verfrühte Geschlechtsreife) zurückzuführen sein (REID & WILLIAMS 1975, 301, 302; vgl. Abschnitt 8.6).

Ähnliche Überlegungen können für die großen, durchweg flugunfähigen Laufvögel (Kasuar, Strauß, Emus und ausgestorbene Gattungen) angestellt werden. Die Federn der Kasuar besitzen keinerlei Hähchen und haben daher ein haarartiges Aussehen (FEDUCCIA 1980, 56; Abb. 55). Die Flugunfähigkeit dieser Laufvögel wird mit ihrer Größe in Verbindung gebracht. Auch die Kasuar (3 Arten der Familie Casuariidae) stehen relativ isoliert im System der Tiere: zusammen mit den Emus (Familie Dromaiidae, heute 1 Art, daneben einige ausgestorbene Arten) bilden sie die Ordnung der Casuariiformes (CAMPBELL & LACK 1985).

Deutlich anders ist die Situation beim Inselkormoran (*Nannopterum harrisi*), der auf den Galapagos-Inseln lebt. Er hat Stummelflügel, besitzt aber nahe Verwandte, die voll geflügelt, weniger behäbig und kleiner sind, und hat keine wesentlich andere ökologische Nische inne als die geflügelten Arten (SNOW 1966; vgl. Kriterium K6). Inselpopulationen können gute Hinweise darauf geben, was durch mikroevolutionäre Prozesse möglich ist. Auf Inseln herrschen besondere Selektionsbedingungen: beispielsweise gibt es in der Regel weniger natürliche Feinde als auf dem Festland. Folglich sind manche Organe „frei“ zu degenerieren, ohne daß sich die Art damit Selektionsnachteile „einhandelt“.

Die jeweilige empirische Basis, die zu einer eventuell unterschiedlichen Beurteilung in diesen beiden Fällen (Kiwi, Insel-Kormoran) führt, besteht in folgenden Beobachtungen:

Kiwi

- isolierte systematische Stellung
- spezielle vogeluntypische ökologische Nische
- extreme Strukturarmut der Federn

Kormoran

- nahe flugfähige Verwandte (SNOW 1966)
- ähnliche ökologische Nische wie seine flugfähigen Verwandten
- Flügel vergleichsweise wenig rückgebildet

Flugunfähige Arten mit nahe verwandten flugfähigen Vertretern gibt es auch bei den Rallen, Entenvögeln, Lappentauchern, Papageien, Ibissen und Eulen (Anonymus 1983, 360). Fluglosigkeit kommt bei 26 Familien in 17 Vogelordnungen vor. Unter Berücksichtigung ausgestorbener Arten wird davon ausgegangen, daß Fluglosigkeit mindestens 30 mal unabhängig entstanden ist (FONG et al. 1995, 252). (Vgl. zur Entstehung von Fluglosigkeit auch Abschnitt 7.2).

Unterschiedliche Ausprägungen von Organen können zwar in Evolutionsreihen gestellt werden, doch die Befunde für sich alleine erzwingen diese Interpretation nicht. Unterschiede zwischen Organausprägungen können vielmehr i. d. R. im Rahmen des Organismus-Ganzen und vor dem Hintergrund seiner Lebensweise verständlich gemacht werden. Dies gilt auch beim Vergleich von Organen oder Organsystemen, die im Rahmen der Evolutionslehre in einer *progressiven* Reihe angeordnet werden. So ist beispielsweise das Herzkreislaufsystem (HBKS) der Säugetiere wesentlich leistungsfähiger als das der Reptilien, Amphibien und Fische (vgl. Abb. 56). Evolutionstheoretisch wird hierin eine wachsende Perfektionierung und Ökonomisierung der HBKS gesehen. Das Gewicht dieser Argumentation wird durch den paläontologischen Aspekt verstärkt, da die Abwandlung des Bauplanes des HBKS der Reihenfolge des zeitlichen Auftretens der einzelnen Klassen im Laufe der Erdgeschichte in etwa entspricht. Es gilt jedoch zu bedenken, daß eine Ökonomisierung des HBKS – nur unter diesem Aspekt kann von „Höherentwicklung“ gesprochen werden – eines größeren Aufwandes an Material und Energie bedarf. Den Stoffwechsel-Aufwand, den ein Säugetier benötigt, braucht ein Fisch nicht. Für einen Fisch wäre ein erhöhter Aufwand unnötig, ja unökonomisch. Ganz offensichtlich sind die Fische mit ihrem sogenannten primitiven HBKS an ihre Umwelt angepaßt; wären sie

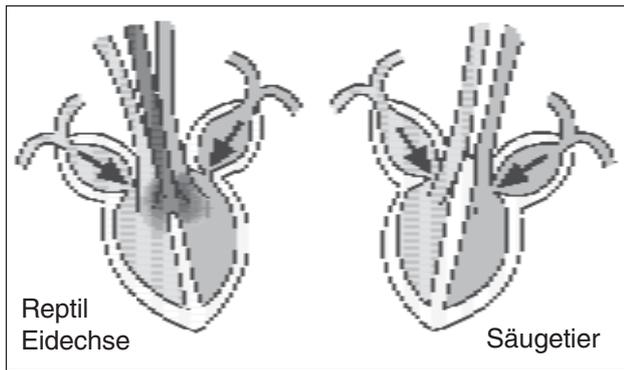


Abb. 56: Herz eines Reptils (Eidechse, links) und eines Säugetiers.

das nicht, hätten sie nicht überleben können. Oder sie hätten ebenfalls ihr HBKS perfektioniert. Für einen Fisch ist jedoch ein fischartiges HBKS ebenso passend wie für ein Säugetier ein säugerartiges. Aus dem bloßen Formenvergleich kann eine Entwicklung nicht herausgelesen, sondern höchstens „hineingelesen“ werden. Stammesgeschichtliche Begründungen sind für die Verschiedenheiten der Blutkreisläufe nicht erforderlich (vgl. SANDER 1982).

Bei Reptilien entspricht die Konstruktion und die Leistungsfähigkeit des Herzens (ohne vollständige Scheidewand, Abgang von drei Hauptgefäßen) optimal den funktionellen Erfordernissen dieser wechselwarmen und relativ inaktiven Tiere. Im Vergleich zu den Säugetieren, die einen vielfach höheren Sauerstoff- und Energiebedarf aufweisen, ist die Versorgung des schwächer ausgebildeten Herzmuskels der Reptilien mit Sauerstoff nicht wie bei den Säugetieren und Vögeln über Herzkranzgefäße erforderlich (BRAINERD 1997). Der Sauerstoffgehalt des Mischblutes, der aufgrund der offenen Verbindung zwischen den Kammern im gesamten Herz nahezu konstant ist, genügt, um über Diffusion das Muskelgewebe ausreichend zu versorgen. Die biologische Realität der Einheit von Bau und Funktion widerspricht dem Argument, das Herz der Reptilien sei primitiver gegenüber dem der Säugetiere.

Ähnliche Überlegungen lassen sich auch für andere Organe oder Organsysteme anstellen.

6.5 Das Kriterium der erhöhten Variabilität

Manche als „rudimentär“ eingestuften Organe zeigen eine auffallende *Variabilität*, so z. B. Flügelrudimente von Laufkäfern (OERTEL 1924; Abb. 57). KOSSWIG (1960, 24) weist darauf hin, daß die Fachliteratur der Systematiker ganz außerordentlich reich an derartigen Angaben sei. Es wurde gelegentlich vorgeschlagen, dieses Kennzeichen zu einem (theorieunabhängigen) Kriterium für „rudimentär“ zu erheben (DARWIN 1859; NAYLOR 1982; SUDHAUS & REHFELD 1992, 113; vgl. YABLOKOV 1974, 246; PETERS & PETERS 1984, 52).

K5 Ein Organ ist rudimentär, wenn es eine ungewöhnlich große Variabilität aufweist.

Nach der Selektionstheorie können Organe nur dann rudimentieren, wenn ein stabilisierender Selektionsdruck wegfällt, was eine erhöhte Variabilität zur Folge hat. Folglich könnte Variabilität als Indiz für eine Rudimentation angesehen werden. Da rudimentäre Organe aber unter neue Selektionsdrücke geraten können, kann die Variabilität sekundär wieder eingeschränkt werden. Dann wäre der rudimentäre Charakter nach diesem Kriterium nicht nachweisbar. KOSSWIG (1963, 209) erwähnt, daß „alte“ Höhlenbewohner geringere Variabilität bei rückgebildeten Organen aufweisen als junge Einwanderer. YOUNG (1961) berichtet von Wanzenarten der Familien Corixidae und Notonectidae mit rudimentärer Flügelmuskulatur; dabei variiere der Grad der Rückbildung von Art zu Art zwar beträchtlich, sei aber auffällig konstant innerhalb der einzelnen Arten.

Mit diesem Kriterium könnte daher u. U. nur ein Teil der tatsächlich erfolgten Rudimentierungen erfaßt werden. Es wären nur regressive Rudimentationen (s. Abschnitt 7.1) erfaßbar, die am wenigsten Indizcharakter für Evolution besitzen, da ausschließlich mikroevolutive Vorgänge zugrundeliegen. Im Rahmen der Evolutionslehre werden (nach anderen Kriterien) viele Organe als rudimentär angesehen, obwohl sie das Kriterium der erhöhten Variabilität nicht erfüllen (beispielsweise die Schwingkölbchen der Dipteren).

Größere Variabilität gibt es auch bei Struk-

turen, die sicher nicht rudimentär sind, beispielsweise bei der Blütenlippe vieler Ragwurz-Orchideen (*Ophrys*). Wo soll man die Grenze ziehen? Welches Ausmaß an Variabilität ist ein Indiz für Rudimentation? In Verbindung mit anderen Kriterien kann dieses Kriterium eine bestimmte Deutung allerdings erhärten. Beim oben genannten Beispiel der Flügelrudimente bei Laufkäfern liegt als weiterer Befund vor, daß es voll geflügelte Laufkäferarten gibt (Kriterium K3). Die Variabilität ist in diesem Fall extrem groß: kaum zwei derartige Rudimente gleichen einander (vgl. Abb. 57). Sogar zwischen rechts und links sind Unterschiede zu finden (KRUMBIEGEL 1961, 12). KRUMBIEGEL spricht hier von *Fluktuation*.

Einige weitere Beispiele seien noch genannt: Die in einem Tümpel in der Schwarzen Grotte der Höhlen von Postojna (Adelsberg) lebende Population der Wasserassel (*Asellus aquaticus*) zeigt neben normal pigmentierten Individuen alle Übergänge zu Pigmentlosigkeit (KOSSWIG & PETERS 1967, 830). Larvale Haftorgane bei Cichliden (Buntbarschen) zeigen ebenfalls viele Übergänge zur Rudimentation und deutliche Variabilität (PETERS & BERNS 1982; vgl. Abschnitt 6.6). Ähnliches gilt für Augenrudimente bei Delphinen (PILLERI 1977) usw.

6.6 Das Kriterium der nahen Verwandtschaft

K6 Ein Organ ist rudimentär, wenn nah verwandte Arten ein homologes Vollorgan besitzen.

Das hier neu vorgeschlagene Kriterium betrifft nicht nur das untersuchte rudimentäre Organ und homologe Vollorgane, sondern auch davon unabhängige Befunde. Die Sicherheit, mit der nach diesem Kriterium ein Organ als rudimentär eingestuft wird, hängt davon ab, wie sicher ein genealogischer Zusammenhang nachgewiesen werden kann. Nach der Evolutionslehre besteht zwischen *allen* Organismen ein solcher Zusammenhang. Das Kriterium ist im evolutionstheoretischen Deutungsrahmen daher identisch mit dem Kriterium K3 bzw. K4. Im schöpfungstheoretischen Rahmen werden jedoch die Arten nur teilweise als abstam-

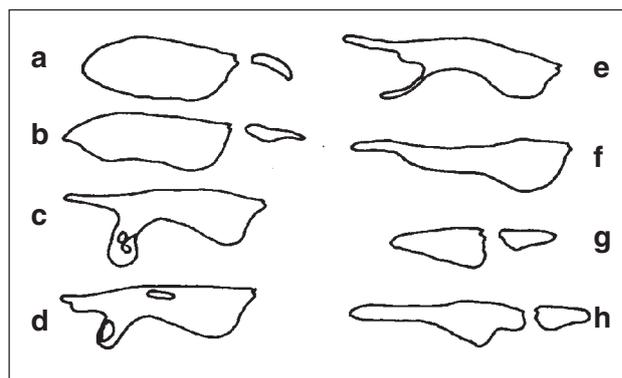


Abb. 57: Fluktuation und Variation der Flügelrudimente bei Laufkäfern: a größtes und kleinstes Rudiment einer größeren Serie von *Carabus clathratus*; b dgl. von *C. granulatus*; c-f Fluktuation unter fortschreitender Rückbildung bei *C. auratus*; g größtes und kleinstes Rudiment unter 100 Exemplaren von *C. nemoralis* eines Ortes; h größtes und kleinstes Rudiment aus dem gesamten Rassenkreis von *C. nemoralis* (ca. 6000 Exemplare) Berlin und Südfrankreich. (Nach OERTEL 1924 und KRUMBIEGEL 1961)

mungsmäßig verbunden betrachtet. Die Definition des Grundtyps gibt Auskunft, wann dies der Fall ist (MARSH 1976; SCHERER & HILSBURG 1982; SCHERER 1993a; JUNKER & SCHERER 2001). Danach werden alle Biospezies zu einem Grundtyp gerechnet, die direkt oder indirekt durch Kreuzungen verbunden sind, wobei nur gefordert wird, daß das Kreuzungsprodukt wenigstens die Embryonalentwicklung beginnt (vgl. Abschnitt 1.3). Die Stammformen der Grundtypen werden als relativ unspezialisiert erschaffen und mit reichem Genpool postuliert. Im Grundtyprahmen erfolgt *Mikroevolution*. Darunter wird hier die *Änderung bzw. der Verlust bereits vorhandener Strukturen bzw. Gene* verstanden, während die Entstehung neuartiger Strukturen bzw. Gene als *Makroevolution* bezeichnet wird (JUNKER & SCHERER 2001; vgl. Abschnitt 1.3). Ob Mikro- oder Makroevolution vorliegt, kann in Zweifelsfällen nur eine Untersuchung der genetischen Grundlagen einer Strukturänderung zeigen. Die Grenze zwischen Mikro- und Makroevolution ist nach den genannten Definitionen scharf. Da Artbildung im mikroevolutiven Rahmen möglich ist, kann diese Grenze nicht zwangsläufig mit einer Taxon-Grenze identifiziert werden.

Nach dem Kriterium K6 wird Rudimentation nur angenommen, wenn nach dem Grundtypkriterium ein genealogischer Zusammen-

hang vorliegt, wenn also gleichzeitig *innerhalb eines Grundtyps* Arten mit einem rudimentären und dem betreffenden homologen Vollorgan vorkommen. „Nah verwandt“ in K6 soll also konkret heißen: „zum selben Grundtyp gehörend“.

Auch im evolutionstheoretischen Rahmen findet dieses Kriterium Anwendung, wenn es in diesem auch nur einen Teil angenommener Rudimentationen erfassen kann. KOSSWIG (1960) argumentiert im Sinne dieses Kriteriums: „Eine ... auffällige Tatsache bei der phyletischen Rückbildung der Organe ist der wechselnde Grad der Ausbildung des in Reduktion befindlichen Organs *in einem engeren Verwandtschaftskreis*“ (S. 23; Hervorhebung nicht im Original). Als Beispiel nennt er u.a. lokale Höhlenassel-Populationen derselben Art *Tithanethes albus*, die verschiedene Reduktionsgrade der Augen zeigen. Dieses Kriterium ist also testbar, aber vom Postulat erschaffener Grundtypen abhängig (theorieabhängiges Kriterium).⁷

Als zusätzliches untergeordnetes Kriterium kann auch noch die Lebensweise der untersuchten Formen herangezogen werden: Vielfach haben Arten mit einem rudimentären Organ eine ähnliche ökologische Nische inne wie verwandte Arten ohne Rudiment (Kormoran, Abschnitt 6.4; Höhlenfische, Abschnitt 7.2; dagegen Kiwi, Abschnitt 6.4)

Die Existenz nahe verwandter Arten oder Rassen mit mehr oder weniger stark ausgeprägten Organen wird nach diesem Kriterium K6 also als Hinweis für das Vorliegen einer Rudimentation gewertet. Gehören zwei Arten mit eben diesem Befund zu ein und demselben Grundtyp, so *muß* laut Grundtypmodell Rudimentation (oder evtl. eine spezielle Anpassung, Abb. 64-66) vorliegen.

Als erstes Beispiel für die Anwendung von Kriterium K6 seien die in Abschnitt 7.2 näher besprochenen *Astyanax*- und *Poecilia*-Formen erwähnt, bei denen keine Fertilitätsschranken zwischen sehuntüchtigen Höhlenpopulationen und oberirdisch lebenden seh-tüchtigen Artgenossen vorliegen. Als weiteres Beispiel können die von PECK (1986) untersuchten Arten der Käfergattung *Ptomaphagus* (Abb. 64) genannt werden. Von den sechs untersuchten Arten dieser Gattung ist eine epigäisch (überirdisch lebend), eine troglphil (fakultativ höhlenle-

bend) und vier mehr oder weniger stark spezialisierte Troglobionten (obligatorische Höhlenbewohner). Zwar berichtet PECK in dieser Arbeit nicht von Kreuzungen dieser Arten untereinander; die nahe Verwandtschaft und die Übergänge zwischen den Arten sind aber offensichtlich. In diesen Fällen muß man auch im Grundtypmodell von Rudimentation ausgehen.

Das Variabilitätskriterium K5 kann als weiteres untergeordnetes Kriterium eingesetzt werden. Die auffälligsten Beispiele für enorme Variabilität (Degenerationserscheinungen bei Höhlentieren, Flügelrudimente bei Insekten) liegen bei solchen Rudimentationen vor, bei denen nach dem Verwandtschaftskriterium K6 dieselbe Diagnose gestellt werden muß. Es muß aber auch hier betont werden, daß dieses Kriterium theorieabhängig ist.

Zwei ausführlicher geschilderte Beispiele sollen nun zeigen, wie das Kriterium K6 im Rahmen der Grundtypenbiologie angewendet werden kann.

PETERS & BERNS (1978; 1979; 1982) berichten von vergleichenden Untersuchungen einer größeren Anzahl maulbrütender Buntbarsche (Familie Cichlidae) aus verschiedenen Unterfamilien und Gattungen. Die maulbrütenden Cichliden sollen auf substratbrütende zurückgehen (vgl. auch BARLOW 1991; KUWAMURA 1997). Die Larven der substratbrütenden Cichliden heften sich nach dem Schlüpfen mittels schleimiger Fäden an einer Unterlage an, an der sie so lange haften bleiben, bis sie frei umherschwimmen können. Die Haftfäden werden von drei Drüsenpaaren auf dem Kopf der Larven ausgeschieden. Beim Übergang zum Maulbrüten sind diese Larvalorgane funktionslos geworden. Die Rückbildungen weisen unterschiedliche, abgestufte Ausmaße auf: „Es gibt Maulbrüter, deren larvale Haftorgane außer einer gewissen Größenminderung nur sehr geringfügige Unterschiede gegenüber ihren substratbrütenden Verwandten aufweisen. Am Ende der Regression stehen Maulbrüter, deren Rudimente nur noch in Spuren zu erkennen sind“ (1979, 263). Diese Befunde deuten darauf hin, daß eine Situation vorliegt, die ähnlich zu bewerten ist wie die Augendegeneration bei Höhlentieren. Ob der mit der Rückbildung der Haftorgane einhergehende progressive Übergang

zum Maulbrüten mikroevolutiv erklärbar ist, muß vorerst offen bleiben, da über die genetischen Grundlagen zu wenig bekannt ist (vgl. PETERS & BERNS 1982, 46). Die *Tilapia*-Gruppe („Afrikabuntbarsche“) bietet Möglichkeiten für solche Untersuchungen, da ihre Arten bei Anwendung künstlicher Besamung in weitem Umfang bastardieren, wobei Substratbrüter mit Maulbrütern kreuzbar sind. „Eier des Maulbrüters *T. melanotherum*, besamt mit Sperma des Substratbrüters *T. tholloni*, ergaben Larven, deren Haftorgane sich bezüglich Größe und Sekretion intermediär zwischen den beiden Elternarten verhielten“ (PETERS & BERNS 1982, 46). Da es innerhalb eines Grundtyps also Substrat- und Maulbrüter gibt, kann postuliert werden, daß beide Verhaltensweisen in den Stammformen bereits angelegt waren und kein makroevolutiver Schritt vorliegt. Eine Stütze dieser Vorstellung ist der Befund, daß die schlüpfende Brut bei den Substratbrütern von den Eltern in der Mundhöhle zu Versteckplätzen gebracht wird, wo sie weiterhin betreut wird (PETERS & BERNS 1982, 39; FRYER & ILES 1972, 150). Das Maulbrüten könnte dann als Verlängerung der Aufenthaltszeit in der Mundhöhle entstanden sein. Daß der Übergang zum Maulbrüten in verschiedenen Taxa beobachtet wird (KUWAMURA 1997), kann ebenfalls im Sinne einer latenten Anlage der maulbrütenden Verhaltensweise gedeutet werden. Bemerkenswert ist noch, daß die Genese vieler Organe den spezifischen Lebensbedingungen angepaßt ist. So wird bei den Maulbrütern beispielsweise der Bewegungs- und Sinnesapparat später ausgebildet als bei den Substratbrütern, bei denen eine entsprechende Ausbildung in Anpassung an die freie Lebensweise früher erforderlich ist (FISHELSON 1966).

DAUMANN (1975) berichtet von rudimentären Blütennektarien und unterschiedlichen Pollenkittresten bei der Ulme (Abb. 58): In noch fest geschlossenen Blütenknospen von *Ulmus glabra* erfolgt vor Blühbeginn an den Filamenten (Staubfäden) eine kurzzeitige Exkretion von Nektarspuren, die bestäubungsökologisch bedeutungslos ist. „*Ulmus minor* (= *Ulmus campestris*) läßt an den entsprechenden Filamentstellen im Knospenstadium regelmäßig nur noch eine deutliche Zuckeranreicherung, aber keine

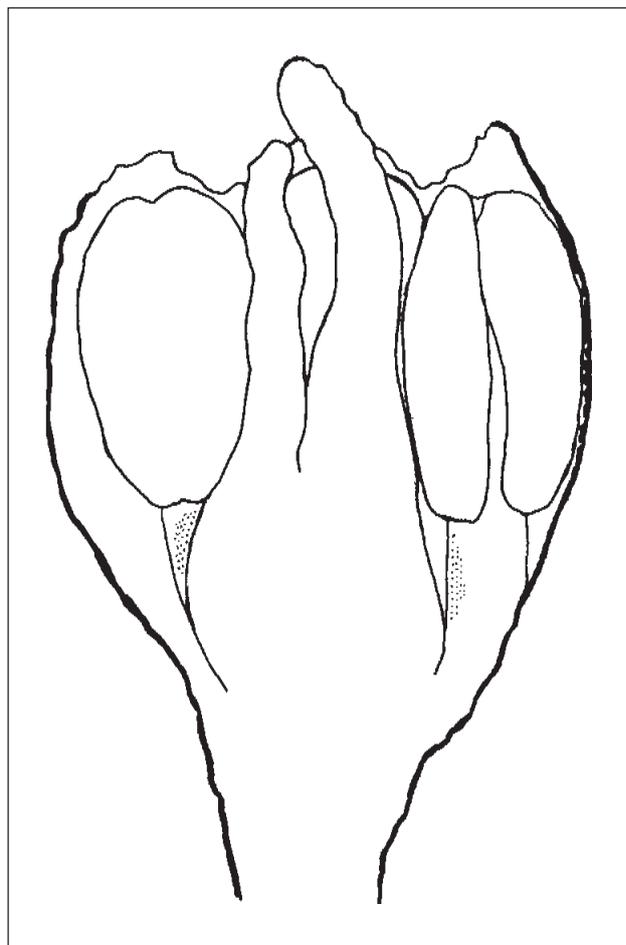


Abb. 58: Längsschnitt durch eine im Öffnen begriffene Blütenknospe von *Ulmus glabra*. Die Narbenden beginnen bereits herauszuragen. Die Stellen der Ausscheidung von Nektarspuren am Filament an der dem Fruchtknoten zugewandten Seite sind punktiert angedeutet. (Nach DAUMANN 1975)

Flüssigkeitsausscheidung mehr erkennen. ... *Ulmus laevis* fehlt sowohl eine Exkretion als auch eine Zuckeranhäufung in Blütenknospen“ (DAUMANN 1975, 14). *Ulmus laevis* besitzt weniger Pollenkittreste als die beiden anderen Ulmen-Arten. Diese Befunde werden so gedeutet, daß hier eine Regressionsreihe eines mittlerweile rudimentären Blütennektariums vorliegt, welches bei den vermutlich (ausschließlich?) insektenbestäubenden Vorfahren der rezenten Ulmen normal funktionierte. Ebenso werden die Pollenkittreste als Überbleibsel aus einer Zeit mit entomogamer Bestäubung gedeutet. Denkbar wäre aber auch, daß ursprünglich sowohl Wind- als auch Insektenbestäubung ohne spezielle Anpassung an eine der beiden Bestäubungsweisen vorlag. Dafür

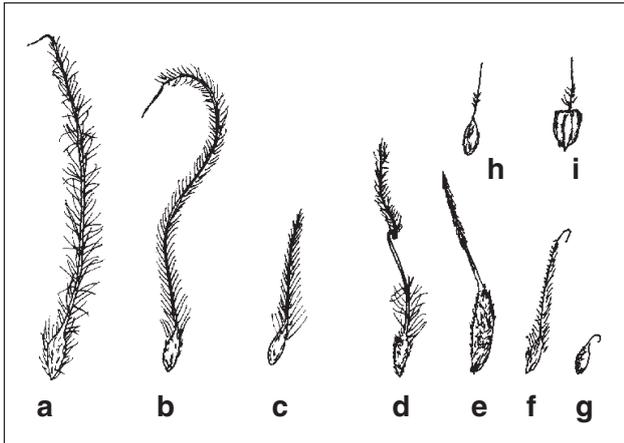


Abb. 59: Grifftypen der Gattung *Geum* (Nelkenwurz, a-h: verschiedene Untergattungen) und der nah verwandten Gattung *Waldsteinia* (i). Die Griffel sind unterschiedlich lang und unterschiedlich stark behaart und weisen z. T. einen Haken (d, f, g) und daran ansetzend manchmal noch ein Haken-glied (d) auf. Hakengriffel vom Typ d sind z. T. fast unbehaart. (Aus JUNKER 1993c)

spricht, daß auch heute die Ulmen in starkem Maße von Bienen besucht und dabei sicher auch bestäubt werden. Möglicherweise ist also der Anteil der Insektenbestäubung im Laufe einer Mikroevolution zurückgegangen. Zwischen Berg- (*U. glabra*) und Feldulme (*U. minor*) gibt es häufig Kreuzungen (HEGI 1957). Sie gehören damit zum selben Grundtyp. Das kann auch für *U. laevis* angenommen werden, da Angehörige derselben Gattungen nach bisherigen Grundtypstudien immer zum gleichen Grundtyp gehören. Daher werden die Unterschiede zwischen den Arten im Grundtypmodell durch Rückbildung gedeutet, wobei offen bleibt, wie die Ausgangssituation war. Das Fehlen des Nektariums bzw. von Andeutungen davon wird als Verlust im Laufe einer Mikroevolution gewertet. Eine andere Funktion als die eines (jetzt rückgebildeten) Nektariums, welches in voll ausgebildeter Form früher bei offener Blüte den Bestäubern Zucker bot, kann aber nicht ausgeschlossen werden (vgl. Diskussion zu K1).

In Anschluß an dieses ausführlicher diskutierte Beispiel kann angefügt werden, daß bei der Pollenübertragung auch in vielen anderen Fällen Spezialisierungen durch mikroevolutive Prozesse angenommen werden können. Beispielsweise ist der Spitz-Wegerich (*Plantago*

lanceolata) windblütig, der Breit-Wegerich (*P. media*) mindestens teilweise insektenblütig. Beide Arten gehören zum selben Grundtyp. Man kann davon ausgehen, daß dessen Stammform das Potential zu den verschiedenen Bestäubungsweisen besaß. Beim Breit-Wegerich ist neben Tierbestäubung auch Windbestäubung wahrscheinlich (DÜLL & KUTZELNIGG 1994, 368). Die Windblütigkeit könnte durch Rudimentation „insektenblütiger Strukturen“ (Farbe der Kronblätter, Pollenkitt) entstanden sein; Pollenkittreste sind Indizien dafür. LINDER (1998) leitet sowohl Windblütigkeit als auch Insektenblütigkeit generell von einer intermediären, unspezialisierten Ausgangssituation ab, von der aus die beiden „reinen“ Bestäubungsweisen (nur Wind, nur Tiere) durch Spezialisierung entstanden sind.⁸ Das entspricht der Vorstellung polyvalenter Grundtypen. Als weiteres Beispiel sei das Duften mancher Vogelblüten erwähnt, das als Hinweis auf frühere Insektenblütigkeit gewertet werden kann (SUDHAUS & REHFELD 1992, 113).

Ähnliche Überlegungen lassen sich bei der Verbreitung von Samen und Früchten anstellen. Die ursprüngliche Situation könnten unspezialisierte Formen sein, die etwa sowohl zu Wind- als auch zu Tierverbreitung in der Lage sind (und evtl. auch noch andere Möglichkeiten wie Wasserverbreitung nutzen können). Als Beispiel kann die Rosaceen-Gattung *Geum* (Nelkenwurz) genannt werden, deren Arten ihre Früchte teils durch den Wind (mit Hilfe eines Angelhaken-Griffels), teils durch Tiere verbreiten (durch Federschweifflieger; Abb. 59). Wie in JUNKER & WISKIN (1996) näher erläutert, kann die Bach-Nelkenwurz (*Geum rivale*) ihre Samen sowohl durch den Wind als auch durch Tiere verbreiten; andere Arten hingegen sind spezialisierter – und zwar durch Verlust (Rudimentation) von Griffelstrukturen (Haken oder Behaarung) bei gleichzeitiger Optimierung z. B. der Behaarung oder der Griffellänge (eine ausführliche Beschreibung des Grundtyps findet sich bei JUNKER 1993c).

Wenn mit einer Rudimentation nur mikroevolutive Prozesse einhergehen (d. h. wenn sie ohne makroevolutive Kompensation verbunden ist; vgl. Abschnitte 7.3 und 7.4), kann sie auch im Rahmen der Schöpfungsbiologie als

real angesehen werden. Daher kann als letztes (ebenfalls theorieabhängiges) Kriterium für Rudimentation genannt werden:

K7 Eine Rudimentation kann vorliegen, wenn der Strukturverlust oder die Abwandlung durch mikroevolutive Prozesse möglich ist.

Als Kriterium für Rudimentation kommt auch noch das Auftreten von Atavismen in Frage, die als Hinweise für eine ehemals strukturell reichere Ausprägung eines Organs gewertet werden könnten (vgl. YABLOKOV 1974, 244ff.; SUDHAUS & REHFELD 1992, 114). Dieses Phänomen ist Gegenstand von Kapitel 9.

Der Kriteriendiskussion entsprechend bedeutet der Begriff „rudimentär“ im folgenden nicht zwangsläufig „rückgebildet“, sondern soll einen morphologischen Befund (vgl. Kriterium K3) charakterisieren, ohne daß damit von vornherein bereits eine Deutung zur Entstehungsweise vorgenommen wird.

6.7 Schlußfolgerungen

Sämtliche Kriterien für die Erkennung eines rudimentären Organs sind entweder nicht testbar (Funktionslosigkeit, Unstimmigkeit von Struktur und Funktion), unscharf (Variabilität) oder nur bei Vorgabe einer Ursprungstheorie anwendbar (alle anderen Kriterien). Da also jeweils eine bestimmte Ursprungsvorstellung vorgegeben werden muß, um die betrachteten Strukturen als rudimentär einstufen zu können, ist es nicht möglich, den umgekehrten Weg zu verfolgen, nämlich von den empirischen Daten ausgehend einen zwingenden Rückschluß auf deren Entstehungsweise zu ziehen.

Sowohl im Rahmen der Evolutionslehre als auch im Rahmen der Grundtypenbiologie können Rudimentationen erwartet werden. Der Unterschied zwischen beiden Ansätzen besteht darin, daß im Rahmen der Grundtypenbiologie Rudimentation nur dann erwartet wird, wenn sie ohne makroevolutive Kompensation durch Neuentstehung oder Umkonstruktion anderer Organe (vgl. Abschnitt 7.3) plausibel gemacht werden kann. Das heißt: Rudimenta-

tion spielt sich nur innerhalb von Grundtypen ab (Kriterium K6, K7). Im evolutionstheoretischen Rahmen gilt diese Einschränkung nicht. Dort wird erwartet, daß Rudimentation auch mit makroevolutiven Neu- und Umkonstruktionen gekoppelt sein kann. Daraus folgt, daß viele evolutionär als rudimentär gedeutete Organe in der Grundtypenbiologie als „geschaffen“ interpretiert und die Indizien auf Rückbildung als nicht zwingend eingestuft werden (Kriterium K2-K4).

Anmerkungen

¹ „In reflecting on them, every one must be struck with astonishment: for the same reasoning power which tells us plainly that most parts and organs are exquisitely adapted for certain purposes, tell us with equal plainness that these rudimentary or atrophied organs are imperfect and useless“ (DARWIN 1859, 430).

² „On the view of each organic being and each separate organ having been specially created, how utterly inexplicable it is that parts, like the teeth in the embryonic calf or like the shrivelled wings under the soldered wing-covers of some beetles, should thus so frequently bear the plain stamp of inutility“ (DARWIN 1859, 452).

³ „Where investigations have been undertaken, trivial characters have proved to be of adaptive significance in their own right. There may well be some characters which are necessary consequences of the production of others but of no selective value in themselves; but it is doubtful if any have been demonstrated to be in this state. ... If it is taken dogmatically that many characters *must* be non-adaptive, then of course there will be no motive to investigate them“ (CAIN 1989, 18). CAIN bringt mehrere Beispiele für vormals ungenügendes Wissen und daraus voreilig und falsch gezogene Schlußfolgerungen.

⁴ Daß bei den Walen die Hinterextremitäten nicht ausgebildet sind, ist funktionell zu verstehen: Sie würden sich „gegen den vertikal geführten Rumpf-Schwanz-Schlag spreizen und damit den fließenden Ablauf der Bewegung verhindern“ (KLIMA 1992, 15). Auch die Seekühe besitzen eine horizontal liegende Schwanzflosse und besitzen dementsprechend ebenfalls keine Hinterflossen. Bei den Ichthyosauriern ist dagegen die Situation anders. Sie besitzen Hinterflossen; diese aber sind in der gleichen Ebene (senkrecht) wie die Schwanzflosse orientiert. Damit konnten sie beim horizontal geführten Rumpf-Schwanz-Schlag der Ichthyosaurier „passiv mitwirken und bei bestimmten Wendungen als zusätzliche Steuerflächen fungieren“ (KLIMA

1992, 15).

- ⁵ Es sei darauf hingewiesen, daß die Gründe für die Augenreduktion nicht so offensichtlich sind, wie es auf den ersten Blick erscheinen mag. Einerseits kann man argumentieren, daß rückgebildete Augen bei grabender Lebensweise besser geschützt sind, doch weisen BURDA et al. (1990, 281) darauf hin, daß dies auch durch Verdickung der Hornhaut oder verstärkte Tätigkeit der Tränendrüsen erreicht werden kann. Auch bei nichtgrabenden Höhlenbewohnern, deren Augen mechanisch nicht beansprucht werden, sind die Augen reduziert. Kleine Augen kommen aber auch bei Insektenfressern und vielen Nagetieren vor, die nicht unterirdisch leben (BURDA et al. 1990, 281). Die Zusammenhänge zwischen Augenausprägung und Lebensweise sind offenbar ziemlich komplex.
- ⁶ CARLQUIST (1969, 335) bemerkt: „However, one could say that floral anatomy would have been served better if those who are students of pollination mechanisms and dispersal types were the ones to perform studies on floral anatomy. Unfortunately, this has rarely if ever been true.“
- ⁷ Es kann zwar auch im evolutionstheoretischen Rahmen angewendet werden; dort wird damit jedoch nur ein Teil der Rudimentationen erfaßt, die sonst evolutionstheoretisch angenommen werden.
- ⁸ „On this basis a model for the evolution of wind pollination can be constructed, which suggests that the intermediate, ambophilous situation, is an unspecialised, basic condition, from which either wind or insect pollination can evolve. Either leads to specialisations which makes a transition to the other unlikely“ (LINDER 1998, 123). Pflanzen mit zahlreichen, offenen Blüten ohne oder mit kleinem Perianth sowie mit trockenem Pollen können oft durch Wind und durch Tiere bestäubt werden (LINDER 1998, 132). Der Übergang zur reinen Windblütigkeit soll dabei in der Stammesgeschichte der Blütenpflanzen 65mal erfolgt sein (LINDER 1998, 123).

7. Rudimentäre Organe im Kontext der Evolutionslehre

Zusammenfassung: In evolutionstheoretischer Perspektive können im wesentlichen drei Arten von Rudimentationen unterschieden werden: regressiv, neoplastische und metaplastische Rudimentation. Bei regressiven Rudimentationen steht der Abbau von Strukturen im Vordergrund; eine Kompensation des Verlusts durch andere Organe bewegt sich im Rahmen mikroevolutiver Prozesse (z. B. Vergrößerung des Geschmacksknospenfelds bei blinden Höhlenfischen). Die entsprechenden Vorgänge bewegen sich innerhalb von Grundtypgrenzen. Im einzelnen sind die Prozesse, die zu regressiven Rudimentationen geführt haben, häufig nicht geklärt. Dies wird vor allem am Beispiel blinder Höhlentiere ausführlicher erläutert.

Bei neo- und metaplastischer Rudimentation wird im Zusammenhang mit dem Abbau von Strukturen eine Umkonstruktion des betreffenden Organs (z. B. vom Insektenflügel zum Schwingkölbchen) bzw. als Kompensation für den Verlust eine Neukonstruktion anderer Organe postuliert. Vielfach würde das einen makroevolutiven Schritt erfordern. Die Deutung neo- und metaplastischer Rudimentation ist jedoch theoriegeleitet und ohne Vorgabe der Evolutionstheorie von den Daten her nicht zwingend geboten (vgl. Kriteriendiskussion in Kapitel 6). Das Beispiel der Walartigen wird hierzu näher erläutert. Die evolutionstheoretische Erklärung von neo- und metaplastischen Rudimentierungen läßt zudem in vielen Fällen offen, welche Selektionsdrücke einen Umbau bzw. Neubau gefördert haben könnten. Darüber hinaus sind die zu fordernden Umbaumechanismen unbekannt.

In diesem Kapitel werden Deutungen rudimentärer Organe im Rahmen der Evolutionslehre anhand von weiteren Beispielen detaillierter besprochen.

Ingo KRUMBIEGEL, der dem Thema „Rudimentation“ 1960 eine Monographie gewidmet hat, will diesem Thema nicht nur eine Beweisfunktion zuordnen: „Die Kunde von den Rudimenten ist so umfangreich und vielseitig, daß sie in Zukunft als gesonderte Disziplin zu gelten hat und nicht nur als Beweismaterial gebraucht werden darf“ (KRUMBIEGEL 1961, 78). Der Umfang des Gebietes stehe hinter dem Gebiet der progressiven Anpassungen in keiner Weise zurück (KRUMBIEGEL 1985). Rudimentation sei ein ungeheuer vielseitiger Vorgang, dessen Veranlassung und Ablauf es zu erfassen gelte (KRUMBIEGEL 1960, 133). „Schon eine morphologische Darstellung durch die Tierstämme hindurch wäre von einem einzigen nicht mehr zu bewältigen“ (KRUMBIEGEL 1985, 523). Rudimentäre Organe finden sich in nahezu allen Pflanzen- und Tierklassen, auch bei fossilen Organismen (ERBEN 1979; KRUMBIEGEL 1960; SEWERTZOFF 1931). Als Regressionen gedeutete Strukturen gibt es auch auf den verschiedensten Ebenen der Organismen: „Sie können im zellulären Rahmen einzelne Zell-

organelle betreffen, wie etwa die lichtempfindlichen Teile der Sinneszellen des Pinealorgans; sie können aber auch Organteile, wie die Nebenehen der Pferdeextremitäten, ganze Organe oder Organsysteme erfassen“ (WILKENS et al. 1979, 123). WEISMANN schrieb vor über 100 Jahren (1886, 5), daß der Rückschritt überflüssig gewordener Körperteile Bedingung des Fortschritts gewesen sei, „sonst würde schließlich ein Monstrum von Thier entstanden sein.“ Aus der Sicht der Evolutionslehre ist Rudimentation zweifellos in unzähligen Fällen zu erwarten.

7.1 Die Vielfalt der Rudimentation

Wir geben zunächst einen Überblick über verschiedene Arten der Rudimentation aus evolutionstheoretischer Perspektive (nach KRUMBIEGEL 1960; 1961):

- *regressive Rudimentation*: Rudimentation, die nur mit Degeneration verbunden ist, z. B. Flügelrudimente bei Insekten, Augendegenerationen bei Höhlen- oder Tiefseetieren oder bei unterirdisch lebenden Tieren (s. Abschnitt 7.2).
- *neoplastische Rudimentation*: Ein rudimentäres Organ nimmt einen neuen Gebrauchs-



Abb. 60: Flügelginster (*Genista sagittalis*): Diese Pflanze besitzt breit geflügelte Stengel und kleine Laubblätter (metaplastische Rudimentation).

wert an, z. B. Schwingkölbchen der Dipteren (Zweiflügler) (s. Abschnitt 7.3).

- *metaplastische Rudimentation*: Aufgrund der Rudimentation eines Organs übernimmt ein anderes Organ die (unentbehrliche) Funktion dieses Organs, z. B. Verbreiterung und Vergrünung von Sproßabschnitten bei Reduktion der Blätter¹ (Abb. 60) (s. Abschnitt 7.4).

Das sind die drei wesentlichen Rudimentationsformen. Bei den folgenden handelt es sich meist um Spezialfälle dieser drei.

- *korrelative Rudimentation*: Das Ausmaß der Rudimentation korreliert mit der Größe des Körpers oder von Körperteilen, z. B. variieren die Flügelrudimente des Hainlaufkäfers *Carabus nemoralis* in der Größe mit der Körperlänge der Tiere (KRUMBIEGEL 1961, 15).

- *parasitäre Rudimentation*: Rudimentation, die durch parasitische Lebensweise begünstigt wurde, z. B. Reduktion des Verdauungstraktes bei Bandwürmern.

- *Polymorph-Rudimentation*: Von den verschiedenen Kasten staatenbildender Insekten sind nur bestimmte voll entwickelt, andere rudimentiert. Beispielsweise haben die staatenbildenden Termiten Individuen mit rudimentären Flügeln, Augen, Mundwerkzeugen und Geschlechtsorganen (s. z. B. EMERSON 1961). Ein Spezialfall ist die *Dimorph-Rudimentation*: eines der beiden Geschlechter hat ein rudimentäres Organ. Bekanntes Beispiel beim Menschen sind die Brustwarzen des Mannes. Sie kommen ebenso bei männlichen Säugetieren vor (s. z. B. VYAS 1973).

- *Totalrudimentation*: Die meisten Organe sind zurückgebildet, z. B. bei Zwergmännchen einiger Fischarten in der Tiefsee. Dabei sitzen die Männchen festgesogen oder gar angewachsen am Weibchen.

- *Kompressionsrudimentation*: Rudimentation durch begrenzte Ausdehnungsmöglichkeit der Organe, z. B. bei der rudimentären linken Lunge der Schlangen.

- *Instinktrudimentation, Verhaltensrudimentation*: Rudimentation von Verhaltensweisen, z. B. Schwanzbewegungen des *blinden* Grottenolms *Proteus anguis* als Balzbewegungsrelikt; das Verhalten hat Flossenfarbe und Auge überlebt. (Weitere Beispiele in KRUMBIEGEL 1987.)

- *universelle Rudimentation*: Rudimentation, die in vielen Pflanzen- oder Tiergruppen verschiedener systematischer Stellung vorkommt, z. B. Augenrudimentation bei Vertretern fast aller Wirbeltierklassen und bei vielen Wirbellosen.

Rudimentation und Aphanisie

SEWERTZOFF (1931) unterscheidet zwei Typen von Rückbildungen. Bei der *Rudimentation* wird ein Organ bereits verkleinert angelegt; *Aphanisie* dagegen liegt vor, wenn ein Organ zunächst normal angelegt wird und seine Funktion ausübt, dann aber im Verlaufe seiner Entwicklung nicht seine volle Funktion übernimmt. PETERS & PETERS (1984) sehen zwar keine scharfe Trennung zwischen beiden Rudimentationsweisen, halten aber eine Unterscheidung in Grundzügen für möglich. Beispielsweise besitzt die überwiegende Zahl von Meeresfischen aus mehr als 1000 m Tiefe in absolut lichtlosen Zonen

stark verkleinerte und strukturell teilweise degenerierte, an der Kopfoberfläche gelegene Augen. Die Larven und Jugendstadien der Tiefseefische sind allerdings meistens Planktonfresser und leben daher in durchleuchteten Zonen; sie besitzen strukturell und funktionell normale Augen. Die Rückbildung erfolgt also ontogenetisch spät nach der Abwanderung in die Tiefsee. Vermutlich erfüllen die rudimentären Augen noch eine Funktion bei der Wahrnehmung von Tieren mit Leuchtorganen (PETERS & PETERS 1984, 40). Hier entsteht also ein anderes Rudiment als bei den blinden Höhlenfischen, die *immer* in absolut lichtloser Umgebung leben. Die Rückbildung erfolgt dort schon in einem frühen ontogenetischen Stadium, allerdings auch nur in Grenzen, weil das Augenrudiment für die richtige Formung des Kopfes erforderlich ist (s. u.).

7.2 Regressive Rudimentation

Ein Teil der im evolutionstheoretischen Rahmen als „rudimentär“ klassifizierten Organe kann allein durch Rückbildung verstanden werden. Um diese geht es in diesem Abschnitt. Es sei an dieser Stelle daran erinnert, daß Rudimentationen wie die im folgenden beschriebenen, die nicht mit makroevolutiven Kompensationen einhergehen (vgl. Abschnitt 7.4), auch ein Theorienbestandteil der Grundtypenbiologie (Abschnitt 1.3) sind. In diesem Abschnitt geht es daher nur am Rande um die Frage nach der Beweiskraft der geschilderten Phänomene für verschiedene Ursprungsvorstellungen.

Als typisches Beispiel für regressive Rudimentation können die *Weisheitszähne des Menschen* angesehen werden. Man kann davon ausgehen, daß ursprünglich alle 32 Zähne des Menschen regelmäßig voll funktionstüchtig waren und auch gebraucht wurden (s. u.). Daß der zivilisierte Mensch die Weisheitszähne nicht mehr unbedingt braucht, dürfte an seinen veränderten Eßgewohnheiten liegen. Daher war eine degenerative Entwicklung verkraftbar und nicht nachteilig. Da mit einer derartigen Entwicklung keine nennenswerten Strukturänderungen einhergegangen sind, kann auch nicht

von Evolution im Sinne von Höherentwicklung gesprochen werden. Eine solche degenerative Entwicklung ist innerhalb kurzer Frist (wenige hundert oder tausend Jahre) möglich. Sie wäre vergleichbar mit einer „Evolution“ zu größerer Krankheitsanfälligkeit oder zu verschlechterter Sehfähigkeit. Interessant ist, daß eine vergleichsweise große Variabilität vorliegt (Kriterium K5, Abschnitt 6.5). Variabilität kann ein Zeichen für geringeren Selektionsdruck sein, der wiederum eine mögliche Voraussetzung für die Rudimentation ist. Bemerkenswert ist hier außerdem, daß die Rückbildung der Weisheitszähne bei verschiedenen Rassen unterschiedlich ist; besonders weit fortgeschritten sind die mongolischen Rassen. Unter Europäern treten Probleme mit den Weisheitszähnen häufiger auf als bei Orientalen und Schwarzen (BERGMAN 1998). Fossile Menschen hatten funktionsfähige Weisheitszähne (pers. Mitt. von Dr. Sigrid HARTWIG-SCHERER).

Über rudimentäre Zähne bei Kaninchen, Ratten und Mäusen bzw. bei Fledermäusen berichten z. B. MOSS-SALENTIJN (1978) und VAN DER MERVE (1985). Auch bei Zuchttieren sind Kiefer und Zahnreihen oft verkürzt worden (KRUMBIEGEL 1961, 9).

Möglicherweise gehört der Wurmfortsatz des Blinddarms des Menschen ebenfalls in diese Gruppe. Er ist wie erwähnt funktionsfähig (Abschnitt 6.2), könnte früher aber noch „besser funktioniert haben“ – doch das ist Spekulation. Auch er weist eine enorme Variabilität auf.

Vielleicht entstanden einzelne nicht voll ausgebildete Staubblätter z. B. einiger Rachenblütler (Scrophulariaceae) durch regressive Rudimentation.

ECK (1968) berichtet von rudimentären Ocellen (einfache Augen) beim Hautflügler *Myrmecomorpha rufescens*.

JONES & EL-AZAZY (1986) haben rudimentäre Saugnäpfe beim Saugwurm *Coelomotrema aegyptiana* gefunden.

Die Rudimentation der Streifung oder sonstiger Musterung bei Farbkleidern (Zebra, Giraffe u.a.; KRUMBIEGEL 1961, 13) kann ebenfalls als bloße Rückbildungserscheinung angesehen werden. Unterschiede im Streifenkleid der Zebras dienen übrigens als Erkennungsmerkmal für Artgenossen.

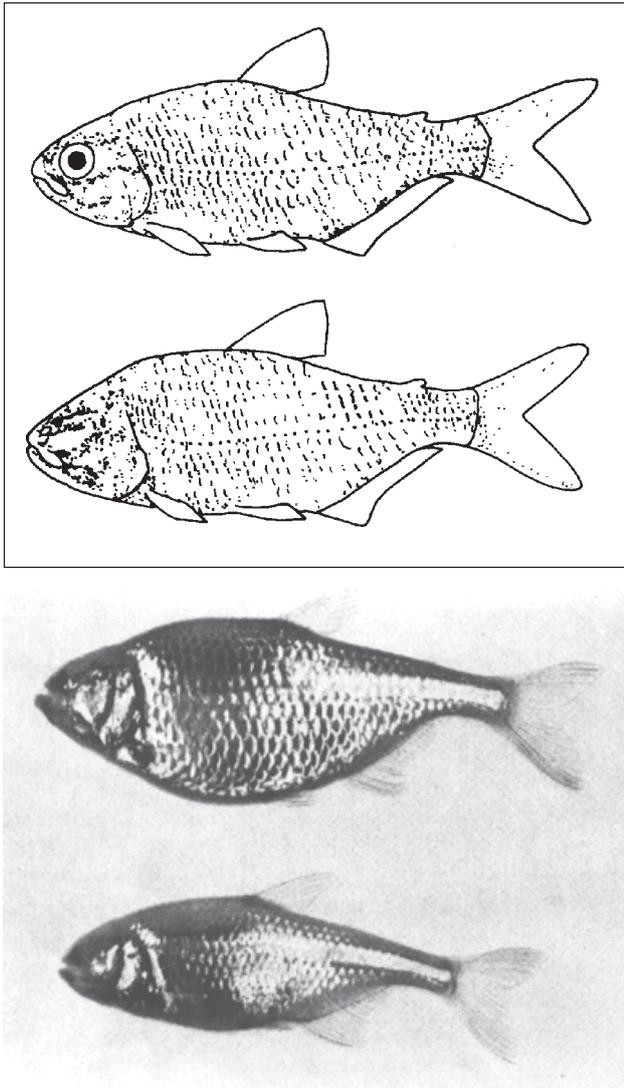


Abb. 61: Oben: Flußfisch *Astyanax mexicanus* (oben) und sein blindes Höhlenderivat „*Anoptichthys*“. Beide gehören zur selben Biospezies. (Nach WILKENS et al. 1979, nach SCHEMMEL)

Unten: *Anoptichthys antrobius*, Männchen und Weibchen (unten) aus der Pachon-Höhle. (Aus: Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung, Band, 1963, Wiedergabe mit freundlicher Genehmigung des Verlags)

Die Flügelrudimente des auf den Galapagos-Inseln lebenden Inselkormorans (*Nannopterum harrisi*) sind ein weiteres Beispiel einer regressiven Rudimentation (vgl. Abschnitt 6.4), ebenso Flügelrudimente bei Käfern (OERTEL 1924, SMITH 1964; Abb. 57) und anderen Insekten. Über Veränderungen des Gefieders bei inselbewohnenden Vögeln berichtet GRANT (1965), vgl. auch CARLQUIST (1974, 487ff.).

Bei Haustieren sind ebenfalls viele Beispiele regressiver Rudimentationen zu beobachten.

PETERS (1996) diskutiert beispielsweise Ursachen für Gehirnreduktion, die bei Hunden und Hausschweinen bis zu 35% betragen kann. Dabei konnte ein Zusammenhang mit der Reduktion der Sinnesleistungen nachgewiesen werden.

Schließlich sind manche Rückbildungen von Verhaltensweisen hierher zu rechnen wie z. B. Variationen im Balzverhalten von Vögeln oder das Sich-Drehen um die eigene Körperachse bei Hunden, bevor sie sich schlafen legen, was als Relikt einer früheren Verhaltensweise des Sich-Umsehens nach Feinden gewertet werden könnte.

Unter diese Rubrik können auch die sogenannten „Zivilisationskrankheiten“ des Menschen gestellt werden. RIEDL (1984) nennt als Beispiele Bandscheibenschwäche, Leistenbruch, Hämorrhoiden, Krampfadern und Senkfüße als Konstruktionsmängel (als typische Beispiele der in Abschnitt 6.1 zitierten „katastrophalen Planung“). Viele Krankheiten haben aber eher mit ungesunder Lebensweise als mit katastrophaler Planung zu tun.

Höhlentiere

Rückbildungen bei Höhlentieren sind vergleichsweise gut untersucht (Überblicksarbeiten: WILKENS 1988; CULVER 1982; WILKENS et al. 1979; KOSSWIG & PETERS 1967). Die Zahl obligat höhlenbewohnender Arten wird auf 50.000 bis 100.000 geschätzt (FONG et al. 1995, 255). Daher soll auf die Höhlenorganismen näher eingegangen werden.

Degenerationserscheinungen. Höhlentiere zeigen eine Reihe von Rückbildungserscheinungen, die im Zusammenhang mit ihrer besonderen Lebensweise stehen. Die auffälligsten Merkmale sind Reduktion der Augen und Pigmentverlust. Mit der Augenreduktion ist bei Höhlenfischen eine Rückbildung des Mittelhirns gekoppelt (PETERS 1996, 242). Neben Körpermerkmalen werden auch Verhaltensweisen verändert: stärkere Lichtscheu bei Wasserasseln (JANZER 1950), Verlust der endogenen Tagesrhythmik (ERCKENS & WEBER 1976; PARZEFALL 1984), Verlust der Fluchtreaktion auf das Freiwerden einer Alarmsubstanz nach Verlet-

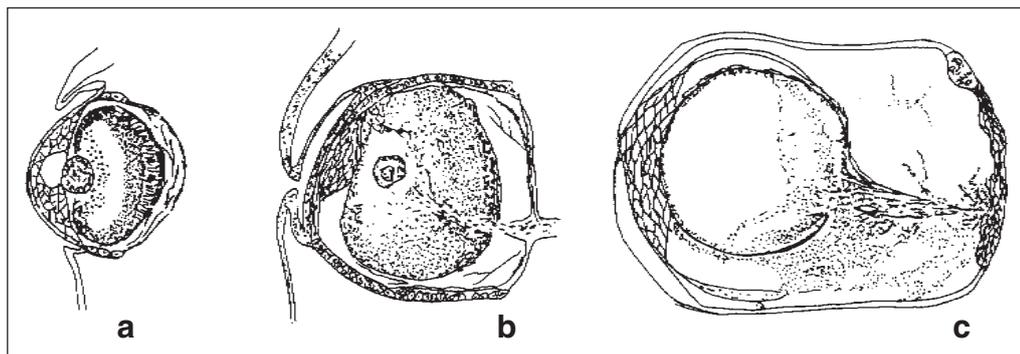


Abb. 62: Drei Stadien der Ontogenese der Augenrudimente des Höhlenfisches „*Anoptichthys*“. a 10 Tage alter Jungfisch, b 30 Tage alter Jungfisch, c adulter Fisch. (Nach PETERS 1988)

zung der Epidermis von Artgenossen (PFEIFFER 1963), Rückbildung von Verhaltensweisen des Aggressionsverhaltens (PARZEFALL 1979).

Beim Flußfisch *Astyanax mexicanus* (Characidae) (Abb. 61) bleibt das normal angelegte Auge gegenüber seinen oberirdisch lebenden Artgenossen im Wachstum während der Embryonalentwicklung zurück, wird von umgebendem Gewebe überwachsen und unter die Körperoberfläche versenkt. Die Retina zeigt Degenerationserscheinungen, die Linse zerfällt und die Pupille wird durch die Iris verschlossen (PETERS & PETERS 1968; KUHN & KÄHLING 1954; Abb. 62). Die Unterschiede zwischen den Höhlenbewohnern und den in belichteten Gewässern lebenden Fischen ist so groß, daß erstere zunächst einer neuen Gattung *Anoptichthys* („Fisch ohne Augen“; HUBBS & INNES 1936) zugeordnet wurden. Nachdem erkannt wurde, daß *Anoptichthys* mit den normal sehtüchtigen Fischen voll fertil kreuzbar ist, wurde diese „neue“ Gattung *Astyanax* zugeschrieben (vgl. dazu Abschnitt 6.6).

Unter den höhlenbewohnenden Arten gibt es beträchtliche Unterschiede im Ausmaß der Augendegeneration (CULVER 1982, 57ff.; PETERS et al. 1975). Manche Arten weisen deutliche intraspezifische Variabilität auf.

Trotz der erheblichen Divergenz zwischen Fluß- und Höhlenfischen wird keinerlei artliche Trennung beobachtet. Dies ist unerwartet, da die morphologischen und ethologischen Unterschiede weit über das Maß hinausreichen, „das bei den Endgliedern von Rassenkreisen bereits mit Intersterilität einhergeht“ (PETERS 1990, 3). Daraus kann geschlossen werden, daß die Rückbildungsprozesse durch so schnelle Mechanismen erfolgen, „daß währenddessen weder durch konstruktive Evolution, noch

durch kryptische genetische Veränderungen noch durch genetische Drift irgendwelche Sterilitätsbarrieren entstehen konnten“ (PETERS 1990, 3).

Ursachen. Die Ursachen für diese Rückbildungen werden kontrovers diskutiert. Dies ist besonders bemerkenswert, weil bei Höhlenorganismen die Ursachenforschung vergleichsweise einfach ist: Selektionsdrücke sind leichter anzugeben (Nahrungsmangel, Dunkelheit); die Populationen befinden sich eher im Gleichgewicht; sie sind durch geringe Arten- und Individuenzahl gekennzeichnet (eine Voraussetzung für schnellen mikroevolutiven Wandel), und verschiedene Höhlen gleichen einander mehr als andere einander ähnelnde Habitate (CULVER 1982, Kapitel 1). Zwei hauptsächlich genannte Erklärungstypen stehen einander gegenüber; wahrscheinlich spielen beide eine Rolle bzw. die Ursachen sind von Fall zu Fall verschieden (CULVER 1982; WILKENS et al. 1980, 135; WILKENS 1988; ERBEN 1979, 118):

1. *Degeneration ist Folge der Anhäufung von neutralen oder schädlichen Mutationen.* Diese sind aufgrund des Wegfalls einer Selektionswirkung tolerierbar. (In der Zucht fallen Selektionswirkungen weg, weil der Mensch nur auf wenige Züchtungsziele hin unter Vernachlässigung anderer Eigenschaften ausliest.) Die außerordentlich große Variabilität von Höhlenbewohnern *in statu nascendi* scheint das Ergebnis einer stetigen Anreicherung des Genpools mit Ausfallmutanten durch den Mutationsdruck in degenerativer Richtung zu sein (PETERS 1988, 164; PETERS 1992; 1996, 248ff.).

2. *Degenerationen sind Anpassungen aufgrund positiver Selektion.* So könnte der Energiehaushalt ein Selektionsfaktor sein. Da in Höhlen

Nahrungsmangel herrscht, entsteht ein Selektionsdruck, unnötige Strukturen abzubauen. Das Überwachsen der Augen bei höhlenbewohnenden Tieren könnte auch deshalb Selektionsvorteile enthalten, weil ein mechanischer Schutz der als Sehorgane unbrauchbaren Organe gewährleistet wird.

CULVER (1982, Kapitel 4) diskutiert das Für und Wider anhand von Beobachtungen an *Astyanax*. Gegen beide Hypothesen stehen Daten oder Argumente: Gegen die Mutations- bzw. Neutralistenhypothese spricht, daß die Rückbildung zu lange dauern würde (das Alter der Höhlenform von *Astyanax* wird von CULVER [1982, 66] auf ca. 10.000 Jahre geschätzt). Außerdem können Gründe ins Feld geführt werden, daß Selektion am Rückbildungsprozeß beteiligt ist (s. o.; CULVER 1982, 66; PARZEFALL [1984] hält dies bei den meisten Verhaltensänderungen für plausibel). Ob allerdings durch Mutationen kompensierende Strukturen auch verbessert werden können (vgl. Abschnitt „Progressive Veränderungen“ weiter unten), ist ohne Selektionswirkung fraglich.

Gegen die Selektionistenhypothese (Selektionswirkung aufgrund von Energieeinsparung beim Verzicht auf funktionslos gewordene Strukturen) sprechen folgende Beobachtungen: Die Augendegeneration geschieht nicht schneller als der Pigmentverlust, obwohl sie weitaus mehr Energieersparnis bringt. (Allerdings könnten die betreffenden Gene gekoppelt sein.) Der afrikanische Höhlenfisch *Caecobarbus gertsii* und der mexikanische Höhlenfisch *Astyanax mexicanus* weisen etwa das gleiche Ausmaß an Augendegeneration auf, obwohl *Caecobarbus* wahrscheinlich viel spärlichere Nahrungsquellen hat (also ein stärkerer Selektionsdruck auf größere Ökonomie im Energiebereich besteht) als *Astyanax* und vermutlich länger in Höhlen lebt. Der Vergleich der Larvalentwicklung ober- und unterirdischer Individuen von *A. fasciatus* zeigt, daß die Augenreduktion im Laufe der Ontogenese das Körperwachstum nicht beeinflußt (WILKENS 1993). SCHEMMEL (1984, 18) weist außerdem darauf hin, daß Nahrungsmangel für Höhlen keineswegs charakteristisch sei und daß von Materialersparnis gar nicht die Rede sein könne, da die Augenhöhle der Höhlentiere weiterhin gewebegefüllt bleibe. Aus allen diesen Gründen ist

daher fraglich, ob Energieeinsparung einen nennenswerten Selektionsfaktor darstellt. Auch die große Variabilität bei der Augendegeneration und bei anderen Höhlenfischmerkmalen ist ein deutliches Indiz gegen einen Selektionsdruck in Richtung auf größere Ökonomie und spricht eher für das Fehlen einer stabilisierenden Selektion (WILKENS 1980; 1993; WILKENS et al. 1979, 136; WILKENS 1993; PETERS 1988, 164; PETERS 1992, 108f.; PETERS 1996, 251). Dagegen ist der Umfang der Variabilität der konstruktiven Merkmale (vgl. Abschnitt „Progressive Veränderungen“ weiter unten) viel geringer, weil auf diese ein Selektionsdruck wirkt (WILKENS 1993, 103).

Andere Erklärungsversuche wie Pleiotropie (Existenz von Genen, welche mit den rudimentären Strukturen korrespondieren und gleichzeitig für die Bildung anderer Merkmale erforderlich sind; CULVER 1982, 71ff.; ERBEN 1979, 120; WILKENS 1973, 49; FONG et al. 1995) sind ebenfalls umstritten oder bislang nicht testbar. WILKENS et al. (1979, 128) erwähnen auch Präadaptation als Voraussetzung für degenerative Entwicklungen bei Höhlentieren: „Für sie sind Höhlen schon Lebensräume, bevor der degenerative Evolutionsprozeß begonnen hat.“ CULVER schließt (1982, 74): Weder neutrale Mutationen noch Energiehaushalt bieten eine völlig befriedigende Erklärung für die regressive Evolution bei *Astyanax*. Und in der Zusammenfassung über die „regressive Evolution“ (Kapitel 4) stellt er fest, daß unser Verständnis von den Ursachen der regressiven Evolution in Höhlentieren sehr unbefriedigend sei.

Die regressiven Veränderungen bei unterirdisch lebenden Säugetieren hält NEVO (1999, 216ff.) für adaptiv, allerdings stellt er fest, daß die genauen Ursachen für die Augenrückbildung unbekannt seien (NEVO 1999, 218). NEVO diskutiert die mögliche Rolle von homeotischen Genen bei den Veränderungen der Augen sowie „gene tinkering“ (Einbau neuer genetischer Information in komplexe biologische Systeme) – diese Mechanismen müssen jedoch auf ihre Erklärungskraft erst noch getestet werden. Zum speziellen Merkmalssyndrom im Bereich der Ohren stellt NEVO (1999, 228) fest, daß es weder degeneriert noch rückgebildet sei; es sei perfekt an die Bedingungen der unterirdischen Lebensweise angepaßt.² Stochastische degene-

rative Prozesse könnten dafür nicht verantwortlich gemacht werden.

BANISTER (1984) hält das Konzept einer „regressiven Evolution“ für unbrauchbar und zumindest gegenwärtig für nicht testbar. Er vertritt die Auffassung, daß die Höhlentiermerkmale als spezielle Anpassung an eine spezielle Umwelt zu werten seien (S. 935). Die Anpassung bestehe in einer *Neotenie* (Geschlechtsreife im Larvalzustand); die Augen im Erwachsenenstadium seien mit denen im Jugendstadium identisch; sie seien nicht degeneriert, sondern hätten sich nicht weiterentwickelt. Auch die Entwicklung anderer Organe würde abgebrochen.³ Ähnlich äußern sich DRAL & BEUMER (1974) in ihrer Bewertung der Befunde der degenerierten Augen des Ganges-Flußdelphins *Platanista gangetica*; auch hier sei die Entwicklung vor Erreichen des Adultzustandes abgebrochen worden.⁴

3. *Aktive Repression?* SCHMIDT präsentiert in der Diskussion zu PETERS (1988) als eher spekulatives Argument, daß die Strukturverluste bei den Höhlenorganismen nicht durch Defektmutationen verloren gehen, sondern aktiv reprimiert werden und postuliert eine „Synthese von Repressorgenen aufgrund von Rückkopplungsvorgängen im kybernetischen System der Zellen und Organismen“ (SCHMIDT 1988, 172). PETERS entgegnet, daß unter diesen Um-

ständen bei Fischen, die wieder ans Tageslicht kommen, diese Repression wieder rückgängig gemacht werden sollte, so daß die Augen wieder ausgebildet werden. Das aber werde nicht beobachtet. SCHMIDT wiederum kontert, daß nach zu langer Zeit dieser Umkehrvorgang vielleicht nicht mehr möglich sei. Die Idee von SCHMIDT erscheint aber durchaus prüfbar und sollte bei Höhlenfischen *in statu nascendi* erprobt werden.

Genetische Studien. Genetische Studien können beispielweise anhand von Kreuzungsexperimenten durchgeführt werden, also wenn Arten mit und ohne Rudimentation zum selben Grundtyp gehören (s. KOSSWIG 1963, 205f.; vgl. Kriterium K6). In seinem Überblickswerk „Cave Life“ widmet CULVER (1982) diesem Bereich nur wenige Zeilen (S. 63-64), obwohl bei Höhlenorganismen die genannte Voraussetzung oft erfüllt ist. Es hat sich gezeigt, daß viele Genloci beim Prozeß der Augenrudimentierung und des Pigmentverlustes beteiligt sind: Für die Augendegeneration bei *Astyanax* nimmt WILKENS (1970, 1988) sechs bis sieben Loci an (vgl. PETERS & PETERS 1968, 212f.; PETERS 1992). Die einzelnen Gene tragen in additiver Weise etwa gleich stark zur Ausbildung (bzw. Rückbildung) der Augen bei (PETERS 1996, 248). Beim Pachonfisch (*Astyanax*) sind in mindestens sie-

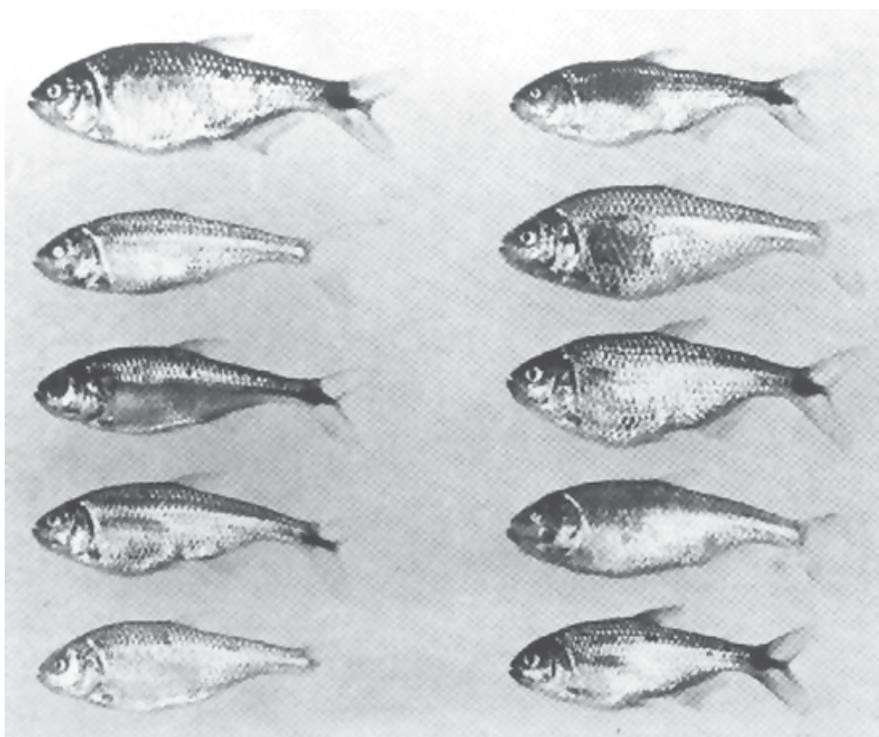


Abb. 63: Auswahl aus der F_2 -Generation *Astyanax* × *Anoptichthys*; links vollständig pigmentierte und rechts pigmentlose Tiere mit Übergängen von blind bis sehend. (Aus: Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung, Band 1, 1963, Wiedergabe mit freundlicher Genehmigung des Verlags)

Abb. 64: Habitus dreier Arten von *Ptomaphagus*-Käfern: a *P. brevior*, eine überirdisch lebende Waldform, b *P. hirtus* und c *P. longicornis*, höhlenbewohnende Arten. (Nach PECK 1986)

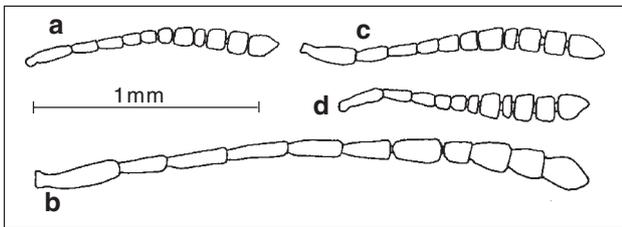
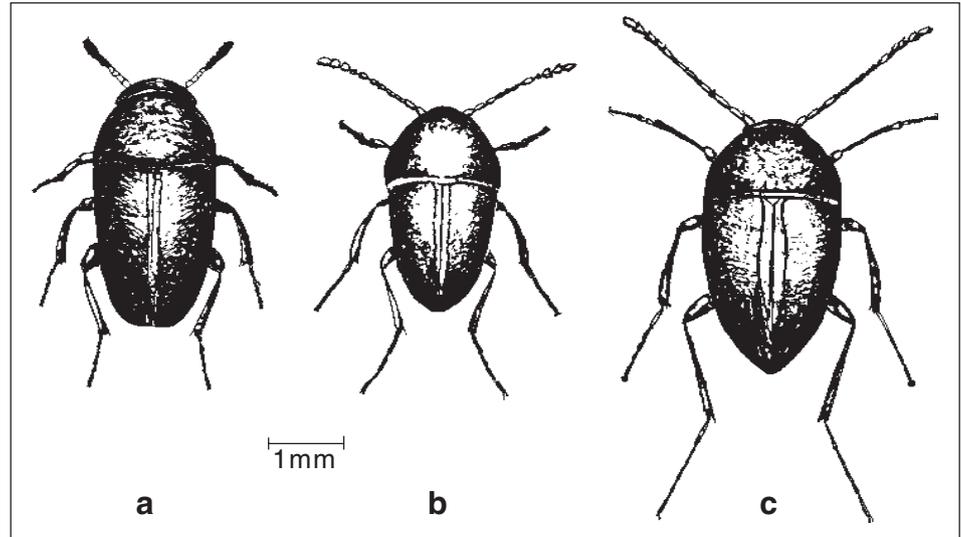


Abb. 65: Antennen mexikanischer *Ptomaphagus*-Käfer. a *P. elabra*, eine höhlenbewohnende Art mit großen Augen, b *P. troglomexicanus*, ebenfalls ausschließlich höhlenbewohnend, c *P. altus*, nur in Wäldern vorkommend, d *P. leo*, in Höhlen und Wäldern vorkommend. (Aus CULVER 1982, nach PECK)

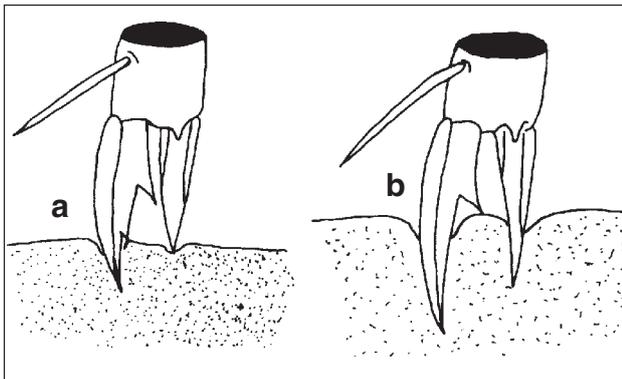


Abb. 66: Lage und Durchdringungsvermögen von Klauen auf feuchtem Lehm bei Collembolen der Familie Entomobryidae. a Nicht in Höhlen lebende Formen, b höhlenbewohnende Formen. (Aus CULVER 1982, nach CHRISTIANSEN)

ben Genloci die Normalallele des Flußfisches durch weniger aktive bzw. inaktive Allele ersetzt (PETERS et al. 1975, 116). Einige genetische Daten zeigen, daß die für die Augenreduktion verantwortlichen Gene in verschiedenen Populationen nicht dieselben sind. Dies macht

verschiedene Augenrudimentationsweisen bei verschiedenen Populationen und Arten verständlich. Es ist oft möglich, die mutmaßliche Ausgangspopulation höhlenbewohnender Arten ausfindig zu machen. In etlichen Fällen kreuzen sich Höhlen- und Oberflächenbewohner, so z. B. bei *Astyanax* und *Poecilia sphenops* (PETERS & PETERS 1968; große Variabilität der F_2 -Generation! – s. Abb. 63). Bei manchen Arten konnte ein Gradient der Rückbildungen festgestellt werden, nämlich eine zunehmende Verkümmern der Augen, je weiter die Individuen vom Höhleneingang entfernt leben.

In einer neueren Studie konnten YAMANOTO & JEFFERY (2000) allerdings zeigen, daß die Augenausprägung von der Anwesenheit eines einzigen Parameters abhängen kann, so daß eine sprunghafte Veränderung der Gestaltbildung eintritt: Wenn man während der Embryogenese die Linse des oberflächenlebenden *Astyanax mexicanus* in ein höhlenlebendes Exemplar einpflanzt, entwickelt sich ein ganz normales Auge. Umgekehrt führt die Entnahme der Linse zum Verkümmern des sich sonst normal entwickelnden Auges. YAMANOTO und JEFFERY (2000) schließen, daß die Linsen Signale abgeben, die die Augenentwicklung anschalten.

Progressive Veränderungen. Höhlentiere zeichnen sich aber nicht nur durch Rückbildungen mancher Organe aus, sondern auch durch eine Reihe spezieller Anpassungen. Die wichtigsten seien im folgenden geschildert (nach CULVER 1982, SCHEMMEL 1974; 1979; PECK

1986; WILKENS 1988; 1993; PETERS 1990): Höhlentiere haben oft mehr taktile und chemische Sensoren als Oberflächenbewohner (längere Extremitäten, größere Anzahl und Dichte der sensorischen Elemente, Abb. 64-67); sie zeichnen sich gewöhnlich (nicht immer) durch größere metabolische Ökonomie aus (Nahrungsmangel!), haben oft eine durchlässigere Cuticula (Anpassung an hohe Feuchtigkeit) und leistungsfähigere Feuchtigkeitsdetektoren, ein besser ausgebildetes System der Seitenlinienorgane, einige Gehirnteile sind größer. Beim Flußfisch *Astyanax* wurde ein angepaßtes Nahrungssuchverhalten beobachtet (der Anstellwinkel bei der Futtersuche ist schräg statt senkrecht, Abb. 68) und es werden in größerem Ausmaß Fettreserven angelegt (PETERS 1990, 6). In allen Fällen gibt es aber Ausnahmen. Nicht immer ist geklärt, ob die Veränderungen genetische Grundlagen haben.

Einige Besonderheiten zeigen sich auch in der *Ontogenese*: Höhlenbewohner zeigen hin und wieder Neotenie (s. o.), die Reproduktion ist oft verzögert, die Tiere produzieren eine geringere Anzahl von Eiern und größere Eier (das bedeutet größeren Nachwuchs) und sind langlebiger. Die Unterschiede sind aber nicht extrem (CULVER 1982, 55).

Die konstruktiven Züge der Höhlenanpassungen sind nicht gleichzusetzen mit dem Erwerb neuer Konstruktionen. Es handelt sich lediglich um eine quantitative Ausweitung bereits vorhandener Merkmale (PETERS 1990, 8). Es gibt keine Anzeichen dafür, daß die Vermehrung des Dotters im Ei oder die erhöhte Fettspeicherkapazität des Höhlensalmers mit einer qualitativen Veränderung der beteiligten Substanzen einhergeht. Ebensovienig hat sich die Struktur der Geschmacksknospen gewandelt oder die Empfindlichkeit des Geschmackssinnes verändert (PETERS 1990, 8). Die größere Verbreitung der Geschmacksknospen auf dorsale und ventrale Kopfreionen (Abb. 67) erfolgte dadurch, daß Modifikatorgene durch Mutation außer Kraft gesetzt wurden, „wodurch das grundsätzliche genetische Programm für die Ausbildung von Geschmacksknospen auf der Kopfoberfläche dereprimiert wird. Hier ergibt also die Inaktivierung von Polygenen eine konstruktive Merkmalsänderung, was als rekonstruktive Evolution bezeichnet wird“ (PE-

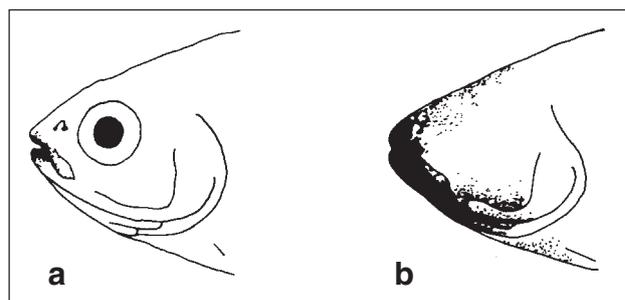


Abb. 67: Geschmacksknospenbesatz (a) von *Astyanax* und (b) von der blinden Höhlenform. (Nach PETERS 1990)

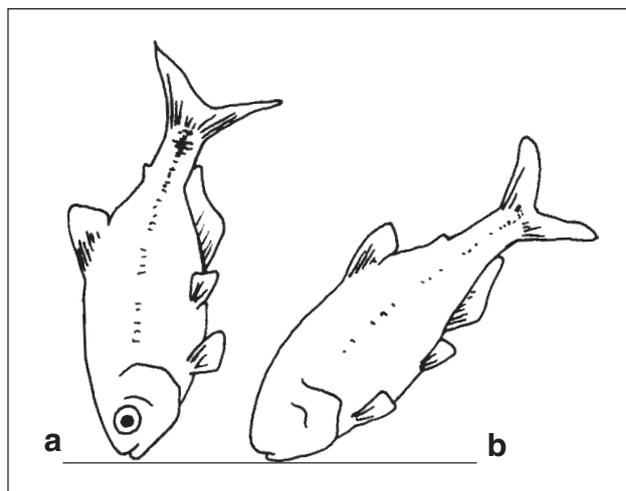


Abb. 68: Anstellwinkel bei der Futtersuche von *Astyanax* (a) bei Dunkelheit und (b) von der blinden Höhlenform. (Nach PETERS 1990)

TERS 1990, 10; vgl. PETERS 1992). „Was sich phänotypisch wie eine konstruktive Evolution ausnimmt, ist genotypisch gesehen ein regressiver Wandlungsprozeß“ (PETERS 1990, 8).

Flugunfähigkeit bei Insekten und Vögeln

Zahlreiche Insekten und Vögel haben rückgebildete Flügel. Unter den heutigen Vögeln ist etwa 1% flugunfähig, unter den Insekten sind es ca. 5%, in manchen Insektenordnungen bis zu 40% (ROFF 1994, 652). Gelegentlich kommen flugunfähige und flugfähige Formen innerhalb derselben Art, manchmal sogar in derselben Population vor (ROFF 1994, 639). Der Übergang zu fluglosen Formen muß häufig unabhängig (konvergent) erfolgt sein. Das weitverbreitete Phänomen wurde intensiv erforscht. Besonders bekannt sind die Lehrbuchbeispiele von

flügellosen Insekten auf den Kerguelen-Inseln im Südpazifik und die flugunfähigen Laufvögel (vgl. Abschnitt 6.4). Häufig wird die Flugunfähigkeit auf die Insellage und die dort vorhandene geringe Selektion einerseits und auf die Gefahr des Verwehtwerdens geflügelter Formen andererseits zurückgeführt, doch beschränkt sich das Phänomen bei weitem nicht auf Inseln. Vielmehr ist mindestens bei den Insekten der Anteil flugunfähiger Arten auf Inseln nicht auffällig erhöht (ROFF 1990), abgesehen von sehr kleinen Inseln. Bei manchen Vögeln ist ein Zusammenhang von Flugunfähigkeit und Leben auf Inseln jedoch wahrscheinlich; allerdings fehlt eine statistische Analyse als Beweis (ROFF 1994, 647f.).

Die Umstände, die zu sekundärer Fluglosigkeit führen, sind offenbar recht komplex. Einerseits erlaubt Flugfähigkeit größere Beweglichkeit, andererseits kostet das Fliegen sehr viel Energie, die für andere Aufgaben damit nicht zur Verfügung steht, insbesondere für die Produktion von Nachkommen (ROFF 1990, 390f.). So macht die Flugmuskulatur bei den meisten Insekten 10-20% der Körpermasse aus, bei Vögeln beträgt dieser Anteil 17-22%. Flugunfähigkeit kann angesichts dieser Zusammenhänge am ehesten dann erwartet werden, wenn Mobilität nicht wichtig ist. Dies ist der Fall in stabilen Lebensräumen, die Wanderungen gewöhnlich nicht erfordern; dagegen besteht in räumlich und zeitlich heterogenen Umwelten ein Selektionsdruck auf Beibehaltung des Flugvermögens. Statistische Auswertungen von Anteilen flugunfähiger Arten in verschiedenen Lebensräumen konnten diesen Zusammenhang bestätigen. Andere Ursachen wurden bislang nicht nachgewiesen. Angesichts vieler offener Fragen schließt ROFF (1990, 413) seinen Überblicksartikel mit den Sätzen: „Thus the question of what factors favor the evolution of flightlessness is far from being answered.“

Manche Insekten werfen ihre Flügel unter bestimmten Umständen ab, um ihre Energie mehr in die Fortpflanzung zu stecken. Bemerkenswert ist, daß geflügelte Insekten Voranpassungen für den Fall des Flügelverlustes besitzen. Dies konnte ROFF (1989) durch Experimente plausibel machen. Er untersuchte zwei Schrecken-Arten (*Teleogryllus oceanicus* und *Gryllus firmus*), die natürlicherweise ihre Flü-

gel nicht abwerfen. Deren Flügel wurden entfernt. Dies hatte bei beiden Arten zur Folge, daß die Rate der Ei-Produktion erhöht wurde, wenn auch die Gesamt-Fruchtbarkeit nicht anstieg. Als weitere Folge wurde die Flügelmuskulatur abgebaut. Da bei den beiden Insektenarten natürlich vorkommender Flügelabwurf unbekannt ist, liegt hier offenbar eine Voranpassung vor – ein Einrichtung für einen potentiellen Fall. Es stellt sich die Frage, welche Selektionsdrücke eine physiologische Antwort „bereitstellen“ konnte, wenn zuvor gar kein Bedarf für diese Reaktion vorhanden war. Hier kann an eine polyvalente Stammform gedacht werden (vgl. Abschnitt 1.3), die für verschiedene Umweltsituationen bereits ausgerüstet ist, bevor diese eintreten.

Weitere Beispiele

Bei Tiefseefischen, die unterhalb der Schwelle zur absoluten Lichtlosigkeit leben, kommt wie bei Höhlentieren Augendegeneration vor (z. B. MUNK 1965). Bemerkenswert ist dabei, daß bei Tiefseefischen, welche Leuchtorgane besitzen, nie eine Augendegeneration beobachtet wurde (MUNK 1965, 29).

Augendegeneration ist ebenfalls weit verbreitet bei unterirdisch lebenden Organismen wie Maulwurfarten und Blindwühlen (z. B. LEWIS 1983; NEVO 1979; 1999; STORCH & WELSCH 1973; WELSCH & STORCH 1981; vgl. Abschnitt 7.4) und kommt auch bei in Trübwasser lebenden Delphinen (PILLERI 1977; PEIXUN et al. 1980), bei Weichtieren, Amphibien, Insekten, Krebsen und Tausendfüßlern (KRUMBIEGEL 1961, 20ff.) vor.

Interessante Fälle degenerativer Mikroevolution werden gelegentlich auch bei Inselorganismen beobachtet. CARLQUIST (1974) berichtet beispielsweise über den Verlust von Verbreitungsmechanismen bei Inselpflanzen: Die Inseln gehen ursprünglich auf eine Samenverbreitung über weite Entfernungen zurück; nachdem sie etabliert war, haben verschiedene Inselarten jedoch ihre Verbreitungsmöglichkeiten verloren. Ein Beispiel: Die auf Hawaii endemischen Arten der Gattung *Canavalia* besitzen große, schwimmunfähige und wasserdurchlässige Samen. Zwölf andere Arten die-

ser Gattung haben schwimmfähige und/oder wasserundurchlässige Samen. Daher ist anzunehmen, daß die Vorläufer der hawaiischen Arten Samen mit diesen Eigenschaften hatten, diese jedoch später verloren (CARLQUIST 1974, 430).

Einige Schnecken zeigen einen Abbau ihres Gehäuses: „Die bekannte Wegschnecke *Limax* hat noch einen Mantelrest, der als kalkige, zarte Schale unter der Rückenhaut liegt. Bei der Gattung *Arion* aber ist die Rudimentation noch weiter fortgeschritten. Ein Mantelrest umgibt Kalkkörnchen als letzten Rest einer einstigen Schneckenschale. Bei manchen Gattungen aber ist das Gehäuse sogar noch an der jungen Schnecke vorhanden und erlaubt dem Tier einen teilweisen Rückzug in das Haus hinein, aber mit zunehmendem Wachstum bleibt das Haus an Größe zurück und bietet, wie bei *Parmacella*, dann überhaupt keinen Schutz mehr“ (KRUMBIEGEL 1961, 35). In diesem Zusammenhang erwähnt KRUMBIEGEL auch Bernsteinschnecken (*Succinea*), deren zartem Haus er kaum sonderliche Schutzwirkung zubilligt. Vielleicht stellt es einen Schutz gegen Austrocknung dar.

Besonders interessante Beispiele sind Organismen, bei denen bestimmte Organe *restlos* verschwunden sind. Das „Verschwundensein“ kann offenbar nur aus theoretischen Überlegungen gefolgert werden. So haben Blindwühlen (Gymnophionen) keine Spur von Beinen (WELSCH & STORCH 1981); ihre Amphibien-Vorfahren sollen sie verloren haben. Einige Wirbellose (Weichtiere, Würmer, Insekten, Krebse) sind völlig augenlos, so z. B. der Tiefseekrebs *Villemoesia crucifera* oder der Skorpion *Belisarius xambeui* (KRUMBIEGEL 1961, 23ff.). Es gibt offenbar keinen Befund, der darauf hindeutet, daß die Vorfahren dieser Organismen Augen hatten – anders als bei Organismen mit Augenrudimenten.

Dauer des Zeitraums der Rückbildung

Für eine rein regressive Rudimentation sind keine langen Zeiträume erforderlich, wie folgende Befunde belegen:

- Stummelflügeligkeit von Insekten ist manchmal auf bestimmte Gegenden be-

schränkt, also eine Eigenart einzelner geographischer Rassen (KRUMBIEGEL 1961, 14; Abb. 57); für die Entstehung neuer Rassen muß kein großer Zeitraum veranschlagt werden.

- Bei einigen Höhlentieren wird die Rudimentationsdauer auf ca. 10.000 Jahre geschätzt, bei anderen rechnet man mit der zehnfachen Zeitspanne. Diese Zahlen werden von geologischen Daten abgeleitet (CULVER 1982; dieser Aspekt kann hier nicht weiter verfolgt werden). WILKENS et al. (1979, 139) weisen darauf hin, daß, was die Zeitvorstellungen über den Ablauf regressiver Evolutionsprozesse betrifft, sehr scharf unterschieden werden müsse zwischen solchen, die unter Selektionseinfluß stehen und solchen, die selektionsfrei verlaufen. Für die letzteren müsse ein Zeitraum veranschlagt werden, der etwa der Dauer des Pleistozäns entspricht (s. auch WILKENS 1973). In einer neueren Arbeit weist WILKENS (1993, 103) darauf hin, daß das Tempo regressiver Evolutionsprozesse nicht höher ist als das konstruktiver (im Sinne mikroevolutiver Optimierung).

- Rudimentation ist durch *Züchtung* möglich, z. B. beim Blütenstand des Blumenkohls. Es ist beobachtet worden, daß bei Rudimentation einer Körperstruktur durch Tierzucht Verhaltensweisen nicht mitrudimentiert wurden (KRUMBIEGEL 1961, 69ff.). Damit ist in Frage gestellt, ob in anderen Fällen, in denen eine körperliche Rudimentation, aber keine entsprechende ethologische vorliegt, lange Zeiträume der Rudimentation angenommen werden *müssen*.

- Rudimentation ist durch eine einzige oder wenige Mutationen möglich (z. B. GRÜNEBERG & WICKRAMARATNE 1974; CRARY & FOX 1975; PENCZAK 1973; JANSEN & SANYAL 1984; FITE et al. 1983; TAYLOR & SNEED 1986), was besonders bei der Fruchtfliege *Drosophila* gut untersucht ist. Solche Mutationen können sich in einer Population aber nur dann durchsetzen, wenn die entsprechend mutierten Formen Gründerindividuen einer neuen Population werden, die unter Bedingungen lebt, in denen trotz Rudimentation ein Überleben möglich ist (Flaschenhals-Effekt, Gendrift, s. u.). In einem solchen Fall ist Rudimentation eines Organs möglich, ohne daß es ausgeprägte Variabilität zeigt (vgl. Variabilitäts-Kriterium K5 in Abschnitt 6.4). Regressive Rudimentationen können u. U. also

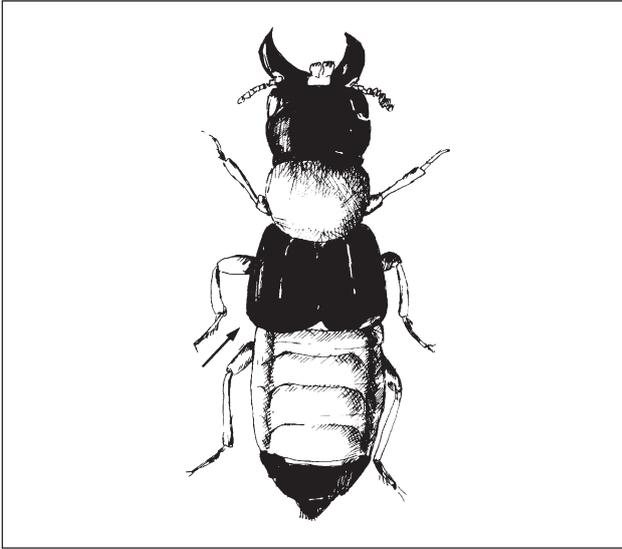


Abb. 69: Der Kurzflügler *Oxyporus rufus*. Der Pfeil zeigt auf eine der beiden Flügeldecken. (Nach ZAHRADNIK 1976)

in neue selektionsstabilisierte Gleichgewichte führen, wenn ein Gründereffekt vorliegt.

- In einem Beitrag über die „Evolution der Flugunfähigkeit bei Vögeln und Insekten“ (Anonymus 1983, 360f.) wird auf das Vorkommen von flugfähigen und flugunfähigen Arten verwiesen, die so nahe miteinander verwandt sind, daß für die Manifestation der Degeneration Zeiträume von weniger als tausend Jahren möglich scheinen. „Noch eindrucksvoller dokumentiert die Ente *Anas aucklandica* die rasche Evolution. Eine fliegende Unterart kommt auf Neuseeland und der Campbell-Insel vor, eine flugunfähige auf der Auckland-Insel“ (S. 361). Nach Kriterium K6 (S. 115; Zugehörigkeit zum selben Grundtyp) liegt hier zweifelsfrei Rudimentation vor.

- HICKS et al. (1976) berichten von Kreuzungen zwischen zwei Tabak-Arten (*Nicotiana debneyi* und *Nicotiana tabacum*) mit rudimentären und sterilen Staubblättern der Mischlinge; auch hier liegt Rudimentation in kurzer Zeit vor.

Schlußfolgerungen

Die geschilderten Veränderungen fallen in den Bereich der Mikroevolution (s. Abschnitt 6.6). Ihre genetischen Grundlagen sind oft nur wenig bekannt oder umstritten. Als Ursache für die regressiven und progressiven Veränderun-

gen beim Höhlenfisch *Astyanax* vermutet WILKENS (1988) Änderungen im Bereich der Regulationsgene. Die Befunde geben keine Hinweise darauf, daß durch die bekannten Evolutionsmechanismen evolutionäre Neuheiten (hier Umkonstruktionen rudimentierter Strukturen – neoplastische Rudimentation – oder Neukonstruktion von Strukturen zur Kompensation rudimentierter Strukturen – metaplastische Rudimentation) entstehen können.

Nicht alle als „degeneriert“ interpretierten Strukturen (wie wir sie bei den Höhlenfischen kennengelernt haben) legen einen Rückbildungsvorgang nahe. So müssen beispielsweise die kurzen Flügeldecken der Kurzflügler (Staphylinidae, Abb. 69) nicht unbedingt durch Rudimentation gedeutet werden (vgl. KRUMBIEGEL 1961, 43), denn auch hier dienen die Flügeldecken als Schutz, da die häutigen Flügel mehrmals längs und quer gefaltet unter den Flügeldecken liegen. Die schlanken Körper und die stark verkürzten Flügeldecken bedingen eine höhere Flexibilität des Abdomens und sind daher eine Einrichtung für das Leben in engen Spalträumen (SIEWING 1985).

Die Flügel der Kiwis, der Kasuare und Emus sind gegenüber voll ausgebildeten Flügeln zwar rudimentär, in diesen Fällen existieren aber keine nahe verwandten, kreuzbaren Arten, die funktionsfähige Flügel haben; die genannten Vogelarten stehen isoliert im System der Tiere und werden in eigene Familien oder sogar eigene Ordnungen gestellt (EIBL-EIBESFELDT et al. 1968; SIEWING 1985; CAMPBELL & LACK 1985). Eine definitive Entscheidung, ob eine Rudimentation vorliegt, kann daher nicht getroffen werden (vgl. Abschnitt 6.3).

Hier könnte also das Kriterium K6 (Zugehörigkeit zum selben Grundtyp) greifen (Abschnitt 6.5). Im Rahmen der Evolutionstheorie kann allerdings eingewendet werden, daß vermittelnde Formen ausgestorben sein könnten. Dieses Argument ist nicht zu widerlegen, aber so lange hypothetisch, als entsprechende Funde fehlen. Nach DROST (1974, 299) geben die paläontologischen Befunde hierzu jedoch wenig Aufschluß, da die fossilen Verwandten dieser Vögel bereits die Eigenschaften der heutigen Formen besaßen. Derselbe Autor betont jedoch, daß diese Arten auch typische Eigenschaften der flugfähigen Vögel besitzen wie

z. B. pneumatisierte Knochen, und leitet daraus die Abstammung dieser Formen von flugfähigen Vorfahren ab (Ähnlichkeitsargument; vgl. auch Abschnitt 6.4).

Zusammenfassung

Die meisten Fälle regressiver Rudimentation scheinen durch mikroevolutive Prozesse erklärbar zu sein (Höhlentiere), insbesondere wenn ein Genaustausch zwischen Arten mit rudimentärem Organ und Arten mit dazu homologem Vollorgan vorliegt. In anderen Fällen (wenn kein Genaustausch vorliegt) beruht die Deutung durch Rudimentation auf der Feststellung (oder Vermutung) einer Homologie zwischen rudimentärem Organ und Vollorgan (vgl. Kriterium K3, S. 109).

7.3 Rudimentäre Strukturen mit neuer Funktion (neoplastische Rudimentation)

Als Fallbeispiel betrachten wir die Schwingkölbchen (Halteren) der Zweiflügler (Abb. 70). Morphologisch (vgl. Kriterium K3, S. 109) kann man diese Struktur als rudimentiert im Vergleich zur Flügelstruktur ansehen. Form und Funktion der Schwingkölbchen wären gleichzeitig eine Sonderanpassung, die einen makroevolutiven Entwicklungsschritt voraussetzen würde. Neben veränderten Strukturen (einschließlich des mit den Schwingkölbchen verbundenen Gleichgewichtssinnes) sind veränderte Verhaltensweisen erforderlich. In einem evolutionstheoretischen Kontext muß hier demnach eine neoplastische Rudimentation angenommen werden: Eine rudimentierte Struktur nimmt einen neuen Gebrauchswert an. Diese Deutung basiert aber alleine auf der Feststellung der Homologie (der Lage) vom Schwingkölbchenpaar der Zweiflügler und dem zweiten Flügelpaar anderer Insekten. Auch hier ist SCADDING (1981; 1982) zuzustimmen, daß Rudimente nicht mehr beweisen als ihre Homologie. In diesem Fall kann es keinen Zweifel geben, daß die betrachtete Struktur auch ohne Vorgabe einer Ursprungstheorie in ihrer Funktion verstehbar ist.



Abb. 70: Ein Zweiflügler mit deutlich erkennbaren Halteren (Schwingkölbchen; Pfeil).

Weitere Beispiele, bei denen in gleicher Weise argumentiert werden kann, sind Sproß-, Blatt- und Nebenblattdornen oder Nebenblattdrüsen (WEBERLING 1956).

7.4 Substitution der Funktion durch ein anderes Organ (metaplastische Rudimentation)

Wie oben ausgeführt, zeichnen sich viele Höhlentiere nicht nur durch Regressionen mancher ihrer (weniger wichtig gewordenen) Organe aus, sondern auch durch besondere „progressive“ Anpassungen, zum Beispiel den „Ausbau“ einiger Sinnesorgane. Man kann dies als Kompensation des Verlustes werten, der durch die Augendegeneration entstanden ist. Im Falle der Höhlentiere bewegen sich diese progressiven Veränderungen im mikroevolutiven Rahmen, d.h. es wurden keine prinzipiell neuen Strukturen entwickelt. (Letzte Sicherheit in dieser Einschätzung können nur genetische Studien erbringen; hier ist bisher zu wenig bekannt, so daß meist nur aufgrund morphologischer Merkmale geurteilt werden kann.) Kompensationen sind allerdings nicht generell zu beobachten (KOSSWIG 1960, 36): Der blinde und völlig pigmentlose Höhlenfisch *Typhlogarra* soll nicht reicher an Sinnesknospen sein als seine oberirdisch lebenden sehtüchtigen und pigmentierten Verwandten. Umgekehrt wurde beim Gemeinen Flohkrebs (*Gammarus pulex*) aus Harzer Bergwerken eine Vermehrung der Sinnesorgane an den Antennen festgestellt,

obwohl diese Tiere ganz normale Augen besitzen.

Insgesamt kann man die Höhlentiere als speziell angepasste und eingemischte Rassen oder Arten jeweils innerhalb eines Grundtyps betrachten.

Ein weiteres Beispiel: Die „Flügelung“ des Stengels beim Flügelginster (*Genista saggitalis*), die einen Ausgleich für die kleinen Laubblätter darstellt, dürfte als Ergebnis einer Grundtypvariation angesehen werden, da der Flügelginster und andere, ungeflügelte *Genista*-Arten zum selben Grundtyp gehören (Abb. 60).

Es gibt aber auch eine Reihe von Fällen, in denen diese Deutung nicht so naheliegend ist, weil Übergangsformen zwischen Arten mit und ohne Rudimentation nicht bekannt sind oder die Zugehörigkeit zum selben Grundtyp nicht gegeben ist. In diesen Fällen sind es jedoch nicht in erster Linie die Befunde, die zur Deutung durch Regression führen, sondern die zugrundegelegte Evolutionstheorie. Die evolutionstheoretische Argumentation lautet hier ähnlich wie bei der neoplastischen Rudimentation.

WILKENS et al. (1979, 128ff.) nennen einige Beispiele: „So konnten beispielsweise die Phalangen II, IV und V der Pferdeextremitäten nur in dem Maße zurückgebildet werden, wie die konstruktive Entwicklung von III ihre Tragfähigkeit verstärkte. Gewisse Korrelationen zeigen sich auch zwischen dem Grad der Extremitätenreduktion und der Rumpfwirbelzahl bei verschiedenen Amphibien (*Amphiuma*, *Proteus*) und Reptilien, indem mit der Vermehrung der Zahl der Rumpfwirbel eine schlängelnde Fortbewegungsweise an die Stelle der gehenden tritt. Entsprechende Beziehungen dürften zwischen der Reduktion der Hinterextremitäten und der konstruktiven Entwicklung der Schwanzflosse sowie dem Verlust des Haarleides und der Entwicklung einer subkutanen Fettschicht bei Walen bestanden haben.“ (Zu den Walartigen siehe weiter unten.)

Sukkulente Pflanzen (z. B. Kakteen) haben oft stark zurückgebildete Blätter, z. B. Dornen statt flächiger Blätter. Der Photosynthese-Ausfall wird durch den verdickten und ergrünten Stengel (bzw. Stamm) ausgeglichen – ein typischer Fall von metaplastischer Rudimentation.

Im evolutionstheoretischen Rahmen wird diese als Folge verschiedener Selektionswirkungen gedeutet: Einerseits müssen die in heißen Regionen lebenden Pflanzen sparsam mit Wasser umgehen, andererseits kann auf Photosynthese nicht verzichtet werden. Das „Rezept“ der Sukkulenten ist eine Verstärkung der Photosynthese des Stengels und die Rückbildung der flächigen Pflanzenteile, die vor allem für größeren Wasserverlust verantwortlich sind. Diese Strategie erfordert zwar eine erhebliche Umkonstruktion; doch sie könnte durch „Mikroevolution“ erklärt werden, wenn man eine polyvalente Stammform plausibel machen kann, deren genetisches Repertoire verschiedene Wuchsformen bereits beinhaltet.⁵ Die wesentlichen Argumente für die evolutionstheoretische Deutung sind wieder Ähnlichkeiten (Lage-Homologien). In diesem Fall können auch Selektionsdrücke angegeben werden. Das Vorliegen eines Selektionsdruckes ist allerdings nur eine notwendige und keine hinreichende Bedingung für eine evolutive Veränderung. In anderen Fällen ist es äußerst schwierig, Selektionsdrücke anzugeben, die zu degenerativen Veränderungen (regressiver, neoplastischer oder metaplastischer Art) geführt haben können. Das gilt z. B. für die Ursachen, die zur Entwicklung der Wale geführt haben. Was soll ein Huf- oder Raubtier dazu bewegt haben, seine landlebende Existenzweise zugunsten der wasserlebenden aufzugeben? Inwieweit neuere Fossilfunde zur Klärung dieser Frage beitragen, wird weiter unten diskutiert.

Schlängelnde Fortbewegung

Das oben zitierte Beispiel des „Ineinander- bzw. Übereinandergreifens“ der Extremitätenreduktion und der Entfaltung intensiver Schlängelbewegungen dank verlängerter Rumpfwirbelsäule bei Lacertiliern (Eidechsenartige) kann dagegen im evolutionstheoretischen Rahmen relativ schlüssig gedeutet werden, weil Übergangsformen funktionell möglich sind und auch existieren (s. u.). GANS (1975) stellte einige Indizien zusammen, die darauf hindeuten, daß die Rudimentation der Extremitäten im Zusammenhang mit der Verlängerung des Körpers steht und ein sekundäres Ergebnis dar-

stellt. Einen Überblick über evolutionäre Mechanismen des Verlustes von Gliedmaßen gibt LANDE (1978).

Das Vorliegen einer relativ kontinuierlichen Reduktions- und Umbaureihe ist für eine Schöpfungsbiologie relativ schwierig zu deuten, denn die notwendigen Veränderungen scheinen nicht mikroevolutiv erwerbbar zu sein (SEWERTZOFF 1931; KOSSWIG 1960). Die Muskulatur der Schlangen ist gegenüber dem allgemeinen „Reptilien-Bauplan“ kompliziert verändert (PETZOLD 1984, 22). Es scheint sich um ein Zusammenwirken regressiver und konstruktiver Prozesse im Sinne der Makro-Evolutionstheorie zu handeln. Zwischen den Extremen der normalen vierfüßigen und der rein schlängelnden Fortbewegungsweise gibt es sehr viele Übergangsformen unter heute lebenden Echsen (SEWERTZOFF 1931), alleine innerhalb der Familie der Anguidae, deren bei uns bekanntester Vertreter, die Blindschleiche *Anguis fragilis*, äußerlich keinerlei Andeutungen von Extremitätenresten, jedoch ein Schulter- und Beckengürtelrudiment besitzt. In 10 Eidechsenfamilien gibt es einzelne Gattungen oder Arten mit verschiedenem Ausmaß von Gliedmaßenrückbildung (PETZOLD 1971). „Schlängelbewegung als einzige Form der Lokomotion gibt es nur bei Reptilien mit stark verlängerter Rumpfwirbelsäule. Schlängeln (z. B. auf glatter Unterlage) kennen wir auch bei Lacertiliern mit relativ kurzer Rumpfwirbelsäule, und schließlich gibt es auch Formen mit vermehrter Zahl von Rumpfwirbeln, die ihre Extremitäten 'noch nicht' verloren haben“ (KOSSWIG 1960, 39). Bei den Riesenschlangen finden sich Beckengürtelreste mit Ansätzen von Ober- und Unterschenkel (KRUMBIEGEL 1961, 49). Im Rahmen einer Schöpfungsbiologie stellt sich hier wieder die Frage, ob eine polyvalente Stammform denkbar ist, in deren Repertoire ein erhebliches Spektrum an Fortbewegungsmöglichkeiten bereits verwirklicht bzw. genetisch verankert war.

SEWERTZOFF konnte beim zu den Schleichen gehörenden Scheltopusik *Ophisaurus apodus* bei Individuen der gleichen Population am winzigen Rest der Hinterextremität Unterschiede feststellen (vgl. Kriterium K5, S. 114), gleichzeitig fand er im Gebiet der verlängerten Rumpfwirbelsäule, dem Organ, welches kompensa-

torisch die Fortbewegung übernimmt, Variabilität (KOSSWIG 1960, 27). Bemerkenswert ist auch, daß manche Schleichenarten, die schlängelnd kriechen, alle vier Gliedmaßen als kurze Stummel aufweisen. Diese werden zum Nachschieben des Körpers gebraucht, obwohl sie kaum von ernstlicher mechanischer Bedeutung sind (KRUMBIEGEL 1961, 49). Hier stellt sich nochmals (wie in Abschnitt 6.5) die Frage, ab welchem Ausmaß die Variabilität als Indiz für Rudimentation gewertet werden soll. Eine mikroevolutive Entwicklung (also nur regressive Rudimentation) erscheint möglich, wenn eine Lebensweise denkbar ist, bei der je nach vorhandenem Untergrund abwechselnd ein Schlängeln oder ein Kriechen mit Hilfe von Extremitäten sinnvoll ist.

Polyvalente Stammformen?

Eine mikroevolutive Entwicklung kann also immer dann angenommen werden, wenn eine polyvalente Stammform denkbar ist, die *beide* (bzw. alle) in Rede stehenden Eigenschaften besitzt (was im eben besprochenen Falle der Reptilien nur in Grenzen möglich scheint). Dazu nennen wir folgende Beispiele (nach KOSSWIG 1960; 1963):

Zwei im Bosphorus vorkommende Fischarten der Gattung *Lepadogaster* (Familie Gobiesocidae, Schildbäuche) weisen ihrem Lebensraum entsprechend einen ausgezeichneten Anpassungsfarbwechsel auf. Statt des unter Fischen weitverbreiteten schwer löslichen Melanins enthalten die dunklen Chromatophoren dieser Arten einen leicht löslichen Farbstoff (kein Carotinoid), der nur in Bindung an ein Protein schwarzviolett aussieht, funktionell aber das Melanin echter Melanophoren durchaus ersetzt. Die eine der beiden *Lepadogaster*-Arten, *L. de candollei*, besitzt zwischen zahllosen violetten Chromatophoren eingestreut eine verschwindend geringe Zahl von echten Melanophoren, die zur Gesamtfärbung des Fisches nichts beitragen. Dieser Befund kann evolutionstheoretisch als metaplastische Rudimentation gedeutet werden, wobei „hier ein regressiver und ein konstruktiver Prozeß Hand in Hand gegangen“ sein sollen (KOSSWIG 1960, 22). Unter der schöpfungstheoretischen Voraussetzung ist

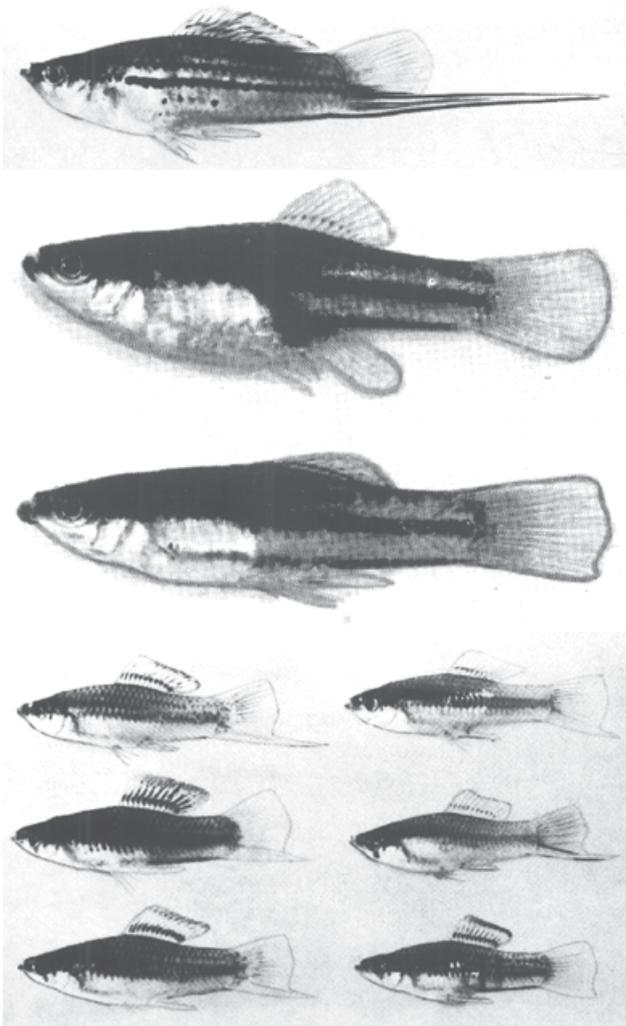


Abb. 71: Oben: Männchen von *Xiphophorus helleri*; Mitte: Weibchen und Männchen von *X. pygmaeus* (Mitte); unten: F₂-Generation *X. helleri* × *X. pygmaeus*, mehrere Männchen. (Aus: Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung, Band 1, 1963, Wiedergabe mit freundlicher Genehmigung des Verlags)

zwar auch eine Rudimentation denkbar, man wird jedoch postulieren, daß die Stammformen *beide* Systeme dunkler Farbzellen besaß (polyvalente Stammform), was bei den Blenniiden (Schleimfische) tatsächlich der Fall ist. Die Art der Rudimentation wäre in diesem Fall ausschließlich regressiv.

Schwertträger. Ein zweites Beispiel (Kosswig 1963, 224ff.): Einige Arten lebendgebärender Karpfen aus der Tribus Xiphophorini (Schwertträger) besitzen im männlichen Geschlecht als sekundäres Geschlechtsmerkmal ein langes Schwert (Verlängerung der unter-

sten Strahlen der Schwanzflosse), das sich unter Sexualhormoneinfluß ausbildet und eine Rolle bei der Balz der Männchen (Wiegebalz) spielt (Abb. 71). Andere Arten haben ein kürzeres Schwert oder sind schwertlos. Bei letzteren kann durch Hormonbehandlung ein ganz kurzes Schwertchen erzeugt werden. Es hat sich gezeigt, daß der Besitz eines Schwertes bei der Wiegebalz nur eine untergeordnete Rolle spielt. Auch im Sozialverhalten soll es keine bedeutende Rolle spielen. Kosswig (1963, 227) wertet diesen Befund so: „Im Schwert der Xiphophorini haben wir ein Beispiel 'konstruktiver' Evolution in dem Sinne vor uns, daß eine Struktur ausgebildet wurde, deren biologische Bedeutung allerdings zu gering ist, oder fehlt.“ Die gegenteilige Auffassung, es handle sich um einen Fall von Rudimentation, möchte Kosswig nicht ausschließen, hält sie aber aus verschiedenen Gründen (S. 235) für weniger wahrscheinlich.

Als Argumente für eine konstruktive Evolution führt Kosswig (1963) an: 1. Der schwertlose Zustand sei sicher der ursprüngliche gewesen. – Dabei handelt es sich aber offenbar nur um eine aus der Evolutionstheorie abgeleitete Vorgabe. 2. Die vielen Gene, welche die Ausprägung des Schwertes beeinflussen, sind homozygot, was mit der Annahme einer Rudimentierung dieser Struktur bei anderen Xiphophorini nicht vereinbar sei (S. 235). Dagegen muß man sich fragen, welche Selektionsdrücke diese doch recht komplexe Struktur entstehen lassen konnten, wenn sie doch fast bedeutungslos sein soll. Kosswig meint dazu (S. 235): „Wiederum wird unter diesen Umständen die Vermutung nahe gelegt, daß Selektion nicht im Hinblick auf ein 'schöner' gestaltetes Schwert erfolgte, sondern daß das Schwert nur ein Indikator für andere, z. B. physiologisch selektionswertige Fähigkeiten war und noch ist.“ Dieser postulierte Zusammenhang ist jedoch nicht durch Daten gestützt.

Neuere molekularbiologische Studien und das daraus abgeleitete unsystematische Auftreten des Schwertchens in verschiedenen Arten (Abb. 72) sprechen dafür, daß die „Schwert“-Gene in den Ausgangsformen bereits vorhanden waren und später unterschiedlich exprimiert wurden, so daß es zu einem wiederholten Verlust und erneuten Auftreten im Laufe

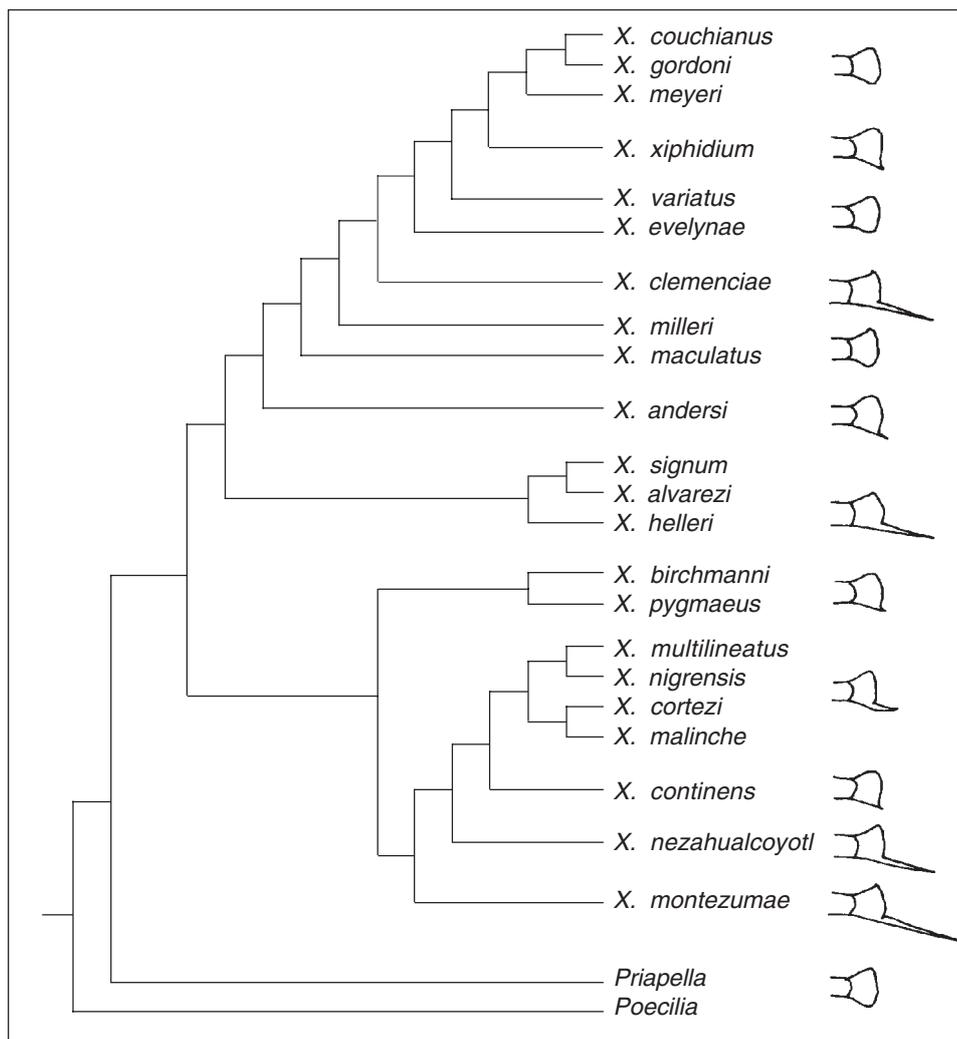


Abb. 72: Dendrogramm nach DNA-Sequenzen (X. = *Xiphophorus*). Rechts ist die Ausbildung der Schwanzflosse mit dem Schwertchen dargestellt. Die unsystematische Verteilung des Schwertchens legt nach MEYER (1997) nahe, daß dieses Merkmal in einer polyvalenten Stammform bereits vorhanden war und mehrfach verlorengegangen ist. (Nach MEYER 1997)

der Artaufspaltungen kam (MEYER 1994; MEYER 1999, 150f.). Durch Testosteron-Behandlung konnte in manchen Fällen bei normalerweise schwertlosen Formen eine Schwertchenbildung ausgelöst werden. Dies läßt sich im Rahmen der Vorstellung polyvalenter Grundtypen (vgl. Abschnitt 1.3) deuten.

Sämtliche Arten der Xiphophorini sind übrigens in ihrem natürlichen Lebensraum oder unter Aquarienbedingungen miteinander kreuzbar, gehören also zum selben Grundtyp (vgl. Abschnitt 6.5 und Kriterium K6).

Grabende Säugetiere

Ein weiteres interessantes Feld für die Rudimentationsforschung und für die Frage, in welchem Ausmaß Kompensationen genetisch bzw. evolutiv erklärbar sind, sind die unterirdisch lebenden, grabenden Säugetiere, die

verschiedentlich in dieser Arbeit schon erwähnt wurden. Hierzu liegt eine umfangreiche Literatur vor (Überblick bei NEVO 1999). Unterirdisch lebende Säugetiere kommen in drei Ordnungen vor (Beuteltiere, Insektenfresser, Nagetiere) (NEVO 1999, 6). Die grabenden Säugetiere weisen einige Rudimentationen auf, insbesondere im Bereich der Augen (wie bereits in Abschnitt 6.4 – Kriterium K4 – dargestellt), aber auch auch bei den Extremitäten, dem Schwanz und den äußeren Ohren. Auf der anderen Seite besitzen sie eine Reihe von Eigenschaften und Fähigkeiten, die sie für ihren Lebensraum benötigen, die gegenüber oberirdisch lebenden Arten als besondere Eigenschaften anzusehen sind: massiver Bau des Schädels, Bau des Schultergürtels, Form der Schnauze, Nasenpolster, Form der Zähne, große Klauen, angepaßte Muskulatur, Organisation des Gehirns, Spezialisierungen im Mittel- und Innenohr u.v.a. Die Grabungsweisen sind ver-

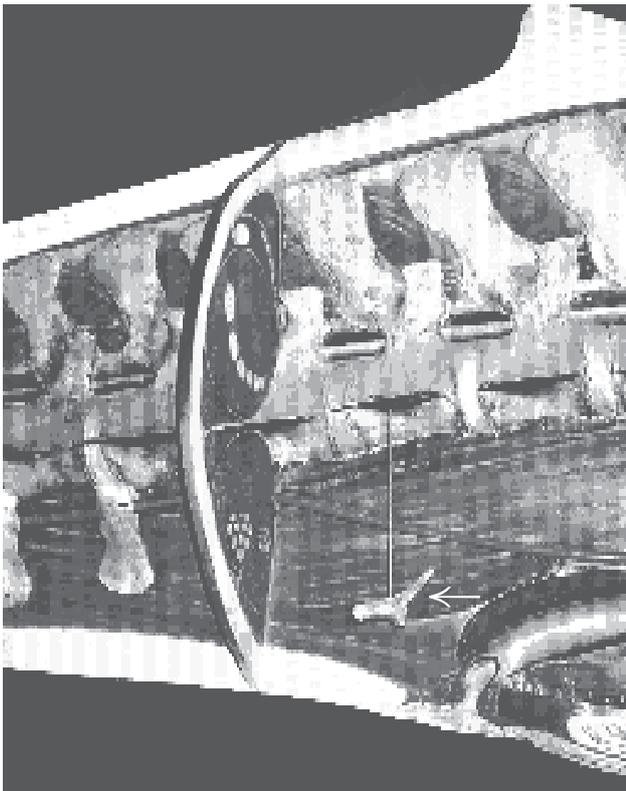
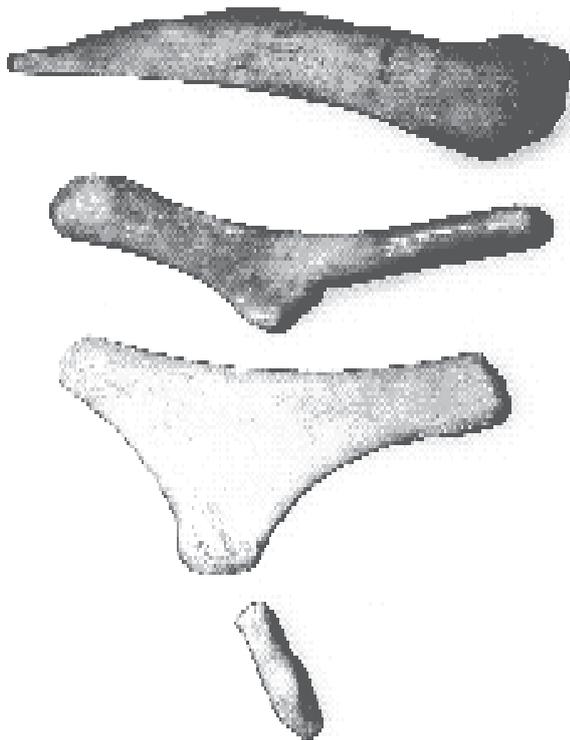


Abb. 73: Oben: Abdominalknochen des Pottwals, des Seiwals und des Finnwals (von oben nach unten). Der Finnwal besitzt außerdem einen als Oberschenkelrudiment gedeuteten Knochen. Das untere Bild zeigt die Lage der Abdominalknochen (Pfeil) im Körper des Seiwals. (Museum Schloß Rosenstein, Stuttgart)

schieden, was entsprechend auch mit unterschiedlichen Anpassungen einhergeht. Auch im Bereich der Augen sind nicht nur Rückbildungen im Vergleich zu oberirdisch lebenden Säugern zu verzeichnen, sondern auch spezielle Anpassungen; so ist die Erfassung der Tagesrhythmik verbessert (NEVO 1999, 218). Nicht-visuelle Sinnesleistungen sind verstärkt: magnetische Orientierung, Orientierung durch Laute, durch Vibrationen und durch Geruch.

Hier stellt sich erneut die Frage, inwieweit die speziellen Anpassungen und Einrichtungen der unterirdisch lebenden Säuger auf der Basis polyvalenter Stammformen interpretiert werden können. Diese Frage kann hier nicht beantwortet, sondern nur als Forschungsprojekt formuliert werden. Wir haben hier ein weiteres Beispiel eines Forschungsprogramms vor uns, das speziell aus dem Ansatz der Grundtypenbiologie resultiert. Bemerkenswert ist hier das auffällig häufige Auftreten von Konvergenzen (der Begriff taucht nicht von ungefähr im Untertitel des Werkes von NEVO [1999] auf). Das vielfach konvergente Auftreten von Merkmalen gleichförmigen Selektionsdrücken zuzuschreiben, ist nicht empirisch belegt, sondern entspricht dem darwinistischen Prinzip. Es stellt sich hier durchaus die Frage, inwieweit Vorläufer der spezialisierten grabenden Arten bereits die benötigten genetischen Anlagen besaßen, was dem Konzept polyvalenter Stammformen entspräche.

Aus der Perspektive der Grundtypenbiologie könnten Ausgangsformen natürlich bereits ausgeprägte Anpassungen an das unterirdische Leben besessen haben (wie in Abschnitt 6.4 kurz diskutiert). Da die grabenden Formen fossil bereits mit ihren besonderen Einrichtungen überliefert sind (NEVO 1999, 25-52), ist der Übergang zur grabenden Lebensweise nicht belegt, so daß die Polyvalenz im Rahmen von Grundtypen innerhalb von bereits vorgegebenen unterirdischen Anpassungen liegen und nicht den Übergang vom oberirdischen zum unterirdischen Leben beinhalten würde.

Die Abdominalknochen der Walartigen

Unter „metaplastischer Rudimentation“ im weiteren Sinne kann auch das häufig zitierte

Beispiel der bereits erwähnten Beckengürtel- und Extremitätenrudimente der Cetaceen (Walartigen) gerechnet werden, da die (evolutionstheoretisch zu vermutende) Rückbildung durch Neubildung anderer Organe wie z. B. die kräftige Schwanzflosse (Fluke) kompensiert wurde. ARVY (1976) beschreibt die anatomische Situation: „Dieser 'Gürtel' besteht aus einem einzigen Knochenpaar, das sich im hinteren Abdomen auf beiden Seiten der Mittellinie des Körpers befindet. Der Knochen ist vergleichsweise klein. ... Er ist unter den Muskeln und Sehnen versteckt, so daß er – besonders bei kleinen Cetaceen – oft unbemerkt bleibt, wenn nicht sorgfältig nach ihm gesucht wird“ (S. 180). Bei manchen Arten findet sich neben diesem Knochen noch ein kleiner ovaler oder runder Knochen, der als Femurrest gedeutet wird (Abb. 73 oben). Der Grönlandwal (*Balaena mysticetus*) ist an dieser Stelle besonders zu erwähnen, weil er neben dem erwähnten Knochenpaar noch zwei weitere Knochen im Abdomen besitzt, die nach ihrer Lage mit Extremitätenknochen homologisiert werden können und gelenkig verbunden sind (STRUTHERS 1881; MÜLLER 1970; Abb. 49, S. 104).

Der „Beckenknochen“ ist meist länglich-stabförmig. Beim Pottwal ist eine erhebliche Größen- und Formvariabilität zu verzeichnen (DEIMER 1977). In allen beobachteten Arten ist der Knochen immer ventral und niemals mit der Wirbelsäule verbunden, weder direkt noch durch Bänder (ARVY 1976, 182; vgl. Abb. 73). Die Knochen sind mit den Hautmuskeln und Sehnen verbunden, welche die Urogenitalöffnung stützen, außerdem mit dem Rückziehmuskel des Penis (vgl. BEHRMANN 1994a; Abb. 74), mit dem ischio-cavernosus und dem bulbo-cavernosus, mit den Clitoris-Muskeln und möglicherweise mit dem Levatormuskel (Heber) des After (ARVY 1976, 183). Auch bei Landsäugetieren dient das Becken als Ansatz für nicht-lokomotorische Muskeln; sie stehen auch dort in Beziehung zu den Geschlechtsorganen. Die zur Bewegung der Beine gehörige Muskulatur fehlt völlig (DEIMER 1977; vgl. aber Atavismen, Kapitel 9).

Zur Funktion bemerkt ARVY (1976), es sei logischerweise anzunehmen, daß diese darin bestehe, die Abdomenwand und die Eingeweide zu unterstützen. Ähnliches schreibt DEI-

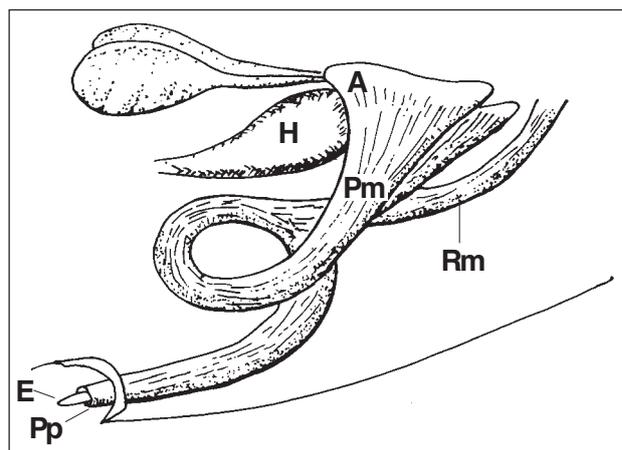


Abb. 74: Schematisiertes Modell eines Zahnwalpenis, dessen Muskulatur am Abdominalknochen (A) ansitzt. E Eichel, H Harnblase, Pm Penismuskel, Pp Pseudopraeputium, Rm Retraktormuskel. (Nach BEHRMANN 1994)

MER (1977) in einer Veröffentlichung über Untersuchungsergebnisse am Pottwal (*Physeter macrocephalus*). Der Zusammenhang der Knochen mit den Geschlechtsorganen wird dadurch unterstrichen, daß sie während der Pubertät extrem schnell wachsen; gewöhnlich liegt Sexualdimorphismus vor (vgl. auch YABLOKOV 1974, 233; RIDGWAY 1972, 260). Daher sind die Knochen relativ gut geeignet, Geschlecht und Alter von Walen zu bestimmen. Das Vorliegen von Sexualdimorphismus spricht deutlich gegen Funktionslosigkeit.

Über die Homologisierung dieser Knochen mit einem der Beckenknochen der Landsäugetiere gibt es verschiedene Auffassungen. ARVY plädiert für die seiner Meinung nach einzig korrekte Bezeichnung „abdominale Knochen“. Die Knochen selber geben keinen sicheren Hinweis auf ihre Herkunft (vgl. auch ARVY 1979).

In unserem Zusammenhang der Rudimentation lautet das Argumentationsschema der Evolutionstheorie bei diesem Beispiel: Die abdominalen Knochen sind rückgebildete Becken- (und Extremitätenknochen). Sie waren für die Lebensweise im Wasser nicht mehr in der ursprünglichen Weise erforderlich oder in mancher Hinsicht sogar hinderlich und konnten daher degenerieren. Sie sind aber nicht völlig verschwunden, weil *Teilfunktionen* erhalten blieben oder verstärkt wurden (Genital- und Aftermuskulatur). Die Homologie der Strukturen ist durch die Lage begründbar. Auf Kno-

chen im Beckenbereich kann der Organismus „Wal“ zwar nicht verzichten (sie sind lebensnotwendig), da aber diese Knochen sich an der entsprechenden Stelle wie die Beckenknochen der Landwirbeltiere befinden, kann dies als durch Abstammung bedingte Ähnlichkeit interpretiert werden. Das evolutionstheoretische Argument ist im Kern also die Ähnlichkeit (Homologie). Darüber hinaus gibt es auch in evolutionstheoretischer Perspektive keine Evidenz für Abstammung (vgl. SCADDING 1981; 1982).

Offene Fragen

In manchen Fällen bleibt unentschieden, ob eine regressive oder eine metaplastische Rudimentation vorliegt, ob also der Übergang zur Lebensweise mit einem rudimentären Organ im Rahmen mikroevolutiver Prozesse möglich war. Einige Beispiele seien genannt:

Bodenlebewesen haben oft mehr oder weniger stark reduzierte Augen. Die Art der Reduktion erinnert stark an die Augenrückbildung bei Höhlenbewohnern. Wird angenommen, daß die bodenbewohnende Lebensweise erst sekundär angeeignet wurde und mit ihr eine Rückbildung der Augen einherging, stellt sich die Frage, ob die mit dieser Lebensweise verbundenen speziellen Anpassungen mikroevolutiv erwerbbar waren. Hält man sich z. B. die Grabbeine der Maulwurfarten und andere Sonderanpassungen (NEVO 1979; 1999) oder die spezielle Fortbewegungsweise der Blindwühlen (WELSCH & STORCH 1981) vor Augen, wird man geneigt sein, dies zu verneinen. Wie oben bereits abgedeutet, könnten die Maulwürfe als bodenbewohnende Tiere jedoch schon zu Beginn ihrer Lebensweise im Boden bereits kümmerliche Augen gehabt haben, die im Laufe der Zeit teilweise noch degenerierten (vgl. auch Abschnitt 6.3) und in einer polyvalenten Stammform könnten die Fähigkeiten bereits angelegt gewesen sein, die zur grabenden Lebensweise benötigt werden. QUILLIAM (1964) berichtet, daß das Auge von *Talpa europaea*, der die noch am besten ausgebildeten Augen unter den Maulwurfarten besitzt, alle Gewebe, die für das Sehen erforderlich sind, besitzt. Es sei offen, welche Bedeutung die speziellen struk-

turellen Eigenschaften für die Sehfähigkeit des Maulwurfs haben. Maulwurfarten und andere grabende Säugetiere sind auch fossil z. T. ab dem späten Eozän (*Talpa*) bekannt (Näheres bei NEVO 1979, 270; NEVO 1999, 25-52).

NENTWIG (1986) untersuchte Stabilimente in Radnetzen von Spinnen der Gattung *Argiope* und fand eine große Variabilität vor; oft sind sie unvollkommen oder fehlen ganz. Einige Befunde deuten darauf hin, daß die Stabilimente als mechanische Netzverstärkung während der Häutung benötigt werden. Die Häutung ist jedoch auch ohne oder mit reduzierten Stabilimenten möglich. Das Stabiliment ist daher möglicherweise eine in Rückbildung begriffene Struktur. Verändertes Häutungsverhalten (z. B. in der Wohnröhre) oder Reduktion der Klebspirale vor der Häutung könnten Stabilimente überflüssig gemacht haben. Sind solche Verhaltensänderungen mikroevolutiv erklärbar?

Ein Beispiel parasitärer Rudimentation, bei dem eine mikroevolutive Entstehung denkbar erscheint, sei noch erwähnt: Die Sommerwurz (*Orobanche*) ist eine Schmarotzerpflanze, besitzt aber dennoch Chlorophyll und Schließzellen, obwohl Assimilation und Schließung nicht mehr nötig ist. „Bei verschiedenen Arten wird die Entbehrlichkeit der Schließzellen auf beste dadurch demonstriert, daß die Schließzellen verwachsen sind“ (KRUMBIEGEL 1960, 35). Hier kann spekuliert werden, daß das Schmarotzen der Sommerwurz durch Entartung einer Symbiose entstanden ist, bei der ursprünglich beide Partner assimilierten.

Diese wenigen Fälle zeigen, daß Detailarbeit entsprechend kenntnisreicher Spezialisten erforderlich ist. Es handelt sich bei der Thematik der Rudimentation um ein Gebiet, das interessante Fragen hinsichtlich der Möglichkeiten hypothetischer polyvalenter Stammformen aufwirft, was weitere Forschung anregen kann.

Indizien aus anderen Fachgebieten

Es wurde mehrfach darauf hingewiesen, daß die Deutung der rudimentären Organe durch die Evolutionstheorie entweder unsicher oder theoriegeleitet ist, daß also unter der Voraussetzung einer umfassenden Evolution eine Deu-

tung dieser Organe zwar möglich ist, die Existenz dieser Organe aber keinen unabhängigen Beweis für die Deszendenztheorie abgeben kann. Vielleicht werden dem viele Evolutionstheoretiker zustimmen, aber gleichzeitig darauf verweisen, daß ein ganzes Indizienpaket, welches die rudimentären Organe enthalte, letztlich den deutlichen Ausschlag für die Evolutionstheorie gebe. Die Evolutionstheorie könne viele Befunde aus unterschiedlichsten biologischen, biochemischen und geologischen Disziplinen im wesentlichen widerspruchsfrei deuten. Insbesondere sollen die Befunde der Paläontologie darauf hinweisen, daß es auch (makroevolutive) neoplastische und metaplastische Rudimentationen gebe. Es ist richtig, daß unter Berücksichtigung des fossilen Materials manche heute bestehenden Lücken zwischen größeren systematischen Einheiten verkleinert werden können.

Im Falle der Walartigen haben aufsehenerregende Funde in den neunziger Jahren des letzten Jahrhunderts hierzu neue Erkenntnisse gebracht. Manche Fossilformen scheinen paläontologische Belege für eine phylogenetische Reduktion der Extremitätenknochen darzustellen. Die Situation ist jedoch durchaus verwickelt. Sie soll in einem Exkurs kurz dargestellt werden. (Die Ausführungen des Exkurses entstammen im Wesentlichen dem Beitrag von Frieder ZIMBELMANN [1996]; für die Erlaubnis des Abdrucks danke ich herzlich.)

Exkurs: Evolution der Walartigen

Die Vorfahren der Wale sucht man unter den landlebenden Säugetieren bzw. deren nicht allzu fernen Vorfahren. Eine bedeutende Rolle für die Herkunft der Wale spielt die ausgestorbene Gruppe der Archaeoceti (Urwale), deren Fossilien in Schichten des Eozäns bis Miozäns gefunden wurden (KUHN-SCHNYDER & RIEBER 1984). Zu dieser Gruppe gehören Formen, die vollständig ans Wasserleben angepaßt waren, sowie einige Gattungen, deren Anatomie auf eine amphibische Lebensweise schließen läßt (THENIUS 1987). Zahnwale (Odontoceti) sind ebenfalls schon aus Schichten des Eozäns bekannt, Bartenwale (Mysticeti) dagegen erst ab dem Oligozän.

Neuere Fossilfunde

Pakicetus aus dem Eozän gilt als ältester fossiler Wal (THEWISSEN et al. 1994). Nach THENIUS (1987) handelt es

sich dabei um einen amphibisch lebenden Süßwasserbewohner aus einem See Südasiens. Von *Pakicetus* sind nur wenige Reste erhalten. Aufgrund von Merkmalen des Gehirnschädels wird er den Archaeoceti zugeordnet. Seine Zähne sind – anders als bei den rezenten Walen und in Übereinstimmung mit landlebenden Säugetieren – in Schneide-, Eck- und Backenzähne differenziert.

Auf die mutmaßlich amphibische Lebensweise von *Pakicetus* weisen Fossilien hin, die in unmittelbarer Nähe gefunden wurden: Landsäugetiere, Schnecken, Schildkröten, Krokodile und Fische. Der Bau seiner Gehörknöchelchen liefert ein weiteres Indiz dafür: Ihre Form und ihre Proportionen lassen den Schluß zu, daß *Pakicetus* ähnlich wie die rezenten Hundsrobben und Walrosse sowohl an Land als auch im Wasser hören konnte. Aufgrund des Baus der Ohrkapsel war eine Orientierung durch Ultraschall (wie bei rezenten Zahnwalen) allerdings nicht möglich (REHFELD 1995). Ein neuer Fund von *Pakicetus* sowie Funde weiterer Gattungen (*Ichthyolestes* und *Artiocetus*) besaßen Extremitäten, die für eine Fortbewegung an Land sprechen, und besaßen typische bewegliche Knöchelknochen, wie sie bei heutigen Paarhufern vorkommen (GINGERICH et al. 2001; THEWISSEN et al. 2001). Merkmale im Schädelbereich (langgestreckter Schädel; Ohrregion) sprechen für eine Nähe zu den Walen. Diese neuen Funde lassen das Pendel der Hypothesen über die mutmaßlichen Walvorfahren von den ausgestorbenen Mesonychiden zu den Paarhufern schlagen. Ob man diese voll terrestrisch lebenden Formen (DE MUIZON 2001) allerdings zu den Walartigen stellen sollte, kann hinterfragt werden.

Aus derselben geologischen Formation wie *Pakicetus* – allerdings aus einer 120m höher abgelagerten Schicht – stammt *Ambulocetus* (Abb. 75), ein weiterer Vertreter der Archaeoceti. Blattabdrücke einerseits und Gehäuse von Meeresmollusken in seiner unmittelba-

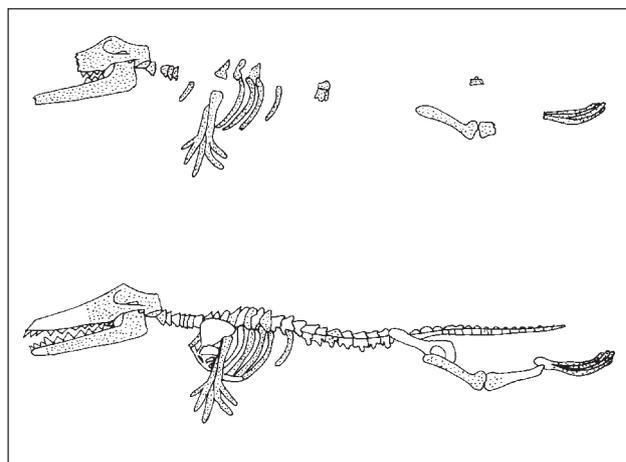


Abb. 75: *Ambulocetus*. Oben die fossil erhaltenen Teile des Skeletts, unten mit den vorgenommenen Ergänzungen. Nach THEWISSEN et al. (1994), verändert.

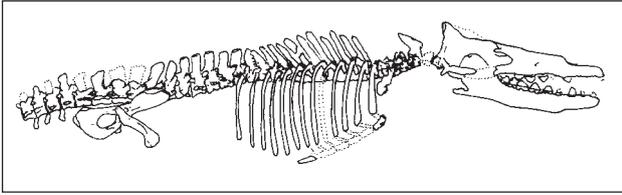


Abb. 76: *Rodhocetus*. (Nach GINGERICH et al. 1994)

ren Nähe andererseits geben auch hier Hinweise auf eine amphibische Lebensweise. Von *Ambulocetus* sind Teile des Schädels, des Achsenskeletts, sowie der Vorder- und Hintergliedmaßen erhalten. Danach hatte auch diese Art ein heterodontes Gebiß. Große und kräftige Vorder- und Hinterextremitäten lassen eine Fortbewegung an Land, die vielleicht derjenigen der rezenten Walrosse entspricht, vermuten. Über die Fortbewegung im Wasser läßt sich nur spekulieren, da die für eine entsprechende Interpretation entscheidenden Teile des Skeletts nicht erhalten sind. So fehlt vom Becken jede Spur, und von der Wirbelsäule sind nur je ein Wirbel des Bauch- und des Schwanzbereichs erhalten (Abb. 75).

THEWISSEN et al. (1994) nehmen an, daß *Ambulocetus* mit ausgestreckten Hinterbeinen (ähnlich rezenten Ottern) und durch Auf- und Abwärtsbewegung des Schwanzes schwimmen konnte. Wahrscheinlich hatte *Ambulocetus* keine Fluke; fossile Hinweise darauf fehlen jedenfalls. BERTA (1994) betont, daß noch nicht einmal der Beweis für eine Verbindung zwischen Achsenskelett und Hinterextremitäten bei *Ambulocetus* erbracht ist. Eine Aussage über die Fortbewegungsweise ist damit praktisch unmöglich. BERTA stellt weiterhin die Zugehörigkeit der Gattung *Ambulocetus* zu den Walartigen in Frage und weist darauf hin, daß eine solche Zuordnung abhängig ist von den Kriterien, nach denen man einen „Wal“ definiert. Die für eine Abgrenzung von den Mesonychiden (die nach bisheriger Auffassung als landlebende Stammgruppe der

Wale favorisiert worden waren) entscheidenden Schädel- und Gebißmerkmale sind bei *Ambulocetus* nicht erhalten. So muß offen bleiben, ob *Ambulocetus* tatsächlich ein Wal war, als Vorfahr der Wale gedeutet werden kann oder zu einer von den Walartigen unabhängigen ausgestorbenen amphibisch lebenden Gruppe von Landsäugetieren gehörte.

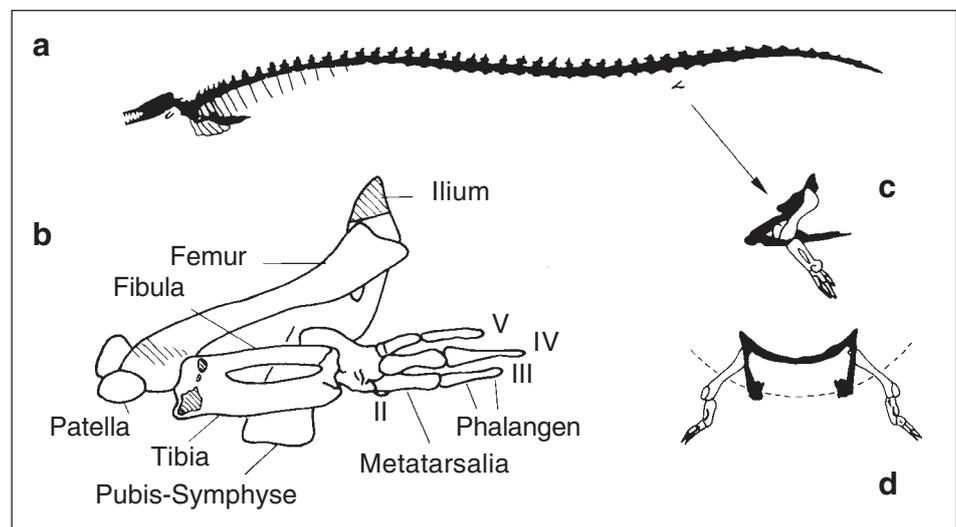
Aus eozänen Ablagerungen in Pakistan wurde die Gattung *Rodhocetus* beschrieben (GINGERICH et al. 1994; Abb. 76). Von dem ca. 2 m langen Fossil sind Schädel, Wirbelsäule und Rippen großenteils sowie Becken und Oberschenkel erhalten. Schultergürtel und Vorderextremitäten fehlen. Aufgrund des Vorkommens planktonischer Foraminiferen und Nanofossilien wird die Fundschicht als Tiefseesediment interpretiert. Große Spinalfortsätze an den Rumpfwirbeln, die als Ansatzstellen für Kopf- und Vorderbeinmuskulatur betrachtet werden, legen allerdings die Vermutung nahe, daß sich *Rodhocetus* zumindest zeitweise an Land fortbewegt hat. Dafür spricht auch die feste Verbindung zwischen Becken und Wirbelsäule. Das Fehlen von Schultergürtel und Vorderextremitäten läßt aber keine endgültige Aussage über die Fortbewegungsweise zu.

Rodhocetus ist eine Mosaikform mit Merkmalen, die typisch sind für Landsäugetiere (z.B. kräftig ausgebildete Spinalfortsätze an den Rumpfwirbeln) und waltypischen Merkmalen (z.B. unverschmolzene Sakralwirbel, die die Vertikalbewegung des Schwanzes ermöglichen). Dieses Merkmalsmosaik ermöglichte es *Rodhocetus* mit hoher Wahrscheinlichkeit, sich sowohl schwimmend als auch an Land fortzubewegen.

Die Fossilisation in einem Tiefseesediment zwingt nicht zu der Annahme, daß sich *Rodhocetus* zu Lebzeiten ausschließlich weitab vom Ufer aufgehalten hat. Es ist auch denkbar, daß er die im Eozän weit verbreiteten Flachmeere besiedelt hat und erst kurz vor oder nach seinem Tod mit einer Meeresströmung an den Ort seiner Ablagerung verfrachtet wurde.

Der schon länger bekannte *Basilosaurus* ist ein wei-

Abb. 77: *Basilosaurus*. a Schema des kompletten Skeletts; b Anatomie der linken Hinterextremität; c, d vermutliche Funktionsweise und Lage innerhalb des Körpers (dessen Umrisse gestrichelt). (Nach GINGERICH et al. 1990, verändert)



terer Vertreter der eozänen Archaeoceti. Der Name rührt daher, daß man diese Gattung zunächst den Sauriern zugeordnet hatte. Bei ihm ist der Rumpf durch Streckung und Verlängerung der Lendenwirbel sehr stark verlängert (THENIUS 1979). Die Hinterextremitäten sind nach neueren Funden aus Ägypten (GINGERICH et al. 1990) zwar stark reduziert, aber nicht funktionslos. Da sämtliche Knochenelemente der Hinterextremitäten vorhanden sind (Abb. 77), ist anzunehmen, daß sie auch einen Zweck zu erfüllen hatten. Denkbar ist z.B., daß die reduzierten Hinterextremitäten von *Basilosaurus* zum Greifen und Umklammern bei der Kopulation dieser schlangenartig langen Tiere nötig waren. Es ist aber auch nicht auszuschließen, daß sie auch zur Fortbewegung eingesetzt wurden.

Schließlich sei noch der mitteleozäne „Urwal“ *Protocetus atavus* erwähnt. Aufgrund von Merkmalen des Sakralwirbels wird vermutet, daß er ein gut ausgebildetes, mit der Wirbelsäule verbundenes Becken besaß (MÜLLER 1970, 208; HALL 1984, 91). THENIUS (1987, 459) bemerkt dazu: „Vermutlich waren bei *Protocetus* die Hintergliedmaßen viel weniger rückgebildet als bei anderen Walen ...“ Übergänge zu anderen fossilen oder rezenten Formen gibt es wie zu Landsäugetieren nur andeutungsweise (vgl. auch Abb. 78). *P. atavus* kommt nach THENIUS (1987) jedoch „wohl nicht als unmittelbare Stammform der Zahn- und Bartenwale in Frage“.

Evolutionäre Zusammenhänge?

Die Archaeoceti sind insgesamt eine sehr heterogene Gruppe, die mittlerweile in sechs Familien aufgeteilt wird. In ihr vereinigt sind eindeutig landlebende Arten mit walähnlichen Schädeln (*Pakicetus*, *Artiocetus*, *Ichthyolestes*), Arten, die mit hoher Wahrscheinlichkeit eine amphibische Lebensweise führten (z.B. *Ambulocetus*) und Arten, die das Wasser zeitlebens wohl nicht verlassen konnten (z.B. *Basilosaurus*). Eine Evolutionsreihe von landlebenden Säugetieren über *Ambulocetus* und *Basilosaurus* zu den modernen Zahnwalen ist jedoch problematisch, weil sowohl *Ambulocetus* als auch *Basilosaurus* als auch (wahrscheinlich) die ältesten echten Zahnwale (THENIUS 1979) gemeinsam aus dem Eozän bekannt sind. Zusammen mit den ersten Archaeoceti gibt es bereits vollkommen an ein Leben im Wasser angepaßte Gattungen. Der Körperbau von *Basilosaurus* paßt für eine Übergangsstellung offenkundig nicht. Bei *Ambulocetus* sind zu viele Merkmale unbekannt, um eine Übergangsstellung begründen zu können. *Rodhocetus* tritt stratigraphisch deutlich zu spät auf. Von *Pakicetus* sind nur wenige Reste des Schädels bekannt. Die neuen Funde *Artiocetus* und *Ichthyolestes* sind für ein Leben an Land konstruiert.

Dazu kommen unklare Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Archaeoceti. Einige weisen mehr Gemeinsamkeiten mit den Bartenwalen auf als mit anderen Archaeoceti (BERTA 1994). Wir haben es mit

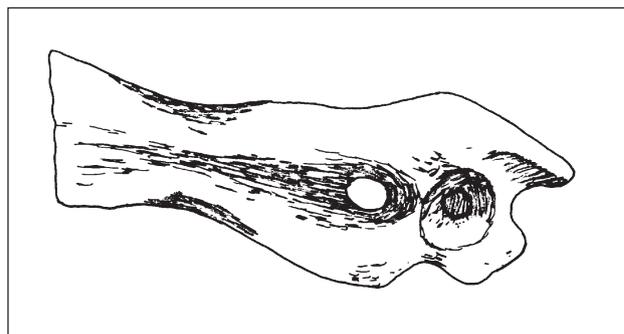


Abb. 78: Von rechts gesehener Beckenknochen des fossilen *Basilosaurus cetoides* OWEN mit Gelenkhöhle und Fenster, welche auch im Pelvis landlebender Säugetiere vorkommen. (Nach SLIJPER 1979)

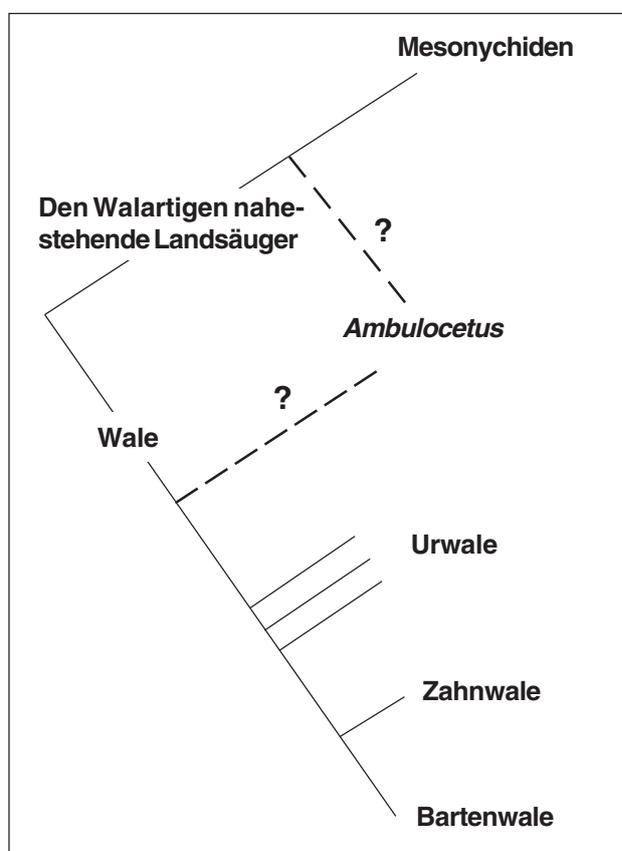


Abb. 79: Unklare Stellung von *Ambulocetus* im hypothetischen Stammbaum der Walartigen. Es ist ungewiß, ob es sich bei dieser Gattung überhaupt um einen Walartigen handelt. (Nach BERTA 1994)

Mosaikformen zu tun, die nicht problemlos als Übergangsformen gedeutet werden können (vgl. Abb. 79).

Die Ableitung der Walartigen von Landsäugetier-Vorfahren wird außerdem durch die Tatsache erschwert, daß die Wale eine Reihe reptilienartiger Merkmale aufweisen, was schon LAMARCK (1744-1829) aufgefallen war. Ihre Vorfahren wurden daher von manchen Wissenschaftlern trotz eindeutiger Säugetiermerkmale unter den wasserlebenden Thalattosauriern gesucht – nicht nur aus diesem Grund wird viel-

fach von einem polyphyletischen Ursprung der Säugetiere ausgegangen (BEHRMANN 1994b). BEHRMANN (1994b, 91) stellt zusammenfassend fest: „Alle bisher in der Literatur angebotenen Ursäugergruppen, seien es Carnivora, Omnivora, Herbivora oder Insectivora, besitzen immer nur einige mit den Urwalen vergleichbare Merkmale. Dies gilt auch für die großköpfigen Mesonychoidea, von denen der *Mesonyx obtusidens* immer wieder als Verwandter der Vorfahren oder gar als Vorfahre der Wale genannt wird. Mesonychiden und Urwale waren nur Zeitgenossen, die einen lebten im Wasser, die anderen auf dem LANDE“ (S. 91). Ob die neuerdings favorisierten Paarhufer als Vorfahren der Wale geeignet sind (GINGERICH et al. 2001; THEWISSEN et al. 2001; DE MUIZON 2001), wird die weitere Diskussion zeigen müssen.

Die meisten Urwal-Funde stammen aus Randbereichen des Tethysmeeres (Nord-Afrika, Vorderindien, Nord-Amerika). Sie waren größtenteils Flachmeerbewohner. Darauf weist ihre Anatomie (die auf amphibische Lebensweise schließen läßt) und der Fossilinhalt der Sedimente, in denen sie gefunden wurden, hin. Größere Flachmeergebiete gibt es heute kaum noch. Es ist daher denkbar, daß die Archaeoceti deshalb ausgestorben sind, weil ihr Lebensraum verschwunden ist.

Schlußfolgerungen zur Rudimentations-Problematik

Die neuen Funde von Walartigen sind insofern evolutionstheoretisch bedeutsam, als sie bezüglich Einzelmerkmalen Zwischenstufen zwischen Landsäugetern und Walen aufweisen, insbesondere bei den Hinterextremitäten. Doch kann diesen Zwischenformen nur Modellcharakter für evolutionäre Übergangsformen zugewilligt werden, denn entweder paßt das komplette Merkmalsmosaik nicht in eine evolutionäre Übergangsstellung (*Basilosaurus*) oder von den betreffenden Formen sind zu wenig Merkmale bekannt, um eine sichere Aussage machen zu können (*Pakicetus*, *Ambulocetus*), oder die stratigraphische Stellung paßt nicht (*Rodhocetus*). Was die Ausbildung der Hinterextremitätenknochen angeht, liegen unterschiedliche Ausprägungen vor, jedoch keine mit der Stratigraphie einhergehende Rückbildungssequenz. BEHRMANN (1994b, 91) gibt zu bedenken: „Bewiesen ist auch bisher nicht, ob die genannten morphologischen und histologischen Merkmale Analogien oder Konvergenzen sind. Kurz, niemand weiß zur Zeit, ob die bei den Walen gefundenen Organformen Erbgut oder sinn-

volle Neuentwicklungen sind“ (S. 91).

Im Rahmen der Grundtypenbiologie können die einzelnen Formen aufgrund ihres unterschiedlichen Mosaikcharakters als verschiedene Grundtypen angesprochen werden. Die Plausibilität evolutions- und schöpfungstheoretischer Sichtweisen angesichts der Fossilüberlieferung kann wie folgt getestet werden:

Evolutionmodell: Durch weitere Funde kristallisiert sich immer besser die Möglichkeit heraus, Stammbäume zu rekonstruieren.

Schöpfungsmodell: Die Vielfalt der Mosaikformen nimmt weiter zu, Stammbaumdarstellungen werden zunehmend schwieriger; in der stratigraphischen Abfolge ab dem Tertiär ist unter den *Familien* ein Trend von großer Vielfalt zu geringerer Vielfalt zu erwarten. Im Grundtyprahmen könnte folgendes Szenario erwartet werden: Die ursprüngliche Situation war von maximaler Vielfalt geprägt; darunter befinden sich zahlreiche Mosaikformen. D. h. es liegen zwar erkennbare Grenzen zwischen Grundtypen vor, aber die Grenzen zwischen den Ordnungen (höheres taxonomisches Niveau) sind noch nicht so scharf wie heute. Ein Teil der Mosaikformen stirbt im Laufe der Zeit aus, weil ihre Lebensräume zurückgehen oder verschwinden, dadurch werden die Unterschiede zwischen den Ordnungen schärfer.

Im Rahmen des Grundtypmodells stellt sich auch die Frage, ob bei manchen fossilen Formen mit ausgeprägteren Hinterextremitätenknochen eine Rudimentation ausgehend von funktionsfähigen *Hinterflossen* (nicht Landextremitäten) angenommen werden kann. Das heißt: Könnte es früher Walartige gegeben haben, die ausgebildete Hinterflossen hatten, die aus welchen Gründen auch immer ohne Kompensation durch andere Organe rückgebildet wurden? Dies wäre dann mikroevolutiv verstehbar und damit im Rahmen des Grundtypmodells deutbar. Als generelle Erklärung ist diese Vorstellung jedoch eher unglaubhaft, da die Wale anstelle der Hinterflossen bekanntlich die Schwanzflosse besitzen. Ein gleichzeitiger Besitz von paarigen Hinterflossen und einer Schwanzflosse (bei vertikal geführtem Rumpf-Schwanz-Schlag) macht biologisch jedoch keinen Sinn (vgl. dazu die Ausführungen unter K2 in Abschnitt 6.2 über die Fische).

Seekühe

Bei den Seekühen, die im Abdomen ähnliche Rudimente wie die Wale besitzen, soll nach KRUMBIEGEL (1961, 62) der stammesgeschichtliche Werdegang vom früheren regulären Hüftgelenk „im Stammbaum lückenlos belegt“ sein. Nach ROMER (1968, 253) hatten jedoch auch fossile „primitive“ Seekühe definitive seekuh-typische Merkmale, in mancher Hinsicht seien sie jedoch primitiver als die modernen Formen. „Die ältesten bekannten Vertreter bewohnten bereits das Wasser“ (MÜLLER 1970, 483). Bei *Eotheroides* war das Pelvis gut entwickelt (Abb. 80) und die Hinterbeine waren möglicherweise vollständig und funktionsfähig, wenn auch reduziert (ROMER 1968, 253). Verschiedene fossile Formen zeigen ein unterschiedliches Ausmaß an Rückbildung (Abb. 81). Die Beckenknochenrudimente der rezenten Dugongidae (Gabelschwanzsirenen) sind stärker reduziert und stabförmig.

Riesenschlangen

Über die Riesenschlangen, die sich durch Reduktion der Extremitäten auszeichnen, schreibt VOGEL (1968), daß sie paläontologisch bis in die oberste Kreidezeit verfolgt werden können, „in der sie jedoch schon so hochentwickelt waren, daß wir ihren Ursprung ungefähr in die Mitte der Kreidezeit verlegen müssen“ (S. 5). Ihr Ursprung ist nicht dokumentiert.

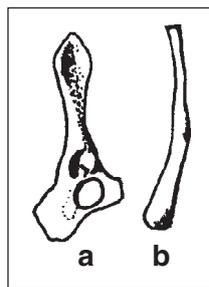


Abb. 80: Pelvis eines fossilen Vertreters der Sirenia (*Eotheroides*, a) und des heute lebenden Dugongs (b). (Aus ROMER 1968, nach ABEL)

7.5 Andere Rudimentationsweisen

Einige der in Abschnitt 7.1 genannten Rudimentationsweisen sollen noch behandelt werden, soweit es sich nicht um Sonderfälle der bereits besprochenen handelt.

Polymorph- und Dimorph-Rudimentation (Sexualdimorphismus) bilden sich auf gleichen genetischen Grundlagen aus. Beispielsweise wird die Ausbildung bestimmter Strukturen bei einzelnen Kasten staatenbildender Insekten unterdrückt. Wird die Art als Ganzes betrachtet, so liegt im Grunde keine Rudimentation vor. Die einzelnen Morphen sind je nach ihrer Aufgabe im Rahmen der Arterhaltung verschieden ausgeprägt. Ein Verlust an Information liegt nicht vor. Die Rudimentation besteht hier offenbar in einer „planmäßigen“ Unterdrückung bestimmter Gene bzw. Strukturen. Man kann ähnlich argumentieren wie EMERSON (1961, 126) am Beispiel des Polymorphismus bei den Termiten: Das ganze ausbalancierte System wirkt selektiv auf die Beibehaltung rudimentärer Strukturen.⁶ Dabei ist die Annahme einer tatsächlichen Rudimentierung („regressed“) nicht erforderlich. Bekanntes Bei-

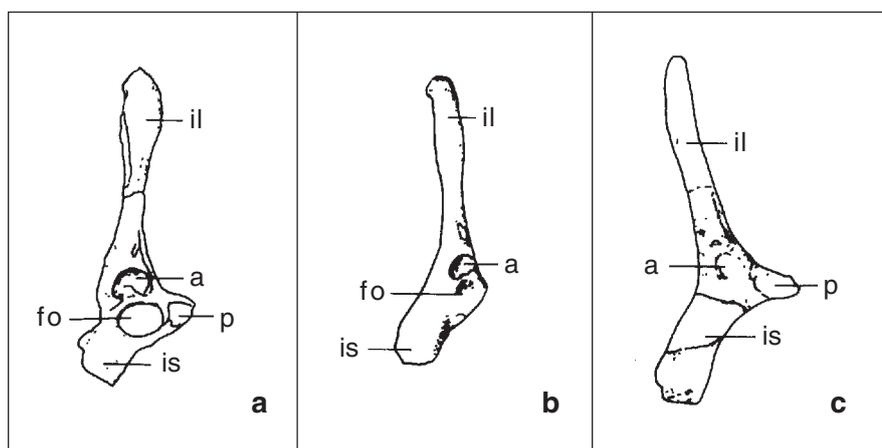


Abb. 81: Becken verschiedener Sirenia. a *Protosiren fraasi* ABEL, Mittleres Eozän von Ägypten; Länge ca. 21 cm; b *Eotheroides libyeum* ANDR., Oberes Eozän von Ägypten; Länge ca. 14 cm; c *Halitherium schinzi* KAUP, Mittleres Oligozän von Myence; Länge ca. 12 cm. a Acetabulum, fo Foramen obturatorium, il Ilium, is Ischium, p Pubis. (Nach MÜLLER 1970, nach ABEL und SCHMIDTGEN)

spiel von Sexualdimorph-Rudimentation sind Brustwarzen bei Männchen und Weibchen und die Homologie der primären Geschlechtsorgane (sie sind homolog nach ihrer Lage, ihrer spezifischen Qualität und der Kontinuität; vgl. Abschnitt 7.6). Eine eigenartige Situation findet sich beim Grasfrosch (*Rana temporaria*): junge Frösche sind zu einem größeren Teil Zwitter, die erwachsenen Tiere entweder Männchen oder Weibchen, wobei die Eizellen der Männchen rudimentieren (KRUMBIEGEL 1961, 49).

Parasitäre Rudimentation. Diese Art und Weise der Rudimentation stellt ein besonderes Problem dar. Sie ist oft mit tiefgreifenden Sonderanpassungen verbunden, welche z. T. mit einer sehr weitgehenden Organisationsänderung der betreffenden Organismen verbunden ist; es handelt sich, wenn man so will, um Fälle extremer metaplastischer Rudimentation. Im Detail sind die Mechanismen der Entstehung der parasitären Lebensweise keineswegs verstanden. Man kann lediglich das Angepaßtsein heute bekannter Formen und Präadaptation möglicher Vorstufen angeben, doch beides sind nur notwendige und keine hinreichenden Bedingungen für einen Übergang zur parasitären Lebensweise. Für die Schöpfungsbiologie ergeben sich Fragen besonders hinsichtlich des destruktiven Charakters der parasitären Organisation. Die sich stellenden theologischen Fragen können nur durch eine Grenzüberschreitung über den naturwissenschaftlichen Bereich hinaus abgehandelt werden und sollen daher hier nicht diskutiert werden. Die Problemanzeige soll genügen (vgl. dazu JUNKER 1994, Kapitel 5.5.2; JUNKER 2001).

Im evolutionstheoretischen Rahmen hingegen ist Destruktivität kein grundsätzliches Problem, im Gegenteil: es ist gerade ein wesentlicher Bestandteil des Evolutionskonzeptes, speziell der Selektionstheorie, das Destruktive in der Natur in ihr Erklärungskonzept einbauen zu können. Inwieweit die evolutionstheoretischen Erklärungen die Entstehung der (destruktiven) Konstruktionen plausibel machen, ist wiederum ein Thema eigener Art, das hier nicht behandelt wird (eine kritische Darstellung hierzu bieten JUNKER & SCHERER 2001, Kapitel III und IV).

7.6 Evolutionstheoretische Probleme

Es gibt viele in Rudimentation begriffene Organe, aber es ist unter den heutigen Lebewesen *kein* sicheres Beispiel für ein in Höherentwicklung begriffenes Organ bekannt. „Die Auffassung wird bestärkt, daß die sogenannte Primitivität oft genug lediglich auf Rudimentation beruht“ (KRUMBIEGEL 1961, 36). Die postulierten durchweg primitiven *Ausgangsformen* sind dagegen nicht bekannt; gewöhnlich weisen Arten mit „Primitivmerkmalen“ auch einzelne „fortschrittliche“ Merkmale auf (Heterobathmie).

Typische Beispiele für sekundäre „Primitivität“ liefern flügellose Insekten (KRUMBIEGEL 1961, 41), die nicht als primitiv, sondern als abgeleitet und rudimentiert gelten. „Einfach konstruierte Organismen sind keineswegs unbedingt die stammesgeschichtlich älteren, sondern oft genug erweisen sie sich bei genauerer Analyse als lediglich rudimentiert“ (KRUMBIEGEL 1961, 78). Die Vermutung sei erlaubt, daß nur in dieser Richtung (der Degeneration) Übergänge und halbwegs funktionierende Organe denkbar sind. Beachtenswert ist auch das Zitat KRUMBIEGELS (1961, 62): „Das Geschehen um die Rudimentation ist oft genauer bekannt als das Geschehen um Neuentwicklungen.“ DEWAR (1957, 165) stellte fest, daß in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts in den Lehrbüchern keine Beispiele für *entstehende* Organe präsentiert werden. DARWIN dagegen sei dieses Problem bewußt gewesen, denn er versuchte – wenn auch mit wenig Erfolg – Beispiele für werdende Organe ausfindig zu machen und diskutiert einige in der *Entstehung der Arten*, beispielsweise die Flügel der Pinguine, die heute aber auch als rückgebildet und spezialangepaßt gelten.

Evolutionstheoretisch müssen auch die Selektionsdrücke und die Umbauwege plausibel gemacht werden, die eine neo- oder metaplastische Rudimentation bewirkt haben könnten. Welche Umstände haben beispielsweise vierfüßige Reptilien zur Fortbewegungsweise der Schlangen gezwungen (metaplastische Rudimentation)? Die für die schlängelnde Fortbewegungsweise notwendigen Muskeln sind erst dann erforderlich, wenn das Tier seine Extremitäten weitgehend eingebüßt hat; vorher ist kein Selektionsdruck auf diese spezielle Bewe-

gungsweise hin ersichtlich. Außerdem ist unklar, weshalb die Extremitäten rudimentieren konnten, unter welchen Bedingungen ein Wegfall der stabilisierenden Selektion möglich sein konnte. Es scheint aus diesen Gründen fraglich, wie in dem Maße, in welchem die Beine rudimentierten, als Ausgleich dafür sich gleichzeitig die für die schlängelnde Fortbewegungsweise notwendigen Strukturen herausbilden konnten, auch wenn zahlreiche Zwischenformen bekannt sind (vgl. S. 134f.). Wenn die Existenz polyvalenter Stammformen plausibel gemacht werden kann, die mehrere Fortbewegungsmöglichkeiten in ihrem Repertoire besaßen, stellt sich die Situation allerdings deutlich anders dar.

Ein Zitat von PETERS & PETERS (1968, 234) weist auf eine Paradoxie in der evolutionstheoretischen Argumentation hin: „Da (beim Nutzloswerden von Organen, der Verf.) keinerlei Mutanten durch die natürliche Auslese eliminiert werden, bewirkt allein schon der Mutationsdruck eine rapide Degeneration des Organs. Die Möglichkeit, daß durch Rückmutationen der ursprüngliche Zustand wiederhergestellt wird, ist umso geringer, je mehr Gene an einem komplexen Merkmal beteiligt sind, und damit in einem hoch polygenen System de facto nicht vorhanden.“ Wenn also die *Rückkehr* zum ursprünglichen Zustand einer Struktur im Blick auf die große Anzahl der beteiligten Gene als praktisch unmöglich angesehen wird, ist erst recht die Vorstellung einer evolutionen *Neuentstehung* einer Struktur unglaublich. Dabei könnte im ersten Falle noch auf ein gewisses übriggebliebenes „Gengrundgerüst“ zurückgegriffen werden, was eine Rückkehr zum ursprünglichen Zustand im Vergleich zu einer Neuentstehung noch erleichtern müßte. Evolutionstheoretisch kann hier allerdings dagegen argumentiert werden, daß im evolutionären Prozeß nie ein *bestimmtes* Ziel, eine bestimmte Konstruktion erreicht werden mußte, daher ist der Vergleich zwischen dem erstmaligen Erreichen einer Struktur und der Rückkehr nach zwischenzeitlichem Verlust möglicherweise anfechtbar.

Folgende Nachweisschwierigkeit tut sich auf: Wenn ein genealogischer Zusammenhang zwischen Formen mit einem bestimmten rudi-

mentierten Organ und dem entsprechenden Vollorgan offensichtlich ist (Kreuzungen oder sehr nahe Verwandtschaft), sind die beobachteten Veränderungen zum mikroevolutiven Bereich zu rechnen. Andernfalls (bei isolierter systematischer Stellung der untersuchten Art) muß ein langer Zeitraum für die Rudimentation angenommen werden. In einigen hunderttausend Jahren oder Jahrillionen wird aber ein der Rudimentation anheimgefallenes Organ ganz verschwinden – es sei denn, es hat doch noch bestimmte (andere) Funktionen (als die, deren Wegfall eine gewisse Rudimentation erlaubte). In diesem Fall wird sich das Organ nach einiger Zeit auf eine neue Form einpendeln, bis eine mögliche Diskrepanz von Struktur und Funktion durch die Wirkung der Selektion ausgeglichen ist. Da unnütze Gene sehr bald (gemessen an Jahrillionen-Zeiträumen) verlorengehen, wird sich ein neues selektionskontrolliertes Gleichgewicht einstellen. Diese Überlegung zeigt, daß in den meisten Fällen einer hypothetischen Rudimentation eine Diskrepanz von Struktur und Funktion auch im Rahmen der Evolutionslehre nicht zu erwarten ist; es sei denn, der Rudimentationsprozeß hat vor noch nicht allzu langer Zeit begonnen. Wenn jedoch eine solche Diskrepanz nicht objektiv feststellbar ist, liegt kein unabhängiger Beweis für die Evolutionstheorie vor, sondern das entsprechende Organ ist auch im Rahmen einer Schöpfungsbiologie verständlich. Daß auch eine vorübergehend erhöhte Variabilität zurückgehen wird, wurde bereits in Abschnitt 6.4 vermerkt. Die Schwierigkeit, rudimentäre Organe als Beweismittel für Evolution heranzuziehen, wird damit erneut deutlich.

STARCK (1978, 15) meint, daß sich funktionslose Organe doch über lange Evolutionsperioden erhalten könnten, wenn sie nämlich „auf Grund pleiotroper Genwirkung durch ein Gen in einem stabilen Gengefüge bestimmt werden, das zugleich für die Ausbildung einer vitalen Struktur oder Funktion bestimmend ist und wenn sie in der Gesamtkonstruktion völlig neutral sind.“ Doch mit diesem Argument wird das Vorliegen einer (nicht offensichtlichen) Funktion solcher Organe gerade betont. CRAPO argumentiert (zitiert in HOWE 1985), die Zahn-

anlagen der Bartenwale (vgl. Abschnitt 6.2) betreffend, „that since it is impossible to imagine any system, such as growing baleen fetus and its 'teeth', in which a change in one part of the system (e. g., the disappearance of the 'teeth') would have no effect on the rest of that system, and therefore the mere discovery of what the effect is cannot be held to be logical evidence of a Designer's hand in these things. The very nature of systems, whether one believes in a Creator or not, demands such functional effects.“ Das würde bedeuten, daß eine Ursprungsvorstellung zum Verständnis der betreffenden Struktur nicht erforderlich ist.

Die Fälle von neoplastischer und metaplastischer Rudimentation, die makroevolutive Umbauten erfordern würden, sind der experimentellen Analyse nicht zugänglich. Dies ist ein weiterer Grund für die Unmöglichkeit theorieunabhängiger Deutung rudimentärer Organe.

Anmerkungen

- ¹ Man kann auch annehmen, daß die Blätter kleiner ausgebildet werden konnten, weil der Sproß verbreitert ausgebildet ist.
- ² „It is essential to appreciate that this syndrome is neither *degeneratenor vestigial*. It is perfectly *adapted* to the physical constraints of the subterranean acoustic environment“ (NEVO 1999, 228; Hervorhebung im Original).
- ³ „The eyes in the adult are identical to those in the juvenile; they have not degenerated, they just have not developed further. The development of other somatic organs, scales, pigment and ossification of cartilage is similarly truncated in relation to gonadal development“ (BANISTER 1984, 936).
- ⁴ „The features of the *Platanista* eye ... are more easily understood if this eye is regarded as being embryonic in structure and not having reached full development“ (DRAL & BEUMER 1974, 163).
- ⁵ Die heutigen Kenntnisse über Homeoboxgene und homeotische Mutationen lassen ein solches Szenario als möglich erscheinen, zumal bekannt ist, daß bei Pflanzen innerhalb von Grundtypen eine erhebliche Wuchsformvielfalt vorkommen kann.
- ⁶ „Regressed vestiges are retained through natural selection of whole balanced organismic systems“ (EMERSON 1961, 126).

8. Rudimentäre Embryonalorgane

Zusammenfassung: Während der Ontogenese auftretende rudimentäre Organe oder konstruktiv nicht verständlich erscheinende Entwicklungsabfolgen werden in der Evolutionslehre als Reminiszenzen an die hypothetische Stammesentwicklung gewertet. Mit dem auf Ernst HAECKEL zurückgehenden biogenetischen Grundgesetz soll ein Zusammenhang zwischen Phylogenese und Ontogenese hergestellt werden. Dieses „Gesetz“ wird seit langem nur in mehr oder weniger eingeschränkter Form vertreten, da vielerlei Befunde einer Parallelisierung von Onto- und Phylogenese entgegenstehen. Stammesgeschichtlich bedingte Rekapitulationsentwicklungen werden meist nur bei einzelnen Organen oder Organsystemen angenommen (Bsp.: Kiemendarmanlage bei den Wirbeltieren). Aufgrund unterschiedlicher Selektionswirkungen in Ontogenese und Phylogenese sind auch im Rahmen der Evolutionstheorie allein historisch bedingte funktionslose Reminiszenzen nicht zu erwarten, weshalb einige Autoren ein Ablesen der Stammesgeschichte an der Ontogenese für unmöglich oder sogar für irreführend halten. Wie im Falle von rudimentären Organen in adulten Organismen (Kapitel 6) gilt auch hier: Funktionslosigkeit oder Unstimmigkeit von Struktur und Funktion kann bei embryonalen Strukturen nicht definitiv nachgewiesen werden. Auch die Behauptung, in der Ontogenese bildeten sich Strukturen, für die es keinen *gegenwärtigen* Selektionsdruck (mehr) gäbe, ist kaum prüfbar und erweist sich bei näherer Betrachtung als theorieabhängig. Aus diesen Gründen bleibt als Hauptargument für die evolutionstheoretische Deutung die *Ähnlichkeit* zwischen embryonalen Strukturen verschiedener Arten bzw. zwischen embryonalen und adulten Strukturen. Ähnlichkeit kann auch auf funktionelle Zwänge zurückgeführt werden. Die evolutionstheoretische Deutung ist nicht zwingend.

Auch aus den Ontogenesen der Lebewesen versucht die Evolutionsbiologie Rückschlüsse auf den stammesgeschichtlichen Werdegang der Arten zu ziehen. Besondere Beachtung finden dabei „rudimentäre Embryonalorgane“ (Bezeichnung von BROMAN 1931). Darunter versteht man Organrudimente, die während der Embryonalentwicklung angelegt, dann aber weitgehend oder vollständig zurückgebildet werden (sog. transitorische Organe). Solche Organe erscheinen oft unnötig kompliziert oder gar überflüssig und nur eine Erinnerung an frühere stammesgeschichtliche Stadien zu sein. Beispiele sind die embryonalen Zahnanlagen bei zahnlosen Säugetieren, z. B. bei den Bartenwalen (z. B. MCHEDLIDZE 1984; Diskussion bei HOWE 1985) oder beim Schnabeltier (z. B. ANDERSON & KNOX 1967), die embryonalen Anlagen der äußeren Ohren bei den ohrenlosen Robben (BROMAN 1931), die Anlagen des peripheren olfaktorischen Systems (Geruchssinn) in der frühen Ontogenese von Zahnwalen (OELSCHLÄGER & BUHL 1985) oder die embryonalen Anlagen der hinteren Extremitäten bei den Walen (OGAWA 1953). Zwei Beispiele bei Wirbellosen bzw. Protozoen: EMERSON (1961) be-

richtet von Rekapitulationen von Zähnchen an der Mandibel von Termiten-Soldaten bei deren Entwicklung. Bei einigen Arten verschiedener Gattungen fehlt den adulten Soldaten ein randlicher Zahn an der Mandibel, der bei den Soldaten-Nymphen noch ausgebildet ist (Abb. 82). Als ontogenetische Rekapitulation deuten CIFELLI & GLAÇON (1978) urtümliche Merkmale wie z. B. die Kammerform bei der Entwicklung der Foraminifere *Globorotalia*.

Auch sukzessiv erscheinende, unterschiedlich ausgeprägte meristische Organe (z. B. unterschiedliche Ausbildung von Keimblättern und Folgeblättern [vgl. VOGELLEHNER 1982]) und an sukzessiv aufgebauten Strukturen (z. B. verschiedene Stadien von Abscheidungen bei der Schalenbildung bei Mollusken) werden häufig als Rekapitulationen interpretiert (REMANE 1960; SUDHAUS & REHFELD 1992, 153). Viele weitere Beispiele könnten genannt werden (vgl. etwa SUDHAUS & REHFELD 1992, Kapitel 10; Beispiele bei Pflanzen: VOGELLEHNER 1982; auch DARWIN [1859] befaßte sich mit diesem Thema); die vorstehenden Beispiele sollen nur einen kleinen Eindruck von der Vielfalt mutmaßlicher Rekapitulationen vermitteln.

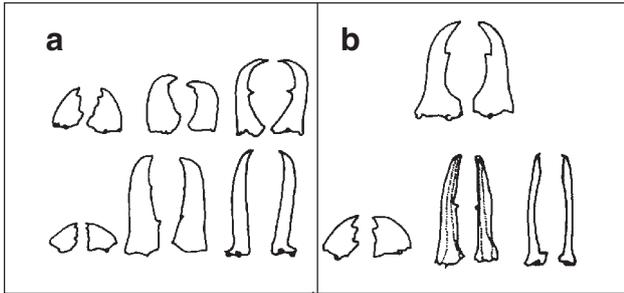


Abb. 82: a Mandibeln von Arbeitern (links), Soldaten-Nymphen (Mitte) und adulten Soldaten (rechts) der Amitermitinae. Obere Reihe: *Amitermes foreli* Wasmann, eine Gattung mit randlichen Zähnen in den beißenden Soldaten-Mandibeln. Untere Reihe: *Microcerotermes arboreus* Emerson, eine Gattung ohne randliche Zähne in den beißenden Mandibeln der adulten Soldaten, jedoch mit als rekapituliert gedeuteten Zähnen bei den Soldaten-Nymphen.

b Ein zweites als Rekapitulation gedeutetes Beispiel bei den Mandibeln von Termiten. Oben: Adulter Soldat von *Hoplognathotermes subterraneus* Silvestri, eine Gattung mit beißenden Mandibeln und randlichen Zähnen. Untere Reihe: Arbeiter (links), Soldaten-Nymphe (Mitte) und adulter Soldat (rechts) von *Termes panamaensis* Snyder, eine Gattung mit defensiven symmetrischen schnappenden Mandibeln mit rekapitulierten funktionslosen randlichen Zähnen an den Mandibeln der Soldaten-Nymphen. (Nach Emerson 1961)

Evolutionstheoretisch werden diese Strukturen als „Erinnerungen“ an frühere stammesgeschichtliche Stadien gedeutet. Seit Ernst Haeckel wird dieser angenommene Zusammenhang zwischen Phylogenese und Ontogenese als biogenetisches Grundgesetz oder abgeschwächt als biogenetische Grundregel kontrovers diskutiert. Man spricht auch häufig von „Rekapitulationen“. Die für die Formbildung jeweils verantwortlichen Gene seien im Laufe der Stammesgeschichte *nur teilweise* verlorengegangen oder durch Mutation funktionsunfähig geworden, nachdem sie nicht mehr benötigt wurden, und würden sich z. B. durch Umwegentwicklungen in der Embryonalentwicklung bemerkbar machen.

Wie auch in den bisherigen Kapiteln ist für eine Beurteilung einzelner Beispiele die Klärung wichtig, ob sich die betreffenden (maßlichen) Veränderungen im mikroevolutiven Rahmen (innerhalb von Grundtypen; vgl. Abschnitt 1.3) oder außerhalb davon bewegen.

Auf die interessante Vorgeschichte und die Geschichte des biogenetischen Grundgesetzes wird hier nicht eingegangen (vgl. Peters 1980). Beispielhaft hat Ullrich (1997) die Auseinandersetzung um Haeckels „Gesetz“ anhand der Interpretation der Kiemenbögen dargestellt. Ein kurzer Überblick findet sich in Junker & Scherer (2001, Kapitel V.10). Dort werden auch zahlreiche, den Menschen betreffende Beispiele besprochen. Eine ausführliche Darstellung ist geplant (Ullrich, in Vorb.). Nachfolgend werden die wichtigsten heute vertretenen Argumentationsweisen erläutert und die im Zusammenhang mit der biogenetischen Grundregel aufgestellten Behauptungen ähnlich wie in Kapitel 6 auf Prüfbarkeit und Theorieabhängigkeit beurteilt.

8.1 Zur heutigen Formulierung der „biogenetischen Grundregel“

Die „biogenetische Grundregel“ wird heute allgemein nicht mehr wie von Haeckel vertreten, der von einem „Gesetz“ sprach („Die Ontogenese ist eine kurze Wiederholung der Phylogenese“). Haeckel (1866, 300) hatte sein Gesetz folgendermaßen formuliert: „Die Ontogenese oder die Entwicklung der organischen Individuen, als die Reihe von Formveränderungen, welche jeder individuelle Organismus während der gesamten Zeit seiner individuellen Existenz durchläuft, ist unmittelbar bedingt durch die Phylogenese oder die Entwicklung des organischen Stammes (Phylon), zu welchem derselbe gehört.“ „Die Ontogenese ist die kurze und schnelle Recapitulation der Phylogenese, bedingt durch die physiologische Funktion der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernährung).“

Die Reihe der Ontogenesen der im Stammbaum aufeinander folgenden Organismen wird seit langem jedoch i. d. R. nicht mehr auf dem Prinzip des Anhängens weiterer Entwicklungsschritte begründet (terminale Addition), vielmehr wird davon ausgegangen, daß in jeder Entwicklungsphase phylogenetisch wirksame Änderungen eintreten konnten (z. B. Einfügungen, Veränderungen oder Wegfall von einzelnen Entwicklungsschritten; s. u.). Es sei an

Zeitpunkt der Änderung im Entwicklungsverlauf	Ablenkung	Addition	Subtraktion
spät (terminal)	definitive Deviation (terminale Differenz)	Anabolie (terminale Prolongation)	terminale Abbreviation; Aphanisie; Fetalisation; Neotenie
mittel (intermediär)	intermediäre Deviation (Mesobolie)	Interkalation	Exkalation
früh (basal)	initiale Deviation oder Differenz (Archibolie)	basale Prolongation	basale Abbreviation

Tab. 5: Überblick über Änderungsmöglichkeiten ontogenetischer Prozesse. (Nach FIORONI 1992)

dieser Stelle auch an die Ausführungen von Abschnitt 3.5 über die Inkongruenz von Adult-homologien und ontogenetischen Abfolgen erinnert. Diese Befunde zeigen, daß eine identische Wiederholung des stammesgeschichtlichen Wandels in der Ontogenese i. d. R. nicht einmal annähernd vorliegt. Daher spricht man heute meist von einer Grundregel, die viele Ausnahmen kennt, und unterscheidet *Palingenesen* von *Caenogenesen*. Erstere (von gr. *palin* = wieder) sind embryonale Bildungen oder Entwicklungsphasen, welche Stadien angenommener Vorfahren wiederholen (Rekapitulationsentwicklung), letztere (von gr. *kainos* = neu) sind solche Merkmale, bei denen keine Beziehung zu mutmaßlichen stammesgeschichtlichen Vorfahren hergestellt werden kann. Im Wörterbuch der Biologie bei SEDLAG & WEINERT (1987) wird definiert: „Caenogenese: die Ausbildung von ontogenetischen Merkmalen, die nicht für die Rekonstruktion adulter Vorfahren verwendbar sind“ (S. 65). Beispiele sind die Ausbildung von Keimhüllen oder das Verwachsen der Augenlider bei blind geborenen nesthockenden Säugetieren (zahlreiche weitere Beispiele bei SUDHAUS & REHFELD 1992, Kapitel 10). Schon HAECKEL hat in diesem Sinne sein eigenes „Gesetz“ relativiert (1966, 300): „Die vollständige und getreue Wiederholung der phyletischen durch die biontische Entwicklung wird gefälscht und abgeändert durch sekundäre Anpassung.“ (Kritische Anmerkungen dazu folgen weiter unten.)

LØVTRUP (1978b) unterscheidet zwischen „Haeckelscher Rekapitulation“, das bedeutet terminales Anhängen von Entwicklungsschritten, und „Von-Baerscher Rekapitulation“, dem

nicht-terminalen Einfügen weiterer Entwicklungsschritte, so daß nur embryonale Vorfahrenstadien rekapituliert werden (vgl. PANCHEN 1994, 47f.; RIEPPEL 1994, 90; GOULD 1984; PETERS 1980, 59f.). Entsprechend wird zwischen Rekapitulation von *Endstadien* („Metaphänen“) vermuteter Vorfahren und der Rekapitulation von *Embryonalstadien* („Interphänen“) unterschieden.

Heterochronien. Eine weitere Modifikation erfuhr die biogenetische Grundregel bezüglich ihrer kausalen Aussagen durch die Einbeziehung der Möglichkeit von *Heterochronien*, das sind zeitliche Verschiebungen ontogenetischer Prozesse gegeneinander (McKINNEY & McNAMARA 1991; vgl. GOULD 1977). Beispielsweise entsteht das Zentralnervensystem bei Wirbeltieren ontogenetisch sehr früh – ganz im Gegensatz zum Entstehungszeitpunkt während der postulierten Phylogenese. Ein Spezialfall von Heterochronie ist die *Neotenie* bzw. *Paedomorphose* (oder *Fetalisation*), d. i. die Beibehaltung von wesentlichen Merkmalen frühontogenetischer bzw. jugendlicher Stadien im Adultzustand.

Unter Bezugnahme auf die unterschiedliche Ausprägung und die variable Differenzierung als homolog geltender Organe bei einzelnen Arten wurden verschiedene Varianten für den Ablauf der Evolution von Organen entwickelt (sog. „Biometabolische Modi“ nach SEWERTZOFF 1931; DE BEER 1930; 1958; sog. „Clock-Modell“ von GOULD 1977; vgl. Tab. 5). Beispielsweise ist *Acceleration* nach DE BEER ein Prozeß, der das deutlich frühere Auftreten eines ausdifferenzierten Organs in der Ontogenese eines Indivi-

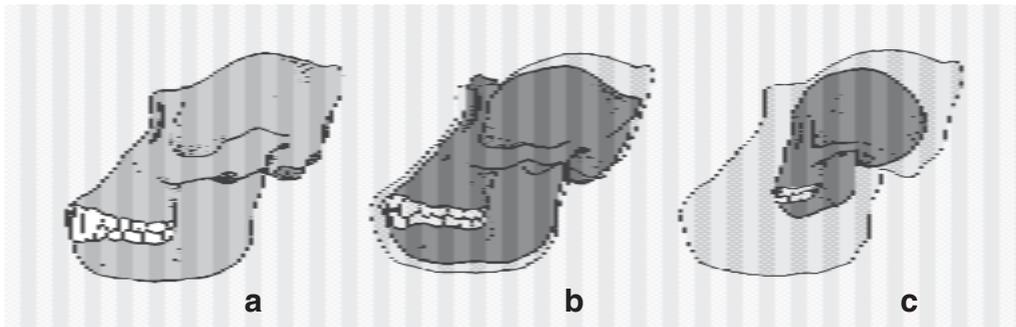


Abb. 83: a Schädel eines ausgewachsenen männlichen Gorillas; b Schädel eines weiblichen Gorillas mittleren Alters, c Schädel eines jungen, nicht ausgewachsenen Gorillas. Die Schädelkontur von a wurde den Darstellungen von b und c überlagert. Der Schädel des jungen Gorillas ist dem Menschen viel ähnlicher als die Schädel der ausgewachsenen Tiere. (Nach VON SENGBUSCH 1985)

duums im Vergleich zu der Vorgängerart bewirkt. Der gegenläufige Prozeß wird als *Retardierung* bezeichnet. Ein berühmtes Beispiel für diese Vorstellung gründet auf der Beobachtung, daß der erwachsene Mensch in vielen Merkmalen des Körperbaus dem Fetus eines Menschenaffen ähnlicher ist als einem adulten Pongiden (vgl. Abb. 83). Dies veranlaßte den Anatomen L. BOLK, „die Menschwerdung als durch einen Entwicklungsstillstand auf einem fetalen Primatenstadium bedingt zu deuten. Diesen Verzögerungsprozeß bezeichnete BOLK als 'Fetalisation'“ (STARCK 1978, 24; s. auch BONDE 1984, 224ff.). Eine ganze Reihe morphologischer Daten aus dem Tierreich wurde ähnlich zu deuten versucht (vgl. die Deutung der Höhlentiermerkmale durch BANISTER 1984, s. Abschnitt 7.2, S. 127).

Diese Prozesse können z.T. im Bereich mikroevolutiver Veränderungen innerhalb eines Grundtyps beobachtet werden (sog. allometrisches Wachstum). Das vorhandene Variationspotential für modifikative Abwandlungen innerhalb einer Art bzw. des Grundtyps wird offensichtlich auch durch Veränderungen ontogenetischer Abläufe abgerufen. Hinsichtlich des makroevolutiven Wandels besitzen diese deskriptiv formulierten Mechanismen bisher jedoch nur spekulativen Wert. Die dazu erforderliche kausale Verknüpfung von Ontogenese und Phylogenese ist bis heute auf molekularbiologischer und genetischer Basis nicht gelungen.

Aufgrund der genannten zahlreichen Unstimmigkeiten wird das biogenetische Grundgesetz auch im Hinblick auf seine deskriptiven

Inhalte nur in einer erheblich modifizierten Fassung vertreten, wonach nicht die ehemaligen Adultzustände, sondern *Teile* von früheren Ontogenesephasen wiederholt werden (FIORONI 1980, 101). Die entsprechend abgeänderte biogenetische Grundregel wird also nicht auf den gesamten ontogenetischen Entwicklungsablauf angewendet, sondern auf *einzelne* Organe oder Eigenschaften. Dies hat bereits NAEF vor über 60 Jahren betont (vgl. REMANE 1960). „At best some features of some ontogenies can be characterized as palingenetic“ (SZARSKI 1962, 126).

Morphogenese einzelner Organe. Aber auch innerhalb isoliert betrachteter Morphogenesen lassen sich „Unstimmigkeiten nachweisen, d. h. es existieren auch in diesem engen Bereich der Einzelmorphogenese ontogenetische Stadien, die nicht als Rekapitulation von Vorfahrenstadien betrachtet werden können“ (REMANE 1960, 315; Beispiele dafür dort). Zahlreiche Organontogenesen verlaufen ganz anders als die hypothetische Evolution (viele Beispiele bei OVERHAGE 1959, 174f.). Durch statistische Auswertung von Vergleichen verschiedener Ontogenesen bzw. Ontogenesestadien versuchte REMANE (1960) jedoch, den Prozentsatz, in dem Palingenesen (Rekapitulationen) auftreten, innerhalb des Ablaufs einer Organbildung zu ermitteln. Er stellte dabei fest, daß dieser Anteil je nach Entwicklungsphase sehr verschieden ist. Bei verschiedenen Phasen der Ausbildung eines Organs könnte demnach mit unterschiedlich großer Wahrscheinlichkeit das Vorliegen einer Palingenese konstatiert werden. In

konkreten Einzelfällen, in denen die Phylogenie unbekannt ist, kann mittels dieser statistischen Methode demnach aber kein sicheres Urteil, sondern nur eine Wahrscheinlichkeitsaussage darüber getroffen werden, ob eine Palin- oder Caenogenese vorliegt, d. h. ob im betreffenden Fall von der Ontogenese auf die Phylogenie geschlossen werden kann. Die Wahrscheinlichkeiten, die REMANE ermittelte, können im übrigen wiederum nur unter der Voraussetzung bekannter Evolutionsabläufe festgestellt werden.

FIORONI (1987, 392) ist der Auffassung, daß die Rekapitulationsidee „ein für den Phylogeneten wertvolles Instrument“ sei, „sofern dabei nicht nur einzelne isolierte Stadien bzw. Merkmale, sondern ganze Entwicklungsabläufe verglichen werden“ und nennt in diesem Zusammenhang die Embryonenähnlichkeit unter den Wirbeltieren und die Ähnlichkeit von Larvenstadien von im Adultzustand recht unterschiedlich gestalteten wirbellosen Tieren. Doch auch diese Version des Rekapitulationsgedankens muß in Frage gestellt werden. Zum einen kommt es bei Wirbellosen öfter vor, daß innerhalb einer Gattung manche Arten eine direkte Entwicklung aufweisen, andere dagegen ein Larvenstadium durchlaufen, oder daß die ersten Teilungsschritte nach der Befruchtung auch bei nah verwandten Arten unterschiedlich verlaufen (DOHLE 1988).¹ Auch bei den verschiedenen Wirbeltierklassen sind ausgerechnet die allerersten ontogenetischen Stadien grundverschieden (vgl. RAFF 1999; Abb. 31, S. 55). Die als untereinander homolog geltenden Gastrulastadien in den Embryogenesen der Wirbeltiere werden auf signifikant verschiedenen ontogenetischen Wegen erreicht (MINDELL & MEYER 2001). Gerade die ersten Formbildungsstufen sollten jedoch nach der biogenetischen Grundregel die größten Ähnlichkeiten aufweisen.

Zum anderen ist auch das Argument von der Embryonenähnlichkeit im sog. „Stadium der Körpergrundgestalt“ (Pharyngula-Stadium; phylotypisches Stadium; Abb. 31, S. 55) nicht tragfähig, denn trotz oberflächlicher Ähnlichkeiten sind Vertreter verschiedener Wirbeltierklassen auch in diesem Stadium erheblich voneinander verschieden (RICHARDSON et al. 1997; ULLRICH 1998; vgl. kritisch dazu HALL

1997). RICHARDSON et al. (1998) betrachten das phylotypische Stadium wie OWENS Archetypen nicht als Realität: „The vertebrate phylotype applies to all vertebrates in general, but to no one species in detail.“

Schließlich entspricht auch die von-Baersche „Version“ der biogenetischen Grundregel (Rekapitulation *embryonaler* Vorfahrenstadien) häufig nicht den Beobachtungen. So zeigen die ontogenetischen Entwicklungen der Extremitäten der Landwirbeltiere viele Gemeinsamkeiten, doch passen sie weder zu Haeckelscher noch zu von-Baerscher Rekapitulation. Die entsprechende Anzahl von Knochenelementen fossiler Taxa wird nicht rekapituliert. Außerdem tritt in der frühen Embryonalentwicklung keine archetypische Anordnung auf; abgeleitete Merkmale können sehr früh in der Ontogenese vorkommen.² SHUBIN (1994b) stellt am Beispiel der Ontogenese der Finger von Salamandern fest, daß die Ergebnisse der vergleichenden und der experimentellen Biologie andere Homologieverhältnisse nahelegen als phylogenetische Studien.³

Nach Untersuchungen von HINCHLIFFE & GRIFFITHS (1983) ist die Entwicklung der Extremitäten sowohl bezüglich der Anzahl als auch der Position der Knochenelemente von den frühen Stadien an spezialisiert – entgegen der von-Baerschen und entgegen der Haeckelschen Rekapitulationsvorstellung. Danach können frühe embryonale Stadien nicht miteinander oder mit adulten Stadien verglichen werden (SHUBIN & ALBERCH 1986, 378). Frühe Embryonalstadien sind nicht notwendigerweise konservativer als spätere.⁴

Die gegenüber der „Blütezeit“ des biogenetischen Grundgesetzes zur Zeit HAECKELS zunehmende Einschränkung eines Ursachenzusammenhangs zwischen den Ontogenesen und der hypothetischen Phylogenie beschreibt HASZPRUNAR (1994, 132): „Nach dem Zweiten Weltkrieg erlebte die ausschließlich historische Betrachtungsweise einen kontinuierlichen Niedergang, der bis in die achtziger Jahre hinein anhielt. Direkte Ursache dieses Niederganges war der Aufschwung der funktionellen Morphologie, welche zeigen konnte, daß viele Strukturen, darunter auch solche des Embryos und der Larve (das heißt, individualhistorische Strukturen), zu einem hohen Prozentsatz pri-

mär funktionell und nicht historisch erklärbar sind.“ Es stellt sich darüber hinaus die Frage, ob es überhaupt ontogenetische Strukturen gibt, die nur historisch (d. h. durch eine vorausgegangene Makroevolution) erklärbar sind bzw. ob der Bezug auf Makroevolution überhaupt erforderlich ist, um embryonale Strukturen zu verstehen.

Angesichts der überaus zahlreichen Einschränkungen, die das biogenetische Grundgesetz relativieren, ist nicht verwunderlich, daß sein Gültigkeitsbereich im Rahmen der Evolutionsbiologie seit HAECKEL (und ähnliche Überlegungen schon davor) bis heute sehr kontrovers diskutiert worden ist (z. B. GARSTANG 1922; JESCHIKOV 1930; HOLMES 1944; REMANE 1960; SZARSKI 1962; JARDINE 1967; PETERS 1975; GOULD 1977; LØVTRUP 1978a,b; NELSON 1978; RIEPPEL 1979; FIORONI 1980; BONIK et al. 1981; GUTMANN & BONIK 1981; 98ff.; BONDE 1984; RICHARDSON 1997; ULLRICH 1997). Die Spannweite reicht von weitgehender Akzeptanz bis hin zur völligen Ablehnung. Eine lesenswerte Zusammenfassung der Argumente findet sich bei OSCHKE (1982). Einen kurzen geschichtlichen Überblick gibt REMANE (1960); eine ausführlichere Darstellung bietet ULLRICH (1997) am Beispiel der Deutung der „Kiemenbögen“.

Unter Berücksichtigung der erwähnten Einschränkungen könnte eine allgemeine Formu-

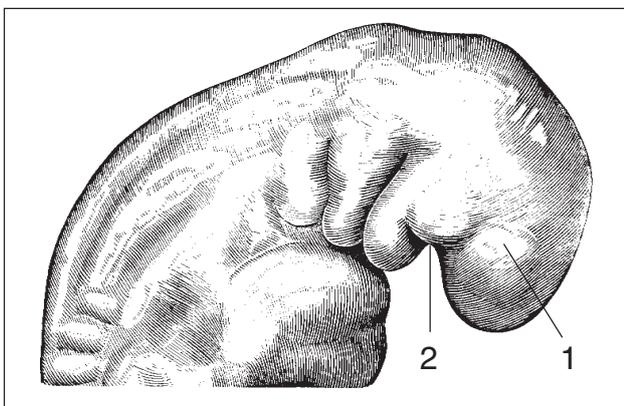


Abb. 84: 3,4 mm großer menschlicher Embryo. Rekonstruktion der Kopffregion mit deutlichen Pharyngealbögen. 1 Augenanlage, 2 Mundeingang und Oberkieferwulst, dahinter Unterkieferbogen (= 1. Pharyngealbogen), dahinter 2. und 3. Pharyngealbogen, aus denen u. a. Elemente des Zungenbeins und Drüsen hervorgehen. (Sammlung BLECHSCHMIDT)

lierung der „biogenetischen Grundregel“ wie folgt lauten:

„In der Ontogenese der Organismen gibt es Organanlagen oder Entwicklungswege, die historisch bedingt sind oder nur historisch gedeutet werden können.“

Die entscheidende Frage ist hier, wie nachgewiesen werden kann, daß bestimmte ontogenetische Strukturen *nur* historisch, d. h. durch früher wirksame, heute aber nicht mehr gegebene Selektionsfaktoren, verstehbar sind (s. u.). Aufgabe der Grundtypenbiologie ist es, zumindest zu zeigen, daß eine historische Deutung nicht zwingend ist. Damit wäre ein Freiraum für andere Deutungsversuche geschaffen. Ein über die Evolutionskritik hinausgehender positiver Beitrag könnte darin bestehen, daß aufgezeigt wird, weshalb gerade die vorliegenden Entwicklungsmuster zweckmäßig sind.

Im folgenden wird eine kritische Wertung der evolutionstheoretischen Argumentationsweisen gegeben.

8.2 Theorieabhängige Argumentation

Die vielfältigen und wesentlichen Einschränkungen für eine biogenetische Grundregel machen deutlich, daß eine evolutionstheoretische Deutung embryonaler Strukturen nur unter der *Voraussetzung* der Evolutionstheorie möglich ist, oft sogar nur unter der Voraussetzung eines *bestimmten* Evolutionsablaufes, der aufgrund anderer als embryologischer Befunde rekonstruiert oder hypothetisch vorgegeben werden muß. So schreibt SIEWING (1982, 271): „Die Entscheidung, ob in einer bestimmten Ontogenese eine Caenogenese oder aber eine Palingenese vorliegt, kann erst dann getroffen werden, wenn die Phylogenese bekannt ist.“ Ähnlich äußerte sich auch schon REMANE (1956, 215). PETERS (1975, 22) stellt fest (vgl. Abb. 84): „Wenn wir einige 'Falten' im Kopf-Hals-Bereich des menschlichen Embryos mit den Kiemenbögen der Fische in eine phylogenetische Beziehung bringen, so tun wir das sicher nicht wegen des biogenetischen Grundgesetzes, sondern weil die Vermutung einer

solchen Beziehung sehr gut in den evolutionstheoretischen Erklärungskontext paßt, *den wir uns ohnehin gebildet haben*. Aus dem gleichen Grund nehmen wir nicht an, bestimmte Vorfahren des Menschen hätten im Adultstadium einen Dottersack besessen, obwohl doch dieser Sack mindestens so gut wie die Kiemenbögen an einem Embryo zu beobachten ist“ (Hervorhebung nicht im Original). Ein theorieunabhängiges Kriterium für die Unterscheidung von Palingenesen und Caenogenesen liegt offenbar nicht vor: „Ein ... direktes Kriterium für Palingenesen und Caenogenesen bei allein bekannter Ontogenie ist ... nicht gefunden worden“ (REMANE 1960, 314). Ebenso urteilen SUDHAUS & REHFELD (1992, 159; vgl. ebd. auch S. 162): „Allein aus ontogenetischen Untersuchungen läßt sich nicht entscheiden, ob Caenogenesen oder Rekapitulationen vorliegen.“ Es entscheiden also die Vorstellungen über den phylogenetischen Verlauf darüber, welche ontogenetischen Vorgänge als Rekapitulationen gelten können. „Die Einstufung eines bestimmten Ontogenestadiums als Rekapitulation [erhält] nur in Verbindung mit einer phylogenetischen Erklärung einen Sinn“ (PETERS 1980, 67). Damit können die ontogenetischen Abläufe nicht als Belege für eine stattgefundene Phylogenese oder einen bestimmten phylogenetischen Ablauf gelten. PETERS (1980, 67) kommt zum Schluß: „Es ist nämlich das phylogenetische Modell, das den Maßstab für die Interpretation und Lesrichtung organischer Abwandlungen liefert. ... Für das Biogenetische Grundgesetz wie auch für alle ähnlichen Vorschriften ergibt sich daraus nur eine Konsequenz: Man sollte es vergessen.“⁵

Als instruktives Beispiel führen SUDHAUS & REHFELD (1992, 142) den Kiemendarm an, wie er bei den Larven der parasitischen Neunaugen auftritt, und die Darmkiemen im Enddarm von Großlibellen-Larven (Abb. 85). „In beiden Fällen handelt es sich um vorübergehende, also transitorische Bildungen. Während aber im transitorischen Kiemendarm der Neunaugen ein Hinweis dafür gesehen wird, daß deren Vorfahren sich (im Adult- wie Jugendstadium) als Filtrierer ernährten, schließen wir aus den transitorischen Darmkiemen der Großlibellen-Larven keineswegs auf eine entsprechend aquatile Lebensweise bei den adulten Vorfahren.

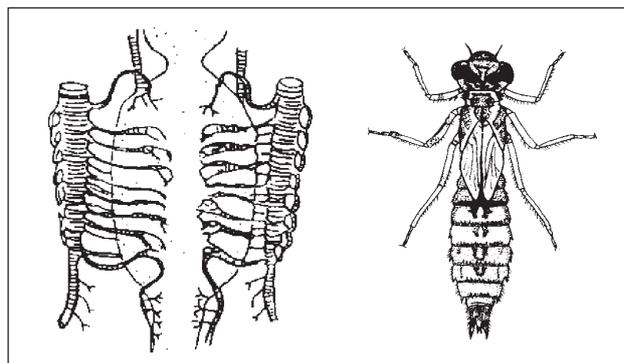


Abb. 85: Darmkiemen im Enddarm von Großlibellenlarven. (Aus W. SUDHAUS & K. REHFELD, Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Gustav Fischer Verlag © Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1992)

Die Darmkiemen der Großlibellen sind also 'nur' besondere larvale Anpassungen ans Wasserleben. Der Leser wird zu Recht nach den Gründen für eine so unterschiedliche Bewertung transitorischer Bildungen fragen.“ Die weiteren Ausführungen machen klar, daß der Vergleich mit anderen Arten maßgeblich ist (s. dazu Abschnitt 8.3). Die Argumentation ist abhängig von evolutionstheoretischen Vorgaben und von Hypothesen über den konkreten stammesgeschichtlichen Verlauf.

8.3 Ähnlichkeit als Argument

Seit langem ist bekannt, daß in der Embryonalentwicklung vorübergehend auftauchende Organe oder Gewebe als sog. „Induktoren“ eine unverzichtbare Funktion in der Formbildung, der Morphogenese der Organismen innehaben. PORTMANN mahnt daher zur Vorsicht (1976, 28): „Wir wissen heute bereits, daß viele Organanlagen Träger wichtiger gestaltender Kräfte sind und daß die Übereinstimmung in der Verteilung der ersten Organanlagen bei den verschiedenen Wirbeltieren nicht einfach ein Ausdruck von Verwandtschaft ist, sondern auf unbedingt notwendige formbildende Leistungen dieser frühen Stadien hinweist.“ Auch GUTMANN (1989, 154) stellt fest, daß „Rekapitulationen“ eine notwendige Funktion in der Ontogenese wahrnehmen. Weshalb aber werden dennoch viele Embryonalorgane dann als Indiz für Stammesgeschichte gewertet? Die

Antwort ergibt sich aus den folgenden Ausführungen.

Die bei der Formbildung des jungen Keimes wichtigen Induktorgewebe bzw. -organe (bzw. -organanlagen) ähneln oft fertig ausgebildeten Strukturen mutmaßlicher Vorfahren. Ein interessantes Beispiel hierzu stellt die Chorda der Wirbeltiere dar. Die Tatsache, daß in der Embryonalentwicklung der Wirbeltiere vor der Bildung der Wirbelsäule an deren Stelle eine Chorda gebildet wird, wird evolutionstheoretisch als Indiz dafür gewertet, daß die Wirbeltiere von Chordatieren abstammen, die im erwachsenen Zustand eine Chorda als Stützrohr besitzen. GUTMANN & BONIK (1981, 108) schreiben zur Funktion der Chorda bei Wirbeltieren jedoch: „Obwohl nun bei vielen Wirbeltieren die Chorda in der Embryonalentwicklung nur als zarter Strang von Zellen angelegt wird, stellt sie ein unverzichtbares Organ dar. So kennt man bei Mäusen Mutanten, die eine zu dünne Chorda entwickeln. Die Folge davon besteht darin, daß die Wirbel mehrerer Körpersegmente verschmelzen, weil keine zwischengeschalteten Bandscheiben entwickelt werden. ... Einen massiveren Hinweis auf die Bedeutung eines so zarten 'historischen' Restes gibt es kaum.“

Für weitere Beispiele beim Menschen sei auf BLECHSCHMIDT (1961; 1973), BRENT et al. (1972), ULLRICH (1997) und JUNKER & SCHERER (2001, Kapitel V.10) hingewiesen.

Eine funktionale Bedeutung zahlreicher in der Ontogenese des Menschen ausgebildeten Strukturen hat BLECHSCHMIDT durch jahrzehntelange Untersuchungen nachweisen können: jedes Organ ist konstruktiv notwendig (BLECHSCHMIDT 1985, 28; vgl. GUTMANN & BONIK 1981, 98ff.). Für den Menschen ist das *Wie* vieler Entwicklungsvorgänge bis ins Detail bekannt. Alle Entwicklungsschritte erfolgen mit ontogenetischer Notwendigkeit.

REMANE (1960) kritisiert jedoch die Gegenüberstellung eines „ontogenetischen Kausalgesetzes“ (O. HERTWIG) und eines biogenetischen Grundgesetzes als scheinbare Alternative: Ontogenetische Notwendigkeit und Rekapitulationserscheinungen schließen sich keineswegs aus: „Eine Kritik des typologischen biogenetischen Grundgesetzes von rein kausal-analytischer Blickrichtung ist im Prinzip ver-

fehlt“ (S. 313). Man kann nämlich weiterfragen: *Warum* erfolgt die ontogenetische Differenzierung gerade so und nicht anders? Hier wird dann auf die Stammesgeschichte verwiesen: Die heutigen Ontogenesen seien das Resultat vieler immer wieder abgewandelter Ontogenesen. Die heutigen Konstruktionen seien stammesgeschichtlich bedingt, auch wenn ihre Ontogenesen funktionell verständlich seien, und daraus resultierten Ähnlichkeiten. Da aber die Mechanismenfrage für makroevolutive Veränderungen (um die es hier geht) nicht geklärt ist, bleibt die genannte Frage nach dem Grund der ontogenetischen Entwicklungswege dennoch unbeantwortet und läßt Raum für andere Deutungen.

Das evolutionstheoretische Argument lautet also: Nicht die Funktionslosigkeit oder eine Diskrepanz zwischen Struktur und Funktion, sondern *Ähnlichkeiten* mit homologen Strukturen anderer Organismen deuten auf Stammesgeschichte hin. „Die Kennzeichnung bestimmter ontogenetischer Entwicklungen als Rekapitulationen nimmt Bezug auf ehemalige Merkmalsausbildungen, was sich einzig *durch einen Vergleich mit anderen Organismen* feststellen läßt. ... Eine transitorische Struktur einer Art ist nur dann als Rekapitulation zu erkennen, wenn sie sich (1) mit einer Zwischenstruktur einer anderen Art identifizieren läßt, bei der sie sich zu einer Endstruktur weiterentwickelt oder (2) wenn sie mit einer dauerhaften Endstruktur einer anderen Art homologisierbar ist“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 152; Hervorhebung nicht im Original). Der Grundgedanke dieses Arguments lautet dabei: Entsprechende embryonale Anlagen verschiedener Arten ähneln einander mehr, als es die endgültige Ausprägung zu erfordern scheint. Abb. 86 verdeutlicht dieses Argument. OSCHER (1982, 10) stellt dazu fest: „Für die Phylogenetik erscheint mir nur wichtig, daß in der Ontogenese Strukturen auftauchen, die komplex genug sind (genügend spezifische Qualität haben), daß sie sich mit einer bestimmten 'Endstruktur' einer anderen Art homologisieren lassen.“ Beispielsweise wird die Kiemendarmanlage der Tetrapoden nicht als „Indifferenzzustand“ angesehen, sondern als „eine Anlage, die in ihrer gesamten spezifischen Qualität eindeutig erkennen läßt, daß ihre 'teleonomische Funktion', ihre 'prospekti-

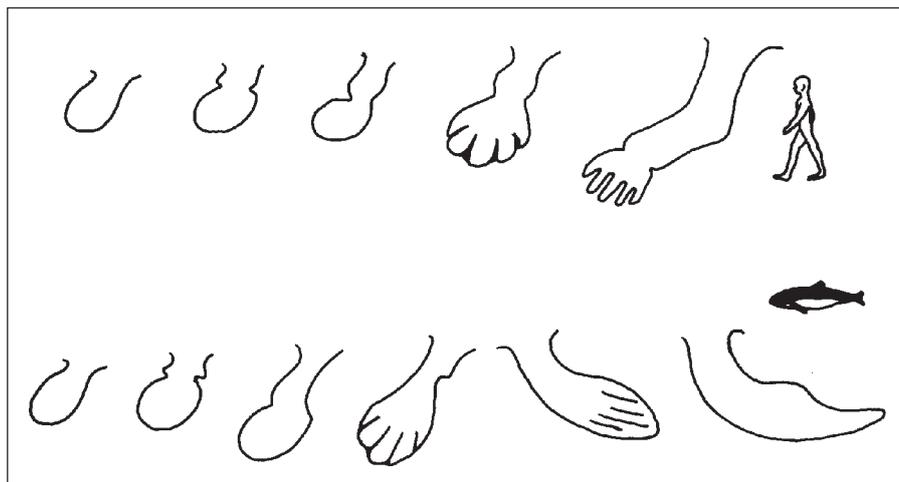


Abb. 86: Vergleich zwischen der Embryonalentwicklung der Flosse eines Wals und des menschlichen Arms. Die Ähnlichkeit der ersten Stadien ist auffällig. (Nach SLIJPER 1979)

ve Bedeutung' (primär) in der Ausbildung eines Kiemenapparats bestand" (S. 11). Das Aussehen (die „spezifische Qualität“) dieser Anlage soll Züge einer Rekapitulation aufweisen, die Entwicklung wird als *Umwegentwicklung* interpretiert. Nur diese Deutung mache die Reduktion mancher embryonal angelegter Teile verständlich. „Wenn embryonale Anlagen einer gewissen Komplexität (spezifischen Qualität) mit bestimmten Endstrukturen (anderer Arten) ein Maximum an homologen Übereinstimmungen aufweisen, dann waren es die bei der Evolution solcher Endstrukturen wirksamen Selektionskräfte, die das genetische Programm für die Ausbildung der betreffenden Anlage hervorgebracht haben“ (OSCHE 1982, 10f.). Daraus resultiert auch ein *Lesrichtungskriterium*: „Bei einem Vergleich verschiedener Arten, die homologe Embryonalstrukturen rekapitulieren, ist diejenige Endstruktur als die ursprüngliche (plesiomorphe) anzusehen, zu der die rekapitulierten Embryonalstrukturen die meisten homologen Übereinstimmungen aufweisen“ (S. 11). OSCHE nennt als Kriterium dafür, daß eine Rekapitulation vorliegt: „Eine Struktur ist dann nur historisch zu verstehen, wenn die ihr zugrundeliegende Information (das in der Evolution entstandene Programm) auf Selektionsdrücken beruht, die rezent nicht mehr gegeben sind (z.B. bei der Kiemendarmanlage der Tetrapoden)“ (S. 14). Und: „Eine Struktur ist dann nur historisch zu verstehen, wenn an ihrer Ausbildung ein (genetisches) Programm (mit)wirkt, das unter den rezent herrschenden (Selektions-)Bedingungen nicht entstanden sein kann“ (S. 21).

Doch diese Argumentation ist nicht theorieunabhängig (vgl. die Kriteriendiskussion in Kapitel 6). Denn wie wird nachgewiesen, daß es für eine ontogenetische Struktur *keine aktuelle* Selektionswirkung mehr gibt? Wie wird belegt, daß unter den rezent herrschenden Selektionsbedingungen ein bestimmtes genetisches Programm nicht vollständig verstehbar ist? Hier kommt vielmehr der Verdacht auf, daß die *evolutionstheoretische Vorgabe*, nicht aber empirische Befunde die historische Deutung begründen oder ermöglichen. OSCHE (S. 13) führt weiter aus: „Die Tatsache, daß embryonale Anlagen auch eine entwicklungsphysiologische Funktion, z.B. als Induktoren, Organisatoren, mechanische 'Widerlager', Platzhalter usw. haben, ändert nichts daran, daß in der spezifischen Qualität ihrer Form (Struktur) eine Information steckt, die historisch geworden und homologisierbar ist“ (S. 13). Gerade deshalb sogar, weil die rekapitulierten Organe noch eine (andere) Funktion haben, werden sie rekapituliert (S. 14) – mehr noch: „Wir müssen daher wohl allgemein erwarten, daß Rudimente Teilfunktionen erfüllen“ (S. 14). „Der Grund für die ontogenetische Rekapitulation des phylogenetischen Regressionsweges dürfte in den meisten Fällen aus der formativen Bedeutung der betroffenen Merkmale für den Organismus resultieren“ (WILKENS et al. 1979, 13).

Hier muß dieselbe kritische Rückfrage wie oben gestellt werden. Wenn nämlich für jedes in der Embryonalentwicklung (u. U. nur vorübergehend existierende) Organ eine angemessene Funktion erkennbar ist, ist eine stammesgeschichtliche Begründung ihrer Existenz nicht

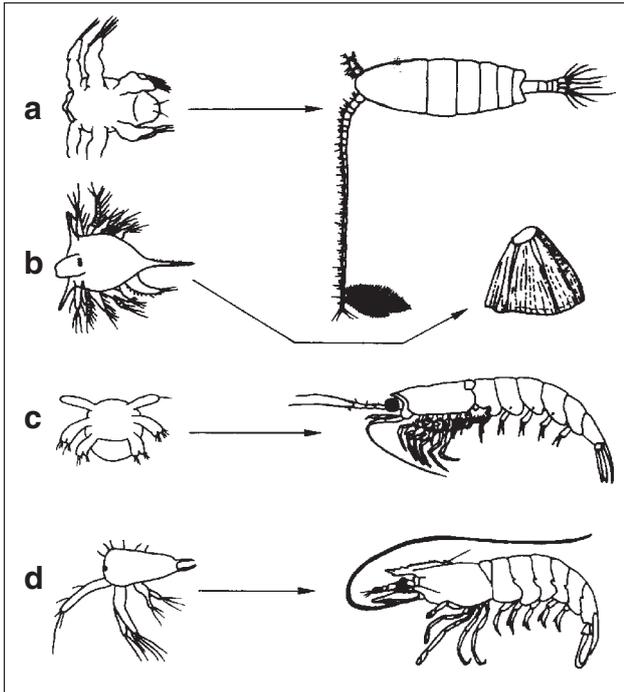


Abb. 87: Die planktonische Nauplius-Larve bei verschiedenen Gruppen von Krebsen: a bei Copepoden, b bei Cirripediern, c bei Euphausiaceen, d bei Penaeiden. (Aus FIORONI 1987)

zwingend erforderlich. Eine entsprechende Deutung ist unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen zwar möglich, jedoch wiederum (vgl. Kapitel 6) nicht aus den Befunden theorieunabhängig ableitbar. Die Argumentation läuft damit letztlich einmal mehr auf das *Ähnlichkeitsargument* hinaus. So argumentiert MCHEDLIDZE (1984) auch im Falle der vorübergehend auftauchenden Zahnanlagen bei Bartenwalen: Das Vorliegen einer Funktion weise die Rekapitulationstheorie nicht zurück. „... they (die Zähne) support it (die Rekapitulationstheorie) by indicating a relation between this organ of the embryo and the corresponding organ of the adult ancestral form“ (S. 100). Die Begründung für das „historisch geworden“ ist explizit das evolutionstheoretische Homologie-Argument (es wird auf die spezifische Qualität oder die Lage der betrachteten Embryonalorgane verwiesen; vgl. dazu auch RADINSKY 1984, 13; SZARSKI 1962, 129). Ähnlichkeiten erzwingen aber prinzipiell keine bestimmte Ursprungsvorstellung (s. Kapitel 2).

PORTMANN (1976, 27) schreibt dazu: „Es ist indessen eine allzu oberflächliche Formulierung, wenn einfach gesagt wird, alle Wirbeltie-

re hätten als Embryonen 'Kiemenspalten', alle Paarextremitäten durchliefen ein 'Flossenstadium', die höheren Wirbeltiere machten ein 'Fischstadium' durch. Der objektive Sachverhalt würde für unser Beispiel besser durch folgende Feststellung wiedergegeben: 1. Alle Wirbeltiere bilden embryonal im Kopfbereich eine Reihe von paarigen Spalten oder Taschen, aus denen bei Fischen die Kiemenspalten (und andere Organe) sich entwickeln, während sie bei den höheren Organisationsstufen die Anlage für sehr verschiedene Bildungen sind. 2. Die paarigen Extremitäten bilden sich stets aus plattenförmigen seitlichen Anlagen, denen die definitiven Fischflossen in ihrer Struktur relativ nahe bleiben, während sich die Extremitäten aller höheren Stufen sehr weit von diesem Ausgangszustand entfernen. 3. Die embryonalen Formstufen der höheren Wirbeltiere zeigen vorübergehend manche Merkmale, die bei Fischen in der ausgebildeten Gestalt erhalten bleiben.“

Rekapitulation von Larvenstadien. Die Ähnlichkeit von Larvenstadien bei vergleichsweise sehr verschiedengestalteten Adultformen wird in diesem Zusammenhang häufig als Beleg für die biogenetische Grundregel genannt (z. B. FIORONI 1987, 386ff.). Beispielsweise haben ganz verschiedene Krebsordnungen die gleiche Organisation der Nauplius-Larven (Abb. 87). Die evolutionstheoretische Deutung basiert auch hier auf dem Befund „Ähnlichkeit“ (vgl. Kapitel 2).

8.4 Unterschiedliche Selektion in Ontogenese und Phylogenese

Scharfe Kritik an der biogenetischen Grundregel kommt von der Senckenbergischen Arbeitsgruppe für Phylogenetik. Als Hauptargument wird angeführt, daß in der Stammesgeschichte und der Embryogenese verschiedene Selektionsdrücke herrschen. GUTMANN & BONIK (1981, 100) führen u. a. folgendes Beispiel aus der frühesten Ontogenese an: „Ganz anders als in der Stammesgeschichte sind die Verhältnisse in der Embryonalentwicklung. Dort treten Bindegewebe und die Muskeln spä-

ter auf. Diese zeitliche Verschiebung aber ist leicht als selektiv vorteilhaft zu erklären. Die ersten Stadien der ontogenetischen Entwicklung dienen bei den komplizierten Vielzellern der Verteilung des Materials und der Erstellung der Architektur des Körpers. Wenn diese Phasen der Entwicklung ohne Bindegewebe verlaufen, wird Materialumbau, also letztlich Energie, eingespart.“ In der Phylogenese sei dagegen die Entstehung von Vielzellern durch den sofortigen Einbau von Bindegewebe gekennzeichnet. Rekapitulationen treten nur dann auf, wenn in der Ontogenese und Phylogenese dieselben Selektionsdrücke herrschen, sind also nicht Ausdruck stammesgeschichtlicher Reminiszenz (S. 109, 116). „Der Verlauf der Ontogenese entspricht oder ähnelt demjenigen der Phylogenese insoweit, das biogenetische Grundgesetz gilt also insoweit, wie sich der ontogenetische und der phylogenetische Adaptationsverlauf entsprechen oder ähneln oder zumindest nicht im Gegensatz zueinander stehen“ (FRANZEN 1975, 39). „Rein historische Reminiszenz, stammesgeschichtliche Nostalgie in der Embryonalentwicklung, gibt es nicht, kann es nicht geben, weil der Energieaufwand einer starken Bewertung durch Selektion unterliegt“ (S. 116). Erhalten bleibt nur, was Selektions- und Funktionswert besitzt. GUTMANN & BONIK (1981) betonen, daß ein Nachzeichnen der Phylogenese an der Ontogenese nicht möglich sei, vielmehr hänge jede Aussage über den stammesgeschichtlichen Stellenwert embryonaler Gebilde von der stammesgeschichtlichen Rekonstruktion ab, die nach dem Gesichtspunkt der Ökonomisierung und unter Berücksichtigung von Selektions- und Funktionszwängen erfolgen muß (PETERS 1975, 23). Die Existenz von verkürzten und auf ontogenetische Bedürfnisse abgestimmten Rekapitulationen wird von diesen Autoren jedoch nicht grundsätzlich abgestritten. „Unsere Kritik am biogenetischen Grundgesetz betrifft stets 'nur' seine methodische Unbrauchbarkeit für die Phylogenetik“ (BONIK et al. 1981, 224).

FRANZEN (1975) zeigt anhand zweier Entwicklungsabläufe in der menschlichen Ontogenese, daß sowohl „caenogenetische“ als auch „palingenetische“ Merkmale als ontogenetische Anpassungen erklärbar sind: So ist sowohl der Befund, daß Menschenaffen im Bau ihres Schädels

umso menschenähnlicher sind, je *jünger* sie sind (*entgegen* der biogenetischen Grundregel; vgl. Abb. 83, 88; s. o.: „Fetalisation“), als auch der Befund, daß in der menschlichen Ontogenese die Arme im Vergleich zu den Beinen anfänglich deutlich länger sind als beim Erwachsenen (*entsprechend* der biogenetischen Grundregel: adulte Pongiden haben relativ lange Arme), durch die konstruktiven und funktionellen Bedingungen während der ontogenetischen Entwicklung zu erklären und als sinnvolle Anpassungen zu verstehen. Für den Bereich der menschlichen Embryonalentwicklung hat BLECHSCHMIDT (1968, 1976, 1985) dies für alle untersuchten Organe und Organsysteme gezeigt. Solche Beispiele zeigen die Problematik, aus den ontogenetischen Abfolgen eine Lesrichtung für die hypothetischen phylogenetischen Abläufe abzuleiten (PETERS 1980, 64).

SZARSKI (1962, 129) weist darauf hin, daß ontogenetische und phylogenetische Parallelen dadurch zustande kommen können, daß in Ontogenese und Phylogenese die Entwicklung von ähnlichen Ausgangsstrukturen startet und daß Embryonen und Larven in ähnlichem Medium leben wie ihre angenommenen Vorfahren. „Konservativismus“ in der Embryogenese rühre außerdem daher, daß Embryonen relativ inaktiv sind und daß die hochkomplizierten morphogenetischen und physiologischen ontogenetischen Prozesse vor störenden Außeninflüssen geschützt werden müssen. Umso merkwürdiger und im Deutungsrahmen der biogenetischen Grundregel unverständlich sind die oben erwähnten grundlegenden Unterschiede der ersten ontogenetischen Stadien bei Wirbeltieren und auch bei Wirbellosen.

Erwähnung muß hier auch der „Primat der ontogenetischen Präzedenz“ finden: „Das zeitliche Erscheinen eines Organes im Ontogeneseablauf wird primär von dessen Wichtigkeit für den entsprechenden Entwicklungsgang und nicht von dessen phylogenetischem Alter bestimmt“ (FIORONI 1987, 386). Umgekehrt signalisiert frühes Erscheinen „Wichtigkeit“. Die Bedeutung der Reihenfolge der ontogenetischen Prozesse für phylogenetische Rekonstruktionen ist damit stark relativiert und wird kontrovers diskutiert. KLUGE (1985, 13) stellt fest: „Differentiation, paedomorphosis, and the insertion and deletion of developmental stages

make it impossible to deduce the genealogical hierarchy from only ontogenetic transformation series“ (vgl. MABEE 1989).

Insgesamt steuert eine biogenetische Grundregel somit für die Erklärung ontogenetischer Befunde nichts Wesentliches bei. FRANZEN (1975, 39) schließt seinen Aufsatz: „Wenn wir aber den ontogenetischen und den phylogenetischen Anpassungsverlauf rekonstruiert haben, benötigen wir das biogenetische Grundgesetz nicht mehr.“ Dabei bleibt der phylogenetische Anpassungsverlauf jedoch im Wesentlichen eine gedankliche Konstruktion, der Vergleich zwischen Phylogenese und Ontogenese muß daher hypothetisch bleiben.

Zusammenfassend ergibt sich, daß für die Deutung der ontogenetischen Befunde ein Bezug auf einen postulierten phylogenetischen Ablauf nicht erforderlich ist und sogar irreführend sein kann. Die Ontogenese erlaubt keinen sicheren Rückschluß auf die Phylogenese, weder auf deskriptiver noch auf kausaler Ebene. Viele Befunde aus den Ontogenesen der Lebewesen können zwar im Rahmen der Evolutionstheorie gedeutet werden, doch kann bestritten werden, daß diese Deutungen zum besseren Verständnis der jeweiligen Abläufe beitragen.

8.5 Mehrfachfunktionen embryonaler Organe

SANDER (1982) definiert Rekapitulationserscheinungen als „Teilabschnitte der Ontogenese, die dem Ökonomieprinzip zu widersprechen scheinen“ (S. 34). Dieses Kriterium ähnelt dem DIEHLschen Rudimenten-Kriterium (K4 in Abschnitt 6.4) und ist daher mit denselben Problemen verbunden wie jenes; man beachte die vorsichtige Formulierung SANDERS. Er schreibt in derselben Arbeit: „Einem sicheren Nachweis von 'unnützen' Rekapitulationen im Bereich der Entwicklungsphysiologie stehen nahezu unüberwindliche Schwierigkeiten gegenüber“ (S. 48). SANDER weist darauf hin, daß verschiedene Teilvorgänge in der Ontogenese funktional miteinander verknüpft sind (*Interdependenz*). Daher unterliegen die Teilvorgänge während der On-

togenese nicht für sich allein, sondern nur im Zusammenhang mit allen anderen der Selektion. Also können nur unter Berücksichtigung der Interdependenz der Teilvorgänge diese angemessen interpretiert werden. „Die betreffenden Teilvorgänge blieben in der bisherigen Evolution erhalten, weil die Maximierung ihres jeweiligen Nutzeffekts den Optimierungsgrad des Gesamtsystems herabgesetzt hätte“ (S. 35f.). „Die Interdependenz der Teilvorgänge beruht u. a. auf dem kombinatorischen Charakter der Genexpression oder ihrer Steuerung in der Ontogenese. Diese Kombinatorik ist vom Informationsaufwand her ökonomisch und vermag zudem in manchen Fällen die Koordination mehrerer Entwicklungsschritte zu sichern“ (S. 36). SANDER belegt anhand von Beispielen aus dem Bereich der Insekten, daß diese Kombinatorik auch unter bestimmten Bedingungen die Störanfälligkeit des Systems herabsetzt. Das heißt also insgesamt, daß „Umwegentwicklungen“ (Rekapitulationen) nicht notwendigerweise ein Ausdruck einer vorangegangenen Phylogenese sein müssen. Man kann diese Phänomene offenbar auch unter dem Gesichtspunkt funktioneller Aspekte verstehen. Die beobachteten Entwicklungswege erwiesen sich in vielen näher untersuchten Fällen entwicklungsphysiologisch als sinnvoll (vgl. dazu auch SUDHAUS & REHFELD 1992, 156f.).

Ein Beispiel: Der Meckelsche Knorpel (die knorpelige Anlage des Unterkiefers der Wirbeltiere) der Säugetiere galt lange als funktionslos. Eine Maus-Mutante („*cho*“) hat jedoch einen Hinweis auf einen Funktionszusammenhang gegeben. Bei diesen Mutanten erreicht der Meckelsche Knorpel nur etwa 70% seiner normalen Länge. Dies ist wahrscheinlich der Grund dafür, daß homozygote Feten eine Rachen-Gaumen-Spalte aufweisen – eine letale Mißbildung, da sie den Saugakt verhindert.

SANDER erwähnt auch als möglichen interessanten Aspekt in diesem Zusammenhang das Vorkommen überlappender Gene, also ihre Mehrfachnutzung. Für einen Planer könnte es weitaus ökonomischer sein, mit geringerem „Packungsvolumen“ zu arbeiten und damit scheinbare Umwege in der Ontogenese in Kauf zu nehmen als eine umgekehrte Strategie zu verfolgen. Die Erforschung der Organisation des Genoms ist auch unter diesem Gesichtspunkt

punkt von größtem Interesse. Wie für OSCHÉ (1982) ist auch für SANDER die *Ähnlichkeit* der entscheidende Hinweis auf ein gemeinsames stammesgeschichtliches Erbe (SANDER 1982, 44). SANDER hält aber auch eine andere „spekulative“ Deutung für möglich (S. 45): „Könnte es für bestimmte entwicklungsphysiologische Probleme vielleicht nur einen einzigen optimalen Lösungs-Formalismus geben, der sich dann (trotz vielleicht erheblicher Komplexität) mehrfach konvergent herausbildet? In diesem Fall könnten rekapituliert erscheinende Mechanismen konvergente Produkte von Optimierungsprozessen sein.“ Da diese „Prozesse“ nicht empirisch belegt sind, sondern theoretisch gefordert werden, könnte diese Spekulation geringfügig geändert zum Postulat der Schöpfungslehre erhoben werden: *Rekapituliert* erscheinende Mechanismen könnten konvergente Produkte von Optimierungsüberlegungen eines planenden Geistes sein.⁶

8.6 Rekapitulation und Mikroevolution

Wir wenden uns nun noch Beispielen aus dem Bereich der Mikroevolution zu (vgl. Abschnitt 7.2). Die Augenreduktion beim Höhlenfisch *Astyanax mexicanus* nimmt einen eigenartigen ontogenetischen Verlauf: Die Augen werden zunächst weitgehend normal angelegt, und erst ab einem bestimmten Zeitpunkt stoppt die Entwicklung und es tritt Verkümmern von Augenteilen ein (Aphanisie, vgl. Abschnitt 7.1). Auf den ersten Blick läßt dieser Befund Rekapitulation vermuten. Der ontogenetische Entwicklungsweg entspräche dem vermuteten phylogenetischen (erst Größenverminderung, dann Ausfall einzelner Strukturelemente: Degeneration der Retina, Zerfall der Linse, Einsenkung des Auges; PETERS & PETERS 1968, 232f.; WILKENS 1980, 232). Der ontogenetische Entwicklungsverlauf hat seine Ursache aber primär darin, daß die Augenanlage bei Wirbeltieren generell eine unerläßlich formbildende Funktion bei der Kopfausformung hat. Mutationen, die diese Funktion stören, konnten daher in viel geringerem Maße toleriert werden, als solche, die den Entwicklungsverlauf erst

nach dem Kopfausformungsprozeß beeinflussen (PETERS & PETERS 1968, 235). Von einem ähnlichen Befund wie bei der Augenentwicklung bei *Astyanax* berichten SILVER et al. (1984): Bei bestimmten Mutanten von Mäusen werden zunächst normale Augenanlagen ausgebildet, dann tritt Degeneration ein.

Die Entstehung der Flugunfähigkeit bei Vögeln kann als Stehenbleiben auf einem juvenilen Stadium gedeutet werden: „Alle Vögel sind als Junge flugunfähig. So könnte also die Evolution der Flugunfähigkeit sehr leicht über die Veränderung einiger weniger, die Entwicklung steuernder Gene geschehen sein“ (Anonym 1983, 361). Statt „Evolution“ müßte allerdings treffender von „Degeneration“ gesprochen werden (vgl. LÖNNIG 1993, S. 403f.).

Neotenie

Vermutlich ebenfalls mikroevolutiv verstehbar sind die Phänomene der Neotenie oder Paedomorphose, das heißt das Erreichen der Geschlechtsreife vor dem vollen Ausgewachsensein oder in einem Larvalstadium – sozusagen das Gegenteil von Rekapitulationsentwicklungen. Die ontogenetische Entwicklung bei den stammesgeschichtlich später erscheinenden Individuen einer phylogenetischen Reihe wird quasi vorzeitig abgebrochen. Solche Entwicklungsverschiebungen könnten auf wenige Mutationen in regulatorischen Genbezirken zurückgehen und wären dann mikroevolutiv erklärbar. So besitzen einige Populationen des „Olympicsalamander“ (*Rhyacotriton olympicus*) das Nasale (Nasenbein), andere nicht (WAKE 1980). Da das Nasale als letztes Schädelelement angelegt wird, verschwindet es bei einer verkürzten Entwicklung als erstes, so daß die Deutung durch Paedomorphose durchaus naheliegend ist. Es sei hier an die Deutung der Befunde an Höhlenorganismen durch Neotenie erinnert, wie sie BANISTER (1984) vorgeschlagen hat (Abschnitt 7.2, S. 127).

Das Vorkommen (oder die Annahme des Vorkommens) von Paedomorphosen vereitelt gewöhnlich die Möglichkeit, „primitive“ und „abgeleitete“ Merkmale aufgrund embryologischer Befunde zu unterscheiden, also eine Lesrichtung der Evolution abzuleiten. MEDA-

Befund	O N T O G E N E S E	
	→ (B) → A	
<i>Interpretationen</i>	P H Y L O G E N E S E	
	B → A Rekapitulation	A → B Paedomorphose

Abb. 88: Zwei gegensätzliche Interpretationsmöglichkeiten desselben ontogenetischen Befundes. A, B: Adultstadien verschiedener Arten, (B): B-ähnliches Stadium in der Ontogenese.

WAR (zit. in MOLLENHAUER 1975) erläutert diese Situation so: „Wenn früher ein Tier A im Verlauf seines Werdegangs ein B-ähnliches Stadium hatte, so wurde das als ein sicherer Beweis dafür angesehen, daß sich A aus B entwickelt hat und daß sein vorübergehender B-ähnlicher Zustand ein Beispiel für Haeckels Gesetz der Rekapitulation sei ... Heute glaubt niemand mehr an Rekapitulation in dieser einfachen Form, und wenn A ein B-ähnliches Stadium in seinem Werdegang hat, so versucht man das so zu erklären, daß B durch Paedomorphose aus einem mit A verwandten Vorfahren entstand“ (Abb. 88). Was für den einen „Anklänge an die Urahnen“ sind, sind für den anderen „frühreif gewordene Kinder“ (MOLLENHAUER 1975, 31). MOLLENHAUER (1975, 32) resümiert für den Bereich der Algenforschung: „Man sollte die Vorstellungen über die Abstammungsverhältnisse bei den Algen nicht codifizieren, sondern als das verstehen, was sie sind: Denkanstöße und Entwürfe, die Befunde zu Modellen für die vermutliche Evolution verdichten.“

MÜLLER (1991, 609) weist darauf hin, daß die Mechanismen der Heterochronie allgemein auf die Modifikation bereits existierender Strukturen beschränkt sind und für sich alleine nicht genügen, um den Ursprung neuer Strukturen zu erklären. Solche Vorgänge wären damit dem mikroevolutiven Bereich zuzuordnen.

8.7 Offene Fragen

Offene Fragen liegen vor allem über die Funktion embryonaler Strukturen vor (vgl. Abschnitt

6.1). Dazu einige Beispiele:

Bei Schlangen ist die linke Lunge regelmäßig rudimentär. Wegen Platzmangel kann nur ein Lungenflügel ausgebildet werden (Kompressionsrudimentation). „Die kleine Aussakung hat sogar Verklebungen im Innern ..., so daß ein Gebrauchswert nicht mehr in Frage kommt“ (KRUMBIEGEL 1961, 50). Weshalb also, so ist im Rahmen der Schöpfungsbiologie zu fragen, wird überhaupt dieses Rudiment gebildet? Hier wäre zu prüfen, ob die rudimentäre Lunge formbildende Bedeutung während der Ontogenese besitzt. Möglicherweise ist es entwicklungsmechanisch einfacher, zunächst eine paarige Anlage zu bilden, dann aber nur einen Teil zur normalen Ausprägung kommen zu lassen.

Bei einigen beinlosen Reptilien werden in der Embryonalentwicklung Extremitätenanlagen angelegt und wieder zurückgebildet, so z. B. bei der Blindschleiche (*Anguis fragilis*), beim Scheltopusik (*Ophisaurus apodus*) oder bei der Pythonschlange (*Python reticulatus*) (RAYNAUD 1969; 1972a; 1972b; RAHMANI 1974). RAYNAUD (1972b) verglich die Entwicklung von Reptilien mit normalen Beinen (z. B. bei der Zauneidechse, *Lacerta viridis*), Reptilien mit rudimentären Beinen (z. B. bei der Blindschleiche, *Anguis fragilis*) und beinlosen Reptilien (vgl. auch RAYNAUD 1977) und machte folgende z. T. durch Transplantationsexperimente gestützte Feststellungen: Für die Ausbildung der normalen Extremität ist die Bildung ventraler Ausläufer von 8 Somiten (Ursegmenten; $S_6 - S_{13}$, welche in die Extremitätenknospe hineinwachsen) erforderlich. Wo eine geringere Anzahl von Ausläufern gebildet wird, bleibt die Entwicklung auf einem frühen Stadium stehen. Bei den völlig beinlosen Schlangen werden keine Ausläufer gebildet (Abb. 89, 90). Bei *Anguis* degenerieren ab einem bestimmten Zeitpunkt die Zellen an der Spitze der Extremitätenknospe, was wahrscheinlich den Stillstand der Extremitätenentwicklung verursacht. Versuche mit flügellosen Hühnermutanten erbrachten ähnliche Befunde (ZWILLING 1956).

Die Gründe für diese Degeneration sind nicht sicher bekannt, möglicherweise liegt der Grund in dem zu geringen Einfluß, der von den Somiten auf die Extremitätenknospe ausgeht. Wahrscheinlich beruht die rudimentäre Ausprägung

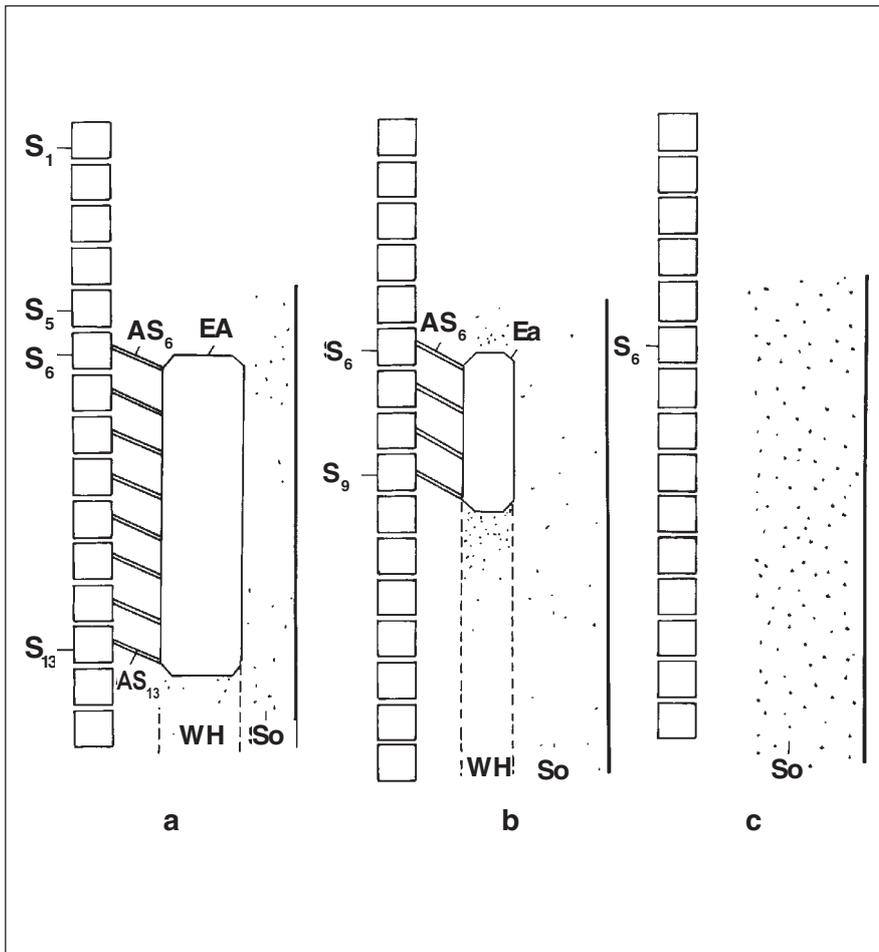


Abb. 89: Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen den ventralen Ausläufern der Somiten und der Bildung der Extremitätenknospen bei Reptilien.

a Reptilien mit normalen Extremitäten: 8 Somiten (S_6 bis S_{13}) senden jeweils einen ventralen Ausläufer (AS_6 bis AS_{13}) ins Somatopleura (So). Eine Extremitätenanlage (Ea) bildet sich vor den Ausläufern. WH Wolffscher Hügel.

b Reptilien mit vorübergehend vorhandenen Extremitätenanlagen (*Anguis fragilis*): Hier senden nur 4 Somiten (S_6 bis S_9) ventrale Ausläufer ins Somatopleura. Die Extremitätenanlage bildet sich nur vor diesen 4 Somiten und damit von Anfang an mit geringerer Größe.

c Reptilien ohne Extremitäten (Schlangen): Hier bildet kein einziger Somit einen ventralen Ausläufer. Das Somatopleura bleibt dünn und es bildet sich keine Extremitätenanlage. (Nach RAYNAUD 1972b)

der Extremitätenknospe auf einem frühen Stillstand der Extremitätenanlage von Anfang an und nicht auf einer fortschreitenden Rückentwicklung eines früher wohlentwickelten Beines (RAYNAUD 1972a, 470).⁷ Wenn auch die ontogenetisch wirksamen Faktoren der Embryonalentwicklung aufgeklärt werden sollten – hier spielen die neuen Erkenntnisse über die Wirksamkeit homeotischer Gene eine immer größere Rolle –, bleibt die Frage nach der Funktion der embryonalen Anlagen. RAYNAUD macht dazu keine Angaben. Aufgrund dieser Unsicherheiten gibt sich RAYNAUD (1969) zurückhaltend in einer phylogenetischen Bewertung dieser Befunde: „... to still this unsettled question, no valuable explanation has been till now given, save the classical affirmation, that these species had 'lost' their legs in the past“ (S. 51).

Bei einer Reihe von Zahnwal-Arten wird vorübergehend das Schlüsselbein embryonal angelegt, beim Pottwal nur als winzige Struktur (KLIMA 1990). Bei den Bartenwalen wurden bislang keine Schlüsselbein-Rudimente gefun-

den. Zur Funktion dieser Rudimente macht KLIMA (1990) keine Angaben; er sieht das totale Fehlen bei den Bartenwalen im Zusammenhang mit der starken Reduktion des Brustbeins (S. 210). BEHRMANN (1982) wies Schlüsselbeine auch bei einigen erwachsenen Schwertwalen

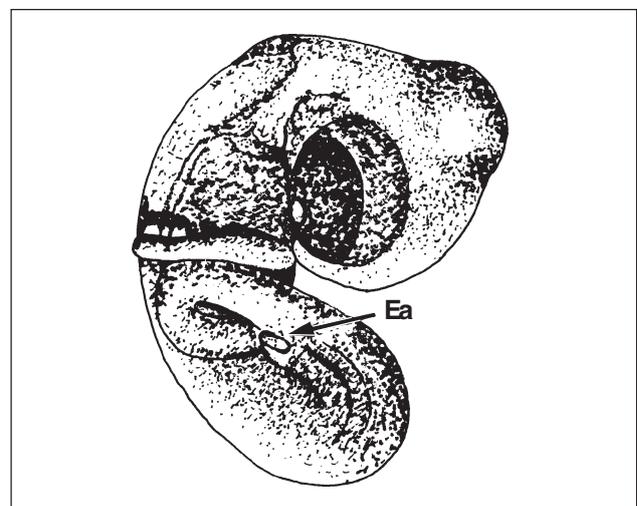


Abb. 90: Embryo von *Ophisaurus apodus*, 6 Tage alt. Ea Extremitätenanlage. (Nach RAHMANI 1974)

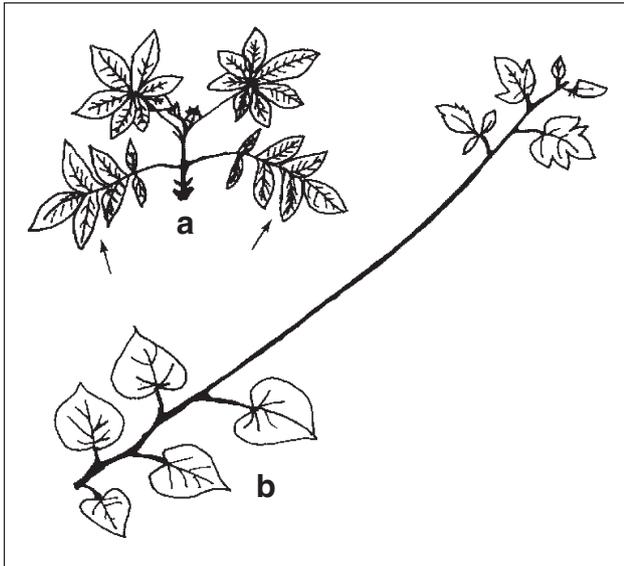


Abb. 91: a *Aesculus hippocastanum*. Erneuerungstrieb mit gefiederten Blättern (Pfeile). Die Blätter sind normalerweise gefingert. b *Tilia platyphyllos*. Eingeschnittene Blätter an der Spitze nach teilweiser Entblätterung. (Nach DOSTÁL 1960)

nach; er hält sie für funktionsfähig: Schwertwale können sich auch außerhalb des Wassers aufhalten und stützen sich dann wie die Seelöwen auf die Hände. „Wäre der Schultergürtel genau so beweglich wie bei den anderen Walen aufgehängt, würde das Aufrichten auf den Händen kaum möglich sein“ (BEHRMANN 1982, 204). KLIMA (1990, 210) bestreitet diese Erklärung, da Seelöwen kein Schlüsselbein besitzen. Für BEHRMANN ist die Deutung als Atavismus (vgl. Kapitel 9) unwahrscheinlich, da die Schlüsselbeine mehrmals und nicht als seltene Ausnahme nachgewiesen wurden.

Warum werden Anlagen der Hinterextremitäten bei Walen gebildet? In einer Diskussion über den Beitrag von WAKE (1999) meinte B. K. HALL dazu, die traditionelle Erklärung sei, daß der Verlust dieser Organanlage Folgen für die Formbildung der Körperachse habe, so daß der Embryo nicht lebensfähig wäre; er sei sich jedoch nicht sicher, ob dies eine befriedigende Erklärung sei. G. MÜLLER entgegnet, daß diese Erklärung nicht voll befriedigen könne, da es auch Beispiele von beinlosen Formen gebe, die auch keine Extremitätenanlagen besitzen wie die Blindwühlen, ohne daß die Formbildung der Körperachse darunter leide (WAKE 1999, 43). Ob hier also ein Zusammenhang besteht,

muß vorerst fraglich bleiben.

DOSTÁL (1960) führte „Rekapitulationsversuche“ mit Pflanzen durch. Wir zitieren ein typisches Experiment: „An Anfang Mai entblätterten Roßkastanienzweigen (*Aesculus hippocastanum*) entwickeln sich aus den noch nicht vollständig ausdifferenzierten Winterknospenanlagen Ersatztriebe, die ganz regelmäßig mit pinnat federförmigen statt normalen handförmigen Blättern beginnen, und erst darauf entfalten sich diese letzteren Blätter“ (S. 343; Abb. 91). Dies wird als Atavismus (s. Kapitel 9) gedeutet: Die normalerweise ausgelassene Gestaltungsform wird durch diese Störung als Rekapitulation verraten. Es bleibt jedoch die Frage nach der Funktion der verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten der Blattanlagen. Außerdem können solche Beispiele möglicherweise als Ausprägungen innerhalb eines polyvalenten Grundtyps (vgl. Abschnitt 1.3) interpretiert werden.

Ein letztes Beispiel: Viele Tiere weisen in der frühen Embryogenese eine metamere Körpergliederung auf, die im Laufe der weiteren Ontogenese oft mindestens teilweise wieder verschwindet. Hier wäre der Frage nachzugehen, ob der ontogenetische Entwicklungsweg über metamere Stadien (ihre Entstehung ist Folge der Gefäßversorgung des Rückenmarks) grundsätzlich ökonomischer ist als andere denkbare Wege, wobei natürlich der Nachweis schwierig (wenn nicht unmöglich) ist, daß es andere (ökonomischere) Möglichkeiten gibt. Ohne diesen Nachweis hat jedoch die Deutung durch Rekapitulation außer dem Ähnlichkeitsbefund (vgl. Abschnitt 8.3) keine empirische Grundlage.

Ein rudimentäres Embryonalorgan als Design-Signal?

KLIMA (1968) fand bei einer Reihe von auf dem Boden lebenden Säugetieren eine rudimentäre Crista sterni (Brustbeinkiel), eine unpaare ventrale Knochenanlage (Abb. 92). Bei Fledermäusen, Flattermakis und beim Maulwurf entsteht aus dieser Ventralanlage der Brustbeinkamm. „Die Entstehung dieses Kamms bei den genannten Säugetieren hängt zweifellos mit der mächtigen Brustmuskulatur als Folge der er-

höhten Arbeitsansprüche an die vorderen Gliedmaßen zusammen“ (S. 211). Bei anderen Insektenfressern, bei Primaten, Nagetieren und Paarhufern wird diese selbständige Ventralanlage nur während der Embryonalentwicklung vorübergehend ausgebildet. Zur Funktion dieser Bildung macht KLIMA keine Angaben. Da eine Homologisierung dieses Gebildes mit entsprechenden Strukturen bei den anderen Wirbeltieren offen bleibt (KLIMA 1968, S. 211), ist eine Deutung durch Rekapitulation auch im Rahmen der Evolutionslehre gewagt.

Dieses Beispiel ist aus einem besonderen Grund für die Evolutionstheorie problematisch: Wenn es sich nämlich beim rudimentären Brustbeinkiel um eine phylogenetische Rückbildung handeln soll, müßten die Vorfahren der o. g. sehr verschiedenen Säugergruppen einen ausgebildeten Brustbeinkiel besessen haben. Doch wofür? Ein ausgebildeter Brustbeinkiel ist nur bei spezieller Lebensweise erforderlich und evolutionstheoretisch bei einem Vorfahren verschiedener unterschiedlich spezialisierter Säugergruppen keinesfalls zu erwarten. Die Existenz eines rudimentären Brustbeinkiels bei den genannten Gruppen ist daher evolutionstheoretisch rätselhaft. Es stellt sich hier durchaus die Frage, ob es sich um ein Design-Signal handeln könnte, indem diese Struktur auf einen Grundbauplan statt auf einen gemeinsamen Vorfahren hinweist.

8.8 Schlußfolgerungen

KRUMBIEGEL (1985) stellt fest, daß die Rudimentation fast ausschließlich morphologisch bearbeitet worden sei. LØVTRUP (1978b, 352) schreibt einen in diesem Zusammenhang denkwürdigen Satz: „Haeckelian recapitulation has always been vehemently rejected by most embryologists, and yet it has been supported, with more or less reservation, by many morphologists.“ (Dabei werden unter „Haeckelscher Rekapitulation“ nur Entwicklungen verstanden, die *terminale Addition* von Entwicklungsabschnitten beinhalten, s. o.) Die Erkenntnisse, die durch Untersuchungen von Embryogenesen gewonnen wurden, bestätigen und ergänzen die oben bereits gezogene Schlußfolgerung,

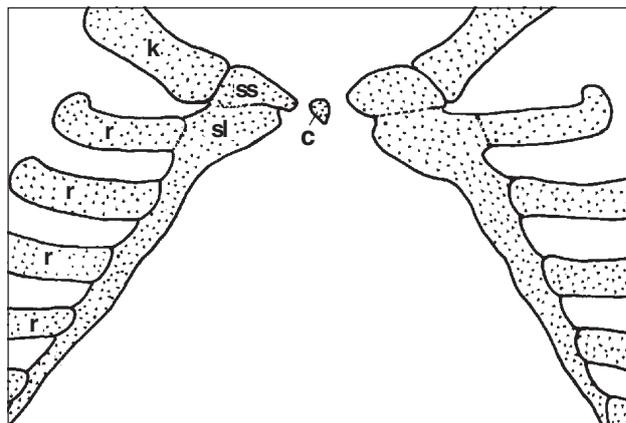


Abb. 92: Schematische Darstellung der Entwicklung des Brustbeins bei *Talpa europaea*, Embryo 10 mm, Ventralansicht. In der Mitte befindet sich die unpaare Ventralanlage der Crista sterni (c). k Schlüsselbein, r Rippen, sl Sternalleisten, ss Suprasternalanlagen. (Nach KLIMA 1968)

daß ein angemessenes Verständnis eines Organs nur möglich ist, wenn alle über einen Organismus bekannten Befunde, von der genetischen bis zur ökologischen Ebene sowie die gesamte Embryonalentwicklung in Rechnung gestellt werden. Nur wenn bei Berücksichtigung aller Betrachtungsebenen Ungeheimheiten bleiben, scheint es sinnvoll, auch mögliche historische Aspekte zu diskutieren. Sind dann mikroevolutionäre Prozesse ausreichend? Noch aber ist unklar, welches Ausmaß an Veränderungen mikroevolutiv, d. h. auf der Basis eines vorgegebenen genetischen Potentials möglich sind.

Auch im Falle der Embryonalorgane kann SCADDING (1981; 1982) zugestimmt werden, daß rudimentäre Organe nicht mehr beweisen als ihre Homologie.

Anmerkungen

¹ „In many polychaete and prosobranch genera one species develops through a planctonic larva, whereas another species has direct development. The telolecithal cephalopod eggs cleave in a bilateral manner without any similarity to the spiral cleavage of other related Mollusca. Triclad eggs have a blastomeric anarchy, whereas the adults very closely resemble the polyclads which show spiral cleavage. The list could easily be elongated“ (DOHLE 1988, 285).

- ² „Developing limbs do not recapitulate the exact number of elements of fossil taxa (...). Although reduction or loss of elements occurs during evolution and development, there is no archetypal arrangement observed during early developmental stages. Derived features (including synapomorphies of higher level taxa) can be seen very early in development (...). Tetrapod limbs share many features of limb development but these shared features do not suggest either von Baerian or Haeckelian recapitulation“ (SHUBIN 1994b, 209; dort finden sich weitere Literaturbelege).
- ³ „Comparative and experimental biology appear to suggest a different set of homologies for the digits of the salamander hind limb than do phylogenetic criteria“ (SHUBIN 1994a, 264; dort finden sich nähere Erläuterungen).
- ⁴ „Contrary to Haeckelian and von Baerian views, limb development may be specialized since its early stages. Early bifurcation and segmentation events are not necessarily more preserved than later ones (as in the case of the deletion of the intermedium in the anuran limb)“ (SHUBIN & ALBERCH 1986, 379). „Therefore, there are no good arguments to assume a priori that ontogenetic sequences are conserved“ (ALBERCH 1985, 46).
- ⁵ Ein typisches Beispiel für diese Situation findet sich bei HILBIG et al. (1981), die die biogenetische Grundregel auf ein biochemisches Merkmal bei der Gehirnentwicklung (Vorkommen von Gangliosiden) anwenden: „The parallel reduction of the C-pathway for ganglioside biosynthesis during phylogeny from elasmobranch fish to birds and mammals respectively and during ontogeny in high vertebrates is taken as evidence for a further verification of the recapitulation principle according to Haeckel's biogenetic rule“ (p. 301). Auf ähnliche Weise interpretiert NUSS (1982) die Abfolge verschiedener Sporentypen in der Ontogenese von Basidiomyceten (früh entstehende Proterosporien und andere Sporen): „These proterospories are ... well adapted to dispersal by air, the other spores, however, to dispersal by animals. *In this respect*, ontogenesis appears to recapitulate phylogeny“ (p. 53; Hervorhebung nicht im Original).
- ⁶ RIEPPEL (1989c, 59) bemerkt zu SANDERS Überlegung: „This may promote similarity due to an optimization strategy rather than to common ancestry. Structural and functional constraints resulting from such developmental optimization could result in character incongruence at high taxonomic levels.“ Das heißt: Homologe Ähnlichkeit muß nicht mit Stammesgeschichte zu tun haben (vgl. Kapitel 3).
- ⁷ „It is probable that the rudimentary condition or the non-development of the limb bud correspond to an early arrest of the development of the anlage of the limb, from the origin, rather than to a progressive retrogression of a limb, well developed in the past“ (RAYNAUD 1972a, 470).

9. Atavismen

Zusammenfassung: Als Atavismen (Rückschläge) gedeutete Strukturen können nicht ohne vorgegebene Ursprungstheorie als solche erkannt werden. Im Rahmen der Evolutionslehre werden *solche* Mißbildungen atavistisch gedeutet, die Strukturen postulierter stammesgeschichtlicher Vorfahren (aus anderen Familien, Ordnungen oder Klassen) ähneln. Da andere Mißbildungen (ohne Ähnlichkeiten mit Strukturen postulierter Vorfahren) nicht atavistisch gedeutet werden können, muß ein konkreter Evolutionsverlauf vorausgesetzt werden, um eine entsprechende Deutung vornehmen zu können. Dabei werden Atavismen auf die „Wiederinbetriebnahme“ abgeschalteter („stiller“) Gene durch Mutation(en) oder auf Eingriffe in das sich entwickelnde System zurückgeführt. Eine Stilllegung von Genen führt ohne Selektion jedoch zwangsläufig über große Zeiträume hinweg zu einem genetischen Zerfall, so daß Atavismen kaum als Belege für fernere Vorfahren gelten können, die einem anderen Grundtyp angehören.

Ohne Rückgriff auf eine Ursprungstheorie liegt eine Deutung einer Struktur als Atavismus dann nahe, wenn bei Kreuzung zweier Arten A und B ein Merkmal auftritt, welches den Kreuzungspartnern nicht, jedoch einer dritten, ebenfalls mit A oder B kreuzbaren Art zukommt (wenn also verschiedenes Erbgut spezialisierter Arten zusammenkommt, dessen Kombination die Ausprägung ursprünglicher Merkmale wieder ermöglicht). Innerhalb von polyvalenten Grundtypen können Atavismen durch einzelne Mutationen in regulatorischen Genbezirken erklärt werden. Die atavistisch ausgebildete Struktur gehört in solchen Fällen zum ursprünglichen „Repertoire“ des Grundtyps.

Wie die „Rudimente“ geben auch Atavismen keine direkten Hinweise auf eine *progressive* Evolution.

Strukturen, die *nur gelegentlich bei einzelnen Individuen einer Art* ausgebildet werden und die an angenommene frühere stammesgeschichtliche Stadien erinnern sollen, werden *Atavismen* genannt (lat. *atavus* = Vater des Großvaters, Vorfahr; HALL 1984; MANIGLIA 1981; CANTÙ & RUIZ 1985). Man spricht von „Rückschlägen“ in stammesgeschichtlich früher verwirklichte Stadien. Atavismen sind fast ausschließlich Mißbildungen. Bekannte atavistisch gedeutete Mißbildungen beim Menschen sind Halsfisteln, ein ungewöhnlich stark ausgebildetes Haarleid (ECKES 1987), „Schwänzchen“ (LEDLEY 1982) und überzählige Brustwarzen (z. B. WIEDERSHEIM 1902). Beispiele bei Tieren sind zwei- oder dreizehige Pferde (STANEK & HANTAK 1986), Wale mit Hinterextremitäten (OGAWA & KAMIYA 1957), Robben mit Ohren (KRUMBIEGEL 1961), Vögel mit Krallen an den Flügeln (NERO & SCRIVEN 1986) oder Fliegen mit vier Flügeln (BRAUNS 1950/51), bei Pflanzen radiärsymmetrische statt zygomorphe Blüten. Einige Atavismen waren bereits DARWIN bekannt. Eine Reihe weiterer Beispiele findet sich bei HALL (1984).

9.1 Theoriefreie Kriterien für „Atavismen“?

Wie bei den rudimentären Organen ist ein eindeutig theoriefreies Kriterium für eine atavistische Struktur nicht verfügbar, was zu *theoriegeleiteter Argumentation* führt. Mißbildungen werden nur dann als Hinweise auf eine angenommene Stammesgeschichte gewertet (also als Atavismen interpretiert), wenn sie *Ähnlichkeiten* mit vermuteten Vorfahren des betreffenden Organismus aufweisen: „Im Unterschied zu echten Mißbildungen im pathologisch-anatomischen Sinne verweisen sie auf phylogenetische Vorstufen“ (KRUMBIEGEL 1960, 20). „Echt“ heißt hier offenbar: „nicht auf Stammesgeschichte verweisend“. „An atavistic form can only be accepted if there is no other malformation of the skeleton“ (STANEK & HANTAK 1986, 78). Konsequenterweise müßten jedoch *alle* Mißbildungen historisch interpretiert werden, beispielsweise auch gegabelte Rippen, Hasenscharte, Sechsfingrigkeit, was jedoch im Rahmen der Evolutionslehre zu unsinnigen Schlußfolgerungen führen würde. Also muß die Evo-

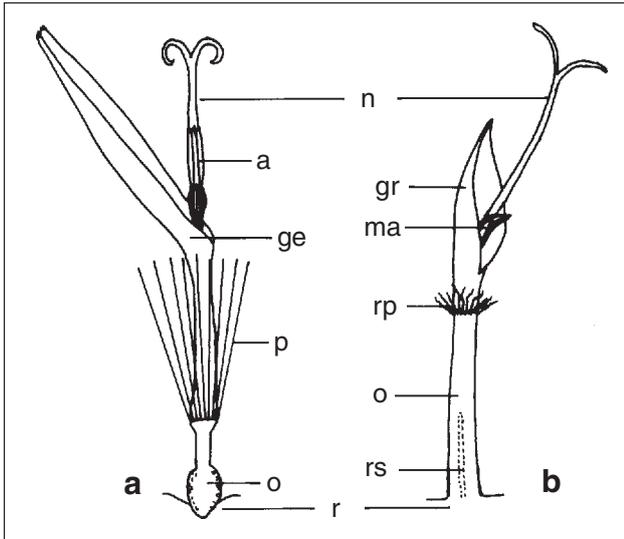


Abb. 93: Halbschematische Zeichnung einer normalen (a) und einer mißgebildeten („atavistischen“) Blüte (b) von *Taraxacum officinale* (Löwenzahn). a Antheren, ge gelbe Krone, gr grüne, Spatha-artige Krone, ma mißgebildete Antheren, n Narbe, o Ovar, p Pappus, r Rezeptaculum, rp rudimentärer Pappus, rs rudimentäre Samenanlage. (Nach SMITH 1965)

lutionstheorie vorgegeben werden, damit eine Interpretation eines Organs als Atavismus möglich ist. Daher sind Atavismen keine unabhängigen Belege für eine Stammesgeschichte. Die Tatsache, daß einige wenige Mißbildungen an andere Organismen (mutmaßliche Vorfahren der betrachteten Organismen) erinnern, ist nicht besonders bemerkenswert und überrascht aufgrund vieler gestaltlicher Ähnlichkeiten kaum. So berichtet ZWICK (1976) von einer Reihe von Mißbildungen bei Steinfliegen (Plecoptera), von denen er (nur) zwei Veränderungen an der Abdomenspitze als Atavismen wertet. Er meint dazu: „Einen Beweis für die Evolution liefern solche Fälle nicht, ihre Würdigung als Atavismen setzt die Grundannahme evolutiver Veränderungen voraus“ (S. 221). MULLANEY et al. (1971) argumentieren am Beispiel eines atavistisch gedeuteten Augenknöchelchens („ocular ossicle“) bei einem Neugeborenen: „Having regard to the points of similarity between the scleral bone in the present case and the os opticus of lower species, it is tempting to call it an atavistic ossicle“ (S. 246; Hervorhebung nicht im Original). Hier liegt also wieder das Ähnlichkeitsargument vor (vgl. Kapitel 2). So auch bei der Interpretation einer bestimmten Mißbildung beim Frosch *Rana tigris*

na durch DESAI (1964). Sie betrifft den Verlauf einer Arterie. DESAI schreibt (S. 322): „Now the frog under discussion shows a similar disposition of the artery to the right lung which can undoubtedly be considered as a sudden reappearance of a feature prevalent amongst the remote piscine ancestors of the amphibians.“ SMITH (1965) wertet eine Mutation beim Löwenzahn (*Taraxacum officinale*) als atavistisch, trotz der Tatsache, daß Staubblätter und Fruchtknoten mißgebildet sind (Abb. 93).

STEINER (1966) scheidet alle embryogenen Hemmungsbildungen als Atavismen aus (beim Menschen z. B. Halsfisteln, Schwanzbildungen, zweigeteilter Uterus, Kloake u. a.), „da sie in der normalen Ausdifferenzierung gestörte Stadien der individuellen Ontogenese festhalten, welche mit den Merkmalen eines Vorfahren im adulten Zustand kaum identifiziert werden dürfen“ (S. 323). Solche Mißbildungen können also ohne Rückgriff auf eine Stammesgeschichte als Entwicklungsstörungen verstanden werden und erlauben nicht die Deutung als Atavismen. Auch STEINER meint (S. 24), daß ohne vorherige Feststellung der Eigenschaften der Stammform eine Deutung als Atavismus nicht möglich sei.

Der Ersatz eines Organs durch ein anderes an derselben Stelle des Körpers (Homeosis) wird – sofern evolutionstheoretisch passend – gelegentlich auch atavistisch interpretiert (s. u.; z. B. Flügel anstelle von Schwingkölbchen bei *Drosophila* oder ein ganzes Blatt anstelle eines Nebenblatts bei Erbsen). Auch hier ist diese Interpretation theoriegeleitet: „Many cases of homeosis ... are based on a phylogenetic hypothesis“ (SÄTLER 1988, 1609). Die meisten homeotischen Mutanten und Mißbildungen seien für evolutionäre Fragen irrelevant; es handle sich jedoch um ein Phänomen, das Variabilität schaffe.

9.2 Erklärungen für das Auftreten von Atavismen

CANTÙ & RUIZ (1985) definieren „Atavismus“ als „back mutation awakening a very old 'sleeping' gene“ (S. 141). Und „atavistische Gene“ müssen als unabhängig vom aktiven Genom

betrachtet werden, d. h. sie gehören nicht zum aktiven DNA-Bestand einer Art, sondern sind funktionell schlafende oder „fossile“ Gene (S. 141f.). Atavistische Bildungen werden also auf normalerweise inaktive Gene zurückgeführt, die durch Mutation reaktiviert werden. Solche „schlafenden Gene“ konnten jedoch bisher nicht als atavistische Gene identifiziert werden.

Es spricht jedoch ein theoretisches Argument sehr stark gegen die Deutung, „schlafende“ Gene könnten reaktiviert werden, jedenfalls dann, wenn die betreffenden Gene über Hunderttausende oder Millionen von Jahren stillgelegt sein sollen. Aufgrund der Kenntnisse über die Häufigkeit von Mutationen besteht keine Chance, daß ein stillgelegtes Gen so lange reaktivierbar bleibt (vgl. HALL 1984, 115). In der langen Zeit, in der keine selektive Bewertung erfolgt, werden Mutationen das Gen unwiderruflich funktionsunfähig machen. Man muß also bei scheinbaren Reaktivierungen annehmen, daß das betreffende Gen in einem anderen Zusammenhang aktuell doch gebraucht wird (Pleiotropie). Damit aber ist das Argument der Reaktivierung hinfällig; eine atavistische Deutung wäre dann nicht mehr zwingend. Als Beispiel sei die Ausbildung der ersten Zehe bei einigen Hunderrassen (LANDE 1978, 88) genannt. Gewöhnlich ist diese Zehe bei der Hinterextremität der Hundartigen nur durch ein rudimentäres Metatarsale repräsentiert. Die Vorstellung einer Reaktivierung stillgelegter Gene würde nach LANDE (1978) bedeuten, daß die Fähigkeit der Ausbildung der ersten Zehe auch nach ca. 10^6 bis 10^7 Generationen noch nicht verloren gegangen ist, auch wenn diese Zehe in dieser Zeit nicht mehr gebildet wurde. Angesichts des Mutationsdruckes bei fehlender Selektion muß dies als sehr unwahrscheinlich gewertet werden. Daher ist zu erwarten, daß es andere Ursachen für die Möglichkeit der Ausbildung der ersten Zehe gibt. Ähnlich ist die Situation bei der Ausbildung atavistischer Hinterextremitäten bei Walen gelagert (Näheres dazu in Abschnitt 9.4).¹

Innerhalb von Grundtypen, also bei kreuzbaren Arten und im Rahmen kurzer Zeiträume, gewinnt die Vorstellung von einer Reaktivierung stillgelegter Gene jedoch an Plausibilität. Wir kommen in Abschnitt 9.3 darauf zurück.

HALL (1984, 118) kommt nach einer ausführlichen Besprechung vieler Fälle natürlicher oder experimentell induzierter Atavismen zum Schluß, daß nicht alle Atavismen auf Mutationen zurückzuführen sind, sondern auch durch Manipulation eines sich entwickelnden Systems erzeugt werden können. Es gebe eine Plastizität der Entwicklungsmöglichkeiten, die es ermögliche, daß ontogenetische Abfolgen relativ leicht geändert werden können.²

BLECHSCHMIDT (1985) weist darauf hin, daß beim Menschen Atavismen vielfach „Grenzfälle des Normalen“ seien, d. h. es liegt auf der Ebene der Regulation morphogenetischer Prozesse ein Extremfall in der Variationsbreite der Entwicklungsmöglichkeiten vor.

Einige Beispiele

Betrachten wir als Beispiel für einen Atavismus zusätzlich auftretende Zehen bei Pferden (Abb. 94). In diesem Fall wird eine pro Fuß normalerweise nur einmal verwirklichte Struktur vermutlich aufgrund einer Fehlsteuerung (unnützerweise) zweimal oder dreimal ausgebildet; die Anzahl der zusätzlichen Zehen variiert manchmal von Fuß zu Fuß desselben Tie-

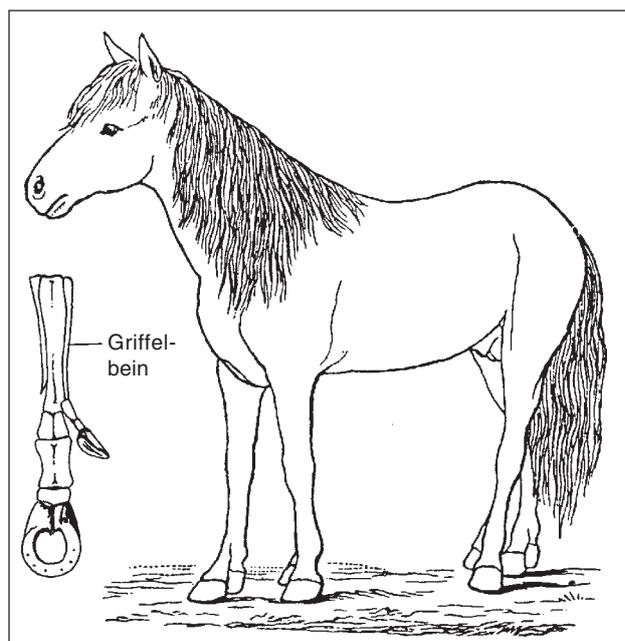


Abb. 94: Atavistisch verlängertes Griffelbein mit Zehenknochen und Huf bei einem Pferd. (Nach MEYER & DAUMER 1981 und MACFADDEN 1992, nach MARSH)



Abb. 95: *Drosophila melanogaster* var. *tetraptera*. (Nach BRAUNS 1950/51)

res (MACFADDEN 1992, 224). Die Ausprägung der atavistisch gedeuteten Bildung ist verschieden; in manchen Fällen berührt die überzählige Zehe den Boden (STANEK & HANTAK 1986, 78). Unter fossilen Pferden kennt man nur drei- und vierzehige Formen, keine zweizehigen. Nicht alle Fälle von überzähligen Zehen werden als Atavismen gewertet, nämlich dann nicht, wenn sie durch Teilung der Anlage der dritten Zehe entstehen (HALL 1984, 96). In der Embryonalentwicklung werden drei Zehen angelegt. HALL (1984, 97) meint, daß unterschiedliches Wachstum der angelegten drei Zehenrudimente als Erklärung für die Ausbildung der atavistischen Zehen ausreicht. Auch bei anderen Säugetieren sind Fälle von voll entwickelten Zehen bekannt, die normalerweise nur rudimentär ausgebildet werden (GALIS et al. 2001). Solche Atavismen sind durch homeotische Mutationen ohne Rückgriff auf „schlafende Gene“ erklärbar.

Krallen an den Vogelflügeln (NERO & SCRIVEN 1986) müssen nicht zwingend als „Rückschlag“ interpretiert werden, da die Vögel ja an den Zehen Krallen besitzen. Diese Struktur wird also an einer falschen Stelle ausgebildet, sie ist als *Struktur* demnach kein Atavismus, lediglich ihre *Position* kann unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen atavistisch gedeutet werden.

Daß die atavistische Interpretation bei konsequenter Anwendung abwegig sein kann, zeigt ein weiteres Beispiel: Vierflügelige Fruchtfliegen werden als Hinweis dafür gewertet, daß die normalerweise zweiflügeligen Insekten (Dipteren) von vierflügeligen abstammen. Die Ausbildung von vier Flügeln wird als Atavismus gewertet. Es gibt aber auch Fruchtfliegen mit vier Schwingkölbchen und ohne Flügel – eine „Konstruktion“, die nicht als Hinweis auf stammesgeschichtliche Vorfahren gewertet werden kann (Abb. 95).

Die evolutionstheoretische Argumentationsweise soll auch anhand des sehr seltenen Auftretens eines menschlichen „Schwanzes“ geschildert werden (nach LEDLEY 1982): „The human tail serves as an example of modern concepts of ontogeny and phylogeny and presents a striking clinical confrontation with the reality of evolution“ (S. 1212). Gelegentlich haben neugeborene Säuglinge ein Schwänzchen, welches aus einem bindegewebigen und fett-haltigen Kern und normaler Haut besteht, aber nie aus knöchernen oder knorpeligen Bestandteilen. Die Deutung dieses Gebildes als „Schwanz“ ist neben dem Fehlen von Knochenelementen dadurch sehr in Frage gestellt, daß es nicht am caudalen Ende der Wirbelsäule sitzt. Die Lage ist also unpassend. Außerdem kommen ähnliche Gebilde bei geschwänzten Arten wie z.B. der Maus vor – zusätzlich zum normal ausgebildeten Schwanz. Es gibt aber auch Mäusemutanten, die *anstelle* des normal ausgebildeten Schwanzes einen knochenlosen besitzen. Dieser mutierte Schwanz sitzt oft nicht auf der Mittellinie des Körpers. Es liegen noch weitere Ähnlichkeiten zum „atavistischen Schwanz“ des Menschen vor. Damit sei nach LEDLEY (1982) zwar ein Rückfall im Sinne einer Rekapitulationstheorie als Deutung ausgeschlossen. Das atavistische Gebilde sei aber ein Zeugnis für die Bewahrung struktureller Elemente im Genom, die für die Schwanzausbildung notwendig sind, insofern also doch phylogenetisch interpretierbar. Die Information für einige Bausteine, die für die Ausbildung des Schwanzes notwendig sind, sei auch im Menschen noch latent vorhanden; in den verschiedenen Organismen werde mit gleichen Bausteinen Verschiedenes „konstruiert“. Da diese Bausteine (Fett, Bindegewebe, Haut) aber in

diesem Fall nicht nur für die Ausbildung des Schwanzes erforderlich sind, sondern auch für ganz andere (typisch menschliche) Strukturen gebraucht werden, ist eine historische Erklärung im Sinne eines Atavismus nicht erforderlich.

AZIZ (1981) deutet einige überzählige Muskeln bei Aneuploidien beim Menschen (Trisomie 13 und 18) als Atavismen, da diese Muskeln sonst nur bei einigen Affenarten vorkommen (vgl. DUNLAP et al. 1986). Diese Trisomien sind aber auch durch das *Fehlen* von Muskeln, ungewöhnliche Insertionsstellen von Muskeln sowie durch Abnormitäten bei den Eingeweiden und seltener beim Nerven- und Blutgefäßsystem gekennzeichnet. Das Vorkommen der überzähligen Muskeln beruht z. T. auf dem Beibehalten eines normalen embryonalen Zustandes (der entsprechende Muskel wird normalerweise wieder abgebaut) – das gilt auch für manche andere atavistisch gedeutete Bildungen (s. o.) –, in anderen Fällen kann die Homologie mit Muskeln von Affenarten nicht sicher festgestellt werden. Aufgrund dieser Befunde ist die Deutung als Atavismus unwahrscheinlich.

Überzählige Brustwarzen, die gehäuft entlang der sog. „Milchleiste“ vorkommen, sind nach BLECHSCHMIDT (1985) sog. „Grenzfälle des Normalen“, da Warzen bevorzugt an Gewebeverdichtungen auftreten, und diese sind entlang der Milchleiste vergleichsweise wahrscheinlich. Sie können damit aus den ontogenetischen Bedingungen vollständig verstanden werden. Überzählige Warzen kommen seltener aber auch an anderen Stellen vor und können dann definitiv nicht als Atavismen gedeutet werden.

Das Experiment von KOLLAR & FISHER. Ein von KOLLAR & FISHER (1980) angeführtes aufsehenerregendes und vielzitiertes Beispiel sei schließlich noch besprochen (vgl. auch GOULD 1980): Durch Transplantationsexperimente konnte gezeigt werden, daß Hühnerepithelium (oberflächliche Zellen) des 1. und 2. embryonalen Visceralbogens, kombiniert mit Mesenchym von *Mäuse*embryonen aus der Region, wo der 1. Backenzahn gebildet wird, die Bildung von Dentin induzieren kann, manchmal sogar vollständige Zähne. Dazu muß das

*Hühner*epithelium die Matrixproteine für den Zahnschmelz beisteuern. Außerdem *induziert* es die Dentinbildung im Mesenchym der Maus. Da Hühner wie alle rezenten Vögel keine Zähne haben und kein Dentin bilden, werden diese Proteine normalerweise auch nicht für die Bildung von Zähnen gebraucht. Die für die Matrixproteine benötigten Gene scheinen demnach nicht verloren gegangen, sondern nur inaktiviert worden zu sein (HALL 1984, 115).³

Hier würde jedoch nur dann ein Atavismus vorliegen, wenn diese Proteine im Hühnerepithelium sonst (für andere Zwecke) gar nicht synthetisiert würden. Die genannten Arbeiten geben dazu keine Information. Andernfalls läge lediglich der Befund der Ähnlichkeit vor: ähnliche Induktionsprozesse bei ähnlichen Proteinen. Die ungewöhnliche Kombination von Geweben verschiedener Arten bewirkt unter Ausnutzung der in den Geweben der verwendeten Arten vorhandenen Entwicklungspotenzen die Bildung einer ungewöhnlichen Struktur: Die Zähne sind nämlich nicht wie Mäusezähne geformt.⁴

HALL (1984, 116) weist darauf hin, daß Schlußfolgerungen aus diesem Beispiel nur dann möglich sind, wenn ausgeschlossen werden kann, daß epitheliales Gewebe der Maus mit transplantiert wurde. Auch MARSHALL et al. (1994) sind der Auffassung, daß die Möglichkeit einer Kontamination durch Epithelzellen der Maus nicht sicher ausgeschlossen werden könne. Von einer Wiederholung des Experiments ist nichts bekannt. In diesen Fall greift auch das o. g. Argument, daß aufgrund des Mutationsdrucks nicht benötigte (und damit selektiv nicht bewertete) Gene nach kurzer Zeit unwiderruflich funktionsuntüchtig werden. Es erscheint nach heutigem Kenntnisstand völlig ausgeschlossen, daß (hypothetische) „schlafende Gene“ über Millionen von Jahren noch funktionsfähig bleiben.

Das Experiment von HAMPÉ. Ein ähnlich berühmtes Experiment ist die Induktion von reptilienähnlichen Extremitätenknochen beim Hühnchen durch HAMPÉ (1960). Während in der Reptilienextremität Tibia und Fibula voll entwickelt sind sowie einige Tarsalknochen vorkommen (Abb. 96), sind die Tarsalia beim Hühnchen mit dem unteren Ende der Tibia

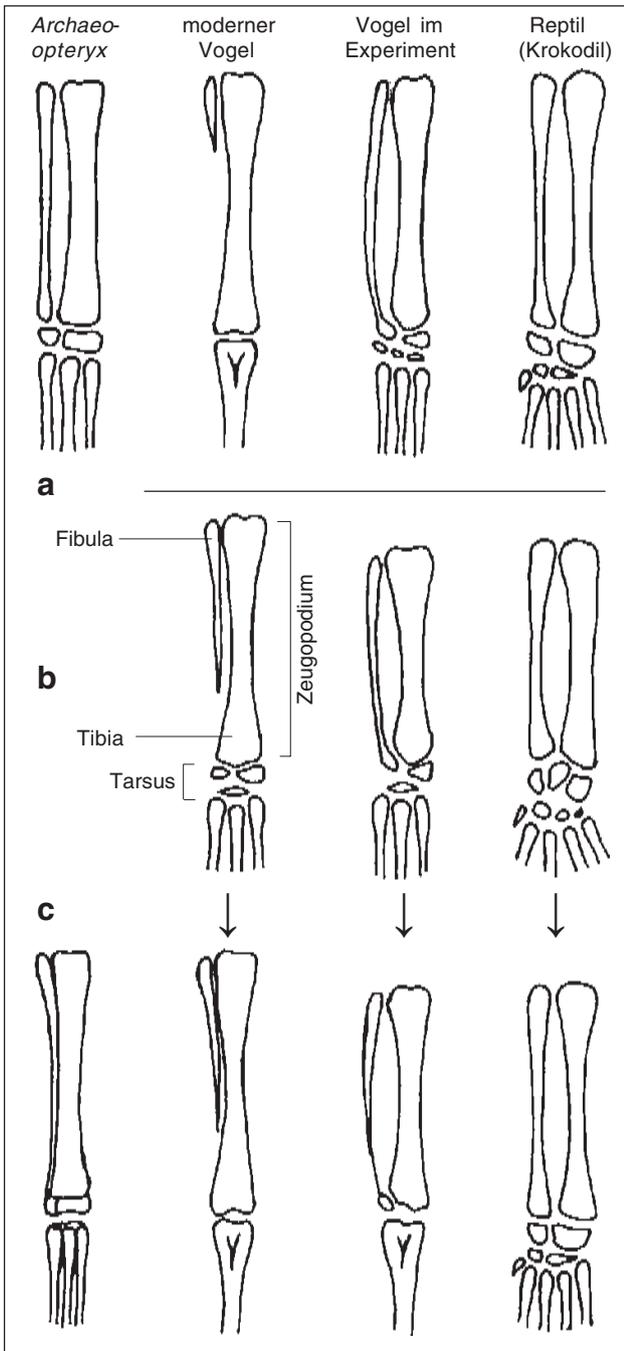


Abb. 96: HAMPÉs Experiment. Die während der Embryonalentwicklung experimentell manipulierte Extremität des Hühnchens weist Ähnlichkeiten mit *Archaeopteryx* und Reptilien auf – ein Atavismus? a traditionelle Darstellung des Experiments, b embryonales Muster, c adulte Ausprägung nach neueren Studien. Näheres im Text. (Nach MÜLLER 1989)

zum Tibiotarsus verschmolzen (Abb. 96). Die Fibula wird nur rudimentär als kurzer Knochen am oberen Ende der Tibia ausgebildet. HAMPÉ trennte in einem Hühnerembryo durch eine feine Folie Tibia und Fibula. Als

Folge davon wuchs die sonst rudimentäre Fibula bis zum Gelenk nach unten aus und die Tarsalia entwickelten sich wie bei Reptilien als getrennte Knochen. Damit schien ein Beleg vorzuliegen, daß Vögel immer noch die Gene für Reptilienknochen besitzen. Normalerweise verhindert der Kontakt mit der Tibia die Entwicklung der Fibula, und wenn die Fibula das Gelenk nicht berührt, entwickeln sich die Tarsalia nicht als getrennte Knochen. Entsprechend der experimentell veränderten Skelettanatomie bilden sich auch Muskelstränge in einer Weise, die der Situation bei den Reptilien nahekommt (MÜLLER 1989, 39).

Der Versuch wurde populär durch die mit ihm verbreitete Behauptung, es seien ähnliche Extremitäten wie die von *Archaeopteryx* entstanden. Doch dies könnte allenfalls als grobe Vereinfachung der fossilen Dokumentation gelten, da die experimentell manipulierten Hinterextremitäten des Hühnchens in keiner Weise eine besondere Ähnlichkeit mit den Gliedmaßen von *Archaeopteryx* aufweisen (MÜLLER 1989, 38).⁵ MÜLLER bestätigt aber die morphologischen Parallelen der experimentell erzeugten Beine mit Reptilienbeinen bezüglich der Längenverhältnisse und der Abstände zwischen den beiden Knochenelementen.⁶

Die atavistische Deutung würde auch hier auf die Annahme hinauslaufen, daß die betreffenden Gene seit weit mehr als 100 Millionen Jahren stillgelegt seien. Das ist so unglaublich, daß dieses Argument als falsifizierend für die Deutung im Sinne eines Atavismus gewertet werden muß. MÜLLER (1989, 43) gelangt aufgrund einer erneuten Durchführung von HAMPÉs Experiment zur Auffassung, daß die experimentell ausgelösten Veränderungen des Skeletts nicht auf eine Reaktivierung unterdrückter genetischer Information hindeuten.⁷ Vielmehr geht er davon aus, daß der experimentelle Eingriff eine neue epigenetische Situation verursacht, die zur Bildung eines ancestralen Musters im Embryo führe. Atavismen resultierten demnach von epigenetisch induzierten quantitativen Änderungen im Timing und in der Abfolge derselben Gruppen von Genen.⁸

BRAND (1997, 151) mutmaßt, daß Vögel und Reptilien eine gemeinsame „Palette“ von genetischen Instruktionen besitzen, um Beine zu entwickeln, und daß Regulatorgene die spezi-

fische Nutzung dieser Gene steuern. Aus HAMPÉ'S und KOLLAR & FISHERS Experimenten könne geschlossen werden, daß die Lebewesen mehr genetische Information besitzen als aktuell benötigt wird, und daß Regulatorgene benutzt werden, um die Ausübung einiger grundlegender Fähigkeiten zu kontrollieren (S. 152). Um diese Hypothese prüfen zu können, müsse noch viel mehr über embryologische Prozesse bekannt sein, bemerkt BRAND. Jedenfalls würde sich damit ein Rückgriff auf die Evolutionstheorie erübrigen.

Daß „echte Atavismen“ (vgl. Abschnitt 9.1) auch ohne Bezug zur Evolutionslehre gedeutet werden können, zeigt auch folgendes Beispiel: DIAMOND (1987) führt die Bildung einer atavistisch interpretierten Struktur beim Menschen (eine persistierende Arterie des Steigbügels) auf eine *Entwicklungshemmung* zurück. Ein ontogenetisches Entwicklungsstadium wird bis zum Adultzustand beibehalten und verursacht dadurch eine Mißbildung.⁹

In Sinne eines Stehenbleibens auf einem ontogenetischen Entwicklungszustand können möglicherweise auch andere Atavismen gedeutet werden. Ursache könnte eine Mutation eines Regulationsgens sein. KUHN (1947, 70) sprach von „Hemmungsatavismen“. Das würde bedeuten, daß für das Auftreten von Atavismen keine „schlafenden Gene“ postuliert werden müssen. Im Einzelfall müssen entsprechende Untersuchungen eine Klärung herbeiführen. Da Atavismen per definitionem seltene Ausnahmen sind, ist eine Untersuchung ihrer genetischen Grundlagen naturgemäß allerdings schwierig.

Bei der Interpretation von Mißbildungen als Atavismen gilt wie bei Rudimenten: Alle Deutungen sind voreilig, solange die zugrundeliegende genetische und entwicklungsphysiologische Situation und die wachstumsfunktionelle Bedeutung der normalen Bildungen nicht bekannt sind. Der Botaniker CARLQUIST (1969, 360) hält Erkenntnisse aus der Teratologie (Studien von Mißbildungen) für nicht nützlich für das Studium der Blütenevolution. Atavistische Interpretationen von Mißbildungen seien eine besondere Form von Wunschdenken: Welche Ausprägung man auch immer als hypothetischen Vorläufer postuliere, man werde sie un-

ter der großen Zahl von Mißbildungen früher oder später finden.¹⁰ Auch EYDE (1971, 65) ist der Auffassung, daß die Teratologie mehr mit der Totipotenz von Zellen zu tun hat als mit phylogenetischen Vorläuferstrukturen.¹¹

Kleine Ursache – große Wirkung

Manche atavistisch erscheinende Bildungen können als Regulationsstörungen gedeutet werden und erfordern daher nicht die Annahme anders gestalteter Vorfahren. Nachfolgend dazu ein Beispiel:

Schon vor über 250 Jahren wurde eine bemerkenswerte und in vielen Lehrbüchern und Museen dargestellte Mutation des Leinkrauts (*Linaria vulgaris*) vom Altmeister der Botanik, Carl von LINNÉ, beschrieben: Es handelt sich um die sog. *Peloria*-Mutante, bei der die Blüten radiärsymmetrisch sind; normalerweise sind die Blüten bilateralsymmetrisch (s. Abb. 97). Der Unterschied ist so erheblich, daß LINNÉ für die Mutante zunächst eine eigene Gattung errichtete: *Peloria radiata*. Er erkannte aber bald, daß sie zu *Linaria* gehört. Alle fünf Blütenblätter der Mutante ähneln dem ventralen Blütenblatt der Wildform, alle haben eine kleine Ausbuchtung mit einer orangefarbenen Lippe und einen Sporn an der Basis. Entsprechend sind fünf Staubblätter ausgebildet, die alle dem ventralen Staubblatt der Wildform ähneln (die Wildform hat unterschiedlich ausgebildete Staubblätter). Die Mutante wird gewöhnlich als Atavismus gewertet, als Hinweis darauf,



Abb. 97: *Peloria*-Mutante von *Linaria* (links) und Normalform. (© Arne ANDERBERG, Naturhistorisches Reichsmuseum Stockholm)

daß bilateralsymmetrische Blüten von radiärsymmetrischen evolutiv abzuleiten seien.

Ontogenetische Studien von CUBAS et al. (1999) zeigten, daß die frühe Blütenentwicklung bei Wildform und Mutante identisch ist; Unterschiede treten jedoch auf, wenn die Staubblatt- und Blütenblatt-Primordien (Anlagen) gebildet werden. Beim Wildtyp verlangsamt sich die Bildung des dorsalen Staubblatt-Primordiums, und die Primordien der dorsalen Blütenblätter bilden eine andere Form. Genetische Untersuchungen zeigten, daß die Blockade eines einzigen Gens (*Lcyc*) für sämtliche Veränderungen der Mutante verantwortlich ist. Und zwar wird dieses Gen methyliert, d. h. ein Buchstabe dieses Gens wird mit einer chemischen Gruppe, der Methylgruppe, versehen. Dieses „sperrige“ Anhängsel verhindert den Zutritt anderer Proteine zum Gen, die es sonst ablesen könnten. Das Gen wird dadurch unkenntlich gemacht. Diese Veränderung ist erblich.



Abb. 98: „Atavismus“ bei dem Hybriden zwischen der Löffelente *Anas clypeata* (oben) und der Zimmente *A. cyanoptera* (Mitte links). Der Mischling (unten) ähnelt einer dritten Art, der australischen Löffelente *Anas rhynchotis* (Mitte rechts). (Aus SCHERER & HILSBURG 1982; Zeichnung: Thomas HILSBURG)

Die Autoren sind überrascht darüber, daß diese erste natürliche morphologische Mutante, die genetisch untersucht wurde, auf eine Methylierung (und nicht beispielsweise auf eine Sequenzveränderung oder eine Transposition) zurückzuführen ist, da dieser Mutationsmechanismus bei Labormutanten nur selten gefunden wurde. Sie schließen daraus, daß dieser Mutationstyp im Freiland eine erheblich größere Rolle spielen könnte als bislang angenommen. Darüber hinaus kann man vermuten, daß hier ein Mechanismus vorliegt, der zur Flexibilität von Grundtypen beiträgt. Das Beispiel zeigt auch, daß die erstaunliche Veränderung der Blüte auf einer Blockade eines Gens beruht. „Kleine Ursache – große Wirkung“ funktioniert wohl nur auf der Basis einer bereits fertigen Konstruktion. Die Annahme von Vorfahren mit radiärsymmetrischen Blüten ist zwar möglich, aber nicht zwingend und nicht erforderlich, um den Befund zu erklären.

Auf einen Genfunktionsausfall ist auch die Bildung von grünen Kelchblättern anstelle von Kronblättern bei Rosen zurückzuführen (LÖNNIG 1994). Dieser Vorgang wurde oft als Atavismus interpretiert – eine Fehlinterpretation. Denn hier wird ein spätes Entwicklungsprogramm durch ein (ontogenetisch) früheres ersetzt – ein Vorgang, der nicht als Rückschlag interpretiert werden kann.

9.3 Mikroevolutiv deutbare Atavismen

STEINER (1966) hält die Bezeichnung einer Bildung als Atavismus nur dann für zulässig, „wenn diese der Forderung einer entwicklungsphysiologisch und genetisch erklärlichen Rekapitulation eines früheren Zustandes beim unmittelbaren Vorfahren entspricht“ (S. 333). Er führt in seiner Arbeit über Atavismen bei Artbastarden innerhalb der Singvogelfamilie der Spermestidae zahlreiche Fälle von Bastarden auf, die Merkmale aufweisen, die keiner der beiden Elternarten, in manchen Fällen aber einer dritten Art zukommen. Dieses Phänomen ist auch bei anderen Familien bekannt. SCHERER & HILSBURG (1982) listen elf solche Beispiele unter den Entenartigen auf (s. Abb. 98).

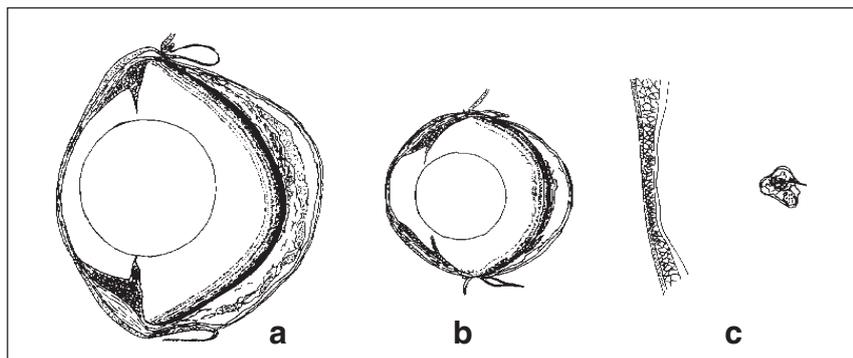


Abb. 99: Auge des *Astyanax*-Flußfisches (a), des Micos-Fisches (b) und das Augenrudiment des Pachon-Fisches (c). (Nach PETERS 1992)

Ein weiteres Beispiel ist die zebroide Streifung bei Maultieren (SUDHAUS 1980, 183; Pferdeartige gehören zu einem einzigen Grundtyp [STEIN-CADENBACH 1993]; vgl. Abschnitt 6.6). Nur in solchen Fällen könne man nach STEINER von echten Atavismen sprechen. Das Erscheinen „neuer“ Merkmale bei Bastarden wird als Wiederscheinen von Merkmalen (also als Atavismus) interpretiert, die oftmals noch in dritten Arten realisiert sind. „Bei der Kreuzung zweier unterschiedlicher Spezies können nicht alterierte Komponenten früherer Allelenpaare wieder zusammenfinden und das alte Genmuster herstellen“ (STEINER 1966, 332; vgl. HORVÁTH 1964). In solchen Fällen ist eine Deutung als Atavismus empirisch begründet, da zwischen den betrachteten Arten ein genetischer Zusammenhang besteht; es handelt sich um Arten desselben Grundtyps. Daß diese Phänomene mikroevolutiver Art sind, braucht nicht besonders betont zu werden. Die Erhaltung latenter Potenzen beruht auf ihrer genetischen Verflechtung im Epigenotypus, welche einen Schutz vor degenerativer Abänderung darstellt (SUDHAUS 1980, 183).

Die blinden *Astyanax*-Fische in der Micos-Höhle weisen nicht den Reduktionsgrad anderer Höhlensalmler auf. Einzelne Exemplare weisen bemerkenswerterweise ein Flußfischähnliches Auge auf, obwohl sie zur selben Fortpflanzungsgemeinschaft wie die blinden Fische gehören (Abb. 99). PETERS (1988, 165) schließt daraus, daß es gelegentlich zu sprunghaften Rückschlägen vom sehuntüchtigen Rudiment zum funktionstüchtigen Auge kommt – ein offenkundiger Fall eines Atavismus. Durch strenge Auslese auf Augengröße lassen sich ausgehend von blinden Micos-Fischen innerhalb weniger Generationen Flußfische mit nor-

malen Augen züchten. Daraus ist zu schließen, daß in der Micos-Population noch alle Flußfischallele vorhanden sind. Kreuzungsexperimente zeigten, daß sich die an der Ausbildung des Auges beteiligten Gene nicht allein additiv manifestieren, sondern daß es eine „Manifestationsschwelle“ gibt, d. h.: das Niveau der Augenausprägung wird abrupt angehoben, sobald eine kritische Faktorenzahl der beteiligten Gene erreicht ist. „Die seltenen großäugigen Individuen in der Micos-Höhlenpopulation kommen offenbar dadurch zustande, daß bei den vorliegenden Allelfrequenzen nur gelegentlich die betreffende Manifestationsschwelle durch Rekombination erreicht bzw. überschritten wird. ... Damit bietet sich eine durch Fakten gestützte Erklärungsmöglichkeit von Atavismen“ (PETERS 1988, 166).

In vielen ähnlichen Fällen können atavistisch deutbare Bildungen auf Vorfahren innerhalb desselben Grundtyps zurückgeführt werden. Im Rahmen des Grundtypmodells kann mit polyvalenten Stammformen gerechnet werden, zu deren Repertoire die betreffende Struktur ursprünglich gehörte und in vielen Arten innerhalb des Grundtyps sekundär unterdrückt wurde. Zum bereits genannten Beispiel der Zebrastrifen schreiben SUDHAUS & REHFELD (1992, 113f., ohne freilich das Grundtypmodell zu vertreten): „Innerhalb der heutigen Pferde (Gattung *Equus*) könnte man das Streifenmuster der Zebras zunächst für abgeleitet halten. Zebraartige Streifung (vor allem an den Beinen) zeigt sich aber verschiedentlich bei Hauspferden, -eseln oder ihrem Bastard (Maulesel). Wir können also davon ausgehen, daß schon die gemeinsame Stammart dieser Taxa ein Streifenmuster hatte und daß dessen Ausprägung schließlich sekundär unterdrückt wurde.“ AKI-

MOTO (1985) berichtet von der Ausbildung atavistischer Wachsplatten bei abnormalen Blattlaus-Larven (Aphididae) der Unterfamilie der Eriosomatinae. Er vermutet, daß diese Strukturen zum ursprünglichen Repertoire der Unterfamilie gehörten.

Da in Fällen dieser Art mit relativ kurzen Zeiträumen der Artbildung gerechnet werden kann, erscheint eine Reaktivierung unterdrückter genetischer Information glaubhaft.

Ähnlich kann vielleicht das folgende Beispiel interpretiert werden: Durch Metatolie (Verzögerung der Puppenentwicklung bei holometabolen Insekten) wurde die Bildung von larvalen Beinen bei der Käfergattung *Mesosa* (Cerambycidae, Bockkäfer) aus der Unterfamilie der Lamiinae hervorgerufen (PAULUS 1971). Innerhalb dieser Unterfamilie sind Larvalbeine nur aus einer einzigen Gattung bekannt. PAULUS (1971, 220) wertet dies als Atavismus. Die demnach erfolgten strukturellen Änderungen könnten mikroevolutiv erklärbar sein, wenn man davon ausgeht, daß die Vertreter der Lamiinae von Formen abstammen, die Larvalbeine hatten, wobei im Laufe der Zeit die meisten Gattungen dieser Unterfamilie die Larvalbeine verloren hätten, jedoch eine latente Entwicklungspotenz geblieben wäre. Da neben den Beinen aber auch noch Imaginalmerkmale (Flügelanlagen, stark verlängerte Fühler) gebildet werden, könnten die Beine vielleicht auch als Anlagen oder Rudimente der Imaginalbeine gedeutet werden. Dann würde gar kein Atavismus vorliegen.

Vorerst unsicher muß die Deutung des Auftretens des 2. unteren Backenzahns (M_2) bei einigen Katzenartigen (Felidae), vor allem beim Luchs (*Felis lynx*) bleiben (KURTÉN 1963). Bei den rezenten Feliden wird M_2 normalerweise nicht ausgebildet, ist aber bei fossilen Formen bekannt. Das gelegentliche Auftreten des M_2 kann also als Atavismus gewertet werden. Bei den Feliden sind innerhalb der Kleinkatzen eine Reihe von Kreuzungen bekannt (GRAY 1953/1966). Sollten die Kleinkatzen einen Grundtyp bilden, wäre die atavistische Interpretation nach Kriterium K6 (Abschnitt 6.6) plausibel (s. o.). M_2 wäre also genotypisch nicht verloren gewesen. Ein ähnliches Beispiel ist das Auftreten der sonst fehlenden 1. Zehe der

Hinterextremitäten von Haushunden (LANDE 1978, 88; vgl. dazu die Bemerkungen in Abschnitt 9.2).

Atavismen könnten auch als Ausdruck verschiedener Entwicklungspotenzen angesehen werden (vgl. Zitat von HALL in Anmerkung 2). Man muß bei diesem Deutungsversuch jedoch plausibel machen, inwiefern diese Entwicklungspotenzen sinnvoll sein könnten.

In diesem Sinne könnte das folgende Beispiel gedeutet werden: PRILLINGER (1986) berichtet von atavistisch gedeuteten, durch Inzucht entstandenen „Hefe-Stadien“ bei Ständerpilzen (Homobasidiomyceten): Es wurden normalerweise nicht auftretende kokkale Stadien erzeugt, die PRILLINGER als Rückfall in eine ursprüngliche Organisationsstufe deutet. Außerdem wurde die Ausbildung resupinater Fruchtkörper beobachtet, die unter evolutions-theoretischen Voraussetzungen ebenfalls als Atavismus angesehen werden kann, da solche Fruchtkörper bei den untersuchten Arten sonst nicht vorkommen. Man kann jedoch annehmen, daß den Organismen mehr Entwicklungspotenzen zu eigen sind, als normalerweise realisiert werden und die nur unter bestimmten Bedingungen ausgebildet werden. Damit ergibt sich jedoch die (schwierige) Frage nach dem Sinn dieser Entwicklungsmöglichkeiten. Da in solchen Fällen die Suche nach einer Funktion unverstandener Strukturen angeregt wird, ergeben sich fruchtbare Fragestellungen, die u.U. Wissenszuwachs ermöglichen.¹²

9.4 Offene Fragen

In seltenen Fällen besitzen Wale und Delphine atavistische rudimentäre Hinterextremitäten (Abb. 100), einschließlich einiger rudimentärer Muskeln, Nerven und Gefäße (ANDREWS 1921; OGAWA & KAMIYA 1957; NEMOTO 1963; OHSUMI 1965; DEIMER 1977, 95; KRUMBIEGEL 1961, 17) – eine geradezu ins Auge fallende „Erinnerung“ an die mutmaßlich landlebenden vierfüßigen Delphin-Vorfahren! Solche atavistischen Hinterextremitäten sind nur bei Arten bekannt, die rudimentäre Hinterextremitäten besitzen. Die Schöpfungsvorstellung verträgt sich nicht mit

der Existenz grundtypfremder genetischer Programme. In eine mögliche Erklärungsrichtung, die keinen stammesgeschichtlichen Rückgriff benötigt, könnten jedoch die Untersuchungen an sogenannten *homeotischen* Mutanten bei *Drosophila* weisen (dabei werden ganze Körperteile an falschen Stellen ausgebildet, z. B. Beine anstelle von Antennen oder – wie bereits erwähnt – Flügel anstelle von Schwingkölbchen usw.; vgl. SANDER 1982, s. o.): Da Delphine Vorderextremitäten besitzen, scheint die spekulative Deutung möglich, daß eine Störung der Entwicklung vorliegt, die ähnlich ist wie die bei den homeotischen Mutanten. D. h.: Es erscheint denkbar, daß in diesem und ähnlich gelagerten Fällen eine an sich artgemäße Struktur an einer *falschen Körperstelle* ausgebildet wird. Es sei auch an die in Abschnitt 9.2 angesprochene Möglichkeit pleiotroper Genwirkungen erinnert.

OGAWA & KAMIYA (1957) diskutieren dagegen die Möglichkeit eines Stehenbleibens auf einem frühen embryonalen Entwicklungsstadium (s. o.), schließen diese Möglichkeit jedoch für einen 1919 beobachteten extremen Fall aus, bei dem die atavistischen Hinterextremitäten über einen Meter aus dem Körper des Tieres herausgeragt haben sollen (ANDREWS 1921). In diesem und anderen Fällen waren nicht nur Femur und Tibia ausgebildet, sondern auch Tarsalia und Metatarsalia. Das Stehenbleiben auf einem frühen embryonalen Stadium als Ursache für die Ausbildung für Atavismen hält auch MÜLLER (1991, 607) für wahrscheinlich. Damit wäre ein Rückgriff auf stammesgeschichtliche Erklärung nicht erforderlich. MÜLLER hält das Auftreten von Atavismen und von Rekapitulationen für Spezialfälle des Konzepts der Heterochronie.

Trotzdem bleiben Fragen; zum Beispiel: Welches normalerweise schon ausgeprägte Programm könnte zu atavistischen Ohrmuscheln bei normalerweise ohrenlosen Robben führen? Hier scheinen Strukturelemente ausgebildet zu sein, die sonst im Organismus nicht in ähnlicher Form vorkommen. Für die Schöpfungsforschung ergibt sich hier als Aufgabe, den Nachweis zu erbringen, daß auf der Basis *gegenwärtig* benötigter Entwicklungsvorgänge das Auftreten atavistischer Strukturen verständlich gemacht werden. Eine phylogenetische

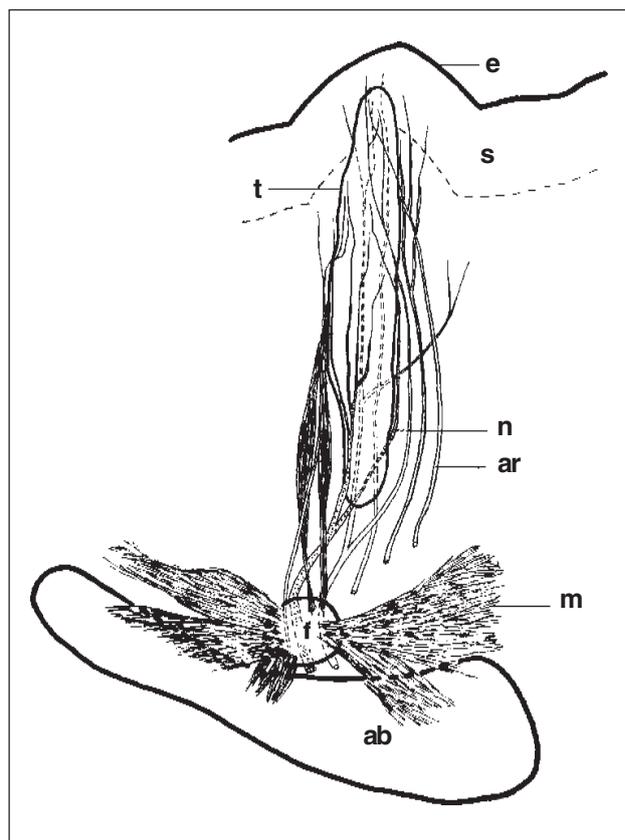


Abb. 100: Schematische Darstellung eines atavistischen Femurs und einer atavistischen Tibia mit Nerven, Muskeln und Gefäßen beim Pottwal *Physeter catodon*. ab Abdominalknochen, ar Arterie, e Epidermis, f Femur, m Muskel, n Nerv, s Walfischspeck, t Tibia. (Aus OGAWA & KAMIYA 1957)

sche Deutung mag dann immer noch möglich sein, wäre dann aber nicht mehr notwendig.

Anmerkungen

- LANDE (1978, 88) bemerkt hierzu: „That cetaceans are the most highly modified mammals and yet still remain the potential for developing pelvic limbs, would then imply that the pleiotropic effects of genes coding for the hind limb structures must be of such fundamental importance in general developmental processes that they are indispensable. In the cetaceans, likely candidates for necessary structures affected pleiotropically by hind limb genes are the front limbs, and the pelvic bones which serve as points of attachment for urogenital musculature (YABLOKOV, 1974, p. 233-235). In the other examples which involve missing digits, it is likely that the genes coding for the absent digits are pleiotropic at least with the remaining digits on the front and back limbs.“

- ² „Such atavisms are not based on heritable genetic changes. They indicate the developmental plasticity that exists within embryos and the relative ease with which development can be switched from one programme to another“ (HALL 1984, 118; s. auch MADERSON 1982, 305-307.)
- ³ „It now appears that this failure to find teeth in even one specimen does not reflect loss of genes but rather reflects their inactivation“ (HALL 1984, 115).
- ⁴ „The odd form may, of course, simply result from the peculiar interaction of two systems not meant to be joined in nature“ (GOULD 1980, 26).
- ⁵ „The comparison with experimentally treated chick hindlimbs demonstrates that the experimental skeletons have in no aspect gained a closer similarity to the *Archaeopteryx* limb“ (MÜLLER 1989, 38).
- ⁶ „Although the tibia and the fibula of experimental limbs retain their bird shapes, with regard to the length ratio and distance between the two elements the pattern mimics the reptile condition“ (MÜLLER 1989, 38).
- ⁷ „The skeletal alterations produced by the present work do not point towards reactivation of suppressed genetic information“ (MÜLLER 1989, 43).
- ⁸ „... from epigenetically induced quantitative changes in the timing and sequence of the same sets of genes“ (MÜLLER 1989, 43).
- ⁹ „The proximal portion of the stapedial artery stem was obliterated and instead the entire stapedial system was supplied through an anastomosis between the occipital artery and the ramus posterior of the stapedial artery – a pattern of supply encountered in some edentates, bats and rodents“ (DIAMOND 1987).
- ¹⁰ „Data from teratology is not useful in the study of evolution of flowers. The use of teratological examples is a form of wish fulfilment: Whatever form one claims as a hypothetical normal form in a morphological series can be found in the realm of teratology sooner or later“ (CARLQUIST 1969, 360).
- ¹¹ „I, for one, believe teratology has more to do with the totipotency of cells than with the ancestry of structures“ (EYDE 1971, 65).
- ¹² „Thus, it is the evolutionary transformist who flatly assumes that a structure is 'non-functional' and evolutionism (not creationism) is a block to scientific research“ (HOWE 1983, 2).

10. Zusammenfassung

1. Evolutionstheoretische Interpretationen des Ähnlichkeitsmusters der Lebewesen, von Besonderheiten ihrer Baupläne, rudimentären Organen, Rekapitulationsentwicklungen (biogenetische Grundregel) und Atavismen werden dargelegt und bewertet.
2. Homologe Ähnlichkeiten können zwar als Hinweise auf eine Stammesgeschichte gewertet bzw. unter der *Vorgabe* einer Stammesgeschichte erwartet werden, sie erzwingen aber eine phylogenetische Deutung nicht.
3. Eine widerspruchsfreie (kongruente) Rekonstruktion der Stammesgeschichte ist anhand des Merkmalsmusters i. d. R. nicht möglich. Morphologisch-anatomisch oder auch molekular bestimmte Homologien können daher für sich alleine nicht als sichere Indizien für gemeinsame Vorfahren ihrer Träger gewertet werden. Folglich ist es auch nicht möglich, allein aufgrund des Merkmalsmusters der Lebewesen auf evolutionäre Abfolgen zu schließen.
4. Homologien von Adultstrukturen entsprechen häufig weder homologen Genen noch homologen ontogenetischen Entwicklungswegen. Es ist nicht gelungen, das „Wesen“ von Homologien anhand irgendwelcher Eigenschaften der Lebensstrukturen konkret und allgemeingültig zu fassen.
5. Auch der Bau der Lebewesen liefert keine zwingenden Indizien auf eine evolutive Herkunft der Lebewesen. Sog. „Design-Fehler“ sind nicht sicher nachweisbar und haben sich oft als Fehldiagnose erwiesen. Das „Unvollkommenheits-Argument“ ist zudem im Kern theologischer Natur.
6. Umgekehrt können sowohl aus dem Bau als auch aus der Verteilung der Merkmale der Lebewesen sog. „Design-Signale“ erkannt werden, die eine Deutung im Rahmen eines schöpfungstheoretischen Kontextes erlauben.
7. Es gibt kein theorieunabhängiges und zugleich testbares Kriterium für „Rudiment“, „Rekapitulationsentwicklung“ und „Atavismus“. „Funktionslosigkeit“ und „Diskrepanz von Struktur und Funktion“ sind nicht sicher feststellbar. Andere Kriterien sind theorieabhängig. Bei der Interpretation „rudimentärer“ Strukturen spielt das zugrundegelegte Ursprungskonzept die wesentliche Rolle.
8. Man unterscheidet zwischen regressiver Rudimentation (nur Rückbildungen), neoplastischer Rudimentation (das rückgebildete Organ übernimmt eine neue Funktion) und metaplastischer Rudimentation (die Funktion des rückgebildeten Organs wird von einem anderen übernommen).
9. Regressive Rudimentation ist mikroevolutiv erklärbar. Die Ursachen für diese Rudimentationsweise sind in konkreten Fällen jedoch oft umstritten.
10. Unter evolutionstheoretischer Voraussetzung werden neo- und metaplastische Rudimentationen aufgrund von Ähnlichkeiten mit homologen Vollorganen erkannt.
11. Das Hauptproblem der Evolutionslehre ist die Erklärung der Mechanismen von neo- und metaplastischer Rudimentierung, da solche Änderungen über den bekannten und experimentell belegten mikroevolutiven Bereich hinausgehen würden. Vor allem sind die notwendigen Selektionsdrücke vielfach völlig unklar.
12. Das Hauptproblem unter schöpfungstheoretischen Voraussetzungen ist das Auffinden von Funktionen rudimentärer Organe, von rekapitulativ gedeuteten Entwicklungswegen oder von atavistisch interpretierten Entwicklungspotenzen. Damit wird durch den schöpfungstheoretischen Ansatz Forschung und biologischer Erkenntniszuwachs induziert.
13. Die Biogenetische Grundregel kann im wesentlichen nur aufgrund des Vorliegens von Homologien begründet werden. Die Deutung bestimmter Entwicklungswege als Umweg- oder Rekapitulationsentwicklung ist nicht zwingend, da auf diesen Wegen ein Selektionsdruck besteht und nicht ausgeschlossen werden kann, daß diese Entwicklungswege optimal sind.
14. Atavismen können von anderen Mißbildungen nur durch die Vorgabe der Evolutionstheorie (bzw. eines speziellen Ablaufs einer Evolution) unterschieden werden. Das Vorliegen eines Atavismus kann nur dann als gesichert gelten, wenn diese im mikroevolutiven Rahmen auftreten (z. B. bei Bastardierungen).

Summary

1. An evolutionary interpretation of the similarity patterns in organisms, of their structural peculiarities, of vestigial organs, of recapitulation during embryonic development (biogenetic law), and of atavisms is discussed and evaluated.
2. Although homologous similarities can be regarded as indicators of a phylogenetic history, and, under the *assumption* of a phylogenetic history, can be expected, they do not require a phylogenetic interpretation.
3. In general, a non-contradictory (congruent) reconstruction of phylogeny by means of the pattern of characters is not possible. Homologies defined by morphological-anatomical or molecular criteria can by themselves not be regarded as indicators for common ancestors of their bearers. It is therefore not possible to deduce evolutionary sequences from patterns of characters in organisms.
4. Homologies of adult structures frequently do not correspond to homologous genes or homologous paths of ontogenetic development. It has not been possible to formulate a generally valid definition of the "essence" of homologies, based on any characters within living organisms.
5. The structure of organisms does not provide any compelling indicators for their evolutionary origin either. So-called "faulty designs" cannot be ascertained beyond the point of doubt and have often proved to be misdiagnosed. Plus, the argument of "imperfection" is essentially theological in nature.
6. On the other hand, so-called "signals of design" which allow for an interpretation within the context of the theory of creation can be seen both in the structure and the distribution of characters in organisms.
7. For the terms "vestigial organ", "recapitulation" and "atavism" no criteria exist which would be both testable and independent of a presupposition. "Nonfunction" and "discrepancy between structure and function" cannot be ascertained beyond the point of doubt. Other criteria depend on presuppositions. When interpreting "vestigial" structures, one's underlying view of origins plays a significant role.
8. One distinguishes between regressive rudimentation (regressions only), neoplastic rudimentation (the regressed organ takes on a new function) and metaplastic rudimentation (the function of the regressed organ is taken over by another organ).
9. Regressive rudimentation can be explained by microevolutionary processes. In specific cases, however, the causes of this mode of rudimentation are often disputed.
10. In the evolutionary model neoplastic and metaplastic rudimentations are considered to be recognizable due to their resemblance to homologous organs.
11. The main problem of the evolutionary model is explaining the mechanisms of neoplastic and metaplastic rudimentation, since the alterations involved in these processes exceed the scope of all known and experimentally feasible microevolutionary modifications. In particular the necessary selection pressures are often entirely unknown.
12. The main problem of the creation model is determining the functions of vestigial organs and the significance of recapitulative processes as well as explaining developmental potencies which are generally regarded as atavistic. By raising these questions the creation model induces research not likely to be performed under evolutionary premises, thus supporting an increase in biological knowledge.
13. The biogenetic law is essentially based only upon the assumption of homologous similarities. The interpretation of certain modes of development as being circuitous or recapitulative is not necessarily conclusive, since such evolutionary paths are rather determined selectively by functional constraints; and the possibility that only one optimal path of development exists can not be excluded.
14. Atavisms can be distinguished from other malformations only under the assumption of evolution (respectively a special course of evolution). The existence of atavisms can be ascertained only within a microevolutionary framework (e. g. hybridization).

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.

Angiospermen: Bedecktsamige Blütenpflanzen.

Apomorphie: abgeleitetes (höherentwickeltes) Merkmal.

Atavismus: mutativ oder modifikativ bedingte Mißbildung, die Ähnlichkeiten mit vermuteten früheren stammesgeschichtlichen Stadien aufweist.

Außengruppenvergleich: Ein Taxon, welches nicht zu einer systematisch untersuchten Gruppe gehört und dessen Merkmale bzw. Merkmalsausprägungen zum Vergleich dieser Gruppe herangezogen werden, um → plesiomorphe und → apomorphe Merkmale zu unterscheiden, wird Außengruppe genannt, der genannte Vergleich Außengruppenvergleich.

Biospezies: Gruppe von Individuen oder Populationen, die unter natürlichen Bedingungen miteinander fruchtbare Nachkommen hervorbringen können.

Caenogenese: Ausbildung von Merkmalen während der Individualentwicklung, die nicht als Hinweis auf vermutete stammesgeschichtliche Vorfahren gewertet werden können (→ Palingenese).

Cladistik: Methode, die auf der Basis einer Merkmalsanalyse und einer Wertung der Merkmale als → plesiomorph und → apomorph die stammesgeschichtlichen Positionen der untersuchten Taxa bestimmen will.

Dendrogramme: Ähnlichkeitsbäume, aus denen das Maß der Verschiedenheit von Aminosäure- oder Nukleotidsequenzen abgeschätzt werden kann.

distal: vom Rumpf entfernt (→ proximal).

Domäne eines Proteins: Ein Proteinabschnitt, der sich in der Regel relativ selbständig faltet und in der Tertiärstruktur von anderen Domänen deutlich abgesetzt ist. Meist 100-200 Aminosäuren lang.

dorsal: zum Rücken hin gelegen (→ ventral).

Evolutionäre Kanalisierung: Organismen können nicht wegen Umbau schließen (G. OSCHER). 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.

Gendrift: Zufällige, nicht durch Selektion bewirkte Veränderung des Bestandes an Allelen einer Population.

Gentransfer: Übertragung von Genen in das Erbgut eines anderen Organismus.

Grundtyp: Alle biologischen Arten (→ Biospezies), die direkt oder indirekt durch Kreuzungen miteinander verbunden sind. Gefordert wird dabei, daß die *echt* befruchtete Eizelle eine Embryonalentwicklung *unter Ausprägung des Erbguts beider Eltern* mindestens beginnt.

Heterobathmie: Mischung aus → plesiomorphen und → apomorphen Merkmalen in einer Art.

homeotische Mutation: Mutation, die dazu führt, daß sich Zellen in einem bestimmten Teil des Körpers so verhalten, als befänden sie sich in einem anderen Teil. Absonderliche Bauplanstörungen sind die Folge, z. B. die Bildung von Beinen anstelle von Antennen.

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. 5 und 9).

Homoplasi: Unabhängig erworbene ähnliche Merkmale, wobei die Ähnlichkeit durch → Konvergenz, → Parallelismus oder → Reversion erworben worden sein kann.

Kongruenz: Das gemeinsame, widerspruchsfreie Sich-Einfügen von Merkmalen in die gleiche hierarchische Ordnung.

Konvergenz: mehrfach unabhängig (von verschiedenen Ausgangsstrukturen) entstandenes baugleiches Merkmal.

Makroevolution: Entstehung neuartiger Organe, Strukturen oder Bauplantypen, Entstehung *qualitativ* neuer Gene.

Mikroevolution: Evolution innerhalb vorgegebener Organisationsmerkmale; quantitative Veränderung *bereits vorhandener* Strukturen.

monophyletisch: von einem einzigen Vorfahren (bzw. einer einzigen Vorfahrenart) abstammend (→ polyphyletisch).

Morphogenese: Gestaltbildung, Formbildung (während der → Ontogenese).

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

Neotenie: Verfrühter Eintritt der Geschlechtsreife im Larvenstadium.

Numerische Taxonomie: Klassifizierung der Organismen unter Anwendung mathematischer Hilfsmittel zum quantitativen Erfassen von Ähnlichkeiten und Unterschieden der → Taxa (→ Phänetik).

Ontogenese: Individualentwicklung von der befruchteten Eizelle an.

Paedomorphose: Verjugendlichung durch Verlang-

samung des Wachstums der Körperzellen, wodurch Geschlechtsreife und Wachstumsabschluß in einem relativ jugendlichen Stadium eintreten (→ Neotenie).

Palingenese: Entwicklungsphase während der → Ontogenese, die als Wiederholung der vermuteten Stammesgeschichte gedeutet wird (→ Caenogenese).

Parallelismus: Bildung ähnlicher Strukturen ausgehend von derselben Struktur (im Gegensatz zu → Konvergenzen, bei denen der Ausgangspunkt unähnliche Strukturen sind).

pattern cladism: Nach dieser systematischen Richtung soll ein Merkmalsmuster in der Natur aufgedeckt werden, ohne dabei Annahmen über mutmaßliche evolutionäre Prozesse einfließen zu lassen, um der Gefahr von Zirkelschlüssen zu entgehen.

Phänetik: → Taxonomische Vorgehensweise, bei der das Ausmaß der Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit zwischen verschiedenen Taxa bestimmt werden, ohne daß die zugrundegelegten Merkmale in → apomorph und → plesiomorph gewichtet werden (→ Numerische Taxonomie).

Phylogenes: Stammesgeschichte der Organismen.

Pinealorgan: oberseitige Ausstülpung des Zwischenhirndaches der Wirbeltiere; enthält beim Neunauge lichtsinnesempfindliche Zellen und ist bei höheren Wirbeltieren als Zirbeldrüse ausgebildet.

Pleiotropie: Beeinflussung verschiedener phänotypischer Ausprägungen durch *ein* Gen.

Plesiomorphie: ursprüngliches (primitives) Merkmal.

polyphyletisch: von mehreren Vorfahren abstammend.

Polyvalenz: Vielseitigkeit des Erbguts einer Population, einer Art oder eines → Grundtyps, bedingt durch ein großes Ausmaß an Heterozygotie und / oder programmierter Variabilität.

proximal: zur Körpermitte hin (→ distal).

Reversion: Rückwärtsentwicklung von einem abgeleiteten (→ apomorphen) zu einem ursprünglichen (→ plesiomorphen) Merkmal.

Systematik: Biologische Arbeitsrichtung, die die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Organismen zu ermitteln versucht (→ Taxonomie). Der Begriff wird allerdings in der Literatur recht uneinheitlich gebraucht.

Taxon: Systemeinheit verschiedener Rangstufen, z. B. Art, Gattung, Familie usw.

Taxonomie: Wissenschaft, die sich (unabhängig von eventuell zugrundeliegenden Ursprungskonzepten) mit der Ordnung und Einteilung der Lebewesen befaßt (in diesem Sinne wird der Begriff in diesem Buch verwendet). Oft wird der Begriff Taxonomie synonym mit Klassifikation oder → Systematik benutzt; manche Autoren arbeiten Unterschiede zwischen diesen Begriffen heraus; doch gibt es hierzu keine einheitliche Handhabe.

Tetrapoden: Vierfüßer, Landwirbeltiere.

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.

ventral: zur Bauchseite hingelen (→ dorsal).

Literatur

- ABOUHEIF E (1997) Developmental genetics and homology: a hierarchical approach. *Trends Ecol. Evol.* **12**, 405-408.
- ABOUHEIF E (1999) Establishing homology criteria for regulatory gene networks: prospects and challenges. In: *Homology*. Novartis Foundation Symposium 222. Chichester, pp 207-225.
- ABOUHEIF E, AKAM M, DICKINSON WJ, HOLLAND PWH, MEYER A, PATEL NH, RAFF RA, ROTH VL & WRAY GA (1997) Homology and developmental genes. *Trends Genet.* **13**, 432-433.
- ADAMS EN (1972) Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. *Syst. Zool.* **21**, 390-397.
- ADLER M (1997) Neues zur Systematik der Arthropoden. *Stud. Int. J.* **4**, 41-43.
- AHLBERG PE (1999) Something fishy in the family tree. *Nature* **397**, 564-565.
- AKIMOTO SI (1985) Occurrence of abnormal phenotypes in a host-alternating aphid and their implications for genome organization and evolution. *Evol. Theory* **7**, 179-193.
- ALBERCH P (1982) Developmental constraints in evolutionary processes. In: BONNER JT (ed) *Evolution and development*. Berlin, pp 313-332.
- ALBERCH P (1985) Problems with the interpretation of developmental sequences. *Syst. Zool.* **34**, 46-58.
- ANDERMANN F (1937) *Irrtum und Wahrheit der Biologie*. Wien, Leipzig, Bern.
- ANDERSON S & KNOX J Jr. (1967) *Recent mammals of the world*. New York.
- ANDREWS RC (1921) A remarkable case of external hind limbs in a humpback whale. *Am. Mus. Novitates* **9**, 1-6.
- Anonym (1983) Evolution der Flugunfähigkeit bei Vögeln und Insekten. *Naturw. Rdsch.* **36**, 360-361.
- ARMBRUSTER WS (1996), Exaptation, adaptation, and homoplasy: Evolution of ecological traits in *Dalechampsia* vines. In: SANDERSON MJ & HUFFORD L (eds) *Homoplasy: The recurrence of similarity in evolution*. San Diego, pp 227-243.
- ARVY L (1976) Some critical remarks on the subject of the cetacean „girdles“. In: PILLERI G (ed) *Investigations on Cetacea*. Vol. VII. Bern.
- ARVY L (1979) The abdominal bones of Cetaceans. In: PILLERI G (ed) *Investigations on Cetacea*. Vol. X. Berne Switzerland.
- AX P (1984) *Das phylogenetische System*. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. Stuttgart, New York.
- AX P (1988) *Systematik in der Biologie*. Stuttgart.
- AX P (1989) Homologie in der Biologie – ein Relationsbegriff im Vergleich von Arten. *Zool. Beitr. N.F.* **32**, 487-496.
- AYOUB G (1997) Ist das Wirbeltierauge suboptimal? *Stud. Int. J.* **4**, 77-79.
- AZIZ MA (1981) Possible 'atavistic' structures in human aneuploids. *Am. J. Phys. Anthropol.* **54**, 347-353.
- BACHMANN K (1995) Progress and pitfalls in systematics: cladistics, DNA and morphology. *Acta Bot. Neerl.* **44**, 403-419.
- BANISTER KE (1984) A subterranean population of *Garra barreimiae* (Teleostei: Cyprinidae) from Oman, with comments on the concept of regressive evolution. *J. Nat. Hist.* **18**, 927-938.
- BARDELL D (1997) Biological misfits as evidence of evolution. *Am. Biol. Teacher* **59**, 392-394.
- BARLOW GW (1991) Mating systems among cichlid fishes. In: KEENLEYSIDE MHA (ed) *Cichlid fishes. Behaviour, ecology and evolution*. London, pp 173-190.
- BATEMAN RM, DiMICHELE WA & WILLARD DA (1992) Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent lycopsids from the Carboniferous of Euramerica: an essay on paleobotanical phylogenetics. *Ann. Miss. Bot. Gard.* **79**, 509-559.
- BATEMAN RM (1994) Evolutionary-developmental change in the growth architecture of fossil rhizomorphic lycopsids: scenarios constructed on cladistic foundations. *Biol. Rev.* **69**, 527-597.
- BAUER EW (Hg, 1981) *CVK Biologiekolleg*. Berlin.
- BAYRHUBER H & KULL U (Hg, 1998) *LINDER Biologie. Lehrbuch für die Oberstufe*. 21. Aufl., Hannover.
- BEHE M (1996) *Darwin's Black Box. The biochemical challenge to evolution*. New York.
- BEHRMANN G (1982) Schlüsselbeine beim Schwertwal, *Grampus orca*. Schaltfehler oder nicht? *Der Präparator* **28**, 201-204.
- BEHRMANN G (1994a) Die Bewegungskoordination des Penis während der Kopulation beim Schweinswal *Phocoena phocoena* (Linné 1758). *Säugetierkd. Inf.* **3**, 611-616.
- BEHRMANN G (1994b) Lebensraum „Meer“. Evolution der Wale. Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung Bremerhaven.
- BENNINGHOFF A (1985) *Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Menschen*, Band 1. München, Wien, Baltimore.
- BENTON MJ (1998) Molecular and morphological phylogenies of mammals: congruence with stratigraphic data. *Mol. Phyl. Evol.* **9**, 398-407.
- BERCK K-H (2002) Evolutionstheorie im Biologieunterricht – ein Vorschlag. Anmerkungen zum Praxisheft „Evolution und Schöpfung“ (6/49). *Praxis der Naturwiss. - Biol.* **1/51**, 335-38.
- BERGMAN J (1998) Are wisdom teeth (third molars) vestiges of human evolution? *CEN Tech. J.* **12**, 297-304.

- BERGMAN J & ROWE G (1990) „Vestigial organs“ are fully functional. Creation Research Society Monograph Series No. 4. Terre Haute, IN.
- BERTA A (1994) What is a whale? *Science* 263, 180-181.
- BISCHOF A (1999) Pseudodaumen beim Panda. *Naturw. Rdsch.* 52, 412-413.
- BLECHSCHMIDT E (1968) Vom Ei zum Embryo. Stuttgart.
- BLECHSCHMIDT E (1973) Die pränatalen Organsysteme des Menschen. Stuttgart.
- BLECHSCHMIDT E (1976) Wie beginnt das menschliche Leben. Stein a. Rhein, 4. Aufl.
- BLECHSCHMIDT E (1985) Die Erhaltung der Individualität. Neuhausen-Stuttgart.
- BOCK WJ (1969) Discussion: the concept of homology. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 167, 71-73
- BOCK WJ (1973) Philosophical foundations of classical evolutionary classification. *Syst. Zool.* 22, 375-392.
- BOCK WJ (1981) Functional-adaptive analysis in evolutionary classification. *Am. Zool.* 21, 5-20.
- BOCK WJ (1989) The homology concept: its philosophical foundation and practical methodology. *Zool. Beitr.* 32, 327-353.
- BOCK WJ (1994) Theoretische und praktische Aspekte der phylogenetischen Analyse. In: GUTMANN WF, MOLLENHAUER D & PETERS DS (Hg) *Morphologie und Evolution*. Frankfurt, S. 249-267.
- BOLKER JA & RAFF RA (1996) Developmental genetics and traditional homology. *BioEssays* 18, 489-494.
- BONDE N (1984) Primitive features and ontogeny in phylogenetic reconstructions. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 15, 219-236.
- BONIK K, GRASSHOFF M & GUTMANN WF (1981) Phylogenie – Ontogenie. Eine Replik auf eine Stellungnahme von P. Fioroni. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 19, 222-229.
- BOUCHER LM (1986) Vestigial larval shells in the planktonic veligers of two gymnodorid nudibranchs. *J. Moll. Stud.* 52, 30-34.
- BOYDEN A (1947) Homology and analogy. A critical review of the meanings and implications of these concepts in biology. *Amer. Midl. Nat.* 31, 648-669.
- BRADY RH (1985) On the independence of systematics. *Cladistics* 1, 113-126.
- BRAINERD E (1997) Efficient fish not faint-hearted. *Nature* 389, 229.
- BRAND L (1997) Faith, Reason, and Earth History. Berrien Springs, Michigan.
- BRAUNS A (1950/51) Sind die Schwingkölbchen der Zweiflügler rudimentäre Organe? *Entomol. Z.* 60, 147-152, 159-160, 166-168.
- BRENT RL, LEUNG C, LONDON W & WITTINGHAM D (1972) The demise of another vestigial organ. *Pediatric Res.* 6, 328.
- BROMAN I (1931) Über „rudimentäre Organe“ und ihre Bedeutung. *Anat. Anz.* 72, 330-336.
- BROWER AVZ (2000) Homology and the inference of systematic relationships: some historical and philosophical perspectives. In: SCOTLAND R & PENNINGTON RT (eds) *Homology and systematics. Coding characters for phylogenetic analysis*. London, New York, pp 10-21.
- BUCHARD JM, IRRGANG E & ANDRESEN B (1987) Die Funktion der menschlichen Ohrmuschel. *Spektr. Wiss.* 6/1987, 68ff.
- BUDD CE (1996) Progress and problems in arthropod phylogeny. *Trends Ecol. Evol.* 11, 356-358.
- BURDA H, BRUNS V & MÜLLER M (1990) Sensory adaptations in subterranean mammals. In: NEVO E & REIG OA (eds) *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. New York, pp 269-293.
- BURKE A & FEDUCCIA A (1997) Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand. *Science* 278, 666-668.
- BUTLER AB (2000) The complexity of sameness. *Trends Ecol. Evol.* 15, 39-40.
- CAIN AJ (1957-58) Deductive and inductive methods in post-Linnean taxonomy. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 170, 185-217.
- CAIN AJ (1989) The perfection of animals. *Biol. J. Linn. Soc.* 36, 3-29.
- CALDER WA (1978) The Kiwi. *Sci. Am.* 239, 102-110.
- CAMPBELL B & LACK E (eds, 1985) *A dictionary of birds*. Poyser, Calton.
- CANTÚ JM & RUIZ C (1985) On atavisms and atavistic genes. *Ann. Genet.* 28, 141-142.
- CARLQUIST S (1969) Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy. *Phytomorphology* 19, 332-362.
- CARLQUIST S (1974) *Island biology*. Columbia University Press, New York, London.
- CARROLL RL (1993) *Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere*. Stuttgart.
- CARROLL RL (1995) Between fish and amphibian. *Nature* 373, 389-390.
- CARROLL RL (1999) Homology among divergent Paleozoic tetrapod clades. In: *Homology. Novartis Foundation Symposium* 222. Chichester, pp 47-64.
- CHARIG A (1982) Systematics in biology: a fundamental comparison of some major schools of thought. In: JOYSEY KA & FRIDAY AE (eds) *Problems of phylogenetic reconstruction*. London, New York, pp 363-440.
- CIFELLI R & GLAÇON G (1978) Recapitulation ontogénique des caractères ancestraux chez *Globorotalia* (Formanifère). *C. R. Acad. Sc. Paris, Ser. D* 286, 1665-1667.
- CLACK JA (1998) A new early Carboniferous tetrapod with a mélange of crown-group characters. *Nature* 394, 66-69.
- CRARY DD & FOX RR (1975) Hereditary vestigial pulmonary arterial trunk and related defects in rabbits. *J. Hered.* 60, 50-55.
- CRONQUIST A (1987) A botanical critique of cladism. *Bot. Rev.* 53, 1-52.
- CUBAS P, VINCENT C & COEN E (1999) An epigenetic

- mutation responsible for natural variation in floral symmetry. *Nature* 401, 157-160.
- CULVER DC (1982) *Cave Life*. Harvard Univ. Press, Cambridge, London.
- CZIHAK G, LANGER H & ZIEGLER H (Hg, 1976) *BIOLOGIE*. Ein Lehrbuch für Studenten der Biologie. Berlin, Heidelberg, New York.
- DARWIN C (1859) *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Nachdruck der 1. Auflage. Penguin Books, Harmondsworth, Middlesex, England, 1968; mit einer Einführung von J. W. BURROW. Dt.: DARWIN C (1967 [1859]) *Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl*. Stuttgart.
- DARWIN C (1977 [1884]) *The various contrivances by which orchids are fertilized by insects*. Chicago.
- DAUMANN E (1975) Ein rudimentäres Blütennektarium und unterschiedliche Pollenkittreste bei der Rüster (*Ulmus*). *Preslia*, Praha 47, 14-21.
- DAVIDHEISER B (1969) *Evolution and christian faith*. The Presbyterian and Reformed Publishing Company.
- DE BEER GR (1930) *Embryology and evolution*. Oxford.
- DE BEER GR (1958) *Embryos and ancestors*. Oxford.
- DE BEER GR (1971) Homology, an unsolved problem. *Oxford Biology Readers* 11 (eds HEAD JJ & LOWENSTEIN OE).
- DE MUIZON C (2001) Walking with whales. *Nature* 413, 259-260.
- DE PINNA M (1996) Comparative biology and systematics: some controversies in retrospective. *J. Comp. Biol.* 1, 3-16.
- DEIMER P (1977) Der rudimentäre hintere Extremitätengürtel des Pottwals (*Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758), seine Variabilität und Wachstumsallometrie. *Z. Säugetierkd.* 42, 88-101.
- DESAI RN (1964) Atavism in the arterial system of *Rana tigrina* DAUD. *Die Naturwissenschaften* 51, 321-322.
- DEWAR D (1957) *The transformist illusion*. Murfreesboro, Tennessee.
- DIAMOND MK (1987) An unusual case of a persistent human stapedial artery. *Am. J. Phys. Anthropol.* 72, 194-195 (Abstract).
- DICKINSON WJ (1995) Molecules and morphology: where's the homology? *Trends Genet.* 11, 119-121.
- DICKINSON WJ & SEGER J (1996) Eye evolution. *Science* 272, 467-468.
- DIEHL M (1980) *Abstammungslehre*. Heidelberg.
- DOHLE W (1988) Review of Løvtrup, Darwinism. *J. evol. Biol.* 1, 283-285.
- DOHLE W (1989) Zur Frage der Homologie ontogenetischer Muster. *Zool. Beitr.* 32, 355-389.
- DONOGHUE MJ & CANTINO PD (1988) Paraphyly, ancestors, and the goal of taxonomy: a botanical defense of cladism. *Bot. Rev.* 54, 107-128.
- DONOGHUE MJ, DOYLE JA, GAUTHIER J, KLUGE AG & ROWE T (1989) The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20, 431-460.
- DOOLITTLE WF (1999) Phylogenetic classification and the universal tree. *Science* 284, 2124-2128.
- DOOLITTLE WF (2000) Stammbaum des Lebens. *Spektr. Wiss.* 4/2000, 52-57.
- DOSTÁL R (1960) Einige Rekapitulationsversuche mit Pflanzen. *Biol. Zentralbl.* 3, 343-346.
- DRAL ADG & BEUMER L (1974) The anatomy of the eye of the Ganges River Dolphin *Platanista gangetica* (Roxburgh, 1801). *Z. Säugetierkd.* 39, 143-167.
- DREWS U (1993) *Taschenatlas der Embryologie*. Stuttgart.
- DROST J (1974) *The life of birds*. Vol. 1. London.
- DÜLL R & KUTZELNIGG H (1994) *Botanisch-ökologisches Exkursionstaschenbuch*. Heidelberg, 5. Aufl.
- DULLEMEIJER P (1980) Functional morphology and evolutionary biology. *Acta Biotheor.* 29, 151-250.
- DULLEMEIJER P (1989) Funktionelle Morphologie und Phylogenie. In: EDLINGER K (Hg) *Form und Funktion. Ihre stammesgeschichtlichen Grundlagen*. Wien, S. 127-143.
- DUNLAP SS, AZIZ MA & ROSENBAUM KN (1986) Comparative anatomical analysis of human trisomies 13, 18, and 21. I. The forelimb. *Teratology* 33, 159-186.
- ECK R (1968) Ein Weibchen von *Myrmecomorphus rufescens* Westw. mit Ocellenrudimenten (Hymenoptera, Embolemidae). *Reichenbachia* 10, 211-212.
- ECKARDT T (1964) Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. *Phytomorphology* 14, 79-92.
- ECKES LK (1987) Körperbehaarung: ein atavistisches Relikt? *Hautarzt* 38, 125-130.
- EERNISSE DJ, ALBERT J & ANDERSON FE (1992) Annelida and Arthropoda are not sister taxa: A phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *Syst. Biol.* 41, 305-330.
- 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.
- EIBL-EIBESFELDT I, EISENTRAUT M, FREYE HA, GRZIMEK B, HEDIGER H, HEINEMANN D, HEMMER H, KORTLANDT A, KRIEG H, MOHR E, PIECHOCKI R, RAHM U, SLIJPER EJ & THENIUS E (1968) *Grzimeks Tierleben*. Band 7. Zürich.
- ELERT W (1921) *Der Kampf um das Christentum*. München.
- EMERSON AE (1961) Vestigial characters of termites and processes of regressive evolution. *Evolution* 15, 115-131.
- ENDO H, YAMAGIWA D, HAYASHI Y, KOIE H, YAMAYA Y & KIMURA J (1999) Role of the giant panda's 'pseudo-thumb'. *Nature* 397, 309-310.
- ERBEN HK (1979) Regressive Evolution aus paläobiologischer Sicht. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 72, 114-122.
- ERCKENS W & WEBER F (1976) Rudiments of an ability for time measurement in the cavernicolous fish

- Anoptichthys jordani* HUBBS and INNES (Pisces Characidae). *Experientia* 32, 1297-1299.
- EYDE RH (1971) Evolutionary morphology: distinguishing ancestral structure from derived structure in flowering plants. *Taxon* 20, 63-73.
- FAHRENBACH WH (1970) The morphology of the *Limulus* visual system. III. The lateral rudimentary eye. *Z. Zellforsch.* 105, 303-316.
- FALLA RA (1993) Unterordnung Kiwivögel. In: Grzimeks Tierleben Vögel 1 (Bd. 7). München.
- FEDUCCIA A (1980) The age of birds. Harvard Univ. Press. Cambridge/Mass., London.
- FEDUCCIA A (1996) The Origin and Evolution of Birds. Yale.
- FEHRER J & ZIMBELMANN F (1998) Neues über alte Vögel. *Stud. Int. J.* 5, 31-33.
- FELSENSTEIN J (1988) The detection of phylogeny. In: HAWKSWORTH DL (ed) Prospects in systematics. Oxford, pp 112-127.
- FIORONI P (1980) Ontogenie – Phylogenie. Eine Stellungnahme zu einigen neuen entwicklungsgeschichtlichen Theorien. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 18, 90-103.
- FIORONI P (1987) Allgemeine und vergleichende Embryologie der Tiere. Ein Lehrbuch. Heidelberg.
- FISHELSON L (1966) Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Gattung *Tilapia* (Cichlidae, Teleostei). *Zool. Jb. Anat.* 83, 571-656.
- FISHER DC (1991) Phylogenetic analysis and its application in evolutionary paleobiology. In: GILINSKY NL & SIGNOR PW (eds) Analytical paleobiology. Short courses in paleontology. No. 4. Paleontological Society, pp 103-122.
- FITE KV, WHITNEY T, MONTGOMERY N & SMYTH JR Jr. (1983) Behavioral and central visual correlates of inherited retinal degeneration in the domestic chicken (*Gallus domesticus*). *Exp. Neurol.* 79, 729-745.
- FOLEY R (1993) Striking parallels in early hominid evolution. *Trends Ecol. Evol.* 8, 196-197.
- FONG DW, KANE TC, CULVER DC (1995) Vestigialization and loss of nonfunctional characters. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 26, 249-268.
- FORBES W (1970) Vestigial characters and evolution. *Animals* 13, 252-255.
- FOREY PL & KITCHING IJ (2000) Experiments in coding multistate characters. In: SCOTLAND R & PENNINGTON RT (eds) Homology and systematics. Coding characters for phylogenetic analysis. London, New York, pp 54-80.
- FRANZEN JL (1975) Biogenetisches Grundgesetz, Proteogenese und die Phylogenese des Menschen. *Aufs. Reden Senck. naturforsch. Ges.* 27, 33-39.
- FREY E, SUESS H-D & MUNK W (1997) Gliding mechanism in the late Permian reptile *Coelurosauravus*. *Science* 275, 1450-1452.
- FRIEDRICH H (1932) Kritische Studien zur Geschichte und zum Wesen des Begriffs der Homologie. *Erg. Anat. Entw.gesch.* 29, 25-86.
- FRYER G & ILES TD (1972) The cichlid fishes of the great lakes of Africa. Their biology and evolution. Edinburgh.
- FUTUYMA D (1998) Evolutionsbiologie. Basel.
- GALIS F (1996) The evolution of insects and vertebrates: homeobox genes and homology. *Trends Ecol. Evol.* 11, 402-403.
- GALIS F, VAN ALPHEN JJM & METZ JAJ (2001) Why five fingers? Evolutionary constraints on digit numbers. *Trends Ecol. Evol.* 16, 637-646.
- GANS C (1975) Tetrapod limblessness: evolution and functional corollaries. *Am. Zool.* 15, 455-467.
- GARDINER SL & RIEGER RM (1980) Rudimentary cilia in muscle cells of annelids and echinoderms. *Cell Tissue Res.* 213, 247-252.
- GARSTANG W (1922) The theory of recapitulation: a critical re-statement of the biogenetic law. *Linn. Journ. - Zool.* 35, 81-101.
- GILBERT SF, OPITZ JM & RAFF RA (1996) Re synthesizing evolutionary and developmental biology. *Dev. Biol.* 173, 357-372.
- GILBERT SF & BOLKER JA (2000) Homologies of process and modular elements of embryonic construction. In: WAGNER GP (ed) The character concept in evolutionary biology. Academic Press, pp 435-454.
- GINGERICH PD, RAZA SM, ARIF M, ANWAR N & ZHOU X (1994) New whale from the eocene of Pakistan and the origin of cetacean swimming. *Nature* 368, 844-847.
- GINGERICH PD, SMITH BH & SIMONS EL (1990) Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*. Evidence of feet in whales. *Science* 249, 154.
- GINGERICH PD, UL HAQ M, ZALMOUT IS, KHAN IH & MALKANI MS (2001) Origin of whales from early artiodactyls: hand and feet of eocene Protocetidae from Pakistan. *Science* 293, 2239-2242.
- GOODWIN BC (1984) Changing from an evolutionary to a generative paradigm in biology. In: POLLARD JW (ed) Evolutionary Theory. Paths into the Future. Chichester, New York, pp 99-120.
- GOODWIN BC (1985) What are the causes of morphogenesis? *BioEssays* 3, 32-36.
- GORDON MS (1999) The concept of monophyly: a speculative essay. *Biol. Philos.* 14, 331-348.
- GORTHNER A (1984) Die Bedeutung der Steinheimer Schnecken für die Evolutionstheorie. *Mitt. dtsh. malak. Ges.* 37, 56-64.
- GOULD SJ (1977) Ontogeny and phylogeny: Cambridge, London.
- GOULD SJ (1980) Hen's teeth and horse's toes. *Nat. Hist.* 89, 24-28.
- GOULD SJ (1984) Relationship of individual and group change. *Hum Dev.* 27, 233-239.
- GOULD SJ (1986) Evolution and the triumph of homology, or why history matters. *Am. Sci.* 74, 60-69.
- GOULD SJ (1989) Der Daumen des Panda. Frankfurt.
- GRANT PR (1965) Plumage and the evolution of birds on islands. *Syst. Zool.* 14, 47-52.

- GRASSHOFF M (1994) Konzepte der Morphologie und die Rekonstruktion der Stammesgeschichte. In: GUTMANN WF, MOLLENHAUER D & PETERS DS (Hg) *Morphologie und Evolution*. Frankfurt, S. 201-220.
- GRAUMANN P & MARAHIEL MA (1996) A case of convergent evolution of nucleic acid binding modules. *BioEssays* 18, 309-315.
- GRAY AP (1953/1966) *Mammalian hybrids. A checklist with bibliography*. Commonwealth agricultural bureaux Farnham Royal, Bucks, England.
- GRÜNEBERG H & WICKRAMARATNE GA DE S (1974) A re-examination of two skeletal mutants of the mouse, vestigial-tail (vt) and congenital hydrocephalus (ch). *J. Embryol. exp. Morphol.* 31, 207-222.
- 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.
- GUTMANN WF & BONIK K (1981) Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen. Gerstenberg, Hildesheim.
- GUTMANN WF & PETERS DS (1973) Konstruktion und Selektion: Argumente gegen einen morphologisch verkürzten Selektionismus. *Acta Biotheoretica* 22, 151-180.
- HAECKEL E (1866) *Generelle Morphologie. I: Allgemeine Anatomie der Organismen. II: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*. Berlin.
- HALL BK (1984) Developmental mechanisms underlying the formation of atavisms. *Biol. Rev.* 59, 89-124.
- HALL BK (1992) *Evolutionary developmental biology*. London.
- HALL BK (1995) Homology and embryonic development. In: HECHT MK et al. (eds) *Evolutionary Biology* vol. 28, pp 1-37.
- HALL BK (1997) Phylotypic stage or phantom: is there a highly conserved embryonic stage in vertebrates? *Trends Ecol. Evol.* 12, 461-463.
- HALL BK (1999) Summary. In: *Homology*. Novartis Foundation Symposium 222. Chichester, pp 243-245.
- HALLAM A (1988) The contribution of palaeontology to systematics and evolution. In: HAWKSWORTH DL (ed) *Prospects in systematics*. Oxford, pp 128-147.
- HAMPÉ A (1960) La compétition entre les éléments osseux du zeugopode de poulet. *J. Embryol. exp. Morphol.* 8, 241-245.
- HASZPRUNAR G (1992) The types of homology and their significance for evolutionary biology and phylogenetics. *J. evol. Biol.* 5, 13-24.
- HASZPRUNAR G (1994) Ursprung und Stabilität tierischer Baupläne. In: WIESER W (Hg) *Die Evolution der Evolutionstheorie. Von Darwin zur DNA*. Darmstadt, S. 129-154.
- HAWKSWORTH DL & BISBY FA (1988) Systematics: the keystone of biology. In: HAWKSWORTH DL (ed) *Prospects in systematics*. Oxford, pp 3-30.
- HEDBERG O (1995) Cladistics in taxonomic botany - master or servant? *Taxon* 44, 3-9.
- HEDBERG O (1996) Reply to Neil Snow's "The phylogenetic paradigm of comparative biology". *Taxon* 45, 91-92.
- HEGI G (1957) *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Band III, 1. Teil. Hanser, München.
- HENNIG Willi (1950) *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin.
- HENNIG Willi (1974) Kritische Bemerkungen zur Frage „Cladistic analysis or cladistic classification?“ Entgegnung an Ernst Mayr. *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.* 12, 279-294.
- HENNIG Wolfgang (1982) *Phylogenetische Systematik*. Berlin und Hamburg.
- HENTSCHEL E & WAGNER G (1986) *Zoologisches Wörterbuch*. Stuttgart, Jena.
- HERRE W (1961) Zur Problematik der Parallelbildungen bei Tieren. *Zool. Anz.* 166, 309-333.
- HERTWIG O (1906) *Handbuch der vergleichenden experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Jena.
- HEYWOOD VH (1988) The structure of systematics. In: HAWKSWORTH DL (ed) *Prospects in systematics*. Oxford, pp 44-56.
- HICKMAN GC (1990) The Chrysochloridae: Studies toward a broader perspective of adaptation in subterranean mammals. In: NEVO E & REIG OA (eds) *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. New York, pp 23-48.
- HICKS GS, BELL J & SAND SA (1976) A developmental study of the stamens in a male-sterile tobacco-hybrid. *Can. J. Bot.* 55, 2234-2244.
- HILBIG R, RÖSNER H & RAHMANN H (1981) Phylogenetic recapitulation of brain ganglioside composition during ontogenetic development. *Comp. Biochem. Physiol.* 68B, 301-305.
- HILLIS DM (1987) Molecular versus morphological approaches to systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18, 23-42.
- HILLIS DM (1994) Homology in molecular biology. In: HALL BK (ed) *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. San Diego, pp 339-368.
- HINCHLIFFE JR (1989) An evolutionary perspective of the limb skeleton in birds and other tetrapods. *Geobios, mém. spéc. no. 12*, 217-225.
- HINCHLIFFE JR (1990) Towards a homology of process: Evolutionary implications of experimental studies on the generation of skeletal pattern in avian limb development. In: MAYNARD SMITH J & VIDA G (eds) *Organizational constraints on the dynamics of evolution*. Manchester, UK, pp 119-131.
- HINCHLIFFE JR & GRIFFITHS PJ (1983) The prechondroge-

- nic patterns in tetrapod limb development and their phylogenetic significance. In: GOODWIN BC, HOLDER N & WYLIE CG (eds) *Development and evolution*. Cambridge, pp 99-121.
- HINRICHSSEN KV (1990) *Humanembryologie. Lehrbuch und Atlas der vorgeburtlichen Entwicklung des Menschen*. Berlin.
- HOLMES SJ (1944) Recapitulation and its supposed causes. *Quart. Rev. Biol.* 19, 319-331.
- HORVÁTH L (1964) The evolutionary significance of the atavistic aberrations in the plumage of the tree creepers of Hungary. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 10, 131-138.
- HOWE G (1983) Do „vestigial organs“ demand evolution? *Origins Research* 6, 1-3, 9.
- HOWE G (1985) Are the vanishing teeth of fetal baleen whales useless? *Origins Research* 8, 1, 8.
- HUBBS CL & INNES WT (1936) The first known blind fish of the family Characidae: a new genus from Mexico. *Occ. Pap. Mus. Zool. Michigan* 342, 1-7.
- HÜBNER K (2001) *Glaube und Denken. Dimensionen der Wirklichkeit*. Tübingen.
- INGLIS WG (1966) The observational basis of homology. *Syst. Zool.* 15, 219-228.
- JANSEN HG & SANYAL S (1984) Development and degeneration of retina in *rds* mutant mice: Electron microscopy. *J. Comp. Neurol.* 224, 71-84.
- JANZER W (1950) Versuche zur Entstehung von Höhlentiermerkmalen. *Die Naturwissenschaften* 37, 286.
- JARDINE N (1967) The concept of homology in biology. *Brit. J. Phil. Sci.* 18, 125-139.
- JESCHIKOV J (1930) Zur Geschichte und den gegenwärtigen Stand der Rekapitulationstheorie. *Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere* 52, 219-252.
- JONES A & EL-AZAZY OME (1986) *Coelomotrema aegyptiaca* sp. nov., an unusual prosthogonimid trematode from *Rattus norvegicus* (Berkenhout) in Egypt. *J. Nat. Hist.* 20, 707-712.
- JUNKER R (1993a) Prozesse der Artbildung. In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens. Studium Integrale*. Berlin, S. 31-45.
- JUNKER R (1993b) Der Grundtyp der Weizenartigen (Poaceae, Tribus Triticeae). In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens. Studium Integrale*. Berlin, S. 95-112.
- JUNKER R (1993c) Die Gattungen *Geum* (Nelkenwurz), *Coluria* und *Waldsteinia* (Rosaceae, Tribus Geeae). In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens. Studium Integrale*. Berlin, S. 95-111.
- JUNKER R (1994) *Leben durch Sterben? Schöpfung, Heilsgeschichte und Evolution*. Neuhausen-Stuttgart.
- JUNKER R (1996) *Evolution früher Landpflanzen. Eine kritische Diskussion fossiler Funde. Studium Integrale*. Neuhausen-Stuttgart.
- JUNKER R (2000) *Samenfarne – Bärlappbäume – Schachtelhalme. Pflanzenfossilien des Karbons in evolutionstheoretischer Perspektive. Studium Integrale*. Holzgerlingen.
- JUNKER R (2001) *Sündenfall und Biologie. Holzgerlingen* (4. Aufl.).
- JUNKER R & SCHERER S (2001) *Evolution – ein kritisches Lehrbuch*. Weyel, Gießen. 5. Aufl.
- JUNKER R & WISKIN R (1996) *Die ersten Gipfelstürmer*. Neuhausen-Stuttgart.
- KÄMPFE L (1985) *Evolution und Stammesgeschichte der Organismen*. Jena.
- KAWAGUTI S & MABUCHI K (1970) Electron microscopy on the rudimentary eye of the horseshoe crab. *Biol. J. Okayama Univ.* 16, 11-17.
- KITCHING IJ, FOREY PL, HUMPHRIES CJ & WILLIAMS DM (1998) *Cladistics, Second edition. The theory and practice of parsimony analysis*. Oxford.
- KLIMA M (1968) Das Vorkommen einer rudimentären Crista sterni in der Embryogenese der Säugetiere. *Anat. Anz.* 123, 190-212.
- KLIMA M (1990) Rudiments of the clavicle in the embryos of whales (Cetacea) *Z. Säugetierkd.* 55, 202-212.
- KLIMA M (1992) *Schwimmbewegungen und Auftauchmodus bei Walen und bei Ichthyosauriern. I: Anatomische Grundlagen der Schwimmbewegungen. Natur und Museum* 122, 1-17.
- KLUGE AG (1985) *Ontogeny and phylogenetic systematics. Cladistics* 1, 13-27.
- KLUGE AG & STRAUSS RE (1985) *Ontogeny and Systematics. Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16, 247-268.
- KNOLL AH, NIKLAS KJ, GENSEL PG & TIFFNEY BH (1984) *Character diversification and patterns of evolution in early vascular plants. Paleobiology* 10, 34-47.
- KOCH W (1935) Rudimentäre Metapodien beim Okapi. *Z. Säugetierkd.* 10, 148-150.
- KOLLAR EJ & FISHER C (1980) *Tooth induction in chick epithelium: expression of quiescent genes for enamel synthesis. Science* 207, 993-995.
- KOSSWIG C (1960) *Darwin und die degenerative Evolution. Abhandl. Verh. nat. Ver. Hamburg N. F.* 4, 21-42.
- KOSSWIG C (1963) *Genetische Analyse konstruktiver und degenerativer Evolutionsprozesse. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 1, 205-239.
- KOSSWIG C & PETERS N (1967) *Die Evolution der Höhlentiere. Bild der Wissenschaft* 1967/4, 828-835.
- KREBS B (1969) *Nachweis eines rudimentären Coronoids im Unterkiefer der Pantotheria (Mammalia). Paläont. Z.* 43, 57-63.
- KRUMBIEGEL I (1960) *Die Rudimentation. Eine monographische Studie*. Stuttgart.
- KRUMBIEGEL I (1961) *Rückbildungserscheinungen im Tierreich*. Wittenberg Lutherstadt.
- KRUMBIEGEL I (1985) *Biologische Problematik der Rudimente. Biol. Zentralbl.* 104, 523-527.
- KRUMBIEGEL I (1987) *Auswirkungen des Rudimentations-Geschehens. Biol. Zbl.* 106, 283-288.
- KUHN O & KÄHLING J (1954) *Augenrückbildung und Lichtsinn bei Anoptichthys jordani HUBBS und INNES. Experientia* 10, 385-388.

- KUHN O (1947) Die Deszendenz-Theorie. Grundlegung der Ganzheitsbiologie. Bamberger Verlagshaus Meisenbach & Co.
- KUHN W (1989) Darwin im Computerzeitalter. Berneck (Schweiz).
- KUHN-SCHNYDER E & RIEBER H (1984) Paläozoologie. Stuttgart, New York.
- KULL U (1994) Turgeszenz, Hydraulik, Information und das Maschinenkonzept in der Biologie. In: MAIER W & ZOGLAUER T (Hg) Technomorphe Organismuskonzepte. Bad-Cannstatt, S. 199-211.
- KURTÉN B (1963) Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition. Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol. 26, 1-12.
- KUWAMURA T (1997) The evolution of parental care and mating systems among Tanganyikan cichlids. In: KAWANABE H, HORI M & NAGOSHI M (eds) Fish communities in Lake Tanganyika. Kyoto, pp 57-86.
- LAMBERT D (1988) Alles über die Dinosaurier. Würzburg.
- LANDE R (1978) Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods. Evolution 32, 73-92.
- LANKESTER R (1870) On the use of the term homolog in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreement. Ann. and Mag. Nat. Hist. 6, 34-43.
- LAUDER GV (1994) Homology, form, and function. In: HALL BK (ed) Homology: The hierarchical basis of comparative biology. San Diego, pp 150-196.
- LEDLEY FD (1982) Evolution and the human tail. A case report. The New England Journal of Medicine 20, 1212-1215.
- LEE MSY (1999) Circularity, evolution, systematics ... and circularity. J. Evol. Biol. 12, 724-734.
- LEISTIKOW KU (1994) Anthropologische Vorurteile der Pflanzenmorphologie und ihre Berichtigung. In: GUTMANN WF, MOLLENHAUER D & PETERS DS (Hg) Morphologie und Evolution. Frankfurt, S. 81-100.
- LEWIS H & ROBERTS MR (1956) The origin of *Clarkia lingulata*. Evolution 12, 319-336.
- LEWIS TH (1983) The anatomy and histology of the rudimentary eye of *Neurotrichus*. Northwest Sci. 57, 8-15.
- LINDER HP (1998) Morphology and the evolution of wind pollination. In: OWENS SJ & RUDALL PJ (eds) Reproductive biology. Royal Botanic Gardens, Kew, pp 123-135.
- LÖNNIG WE (1987) Artbegriff, Evolution und Schöpfung. Köln.
- LÖNNIG WE (1994) Goethe, sex, and flower genes. The Plant Cell 6, 574-576.
- LØVTRUP S (1978a) Review: Ontogeny and phylogeny. Syst. Zool. 27, 125-130.
- LØVTRUP S (1978b) On von Baerian and Haeckelian Recapitulation. Syst. Zool. 27, 348-352.
- LORENZEN S (1994) Phylogenetische Systematik gestern, heute und morgen. Biol. in uns. Zeit 24, 200-206.
- LUBOSCH W (1931) Geschichte der vergleichenden Anatomie. In: BOLK L (Hg) Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1. Berlin, Wien.
- MABEE PM (1989) An empirical rejection of the ontogenetic polarity criterion. Cladistics 5, 409-416.
- MACFADDEN BJ (1992) Fossil horses. Cambridge.
- MADERSON PFA (1982) The role of development in macroevolutionary change. Group report. In: BONNER JT (ed) Evolution and development. Dahlem Konferenzen 1982. Berlin, Heidelberg, New York, pp 279-312.
- MAHNER M & BUNGE M (2000) Philosophische Grundlagen der Biologie. Berlin, Heidelberg, New York.
- MALLET J (1995) A species definition for the Modern Synthesis. Trends Ecol. Evol. 10, 294-299.
- MANIGLIA AJ (1981) Phylogeny and its clinical significance. Otolaryngol. Clinics of North America 14, 39-46.
- MARSH FL (1976) Variation and fixity in nature. Pacific Press, Mountain View.
- MARSHALL CR, RAFF EC & RAFF RA (1994) Dollo's law and the death and resurrection of genes. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91, 12283-12287.
- MAYR E (1974) Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evol.-forsch. 12, 94-128.
- MAYR E (1975) Grundlagen der zoologischen Systematik. Hamburg.
- MAYR E (1984) Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Heidelberg.
- MAYR E (1988) Recent historical developments. In: HAWKSWORTH DL (ed) Prospects in systematics. Oxford, pp 31-43.
- MAYR E (1990) Die drei Schulen der Systematik. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 83, 263-276.
- MCDOWELL SB (1974) Additional notes on the rare and primitive sea-snake, *Ephalophis greyi*. J. Herpetol. 8, 123-128.
- MCHEDLIDZE GA (1984) General features of the paleobiological evolution of cetacea. Rotterdam.
- MCKINNEY ML & MCNAMARA KJ (1991) Heterochrony. The evolution of ontogeny. New York, London.
- MEYEN SV (1987) Fundamentals of Paleobotany. London, New York.
- MEYER A (1994) Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny. Nature 368, 539-542.
- MEYER A (1997) The evolution of sexually selected traits in male swordtail fishes (*Xiphophorus*: Poeciliidae). Heredity 79, 329-337.
- MEYER A (1999) Homology and homoplasy: the retention of genetic programmes. In: Homology. Novartis Foundation Symposium 222. Chichester, pp 141-157.
- MEYER H & DAUMER K (1981) Evolution. Bayerischer Schulbuch-Verlag München.
- MILINKOVITCH MC (1995) Molecular phylogeny of cetaceans prompts revision of morphological transformations. Trends Ecol. Evol. 10, 328-334.
- MILNER A (1996) Early amphibian globetrotters? Na-

- ture 381, 741-742.
- MINDELL DP & MEYER A (2001) Homology evolving. *Trends Ecol. Evol.* 16, 434-440.
- MINELLI A (1993) *Biological Systematics. The State of the Art.* London.
- MINELLI A (1998) Molecules, developmental modules, and phenotypes: a combinatorial approach to homology. *Mol. Phyl. Evol.* 9, 340-347.
- MINELLI A & PERUFFO B (1991) Developmental pathways, homology and homonymy in metamerous animals. *J. evol. Biol.* 3, 429-445.
- MIRAM W & SCHARF KH (1988) *Biologie heute* SII. Hannover.
- MISHLER BD (2000) Deep phylogenetic relationships among „plants“ and their implications for classification. *Taxon* 49, 661-683.
- MISHLER BD und 8 weitere Autoren (1994) Phylogenetic relationships of the „Green Algae“ and „Bryophytes“. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 81, 451-483.
- MOHR H (1982) Sinnfragen im Prozeß der Naturforschung. *Freiburger Universitätsblätter.*
- MOLLENHAUER D (1975) Anmerkungen zum „Biogenetischen Grundgesetz“ aus der Sicht der Algenforschung. *Aufs. Reden Senck. naturforsch. Ges.* 27, 25-32.
- MÖRIKE KD, BETZ E & MERGENTHALER W (1981) *Biologie des Menschen.* Heidelberg.
- MOORE J & WILLMER P (1997) Convergent evolution in invertebrates. *Biol. Rev.* 72, 1-60.
- MORRIS P & COBABE E (1991) Cuvier meets Watson and Crick: the utility of molecules as classical homologues. *Biol. J. Linn. Soc.* 44, 307-324.
- MOSS-SALENTIJN L (1978) Vestigial teeth in the rabbit, rat and mouse; their relationship to the problem of lacteal dentitions. In: BUTLER PM & JOYSEY KA (eds) *Development, function and evolution of teeth.* London, New York, San Francisco, pp 14-29.
- MULLANEY J, COFFEY VP & FENTON M (1971) Atavistic ocular ossicle. *Brit. J. Ophthal.* 55, 243-247.
- MÜLLER AH (1970) *Lehrbuch der Paläozoologie.* Band III Vertebraten, Teil 3 Mammalia. Jena.
- MÜLLER GB (1989) Ancestral patterns in bird limb development: a new look at Huxley's experiment. *J. evol. Biol.* 2, 31-47.
- MÜLLER GB (1991) Experimental strategies in evolutionary embryology. *Am. Zool.* 31, 605-615.
- MÜLLER GB (1996) Homology, *Hox* genes, and developmental integration. *Am. Zool.* 36, 4-13.
- MÜLLER GB & NEWMAN SA (1999) Generation, integration, autonomy: three steps in the evolution of homology. In: *Homology. Novartis Foundation Symposium 222.* Chichester, pp 65-79.
- MUNK O (1965) Ocular degeneration in deep-sea fishes. *Galathea-Rep.* 8, 21-31.
- MURRIS HR (1991) Vestigial organs. A creationist re-investigation. *Origins* 5, 10-17.
- NAEF A (1926) Zur Diskussion des Homologiebegriffes und seiner Anwendung in der Morphologie. *Biol. Zentralbl.* 46, 405-427.
- NAEF A (1931) *Allgemeine Morphologie (Die Gestalt als Begriff und Idee).* In: BOLK L (Hg) *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* Berlin, Wien.
- NATHO G, MÜLLER C & SCHMIDT H (1990) *Wörterbücher der Biologie. Morphologie und Systematik der Pflanzen.* Stuttgart.
- NAYLOR BG (1982) Vestigial organs are evidence of evolution. *Evol. Theory* 6, 91-96.
- NELSON G (1978) Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Syst. Zool.* 27, 324-345.
- NELSON G & PLATNICK N (1981) *Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance.* New York.
- NELSON PA (1996) The role of theology in current evolutionary reasoning. *Biol. Philos.* 11, 493-517.
- NEMOTO T (1963) New records of sperm whales with protruded rudimentary hind limbs. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 17, 79-81.
- NENTWIG W (1986) Stabilimente in Radnetzen von *Argiope*-Arten (Araneae: Araneidae) ein funktionsloses Relikt? *Verh. Dt. Zool. Ges.* 79, 182.
- NERO RW & SCRIVEN R (1986) A vestigial wing claw on a house sparrow, *Passer domesticus*. *Can. Field-Nat.* 100, 255.
- NEUHAUS K (1997) Ist das Tintenfischauge „besser“ als das Wirbeltierauge? *Stud. Int. J.* 4, 79-81.
- NEUHAUS K (2000) Wächst der Stammbaum der Evolution jetzt im Vorgarten der Schöpfungslehre? *Stud. Int. J.* 7, 88-89.
- NEUHAUS K & ULLRICH H (2000) Das Wirbeltierauge – Ein Konstruktionsfehler ohne funktionellen Sinn? *Stud. Int. J.* 7, 3-11.
- NEVO E (1979) Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10, 269-308.
- NEVO E (1999) Mosaic evolution of subterranean mammals. *Regression, progression, and global convergence.* Oxford.
- NIJHOUT HF (1990) Metaphors and the role of genes in development. *BioEssays* 12, 441-446.
- NIKLAS KJ (1997) *The evolutionary biology of plants.* Chicago, London.
- NUSSI (1982) Die Bedeutung der Proterosporien: Schlussfolgerungen aus Untersuchungen an *Ganoderma* (Basidiomycetes). *Pl. Syst. Evol.* 141, 53-79.
- OELSCHLÄGER HA & BUHL EH (1985) Development and rudimentation of the peripheral olfactory system in the harbor porpoise *Phocoena phocoena* (Mammalia: Cetacea). *J. Morphol.* 184, 351-360.
- OERTEL R (1924) Studien über Rudimentation, ausgeführt an den Flügelrudimenten der Gattung *Carabus*. *Z. Morphol. Ökol.* 1, 38-120.
- OGAWA T & KAMIYA T (1957) A case of the cachalot with protruded rudimentary hind limbs. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 12, 197-208.
- OGAWA T (1953) On the presence and disappearance of the hind limb in the cetacean embryos. *Sci. Rep.*

- Whales Res. Inst. 8, 127-132.
- OHSUMI S (1965) A dolphin (*Stenella caeruleoalba*) with protruded rudimentary hind limbs. Sci. Rep. Whales Res. Inst. 19, 135-136.
- OSBORN HF (1902) Homoplasy as a law of latent or potential homology. Am. Nat. 36, 259-271.
- OSCHE G (1966) Grundzüge der allgemeinen Phylogenetik. In: Handbuch der Biologie. Bd. III, 2. Frankfurt/M.
- OSCHE G (1972) Evolution. Grundlagen – Erkenntnisse – Entwicklungen der Abstammungslehre. Freiburg.
- OSCHE G (1973) Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. Aufs. Reden Senck. naturforsch. Ges. 24, 155-165.
- OSCHE G (1982) Rekapitulationsentwicklung und ihre Bedeutung für die Phylogenetik – Wann gilt die 'Biogenetische Grundregel'? Verh. naturwiss. Ver. Hamburg 25, 5-31.
- OSTER GF, SHUBIN N, MURRAY JD & ALBERCH P (1988) Evolution and morphogenetic rules: The shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny. Evolution 42, 862-884.
- OTTO H-D (1984) Der Irrtum der Reichert-Gauppschen Theorie. Anat. Anz. 155, 223-238.
- OVERHAGE P (1959) Keimesgeschichte und Stammesgeschichte. Um die Geltung des „biogenetischen Grundgesetzes“. In: HAAS A (Hg) Das stammesgeschichtliche Werden der Organismen und des Menschen. Basel, Freiburg, Wien, S. 166-197.
- OWEN R (1843) Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals, delivered at the Royal College of Surgeons, in 1843. London.
- PANCHEN AL (1992) Classification, evolution, and the nature of biology. Cambridge.
- PANCHEN AL (1994) Richard Owen and the concept of homology. In: HALL BK (ed) Homology: The hierarchical basis of comparative biology. San Diego, pp 21-62.
- PANCHEN AL (1999) Homology – history of a concept. In: Homology. Novartis Foundation Symposium 222. Chichester, pp 5-23.
- PARZEFALL J (1979) Verhaltensänderungen im Rahmen der Höhlentierevolution. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 72, 266.
- PARZEFALL J (1984) Regressive Evolution und Verhalten von Höhlenbewohnern. In: SCHEMMEL C, PARZEFALL J, PETERS N, PETERS G, WILKENS H, VILLWOCK W, ZANDER D & DZWILLO M: Regressive Evolution und Phylogenese. Beih. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 3, 26-35.
- PATTERSON C (1982) Morphological characters and homology. In: JOYSEY KA & FRIDAY AE (eds) Problems in phylogenetic reconstruction. London, pp 21-74.
- PATTERSON C (1987, ed) Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise? Cambridge.
- PATTERSON C (1988) The impact of evolutionary theories on systematics. In: HAWKSWORTH DL (ed) Prospects in systematics. Oxford, pp 59-91.
- PATTERSON C, WILLIAMS DM & HUMPHRIES CJ (1993) Congruence between molecular and morphological phylogenies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 24, 153-188.
- PAULUS HF (1971) Ein durch Metathetelie hervorgerufener Atavismus bei der Larve von *Mesosa curculionides* L. (Col., Cerambycidae, Lamiinae). Zool. Anz. 186, 217-221.
- PECK SB (1986) Evolution of adult morphology and life history characters in cavernicolous *Ptomaphagus* beetles. Evolution 40, 1021-1030.
- PEIXUN C, ZUOHUA S & PILLERI G (1980) Regression of the optic system in the Changjiang (Yangtze) finless porpoise (*Neophocoena asiaeorientalis*) as a result of lack of light. In: PILLERI G (ed) Investigations on cetacea. Vol. XI. Bern, pp 115-121.
- PENCZAK T (1973) *Leuciscus cephalus* (L.) without pectoral fins, with bony remnants of the pelvic girdle. Przeglad Zool. 17, 66-68.
- PENZLIN H (1994) Der Reduktionismus und das Lebensproblem. In: MAIER W & ZOGLAUER T (Hg) Technomorphe Organismuskonzepte. Bad Cannstatt, S. 47-66.
- PETER K (1922) Über den Begriff „Homologie“ und seine Anwendung in der Embryologie. Biol. Zentralbl. 42, 308-327.
- PETERS DS (1975) Braucht man das „Biogenetische Grundgesetz“? Aufs. Reden Senck. naturforsch. Ges. 26, 16-24.
- PETERS DS (1976) Evolutionstheorie und Systematik. J. Orn. 117, 329-344.
- PETERS DS (1980) Das Biogenetische Grundgesetz – Vorgeschichte und Folgerungen. Medizinhist. J. 15, 57-69.
- PETERS DS (1984) Evolutionstheorie – Zwangsläufigkeit und Grenzen. In: KAISER P & PETERS DS (Hg) Evolutionstheorie und Schöpfungsverständnis. Regensburg, S. 193-218.
- PETERS DS (1993) Konstruktionszwänge bei der Skelettentwicklung am Beispiel der Tetrapoden-Gliedmaßen. Praxis der Naturwiss. – Biologie 8/42, 38-42.
- PETERS DS (1994) Über einige grundlegende Probleme der Systematik. In: GUTMANN WF, MOLLENHAUER D & PETERS DS (Hg) Morphologie und Evolution. Frankfurt, S. 221-233.
- PETERS DS & GUTMANN WF (1971) Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 9, 237-263.
- PETERS DS & GUTMANN WF (1973) Die Stichhaltigkeit des Homologiebegriffs. MNU 26, 274-279.
- PETERS HM & BERNS S (1978) Über die Vorgeschichte der maulbrütenden Cichliden. I. Was uns die Haftorgane der Larven lehren. Aquar. Mag. 1978, 211-217.
- PETERS HM & BERNS S (1979) Regression und Progression in der Evolution maulbrütender Cichliden (Teleostei). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 72, 263.

- PETERS HM & BERNS S (1982) Die Maulbrutpflege der Cichliden. Untersuchungen zur Evolution eines Verhaltensmusters. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 20, 18-52.
- PETERS N (1988) Organotrophie durch Nichtgebrauch – dargestellt am Beispiel der Höhlenfische. In: SCHMIDT F (Hg) Neodarwinistische oder kybernetische Evolution? Heidelberg, S. 161-171.
- PETERS N (1990) Regressive und rekonstruktive Evolution bei Höhlenfischen – zwei Formen besonders schnellen phylogenetischen Wandels. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 28, 1-11.
- PETERS N (1992) Mehr Zwang als Zufall: Über die zeitliche Parallelität regressiver und rekonstruktiver Evolutionsprozesse bei Höhlenfischen. *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.* 89, Ergbd. 1, 97-113.
- PETERS N (1996) Über die Ursachen der Gehirnreduktion bei den Haustieren. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg N. F.* 35, 237-257.
- PETERS N & PETERS G (1968) Zur genetischen Interpretation morphologischer Gesetzmäßigkeiten der degenerativen Evolution. Untersuchungen am Auge einer Höhlenform von *Poecilia sphenops* (Poeciliidae, Pisces). *Z. Morph. Tiere* 62, 211-244.
- PETERS N & PETERS G (1984) Zur Ontogenese von Rudimenten. In: SCHEMMELE C, PARZEFALL J, PETERS N, PETERS G, WILKENS H, VILLWOCK W, ZANDER D & DZWILLO M: Regressive Evolution und Phylogenese. *Beih. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 3, 36-54.
- PETERS N, SCHOLL N & WILKENS H (1975) Der Micos-Fisch, Höhlenfisch in statu nascendi oder Bastard? *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 13, 111-124.
- PETZOLD HG (1971) Blindschleiche und Scheltopusik. Die Familie Anguillidae. Wittenberg Lutherstadt.
- PETZOLD HG (1984) Die Anakondas. Wittenberg Lutherstadt.
- PFEIFFER W (1963) Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion und den Schreckstoff der Ostariophysen. *Z. vergl. Physiol.* 47, 111.
- PILLERI G (1977) The eye of *Pontoporia blainvillei* and *Inia boliviensis* and some remarks on the problem of regressive evolution of the eye in Platanistoidea. In: PILLERI G (ed) Investigations on cetacea. Vol. VIII. Bern.
- POPPER KR (1984) Logik der Forschung. Tübingen. 8. Aufl.
- PORTMANN A (1976) Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. Basel.
- PRILLINGER H (1986) Morphologische Atavismen bei Homobasidiomyceten durch natürliche und künstliche Inzucht und ihre Bedeutung für die Systematik. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 99, 31-42.
- QUAY WB & MITCHELL ED (1971) Structure and sensory apparatus of oral remnants of the nasopalatine canals in the fin whale (*Balaenoptera physalus* L.). *J. Morph.* 134, 271-280.
- QUILLIAM T (1964) Special features of the eye of the mole (*Talpa europaea*). *Anat. Rec.* 148, 396.
- RADINSKY L (1984) Ontogeny and phylogeny in horse skull evolution. *Evolution* 38, 1-15.
- RAFF RA (1999) Larval homologies and radical evolutionary changes in early development. In: Homology. Novartis Foundation Symposium 222. Chichester, pp 110-124.
- RAHMANI T M-Z (1974) Morphogenesis of the rudimentary hind-limb of the glass snake (*Ophisaurus apodus* Pallas). *J. Embryol. Exp. Morphol.* 32, 431-443.
- RAO AN & SHAMANNA S (1963) Rudimentary aril in *Sanguinaria canadensis*. *Can. J. Bot.* 41, 1529-1531.
- RAYNAUD A (1969) On the factors involved in the arrest of development of the limb buds in the lizard, *Anguis fragilis*. *Indian J. Zool.* 10, 47-54.
- RAYNAUD A (1972a) Morphogenèse des membres rudimentaires chez les reptiles: Un problème d'embryologie et d'évolution. *Bull. Soc. Zool. France* 97, 469-485.
- RAYNAUD A (1972b) Morphogenesis of the limb bud in reptiles with normal limbs and with rudimentary limbs. *Indian J. Zool.* 13, 45-54.
- RAYNAUD A (1977) Somites and early morphogenesis in reptile limbs. In: EDE DA, HINCHLIFFE JR & BALLS M (eds) Vertebrate limb and somite morphogenesis. Cambridge, pp 373-385.
- REHFELD K (1995) Neue Erkenntnis über die Evolution der Wale. *Naturw. Rdsch.* 48, 192-193.
- REID B & WILLIAMS GR (1975) The Kiwi. In: KUSCHEL G (ed) Biogeography and ecology in New Zealand The Hague, pp 301-330.
- REMANE A (1954) Morphologie als Homologienforschung. *Verh. Dt. Zool. Ges., Zool. Anz., Suppl.* 18, 159-183.
- REMANE A (1956) Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig (2. Aufl.).
- REMANE A (1960) Die Beziehungen zwischen Phylogenie und Ontogenie. *Zool. Anz.* 164, 306-337.
- REMANE A, STORCH V & WELSCH U (1980) Systematische Zoologie. Stuttgart.
- REMANE J (1989) Die Entwicklung des Homologie-Begriffs seit Adolf Remane. *Zool. Beitr.* 32, 497-503.
- REMYNE WJ (1993) The Biotic Message. Evolution versus Message Theory. Saint Paul, Minnesota.
- RICHARDSON MK, HANKEN J, GOONERATNE ML, PIEAU C, RAYNAUD A, SELWOOD L & WRIGHT GM (1997) There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development. *Anat. Embryol.* 196, 91-106.
- RICHARDSON MK, MINELLI A, COATES M & HANKEN J (1998) Phylotype stage theory. *Trends Ecol. Evol.* 13, 158.
- RIDGWAY SH (1972) Mammals of the sea. Biology and medicine. Springfield, Illinois.
- RIDLEY M (1983) Can classification do without evolution? *New Sci.* 100, 647-651.
- RIDLEY M (1985) The problems of evolution. Oxford.
- RIDLEY M (1991) Evolution. 2nd ed. Cambridge, Mass.

- RIEDL R (1975) Die Ordnung des Lebendigen. Hamburg.
- RIEDL R (1984) Die Strategie der Genesis. München.
- RIEPEL O (1979) Ontogeny and the recognition of primitive character states. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 17, 57-61.
- RIEPEL O (1980) Homology, a deductive concept? *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 18, 315-319.
- RIEPEL O (1983) Kladismus oder die Legende vom Stammbaum. Basel.
- RIEPEL O (1985a) Ontogeny and the hierarchy of types. *Cladistics* 1, 234-246.
- RIEPEL O (1985b) Muster und Prozeß: Komplementarität im biologischen Denken. *Naturwissenschaften* 72, 337-342.
- RIEPEL O (1988a) Fundamentals of comparative biology. Basel.
- RIEPEL O (1988b) Louis Agassiz (1807-1873) and the reality of natural groups. *Biol. Philos.* 3, 29-47.
- RIEPEL O (1989a) Unterwegs zum Anfang. Zürich, München.
- RIEPEL O (1989b) Über die Beziehung zwischen Systematik und Evolution. *Z. zool. Evolut.-forsch.* 27, 193-199.
- RIEPEL O (1989c) Character incongruence: noise or data? *Abh. naturwiss. Ver. Hamburg, N.F.* 28, 53-62.
- RIEPEL O (1993a) Homologie – Logik und Geschichte. *Aufs. Reden Senck. naturforsch. Ges.* 40, 155-174.
- RIEPEL O (1993b) The conceptual relationship of ontogeny, phylogeny, and classification. The taxic approach. In: HECHT MK et al. (eds) *Evolutionary biology*, vol. 27. New York, pp 1-32.
- RIEPEL O (1994) Homology, topology, and typology: the history of modern debates. In: HALL BK (ed) *Homology: The hierarchical basis of comparative biology*. San Diego, pp 63-100.
- RIEPEL O (1999) Einführung in die computergestützte Kladistik. München.
- RIEPEL O & GRANDE L (1994) Summary and comments on systematic pattern and evolutionary process. In: RIEPEL O & GRANDE L (eds) *Interpreting the hierarchy of nature*. San Diego, pp 227-255.
- RIESS J, FREY E, BEGENAT R & WEBER E (1989) Über die Schwierigkeit, aus Form- und Funktionsreihen stammesgeschichtliche Abläufe zu rekonstruieren. In: EDLINGER K (Hg) *Form und Funktion. Ihre stammesgeschichtlichen Grundlagen*. Wien, S. 97-103.
- ROFF DA (1989) Exaptation and the evolution of dealation in insects. *J. evol. Biol.* 2, 109-123.
- ROFF DA (1990) The evolution of flightlessness in insects. *Ecol. Monogr.* 60, 389-421.
- ROFF DA (1994) The evolution of flightlessness: is history important? *Evol. Ecol.* 8, 639-657.
- ROKAS A (2001) What is a character? *Trends Ecol. Evol.* 16, 590.
- ROMER AS (1968) *Vertebrate Paleontology*. Chicago.
- ROSSMANN T (2000) Grundprobleme der Taxonomie, Systematik und Phylogenie – aus der Sicht eines paläontologisch arbeitenden Biologen. *Stud. Int. J.* 7, 59-67.
- ROTH VL (1984) On homology. *Biol. J. Linn. Soc.* 22, 13-29.
- ROTH VL (1991) Homologies and hierarchies: problems solved and unresolved. *J. evol. Biol.* 4, 167-194.
- ROTH VL (1994) Within and between organisms: Replicators, lineages, and homologies. In: HALL BK (ed) *Homology: The hierarchical basis of comparative biology*. San Diego, pp 301-337.
- ROTHWELL GW (1999) Fossils and ferns in the resolution of land plant phylogeny. *Bot. Rev.* 65, 188-218.
- ROTHWELL GW & SERBET R (1994) Lignophyte phylogeny and the evolution of Spermatophytes: a numerical cladistic analysis. *Syst. Bot.* 19, 443-482.
- RUBEN JA, DAL SASSO S, GEIST NR, HILLENUS WJ, JONES TD & SIGNORE M (1997) Pulmonary function and metabolic physiology of theropod dinosaurs. *Science* 283, 512-516.
- RUSCH WH (1968) Analyse sogenannter Evolutionsbeweise. *Bibel und Gemeinde* 1968/1, S. 44-71.
- SANDER K (1982) Rekapitulation aus der Sicht eines Entwicklungsphysiologen: Die konservierende Rolle funktioneller Verknüpfungen in der Ontogenese. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg* 25, 33-50.
- SANDER K (1989) Zum Geleit: Homologie und Ontogenese. *Zool. Beitr. N. F.* 32, 323-326.
- SÄTTLER R (1974) A new conception of the shoot in higher plants. *J. theor. Biol.* 47, 367-382.
- SÄTTLER R (1988) Homeosis in plants. *Am. J. Bot.* 75, 1606-1617.
- SÄTTLER R (1996) Classical morphology and continuum morphology: opposition and continuum. *Ann. Bot.* 78, 577-581.
- SCADDING SR (1981) Do 'vestigial organs' provide evidence for evolution? *Evol. Theory* 5, 173-176.
- SCADDING SR (1982) Vestigial organs do not provide scientific evidence for evolution. *Evol. Theory* 6, 171-173.
- SCHEMMEL C (1974) Genetische Untersuchungen zur Evolution des Geschmacksapparates bei cavernicolen Fischen. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 12, 196-215.
- SCHEMMEL C (1979) Zur Genetik adaptiver Evolutionsprozesse bei Höhlencharaciden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 72, 265.
- 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 (Hg, 1993a) *Typen des Lebens. Studium Integrale*. Berlin.
- SCHERER S (1993b) Basic Types of Life. In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens. Studium Integrale*. Berlin, S. 11-30.

- SCHERER S (1993c) Der Grundtyp der Entenartigen (Anatidae, Anseriformes): Biologische und paläontologische Streiflichter. In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Studium Integrale. Berlin, S. 131-158.
- 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.
- SCHERER S & HILSBURG T (1982) Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade innerhalb der Anatidae – eine systematische und evolutionstheoretische Betrachtung. J. Ornithol. 123, 357-380.
- SCHMIDT F (1988) Diskussionsbeitrag zu PETERS. In: SCHMIDT F (Hg) Neodarwinistische oder kybernetische Evolution? Heidelberg, S. 172.
- SCHMIDT-RHESA A & BARTOLOMAEUS T (2001) Fortschritte in der Zoologischen Systematik. Von der Systema Naturae zum Phylogenetischen System. Naturw. Rdsch. 54, 121-131.
- SCHMITT M (1989) Das Homologie-Konzept in Morphologie und Phylogenetik. Zool. Beitr. N. F. 32, 505-512.
- SEDLAG U & WEINERT E (1987) Biogeographie, Artbildung, Evolution. Wörterbücher der Biologie. Stuttgart.
- SEWERTZOFF AN (1931) Studien über die Reduktion der Organe der Wirbeltiere. Zool. Jb. Anat. 53, 611-199.
- SEYBOLD A (1927) Untersuchungen über die Formgestaltung der Blätter der Angiospermen. Bibliotheca genetica 12.
- SHUBIN NH (1994a) History, ontogeny, and evolution of the archetype. In: HALL BK (ed) Homology: The hierarchical basis of comparative biology. San Diego, pp 249-271.
- SHUBIN NH (1994b) The phylogeny of development and the origin of homology. In: RIEPPEL O & GRANDE L (eds) Interpreting the hierarchy of nature. San Diego, pp 201-225.
- SHUBIN N (1998) Evolutionary cut and paste. Nature 394, 12-13.
- SHUBIN NH & ALBERCH P (1986) A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. Evol. Biol. 20, 319-387.
- SIBLEY CG & AHLQUIST JE (1983) Phylogeny and classification of birds based on the data of DNA-DNA hybridization. Curr. Ornithol. 1, 245-292.
- SIEWING R (1982) Biologische Evolution. Einführung in die Problematik. In: SIEWING R (Hg) Evolution. Stuttgart, S. 95-118.
- SIEWING R (1982) Embryologie und Evolution. In: SIEWING R (Hg) Evolution. Gustav Fischer, Stuttgart.
- SIEWING R (Hg, 1985) Lehrbuch der Zoologie, Bd. 2 Systematik. Stuttgart.
- SILVER AF, GONSALVES NI & IMAKI H (1984) Excessive cell death related to development of genetic anophthalmia in mice. J. Cell. Biol. 99, 4 Part 2, 409a.
- SLIJSER EJ (1979) Whales. Hutchinson of London.
- SMITH AB (1994) Systematics and the fossil record: documenting evolutionary patterns. Oxford.
- SMITH AB (1998) What does palaeontology contribute to systematics in a molecular world? Mol. Phyl. Evol. 9, 437-447.
- SMITH DS (1964) The structure and development of flightless coleoptera: a light and electron microscopic study of the wings, thoracic exoskeleton and rudimentary flight musculature. J. Morph. 114, 107-184.
- SMITH EB (1965) A reversion in *Taraxacum officinale*. Trans. Kans. Acad. Sci. 68, 266-268.
- SNEATH PHA (1995) Thirty years of numerical taxonomy. Syst. Biol. 44, 281-198.
- SNOW BK (1966) Observations on the behaviour and ecology of the flightless cormorant *Nannopterum harrisi*. Ibis 108, 265-280.
- SOKAL R & SNEATH PHA (1963) Principles of numerical taxonomy. London.
- SPEMANN H (1915) Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. In: CHUN C & JOHANNSEN W (Hg) Allgemeine Biologie. Leipzig, S. 63-86.
- STANEK C & HANTAK A (1986) Bilateral atavistic polydactyly in a colt and its dam. Equine Vet. J. 18, 76-79.
- STARCK D (1950) Wandlungen des Homologiebegriffs. Zool. Anz. 145, 957-969.
- STARCK D (1984) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Band 1. Berlin, Heidelberg, New York.
- STEIN-CADENBACH H (1993) Hybriden, Chromosomen und Artbildung bei Pferden (Equidae). In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Studium Integrale. Berlin: S. 225-244.
- STEINER H (1966) Atavismen bei Artbastarden und ihre Bedeutung zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen. Kreuzungsergebnisse innerhalb der Singvogelfamilie der *Spermestidae*. Rev. Suisse Zool. 73, 321-337.
- STEVENS PF (1984a) Metaphors and typology in the development of botanical systematics 1690-1960, or the art of putting new wine in old bottles. Taxon 33, 169-211.
- STEVENS PF (1984b) Homology and phylogeny: morphology and systematics. Syst. Bot. 9, 395-409.
- STEVENS PF (1991) Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: a review. Syst. Bot. 16, 553-583.
- STEWART WN & ROTHWELL GW (1993) Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge.
- STIBBE P (1927/28) A comparative study of the nictitating membrane of birds and mammals. J. Anat. 72, 159-176.
- STORCH V & WELSCH U (1973) Zur Ultrastruktur von Pigmentepithel und Photorezeptoren der Seitenaugen von *Ichthyophis kohtaoensis* (Gymnophiona, Amphibia). Zool. Jb. Anat. 90, 160-173.
- STRICKBERGER MW (1990) Evolution. Boston.
- STRUTHERS J (1881) On the bones, articulations, and

- muscles of the rudimentary hind-limb of the greenland right-whale (*Balaena mysticetus*). *J. Anat. Phys.* 15, 141-176, 301-321.
- STUESSY TF & CRISCI JV (1984) Problems in the determination of evolutionary directionality of character-state change for phylogenetic reconstruction. In: DUNCAN T & STUESSY TF (eds) *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. New York, pp 71-87.
- STUHLHOFER F (1983) Die Evolutionstheorie und die Frage nach dem Weltengrund. *Philosophia Naturalis* 20, 492-505.
- SUDHAUS W (1980) Problembereiche der Homologienforschung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 73, 177-187.
- SUDHAUS W & REHFELD K (1992) Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Stuttgart, Jena, New York.
- SZALAY FS & BOCK WJ (1991) Evolutionary theory and systematics: relationships between process and patterns. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 29, 1-39.
- SZARSKI H (1949) The concept of homology in the light of the comparative anatomy of vertebrates. *Quart. Rev. Biol.* 24, 124-129.
- SZARSKI H (1962) Status of Haeckel's „biogenetic law“. *Scientia* 97, 124-129.
- SZATHMÁRY E & MAYNARD SMITH J (1995) The major evolutionary transitions. *Nature* 374, 227-232.
- TABIN C & LAUFER E (1993) Hox genes and serial homology. *Nature* 361, 692-693.
- TAYLOR NL & SNEED LD (1986) Inheritance of rudimentary corolla in red clover. *J. Hered.* 77, 371-372.
- THENIUS E (1979) Die Evolution der Säugetiere. Stuttgart, New York.
- THENIUS E (1987) Stammesgeschichte der Wale. In: GRZIMEK B (Hg) *Grzimeks Enzyklopädie – Säugetiere*. Band 4. München.
- THEWISSEN JGM, HUSSAIN ST & ARIF M (1994) Fossil Evidence of the Origin of Aquatic Locomotion in Archaeocete Whales. *Science* 263, 210-212.
- THEWISSEN JGM, WILLIAMS EM, ROE LJ & HUSSAIN ST (2001) Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413, 277-281.
- THOMAS ALR (1997) How birds arose (or not). *Trends Ecol. Evol.* 12 (1995), 203-204.
- THULBORN T, WARREN A, TURNER S & HAMLEY T (1996) Early Carboniferous tetrapods in Australia. *Nature* 381, 777-780.
- TOMLINSON PB (1984) Homology: an empirical view. *Syst. Bot.* 9, 374-381.
- TROLL W (1937) Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Erster Band, Erster Teil. Berlin.
- ULLRICH H (1994) Embryologie und Homologie: Die Gaupp-Reichertsche Theorie. *Stud. Int. J.* 1, 15-24.
- ULLRICH H (1997) Zur Geschichte der Entdeckung der sogenannten Kiemenbogen und Kiemenspalten in der menschlichen Embryonalentwicklung. *Diss. med.* Dresden.
- ULLRICH H (1998) Die Wiederentdeckung eines Irrtums. Individualität und Variabilität von Wirbeltierembryonen im Konflikt mit phylogenetischen Konzeptionen. *Stud. Int. J.* 5, 3-6.
- VAN DER MERVE M (1985) The vestigial teeth of *Miniop-terus fraterculus* and *Miniop-terus inflatus*. *S. Afr. J. Zool.* 20, 250-252.
- VAN VALEN L (1982) Homology and causes. *J. Morphol.* 173, 305-312.
- VAVILOV NI (1922) The law of homologous series in variation. *J. Genet.* 12, 47-89.
- VAVILOV NI (1949) The law of homologous series in variation. *Chronica botanica* 13, 56-94.
- VOGEL K (1989a) Constructional morphology and the reconstruction of phylogeny. *Abh. naturwiss. Ver. Hamburg N. F.* 28, 255-264.
- VOGEL K (1989b) Konstruktionsmorphologie und Rekonstruktion der Stammesgeschichte. In: EDLINGER K (Hg) *Form und Funktion. Ihre stammesgeschichtlichen Grundlagen*. Wien, S. 55-67.
- VOGEL Z (1968) Riesenschlangen aus aller Welt. Wittenberg Lutherstadt.
- VOGELLEHNER D (1982) Beispiele für Rekapitulationsentwicklung und Abbreviationsentwicklung bei Höheren Pflanzen. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg N. F.* 25, 51-69.
- VON SENGBUSCH P (1985) Einführung in die allgemeine Biologie. Berlin.
- VYAS KN (1973) On the morphology of the rudimentary teats in the male horse. *J. Anim. Morphol. Physiol.* 20, 187-189.
- WÄGELE JW (2001) Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. München (2. Aufl.).
- WAGNER GP (1989a) The origin of morphological characters and the biological basis of homology. *Evolution* 43, 1157-1171.
- WAGNER GP (1989b) The biological homology concept. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20, 51-69.
- WAGNER GP (1994) Homology and the mechanisms of development. In: HALL BK (ed) *Homology: The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, pp 274-301.
- WAGNER GP (1996) Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *Am. Zool.* 36, 36-43.
- WAGNER PG (1999) A research programme for testing the biological homology concept. In: *Homology. Novartis Foundation Symposium 222*. Chichester, pp 125-140.
- WAGNER GP (ed, 2000a) *The character concept in evolutionary biology*. Academic Press.
- WAGNER GB (2000b) Characters, units and natural kinds: an introduction. In: WAGNER GP (ed) *The character concept in evolutionary biology*. Academic Press, pp 1-10.
- WAGNER GP & MISOF BY (1993) How can a character be developmentally constrained despite variation in developmental pathways? *J. evol. Biol.* 6, 449-455.
- WAKE DB (1980) Evidence of heterochronic evolution:

- a nasal bone in the olympic salamander, *Rhyacotriton olympicus*. J. Herpetol. 14, 292-295.
- WAKE DB (1991) Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? Am. Nat. 138, 543-567.
- WAKE DB (1999) Homoplasy, homology and the problem of 'sameness' in biology. In: Homology. Novartis Foundation Symposium 222. Chichester, pp 24-46.
- WEBERLING F (1956) Untersuchungen über rudimentäre Stipeln bei den Myrtales. Flora oder Allgemeine Botanische Zeitschrift 143, 201-218.
- WEINDEL K (2000) Konstitution von Nucleinsäuren: Hinweise auf funktionelle Optimierung. Stud. Int. J. 7, 36-39.
- WEISMANN A (1886) Über den Rückschritt in der Natur. Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg 1, 1-30.
- WELLS J & NELSON P (1997) Homology: a concept in crisis. Origins & Design 18, 12-19.
- WELSCH U & STORCH V (1981) Gymnophionen – die „Schlangen“ unter den Amphibien. Natur und Museum 111, 269-274.
- WIEDERSHEIM R (1887/1902) Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg 2, 165-278 (1887); Verlag der H. Laupp'schen Buchhandlung, Tübingen (1902).
- WILKENS H (1970) Beiträge zur Degeneration des Auges bei Cavernicolen, Genzahl und Manifestationsart. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 8, 1-47.
- WILKENS H (1973) Über das phylogenetische Alter von Höhlentieren. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 11, 49-60.
- WILKENS H (1977) Die Rudimentation des Rumpfkanaals bei kavernikolen Populationen des *Astyanax* (Characidae, Pisces). Experientia 33, 604-605.
- WILKENS H (1980) Zur Problematik der Rudimentation, untersucht an der Ontogenie des Auges von Höhlenfischen (*Astyanax mexicanus*). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 18, 232-238.
- WILKENS H (1988) Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces): Support for the neutral mutation theory. In: HECHT MK & WALLACE B (eds) Evolutionary Biology Vol. 23. New York, London, pp 271-368.
- WILKENS H (1993) Neutrale Mutationen und evolutionäre Fortentwicklung. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 31, 98-109.
- WILKENS H, PETERS N & SCHEMMEL C (1979) Gesetzmäßigkeiten der regressiven Evolution. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 72, 123-140.
- WILLIAM DM & SIEBERT DJ (2000) Characters, homology and three-item analysis. In: SCOTLAND R & PENNINGTON RT (eds) Homology and systematics. Coding characters for phylogenetic analysis. London, New York, pp 183-208.
- WILLMANN R (1985) Die Art in Raum und Zeit. Berlin, Hamburg.
- WILLMANN R (1990) Die Bedeutung paläontologischer Daten für die zoologische Systematik. Verh. Dt. Zool. Ges. 83, 277-289.
- WILLMER P (1990) Invertebrate relationships. Pattern in animal evolution. Cambridge.
- WILSON CL (1982) Vestigial structures and the flower. Am. J. Bot. 69, 1356-1365.
- WIRTH U (1984) Die phylogenetische Systematik (Das Prinzip von Hennig). Mitt. dt. malak. Ges. 37, 6-35.
- WOOD B (1999) Homoplasy: Foe and Friend? Evol. Anthropol. 8, 79-80.
- WRAY GA (1999) Evolutionary dissociations between homologous genes and homologous structures. In: Homology. Novartis Foundation Symposium 222. Chichester, pp 189-206.
- WUKETITS FM (1982) Grundriß der Evolutionstheorie. Darmstadt.
- YABLOKOV AV (1974) Variability of mammals. Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi.
- YAMANOTO Y & JEFFERY WR (2000) Central role for the lens in cave fish eye degeneration. Science 289, 631-633.
- YOUNG EC (1961) Degeneration of flight-musculature in the Corixidae and Notonectidae. Nature 189, 328-329.
- ZAHRADNIK J (1976) Der Kosmos-Insektenführer. Franckh, Stuttgart.
- ZHOU M, YU X & JANVIER P (1999) A primitive fossil fish sheds light on the origin of bony fishes. Nature 397, 607-610.
- ZIMBELMANN F (1996) Amphibische Vorstufen der Walartigen? Stud. Int. J. 3, 26-29.
- ZOGLAUER T (1991) Optimalität der Natur? Philosophia Naturalis 28, 193-215.
- ZWICK P (1976) Mißbildungen, speziell zwei Atavismen, bei Steinfliegen (Insecta, Plecoptera). Zool. Anz. 197, 219-224.
- ZWILLING E (1956) Interaction between limb bud ectoderm and mesoderm in the chick embryo. IV. Experiments with a wingless mutant. J. Exp. Zool. 132, 241-253.

Sach- und Artnamenregister

Die *kursiv* gesetzten Zahlen verweisen auf Abbildungen und Tabellen und ihre Legenden.

Abbreviation 151

Abdominalknochen 69, 76, 109, 138ff., 138, 139

Abstammungsgemeinschaft 32

–, geschlossene 32

Abziehmuskel 68

Acceleration 151

Addition 150, 151

Adulthomologien 151

Aesculus hippocastanum 164, 164

Afrikabuntbarsche 117

Aftermuskulatur 139

Aftersporne 105

Algen 162

Ambulocetus 141f., 141, 143

Ameisenbär 105

Amitermes foreli 150

Amitermitinae 150

Amphiuma 134

Anabolie 151

Anakonda 105

Analogie 18, 19, 28, 69

Analogieschluß 27, 28

Anas aucklandica 132

A. clypeata 174

A. cyanoptera 174

A. rhynchotis 174

Aneuploidie 171

Aneurophytales 87

Angelhaken-Griffel 118

Angiospermen 88, 89f., 89

Anguidae 135

Anguis fragilis 135, 162, 163

Anoptichthys 124, 125, 125, 127

A. antrobius 124

Anpassung 125

–, progressive 133

Anstellwinkel bei Futtersuche 129, 129

Anziehmuskel 68

Aphanisie 122f., 151, 161

Aphididae 176

Apiaceae 89

Apomorphie 34, 36, 37, 39, 43, 46f., 63, 91

Apteryx 112

Archaeobakterien 95

Archaeoceti 141ff.

Archaeopteryx 172, 172, 178

Archetyp 24, 65, 153

Archibolie 151

Argiope 140

Arillus 108

Arion 131

Arm 157

Art, evolutionäre 32, 33

Artbildung, peripatrische 33

Arthropoden 87, 90, 92

Artiocetus 141, 143

Arvicola amphibius 101

Asellus aquaticus 115

Astyanax 116, 124, 125f., 127, 127,

128f., 129, 132, 175, 175

A. fasciatus 126

A. mexicanus 124, 125, 126, 128, 161

Atavismus 51, 164, 167ff., 168, 169,

172, 174

Auge des Pfeilschwanzkrebses 106

Augendegeneration 121, 125, 126, 130

Augenreduktion 120, 124, 161

Augenrudimente 110, 115, 126, 127, 127, 175

Außengruppe 32, 45, 47

Außengruppenvergleich 39, 45

Australische Löffelente 174

Autopodium 57

Bach-Nelkenwurz 118

Balaena mysticetus 104, 139

Balaenoptera physalus 104

Balzbewegungen 18

Balzbewegungsrelikt 124

Bandscheibenschwäche 124

Bandwürmer 122

Bartenwale 104, 141, 143, 149, 163

Basilosaurus 142f., 142, 144

B. cetoides 143

Baukastensystem 48, 86ff., 91, 93, 96

Baumschema 81, 84, 86ff., 90

Beckengürtelrudiment 103, 104, 135, 139, 145, 145

Beckenknochen 103, 108, 139

Belisarius xambeui 131

Bernsteinschnecken 131

Beutelmull 110

biogenetische Grundregel 150ff., 160, 165

biogenetisches Grundgesetz 150, 152, 155f., 159

biometabolische Modi 151

Biospezies 13, 33

Bisamratte 101

Blätter, Reduktion 122

Blastula 54

Blattdornen 133

Blattlaus-Larven 176

Blenniiden 66, 136

Blinddarm 101, 102, 102, 107, 109, 111, 123

Blindschleiche 108, 135, 162

Blindwühlen 130, 131

Blütenknospe 117, 117

Blütennektarien 117, 117

Blütenstrukturen 112

Blumenkohl 131

Blutkreisläufe 45, 65, 113f.

Boa 105

Bockkäfer 176

Bodenlebewesen 140

Breit-Wegerich 118

Branta sandvicensis 75

Brustbein 165

Brustbeinkiel 35, 37, 164f., 165

Brustwarzen 122

–, überzählige 167, 171

Brutbeutel 45

Buntbarsche 115, 116

Caecobarbus geertsii 126

Caenogenese 151, 153, 154f., 159

CAM-Pflanzen 35

Canavalia 130

Carabus auratus 115

C. clathratus 115

C. granulatus 115

C. nemoralis 115, 122

Casuariidae 113

Casuariiformes 113

Cerambycidae 176

Cetaceen 139

Chaloneria 91

Characidae 125

Chelicerata 87

Chironectes 108

Chorda 156

Chromatophoren 135

Chrysochloris 110

Cichliden 93, 115, 116

Cilien, rudimentäre 105

Cirripedier 158

Cladistik 26f., 34, 37, 41, 43, 46ff., 65, 81, 82, 98

Cladogramm 38, 90

Cladoxylales 87

Clarkia biloba 33

C. lingulata 33

Clock-Modell 151

Coelomotrema aegyptiana 123

Coelurosauravus jaekeli 71, 73

Coendou prehensilis 101

Coenopteridales 87

Collagene 97

Collembolen 128

consensus tree 41, 41

Copepoden 158

Corixidae 114

Coronoid 108

Crista sterni 164, 165

Crustacea 87

Darmkiemen 155, 155

Darwins Rätsel 68f., 71, 76, 79

Darwinscher Ohrhöcker 103, 103

- Deduktion 21, 26, 27
 Degeneration 103, 110, 125, 130, 162
 Defektmutation 127
 Delphine 19, 19, 115, 130, 176
Delphinus delphis 104
 Dendrogramm 35, 41, 41, 42
 Dentin 171
 Design 69, 99
 Design-Attraktor 62
 Design-Fehler 67, 76, 100
 Design-Kompromiß 67, 71
 Design-Signal 67, 76, 96, 164f.
 Design-Theorie 71
 Destruktivität 146
 Deviation 151
 devonische Landpflanzen 86, 87
Diaphorodendron 91
 Dichotomie 41
 Dickdarmmandel 102
 Dinosaurier 85
 Dipteren 114
 Doldenblütler 89
 Domäne 48
 Dornen 134
 Dottersack 155
 Dromaiidae 113
Drosophila 131, 168, 177
D. melanogaster 170
 Dugong 145
 Dugongidae 145
- E**dentata 105
 Effizienz 45
 Eidechsenartige 134
 Einbeere 49
 Embryo des Menschen 154
 embryonale Anlagen 149
 Embryonalorgane 149ff.
 Embryonenähnlichkeit 153
 Emu 113, 132
 Endosymbiontenhypothese 95
 Entenartige 13, 113
 Entomobryidae 128
 entstehende Organe 146
 Entwicklungshemmung 173
 Entwicklungsmodul 59ff.
 Entwicklungszwänge 59f., 66
 –, generative 66
 –, morphostatische 66
Eotheroides 145, 145
E. libeyum 145
Ephalophis greyi 108
 Epigenotypus 175
Epilobium 37
Eriophorum 37
 Eriosomatinae 176
Eristalomyia tenax 18
 Erneuerungstrieb 164
 Eulen 113
 Euphausiaceen 158
 Evolution 20, 28, 69, 75
 –, konstruktive 129, 136
 –, regressive 126f., 129, 131
 evolutionäre Klassifikation 46, 81
- evolutionäre Neuheit 33, 34
 Evolutionslehre 26, 119, 121, 147, 167
 Evolutionsnetz 48
 Evolutionstheorie 25, 27, 68, 73f., 95,
 108, 111, 115, 116, 134, 139, 140f.,
 144, 146, 150, 154, 157, 165, 173
 evolutive Erblast 23
 evolutiver Ballast 23
 Exkolation 151
 Extremitäten 56, 57, 153, 176
 –, atavistische 177, 177
 – der Landwirbeltiere 19, 22, 43, 49,
 56, 59
 –, Evolution 50, 50
 Extremitätenanlage 162f., 163, 164
 Extremitätenknochen beim Hühnchen
 171, 172
 Extremitätenknospen 163
 Extremitätenrudimente 104, 134, 139
- F**acettenauge 57
 Falsifizierung 74, 95, 96
 Fangbein 35, 36
 Fangschrecke 36
 Farbkleider 123
 Farne 86, 88
 Federn 112
 Federschweifflieger 118
 Federstrahlen 112
 Fehlkonstruktion 111
 Felidae 176
Felis lynx 176
 Femur 177
 Fetalisation 151, 151, 152
 Fibula 171f., 172
 Filicopsida 87
 Finnwal 104, 138
 Fischotter 108
 Fischstadium 158
 Flaschenhals-Effekt 131
 Flattermakis 37, 164
 Flatterulme 117f.
 Fledermaus 20, 37, 123, 164
 fleischfressende Pflanzen 35
 Flosse 66, 110, 157
 Flossenhaken 66
 Flossenstadium 158
 Flossenstrahlen 57
 Fluchtreaktion, Verlust 124
 Flügel 19, 112
 Flügeldecken 132, 132
 Flügelgeäder 18
 Flügelginster 122, 134
 Flügellosigkeit 146
 Flügelmuskulatur, rudimentäre 114
 Flügelrudimente 112f., 115, 115, 116,
 121, 124
 Flughaare 37
 Flugmuskulatur 130
 Flugsaurier 35, 37
 Flugunfähigkeit 112, 112, 129f., 132
 Fluke 139
 Fluktuation 101, 115, 115
 Foraminiferen 149
- Formbildung 59
 Fossile Menschen 123
 Fossilien 23, 46, 48, 88, 94, 140
 Frosch 106, 106, 146, 168
 Fruchtfliege 131, 170, 170
 –, vierflügelige 170, 170
 Fruchtkörper 176
 Funktionslosigkeit 72, 101ff., 106f.,
 108f.
 Funktionswert 111
 Furchung 55
- G**abelschwanzsirenen 145
 Gänsehaut 103
Gammarus pulex 133
 Ganges-Flußdelphin 127
 Ganzheit 111, 112
 Gastrulation 55, 153
 gegabelte Rippen 167
 Gehäusereste 108, 131
 Gehirnreduktion 124
 Gehörknöchelchen 24
 Gemeiner Flohkrebs 133
Gen antennapedia 57
 –, atavistisches 168
 – *brachyury* 57
 – *distalless* 56, 57, 62
 –, fossiles 169
 – *fringe* 57
 –, homeotisches 59, 163
 –, schlafendes 169, 173
 –, stillgelegtes 169
 Gendrift 125, 131
 gene tinkering 126
 genetische Piraterie 61
 genetische Übernahme 57, 61, 63
 genetischer Code 69, 70
Genista 122, 134
G. saggitalis 122, 134
 Genitalmuskulatur 139
 Gentransfer 48, 48, 93, 95
 Geruchssinnesorgan 104
 Geschmacksknospen 129, 129
 Gesetz der homologen Reihen 90
Geum 118, 118
G. rivale 118
 Giraffe 123
 Gleitflug 71, 73
 Gleitschirm 71, 73
Globicephala 110
Globorotalia 149
 Gobiesocidae 135
 Goldmull 110
 Gorilla 152
 Gottesbild 70
 grabende Säugetiere 137f.
 Grabbein 19, 140
 Grasfrosch 146
 Greifstachler 101
 Grenzfall des Normalen 169, 171
 Grenzüberschreitung 69
 Griffelbeine 105, 105, 169
 Griffeltypen 118, 118
 Grindwal 110

- Grönlandwal 104, 139
 Großlibellenlarven 155
 Grottenolm 122
 Gründerindividuen 131
 Gründerpopulation 33
 Grundtypen 13, 14, 27, 74, 90, 91, 93, 96, 97, 99, 108, 110, 112, 115, 116, 118, 134, 137, 144, 152, 164, 169, 175, 176
 Grundtypdefinition 14
 Grundtypenbiologie 119, 123, 138, 154
 Grundtypvariation 134
Gryllus firmus 130
 Gymnophionen 131
- H**
 Haarbedeckung bei Walen 104
 Haarkleid, Verlust 134
 Hämocyanin 38
 Hämorrhoiden 124
 Haftorgane 115, 116
 Hai 19
 Hainlaufkäfer 122
 Hakengriffel 118
Halitherium schinzii 145
 Halsfisteln 167, 168
 Halteren 107, 133, 133
 Hampés Experiment 171, 172
 Hasenscharte 167
 Haustiere 124
 Hautmuskulatur 103
 Hawaiiigans 75, 75
Heliocidaris erythrogramma 54
H. tuberculata 54
 Hemmungsatavismus 168, 173
 Herz 114
 Herz-Blutkreislauf-System 45, 65, 113f.
 Heterochronie 151f., 162, 177
 hierarchisches System 17, 17, 31, 78, 95
 Hinterextremitäten, rudimentäre 119
Hizemondendron 91
 Höhlenassel 116
 Höhlenfische 125, 129, 133
 Höhlentiere 114, 116, 124ff., 128ff., 131
 Homeobox-Gene 56f., 148
 Homeobox-Proteine 18
 Homeodomäne 56
 Homeosis 168
 homeotische Transformation 50
 Homobasidiomyceten 176
 Homoiothermia 33
 homologe Entwicklungswege 52ff., 53, 61
 homologe Gene 52f., 53, 56ff., 61
 homologe Konvergenzreihen 90
 Homologie 18ff., 19, 20, 21, 32, 34ff., 37, 38, 39, 40, 40, 49ff., 52ff., 58ff., 65f., 69, 74, 79, 82, 133, 134, 139, 140, 146, 151, 156, 157, 158, 165
 –, biologische 24, 34, 40, 52ff.
 –, Definition 23ff., 60
 –, phylogenetische 23
 –, Dimorph- 51
 –, experimentelle Begründung 27
 –, idealistische 65
 –, Informationsquelle 26
 –, interspezifische 51, 51
 –, Kriterien 20, 20, 21, 23ff., 39, 40, 59f., 82
 –, ontogenetische 51, 51
 –, phylogenetische 24, 27, 34, 39
 – Polymorph- 51
 – Prozeß- 58f., 65
 –, serielle 23, 49, 49, 51, 51
 –, sexuelle 23, 49, 51f.
 –, symmetrische 49, 51f.
 – taxic homology 23, 24, 35, 38
 – transformational homology 24, 35, 52
 –, Zirkularität 27
 Homologiebeweis 22, 31, 40
 Homologiewahrscheinlichkeit 97
 Homonomie 23, 49, 49
 Homoplasie 34, 35, 38, 40, 41, 64, 65, 93
 Honigbeutel 16, 108
 hopeful monster 32, 49
Hoplognathotermes subterraneus 150
 Hox-Gene 50, 50, 57
 Huftiere 14
 Hybridisierung 93, 97
Hyenya 87
- I**
 Ibisse 113
Ibyka 87
Ichthyolestes 141, 143
 Ichthyosaurier 19, 19, 119
 idealistische Morphologie 22
 Ilium 145
 Indifferenzzustand 156
 Induktor 157
 Inkongruenz 32, 40, 41
 Innengruppe 32
 Insekten 87, 129, 146
 Insektenbestäubung 117
 Insektenblütigkeit 118
 Inselkormoran 113, 124
 Inselorganismen 124, 130
 Interdependenz 160
 Interkalation 151
 Interphän 151
 Iridopteridales 87
 Ischium 145
- K**
 Käfer 114f., 115, 124, 128, 176
 Kakteen 134
 Kameraauge 57, 108
 Kaninchen 123
 Karyotyp 33
 Kasten 122
 Kasuar 112, 113, 132
 Katzenartige 176
 Keimblätter 149
 Keimhüllen 151
 Kerguelen-Inseln 130
 Kiefer 123
 Kieferverkürzung 123
 Kiemen, äußere 49
 Kiemenbögen 154
 Kiemendarm 155
 Kiemendarmanlage 156, 157
 Kiemenspalten 158
 Kiwi 112f., 112, 132
 Klassifikation 26
 –, evolutionäre 46, 81
 Klauen 105, 105, 128
 Kloake 168
 kohärentes System 43
 Kompensation 118, 119, 133, 137
 –, makroevolutive 118, 119
 Kompressionsrudimentation 162
 Kongruenz 32, 38, 40
 Kongruenztest 34, 61
 Konstruktionsfehler 124
 Konstruktionszwänge 21, 42
 Kontinuität 94
 Kontinuum-Morphologie 29
 Konvergenz 18, 24, 25, 32, 34, 34ff., 37, 38ff., 39, 42, 48, 60, 64, 74, 79, 86, 87ff., 89, 91, 93, 97, 129, 161
 –, biochemische 87
 –, molekulare 87
 Konvergenzreihen, homologe 90
 Kormoran 113
 Krallen an Flügeln 170
 Krampfadern 124
 Krebse 158
 Kreuzung 74, 117, 128, 147, 174, 174
 Krickente 18
 Kronenbein 108
 kryptische Veränderungen 125
 Kurzflügler 132, 132
- L**
Lacerta viridis 162
 Lacertilier 134
 Lamiinae 176
 Landwirbeltiere 47, 48
 Lappentaucher 113
 Larvalbeine 176
 Larve 54
 Larvenstadien 158
 latente Potenzen 175
 Laufkäfer 114, 115
 Laufvögel 112, 113
 Leinkraut 173, 173
 Leistenbruch 124
 Leitgefäße 95, 112
 Leopard 20
Lepadogaster 135
L. de candollei 135
Lepidodendron 91
Lepidophloios 91
 Lepidophyten 90, 91
 Lepospondylen 39, 64
 Lesrichtung 43ff., 155, 161
 Lesrichtungskriterium 47, 157
 Lichtscheu 124
Limax 131
Limulus 106
Linaria 173
L. vulgaris 173

- Löffelente 174
 Löwenzahn 37, 168, 168
 Luchs 176
 Lunge, rudimentäre 108, 122, 162
- M**äuse 123, 156
 Makroevolution 14, 15, 69, 71, 77, 84,
 93, 100, 115, 118, 135, 156
 Makrosystematik 15, 81, 84, 95
 Makrotaxonomie 86, 97, 98
 malpighische Gefäße 35, 38
 Mandibel 38, 150
 Mandibulata 87
 Manifestationsschwelle 175
Mantis religiosa 36
Mantispa styriaca 36
 Maulbrüter 116f.
 Maultier 175
 Maulwurf 37, 110, 130, 140, 164, 165
 Meckelscher Knorpel 160
 Meeresschildkröten 73
 Megasporangium 24
 Mehrfachfunktionen 160
 Melanophoren 135
 Menschenaffen 152, 152
 meristische Organe 149
 Merkmale 33, 46, 63
 –, abgeleitete 46, 63
 –, apomorphe 63
 –, essentielle 21
 –, höherentwickelte 63
 –, plesiomorphe 63
 –, primitive 46, 63
 –, ursprüngliche 46, 63
 Merkmalsanalyse 65
 Merkmalsgewichtung 43f., 46, 47
 Merkmalsmosaik 144
 Merkmalsmuster 85
 Merkmalsphylogenie 95
 Mesobolie 151
 mesodermale Segmentation 38
 Mesonychiden 141, 143, 144
Mesonyx obtusidens 144
Mesosa 176
 message-Theorie 77f.
 metabolische Ökonomie 129
 Metamerie 164
 Metaphän 151
 Metatelie 176
 Micos-Fisch 175
Microcerotermes arboreus 150
 Mikroevolution 14, 14f., 70, 74, 75, 93,
 103, 114, 115, 117, 118, 119, 130, 131,
 132, 133, 135, 140, 150, 152, 161,
 165, 174, 175, 176
 Mikrosporangium 24
 Mikrosystematik 15, 84, 85, 97
 Milchleiste 171
 Mißbildungen 49, 167, 168
 Mittelohr 55f.
 molekulare Ähnlichkeiten 42
 molekulare Stammbäume 74
 monophyletisch 32, 47, 91, 92
 monothetische Gruppen 89
- Morphogenese 59, 155
 morphogenetische Felder 59
 mosaikartige Verteilung 48
 Mosaikform 63, 63, 91, 94, 144
 Muskeln, überzählige 171
 Muster vs. Prozeß 94
 Mutation 49, 51, 125f., 131, 156, 160,
 168, 169, 173f.
 – *cho* 160
 – *eyeless* 57
 –, heterochronische 51
 –, homeotische 49, 51, 148, 170, 177
 –, neutrale 125, 126
 –, *Peloria* 173
 – *tetraptera* 170
 Myriapoda 87
Myrmecormorphus rufescens 123
 Mysticeti 141
- N**acktschnecken 108
 Nagelrudiment 108
Nannopterum harrisi 113, 124
 Nasale 161
 nasopalatiner Kanal 104
 Nauplius-Larven 158, 158
 Nebenblattdornen 133
 Nebenblattdrüsen 133
 Nebenzehe 121
 Nektarspuren 117
 Nelkenwurz 118, 118
 Neodarwinismus 53, 62
 Neotenie 51, 113, 127, 129, 151, 151,
 161
 Netzflügler 36
 Netzhaut 111, 112
 Netzschema 86, 87, 90, 93, 96
 Neunaugen 155
 Neurulation 55
 Neutralistenhypothese 126
 Nickhaut 102f., 102
Nicotiana debneyi 132
N. tabacum 132
 Nikotin 39
 Notonectidae 114
Notoryctes typhlops 110
- O**berschenkelknochen 103
 Oberschenkelrudiment 138
 Ocellen, rudimentäre 123
 Odontoceti 141
 Ökonomieprinzip 25, 43, 113, 160
 Ökonomisierung 44f., 113, 159
 Ohrmuscheln, atavistische 177
 Ohrmuskulatur 103
 olfaktorisches System 149
Ondatha zibethica 101
 Ontogenese 53ff., 54, 55, 59, 125,
 149ff., 158ff., 162
 ontogenetisches Kausalgesetz 156
 Onychophora 87
Ophisaurus apodus 135, 162, 163
Ophrys 115
 Optimalität 75f.
 Optimierung 131
- Orchideen 69, 74
 Ordnung 77, 77, 78, 85, 86
 – als Produkt des menschlichen
 Geistes 85
 – der Lebewesen 81, 84
 Organismal Context Principle 62
Orobanche 140
Oxroadia 91
Oxyporus rufus 132
- P**aarhufer 141
 Pachonfisch 175
 Paddelextremität 19
 Paedomorphose 51, 151, 161, 162
Pakicetus 141, 143
 Paläobotanik 86, 88
 Palingenese 151, 152ff., 159
 Pandabär 67f., 73
 Panda-Daumen 67f., 68, 71, 72, 72, 74,
 76
 Panda-Hand 72
 Panda-Prinzip 67, 71, 72
 Pantotheria 108
 Papagei 113
 Pappus 168
 Parallelismen 18, 24, 34f., 36, 47, 48,
 49, 64, 65
Paralycopodites 91
 paraphyletisch 33, 33
 Parasitismus 122, 146
 Parietalauge 108
Paris quadrifolia 49
Parmacella 131
 pattern cladists 26, 81
Paurodendron 91
Peloria radiata 173, 173
 Peloria-Mutante 173
 Pelvis 145
 Penaeiden 158
 Perfektionierung 113
 Pfefferstreuer-Muschel 108
 Pfeilschwanzkrebs 106
 Pferd 105, 105, 167
 Pferdeextremitäten 105, 105, 121, 134,
 167
 Phänetik 81, 82
 Phänotyp 53, 59, 60, 61
 Pharyngealbogen 154
 Pharyngula 18, 55, 153
 Philosophie 81ff.
 Phylogenetik 43
 phylogenetischer Test 40
 phylotypisches Stadium 153
Physeter catodon 177
Ph. macrocephalus 139
 Pigmentlosigkeit 115, 127
 Pigmentverlust 124, 126, 127
 Pinealorgan 121
 Pinguin 19
Plantago lanceolata 118
P. media 118
 Plastizität von Theorien 73f., 95
Platanista gangetica 127, 148
 Platzhalter 157

- Plecoptera 168
 Pleiotropie 107, 126, 147, 169, 177
 Plesiomorphie 37, 39, 63
 Plesiosaurier 19
 Plica semilunaris 102
Poecilia 116, 128, 137
P. sphenops 128
 Pollenkittreste 117
 Pollensack 24
 Polyfunktionalität 72
 Polygenie 46, 107
 Polymorphismus 145
 polyphyletisch 33, 47, 48, 90, 92, 144
 polythetische Gruppen 88
 Polytomie 41
 Polyvalenz 14, 93, 98, 118, 130, 135,
 137, 137, 138, 147, 164, 175
 Pottwal 138, 139, 163
 Präadaption 126
Precis coenis 57
Priapella 137
 Primat der ontogenetischen
 Präzedenz 159
 Progenesis 51
 progressive Anpassung 121
 progressive Reihe 113
 Prolongation 151
Proteus 122, 134
P. anguis 122
Protocetus atavus 143
Protopteridophyton 87
Protosiren fraasi 145
 Prozeßhomologie 59, 65
 –, orthologe 59
 –, serielle 59
 Pseudodaumen 71, 78
Pseudosporochnus 87
Ptomaphagus 116, 128
P. altus 128
P. brevior 128
P. elabra 128
P. hirtus 128
P. leo 128
P. longicornis 128
P. troglomexicanus 128
 Pubis 145
 Python 105, 105, 162
Python reticulatus 162
- Q**uastenflosser 50
- R**achenblütler 123
 Radnetzspinnen 140
 Ragwurz 115
 Rallen 113
Rana temporaria 146
R. tigrina 168
 Ratten 123
 Reaktivierung 169, 176
 Reduktionismus 32
 Regeneration 54
 Regression 102
 Regressionsreihe 109, 117
 Regulationsgene 56, 57f.
- Reh 20
 Rekapitulation 149ff., 155ff., 160, 161,
 162, 164, 165, 174, 177
 –, Haeckelsche 151, 153, 165, 166
 –, von-Baersche 151, 153, 165
 Rekapitulationsentwicklung 151, 161
 Rekapitulationsversuche 164
 Repression 127
 Reptilia 33
 Restfunktion 107
 Retardierung 152
 Reversion 25, 34
Rhacophyton 87
Rhyacotriton olympicus 161
 Riesenschlangen 135, 145
 Robben 149
Rodhocetus 142f., 142
 Roßkastanie 164
 Rudimentation 99ff., 121ff.
 –, Dimorph- 122, 145
 –, Instinkt- 122
 –, Kompressions- 122
 –, korrelative 122
 –, metaplastische 122, 132, 133ff., 146,
 148
 –, neoplastische 121f., 132, 133, 148
 –, parasitäre 122, 146
 –, Polymorph- 122, 145
 –, regressive 114, 121, 123ff., 131, 133
 –, Total- 122
 –, universelle 122
 –, Verhaltens- 122, 124
 Rückbildung 99, 102
 Rückmutation 147
 Rumpfwirbelzahl 134
- S**alamander 88, 153
Salaria pavo 66
 Samenanlage 24
Sanguinaria canadensis 108
 Sauergas 37
 Saugnäpfe, rudimentäre 123
 Schalenreste 106
 Scheitelauge 108
 Scheltopusik 135, 162
 Schiffsbohrwurm 106
 Schildbäuche 135
 Schlängelbewegung 39, 135
 schlängelnde Fortbewegung 134f.,
 147
 Schlangen 105, 162, 163
 Schleimfische 136
 Schlüsselbein 165
 Schlüsselbein-Rudiment 163
 Schnabeltier 63, 63, 149
 Schnecken 131
 Schöpfer 26, 60, 68, 69
 Schöpfung 21, 62, 69f., 74, 76f., 83
 Schöpfungsglaube 68
 Schöpfungstheorie 24, 28, 48, 70, 81,
 83ff., 93, 108, 111, 135, 144, 146, 147,
 161, 162
 Schöpfungstheorie 46, 96, 115
 Schrecken 130
- Schultergürtelrudiment 135
 Schwänzchen 167
 Schwanzbildung 168, 170
 Schwanzflosse 119, 139
 Schwanzwirbel der Frösche 106, 106
 Schwertträger 136, 136
 Schwertwal 163f.
 Schwimmbeutler 108
 Schwimmhäute 75
 schwimmunfähige Samen 130
 Schwingkölbchen 107, 114, 133, 133
 Scrophulariaceae 123
 Sechsfingrigkeit 167
 Seeigel 54
 Seekühe 108, 119, 145
 Seelöwe 101
 Seerose 21
 Seeschlange 108
 Seitenfalte 49, 50
 Seitenlinienorgan 129
 Seiwal 138
 Selektion 89, 107, 125, 126, 157, 158,
 159
 –, stabilisierende 107, 114, 147
 Selektionsdruck 41, 100, 114, 125, 130,
 134, 136, 146
 Selektionsvorteil 61
 Selektionistenhypothese
 seltsame Konstruktion 76
 Senkfüße 124
 Sesambein 67, 68, 71, 72
 Sexualdimorphismus 23
 Sexualdimorph-Rudimentation 146
Sigillaria 91
 Sinnesknospen 133
 Sirenia 145
 Skorpion 131
 Somatopleura 163
 Somiten 162
 Sommerwurz 140
 Sparsamkeitsprinzip 35, 37, 39, 40, 42,
 42, 43, 48, 64f.
 Speiseröhre 53
 Spermestidae 174
 Sphenopsida 87
 Spießente 18
 Spitz-Wegerich 118
 Sporangienstellung 95
 Sproßdornen 133
 Staatenbildende Insekten 122
 Stabilimente 140
 Ständerpilze 176
 Stammart 32, 33
 Stammbusch 48
 Staphylinidae 132
 Staubblatttrudimente 123, 132, 168
 Steinfliegen 168
 Steißbein 103
 Sterilitätsbarrieren 125
 Sternalleisten 165
 Stockente 18
 Stratigraphie 94f., 95
 Strauß 113
 Streifung 123

- Strophantus* 37
 Stummelflügeligkeit 113, 131
 Subjektivität 45ff.
 subkutane Fettschicht 134
 Suboptimalität 72
 Substratbrüter 116f.
Succinea 131
 Sukkulente 35, 134
 Suprasternalleisten 165
 Symplesiomorphie 34, 34f.
 Synapomorphie 24, 25, 32, 34, 34f., 37, 38, 39, 40, 42, 91
Synchysidendron 91
Syrphus annulipes 18
 Systematik 81ff., 88, 96
 Systematik, phylogenetische 32ff., 39, 46, 82, 84
- T**
 Tabak 132
 Tagesrhythmus, Verlust 124
Talpa 110
T. caeca 110
T. europaea 110, 140, 165
Taraxacum 37, 168
T. officinale 168
 Tarsalia 171
Tarsipes 108
 Tarsus 172
 Taxon, phylogenetisches 32
 Taxonomie 83, 84
Teleogryllus oceanicus 130
 Teratologie 173
Teredo navalis 106
Termes panamaensis 150
 terminale Addition 150, 165
 Termiten 122, 145, 149, 150
 Testbarkeit 32, 61, 71, 85f., 119, 150
 Tethysmeer 144
 Tetrapodenaugen 95
 Thalattosaurier 143
 theologische Argumentation 69f.
 Theorieabhängigkeit 22, 23, 29, 109, 140, 150, 154, 157, 158, 167
 Theropoden 85
 Tibia 171f., 172, 177
 Tibiotarsus 172
 Tiefseefische 130
 Tiefseekrebs 131
 Tierbestäubung 118
 Tierverbreitung 118
Tilapia 117
T. melanotherum 117
T. tholloni 117
Tilia platyphyllos 164
Tithanethes albus 116
- Tintenfischaugen 95
 Torpedoform 18, 19
 Totipotenz 173
 Tracheata 87
 Tracheen 36
 transitorische Organe 149, 156
 Transplantationsexperimente 162, 171
Triadobatrachus massinoti 106
 Trimerophytina 87
 Trisomie 171
 Trochophora-Larve 38
 Troglobiont 116
 troglophil 116
 Tüpfelente 18
Typhlogarra 133
 Typologie 14, 25, 26, 28, 52, 63, 82, 94
- Ü**
 Überkreuzung von Speise- und Luftröhre 111
 überlappende Gene 160
 Ulme 117f., 117
Ulmus campestris 117
U. glabra 117f., 117
U. laevis 117f.
U. minor 117f.
 Umbelliferae 89, 97
 Umwegentwicklung 150, 160
 Uniramia 87
 Unschärfepinzipp 85
 unterirdisch lebende Säugetiere 126
 Unvollkommenheit 67ff., 74, 75, 76
 Unvollkommenheits-Argument 69ff., 76, 79, 99
 Uramphibium 20
 Ur-Landwirbeltier 42
 Urostyl 106
 Urwale 141ff., 143
- V**
Valeriana 37
 Variabilität 114, 115, 123, 125, 126, 131, 135, 140
 Vavilovs Gesetz 90, 97
 Verbreitungsmechanismen, Verlust 130
 Verdauungstrakt, Reduktion 122
 Verhaltensweisen, Rückbildung 124, 125
 Vervollkommnung 45
 Verwachsen der Augenlider 151
Villemoesia crucifera 131
 Vögel 20, 35, 37
 –, Evolution 85, 87
 Vollorgan 107, 109, 133, 147
 Vorderextremitäten der Wale 110
 Vorhersagbarkeit 73
- W**
Waldsteinia 118
 Wale 69, 103f., 108, 109, 110, 119, 138ff., 157, 164, 176
 –, Evolution 141ff.
 –, fossile 104, 141ff.
 Walroß 101
 Wanzen 114
 Warmblütigkeit 35
 Wasserassel 115, 124
 Wasserratte 101
 Wegerich 118
 Wegschnecke 131
 Weisheitszähne 123
 Widerlager 157
 Widerspruchsfreiheit 32
 Wiegebalz 136
 Windbestäubung 117, 118
 Windblütigkeit 120
 Windverbreitung 118
 Wirbellose 88, 91, 92
 Wirbeltierauge 112
 Wissenschaftstheorie 70f.
 Wolffscher Hügel 163
 Wurmfortsatz 101, 102, 102, 123
- X**
 Xiphophorini 136f., 137
Xiphophorus 136, 137
X. helleri 136
X. pygmaeus 136
- Z**
 Zähne, rudimentäre 104, 108, 123
 Zahnanlagen 104, 105, 149, 158
 Zahnarme 105
 Zahnschmelz 171
 Zahnwale 141, 143, 149, 163
 Zahnwalpenis 139
 Zauneidechse 162
 Zebra 123
 zebroide Streifung 175
 Zehen, rudimentäre 106
 –, überzählige 169
 Zentralnervensystem 151
 Zeugopodium 172
 Zimtente 174
 Zirkelargument 60
 Zirkelschluß 27, 47, 53
 Zivilisationskrankheiten 124
 Züchtung 131
 Zuchttiere 123
 Zweiflügler 107, 133, 133
 zweigeteilter Uterus 168
 zweizehige Pferde 167, 169
 Zwergmännchen 122
 Zwischenformen 94, 144

Michael Brandt

Gehirn – Sprache – Artefakte

Fossile Zeugnisse zum Ursprung des Menschen

Australopithecus, „*Homo*“ *habilis* und *Homo erectus* werden als die wichtigsten Zwischenstufen in der Entwicklung zum modernen Menschen betrachtet. Welche Hinweise geben die entsprechenden Fossilien und Artefakte zum Entwicklungsniveau von Gehirn, Sprache und Verhalten?

Die vorliegende Arbeit gibt zu dieser Thematik eine Darstellung der Ergebnisse und Diskussion der Forschung der letzten Jahrzehnte. Für die Beurteilung der Gesamtproblematik werden Schädelinnenausgüsse, Knochenüberreste und altsteinzeitliche Artefakte berücksichtigt.

Entgegen der verbreiteten Sichtweise der Evolution des Menschen als einen kontinuierlichen Entwicklungsprozeß ergeben die vorliegenden Daten eher ein diskontinuierliches Bild: Unumstrittene Übergangsglieder, die eine graduelle Transformation von den recht menschenaffenähnlichen Australopithecinen zu den echten Menschen belegen, sind bisher nicht zweifelsfrei dokumentiert. Damit ergibt sich die Perspektive, die echten Menschen und die Australomorphen jeweils eigenständigen Grundtypen zuzuordnen.

150 Seiten, 68 Abbildungen

Bestell-Nr. 393.547, ISBN 3-7751-3547-2



Michael Brandt

Der Ursprung des aufrechten Ganges

Zur Fortbewegung der plio-pleistozänen Hominiden

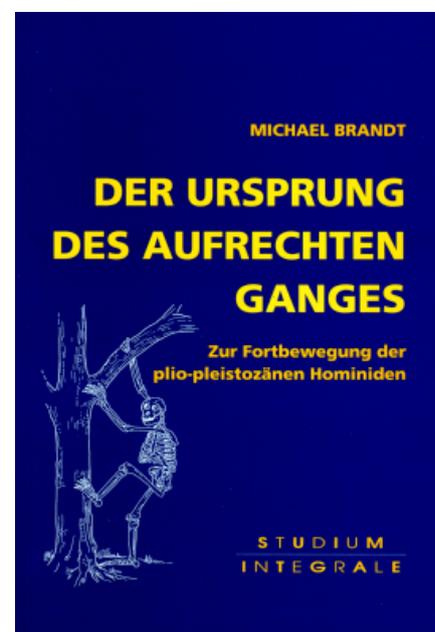
Die Entstehung des zweibeinigen Ganges ist ein Kernstück in allen Theorien zur Evolution des Menschen. Als wichtiges Bindeglied zwischen Menschenaffen und Menschen gilt *Australopithecus*, der neben zahlreichen großaffenähnlichen Merkmalen auch Anpassungen an den zweibeinigen Gang besitzt. Das Fortbewegungsrepertoire von *Australopithecus* wird allerdings kontrovers diskutiert. Das *Homo habilis* zugeordnete postcranielle Skelettmaterial weist Beziehungen teilweise zu *Homo*, aber auch zu *Australopithecus* auf.

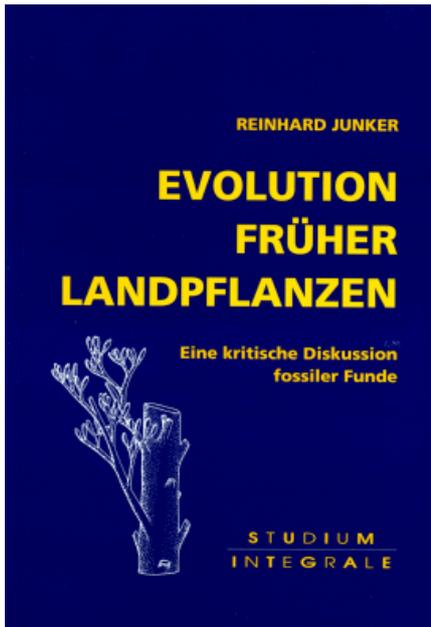
Diese Arbeit präsentiert eine Gesamtdarstellung unseres Wissen über die Fortbewegung der frühen Hominiden (Menschenartigen). Sie weist nach, daß entgegen der verbreiteten Sichtweise das unter den Primaten einmalige Fortbewegungsrepertoire der Australopithecinen dem des Menschen nicht besonders ähnlich ist.

168 Seiten, 123 Abbildungen, 10 Tabellen

Bestell-Nr. 392.357, ISBN 3-7751-2357-1

zu bestellen bei: Hänszler-Verlagsauslieferung,
Postfach, D-71087 Holzgerlingen
bestellen@haenszler.de





Reinhard Junker

Evolution früher Landpflanzen

Eine kritische Diskussion fossiler Funde

Die Fossilüberlieferung der ältesten Landpflanzen gilt als gute Stütze der Evolutionslehre. In diesem Buch werden die wichtigsten Pflanzengruppen des Devons vorgestellt.

Der Autor zeigt, daß – im Detail betrachtet – eine Rekonstruktion evolutionärer Abfolgen früher Landpflanzen kaum möglich ist. Die Formengruppen sind weniger stammbaumartig, sondern vielmehr netzartig miteinander verbunden, was der Vorstellung einer Abstammung nicht entspricht.

Eine bemerkenswerte Fallstudie zur Aussagekraft der Evolutionslehre im Bereich der Paläontologie.

88 Seiten, 53 Abbildungen, 11 Tabellen

Bestell-Nr. 392.666, ISBN 3-7751-2666-X



Reinhard Junker

Samenfarne – Bärlappbäume – Schachtelhalme

Pflanzenfossilien des Karbons in evolutionstheoretischer Perspektive

Kann man an Fossilien Makroevolution ablesen? Betrachtet man die Abfolge der fossilen Überlieferungen der größeren Tier- und Pflanzengruppen, so gibt es dafür durchaus starke Argumente. Betrachtet man jedoch Fossilabfolgen *innerhalb* einzelner größerer Gruppen, zeigt sich regelmäßig ein anderes Bild: Evolutionäre Abfolgen können anhand der Fossilüberlieferung kaum begründet werden. Darüber hinaus sind evolutionäre Zusammenhänge zwischen größeren Gruppen ebenfalls anhand von Fossilien nicht zu klären. Dies zeigt der Autor anhand von drei Pflanzengruppen, die vornehmlich im Karbon fossil überliefert sind. Wie das „Vorgängerbuch“ des Autors über die devonische Pflanzenwelt liefert es Biologen und biologisch Interessierten wertvolle Hintergrundinformationen aus der Paläontologie, die zu kennen in der Auseinandersetzung um „Evolution und Schöpfung“ sehr nützlich sind.

144 Seiten, 89 Abbildungen, 15 Tabellen

Bestell-Nr. 393.631, ISBN 3-7751-3631-2

zu bestellen bei: Hänszler-Verlagsauslieferung,
Postfach, D-71087 Holzgerlingen
bestellen@haenszler.de

