

# 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. 2). Der Vergleich der Organismen deckt eine abgestufte Ähnlichkeit auf, die es erlaubt, die Lebewesen in einer hierarchischen Weise taxonomisch zu ordnen (Abb. 1). 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 erklärt. Die (homologen) Ähnlichkeiten der Lebewesen werden häufig sogar als besonders wichtige Indizien für die Evolutionstheorie gewertet, insbesondere in Lehr- und Schulbüchern.<sup>1</sup> (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.

## Ursachen für Ähnlichkeit

Im folgenden werden zunächst unterschiedliche Ursachen für Ähnlichkeiten zwischen Lebewesen vorgestellt (Abb. 3).

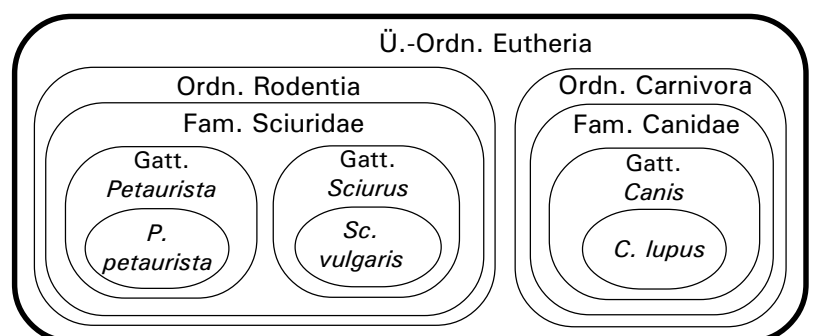
### „Zufall“

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. 4). 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 abstammungsbeding-

Abb. 1: Ordnung der Lebewesen in einem hierarchischen System, am Beispiel von Riesengleithörnchen (*P. petaurista*), Eichhörnchen (*Sc. vulgaris*) und Wolf (*C. lupus*). (Nach PETERS & GUTMANN 1971)



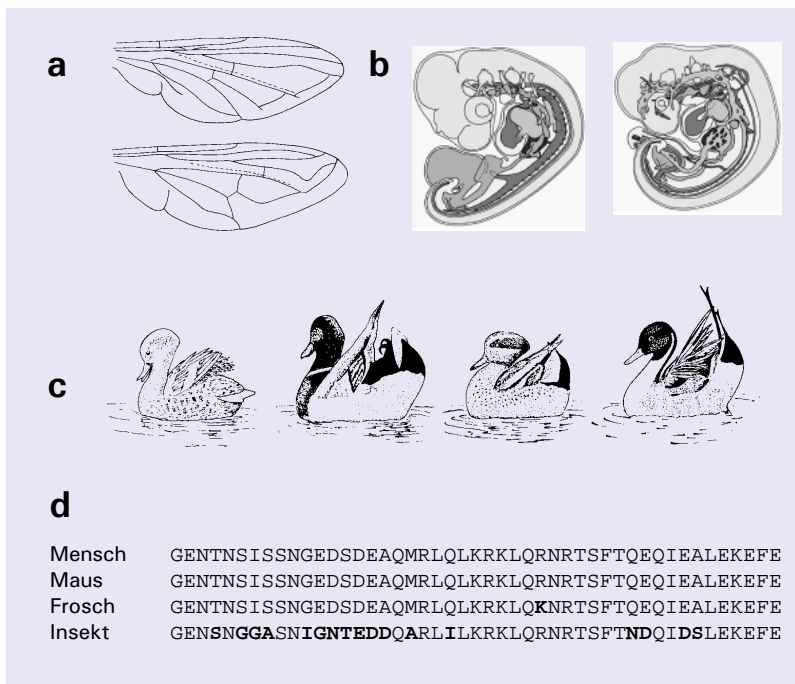


Abb. 2: Beispiele von Ähnlichkeiten: a) morphologisch, am Beispiel des Flügelgeäders der Schwebfliegen *Syrphus annulipes* (oben) und *Eristalomyia tenax*; b) embryologisch am Beispiel des Pharyngulastadiums von Vogel (links) und Mensch; c) ethologisch am Beispiel der Balzbewegung „Kurzhochwerden“ bei Männchen der Tüpfelente, Stockente, Krickente und Spießente; d) biochemisch am Beispiel der Aminosäuresequenz der „eyeless“-ähnlichen Homeobox-Proteine aus verschiedenen Organismen. (a und c aus W. SUDHAUS & K. REHFELD, Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Gustav Fischer Verlag © Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1992; b und d aus JUNKER & SCHERER 2001)

te, 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. 5), das scheinbar unabhängig von der Funktionsweise der Extremität einen einheitlichen Bauplan erkennen läßt. Hier könnte man argumentieren, daß ein Flügel oder ein Grabbein aufgrund unterschiedlichster Funktionen dieser Strukturen ebenso unterschiedliche Knochengerüste aufweisen sollten. Das ist aber bekanntlich 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. 5 und 6, Tab. 1; zur Definition und Erkennung von Homologien s. u.; zu Einschränkungen des Lagekriteriums s. z. B. SATTLELER [1988]: Es gibt Fälle, in denen sich Homologiebestimmungen nach dem Lagekriterium mit Bestimmungen nach dem Qualitätskriterium widersprechen).<sup>2</sup>

In jüngerer Zeit ist die Homologiediskussion wieder stark aufgeflammt, da sich mehr und mehr zeigt, daß keine Kongruenz zwischen homologen Genen, homologen Entwicklungswegen und homologen Adultstrukturen besteht. Daher wird nach neuen, möglichst umfassend anwendbaren Definitionen gesucht, doch diese Suche erweist sich als schwierig.

**Deutung durch Evolution.** Evolutionstheoretisch werden funktionell nicht erklärte Ähnlichkeiten dieser Art durch das Beibehalten evolutiv erworbener Strukturen erklärt. „Homology ... has to do with what is conserved in evolution“ (ROTH 1991). Die durch Evolution erworbene Komplexität angelegter embryologischer Grundmuster verhindere eine beliebige Wandelbarkeit der Organismen: weitere Evolutionswege werden dadurch kanalisiert. Dadurch treten homologe Ähnlichkeiten auf, die von

den analogen, bloß funktionsbedingten und allein durch die Wirkung von Umwelteinflüssen hervorgerufenen Ähnlichkeiten unterschieden werden. Diese Vorstellung läuft im Rahmen evolutionstheoretischer Hypothesen darauf hinaus, daß es im Fluß des Werdens eine gewisse Konstanz gibt, die sich in Homologien bemerkbar macht. Prägnant formuliert: „Homology is 'what remains unchanged in the face of change' (STEVENS, 1984) or evolutionary time“ (HALL 1995, 29) (vgl. Abb. 7). Dieses Verständnis findet sich auch bei DARWIN (1859) in dem oft zitierten Satz: „I believe ... that propinquity of descent, – the only known cause of the similarity of organic beings, – is the bond, hidden as it is by various degrees of modification, which is partially revealed to us by our classifications.“

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

Die Möglichkeit der Deutung von Ähnlichkeiten durch Schöpfung wird in der Biologie seit langem nicht mehr diskutiert (oder nur im Rahmen historischer Darstellungen behandelt). Dennoch gibt es keine zwingenden empirischen Gründe für den Ausschluß dieses Deutungsrahmens. Hierzu soll kurz 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 Argumentation 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 weiter unten). Die Deutung des Ähnlichkeitsmusters der Lebewesen durch Ursprungstheorien erfolgt deduktiv, d. h. unter Vorgabe einer bestimmten Rahmentheorie. Die hier angeschnittene komplexe Problematik soll an dieser Stelle nicht weiter vertieft werden.

Die Idee, daß es Konstanten der Form unabhängig von Umweltbedingungen und darauf zuge-

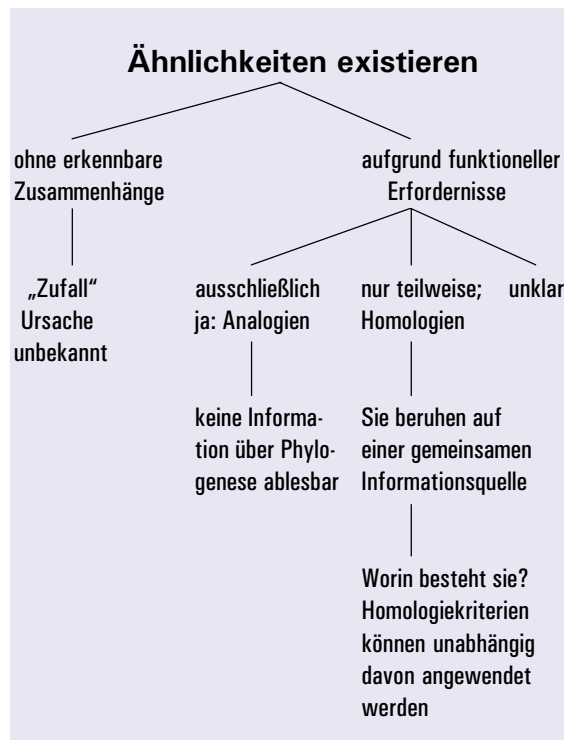


Abb. 3: Ursachen für Ähnlichkeiten (Erläuterungen im Text)

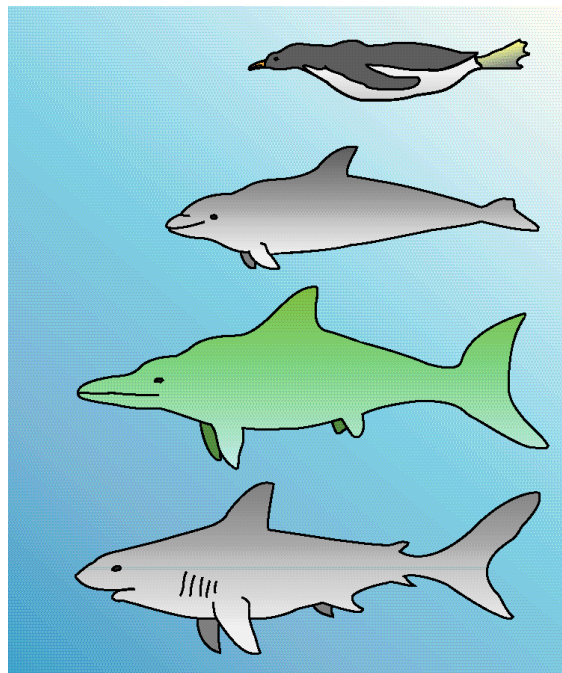


Abb. 4: Analogie als Übereinstimmung der Körperform am Beispiel der Torpediform von Haifisch, Ichthyosaurier, Delphin und Pinguin (von unten; nach WUKETTITS 1982).

schnittenen speziellen Anpassungen gebe, wurde schon vor dem Aufkommen der Evolutionstheorie geäußert. Auch die vorevolutionäre Morphologie suchte nach Konstanten in den Gestalten der Lebewesen, um sie von den Anpassungen zu unterscheiden.<sup>3</sup> 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.<sup>4</sup> Daraus wird deutlich, daß die Erkenntnis, es gebe Konstanten in den Strukturen der Lebewesen, die nicht funktionell erklärt (erklär-

## Theorieabhängigkeit der Deutung von Homologien

Abb. 5: Das klassische Beispiel für homologe Strukturen nach dem Kriterium der Lage: das Knochengerüst der Vorderextremitäten der Landwirbeltiere (von oben: Vogel, Fledermaus, Mensch, Leopard, Reh). Ausgangspunkt nach evolutionärer Vorstellung ist ein Uramphibium, welches das „Strickmuster“ des Knochengerüsts erworben hatte. In der weiteren Wirbeltierevolution konnte das Grundmuster trotz unterschiedlichster Funktionen nur noch abgewandelt, aber nicht mehr grundlegend neu „konstruiert“ werden.



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

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

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

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

bar?) 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). Das Herauslesen von Hinweisen auf phylogenetische Zusammenhänge wäre damit grundsätzlich in Frage gestellt.

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. 5) annimmt? Tatsächlich könnten die Knochengerüste des Grabbeins des Maulwurfs oder des Vogelflügels doch die jeweils optimalen Lösungen der betreffenden Konstruktionserfordernisse sein. Diese Möglichkeit kann kaum ausgeschlossen werden. Dazu müßte man nämlich zeigen, daß ein anders gebautes Knochengerüst die erforderlichen Funktionen besser erfüllt als die verwirklichte Form. 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 Konstruktionserfordernissen 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 Umbauten 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.)

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 Morphologie die nicht-

funktionelle Deutung von Homologien zur Typusabgrenzung eine dominierende Rolle.<sup>5</sup>

### 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.<sup>6</sup> 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.

### Definition und Erkennung von Homologien

Homologien (genauer: ein Teil der Homologien, nämlich die Synapomorphien, s. u.) 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.

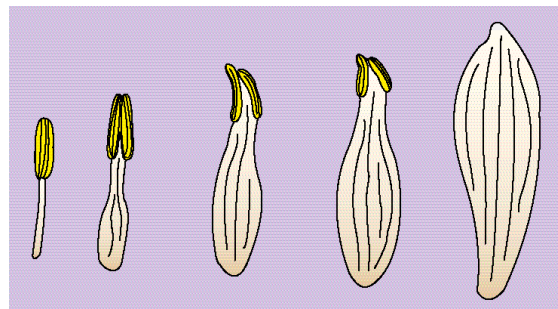


Abb. 6: Das Homologie-Kriterium der Kontinuität am Beispiel des Übergangs von Staubblättern zu Kronblättern durch Verbreiterung der Filamente bei der Seerose. (Nach OSCHÉ 1972)

### Definitionen

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

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. 5 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

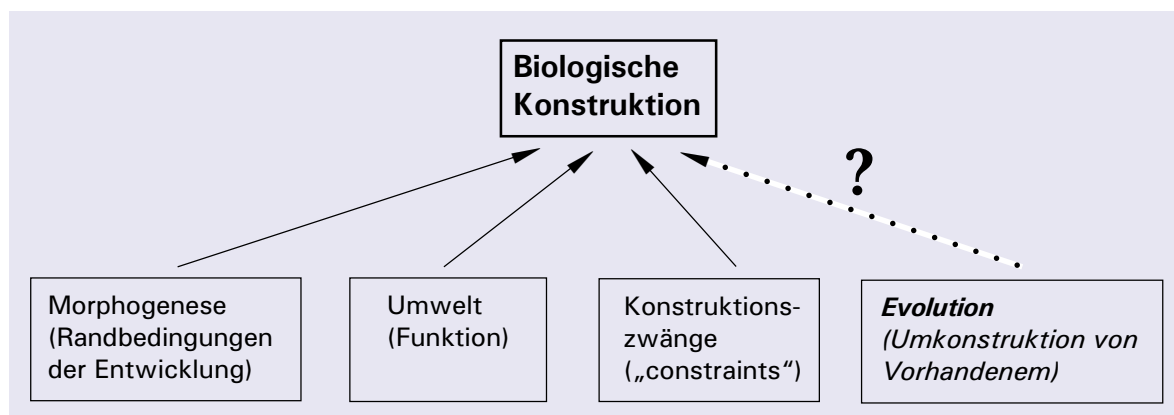


Abb. 7: Biologische Konstruktionen müssen verschiedene Randbedingungen erfüllen. Ist es notwendig, zum Verständnis biologischer Konstruktionen auch auf Evolution zurückzugreifen? (Nach VOGEL 1989a, verändert)

1991; HASZPRUNAR 1992; Hervorhebungen nicht im Original).

Diese umfassenderen Definitionen haben den Sinn und den Vorteil, daß mit ihnen auch Homomorphismen (serielle Homologien, z. B. Ähnlichkeiten zwischen den Vorder- und Hinterextremitäten), Symmetrien und sexuelle Homologien (Sexualdimorphismen; Ähnlichkeiten zwischen den Geschlechtern) erfaßt werden können. Sie verzichten im Gegensatz zur phylogenetischen Definition auf die Bestimmung (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 verringern. 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).<sup>8</sup>

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. 2, Tab. 1), 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).<sup>9</sup> So wurden erstaunliche Homologiefeststellungen in „vorphylogenetischer“ Zeit unabhängig von der DARWINSchen Deszendenztheorie getroffen, z. B. die REICHERTSche Theorie über die Homologisierung der Gehörknöchelchen der Säugetiere mit Kiefergelenkknochen der Reptilien im Jahre 1837 (vgl. ULLRICH 1994) oder die Homologisierung der Pollensäcke und Samenanlagen der Samenpflanzen mit den Mikro- und Makrosporangien der Farne durch HOFMEISTER im Jahre 1851 (vgl. z. B. EHRENDORFER 1991, 699). Oft wird von einem „biologischen Homologiekonzept“ („transformational homology“) gesprochen, wenn bei der Homologiebestimmung nur Bezug auf biologische Kriterien, nicht aber auf (hypothetische) stammesgeschichtliche Verhältnisse genommen wird. Im letzteren Fall ist von „phylogenetischen Homologien“ („taxic homology“; Synapomorphien) 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). Diese 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 nachfolgendes Kapitel.) 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? Im folgenden sollen 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.<sup>10</sup> 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 bestimmbareren 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 OSCHER 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. OSCHER (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.“<sup>11</sup> 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).<sup>12</sup> 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.<sup>13</sup> Nach Auffassung von RIEPPEL (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 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, 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).

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.<sup>14</sup> Es sei verkehrt zu meinen, Homologieforschung könne unabhängig von anderen biologischen Ideen betrieben werden.

## 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. 8). 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.

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

## 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 unab-

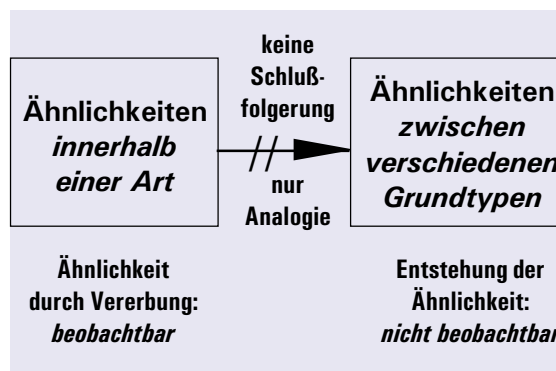


Abb. 8: Von der Ursache für Ähnlichkeit innerhalb einer Art kann nicht zwingend auf dieselbe Ursache bei grundtypübergreifenden Ähnlichkeiten geschlossen werden.

hängig voneinander entstanden, gäbe es keinen Grund, weshalb sie homologe Ähnlichkeiten aufweisen 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).<sup>15</sup>

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, 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 evolutions-theoretischen 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.

## Anmerkungen

- <sup>1</sup> 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).

SEWING (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).

<sup>2</sup> 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 Phyllocladum partiell homolog zu einem Blatt und zu einem Sproß (SÄTTLER 1996, 577).

<sup>3</sup> 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).

<sup>4</sup> Über AGASSIZ schreibt RIEPPEL (1988a, 146): „Louis Agassiz for instance, in his *Essay on Classification* (1859), was quick to point out that the law of 'Conditions of Existence' would not explain why a microcosm such as a drop of water, surely a homogeneous medium, should contain animal life of great diversity: ... Conversely the concept of adaptation left unexplained why the same type should preserve its essential structure and similarity in representatives which occupy different ecological niches or show widely disjunct or worldwide distribution.“ ... „The quintessence is: in all these animals and plants there is one side of their organization which has an immediate reference to the elements in which they live, and another which has no such connection; and yet it is precisely that part of the structure of animals and plants, which has no direct bearing upon the conditions in which they are placed in nature, *which constitutes their essential, their typical character*‘ (Agassiz, 1859: 47). This is the aspect of organization seized upon

modern structuralism, investigating the causes of the distinctiveness of the type and explaining it by developmental constraints. The concept of an idealistic *bauplan* is thereby replaced by the empirical concept of generative mechanisms of form (SHUBIN and ALBERCH, 1986)“ (RIEPEL 1988a, 146; die Hervorhebung im Zitat von AGASSIZ nicht im Original).

<sup>5</sup> Daß Ähnlichkeit nicht theorieunabhängig als Indiz für gemeinsame Abstammung 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).

<sup>6</sup> 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. 16). Damit wäre phylogenetischen Rekonstruktionen die theoretische Basis entzogen, da diese mit der Bestimmung synapomorpher Homologien beginnen. (Zum Begriff „Synapomorphie“ s. u.)

<sup>7</sup> 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.“

<sup>8</sup> „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“ (RIEPEL 1994, 64).

<sup>9</sup> „Pattern analysis is concerned with logical relations of homology, and hence is static and ahistorical“ (RIEPEL 1988a, 126).

<sup>10</sup> 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 unab-

hängige Erkenntnis der Abstammung!“

<sup>11</sup> *scala rerum*: Stufenleiter der Naturgegenstände

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

<sup>13</sup> 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.“

<sup>14</sup> „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).

<sup>15</sup> „... 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).

## Literatur

Die Literaturangaben zu diesem Kapitel finden sich ab Seite 36.

# 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) tritt jedoch eine Reihe von Schwierigkeiten auf, die auf grundlegende Probleme evolutionärer Deutungen des Ähnlichkeitsmusters der Lebewesen verweisen.

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.

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 erforderlich ist. Daraus wurde gefolgert, daß es den „Homologiebeweis“ der Evolution nicht gibt. Dennoch steht der Ähnlichkeitsbefund einer evolutionstheoretischen Deutung offen. Im folgenden soll anhand einschlägiger Befunde zur Ähnlichkeit der Organismen geprüft werden, wie gut sich die 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.

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

### Problemstellung

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

gibt 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. 9). 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. 10; 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.<sup>1</sup>

Evolutionäre Arten werden nicht durch Merkmale definiert, sondern durch den (hypothetischen) Bezug auf den unmittelbaren Vorfahren und auf den nächsten Gabelungspunkt (Abb. 9). 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. 11). 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 diesem 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.).

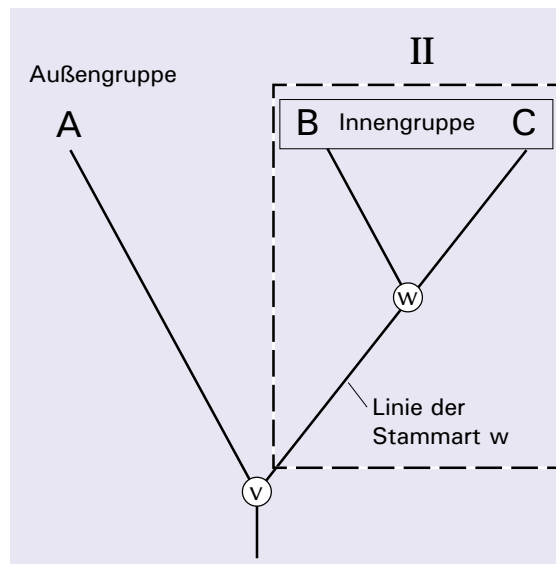


Abb. 9: Demonstration einer „evolutionären Art“ und einer „Abstammungsgemeinschaft“. Eine evolutionäre Art verläuft von der Aufspaltung einer Art bis zur nächsten Trennung – unabhängig vom Ausmaß des postulierten evolutiven Wandels; in der Abbildung also von v bis w. Auch wenn sich nach der Aufspaltung 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)

### 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. 12; 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,

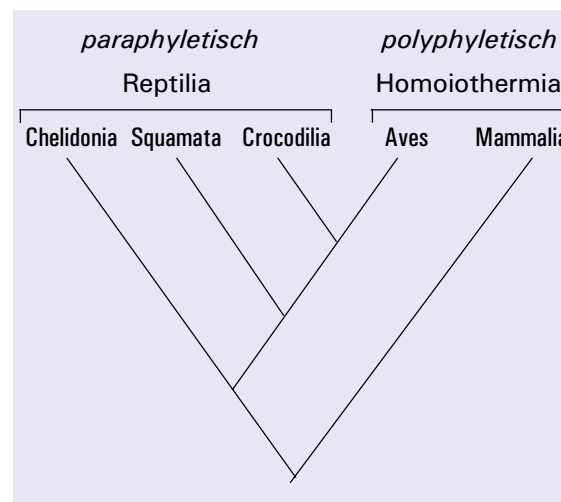
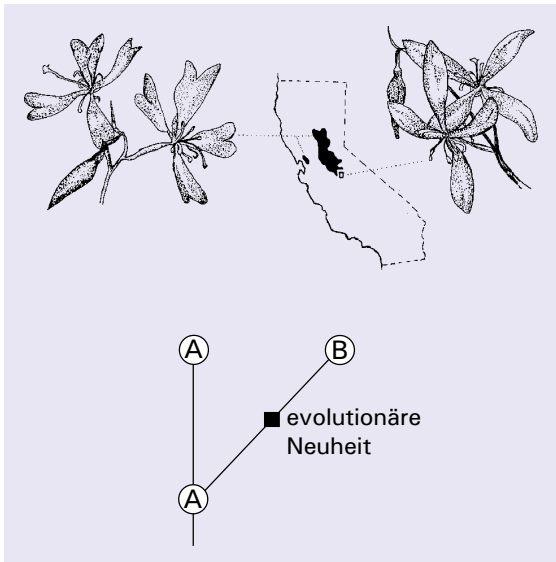


Abb. 10: Eine traditionelle Klassifikation der Amniota. Die Reptilia bilden im cladistischen System eine paraphyletische Gruppe, da sie nicht durch Synapomorphien (vgl. Abb. 12) gekennzeichnet ist, die nur bei ihnen vorkommen. Vögel und Säugetiere könnten als homoiotherme (gleichwarme) Tiere in eine gemeinsame Gruppe gestellt werden, doch aufgrund der Verteilung vieler anderer Merkmale wird die Homoiothermie als konvergent entstanden gedeutet. Die Homoiothermia sind daher polyphyletisch.

Abb. 11: 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).



2. als **Symplesiomorphien**; sie beziehen sich auf Homologien *verschiedener* Abstammungsgemeinschaften,<sup>2</sup>

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 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

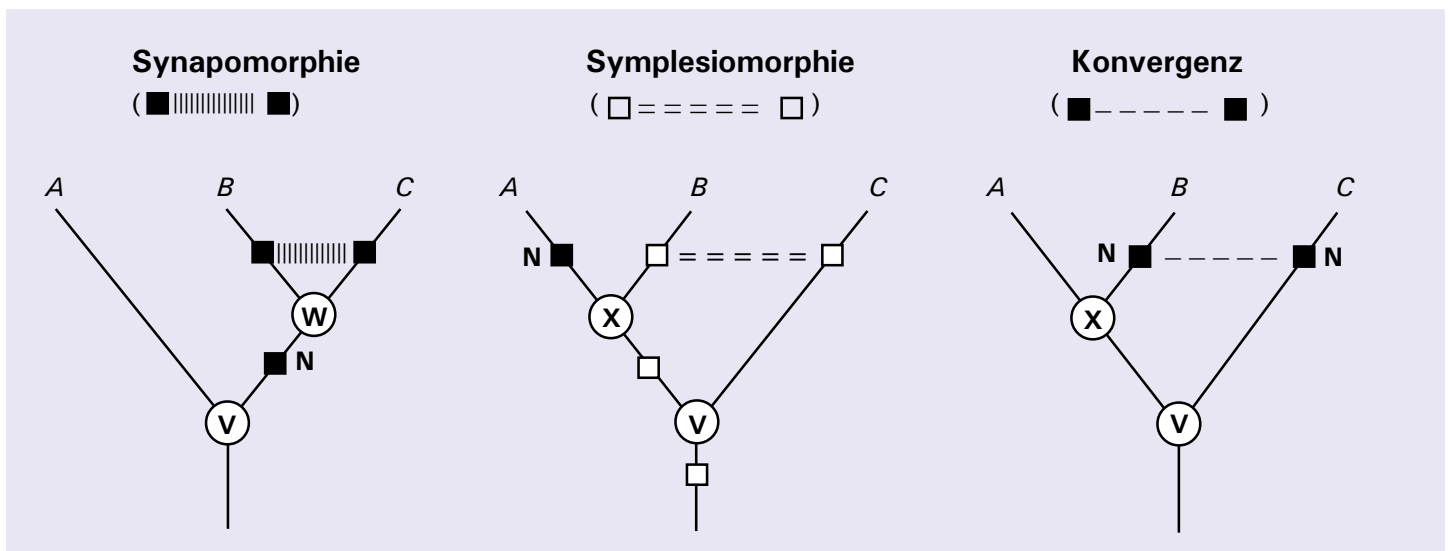
nur für Parallelismen verwendet (LANKESTER 1870; vgl. OSBORN 1902; NAEF 1926, 414). Auch in der deutschsprachigen Literatur taucht mittlerweile der Begriff „Homoplasy“ mehr und mehr auf und wird im weiten Sinne verwendet (RIEPEL 1999, 21). Da dieser Begriff bislang eher selten gebraucht wird und in zahlreichen hier zugrundegelegten Publikationen das 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 Symplesiomorphien ist nur unter Angabe des taxonomischen Niveaus möglich. Die unterschiedliche Bezeichnung verdeutlicht nur das Bezugssystem. Ein Beispiel: Fangbeine bestimmter Insekten sind apomorph, aber auch homolog zu Gliederbeinen, die nicht so spezialisiert gebaut sind. D. h.: Das entsprechende homologe Organ (hier: Gliederbein) kommt auch bei anderen Taxa vor, die die betreffende Synapomorphie (hier: Fangbein) nicht besitzen. *Innerhalb* einer speziellen Gruppe der Fangschrecken sind die Fangbeine jedoch plesiomorph, bezüglich der Nicht-Fangschrecken (also „außerhalb“) 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.<sup>3</sup> Wie kann dennoch zwischen Homologien und Konvergenzen (und Parallelismen) unterschieden werden? Es geschieht durch Abzählung (und evtl. Gewichtung, s. u.) von jeweils zu postu-

Abb. 12: Drei Möglichkeiten der Ursachen für Übereinstimmungen zwischen zwei Arten bzw. Abstammungsgemeinschaften (B und C). N = evolutionäre Neuheit. (Nach Ax 1988)



lierenden 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).<sup>4</sup>

Im Rahmen phylogenetischer Deutungen werden Homologien also nicht bzw. nicht allein durch biologische Kriterien bestimmt, sondern auch durch die Verteilung der Merkmale im Dendrogramm.<sup>5</sup> Die Merkmale selber verraten einen möglicherweise homoplastischen Charakter nicht; sie sind erst im Nachhinein ggf. als homoplastisch bestimmbar.<sup>6</sup> 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).

### 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. 13), das Vorkommen eines Brustbeinkiels bei Vögeln, Flugsauriern und Fledermäusen (Abb. 14), 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 CO<sub>2</sub>) und sukkulente Pflanzen. Weiter können zahlreiche Bestäubungs- und Verbreitungsmechanismen von Samen und Früchten

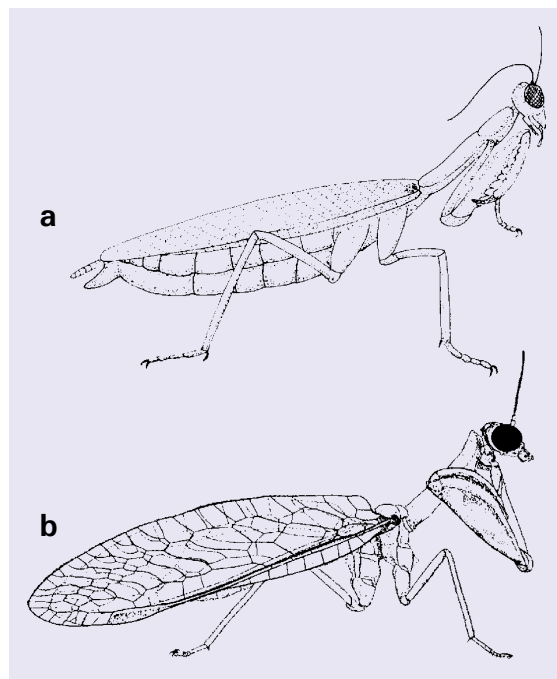


Abb. 16: Frappierend ähnlich gebaut und evolutionstheoretisch dennoch als Parallelentwicklung zu deuten sind die Fangbeine bei den Fangschrecken und den Netzflüglern. *a* Fangschrecke Mantis religiosa, *b* Fanghafte Mantispa styriaca. „Beide Taxa stimmen zudem in der dreieckigen Kopfform mit weit auseinandergerückten 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)

(z. B. Federschweifflieger- und Schirmchenbau, Angelhaken-Mechanismen etc. in nicht näher verwandten Pflanzenfamilien; Abb. 15) 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.<sup>7</sup>

MOORE & WILLMER (1997) zeigen in einer Übersichtsarbeit auf, daß auch bei den Wirbellosen Konvergenzen weit verbreitet sind und daß das Ausmaß an Konvergenzen stark unterschätzt worden ist.<sup>8</sup> 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 Phylogenie 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.<sup>9</sup>

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 Pattsituatio-

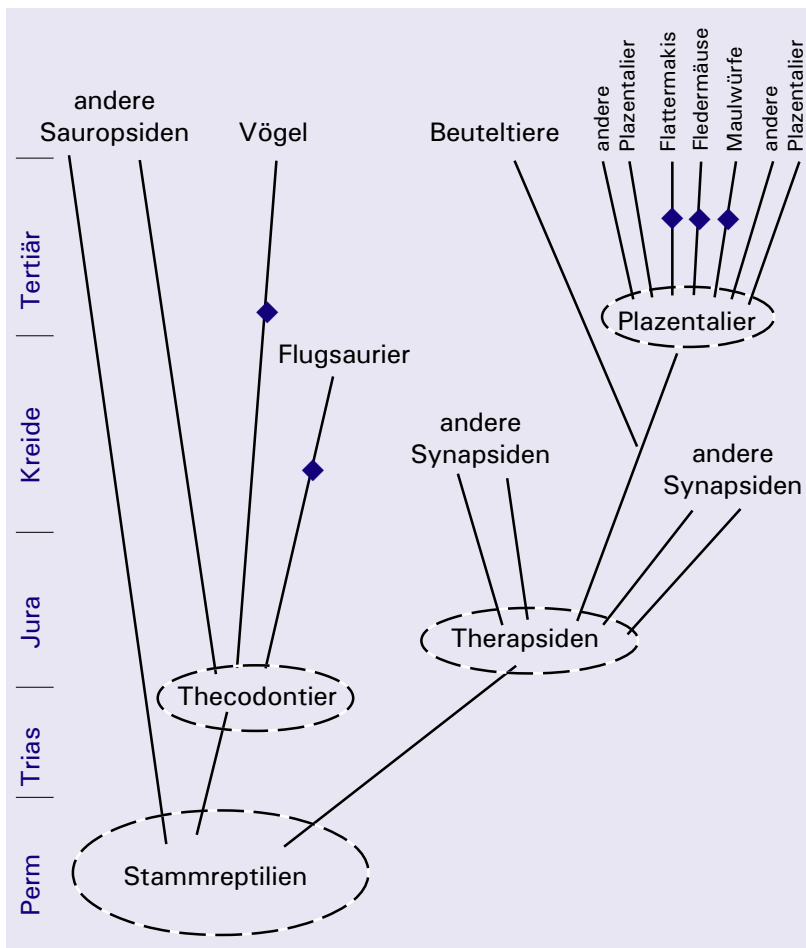


Abb. 14: Vereinfachter Stammbaum mit der Position der Organismengruppen, die einen Brustbeinkiel besitzen (◆). Eine homologe Bildung kommt bei Vögeln, Flugsauriern, Flattermäusen, Fledermäusen und Maulwürfen vor; sie muß trotz vergleichend morphologisch begründbarer Homologie phylogenetisch konvergent 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.

nen, 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.

### 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 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 vorigen 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. 12; Abb. 17).

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. 16; Abb. 17; 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 der Ähnlichkeit der Einzelstrukturen. (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).<sup>10</sup> 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 Disposition“ (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 Lepspondylen (frühe Amphibien). Laut CARROLL (1999, 47) ähneln viele abgeleitete Merkmale in verschiedenen Linien der karbonischen Lepspondylen 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.<sup>11</sup> CARROLL weist in seinem Beitrag auch

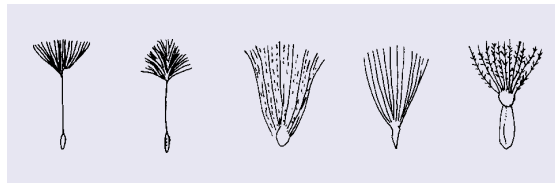


Abb. 15: Konvergente Ausbildung von Flugaaren an Samen, von links: Korbblütler (*Taraxacum*), Hundsgiftgewächs (*Strophantus*), Sauergras (*Eriophorum*), Nachtkerzengewächs (*Epilobium*) und Baldriangewächs (*Valeriana*). (Nach SUDHAUS & REHFELD 1992).

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.<sup>12</sup>

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 die Untersuchung ganzer in der (ontogenetischen) Entwicklung individualisierter Strukturen unterschieden werden müsse. Dort sei eine mehrfache Ent-

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

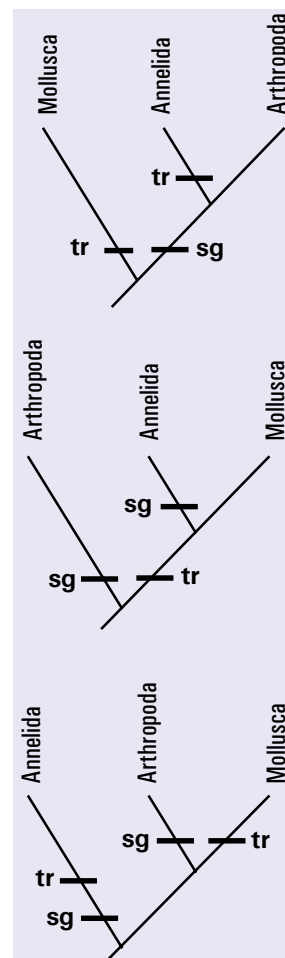
  

Merkmale	Taxa		
	Mollusca	Annelida	Arthropoda
Trochophora-Larve	+	+	-
mesodermale Segmentation	-	+	+
Hämocyanin-Atmungspigmente u.a.	+	-	+

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

Links daneben mögliche Cladogramme zum unteren Beispiel. Das unterste Cladogramme 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).



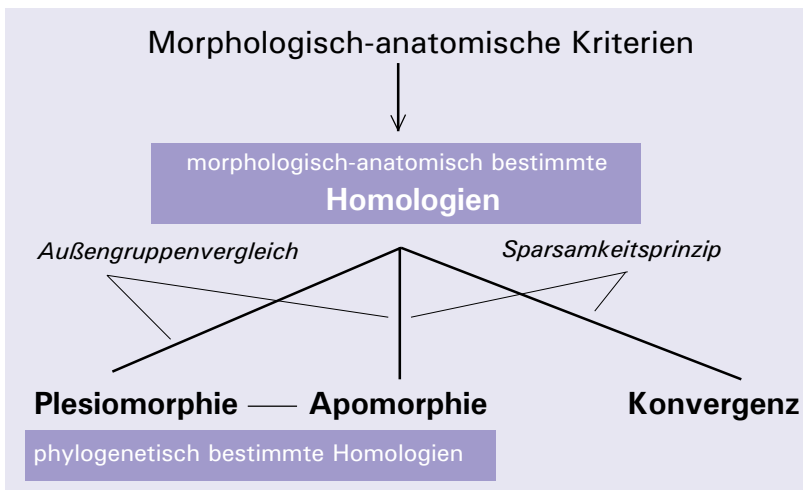


Abb. 16: Der Begriff „Homologie“ kann unterschiedlich gebraucht werden, je nachdem, ob er morphologisch-anatomisch oder phylogenetisch definiert wird. In der phylogenetischen Systematik werden Merkmalsübereinstimmungen nach bestimmten „Arbeitsvorschriften“ nach Apomorphien, Plesiomorphien und Konvergenzen unterschieden (Abb. 12). 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).

stehung ziemlich selten (CARROLL 1999, 62f.). Weiter oben wurde demgegenüber jedoch vermerkt, daß bei Wirbellosen in zahlreichen Fällen auch „übergeordnete Strukturen“ konvergent entstanden sein müssen (MOORE & WILLMER 1997).

**Die zwei Schritte der phylogenetischen Systematik.** Das Dargestellte kann so zusammengefaßt werden (vgl. Abb. 17): 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.

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.).

### Konsequenzen

Die geschilderten Beispiele haben weitreichende Folgen: Wenn nach bestimmten Kriterien erkannte Homologien sich auch als Konvergenzen herausstellen können (vgl. Abb. 17; Tab. 2), ist die übliche Schlußfolgerung vom Vorliegen einer Homologie auf gemeinsame Abstammung nicht mehr mög-

lich. Damit wird noch einmal deutlich, daß es den Homologiebeweis der Evolution nicht gibt (vgl. das vorige Kapitel). „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.

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, 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 Ähnlichkeitsindizes 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.

### 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 Moosen 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.<sup>13</sup> MISHLER et al. hoffen, daß bei genügender Datenmenge sich unterschiedliche Konvergenzen „neutralisieren“ und sich dadurch ein Trend in Richtung des tatsächlichen Phylogeneseverlaufs herauskristallisiert.<sup>14</sup> 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 kristallisierte sich jedoch deutlich eine bestimmte phylogenetische Rekonstruktion heraus. Weitere Daten könnten das bisherige Ergebnis vielleicht untermauern, so die Autoren.<sup>15</sup> 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.<sup>16</sup> 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.; RIEPEL 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. 18). *Consensus trees* sind häufig schlecht aufgelöst, d. h. es gibt Polytomien (Mehrfachaufzweigungen) statt Dichotomien (Gabelungen); die Visualisierung 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.<sup>17</sup> 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

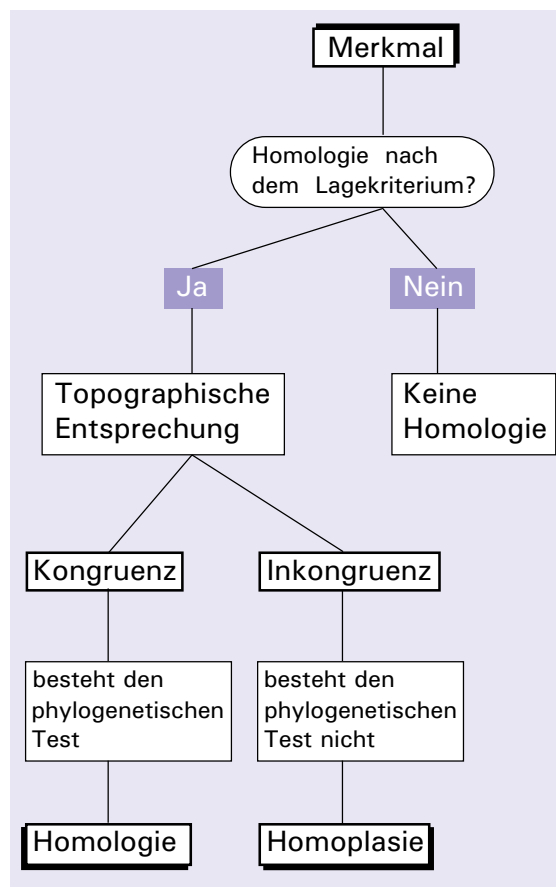


Abb. 17: Das Verhältnis nach biologischen Kriterien ermittelter homologer Organe („topographische Entsprechung“) zu phylogenetisch bestimmten Homologien und Homoplasien. (Nach RIEPEL 1988, leicht verändert)

und den Zusammenhang zwischen Phylogenie und den Merkmalen der Phänotypen schwächen.<sup>18</sup> Ähnlich äußert sich RIEPEL (1999, 84): „Werden große Datenmengen untersucht, kann der Grad von Homoplasie 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.“

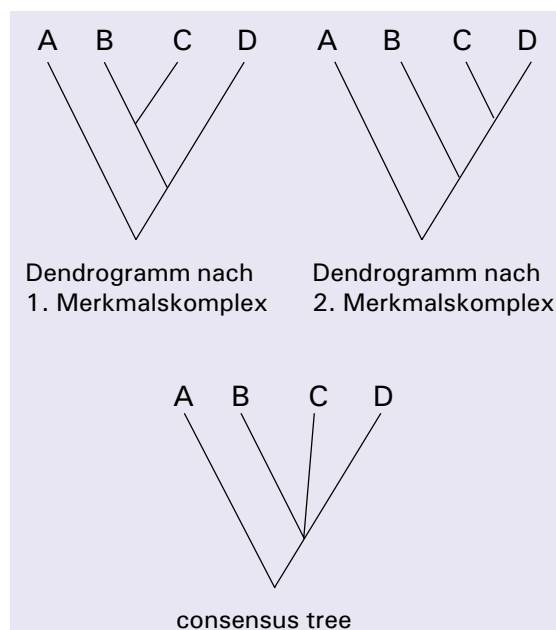
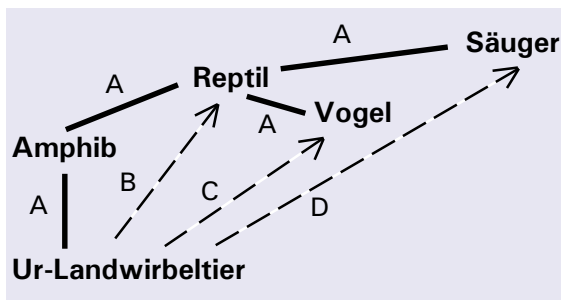


Abb. 18: Konstruktion des *consensus tree* aus zwei teilweise inkongruenten Dendrogrammen. Der *consensus tree* ist nur teilweise aufgelöst.

Abb. 19: 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)



### 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-Niveaus. 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.

### 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 von erwartenden Kanalisierungen des Organismenwandels kann (muß) mit „Umwegen“ gerechnet werden (vgl. Abb. 19). NELSON & PLATNICK (1981, 39) halten es für nicht entscheidbar, ob Evolution immer, manchmal oder gar niemals die sparsamsten Wege geht.<sup>19</sup>

Die Senckenbergische Arbeitsgruppe für Phylogenetik (Frankfurt/M)<sup>20</sup> 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“.<sup>21</sup> 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 denk-

bar, 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 Beispiel 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.<sup>22</sup> RIEPPEL (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. DULLEMELIER 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.).<sup>23</sup> 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.“<sup>24</sup>

## 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 Berücksichtigung 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.

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 Evo-

lution 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.<sup>25</sup>

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 Evolutionszeitraum 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. 9) soll klären, ob das betrachtete Merkmal abgeleitet oder ursprünglich ist bzw. auf welchen Merkmalspartner Entsprechendes zutrifft. Die Ausprägung des Merkmals in der Außengruppe wird dann gegenüber der Ausprägung in der Innengruppe als ursprünglich gewertet. Daraus wird die Lesrichtung abgeleitet. Je nach Verteilung der Merkmale können auf diesem Wege jedoch u. U. verschiedene Richtungen plausibel gemacht werden. Als Beispiel kann der Besitz von Brutbeuteln bei Säugetieren genannt werden. Unter den Säugern besitzen die Kloakentiere und Beuteltiere diese Struktur, nicht aber die Plazentalier. Durch den Außengruppenvergleich ist nicht sicher zu entscheiden, ob dieses Merkmal bei diesen beiden Tiergruppen (konvergent) neu erworben wurde (dann handelte es sich um ein abgeleitetes Merkmal) oder ob bei den Plazentaliern eine Reduktion vorliegt (dann wäre der Brutbeutel innerhalb der Säugetiere als ursprünglich zu werten) (vgl. Ax 1988).

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.

## 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, 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).<sup>26</sup> 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).

WAGNER (1996, 36) gibt zu bedenken: „Jede phylogenetische Studie beginnt mit einer gedanklichen Aufteilung des Organismus in Einheiten der Beschreibung oder Merkmale“ (vgl. STEVENS 1991; WAGNER 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. WAGNER schlägt vor, Homologien als modulare Einheiten der evolutiven Transformation zu verstehen.

### „Ursprünglich“ und „abgeleitet“

Die Bestimmung abgeleiteter Merkmale (Apomorphien), die der phylogenetischen Systematik zugrundeliegen, ist nicht objektiv möglich. 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).

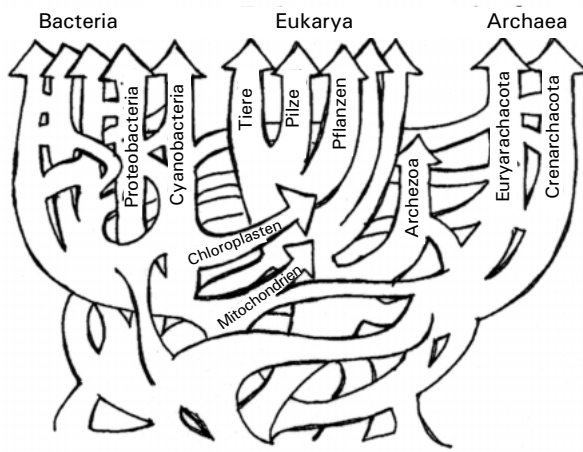
Die Polarität der Merkmale (primitiv © abgeleitet) wird aufgrund ihrer Verteilung unter den Taxa festgelegt, nicht aufgrund stratigraphischer Daten in der Paläontologie (BENTON 1998, 398). Stammbäume könnten eigentlich dadurch ihre Wurzel erhalten, daß man das älteste Fossil an ihre Basis stellt, aber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

DULLEMELJER (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“ (DULLEMELJER 1980, 172).

### Merkmalsgewichtung

Wie 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.

Abb. 20: 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)



### Die Bestimmung der Außengruppe

Die Außengruppe, die verwendet wird, um Apomorphien zu bestimmen, sollte möglichst eine Schwestergroupe 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.<sup>27</sup>

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 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. 20).<sup>28</sup> Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß diese Feststellung den Vorstellungen der Schöpfungslehre sehr entgegenkommt, 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 (bislang rein hypothetischen) horizontalen Gentransfers ausgegangen, sondern die mosaikartige Verteilung der Gene als Indiz für ein „Baukastensystem“ gewertet.

Zum Ursprung der Landwirbeltiere stellt GORDON fest, daß die geographische Verteilung der relevanten Fossilien einen mehrfachen Ursprung favorisiere (S. 340; vgl. CARROLL 1995; 1999). 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.

### Anmerkungen

- <sup>1</sup> „Whether species do have a greater 'objective reality' than lower or higher taxa is either wrong or at least debatable“ (MALLETT 1995).
- <sup>2</sup> 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“). „Symplesiomorph“ bzw. „synapomorph“ bedeutet entsprechend: gemeinsamer Besitz eines plesiomorphen bzw. apomorphen Merkmals.
- <sup>3</sup> Die Unterscheidung zwischen Apomorphien und Plesiomorphien erfolgt durch den Außengruppenver-

gleich. Diese Unterscheidung ist für unsere Betrachtung weniger wichtig.

- <sup>4</sup> Ähnlich auch LAUDER (1994, 169). „The identification of both analogous and homologous characters thus depends on our estimate of the relationships among taxa.“
- <sup>5</sup> „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).
- <sup>6</sup> „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).
- <sup>7</sup> „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).
- <sup>8</sup> „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).
- <sup>9</sup> „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).
- <sup>10</sup> 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.“
- <sup>11</sup> „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).
- <sup>12</sup> „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).
- <sup>13</sup> „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“
- <sup>14</sup> „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.
- <sup>15</sup> „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).
- <sup>16</sup> „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).
- <sup>17</sup> „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).
- <sup>18</sup> „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.“
- <sup>19</sup> 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.“
- <sup>20</sup> 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.
- <sup>21</sup> „Hennig's system only says what idealistic comparative anatomy has done for ages“ (DULLEMELIER 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“ (DULLEMELIER 1980, 177).
- <sup>22</sup> „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).
- <sup>23</sup> 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.
- <sup>24</sup> 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).
- <sup>25</sup> 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.
- <sup>26</sup> „Methodologically, the most critical part of a cladistic analysis is the selection, assessment of variation in, and coding of characters“ FISHER (1991, 108).
- <sup>27</sup> „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).
- <sup>28</sup> „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).

## Literatur

Die Literaturangaben zu diesem Kapitel finden sich ab Seite 36.

# Baum, Baukasten, Netzwerk

## Ist die evolutionäre Systematik zirkelschlüssig?

**Zusammenfassung:** Heute sind mindestens zwei Millionen Arten von Lebewesen bekannt. Die enorme Vielfalt der Lebewesen zeigt kein chaotisches Muster, sondern läßt sich nach verschiedenen Kriterien sinnvoll ordnen. Schon vor der Etablierung der Evolutionsanschauung in der Biologie hatten sich hierarchische Ordnungsmuster bewährt. Folgt man den Vorgaben der Evolutionslehre, wonach die Arten durch Abwandlungen und Verzweigungen auseinander hervorgegangen sind, ist primär zu erwarten, daß sich diese Vielfalt baumförmig darstellen läßt (Stammbäume). Durch diese Erwartung sind entsprechende Verfahren der phylogenetischen Rekonstruktion wie die Cladistik motiviert.

Kann die Vielfalt der Arten auch unter Prämissen der Schöpfungslehre geordnet werden? Welche Erwartungen an die Ordnungsmuster können gestellt und geprüft werden? Ein wissenschaftstheoretisches Standardargument gegen diesen Ansatz lautet, mit „Schöpfung“ könne man jegliche Ordnungsmuster erklären; auch die Abwesenheit irgendeines Musters. Schöpfung erkläre alles und damit nichts.

Doch so einfach stellt sich die Sachlage bei näherer Betrachtung nicht dar. Zum einen widersprechen die Merkmalsmuster der Arten vielfach ursprünglichen evolutionstheoretischen Erwartungen. So lassen sich die Beziehungen zwischen Angehörigen bestimmter Tier- und Pflanzengruppen nicht selten besser netzartig als baumartig darstellen. Man kann zwar versuchen, die Evolutionstheorie soweit zu ändern, daß diesen Befunden Rechnung getragen wird (was bisher allenfalls teilweise gelingt), doch nähert man sich damit der Situation, daß durch Evolution ebenfalls alle denkbaren Muster im Prinzip deutbar sind.

Zum anderen ist es durchaus möglich, aus Vorgaben der Schöpfungslehre konkrete, prüfbare Folgerungen für das zu erwartende Merkmalsmuster abzuleiten. Jede systematische Arbeit ist durch philosophische Vorgaben geleitet, und letztlich sind immer nur Deutungen *im nachhinein*, jedoch keine zwingenden *Vorhersagen* möglich. Der nachfolgende Beitrag geht dieser Problematik nach.

## Einleitung und Fragestellung

Wie und warum läßt sich die Vielfalt der Lebewesen ordnen und woran soll man sich bei der Erstellung einer Ordnung orientieren? Der Vergleich der Organismen deckt eine abgestufte Ähnlichkeit auf, die es erlaubt, die Lebewesen in einer hierarchischen Weise *taxonomisch*\* zu ordnen (Abb. 1) (Mit Stern versehene Begriffe finden sich im Glossar). Dieser nicht selbstverständliche Befund<sup>1</sup> ist schon

lange erkannt worden, bereits vor der Veröffentlichung von DARWIN'S Evolutionstheorie. Die Abstammungslehre sollte eine Erklärung für diese Ordnung der Lebewesen ermöglichen: Die Abstufung des Ausmaßes der Ähnlichkeiten zwischen den Arten soll demnach tendentiell das Ausmaß der Auseinanderentwicklung der Arten widerspiegeln. Im Gefolge der Abstammungslehre hat sich folgerichtig das Baumschema als Darstellungsmittel der Ähnlichkeitshierarchie eingebürgert.<sup>2</sup> Dagegen wurden in der Vergangenheit auch andere Darstellungen verwendet, z. B. Stufenleitern oder Netzschemata (vgl. Abb. 22).

Die Tatsache, daß die Ähnlichkeitsmuster der Arten eine hierarchische oder verschachtelte Ordnung erlauben, wurde vor DARWIN im Rahmen von Schöpfungsvorstellungen nicht als problematisch empfunden. Heute ist dies anders, denn man glaubt, mit der Evolutionslehre eine *wissenschaftliche* Erklärung für diesen Befund bieten zu können, was für die Schöpfungslehre nicht gelte. So ist MAHNER (2002) der Auffassung: „Gewiss würde auch eine Schöpfungstheorie die abgestufte Ähnlichkeit der Arten, wie sie sich in der biologischen Systematik darstellt, erklären: Gott hat eben ähnliche Arten geschaffen. Und, so fragen die Kreationisten, ist diese Ähnlichkeit nicht gerade Beweis für die Handschrift desselben Baumeisters? Leider nein, denn eine auf Schöpfung basierende Theorie könnte auch den genau gegenteiligen Fall erklären, nämlich den, dass es keinerlei Ähnlichkeit zwischen den Arten gäbe: Gott hätte dann eben unähnliche Arten geschaffen. (In diesem Falle wäre die Idee einer Evolution wohl gar nicht erst aufgekommen.)“ Daher müsse ein „wissenschaftlicher Kreationismus“ scheitern und auf einem Schöpfungsansatz basierende Theorien könnten nicht als Alternativen zur Evolutionstheorie in Frage kommen.

Dieses Argument ist so alt wie die DARWIN'Sche Evolutionstheorie, denn bereits Charles DARWIN führte es in seinem Hauptwerk „Über die Entstehung der Arten“ (1859, 416) an: „On the ordinary view of the independent creation of each being, we can only

## Makrosystematik und Grundtypen

In diesem Beitrag geht es, wenn nicht anders vermerkt, um Makrosystematik, das heißt um *Systematik*\* der höheren *taxonomischen*\* Gruppen (Familie und höher). Im Rahmen der Grundtypenbiologie entspricht dies der Systematik *verschiedener* Grund-

typen. Grundtypen sind alle biologischen Arten, die direkt oder indirekt durch Kreuzungen miteinander verbunden sind, wobei das Erbgut beider Elternarten ausgeprägt werden muß (SCHERER 1993).

say that so it is; – that it has so pleased the Creator to construct each animal and plant.“

Kritiker wenden also 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 – wir kommen weiter unten darauf zurück –, aber ist die Situation bei der Evolutionslehre grundlegend anders? Im folgenden wird dieser Frage nachgegangen. Zunächst sollen jedoch einige grundsätzliche Bemerkungen zu den Voraussetzungen der *Systematik\** der Lebewesen vorgeschaltet werden.

## Es gibt keine voraussetzungslose Systematik

Wenn die Vielfalt der Lebewesen geordnet werden soll, stellt sich die Frage, nach welchen Gesichtspunkten diese Ordnung erfolgen soll. Jeder Systematiker arbeitet mit einer bestimmten Vorstellung und Zielsetzung, die von den bloßen Daten an sich nicht erzwungen werden. So bemerken SUDHAUS & REHFELD (1992, VII) einleitend in ihrem Lehrbuch, daß eine „unvoreingenommene Betrachtung der Natur und damit auch eine theorienlose Systematik weder möglich noch erwünscht“ sei. Beobachtungen erfolgen theoriegeleitet, und die Art und Weise, wie das Ähnlichkeitsmuster der Arten erfaßt wird, hängt davon ab, welche Regelmäßigkeiten in der Natur erwartet werden (RIEPEL 1993, 5).

Nach dem Siegeszug der Abstammungslehre soll das System der Lebewesen in der Regel dem zugrundegelegten Evolutionsgedanken gerecht werden. Der hypothetische phylogenetische Ablauf soll sich in der Systematik widerspiegeln. Die Voraussetzung evolutionärer Deutung ist in der Biologie heute zwar selbstverständlich, doch ändert dies nichts daran, daß es sich um eine *Vorgabe* handelt

(MOORE & WILLMER 1997, 2f.). LEE (1999, 724) ist der Auffassung, daß der Versuch, die Vielfalt der Lebewesen in ein Baumschema zu bringen, nur durch Bezugnahme auf die Evolutionstheorie gerechtfertigt werden kann. Und BROWER (2000, 19) stellt ebenso wie viele andere Biologen fest, daß das grundsätzliche Prozedere des Erkennens von *Homologien\**, welche die Basis für eine phylogenetische Systematik bilden, sich in den letzten 200 oder mehr Jahren nicht geändert habe. Dies sei der Fall, weil die empirische Basis vom jeweiligen Deutungsrahmen – Evolution, Plan Gottes oder anderes – relativ unabhängig sei. Offenbar zwingt das Ähnlichkeitsmuster der Arten die Systematiker nicht, die Vielfalt der Lebewesen im Sinne eines evolutionstheoretischen Stammbaumes zu ordnen. Eine nicht-evolutionäre Leitanschauung in der Systematik ist daher grundsätzlich legitim.

Es gilt heute als Allgemeingut, daß ein praktisches taxonomisches System oft nicht als Widerspiegelung der Evolution angesehen werden kann. Die taxonomischen und die phylogenetischen Erfordernisse stehen häufig im Gegensatz zueinander (vgl. z. B. CRONQUIST 1987, 14; LORENZEN 1994, 200). So stehen hinter der *Cladistik\** und der *Phänetik\** „völlig verschiedene Philosophien. Die eine versucht das Evolutionsmodell der Verzweigung zu behaupten, die andere das Modell der morphologischen Ähnlichkeit“ (RIDLEY 1991, 108). Die Prozeduren in beiden Verfahren, Ordnung herzustellen, sind entsprechend verschieden. Die Philosophie, die hinter einer Systematik steckt, hat also maßgebliche Folgen für die konkrete Vorgehensweise in der Systematik.

## Erwartungen an das Merkmalsmuster im Rahmen der Evolutionslehre

**Baum, Baukasten, Netzwerk** Die bekannten Evolutionsmechanismen beinhalten zum einen sukzessive Abwandlungen, zum anderen Aufspaltungen von Arten. Dies begründet naheliegenderweise die Erwartung, die Vielfalt der Lebewesen hierarchisch und insbesondere in Baumform darstellen zu können. In zahlreichen Fällen ist die Darstellung von Organismengruppe in Baumdiagrammen einigermaßen stimmig; doch ist dies bei weitem nicht immer der Fall (s. u.). In der Regel weisen auch die relativ stimmigen Ähnlichkeitsbäume „Schönheitsfehler“ auf. Damit ist gemeint, daß in der Baumdarstellung einige markante Merkmale der verglichenen Lebewesen nicht in das jeweils ermittelte Verzweigungsschema passen (Inkongruenzen). Anders ausgedrückt: Die Merkmale sind gewöhnlich so unter den Arten verteilt, daß verschiedene – durchaus gewichtige – Merkmale oder Merkmalskomplexe unterschiedliche Baumdiagramme unterstützen. Evolutionstheoretisch geht man in diesen Fäl-

## Glossar

**Cladistik:** Methode, die auf der Basis einer Merkmalsanalyse und einer Wertung der Merkmale als „ursprünglich“ und „abgeleitet“ die stammesgeschichtlichen Positionen der untersuchten Taxa bestimmen will. (Zur Vorgehensweise der Cladistik und zum Unterschied zur Phänetik wird auf die einschlägige Literatur verwiesen, z. B. RIDLEY 1991).

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

**Konvergenz:** mehrfach unabhängig (von verschiedenen Ausgangsstrukturen) entstandenes baugleiches

Merkmal.

**Phänetik:** Taxonomische Vorgehensweise, bei der das Ausmaß der Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit zwischen verschiedenen Taxa bestimmt wird, ohne daß die zugrundegelegten Merkmale in „ursprünglich“ und „abgeleitet“ gewichtet werden.

**Systematik:** Biologische Arbeitsrichtung, die die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Organismen zu ermitteln versucht.

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

len davon aus, daß die betreffenden baugleichen Merkmale zwei- oder mehrfach unabhängig entstanden sind, und bezeichnet sie als *Konvergenzen\**. Da eine mehrmalige unabhängige Entstehung komplexer Merkmale evolutionstheoretisch als eher unwahrscheinlich angesehen wird, versucht man, die Annahme von Konvergenzen zu vermeiden. Da dies nicht generell möglich ist, wählt man den „sparsamsten Baum“, d. h. diejenige Baumdarstellung, in welcher die geringste Anzahl von Konvergenzen postuliert werden muß.

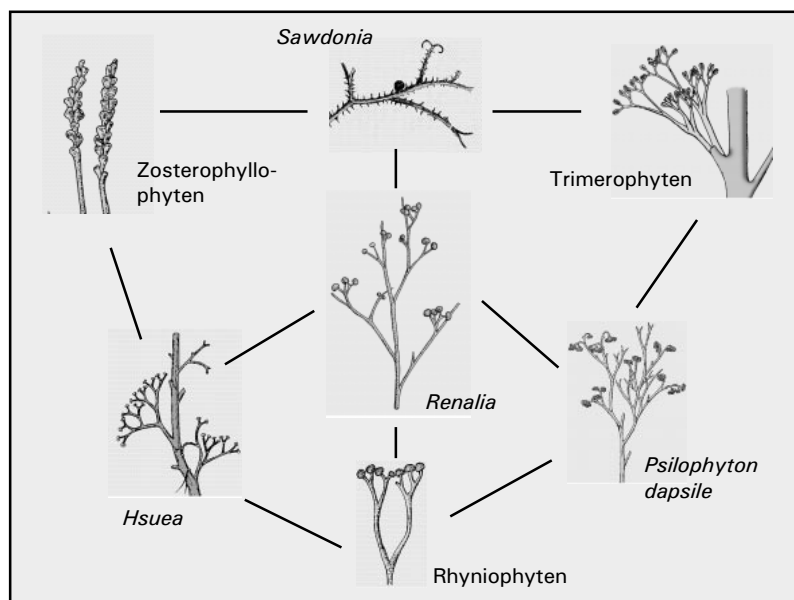
Unter Konvergenzen sollen hier nur solche Ähnlichkeiten verstanden werden, die aufgrund ihres Baus bzw. ihrer Lage im Gesamtgefüge des Organismus so ähnlich sind, daß sie nach den üblichen biologischen Kriterien als homolog gewertet werden. Tab. 2 verdeutlicht diesen Sachverhalt. Nicht gemeint sind Fälle wie z. B. die Konvergenz zwischen Vogelflügel und Insektenflügel als Tragflächen, da ein völlig verschiedener Bau verwirklicht ist. (Auf diese Problematik geht JUNKER [2002] ausführlich ein.)

Die Merkmale der Lebewesen sind also häufig in einer Art und Weise verteilt, daß Stammbaumrekonstruktionen nicht ohne eine mehr oder weniger große Anzahl von Konvergenzen auskommen. Dabei handelt es sich nicht um seltene Ausnahmen, sondern um die Regel. In manchen Fällen nimmt nun das Vorkommen von Konvergenzen ein solches Ausmaß an, daß die Systematiker zur Darstellung oder Beschreibung der Ähnlichkeitsbeziehung das Baumschema verlassen. Einige Beispiele seien im folgenden angeführt.

So stellt der Botaniker CRONQUIST (1987, 24) fest, daß die Angiospermen (bedecktsamige Blütenpflanzen) mit Konvergenzen durchsetzt sind. MEYEN (1987, 97f.) schreibt in seinem paläobotanischen Lehrbuch, die Merkmalsverteilungen der Farnartigen seien so chaotisch (d. h. treten in so viel unterschiedlichen Merkmalskombinationen auf), daß eine Systematik äußerst erschwert sei. Über Verwandtschaftsverhältnisse bei Farnen gibt es entsprechend „dramatisch verschiedene Hypothesen“ (ROTHWELL 1999, 190). Eine ähnliche Situation zeigt sich bei den devonischen Landpflanzen (JUNKER 1996; s. beispielhaft Abb. 21), aber auch sonst in der Paläobotanik (vgl. z. B. ROTHWELL & SERBET 1994).

Auch im Tierreich gibt es ähnliche Fälle. Die fossil bekannten Reptilgruppen des Karbons können auf der Basis abgeleiteter Merkmale nicht in Form ineinandergeschachtelter Gabelungen phylogenetisch angeordnet werden, es sei denn, es wird eine große Anzahl von Rückwärtsentwicklungen angenommen. Viele Merkmale müssen konvergent entstanden sein (CARROLL 1982, 102f.; CLACK 2002).

FEDUCCIAS (1996) Ausführungen zur Phylogenie der Vögel zeigt, daß Konvergenzen so verbreitet sind, daß der Bau der Vögel nicht verwendet werden kann, um die Phylogenie nachzuzeichnen.



Das heißt aber nichts anderes, als daß eine Baumdarstellung mit großen Schwierigkeiten verbunden ist.

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. 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“ seien oft konvergent und für die Rekonstruktion der Phylogenie 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. Bei den Wirbellosen gebe es eine enorme Vielfalt *überlappender* Merkmalskonstellationen, die in keiner denkbaren Klassifikation in Kongruenz gebracht werden können. Die Schlußfolgerung sei unvermeidlich, daß Konvergenzen „sehr weit verbreitet“ seien (MOORE & WILLMER 1997, 3).

Darüber hinaus glauben MOORE & WILLMER (1997, 3) eine Tendenz unter den Biologen zu erkennen, die Konvergenzproblematik herunterzuspielen oder zu übergehen (vgl. auch PATTERSON 1988, 77). Nach Meinung von ARMBRUSTER (1996, 227) neigen die Systematiker dazu, Merkmale selektiv zu verwenden: „gute“ Merkmale würden bevorzugt, d. h. solche, die wenig Konvergenzen aufweisen. Dies führe zu einer Unterschätzung des Ausmaßes an Konvergenzen.

Abb. 21: Netzartige Beziehungen unterdevonischer Pflanzengattungen. (Nach JUNKER 1996)

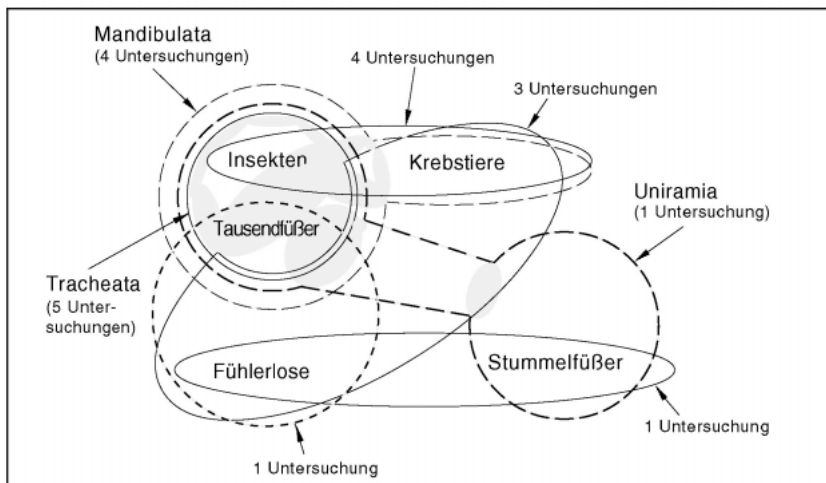


Abb. 22: Ähnlichkeitsbeziehungen unter Lebewesen können als Netzwerk dargestellt werden, hier am Beispiel der Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden (Gliederfüßer). Je nach zugrundegelegten Merkmalen (verschiedene Untersuchungen) ergeben sich unterschiedliche Gruppierungen. Die entsprechenden Untersuchungen stammen alle aus den 1990er Jahren. (Nach WÄGELE 2001)

**Baukastensystem?** Vor diesem Hintergrund kann es nicht überraschen, daß unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen arbeitende und denkende Wissenschaftler immer wieder zu Erkenntnissen gelangen, die die Vorstellung von einem Baukastensystem des Lebens stützen. Nachfolgend zwei Beispiele (weitere finden sich in JUNKER 2002, Kapitel 5):

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. Dahinter verbirgt sich nichts anderes als eine baukastenartige Verteilung der Merkmale in den verschiedenen Familien. In phylogenetischen Schemata äußert sich dies in Mehr- oder Vielfachgabelungen (kammartige Form von Teilen von Dendrogrammen in „strict consensus trees“), da sich die Merkmalswidersprüche nicht auflösen lassen.

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.

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 Mitgliedern vor (STEVENS 1984, 171). STEVENS (1984, 172) nennt als Beispiel die Angiospermenfamilie der Doldenblütler (Apiaceae). Alle Merkmale, welche die Doldenblütler charakterisieren, kommen entweder nicht bei allen Arten dieser

Familie vor oder sie kommen auch bei anderen Familien vor.

ROTH (1994, 304) macht 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. Doch der Phylogenetiker könne nicht zur Netzdarstellung zurückkehren, da eine Art oder Gattung nicht in allen Richtungen mit anderen verbunden werden könne. Das gilt erst recht für höhere taxonomische Gruppen, um die es in diesem Beitrag geht. Angesichts der geschilderten Befunde darf bezweifelt werden, daß die Baumdarstellung zurecht als einzige akzeptable Form der systematischen Darstellung gelten kann. Die genannten generalisierenden Feststellungen und die ihnen zugrundeliegenden Befunde entsprechen keineswegs den Erwartungen im Rahmen der Evolutionslehre.

## Lösungsversuche

**Konvergenzen aufgrund von Umwelteinflüssen?** Die Standarderklärung für das Auftreten von Konvergenzen lautet, es handle sich hierbei um speziellere Umwelthanpassungen, die phylogenetisch nicht aussagekräftig seien. Starke Selektionsdrücke unter ähnlichen Umwelteinflüssen sollen unabhängig zu ähnlichen Strukturen geführt haben. Allerdings sind die Merkmale, anhand derer Familien und Ordnungen von Angiospermen unterschieden werden, zum großen Teil solche, die schwerlich mit Anpassung und Überlebensvorteil in Verbindung zu bringen sind (CRONQUIST 1969, 186): die Position des Fruchtknotens, die Form der Kronblätter, die Ausprägung von Früchten, die Stellung der Samenanlage im Fruchtknoten, die Anzahl der Blütenteile, Anwesenheit oder Abwesenheit von Endosperm oder Perisperm im Samen; die Abfolge der Entwicklung der Staubblätter und so weiter. Überall gibt es Konvergenzen, ohne daß ein Zusammenhang mit Umwelthanpassungen erkennbar ist (MINELLI 1993, 18).

Auch TROLL, 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 Ähnlichkeiten nicht von außen bedingt und deshalb auch nicht aus konvergenter Anpassung zu erklären sind“

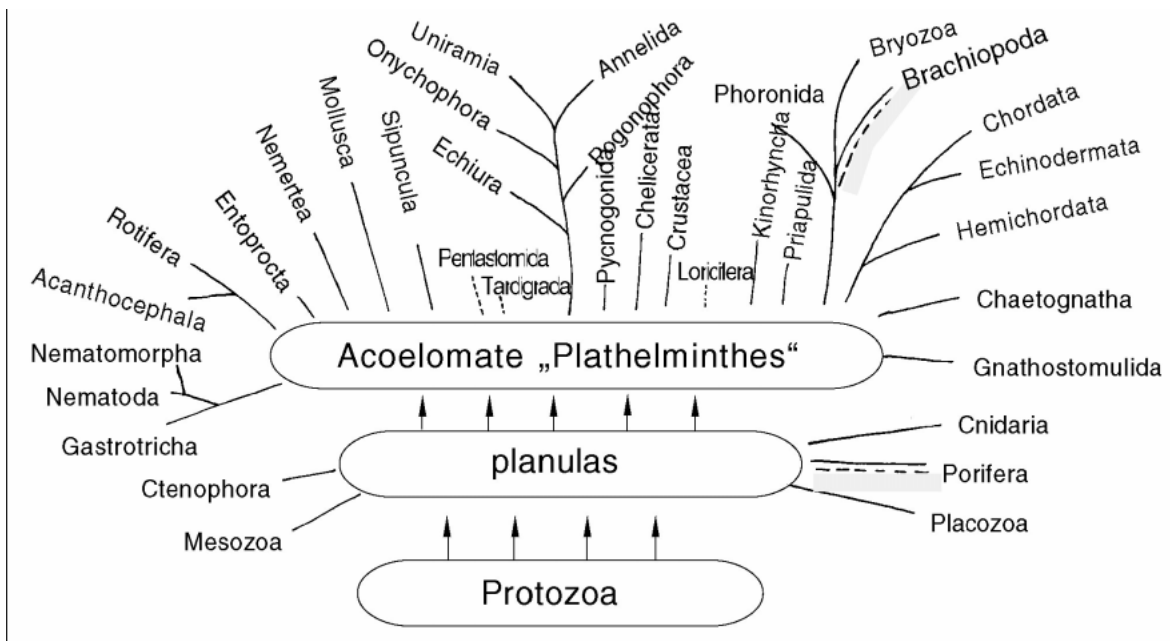


Abb. 23: Verwandtschaftsbeziehungen unter Wirbellosen nach WILLMER (1990).

(TROLL 1937, 43; Hervorhebung im Original). Die Mannigfaltigkeit der Organbildung sei größer als die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen und Funktionsprinzipien.

**Lösung durch Molekularbiologie?** Molekularbiologische Studien (z. B. basierend auf Sequenzdaten von Proteinen oder DNA) könnten hier weiterhelfen und Kriterien zur Unterscheidung von morphologischen Homologien und Konvergenzen bieten. Konvergenzen wurden jedoch auch bei Protein- oder Nukleotidsequenzen festgestellt (HILLIS 1994, 351; BOLKER & RAFF 1996, 491; RIEPPEL 1988, 62f.). HILLIS rechnet damit, daß weitere Fälle molekularer Konvergenz bekannt werden, wenn sich die Molekularbiologen mit diesem Phänomen befassen werden. Dieses Feld bedarf weiterer Bearbeitung, die den Rahmen dieses Beitrags sprengen würde.

**„Superorganismen“ am Anfang?** Die Annahme von Konvergenzen könnte vermieden werden, wenn man an den Anfang der Entwicklung Organismen stellen würde, die bereits ein großes Repertoire an Gestaltungsmöglichkeiten besaßen, eine Art „Vorrat“ an Merkmalen bzw. Merkmalsausprägungen. Durch Verluste einzelner Merkmale in verschiedenen evolutionären Linien könnten inkongruente Verteilungen der Merkmale zustandekommen (s. o.). Ein Beispiel soll dies verdeutlichen. Es hat sich zunehmend herausgestellt, daß es Gründe gibt, die Arthropoden (Gliederfüßer) trotz ihrer Gemeinsamkeiten als polyphyletisch zu betrachten (Zusammenfassung in BUDD 1996). Der Grund dafür sind zahlreiche Konvergenzen, die unterschiedliche, sich widersprechende Verwandtschaftsverhältnisse nahelegen (vgl. EERNISSE et al. 1992). Abb. 22 zeigt dies eindrucksvoll: eine Netzdarstellung entspricht offenbar der Formenvielfalt besser als eine Baumdar-

stellung. Es zeichnet sich ab, daß hinter der verwirrenden Vielfalt eine begrenzte Zahl genetischer Mechanismen stehen könnte. BUDD (1996) spricht von einer genetischen „Toolbox“, deren Einfluß in verschiedenen Entwicklungslinien zur Ausprägung gleicher Phänotypen geführt haben könne. 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 Grundausstattung morphogenetischer Möglichkeiten die jeweils 'passende' realisiert wird. Dabei ist die Grundausstattung innerhalb größerer systematischer 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 Gestaltungsmöglichkeiten gedacht werden, das vornehmlich durch Variation der Kontrollinstanz zu der vorliegenden Formenfülle geführt haben könnte.“<sup>3</sup> Ein solcher „Super-Arthropode“ am Anfang der Arthropoden-evolution stellt bisherige Vorstellungen über evolutionäre Abfolgen im Grunde auf den Kopf. Das Baumschema zur Darstellung der Verwandtschaftsbeziehungen könnte nur in dem Sinne aufrechterhalten werden, daß an seiner Basis eine vielseitige Ausgangsform stand, deren Ausprägungsmöglichkeiten in den Ästen und in verschiedenen Weisen mehr oder weniger verlorengegangen ist.<sup>4</sup>

Daß der Mosaikcharakter vieler Fossilien eine Widerspiegelung ähnlicher regulatorischer Gene sein könnte, meint auch SHUBIN (1998). Reguliert

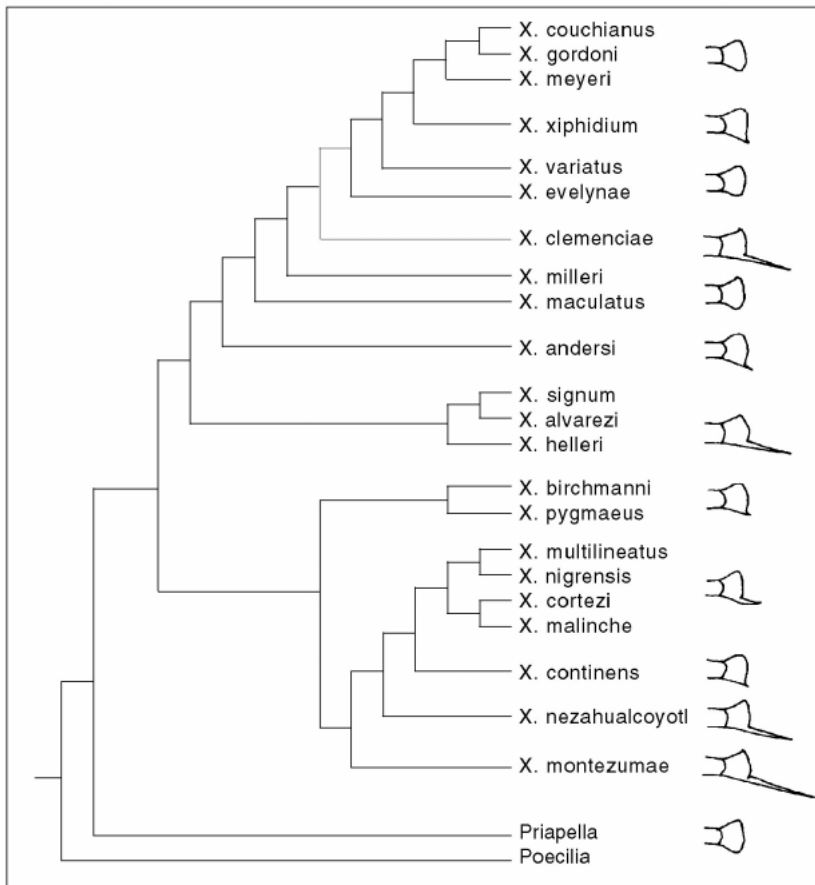


Abb. 24: Dendrogramm von Schwertträgerfischen nach DNA-Sequenzen (X. = Xiphophorus). Rechts ist die Ausbildung der Schwanzflosse mit dem Schwertchen dargestellt. Die unsystematische Verteilung des Schwertchens legt nach MEYER (1997) nahe, daß dieses Merkmal in einer polyvalenten Stammform bereits vorhanden war und mehrfach verlorengegangen ist. (Nach MEYER 1997)

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.<sup>5</sup>

Ein weiteres extremes Beispiel sei noch angeführt: WILLMER (1990) präsentiert einen Wirbelloser-Stammbaum, der fast keine „Baumstrukturen“ mehr besitzt (Abb. 23). Diese Darstellung ergibt sich nach Berücksichtigung praktisch aller Strukturen, die je als Argumente in der hundertjährigen Diskussion ins Feld geführt wurden. Der Stammbaum stellt sich als Wiese dar, die auf den Plathelminthen stockt (WILLMER 1990, 361). GRASSHOFF (1994, 203) bemerkt dazu: „Es ist in diesem Zusammenhang daran zu erinnern, daß zum Beispiel unter den Coelenteraten [= Hohltiere] 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 [Gliederfüßer] 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 evolutions-

theoretisch unerwartet ist.

**Konvergenzen als „tiefe Homologien“?** MEYER (1999) stellt sich vor, daß Konvergenzen dadurch zustande kommen, daß latente Gene und Entwicklungsmechanismen während der Evolution neu „aufgeweckt“ werden. In Wirklichkeit sollen demnach auch bei Konvergenzen Homologien auf einer tieferen Ebene vorliegen. Durch das längere Ausschalten und spätere Wieder-Einschalten erscheinen dann solche Strukturen als konvergent, die es gar nicht sind. Als Belege für diese Vorstellung bringt MEYER Beobachtungen an Cichliden in den großen ostafrikanischen Seen. Bestimmte markante Körperformen treten offenkundig konvergent auf. Dasselbe gilt für die Ausbildung eines Schwertchens in der Schwanzflosse von Schwertträgerfischen (Xiphoporini, Abb. 24).

Dieses Konzept läuft 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 mikroevolutionäre Phänomene, um Vorgänge, die sich innerhalb von Grundtypen (SCHERER 1993) abspielen. Es läßt sich im Sinne polyvalenter Stammformen deuten (FEHRER 1997). Ein erst jüngst veröffentlichtes Beispiel dieser Art ist das Wiedererscheinen von Flügeln bei zuvor flügellos gewordenen Insekten (WHITING et al. 2003).

Einer Ausweitung dieses Arguments auf makroevolutionäre Bereiche, um die es bei den anderen oben genannten Beispielen geht, 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. Zum anderen würde die Ausweitung des Arguments auf einen „Alleskönner“-Organismus am Anfang hinauslaufen, dessen Existenz biologisch vollkommen unplausibel wäre (vgl. die Ausführungen weiter oben über den hypothetischen „Super-Arthropoden“). Das Konzept komplexer Stammformen läuft bei Extrapolation in die Vergangenheit darauf hinaus, die unabhängige Entstehung diskreter Grundtypen zu postulieren, was einem Schöpfungsverständnis entspricht.

## Vorhersagen und Plastizität der Evolutionslehre

Im letzten Abschnitt kamen Befunde zur Sprache, die evolutionstheoretisch unerwartet waren. Man könnte auch sagen, daß aus der Evolutionslehre abgeleitete Schlußfolgerungen in erheblichem Maße widerlegt wurden. Was geschieht nun mit der Evolutionslehre? Sie wird damit keineswegs als wider-



legt, nicht einmal als unplausibel betrachtet. Vielmehr kommt hier die Plastizität der Evolutionslehre bzw. aller Ursprungsvorstellungen ins Spiel. Ursprungstheorien sind nur in begrenztem Maße testbar und sie operieren notgedrungen mit vielen Unbekannten. Ein Scheitern bisheriger Vorstellungen führt zu Mutmaßungen, was in den unbekannt „Bereichen“ geschehen sein könnte.

REMIANE (1993) meint in diesem Zusammenhang: Würde es beispielsweise nicht gelingen, die Vielfalt der Formen in ein hierarchisch geordnetes System zu bringen, so würden neue Evolutionsmechanismen postuliert werden, etwa horizontaler Gentransfer. REMIANE hatte recht: Angesichts der Merkmalsmosaiken bei Archaeobakterien, Eubakterien und Eukaryonten wird mittlerweile genau dies diskutiert und ausdrücklich angenommen (DOOLITTLE 2000; vgl. NEUHAUS 2000).

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

- Werden fließende Übergänge von Art zu Art zugrundegelegt, könnte auch das Fehlen klarer Grenzen erwartet werden.
- Sterben zu viele Arten unentdeckt aus, könnte ein chaotisches Muster verschiedener Merkmale übrigbleiben.

Der Befund überraschend vieler Konvergenzen führt zum Postulat „tiefer“ Homologien (s. o.) oder genetisch extrem vielseitig ausgestatteter Stammformen, deren Existenz jedoch vorerst hypothetisch ist.

Widersprechende oder problematische Befunde verlieren durch neue Anpassungen der Evolutionstheorie ihre falsifizierende Kraft.<sup>6</sup> Man kann hier wohl mit Fug und Recht die Frage stellen, wie eine evolutionär orientierte Systematik *im Bereich der Vergleichenden Biologie* widerlegt werden könnte. Denn offenkundig kann die Evolutionslehre an recht unterschiedliche Ähnlichkeitsmuster angepaßt werden.

## Vorhersagen und Prüfbarkeit der Schöpfungslehre?

Eingangs wurde geschildert, weshalb Schöpfungsalternativen zur Evolutionslehre von den meisten Biologen schon im „Vorfeld“ (aus wissenschaftstheoretischen Gründen) nicht in Betracht gezogen werden, wenn es um die Deutung des Ähnlichkeitsmusters der Lebewesen geht. Ein Hauptargument lautete, im Rahmen von Schöpfungs Vorstellungen könnten beliebige Muster oder auch die Abwesenheit irgendeines Musters vorhergesagt werden. Daher könne also alles und folglich nichts erklärt werden. Nun hat sich aber herausgestellt, daß sich die Evolutionslehre in einer ähnlichen Situation

befindet. Offenbar ist es in keinem Ursprungsmodell möglich, *bestimmte* zu erwartende Ähnlichkeitsmuster zwingend vorherzusagen. Vielmehr kann es nur darum gehen, *Plausibilitätsbetrachtungen im nachhinein* anzustellen.

**Der typologische Einstieg** Wie auch immer in der Systematik vorgegangen wird – es ist immer ein typologischer Einstieg notwendig: Die Formenvielfalt muß bestmöglich erfaßt werden (TOMLINSON 1984, 380; vgl. BRADY 1985). RIEPPEL (1989) weist darauf hin, daß die Systematik – historisch belegt – von der Evolutionslehre unabhängig ist. „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 1989, 197; Hervorhebung im Original). NELSON & PLATNICK (1981, 328) sind der Auffassung: „... systematists always have been, are, will be, and should be, typologists.“ Die Merkmalsanalyse und die Ermittlung von Ähnlichkeiten ist also relativ theorieneutral; das gilt auch für die Cladistik, deren Prozedere zwar ausdrücklich evolutionstheoretisch motiviert ist, aber unabhängig von ihr durchgeführt werden kann (RIDLEY 1983, 651).

Wie könnte man nun im Rahmen von Schöpfungsanschauungen konkret vorgehen? Die Ermittlung von Ähnlichkeitsmustern kann nach bewährten, möglichst theorieneutralen Verfahren vorgenommen werden. Weist das Muster der Ähnlichkeiten der Lebewesen Indizien auf, die Hinweise auf eine unabhängige Entstehung der Grundtypen abgeben? Welche prüfbaren Vorhersagen an das zu erwartende Datenmuster können formuliert werden?

Man könnte nun folgenden Ansatz verfolgen. Es wird postuliert, daß die Lebewesen nach einem hierarchischen Ordnungsschema und nach einem Baukastenprinzip geschaffen wurden, d. h.: Merkmale können grundsätzlich frei kombiniert gedacht werden. Dies äußert sich in Konvergenzen. Zu viele Konvergenzen würden allerdings eine Ordnungsmöglichkeit erschweren oder sogar unmöglich machen.

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. 21 und 22).

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. Es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß es sich dabei um eine konkrete,

prüfbarer Vorhersage handelt.

Die oben erwähnte Tatsache, daß zahlreiche Konvergenzen nicht-adaptiver Natur sind, findet in diesem Konzept eine schlüssige Deutung. Man kann hier die Vermutung anstellen, daß sich in solchen Merkmalen Konstanten verschiedener Grundtypen zeigen, die auch hier häufig mosaikartig verteilt sind.

**Dank:** Mein herzlicher Dank gilt Dr. Judith FEHRER, Dr. Klaus NEUHAUS, Prof. Dr. Siegfried SCHERER und Dr. Henrik ULLRICH für zahlreiche wertvolle Hinweise zur Verbesserung des Textes.

### Anmerkungen

- <sup>1</sup> Ob es überhaupt Ordnung in der Natur gibt, die objektiv vorgegeben ist (sei es durch einen Evolutionsablauf oder durch ein Wirken eines Schöpfers) und vom forschenden Menschen *nach*gezeichnet werden kann, soll hier nicht diskutiert werden. ROSSMANN (2000) charakterisiert diese Auffassung 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. Stillschweigend wird wohl von den meisten Biologen eine naturalistische Vorstellung vorausgesetzt. 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 Unschärfepinzip“, 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.
- <sup>2</sup> Das Baumschema zur Darstellung systematischer Zusammenhänge wurde bereits Ende des 18. Jahrhunderts im Rahmen der Stufenleiterlehre genutzt und durch die Arbeiten HAECKELS in die Phylogenetik übernommen.
- <sup>3</sup> Sollte sich die Vorstellung eines umfassenden genetischen „Grundbaukastens“ festigen, so müßten die Begriffe der Cladistik und die darauf beruhenden Systeme auf ihre Schlüssigkeit angesichts der genetischen Gegebenheiten überprüft werden (vgl. ADLER 1997).
- <sup>4</sup> ADLER (1997) weist darauf hin, daß sich aufgrund solcher Befunde ein grundlegender Wandel in phylogenetischen Rekonstruktionen einstellen könnte. SHUBIN (1998) fragt: „Wenn unabhängige Evolution von Schlüsselmerkmalen verbreitet ist, wie soll Phylogenese dann rekonstruiert werden?“ Die Orientierung an gemeinsamen abgeleiteten Merkmalen (Synapomorphien) könnte in die Irre führen.
- <sup>5</sup> Damit kommt man wieder der ursprünglichen, im Rahmen der Präformationslehre genutzten Bedeutung des Wortes Evolution sehr nahe: Entwicklung als „Auswicklung“ bereits vorhandener Merkmale.
- <sup>6</sup> Gemeint ist damit, daß zwar bestimmte Hypothesen über evolutionäre Abläufe falsifiziert werden können, nicht aber der generell zugrundeliegende evolutions-theoretische Rahmen.

### Literatur

- ADLER M (1997) Neues zur Systematik der Arthropoden. Stud. Int. J. 4, 41-43.
- 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.
- BOLKER JA & RAFF RA (1996) Developmental genetics and traditional homology. BioEssays 18, 489-494.
- BRADY RH (1985) On the independence of systematics. Cladistics 1, 113-126.
- 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.
- BUDD CE (1996) Progress and problems in arthropod phylogeny. Trends Ecol. Evol. 11, 356-358.
- CARROLL RL (1982) Early evolution of reptiles. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 87-109.
- CLACK JA (2002) Gaining ground. The origin and evolution of tetrapods. Bloomington and Indianapolis.
- CRONQUIST A (1969) On the relationship between taxonomy and evolution. Taxon 18, 177-187.
- CRONQUIST A (1987) A botanical critique of cladism. Bot. Rev. 53, 1-52.
- 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.
- DOOLITTLE WF (2000) Stammbaum des Lebens. Spektr. Wiss. 4/2000, 52-57.
- 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.
- FEDUCCIA A (1996) The Origin and Evolution of Birds. Yale.
- FEHRER J (1997) Explosive Artbildung bei Buntbarschen in ostafrikanischen Seen. Stud. Int. J. 4, 51-55.
- 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.
- HILLIS DM (1994) Homology in molecular biology. In: HALL BK (ed) Homology. The hierarchical basis of comparative biology. San Diego, pp 339-368.
- JUNKER R (1996) Evolution früher Landpflanzen. Eine kritische Diskussion fossiler Funde. Studium Integrale. Neuhäusen-Stuttgart.
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. Design-Fehler oder Design-Signale? Holzgerlingen.
- KNOLL AH, NIKLAS KJ, GENSEL PG & TIFFNEY BH (1984) Character diversification and patterns of evolution in early vascular plants. Paleobiology 10, 34-47.
- LEE MSY (1999) Circularity, evolution, systematics ... and circularity. J. Evol. Biol. 12, 724-734.
- LORENZEN S (1994) Phylogenetische Systematik gestern, heute und morgen. Biol. in uns. Zeit 24, 200-206.
- MAHNER M (2002) Kreationismus. In: SAUERMOST R & FREUDIG D (Red.) Lexikon der Biologie, Bd. 8. Heidelberg, S. 202-203.
- MEYEN SV (1987) Fundamentals of Paleobotany. London, New York.
- 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.
- MINELLI A (1993) *Biological Systematics. The State of the Art*. London.
- MOORE J & WILLMER P (1997) Convergent evolution in invertebrates. *Biol. Rev.* 72, 1-60.
- NELSON G & PLATNICK N (1981) *Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance*. New York.
- NEUHAUS K (2000) Wächst der Stammbaum der Evolution jetzt im Vorgarten der Schöpfungslehre? *Stud. Int. J.* 7, 88-89.
- PATTERSON C (1988) The impact of evolutionary theories on systematics. In: HAWKSWORTH DL (ed) *Prospects in systematics*. Oxford, pp 59-91.
- PETERS DS & GUTMANN WF (1971) Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 9, 237-263.
- REMIANE WJ (1993) *The Biotic Message. Evolution versus Message Theory*. Saint Paul, Minnesota.
- RIDLEY M (1991) *Evolution*. 2nd ed. Cambridge, Mass.
- RIEPEL O (1988) *Fundamentals of comparative biology*. Basel.
- RIEPEL O (1989) Über die Beziehung zwischen Systematik und Evolution. *Z. zool. Evolut.-forsch.* 27, 193-199.
- RIEPEL O (1993) 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.
- ROSSMANN T (2000) *Grundprobleme der Taxonomie, Systematik und Phylogenie – aus der Sicht eines paläontologisch arbeitenden Biologen*. *Stud. Int. J.* 7, 59-67.
- 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.
- SCHERER S (1993) Basic types of life. In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens*. Berlin, pp 11-30.
- SHUBIN N (1998) Evolutionary cut and paste. *Nature* 394, 12-13.
- STEVENS PF (1984) 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.
- STEWART WN & ROTHWELL GW (1993) *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge.
- SUDHAUS W & REHFELD K (1992) *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. Stuttgart, Jena, New York.
- 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.
- WÄGELE JW (2001) *Grundlagen der Phylogenetischen Systematik*. München (2. Aufl.).
- WHITING MF, BRADLER S & MAXWELL T (2003) Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature* 421, 264-267.
- WILLMER P (1990) *Invertebrate relationships. Pattern in animal evolution*. Cambridge.

## Literatur zu Seite 1-27

Es handelt sich im folgenden um das komplette Literaturverzeichnis von: R. Junker, Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. Holzgerlingen, 2002.

- 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 arboresecent 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*. Neuhäusen-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* (Foraminifère). *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 (1877 [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.
- DOSTAL 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 Exkursionsatlasbuch.* 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 & BRE-

- SINSKY A (1991) Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begr. von E. STRASBURGER u. a. Stuttgart, Jena, New York, S. 699-828.
- EIBL-EIBESFELDT I, EISENTRAU M, FREYE HA, GRZIMEK B, HEDIGER H, HEINEMANN D, HEMMER H, KORTLANDT A, KRIEG H, MOHR E, PIECHOCKI R, RAHM U, SLLJPER 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, Proterogenese 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 restatement of the biogenetic law. *Linn. Journ. - Zool.* 35, 81-101.
- GILBERT SF, OPTIZ 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. dtsch. 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 check-list 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.
- HAMPE 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.
- HERRER 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 prechondrogenic patterns in tetrapod limb development and their phylogenetic significance. In: GOODWIN BC, HOLDER N & WYLIE CG (eds) *Development and evolution.* Cambridge, pp 99-121.
- HINRICHSEN 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 *rdx* 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.
- LÖVTRUP S (1978a) Review: Ontogeny and phylogeny. *Syst. Zool.* 27, 125-130.
- LÖVTRUP 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. Evolut.-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? *Nature* 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-SALENTJUN 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 Hampé'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. *Gala-thea-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 Tintenfischeauge „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.
- NUSS I (1982) Die Bedeutung der Proterosporen: 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. In: *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: 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**, 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*.

- ematics. 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 asiaorientalis*) 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 (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 & BERNIS S (1978) Über die Vorgeschichte der maulbrütenden Cichliden. I. Was uns die Haftorgane der Larven lehren. *Aquar. Mag.* **1978**, 211-217.
- PETERS HM & BERNIS S (1979) Regression und Progression in der Evolution maulbrütender Cichliden (Teleostei). *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **72**, 263.
- PETERS HM & BERNIS 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: 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**, 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.
- PEIFFER 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 hindlimb 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.
- REMNINE 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) Phylo-type 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, HILLENIUS 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.
- SATTLER R (1974) A new conception of the shoot in higher plants. *J. theor. Biol.* **47**, 367-382.
- SATTLER R (1988) Homeosis in plants. *Am. J. Bot.* **75**, 1606-1617.
- SATTLER 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: RIEPEL 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 *Miniopterus fraterculus* and *Miniopterus 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 Stamesgeschichte. 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 Abbreivationsentwicklung 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 Rumpffkanals 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.
- WUKETTIS FM (1982) Grundriß der Evolutionstheorie. Darmstadt.
- YABLOKOV AV (1974) Variability of mammals. Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi.
- YAMAMOTO 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.