

# Homologie(n) im Biologieunterricht

UWE HOSSFELD – LENNART OLSSON

**Der Begriff »Homologie« ist zum Verständnis der Evolution von zentraler Bedeutung. Der Beitrag beleuchtet den Begriff ausführlich und stellt die historische Begriffsentwicklung vor.**

## 1 Einleitung

Für jeden vergleichenden Ansatz in der Evolutions- und Entwicklungsbiologie war und ist der Homologiebegriff von ent-

scheidender Bedeutung. Das gilt sowohl für die frühere vergleichende Embryologie als auch für die heutige evolutionäre Entwicklungsbiologie (Evo-Devo), Systematik und Evolutionsbiologie. Ein Blick in die Biologieschulbücher der letzten Jahr-

zehnte – häufig im Kapitel »Evolution« – verdeutlicht dabei die zentrale Stellung des Themas für die Schule, wobei »Homologie« dort oftmals mit Analogie- und Verwandtschaftsdiskussionen verknüpft wird.<sup>1</sup> In der Geschichte der »Homologienforschung« lassen sich in Anlehnung an FRIEDRICH (1932, 25), STARCK (1950, 967) und VOIGT (1973) bis in die Mitte des 20. Jahrhunderts fünf Etappen unterscheiden, wobei im Biologieunterricht fast ausschließlich auf Punkt 3 fokussiert wird:

1. *Typologische Homologie*: Homolog sind Teile, die im Bauplan die gleichen Lagebeziehungen besitzen, unabhängig von Form und Abstammung.
2. *Typologisch-ontogenetische Homologie*: Die Embryonalentwicklung wird zur Feststellung der typologischen Beziehung herangezogen.
3. *Phylogenetische Homologie* (= *Homogenie* von LANKESTER): Homolog sind Organe, die gleiche Abstammung besitzen (von gleichen Vorfahren abstammen).
4. *Entwicklungsphysiologische Homologie*: Homolog sind Organe, die unter vergleichbaren organisierenden Beziehungen entstanden sind. Diese Deutung, insbesondere durch LUDWIG VON BERTALANFFY (1901–1972), schließt zwangsläufig die ersten drei Etappen ein.
5. *Erbbiologische/Genetische/Molekularbiologische Homologie*: Homolog ist, was durch homologe Mutation homologer Gene entstanden ist. Blutsverwandtschaft kann fehlen. Novikovs Homomorphien sind Teil dieser Homologiefassung.

Gerade in Bezug auf neuere Forschungsergebnisse wurden aber auch die Homologiekriterien etc. in letzter Zeit immer wieder kritisch hinterfragt. Nachfolgender Beitrag möchte dazu einen historisch-aktuellen Überblick leisten und dem Biologielehrer über den bisherigen Stoff hinausgehend, weiterführendes Material zur Hand geben.

## 2 Die Zeit vor DARWIN

Das Beispiel Homologie zeigt vielleicht am eindrucksvollsten, wo die methodischen Schwächen der frühen Anatomie und Embryologie lagen. Die wissenschaftliche Analyse der morphologischen Werke eines PETRUS CAMPER (1722–1789), JOHANN WOLFGANG VON GOETHE (1749–1832) oder GEORGES CUVIER (1769–1832) zeigt, dass es sich letztlich – z. T. bis ins 20. Jahrhundert hinein – zumeist um ein diffuses Empfinden über die Beziehungen zwischen den Organen der Lebewesen handelte und kaum klare Aussagen über Genese, Form, Funktion und Entwicklung gemacht wurden. Die vergleichende Methode beruhte dabei immer auf der Feststellung von Ähnlichkeiten und Unterschieden. So ist der Grundbegriff der Morphologie in der Tat so alt wie die vergleichende Morphologie selbst. GEORGES L. L. COMTE DE BUFFON (1707–1788), PETRUS CAMPER u. a. haben Homologien bereits festgestellt, ohne aber den Terminus gebraucht zu haben. Es war dann ÉTIENNE GEOFFROY ST. HILAIRE (1772–1844), der 1825 zum ersten Male die Bezeichnung *homolog* (»Wenn die Entwicklung von Organen analog ist, werden sie als homolog bezeichnet«) verwendete (STARCK 1950). Es war zwar die Idee des Typus vorhanden, und Cuvier hatte erste Baupläne aufgestellt u. a. m., aber man war zu keiner festen inhaltlichen Begriffsbildung und Vernetzung der Forschungsergebnisse gekommen (SPEMANN 1915, HOSSFELD & OLSSON 2005).

Eine erste Prägung des Begriffs der Homologie (zur Kennzeichnung anatomischer Ähnlichkeit) und seine klare Abgrenzung

von der Analogie in der systematischen Morphologie verdanken wir dem britischen Anatomen und Zoologen RICHARD OWEN (1804–1892): »*The corresponding parts in different animals being thus namesakes are called [...] homologues*. The term is used by logicians as synonymous with *homonyms*, and by geometers as signifying *the sides of similar figures which are opposite to equal and corresponding angles*« (OWEN 1848: 173).

Er unterschied drei Arten von Homologien:

1. *Homologie der Reihe*, wenn gleichartig gebildete und aufeinander folgende Organe oder Teile des Körpers ein und desselben Tieres untereinander verglichen werden;
2. *Allgemeine Homologie*, wenn ein Teil oder eine Reihenfolge von Teilen auf den gemeinsamen Grundtypus bezogen wird;
3. *Spezielle Homologie*, wenn zwei (oder mehrere) korrespondierende, durch bestimmte Lage und Verhältnis zum Ganzen übereinstimmende Teile von zwei (oder mehreren) verschiedenen Tieren miteinander verglichen werden.

Hatte OWEN also unter Analogie »*einen Teil oder ein Organ in einem Tier, das dieselbe Funktion hat wie ein anderes Teil oder Organ in einem unterschiedlichen Tier*« verstanden, lag für ihn Homologie vor, wenn es sich »*um dasselbe Organ in unterschiedlichen Tieren, in jeder Vielfalt der Form und Funktion*« handelte (OWEN 1848: 7). Bei dieser Definition blieb indes die Frage offen, was der Grund der Gleichheit der verschiedenen homologen Merkmale ist. Sowohl in der Zoologie als auch in der Botanik wurde diese Identität als ideelle Gemeinsamkeit bestimmt. Die verschiedene Ausbildung homologer Merkmale durch Anpassung an unterschiedliche Funktionen nannten die Botaniker *Metamorphose*.

OWEN vermied es also in seinen methodischen Überlegungen, eine eindeutige und künftiger Verwirrung vorbeugende Definition zu geben; er ging bei seinen Begriffsbestimmungen vielmehr von einer rein formalen, geometrischen Auffassung des Homologiebegriffs aus und lehnte jede Verbindung von Homologie und Entwicklung (wie sie etwa bei GOETHE oder GEOFFROY ST. HILAIRE zu finden war) ab (HOSSFELD & OLSSON 2005; HAUPT 1935).

DARWIN hingegen interpretierte den idealistischen Bauplan seinerseits radikal um, indem er ihn als Relikt der gemeinsamen materiellen Abstammung auffasste – aus dem ideellen Archetypen wurde ein realer Vorfahre und homologe bzw. analoge Merkmale konnten durch Vererbung bzw. Anpassung erklärt werden (DARWIN 1859: 434). Die Konzepte der idealistischen Morphologie erhielten also in der Evolutionstheorie eine völlig neue Bedeutung. Dieser Übergang zur neuen Doktrin verlief nicht problemlos oder ohne Widerstand, aber selbst von vielen Gegnern DARWINs wurde anerkannt, dass die Theorie der gemeinsamen Abstammung es ermöglichte, einige der wichtigsten vorevolutionistischen Probleme der Morphologie auf elegante Weise zu lösen (HULL 1973; JUNKER & HOSSFELD 2009). Obwohl DARWIN der Morphologie große Bedeutung beimaß, hat er sich selbst nur wenig mit der Weiterentwicklung seiner Theorie in diesem Gebiet beschäftigt.

So ist es nicht verwunderlich, dass man bis weit ins 20. Jahrhundert hinein die Organismen als fertige Gegebenheiten betrachtete und das Untersuchungsziel in der Erfassung des Baus der Einzelindividuen, der Übereinstimmungen im Bau der verschiedenen Individuen und ihrer Zugehörigkeit zu natürlichen Systemstufen bzw. zu einzelnen großen Typen sah (DE BEER 1971, GOULD 1977).

<sup>1</sup> Vgl. aktuell etwa die Bände: Biologie. Gesamtband Klassen 7–10, Duden Paetec 2005, S. 533ff.; Prisma Biologie 7–10, Klett 2006, S. 358; Linder Biologie 2, Schroedel 2009, S. 401; Natura. Biologie für Gymnasien, Oberstufe, Klett 2008, S. 414 ff. usw.

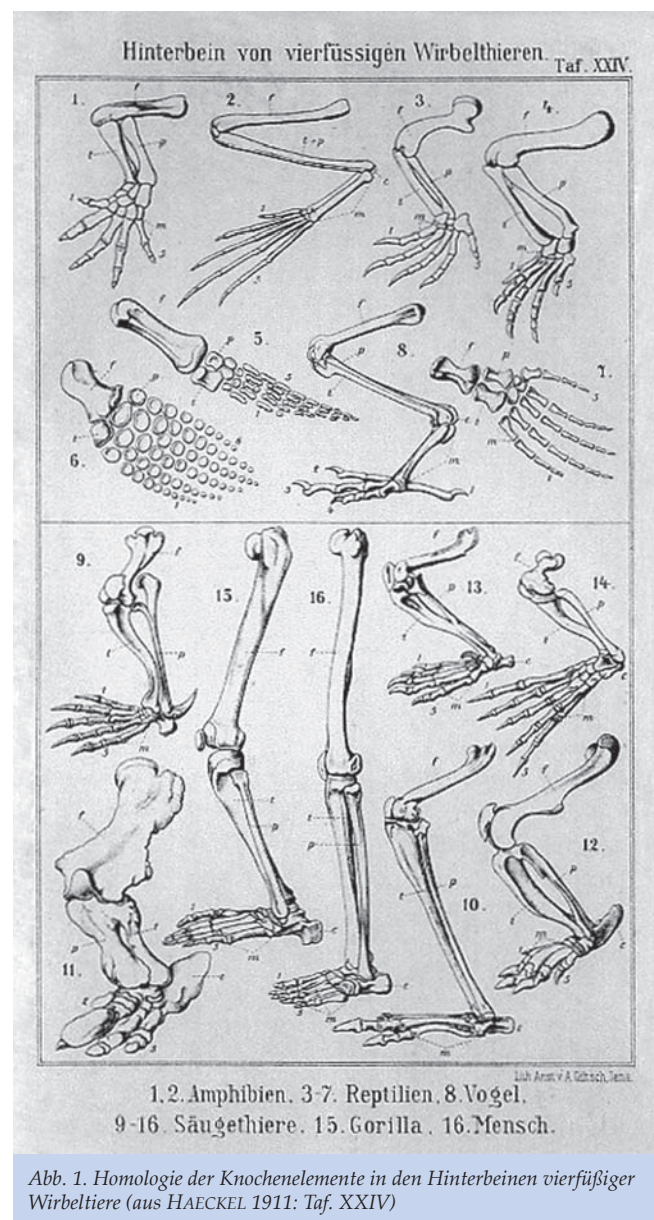
### 3 Die Zeit nach DARWIN

Auch mit der Veröffentlichung von DARWIN'S »Origin of Species« (1859) sollte sich in der vergleichenden Anatomie/Morphologie und Embryologie zunächst nur wenig in ihrer Beziehung zur Homologie ändern (KANAIEV 1966). Einige Zoologen, wie der Jenenser ERNST HAECKEL (1834–1919) in seiner »Generellen Morphologie« (1866), bemühten sich zwar, neue Wege zu gehen, obwohl es in der Folgezeit noch oft zu Missverständnissen, Fehldeutungen usw. der alten (OWEN'SCHEN) Terminologie kam. So orientierte sich Haeckel natürlich vorwiegend an den Ergebnissen des vorausgegangenen idealistischen Zeitalters. Er übernahm und bearbeitete folglich nicht nur die einfachen Tatsachen, sondern verwendete z. B. auch den idealistischen Terminus des »Typus« und wandelte ihn in den deszendenztheoretischen Begriff des Phylons oder Stammes um (HAECKEL 1866, 2: 388). Der idealistische Typus wurde auf rein formalem Wege durch Vergleich der verschiedenen Lebensformen gewonnen (s. Abb. 1), wobei es gleichgültig war, in welchem kausalen Verhältnis die einzelnen Glieder des Typus zueinander standen (vgl. MEISTER 2005). Die in einem Typus vereinigten Gruppen konnten demnach sowohl monophyletisch als auch polyphyletisch sein. Von den Phylen wird aber ausdrücklich Monophylie verlangt. Es besteht also ein doppelter Unterschied zwischen den Begriffen des Typus und des Phylons: der eine ist idealistischer, formaler, der andere deszendenztheoretischer, kausaler Natur; der eine kann poly- bzw. monophyletisch sein, der andere ist ausgesprochen monophyletisch (FRIEDRICH 1932, 46). Auf dieser Grundlage deutete HAECKEL schließlich auch die Phänomene der Homologie; er gab aber keine Definition des Begriffes! Homolog sind nach HAECKEL Organe, »die durch gemeinsame Abstammung erhalten«, analog dagegen solche, »die durch gemeinsame Abstammung erworben« worden sind (HAECKEL 1866, 2, 411). Er fährt fort: »Der rote Faden in dem dunklen Labyrinth dieser primordialen phyletischen Entwicklungs-Verhältnisse bleibt auch hier stets der lichtvolle dreifache Parallelismus der phyletischen, biontischen und systematischen Entwicklungs-Geschichte« (HAECKEL 1866, 2: 417). Schon E. RAY LANKESTER (1847–1929) hatte erkannt, dass der Begriff der Homologie, der reinen vergleichenden Morphologie entnommen, nicht leisten konnte, was die Phylogenetik von ihm verlangte – nämlich, die wirklichen oder hypothetischen Beziehungen zwischen blutsverwandten Formen und ihren Teilen zum Ausdruck zu bringen (LANKESTER 1870: 34). Zudem sah er die Tatsache, dass der typologische und der phylogenetische Homologiebegriff verschiedene Tatbestände beschreiben; für letzteren führte er sogar die Bezeichnung *Homogenie* ein.

Die wenigen, hier angeführten Beispiele verdeutlichen, dass mit »Homologie« oftmals ein Sachverhalt beschrieben und in die (Bio)Wissenschaften eingeführt worden war, der auch noch heute – mehr als 150 Jahre nach OWEN – von fundamentaler Bedeutung ist. ADOLF REMANE (1898–1976) sprach 1955 gar von »Morphologie als Homologienforschung« (OSCHE 1973). Der Begriff der Homologie spielte im Werk des Kieler Zoologen eine Schlüsselrolle (REMANE 1955, 1963). Eine Definition des Begriffes war auch aus seiner Sicht mit Schwierigkeiten verbunden. Die einschlägige Definition homologer Organe als ursprungsgleiche Strukturen, d. h. als evolutive Variationen, die sich aus Strukturen eines gemeinsamen Vorfahren ableiten lassen (FUTUYMA 1990, S. 334), entbehrt aus heutiger Sicht der empirischen Grundlage, da Abstammungsverhältnisse nicht beobachtbar sind. Darüber hinaus begeht man einen Zirkelschluss, wenn man mittels Homologisierungen die Stammes-

geschichte rekonstruieren will, gleichzeitig aber die Homologie über stammesgeschichtliche Verwandtschaft definiert. Dieser Schwierigkeit war sich auch REMANE bewusst: »Die häufigste »Definition« der Homologie erklärt die Merkmale für homolog, die sich auf gemeinsame Abstammung zurückführen lassen. Diese Definition gibt aber nur die theoretische Ausdeutung der Homologie, nicht ihre Kennzeichen. Homologiefeststellungen und natürliches System sind logisch und geschichtlich die primären Forschungsergebnisse, die phylogenetische Verwandtschaft und die Stammbäume nur ihre sekundären Ausdeutungen. [...] Nicht die Phylogenie entscheidet über die Homologie, sondern die Homologie über die Phylogenie« (REMANE 1955, S. 171f., Hervorhebung im Original).

REMANE schlägt nicht eine Definition des Begriffes der Homologie, sondern eine Explikation (REMANE 1955, S. 172) mit Hilfe von drei sogenannten Homologiekriterien (REMANE 1952, S. 33, 46, 49; REMANE 1955, S. 172ff.)<sup>2</sup> vor:



<sup>2</sup> REMANE führt außerdem noch drei Hilfskriterien ein, die aber keine neuen Gedanken enthalten, sondern lediglich in bestimmten Fällen als Entscheidungshilfen herangezogen werden können. Auf sie wird hier nicht weiter eingegangen (REMANE 1952, S. 60).

1. Kriterium der Lage
2. Kriterium der speziellen Qualität der Strukturen
3. Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen (Stetigkeitskriterium, Kontinuitätskriterium).

Nach dem Kriterium der Lage sind zwei Strukturen dann homolog, wenn sie die gleiche Lage in vergleichbaren Gefügesystemen aufweisen. REMANE nennt als Beispiele den Aderverlauf in den Flügeln zweier Dipterengattungen und die Schädelknochen bei zwei fossilen Tetrapodengattungen. Auch, wenn das Lagekriterium nicht erfüllt ist, können Strukturen homologisiert werden, »wenn sie in zahlreichen Sondermerkmalen übereinstimmen [...] Die Sicherheit wächst mit dem Grad der Komplikation und Übereinstimmung der verglichenen Strukturen« (REMANE 1952, S. 64). So seien beispielsweise die Chorda dorsalis und das Neuralrohr der Tunicata mit den entsprechenden Strukturen bei Wirbeltieren anhand des Kriteriums der speziellen Qualität homologisierbar (ebd., S. 47). Das Stetigkeitskriterium schließlich erlaubt die Homologisierung auch dann, wenn die anderen beiden Kriterien nicht erfüllt sind, und zwar, wenn zwischen den in Frage stehenden Strukturen »Zwischenformen nachweisbar sind, so daß bei Betrachtung zweier benachbarter Formen die unter 1 bzw. 2 angegebenen Bedingungen [Lage- bzw. Qualitätskriterium] erfüllt sind. Die Zwischenformen können der Ontogenie der Strukturen entnommen sein oder echte systematische Zwischenformen sein« (ebd., S. 64).

Um ein Beispiel zu nennen: Mit Hilfe des Stetigkeitskriteriums können die zwei zusätzlichen Gehörknöchelchen der Säugetiere, Hammer und Amboss (Malleus und Incus), mit dem primären Kiefergelenk der übrigen kiefertragenden Wirbeltiere homologisiert werden, da beide Komplexe über Zwischenformen in der Ontogenie der Säugetiere verbunden sind (STARCK 1995, S. 41).

Das Entscheidende an den Kriterien REMANES ist, dass sie rein deskriptiv sind. Wenn eines oder mehrere der drei Kriterien erfüllt sind, dann kann man die untersuchten Strukturen oder Organe als homolog bezeichnen. Es wird hier zunächst nur eine Aussage hinsichtlich der Identität oder Übereinstimmung bezüglich einer bestimmten Eigenschaft (Lage, spezieller Aufbau) der verschiedenen Strukturen gemacht, über eine mögliche Ursache für diese Übereinstimmung ist damit noch nichts gesagt. Der gemeinsame Ursprung homologer Organe ist eine Hypothese, mit der die Übereinstimmung erklärt werden soll, und stellt somit eine Interpretation der Ergebnisse der vergleichenden Anatomie dar. Sie ist jedoch *nicht* das Definiens des Begriffes der Homologie!

## 4 Homologie heute

Der Homologiebegriff hat in seiner Geschichte eine Art adaptive Radiation durchlebt (BRIGANDT 2003). Ursprünglich aus der vergleichenden Anatomie kommend, entwickelten die unterschiedlichen Teilbereiche der Biologie für sich zum Teil sehr verschiedene Homologiebegriffe, die zumeist auf die Ziele und Arbeitsmethoden bspw. der Molekularbiologie, Systematik, Evolutionsbiologie oder Entwicklungsbiologie zugeschnitten waren/sind. Wir geben in diesem Teilkapitel einen kurzen Überblick über die heutigen Begrifflichkeiten für einzelne Bereiche der Biologie, ohne aber Anspruch auf Vollständigkeit erheben zu wollen.

### 4.1 Homologie in der Systematik

In der modernen Systematik, oft Kladistik genannt, wird nach genetischen, realen Verwandtschaftsverhältnissen gesucht. Taxa werden nach der Verteilung von Merkmalen in ineinander



Abb. 2. Homologie der Organsysteme. Querschnitte verschiedener Organismen. Aus HAECKEL, E. (1874) *Anthropogenie*. Leipzig. Foto Bildarchiv, Ernst-Haeckel-Haus, Jena

der geschachtelte Gruppen (wie chinesische Kästen) klassifiziert. Die einzigen Merkmale, die dafür geeignet sind, sind so genannte Synapomorphien, gemeinsam abgeleitete Merkmale. So sind zum Beispiel die Säugetiere durch eine Reihe solcher Synapomorphien definiert, wie die drei Gehörknöchelchen, Zitzen und kernlosen roten Blutkörperchen. Damit benutzt die Systematik einen *taxischen Homologiebegriff*, wobei hier Homologie mit Synapomorphie gleichgesetzt wird. Merkmale müssen homolog sein, um in einer phylogenetischen Analyse Anwendung zu finden. Homologie wird damit zu einem Weg, um Merkmale in mehreren Arten (oder höheren Taxa) miteinander vergleichen zu können und um zu entscheiden, ob Merkmale als systematische Merkmale brauchbar sind.

### 4.2 Homologie in der Evolutionsbiologie

In diesem Teilbereich der Biologie geht es vor allem darum, adaptive Veränderungen von Merkmalen zu erklären. Häufig steht man vor dem Problem, entscheiden zu müssen, ob Merkmale die unterschiedlich aussehen, wie z. B. die Brustflossen bei Haien sowie die Flügel bei Vögeln, trotzdem »dasselbe« phylogenetisch darstellen, also homolog sind. Deshalb wird hier oftmals von einem *transformationellen Homologiebegriff* gesprochen, der zur Analyse von evolutionären Umwandlungen, Transformationen von Merkmalen, nützlich erscheint.

### 4.3 Homologie in der Molekularbiologie

In der Molekularbiologie geht es um die *Ähnlichkeit der Sequenzen* von Nukleinsäuren (DNA und RNA) oder Proteinen und darum zu erkennen, ob diese Ähnlichkeit auf einer gemeinsamen Abstammung beruht (also homolog) oder konvergent entstanden ist. Oftmals wird hierbei einfach die prozentuale Sequenzähnlichkeit angegeben. Ein Gen ist dann zu »71 % homolog«, wenn die Nukleotidsequenzen sich zu 71 % ähneln, wie bspw. zwischen Mensch und Ratte. Anders, als in den bisher aufgezeigten Teilbereichen, ist es also hier üblich, Homologie nicht qualitativ (Merkmale sind entweder homolog oder nicht-homolog) sondern quantitativ zu verstehen. Dieser Umstand stößt dann allerdings häufig auf Unverständnis seitens der Evolutionsbiologen und Systematiker. Die Frage »Sind sie dann auch zu 42 % verheiratet oder zur 78 % schwanger?« zeigt diese Unterschiede in der Auffassung des Homologiebegriffs dabei deutlich auf. Vielleicht kann man es so interpretieren, dass in der Molekularbiologie die Erfassung der Sequenzähnlichkeit ein nützliches Instrument darstellt, um eine Hypothese von der Funktion des jeweiligen Gens aufzustellen. Diese Hypothese zu testen, ist dann der Hauptzweck der molekularbiologischen Forschung.

### 4.4 Homologie in der Entwicklungsbiologie und Evo-Devo

In diesem neuen Forschungsgebiet wird oftmals der Unterschied zwischen der Homologie der morphologischen Merkmalen (im Embryo oder Adultstadium) sowie der Homologie der zugrunde liegenden entwicklungsbiologischen Mechanismen hervorgehoben. Man spricht von einer Homologie auf verschiedenen Strukturebenen (WAGNER 2007; SHUBIN et al. 2009).

So gibt es bspw. im Tierreich viele unterschiedliche Typen von Augen, wie die Augen der Wirbeltiere, Insekten oder Tintenfische. Diese Augen sind unabhängig voneinander entstanden, sind also nicht homolog. Wir wissen aber mittlerweile, dass ein Gen (Pax-6) für alle Augen in ihrer Frühentwicklung im Embryo von entscheidender Bedeutung ist. Tauflieden mit einem Pax-6 knock-out, bei dem das Gen ausgeschaltet ist, entwickeln keine Augen und es gibt bei uns Menschen Augenkrankheiten, die auf einer Fehlfunktion von Pax-6 beruhen. Es gibt zahlreiche solcher Beispiele bei denen die Entwicklung von nicht-homologen Strukturen, von homologen Genen oder meistens ganzen Netzwerken von interagierenden Genen, so genannten »gene regulatory networks (GRNs), gesteuert werden. Man spricht dann von einer »tiefen Homologie« (deep homology; SHUBIN et al. 2009).

Homologie und nicht-Homologie, oft Homoplasie genannt, werden meistens als Gegensätze verstanden, können aber auch als Endpunkte eines Kontinuums angesehen werden (HALL 2007).

## 5 Ausblick

Entscheidend für die Feststellung von Homologien waren und sind ausschließlich die Lagebeziehungen im Bauplan (*unité de plan* bei GEOFFROY ST. HILAIRE, *Typus* bei GOETHE). Der Typus ist dabei als ideales Urbild ohne reale Existenz zu bewerten. Er ermöglicht aber eine kurze Beschreibung der Baugesetzmäßigkeiten größerer Gruppen. Im Sinne der idealistischen Morphologie sind solche Teile als homolog zu bezeichnen, die im Typus die gleichen Lagebeziehungen besitzen, unabhängig von Funktion oder Abstammung.

Mit der Verbreitung (und teilweisen Akzeptanz) von DARWIN'S Ideen erfuhr der Homologiebegriff in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine Umdeutung im Sinne der historischen Morphologie. Die Schwierigkeiten, welche dabei einer klaren Definition von Homologie entgegen standen, veranlassten einige Autoren, zur typologischen Fassung zurückzukehren und den phylogenetischen Homologiebegriff wieder aufzugeben. Es war hier an führender Stelle vor allem ADOLF NAEF (1926, 1927), der in der Diskussion des Homologiebegriffs Klarheit gewinnen wollte und auch auf scharfe Angriffe, etwa durch EDUARD JACOB SHAGEN (1927, 2–47), sachlich reagierte.

Der NAEF'schen Interpretation folgten dann weitgehend auch HANS DRIESCH (1867–1941), WILHELM LUBOSCH (1875–1938) oder ADOLF MEYER[-ABICH] (1893–1971). Einer streng genetischen und biomorphologischen Formulierung von Homologie hingen in jener Zeit die Zoomorphologen VICTOR FRANZ (1883–1950) und ALEKSEJ N. SEWERTZOFF (1866–1936) an (LEVIT et al. 2004, HOSSFELD & OLSSON 2003). HANS BÖKERS (1886–1939) Ansatz einer »vergleichend biologischen Anatomie« aus den 1920er und 1930er Jahren hätte ebenso wertvolle Hinweise für die Klärung des Homologieproblems liefern können. Diese Sichtweise setzte sich jedoch nicht durch (HOSSFELD 2002). Fast zeitgleich zu den »deutschen Aktivitäten« hat auch der in Prag tätige russische Zoologe MICHAEL M. NOWIKOV [NOWIKOFF] (1876–1965) versucht, sämtliche Kategorien der Übereinstimmungen von Organen bzw. Organismen zusammenzufassen (NOWIKOFF 1935, HERMANN & KLEISNER 2005, KLEISNER 2007).

Fünfzehn Jahre nach NOWIKOFF war es dann dem Frankfurter Wirbeltiermorphologen DIETRICH STARCK (1908–2001) zu danken, die »Wandlungen des Homologiebegriffes« weitergehend untersucht zu haben. Er plädierte dafür – wie sein ganzes Leben lang (HOSSFELD & JUNKER 1999) –, dass die vergleichende Anatomie, wenn sie (auch hinsichtlich des Homologiebegriffs) zu einer Synthese gelangen wollte, die Erkenntnisse der gesamten Biologie (und hier besonders der Embryologie und Evolutionsbiologie) berücksichtigen und in ihre Theorien integrieren müsse (STARCK 1950, 967).

Neben den »Kritischen Studien zur Geschichte und zum Wesen des Begriffes der Homologie« (1932) von HERMANN FRIEDRICH (1906–1997) ist die Abhandlung von STARCK (1950) die umfassendste Darstellung des Begriffes und seiner Wandlungen überhaupt (mit Bezügen zur Entwicklungsphysiologie, »parallelen Entwicklung« und Histologie). In der DDR versuchte schließlich 1973 WOLFRAM VOIGT, mit seiner Abhandlung »Homologie und Typus in der Biologie«, das Thema auch auf eine weltanschaulich-philosophische und erkenntnistheoretisch-methodologische Ebene zu heben.

## Literatur

BRIGANDT, I. (2003). Homology in comparative, molecular, and evolutionary developmental biology: The radiation of a concept. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 299B, 9–17.

DARWIN, C. (1859). *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle of life*. London: J. Murray.

DE BEER, G. (1971). *Homology, an unsolved problem*. Oxford: Oxford Univ. Press.

FRIEDRICH, H. (1932). Kritische Studien zur Geschichte und zum Wesen des Begriffes der Homologie. *Ergeb. Anat.* 29, 25–86.

- FUTUYMA, D. J. (1990). *Evolutionsbiologie*. Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von BARBARA KÖNIG. Basel, Boston, Berlin: Birkhäuser.
- GOULD, S. J. (1977). *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press.
- HAECKEL, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*. 2 Bde. Berlin: G. Reimer.
- HAECKEL, E. (1911). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. 11. Aufl., Berlin: G. Reimer.
- HALL, B. K. (2007). Homoplasy and homology: Dichotomy or continuum. *Journal of Human Evolution* 52, 473–479.
- HAUPT, H. (1935). Das Homologieprinzip bei RICHARD OWEN. *Phil. Diss., Sudhoffs Archiv für Geschichte der Medizin und der Naturwissenschaften Leipzig*, Bd. 28, Heft 3, 43–228.
- HERMANN, T., KLEISNER, K. (2005). The five »homes« of zoologist MIKHAIL M. NOVIKOV (1876–1965): analogy and adaptation in one's life and as a principle of biological investigation. *Jb. Europ. Wiss.gesch.* 1, 87–130.
- HOSSFELD, U. (2002). »Konstruktion durch Umkonstruktion« – Hans Bökers vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. *Verh. Gesch. Theorie Biol.* 9, 149–169.
- HOSSFELD, U., JUNKER, T. (1999). Morphologie und Synthetische Theorie. *Verh. Gesch. Theorie Biol.* 2, 227–240.
- HOSSFELD, U., OLSSON L. (2005). The history of the homology concept and the »Phylogenetisches Symposium«. In RICHTER, S., OLSSON, L. (eds.). *Evolutionary developmental biology: new challenges to the homology concept. Special Issue, Theory in Biosciences* 124, 243–253.
- HOSSFELD, U., OLSSON, L. (2003). The road from HAECKEL: the Jena tradition in evolutionary morphology and the origin of »Evo-Devo«. *Biology & Philosophy* 18, 285–307.
- HULL, D. L. (1973). *DARWIN and His Critics: The Reception of DARWIN's Theory of Evolution by the Scientific Community*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- JACOBSSHAGEN, E. (1927). *Zur Reform der allgemeinen vergleichenden Formenlehre*. Jena: G. Fischer.
- KANAEV, J. J. (1966). *Skizzen aus der Geschichte des Problems des morphologischen Typus von DARWIN bis zur Gegenwart*. Moskau-Leningrad (in russ.).
- KLEISNER, K. (2007). The formation of the theory of homology in biological sciences. *Acta Biotheoretica* 55, 317–340.
- JUNKER, T. & HOSSFELD, U. (2009). *Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte*. 2. Aufl., Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.
- LANKESTER, E. R. (1870). On the use of the term homology. *Ann. Mag. Nat. Hist., Zool., Bot., Geol.* 6, 34–43.
- LEVIT, G. S., HOSSFELD, U., OLSSON, L. (2004). The integration of Darwinism and evolutionary morphology: ALEXEJ NIKOLAJEVICH SEWERTZOFF (1866–1936) and the developmental basis of evolutionary change. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 302B, 343–354.
- MEISTER, K. (2005). Metaphysische Konsequenz. Die idealistische Morphologie Edgar Dacques. *Neues Jb. Geol. Paläontol., Abh.*, 235, 197–233
- NAEF, A. (1926). Zur Diskussion des Homologiebegriffes und seiner Anwendung in der Morphologie. *Biol. Zent.bl.* 46, 405–427.
- NAEF, A. (1927). Die Definition des Homologiebegriffes. *Biol. Zent.bl.* 47, 187–190.
- NOWIKOFF, M. (1935). Homomorphie, Homologie und Analogie. *Anatom. Anz.* 80, 388–392.
- OSCHE, G. (1973). Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. In SCHÄFER, W. (Hg.). *Phylogenetische Rekonstruktionen – Theorie und Praxis* (= Aufs. Red. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 24). Frankfurt a. M., 155–165.
- OWEN, R. (1848). *On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton*. London: J. van Voorst.
- REMANE, A. (1952). *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I*. Leipzig: Geist & Portig K.-G. 1956.
- REMANE, A. (1955). Morphologie als Homologienforschung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1954 in Tübingen*, 159–83.
- REMANE, A. (1963). Über die Homologisierungsmöglichkeiten bei Verbindungsstrukturen (Muskeln, Blutgefäßen, Nerven) und Hohlräumen. *Zool. Anz.* 170, 489–502.
- SHUBIN, N., TABIN, C., & CARROLL, S. (2009). Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature* 457, 818–822.
- SPEMANN, H. (1915). Zur Geschichte and Kritik des Begriffs der Homologie. In CHUN, C., JOHANNSEN, W. (Hg.). *Allgemeine Biologie*. Leipzig, Berlin: B.G. Teubner, 63–85.
- STARCK, D., 1950. Wandlungen des Homologiebegriffes. *Zool. Anz.* 145, 957–969.
- STARCK, D., 1995. *Lehrbuch der Speziellen Zoologie* (begründet von A. KAESTNER), Band II: Wirbeltiere (hrsg. von D. STARCK), Teil 5: Säugetiere (2 Teilbde.). Jena, Stuttgart, New York: Gustav Fischer
- VOIGT, W. (1973). *Homologie und Typus in der Biologie*. Jena: G. Fischer.
- WAGNER, G. P. (2007). The developmental genetics of homology. *Nature Reviews Genetics* 8, 473–479

Prof. Dr. UWE HOSSFELD, Arbeitsgruppe Biologiedidaktik, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Am Steiger 3, Bienenhaus, 07743 Jena; Prof. Dr. LENNART OLSSON, Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie mit Phyletischem Museum, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Erbertstr. 1, 07743 Jena