

Entwurf eines Beitrags für *Evolution: Ein interdisziplinäres Handbuch*, herausgegeben von Philipp Sarasin und Marianne Sommer. J. B. Metzler Verlag, Stuttgart.

Homologie

Unter homologen Strukturen versteht man einander entsprechende Körperteile von verschiedenen biologischen Arten. Das Auftreten von homologen Strukturen (Homologien) in zwei Arten wird dadurch erklärt, dass der gemeinsame Vorfahre dieser Arten eine Struktur hatte, die an die Nachfahren weitervererbt wurden. Zum Beispiel sind der rechte Arm des Menschen, das rechte Vorderbein der Pferde, der rechte Flügel der Fledermäuse und die rechte Flosse der Delfine homolog, da sie alle von der rechten Vorderextremität des gemeinsamen Säugetiervorfahren abstammen (und sogar schon vom Amphibienvorfahren herrühren). In der Tat sind viele einzelne Knochen in Arten dieser Tiergruppen homolog, z.B. die Elle (und die Speiche) des menschlichen Armes findet sich in Amphibien-, Vogel-, und anderen Säugetierarten. Homologie kann grundsätzlich alle anatomischen Strukturen betreffen, also nicht nur Knochen, sondern auch Blutgefäße, Muskeln, Nerven und Gewebe. Traditionell wird Homologie von Analogie unterschieden, wobei analoge Strukturen Ähnlichkeiten in verschiedenen Arten sind, die von gleicher Funktion (Anpassung an ähnliche Bedingungen im Laufe der Evolution) herrühren. Die Flügel von Vögeln und Insekten sind analog, jedoch nicht homolog (da beide einen unterschiedlichen evolutionären Ursprung haben).

Das Beispiel der rechten Vorderextremität in den genannten Säugetieren zeigt, dass homologe Strukturen (im Gegensatz zu analogen Strukturen) nicht ähnlich sein müssen: Eine anatomische Struktur wird von Generation zu Generation und von Art zu Art vererbt (und bleibt dabei die gleiche / homologe Struktur), kann aber im Laufe der Evolution ihre Form und

Funktion deutlich verändern. Damit ist der Homologiebegriff ein zentraler Begriff der Evolutionsbiologie und anderer biologischer Disziplinen, die auf die Evolution Bezug nehmen, wie etwa die vergleichende Anatomie, die Systematik und die vergleichende Molekularbiologie (Donoghue 1992). Insbesondere werden Stammbäume von Arten aufgestellt, indem viele homologe (also entsprechende) Strukturen in diesen Arten verglichen werden, wobei relative Ähnlichkeiten bzw. Unterschiede Auskunft über die relative Verwandtschaft dieser Arten geben.

Trotz seiner heutigen Bedeutung für die Evolutionsbiologie wurde der Homologiebegriff lange vor der Entwicklung von Darwins Evolutionstheorie eingeführt (Russell 1916). Die Idee der Homologie entstand in der vergleichenden Anatomie (Morphologie) und der vergleichenden Embryologie des frühen 19. Jahrhunderts, insbesondere in den Werken von J. W. von Goethe (1749–1832) und K. E. von Baer (1792–1876) im deutschsprachigen Raum sowie bei E. Geoffroy Saint-Hilaire (1772–1844) in Frankreich. Während ursprünglich verschiedene Termini für die Idee der Homologie verwendet worden waren, führte der britische Anatom R. Owen (1804–1892) die seitdem übliche klare Unterscheidung zwischen „Homologie“ und „Analogie“ ein. In dieser vor-Darwinistischen Epoche wurde die Existenz von Homologien nicht durch gemeinsame Abstammung, sondern durch gemeinsame morphologische Baupläne oder gemeinsame Entwicklungsprinzipien erklärt. Da z.B. ein Knochen eines erwachsenen Tieres manchmal aus verschiedenen morphologischen Teilen besteht (da manche Einzelknochen in der frühen Entwicklung zusammenwachsen), war es eine wichtige Aufgabe der Morphologie, die verschiedenen natürlichen (oft aber nicht offensichtlichen) Einheiten eines Organismus zu erkennen. Diese natürlichen Einheiten wurden als homolog zu Körperteilen anderer Arten gesehen, was anatomische und embryologische Beschreibungen ermöglichte, die von hoher Allgemeinheit waren und auf größere Tiergruppen zutrafen. Z.B. stellte Owen eine allgemeine Charakterisierung des Skeletts der Wirbeltiere auf, das Fische, Amphibien, Vögel und Säugetiere

einschloss (Owen 1849).

Homologien konnten durch zwei Kriterien erkannt werden (Remane 1956). Das Kriterium der Lage besagt, dass obwohl dieselbe (homologe) Struktur eine verschiedene Form und Funktion in verschiedenen Arten haben kann, sie dieselbe Lage zu anderen Strukturen beibehält. Zum Beispiel haben verschiedene Knochen oft dieselbe relative Position in verschiedenen Arten, und Muskeln werden von denselben Nerven innerviert. Das embryologische Kriterium besagt, dass sich homologe Strukturen in unterschiedlichen Arten aus denselben embryonalen Anlagen entwickeln, was das Auffinden von Homologien erleichtert, da die Embryos von verschiedenen Arten ähnlicher sind als die erwachsenen Organismen. Mithilfe dieser Kriterien konnten Wissenschaftler der vor-Darwinistischen Epoche viele Homologien selbst in weniger verwandten Tiergruppen (z.B. Säugetieren und Fischen) entdecken, die auch heute noch als solche gelten. Die Existenz von einer Vielzahl von Homologien wurde schließlich zu einem wichtigen Argument für die Evolutionstheorie (die diese durch gemeinsame Abstammung erklären konnte), während zeitgenössische kreationistische Ansätze – wie der historische Ansatz der *Natural Theology* – nicht imstande waren zu erklären, warum Arten in verschiedenen Umgebungen und mit unterschiedlichen Lebensweisen dieselben (homologen) Strukturen haben (Owen 1849).

Seit der Entwicklung der Evolutionstheorie wurden Homologien im Sinne der Stammesgeschichte interpretiert. In der zweiten Hälfte des 19. Jh. betrieb die einflussreiche Disziplin der evolutionären Morphologie (K. Gegenbaur, E. Haeckel, E. R. Lankester) vergleichende Anatomie, Embryologie und Systematik in einem konsequenten phylogenetischem Rahmen, und war insbesondere damit beschäftigt, Stammbäume zu erstellen. Für eine lange Zeit wurden das Kriterium der Lage und das embryologische Kriterium als Hauptkriterien der Homologie benutzt. Erst seit der Entstehung der phylogenetischen Systematik (auch als Kladistik

bezeichnet) in der 2. Hälfte des 20. Jh. werden Homologien konsequent mithilfe von Stammbäumen bestimmt, so dass heute der gemeinsame phylogenetische Ursprung von Strukturen das eigentliche Kriterium der Homologie ist. (In diesem Zusammenhang wird Homologie der Homoplasie entgegengesetzt, wobei letztere eine Ähnlichkeit in ein zwei Arten ist, die nicht von gemeinsamer Abstammung herrührt.)

In den letzten Jahrzehnten hat der Homologiebegriff erhöhtes theoretisches Interesse erfahren. Sein Anwendungsbereich hat sich erweitert und neue theoretische Interpretation von Homologie wurden vorgeschlagen (Brigandt und Griffiths 2007; Donoghue 1992). Heutzutage werden nicht nur anatomische Strukturen als homolog angesehen, sondern in der Ethologie (Verhaltensbiologie) werden Verhaltensmuster in verschiedenen Arten homologisiert, in der Entwicklungsbiologie werden Entwicklungsprozesse als homolog verstanden, und durch die Zell- und Molekularbiologie ist klar geworden, dass Gene, Enzyme, und zahlreiche weitere molekulare und zelluläre Strukturen in verschiedenen Arten homolog sind. Homologien finden sich also auf verschiedenen Ebenen der organismischen Organisation (z.B. der molekularen, entwicklungsbiologischen, anatomischen und verhaltensbiologischen Ebene). Eine wichtige Erkenntnis ist, dass Homologie auf einer Ebene weder mit Homologie auf einer anderen Ebene gleichzusetzen noch auf Homologie auf der genetisch-molekularen Ebene reduzierbar ist. Eine anatomische Struktur, die in zwei Arten homolog ist, kann sich durch nicht-homologe Entwicklungsprozesse (z.B. aus unterschiedlichen embryonalen Anlagen) und unter Einfluss von nicht-homologen Genen in diesen beiden Arten entwickeln. Solange sich dieselbe Struktur in erwachsenen Individuen als Endresultat entwickelt, kann ihre Gewebezusammensetzung, Entwicklungsweise und molekulare Basis in verschiedenen Arten stark variieren. (Daher kann das traditionelle embryologische Kriterium der Homologie fehlschlagen; und Homologie ist auf jeder Organisationsebene mithilfe eines Stammbaumes zu bestimmen.) Umgekehrt kann dasselbe

(homologe) Gen in zwei Arten in nicht-homologen Entwicklungsprozessen eine Rolle spielen und zur Entwicklung von nicht-homologen anatomischen Strukturen beitragen (Brigandt und Griffiths 2007). Homologie auf der einen Ebene kann zusammen mit Nicht-homologie auf anderen Ebenen erfolgen, da Strukturen auf der molekularen, entwicklungsbiologischen, und anatomischen Eben manchmal voneinander unabhängig evolvieren.

Diese neuen Erkenntnisse haben für das biologische Teilgebiet der evolutionären Entwicklungsbiologie zu neuen theoretischen Ansätzen bezüglich der Homologie geführt. Eine wichtige offene Frage ist es, wie die Entwicklungsweise und der morphologische Aufbau von Organismen es möglich macht, dass dieselbe, homologe Struktur in verschiedenen Generationen und Arten auftritt und sich gleichzeitig im Laufe der Evolution wandeln kann (Frage der entwicklungsbiologischen Basis der Evolvierbarkeit). Ebenso ist es zu erklären, warum überhaupt die verschiedenen Teile eines Organismus – einschließlich Strukturen auf verschiedenen Ebenen der organismischen Organisation – voneinander getrennt variieren und evolvieren können (Brigandt 2007).

Literatur

Brigandt, Ingo (2007): „Typology Now: Homology and Developmental Constraints Explain Evolvability“. In: *Biology and Philosophy* 22: 709–725.

Brigandt, Ingo und Paul E. Griffiths (2007): „The Importance of Homology for Biology and Philosophy“. In: *Biology and Philosophy* 22: 633-641.

Donoghue, Michael J. (1992): „Homology“. In: Evelyn Fox Keller und Elisabeth A. Lloyd (Hg.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge, MA, 170-179.

Owen, Richard ([1849] 2007): *On the Nature of Limbs: A Discourse*. Hg. von Ron Amundson, mit einem Vorwort von Brian K. Hall und einleitenden Aufsätzen von Ron Amundson, Kevin Padian, Mary P. Winsor und Jennifer Coggon. Chicago.

Remane, Adolf (1956²): *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Leipzig.

Russell, Stuart E. ([1916] 1982): *Form and Function: A Contribution to the History of Animal Morphology*. Mit einer Einleitung von George V. Lauder. Chicago.

INGO BRIGANDT