

Morphologie

Der Terminus ›Morphologie‹ wird von J.W. von Goethe geprägt. Er definiert ihn um 1796 als »Lehre von der Gestalt der Bildung und Umbildung der organischen Körper«.¹ Veröffentlicht wird der Text mit dieser Passage erst 1817. Wohl unabhängig von Goethe erfolgt daher die Begriffsprägung durch K.F. Burdach im Jahr 1800. Burdach versteht unter der »Morphologie des Menschen« die »Lehre von der Form des menschlichen Körpers«.²

Goethes Begründung der Morphologie

Goethe beschreibt die Morphologie als eine »Hilfswissenschaft der Physiologie«³, insofern diese es allgemein mit der Analyse eines Ganzen in der Natur zu tun habe. Weil die Morphologie »nur darstellen und nicht erklären will«, sei sie von den anderen Hilfswissenschaften der Physiologie, insbesondere der Physik und der Chemie, unterschieden. Im Gegensatz zu diesen allgemeinen Lehren werde die Morphologie »durch ihre Beschränkung eigentlich nur zur besonderen Lehre«⁴. In ihr soll offenbar die Anwendung der allgemeinen »Kraft- und Ortsverhältnisse« der Physik und der »Stoff- und Mischungsverhältnisse« der Chemie auf einen besonderen Körper dargestellt werden. Weil die *Erklärung* auf die Prinzipien von Physik und Chemie verweisen, ist in der Morphologie also nur eine *Beschreibung* eines besonderen, gestalteten Körpers gegeben. Goethe sieht die Morphologie auch nicht im Kontrast zu der auf Sektionen beruhenden Anatomie, sondern versteht sie als eine Lehre, die selbst auf der Anatomie und Zootomie aufbaut. Und auch der Physiologie setzt Goethe die Morphologie nicht streng entgegen, denn auch die Morphologie ist für ihn nicht allein eine Lehre der (statischen) Gestalten, sondern auch der dynamischen Verhältnisse der Metamorphose, d.h. der Umwandlung der organischen Formen (†Metamorphose; Typus).

Goethes Sprache in seinen morphologischen Schriften weist einige Besonderheiten auf: Bemerkenswert ist einerseits sein Verzicht auf die Verwendung einer strengen Terminologie. Statt terminologischer Wendungen gebraucht er für die gleiche, seinem Verständnis nach sich ständig wandelnde Sache häufig verschiedene Worte (»Synonymvariation«). Dieser »Variationsstil« ermöglicht ihm, die Sache von verschiedener Seite zu beleuchten und zu umkreisen, und sie damit in gewisser Weise offen zu lassen, statt

Die Morphologie ist die biologische Teildisziplinen, die von den Gestalten und (äußeren) Formen der Organismen handelt.

Morphologie (Goethe ca. 1796)
 Formbildung (von Humboldt 1797)
 Kormus (Willdenow 1802)
 Korrelation (Cuvier 1812)
 Morphografie (Burdach 1814)
 deskriptive Anatomie (Home 1818)
 bilaterale Symmetrie (Schlegel 1827)
 Phytion (Gaudichaud 1841)
 theoretische Morphologie (Hooker 1849)
 Funktionsanatomie (Gardner 1856)
 Antimer (Haeckel 1866)
 Biostatik (Haeckel 1866)
 Epimer (Haeckel 1866)
 Metamer (Haeckel 1866)
 Morphogenese (Haeckel 1866)
 Paramer (Haeckel 1866)
 Bilateria (Haeckel 1874)
 physiologische Morphologie (Hatschek 1888)
 idealistische Morphologie (Goebel 1893)
 evolutionäre Morphologie (Bower 1904)
 Funktionsmorphologie (Landacre 1911)
 dynamische Morphologie (Naef 1913)
 Konstruktionsmorphologie (Weber 1954)
 Morphometrik (Stower, Davies & Jones 1960)
 Modul (Harper & White 1974)
 Morphoraum (McGhee 1980)
 rationale Morphologie (Webster & Goodwin 1982)

sie zu fixieren.⁵ Außerdem ist für Goethes Sprache in diesem Zusammenhang kennzeichnend, dass er die morphologischen Dinge häufig nicht mittels intrinsischer Merkmale benennt, sondern relationale Bestimmungen vornimmt, ein morphologisches Element also unter Bezug auf andere benennt (z.B. verwendet er in seinen botanischen Studien viel die Ausdrücke ›Teil‹ und ›Organ‹).⁶ In die Morphologie ist also mit Goethes beschreibender Sprache immer schon ein Bezug zu dem Ganzen des Organismus hergestellt. Die Morphologie ist ausgerichtet auf eine Analyse funktionaler Aspekte des Zusammenwirkens der Teile im Ganzen des Organismus. Abgelehnt wird in der morphologischen Perspektive also die Interpretation der Organismen als bloße Aggregate von Teilen, die frei miteinander kombiniert werden können, und betont wird die wechselseitige Abhängigkeit der Teile und die Geschlossenheit des gesamten Systems des Organismus (die »Korrelation der Teile«; s.u.).

Über die Botanik und Zoologie hinausgehend, ist das Konzept der Morphologie bei Goethe auch auf die anorganische Natur auszuweiten. Was Goethe im Auge hat, ist insgesamt eine Morphologienlehre der Natur.⁷ Auch für die Gestalt der Mineralien ließe sich daher mit Goethe eine Morphologie formulieren.⁸

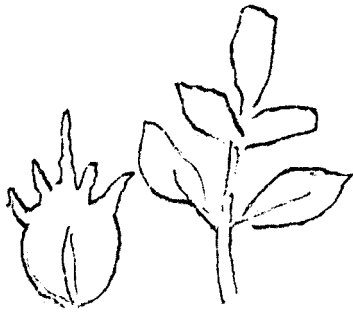


Abb. xxx. Randzeichnung Goethes in seinem Manuskript »Zu den Gesetzen der Pflanzenbildung« (1788) (aus: Kuhn, D. (Hg.) (1964). Goethe. Die Schriften zur Naturwissenschaft. Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina Bd. I, 10, Taf. VIII, 2).

Goethes »Gesetze des organischen Typus«

Obwohl Goethe in der Morphologie den Schwerpunkt auf einen beschreibenden Ansatz legt, versucht er es doch, diese Lehre als eine Gesetzeswissenschaft zu etablieren. So ist er der Auffassung, in der »Metamorphose der Pflanzen« sei die Grundlage einer Physiologie der Formbildung gegeben, von der Goethe sagt: »Sie zeigt uns die Gesetze wornach die Pflanzen gebildet werden. Sie macht uns auf ein doppeltes Gesetz aufmerksam [...] 1. Auf das Gesetz der innern Natur, wodurch die Pflanzen konstituiert werden. 2. Auf das Gesetz der äußern Umstände wodurch die Pflanzen modifiziert werden.«⁹

Goethe trennt hier die gesetzesmäßige Konstitution des ↑Typus von seiner gesetzesmäßigen Modifikation in mannigfaltige Formen. Die Gestaltbildung wird in den begrifflichen Rahmen von idealtypischen Gestalten, die die Einheit des Typus verkörpern, und modifizierenden Metamorphosen, die die Mannigfaltigkeit der Abwandlungen ermöglichen, gestellt. B. Hassenstein interpretiert die beiden Gesetze Goethes im Licht der Evolutionstheorie. Danach betrifft das erste Gesetz *Organisationsmerkmale* des Organismus, die sich aus seiner inneren Organisation ergeben und deshalb konstant erhalten bleiben. Das zweite Gesetz betrifft *Anpassungsmerkmale*, die sich aus der Beziehung des Organismus zu seiner Umwelt ergeben, und die sich daher mit den jeweiligen Umwelten, in denen verwandte Organismen leben, ändern können¹⁰ (für diese auf C. Nägeli zurückgehende Unterscheidung ↑Analogie). Der einheitliche Typus eines Blattes zeigt sich z.B. in den äußeren Teilen einer Pflanze in bestimmten Modifikationen, die zueinander in einer »geheimen Verwandtschaft« stehen: Spross-, Kelch-, Kron- und Staubblätter einer

Blütenpflanze haben sich nach Goethe in einer Reihe auseinander entwickelt und als ihnen gemeinsames Grundmuster lässt sich der Typus des Blattes angeben.

Auch für die Tiere entwickelt Goethe Vorstellungen von einem anatomischen Typus der Tiere, der einen Vorschlag enthält »zu einem allgemeinen Bilde, worin die Gestalten sämtlicher Tiere, der Möglichkeit nach, enthalten wären und wornach man jedes Tier in einer gewissen Ordnung beschriebe«.¹¹ Ausführlicher formuliert Goethe in der nachgelassenen Arbeit »Versuch über die Gestalt der Tiere«: »Wie nun aber [...] die Wissenschaft auf einmal zur Konsistenz gelangt, ein allgemeiner Leitfaden durch das Labyrinth der Gestalten gegeben ein allgemeines Fachwerk, worin jede einzelne Beobachtung zum allgemeinen Gebrauch niedergelegt werden könne, aufzubauen wäre, scheint mir der Weg zu sein wenn ein allgemeiner Typus, ein allgemeines Schema ausgearbeitet und aufgestellt würde, welchem sowohl Menschen als Tiere untergeordnet blieben, mit dem die Klassen, die Geschlechter und Gattungen verglichen, wornach sie beurteilt würden«.¹²

Goethe schwebt hier das Konzept des später in der Biologie so genannten *Bauplans* vor (↑Typus): ein idealisiertes Modell für die räumliche Anordnung der Körperteile eines Organismus, ein Schema der relativen Lageverhältnisse seiner Körperteile. Goethe verbindet mit dem Konzept des Bauplanes weniger die These einer verwandtschaftlichen Abstammung der Tiere; der Bauplan hat vielmehr die Funktion, den Organismus in seiner Ganzheit und korrelativen Einheit seiner Teile darzustellen. Es geht dabei um zweierlei: die Kopplung der strukturellen Komponenten untereinander und das Verhältnis der strukturellen zu der funktionalen Organisation des Organismus.

Die Grundlage für die Aufstellung eines Typus ist bei Goethe aber nicht die funktionale Einheit der Teile, sondern der strukturelle Aspekte der Konstruktion des Organismus (»ausgehend von der Osteologie«). Der Vergleich von Bauplänen zeigt eine korrelative Änderung der strukturellen Komponenten des Ganzen: Die Veränderung des einen Teils zieht eine Veränderung eines anderen nach sich. Größenzunahme des einen Körperteils geht z.B. mit der Größenabnahme eines anderen einher. Goethe formuliert diesen Zusammenhang als das »Gesetz des Etats« (s.u.).

Die konkreten von Goethe angeführten »Gesetze des organischen Typus«¹³ machen den vagen Charakter dieser »Gesetze« deutlich. Es handelt sich bei ihnen nicht um Kausalgesetze, die einen zeitlichen Verlauf bestimmen oder einen konstitutiven Zusammenhang zwischen Größen etablieren, sondern ledig-

lich um komparative Verallgemeinerungen, die die Fülle des Materials ordnen. Die »typologischen Gesetze« bilden also nicht eigentlich Gesetze, sondern bloß mehr oder weniger gültige Prinzipien des Vergleichs. Dies wird auch daran deutlich, dass ein Typus nicht nach strengen Kriterien identifiziert wird, sondern seine Konstruktion in der Regel mit der Leistung des Gestaltsehens in Verbindung gebracht wird: Bei Goethe heißt es 1795, es erscheine »das ganze Tierreich unter einem einzigen großen Bilde«, wenn wir es »mit Augen des Geistes sehen«.¹⁴

Der begriffliche Rahmen der Naturwissenschaft wird hier also insofern gesprengt, als zur Explikation des Typus auf einen Grundbegriff der Ästhetik verwiesen wird. Das Verhältnis zwischen Ästhetik und Naturwissenschaft bleibt bei Goethe in einer gewissen Unschärfe. Einerseits lässt sich sagen: Die Ästhetik dient in Form einer Harmonienlehre als Hilfswissenschaft der Morphologie. Auf der anderen Seite steht im Zentrum von Goethes Bestreben weniger die Etablierung einer methodisch sauberen Zoologie als die versuchsweise Erweiterung der Ästhetik auf die Natur. So betitelt er programmatisch ein Schreiben an Schiller: »Inwiefern die Idee: Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit, auf organische Naturen angewendet werden könne« (1794).¹⁵ Das Verhältnis ist hier das einer Anwendung: Der Wertbegriff der Ästhetik ermöglicht in seiner Anwendung auf die Biologie eine Ordnung der Organismen. Die Morphologie wäre danach also konstitutionell auf die Ästhetik angewiesen, sie könnte sich nur nach Maßgabe ästhetischer Begriffe entfalten. Treffend charakterisiert wohl W. Benjamin die Stellung von Goethes Naturwissenschaft: »Goethes naturwissenschaftliche Studien stehen im Zusammenhang seines Schrifttums an der Stelle, die bei geringeren Künstlern oft die Ästhetik einnimmt. [...] Goethe gehört zur Familie jener großen Geister, für welche es im Grunde eine Kunst im abgezogenen Sinne nicht gab. Ihm war die Lehre von dem Urphänomen als Naturwissenschaft zugleich die wahre Kunstlehre, wie es für Dante die Philosophie der Scholastik und für Dürer die technischen Künste waren.«¹⁶

Ob sich die von Goethe intendierten morphologische »Gesetze der Form« aber wirklich formulieren lassen, ist seit Goethes Zeiten sehr umstritten. B. Hassenstein kritisiert Goethe 1950 dafür, dass seine Materialbasis nicht dafür ausgereicht hätte, morphologische Gesetze zu formulieren¹⁷, und er hält zusammenfassend fest: »Mehr, als daß »etwas Wahres daran ist«, darf der exakte Naturwissenschaftler von morphologischen Gesetzmäßigkeiten ohnehin nicht erwarten«.¹⁸

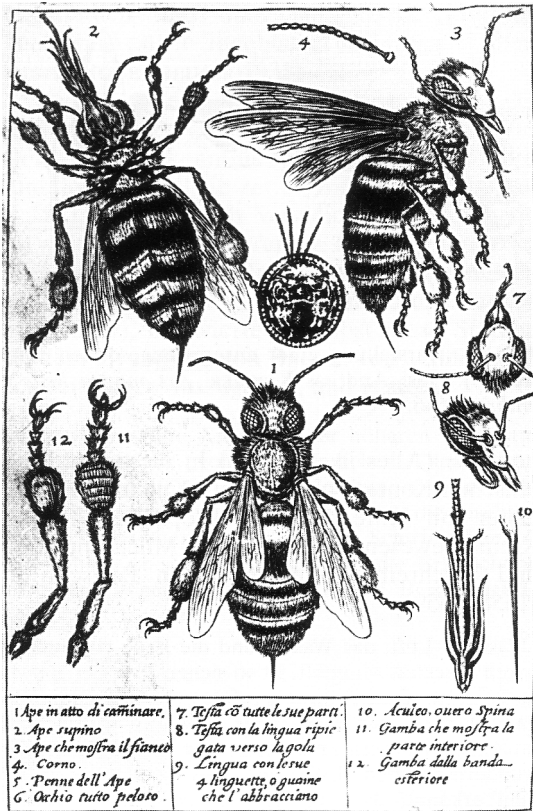


Abb. xxx. Morphologie der Honigbiene und ihrer Organe. Eine der ersten mit Hilfe des Mikroskops angefertigten biologischen Darstellungen (aus Stelluti, F. (1625). *Apiarium* [Einblattdruck]).

Vorläufer Goethes

Auch vor Goethe spielt die Morphologie eine grundlegende Rolle in der Botanik und Zoologie: Die Beschreibung der Tiere nach ihrer äußeren Gestalt (↑Form) und ihre Ordnung nach morphologischen Merkmalen (↑Systematik) bildet seit der Antike ein zentrales Thema der wissenschaftlichen Beschäftigung mit den Lebewesen. Und auch allgemeine morphologische Zusammenhänge im Sinne von Gesetzen der »Korrelation« werden bereits in der Antike formuliert (so von Aristoteles; s.u.). Von der Antike bis zur Renaissance ist die Morphologie allerdings in erster Linie eine Hilfswissenschaft der für praktische Anwendungen relevanteren ↑Physiologie.

Cuvier: Morphologie als Ganzheitslehre

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erlangen die typologischen Formgesetze eine zentrale Bedeutung für die Morphologie. Sie tragen auch dazu bei, den Begriff

des ↑Organismus als ein vereinheitlichendes Konzept der Biologie zu etablieren: Ein Organismus wird als eine morphologische und physiologische Ganzheit von Teilen gesehen, die nicht beliebig verändert und miteinander kombiniert werden können, sondern in einem Verhältnis der wechselseitigen zeitlichen und räumlichen Beeinflussung stehen.

Der vergleichende Anatom G. Cuvier, der in Vielem die von Goethe beabsichtigte Typologienlehre weiter entwickelt und auf eine breite empirische Grundlage stellt, formuliert 1812 allgemeiner und damit vorsichtiger als Goethe sein *Korrelationsgesetz* (»la corrélation des formes dans les être organisés«), nach dem jedes Lebewesen ein Ganzes bildet, ein einheitliches und geschlossenes System, in welchem alle Teile einander gegenseitig entsprechen und sich nur unter gleichzeitiger Veränderung anderer Teile verändern können, so dass in gewisser Weise mit jedem Teil alle übrigen gegeben sind: »Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont toutes les parties se correspondent mutuellement, et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque. Aucune de ces parties ne peut changer sans que les autres changent aussi; et par conséquent chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres.«¹⁹ Für Cuvier als praktizierenden Paläontologen ist dabei besonders wichtig, dass sein Gesetz in der Weise angewandt werden kann, dass aus einem einzelnen überlieferten Teil eines Organismus weitreichende Schlüsse auf seinen gesamten Körperbau gezogen werden können (s.u.).²⁰

Homologiebegriff

Im Rahmen einer vergleichenden Morphologie (↑Anatomie) wird die Abwandlung der Gestalten besonders mittels des sich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts etablierenden Begriffs der ↑Homologie untersucht. Dieses Konzept ermöglicht es, ausgehend von dem Verständnis des Organismus als ein systemisches Gefüge, die Abwandlung der Teile zu verfolgen, auch wenn diese Teile in Organismen verschiedener Arten jeweils andere Formen oder Funktionen aufweisen. Die Morphologie liefert mit diesem Ansatz entscheidende Impulse für die Vorstellung einer ↑Phylogenie und genealogischen Klassifikation (↑Systematik), in der die Gruppierung nicht nach der Kombination von einzelnen Merkmalen und nicht nach Funktionen, sondern nach der Abwandlung des gesamten »Bauplans« vorgenommen wird.²¹

Form und Funktion

Als relativ wenig veränderlich erweisen sich in der

komparativen Sicht vielfach die Formen der strukturellen Einheiten der Organismen (der Körperteile) sowie deren relativen Lageverhältnisse. Einer größeren Variation unterliegen dagegen die von den Teilen wahrgenommenen Funktionen. Archetypische Baupläne werden daher meist allein auf der Grundlage der Form und Lage der Körperteile konstruiert. Zu Beginn des 19. Jahrhunderts weist insbesondere É. Geoffroy St.-Hilaire in einer Auseinandersetzung mit Cuvier darauf hin: Die vielen Beispiele von morphologisch ähnlichen Organen mit ganz anderen Funktionen weisen nach Geoffroy darauf hin, dass nicht die Funktionen, sondern die Formen und die Annahme eines gemeinsamen Bauplans den entscheidenden Schlüssel zur Interpretation der organischen Strukturen liefern.²² Die damit begründete Strukturfixiertheit der Bauplanforschung hat aber zumindest noch insofern eine funktionale Komponente, als es doch die funktionale Organisation eines Organismus ist, die den Grund für die biologische Bedeutung der Formen enthält und die damit die Ursache für die Möglichkeit zur Formulierung typologischer Gesetze wie dem Korrelationsprinzip darstellt.

Vielfach beschrieben wird in der vergleichenden Morphologie des 19. Jahrhunderts das Phänomen des Wechsels einer Funktion bei einem morphologisch einheitlichen Teil von verwandten Organismen (Dohrn 1875: »Funktionswechsel«; ↑Funktion). Diese Erscheinung zeigt, dass die morphologische Gliederung des Organismus nicht parallel zu einer funktionalen Systematik verläuft. Die Systematik der Formen und der Funktionen eines Organismus lässt sich nicht immer einfach aufeinander abbilden (Benninghoff 1935: »Funktionelle Systeme decken sich nicht vollständig mit den Bauplangliedern«²³). So wie eine Funktion durch verschiedene Formen wahrgenommen werden kann (z.B. die Temperaturregulation durch Transpiration oder Stoffwechselaktivität), kann auch eine Form mehrere Funktionen abdecken (z.B. die Leber). Funktionelle Systeme eines Organismus müssen sogar an überhaupt keine klar räumlich umrissene Form gebunden sein, wie das Beispiel des Immunsystems zeigt.

Mitte des 19. Jh.: »disziplinärer Zusammenbruch«

Mit dem Aufblühen der Physiologie seit Mitte des 19. Jahrhunderts ist ein korrespondierender Niedergang der Morphologie verbunden. L. Nyhart spricht in diesem Zusammenhang von einem »disziplinären Zusammenbruch« der Morphologie.²⁴ Die Morphologie gerät u.a. in eine Krise, weil viele ihrer Konzepte im Rahmen einer naturphilosophischen Einstellung gewonnen wurden – diese gilt aber im Laufe des

19. Jahrhunderts zunehmend als überholt, weil nicht empirisch fundiert. Mit dem Erfolg der Zellentheorie wird außerdem eine einheitliche Basis zur Erklärung und Beschreibung der Organismen ermöglicht, die die übergeordnete Ebene der Morphologie überflüssig zu machen droht.

Einen zumindest zeitweiligen Aufschwung erlebt die Morphologie aber unter dem Einfluss der Evolutionstheorie, insofern sie entscheidend an der Rekonstruktion phylogenetischer Transformationsreihen beteiligt ist. Der vergleichende Morphologe C. Gegenbaur erklärt es 1875 zum ausdrücklichen Programm der Morphologie die Abstammungsverhältnisse zwischen den verschiedenen Formen zu klären und damit der Anatomie, Entwicklungsbiologie und Paläontologie einen übergeordneten Rahmen zu geben.²⁵ Am Ende des Jahrhunderts nimmt die Entwicklung dennoch eher den umgekehrten Lauf, indem sich die Lehren von der Struktur und Genese der Organismen (z.B. die Zytologie und Entwicklungsphysiologie) von der Morphologie emanzipieren und diese zu ihrer Hilfswissenschaft machen.²⁶

Morphologie als Hilfswissenschaft der Physiologie

Für die Zoologen C. Bergmann und R. Leuckart bildet es 1852 ein Programm für die Zukunft, die Morphologie »zu einem Theile der Physiologie« werden zu lassen; Ziel sei es, eine »Physiologie der Plastik« zu entwickeln.²⁷ Eine ausdrückliche Priorität der Physiologie gegenüber der Morphologie und Anatomie wird 1865 von dem französischen Physiologen C. Bernard behauptet. Die Physiologie ist für ihn gegenüber der Anatomie die tiefere (»plus profonde«²⁸) und komplexere²⁹ Wissenschaft; die Anatomie sollte ihr daher als eine Hilfswissenschaft untergeordnet werden³⁰: »l'anatomiste ne sait rien interpréter par l'anatomie seule«³¹; »l'anatomiste ne peut jamais aller au delà de ce que lui apprend la physiologie«³². Der einzige Wert der Anatomie bestehe darin, Gewebe und andere Teile eines Organismus identifizieren und wiedererkennen zu können.

Die Etablierung der Physiologie im 19. Jahrhundert zieht es auch nach sich, dass viele Aspekte, die anfangs als Thema der Morphologie gesehen wurden, später der Physiologie (und Entwicklungsbiologie) zugerechnet werden. Dies betrifft v.a. alle dynamischen Aspekte der Veränderung der Gestalten. Die Morphologie wird in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts damit zu einer reinen Lehre der statischen Bauverhältnisse der Organismen. So sieht es auch E. Haeckel, indem er 1866 die Morphologie als **Biostatik** (»organische Morphonomie«) bezeichnet

und ihr die Physiologie als *Biodynamik* (»organische Phoronomie«) gegenüberstellt.³³

Sich dem Zeitgeist entgegenstellend, wehrt sich Haeckel gegen eine methodische Gegenüberstellung, in der der Physiologie der »höhere Rang« einer erklärenden Wissenschaft, der Morphologie aber lediglich die Rolle einer »untergeordneten Hilfswissenschaft« zugeschrieben wird.³⁴ Er behauptet dagegen eine strenge Koordination der beiden Wissenschaften: »Die Physiologie oder Biodynamik beschreibt und erklärt die Leistungen (Functionen, Bewegungen, Kräfte) der Organismen. Die Morphologie beschreibt und erklärt die Formen (äussere Gestalt und innere formelle Zusammensetzung) der Organismen«.³⁵ In einer gewissen Spannung steht diese Nebenordnung aber doch mit einem von Haeckel formulierten Grundsatz: »Jedes Sein wird nur durch sein Werden erkannt«.³⁶ Auch das Werden der organischen Gestalten ordnet Haeckel offensichtlich der Morphologie zu, so dass diese keine reine Lehre der statischen Formen bleibt: In Haeckels Systematik der biologischen Teildisziplinen wird die Morphologie zunächst in *Anatomie* und *Biogenie* geschieden, erstere dann weiter unterteilt in *Tektologie* (Strukturlehre) und *Promorphologie* (Grundformenlehre) und letztere in *Ontogenie* (Individualentwicklung) und *Phylogenie* (Stammesentwicklung) (↑Biologie: Abb. xxx).

Trotz dieser Bemühungen Haeckels und anderer Morphologen findet die beherrschende Stellung der Morphologie innerhalb der biologischen Forschung am Ende des 19. Jahrhunderts ein Ende. Beschrieben wurde dieser Prozess durch eine Bewegung der »Revolt gegen die Morphologie«.³⁷ Nicht mehr allein die vergleichende Perspektive der Beschreibung von organischen Formen, sondern die Erklärung ihrer Entstehung im Rahmen der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung und ihrer Weitergabe von einer Generation zur nächsten durch Mechanismen der Vererbung bilden die entscheidenden Fragen, die zur Formulierung neuer experimentell orientierter Forschungsprogramme der ↑Entwicklungsbiologie, ↑Evolutionenbiologie und ↑Genetik führen.

Der Botaniker K. Goebel erkennt der Morphologie zu Beginn des 20. Jahrhunderts keinerlei Selbstständigkeit mehr zu; er hält sie für eine vorläufige, bloß beschreibende Disziplin: »Morphologisch ist das, was sich physiologisch noch nicht verstehen lässt«³⁸. Und der Zoologe A. Meyer behauptet 1926, die Morphologie sei »überall da erledigt und entbehrlich, wo die von ihr beschriebenen Formverhältnisse physiologisch durchschaut sind«.³⁹ Die Morphologie erscheint insofern als eine Krücke für eine noch nicht vollendete Physiologie.

Renaissance im Rahmen der Gestalttheorien

Erst mit den organischen Gestalt- und Ganzheitslehren in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts (↑Ganzheit) erlebt die Morphologie eine kleine Renaissance, in der manche Biologen ihre Untersuchungen direkt an Goethe anzuschließen versuchen. Diese Renaissance ist aber zugleich mit der Einsicht in das Ende der Morphologie als erklärende Wissenschaft verbunden. Der Botaniker W. Troll konstatiert gleich zu Beginn seiner grundlegenden Arbeit über ›Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte‹ (1928), dass die Morphologie »als selbständige Disziplin ihrem Ende entgegenzugehen scheint«. ⁴⁰ Sein Versuch der Rettung der Morphologie besteht darin, sie als eine Gestalttheorie zu konstruieren. Als solche sieht er sie als »immanenterweise idealistische Wissenschaft«. ⁴¹ Ihre Aufgabe sei es nicht, die Entstehung der Gestalten kausal zu erklären, sondern sie »abzuleiten« ⁴², d.h. ihre Arbeit bestehe darin, eine gegebene Gestalt durch eine Reihe von Transformationsschritten in andere Gestalten zu überführen. Die Morphologie als Lehre der Gestalten hat nach Troll »das Bleibende« zum Gegenstand: »der Strom von Ursache und Wirkung geht bloß durch sie hindurch [...]. Die Form, als Erscheinung der Idee, besteht also zwar *in* der Ebene der Kausalität, ist aber *nicht von* dieser Ebene und kann, als außer ihr liegend, aus ihr heraus nicht begriffen werden. Morphologisch ist demnach das, was sich physiologisch, das ist kausal, überhaupt nicht verstehen läßt«. ⁴³ Die Morphologie ist in den Augen Trolls demnach ausdrücklich keine erklärende Kausalwissenschaft, sondern eine anschauende Vergleichswissenschaft: »An die Stelle der kausalen Erklärung tritt in ihrem Bereich, wo das Auge allein regiert, die Ableitung«. ⁴⁴ Die Ableitung besteht hier nicht in dem Nachweis einer entwicklungsgeschichtlichen Reihe – diese wäre ja wieder kausal –, sondern in der Anwendung einer ästhetisch-typologischen Klassifikation. Der Erfolg der Ableitung sei daher als eine Evidenz mit dem Charakter einer Offenbarung zu verstehen: »Es ist das Gelingen einer Ableitung, wie wenn die Sonne aufgeht«. ⁴⁵ Die Morphologie ist für Troll damit keine rein auf das empirische Material bezogene Wissenschaft, sondern sie enthält stets auch idealistische Bezüge: »Die Morphologie betrachtet die Gestalt nicht als Materie, sondern als in ihr ausgedrückte Erscheinung, die sich allein dem Sinne des Auges erschließt. Gestalt ist für sie die anschaulich erfaßte Ganzheit des Organismus und als solche unanalysierbar, d.h. sie geht, wie die exakten Wissenschaften vom ›Element‹ (ob dieses nun Elektron, Atom oder Mizell heißt), aus von der Gestalt und sucht deren Wesen, ihre innere Einheit, im gegensei-

tigen Vergleich mit anderen Gestalten zur Anschauung zu bringen«. ⁴⁶

Verwandte Auffassungen von der Morphologie vertritt Mitte des 20. Jahrhunderts der Zoologe A. Portmann in Bezug auf die »Tiergestalt«. ⁴⁷ Portmann bringt die Morphologie insbesondere in Zusammenhang mit der ↑Selbstdarstellung des Organischen: »Die Morphologie [...] ist die Wissenschaft von der Selbstdarstellung der Organismen und klärt gemeinsam mit der Physiologie die besonderen Formmerkmale der Organismen, die als Anpassungen an die Umgebung, an den Stoffwechsel oder an die Arterhaltung zu verstehen sind.« ⁴⁸

In einer Zeit, in der Genetik und Entwicklungsbiologie rasante Fortschritte mit ihrer kausal-analytischen Methodik machen, hängt allerdings kaum mehr ein Biologe einer akausalen Morphologie an. Fraglich ist es v.a., ob die Morphologie es zur Aufstellung allgemeiner Gesetze der Formen und Formbildungen bringen wird.

Grundformenlehre

Ein immer wieder aufgegriffenes Programm der Morphologie besteht darin, organische »Grundformen« zu identifizieren, die als wiederkehrende Strukturelemente in Organismen erscheinen. Insbesondere ausgehend von den Symmetrieverhältnissen von Organismen sind diese Grundformen in ein System gebracht worden (s.u.). Kritisch ist gegen diese »Grundformenlehre« angeführt worden, dass die äußere Beschreibung der Organismen nach ihren Symmetrieverhältnissen die eigentlichen formgebenden Prozesse, die im Laufe der Ontogenese ablaufen, außer Acht lässt. Morphologisch interessant sind nicht allein die resultierenden äußeren Formen der Organismen, sondern vielmehr die möglichen Gesetzmäßigkeiten in den Ursachen dieser Formen. Es bleibt ein bisher nur unvollständig eingelöstes Programm der vergleichenden Morphologie, nicht nur geometrische Figuren anzugeben, die den Organismen ähneln, sondern die Gesetze der Individualentwicklung, die zu diesen Formen führen, selbst zu formulieren. Bei der Komplexität der betrachteten Prozesse kann aber auch bezweifelt werden, dass diese überhaupt sich dem Schema allgemeiner Gesetze fügen und damit eine eindeutige Systematik ergeben.

Als Leitbild für die systematische Erfassung der Gestalt der Organismen und Organe findet sich in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts in dem Periodensystem der chemischen Elemente. In den Worten des Pioniers M. Nowikoff ist es das Ziel, die Gestalten der Organismen als »ein Ausdruck allgemeiner, in der lebenden Natur liegender Gesetze der Formbildung«

zu interpretieren.⁴⁹ Nowikoff präsentiert »periodische Tabellen«⁵⁰, die als Grundlage für eine Klassifikation der organischen Formen bei sehr unterschiedlichen Tieren fungieren. Nowikoff bezieht sich dabei auf die Formen von Gehäusen, Zentralnervensystemen, Augen, Leuchtorganen und Bewegungseinrichtungen. Die einzelnen Formtypen, so z.B. die Gehäuse in Form von Becher, Röhre oder Spirale oder die Nervensysteme in Form von Netz, Markstrang oder Ganglien treten in jeweils verschiedenen phylogenetischen Verwandtschaftsgruppen auf und bilden so jeweils eine Periode.

Auch in der heutigen Debatte um die Gesetze der Formbildung taucht der alte morphologische Traum eines Periodensystems der organischen Formen immer wieder auf. In dem Programm der strukturalistischen Entwicklungsbiologie erscheint er z.B. bei B. Goodwin in den 1980er Jahren. Nach Goodwin soll sich eine »rationale« Systematik der Formen von dem historischen Ansatz der durch die Evolutionstheorie dominierten Biologie befreien und stattdessen die Formen nach ahistorischen »idealen Gesetzen der Formbildung« klassifizieren. »The rational taxonomy which could emerge from a logical classification of these forms would be quite independent of the actual historical sequence of appearance of species, genera and phyla, just as the periodic table of the elements is independent of their historical appearance, and is compatible with a great variety of possible sequences«.⁵¹ Auch den Begriff der ↑Homologie will Goodwin in diesem Sinne nicht mehr als genealogisches, sondern als rein morphologisches Konzept verstehen (»homological equivalence is independent of history. [...] it provides the basic tool for a logical classification of forms in terms of their generative principles«).⁵²

Mit dem strukturalistischen Ansatz der Entwicklungsbiologie tritt an die Stelle des älteren Forschungsprogramms, nach dem die *Ergebnisse* der ontogenetischen Prozesse, d.h. die am Ende der Entwicklung stehenden Gestalten systematisiert werden, ein neuer Ansatz, der von den *Prozessen* der Morphogenese ausgeht, um die möglichen Gesetze der Gestaltbildung zu formulieren. Auf genetischer und molekularbiologischer Ebene können dabei in der Eireifung und frühen Morphogenese spezifische Gene und konstante Mechanismen gefunden werden, die bei sehr unterschiedlichen Tierformen vorkommen. Insgesamt stecken die Versuche zur systematischen Klassifikation der organischen Formen und Formbildungsprozesse aber noch in den ersten Anfängen.

Methodik der Morphologie

Strittig sind bis in die Gegenwart die methodische Grundlage und die Abgrenzung des Gegenstandes der Morphologie. In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird eine Diskussion darüber geführt, inwiefern die Morphologie allein an Strukturen orientiert sein soll oder auch funktionale Aspekte darzustellen habe. R.E. Snodgrass plädiert 1935 für die zweite Alternative: »Morphology [...] must be intimate with function, since it must see forms as plastic physical adaptations to the work to be performed«.⁵³ G.F. Ferris hält dagegen 1948 eine nicht auf die Funktionen der organischen Teile bezogenen Morphologie für den methodisch saubereren Ansatz: »We postulate that it is not the business of the student of comparative morphology, to inquire into the function of a structure. It is his business merely to trace the history of a structure«.⁵⁴ Von philosophischer Seite wird darauf hingewiesen, dass viele der morphologischen Konzepte an sich bereits auf physiologischer Grundlage ruhen und daher eine funktionsfreie Morphologie kaum möglich erscheint. M. Beckner stellt daher 1959 fest, dass die morphologischen Konzepte immer schon im Hinblick auf physiologische Vorgänge entworfen würden: »[T]he morphologist chooses his concepts in order that his descriptions convey as much as possible of the workings of the organism being described. Physiology is the theory that mediates these inferences, and physiology is the theory which must inform the building of morphological concepts«.⁵⁵ »Herz« ist z.B. eine morphologische Kategorie, die weitgehend unabhängig von der Gestalt des damit bezeichneten Körpers ist, sondern sich auf seine Wirkung innerhalb des Organismus bezieht; in Organismen ganz unterschiedlicher Klassen können daher einander funktional analoge, aber strukturell verschiedene Teile als »Herzen« beschrieben werden.

Von einer Eigenständigkeit der Morphologie gegenüber der Physiologie kann also nicht die Rede sein. Die Bestimmung morphologischer Einheiten erfolgt nicht einfach durch die Beschreibung ihrer äußeren Form und inneren Struktur, sondern unter Bezug auf ihre Relation, die sie zu den anderen Einheiten haben. Oder, wie es A. Benninghoff 1935 formuliert: »Es gibt im Organischen keine freien autonomen Formen, sie stehen alle unter einer Art von gegenseitigem Formdruck. [...] Jede Form mit ihrer Funktion bekommt erst dann Sinn, wenn ich sie auf ein höheres System beziehe«.⁵⁶ Die Inbezugsetzung einer Form auf ein übergeordnetes System erfolgt in der Regel dadurch, dass ihr eine Funktion zugeschrieben wird: Herz, Niere, Lunge, Magen, etc. sind morphologische Einheiten, die ihre Bestimmtheit in

ihrer Funktion relativ zu anderen Organen eines Organismus verdanken.

Trotz dieser funktionalistischen Bezüge gilt aber die Vergleichung der Formen bis in die Gegenwart als die grundlegende Methode der Morphologie. Die Morphologie wird außerdem vielfach nicht als eine bloße »Formenkunde« verstanden, sondern als eine vergleichende »Homologienforschung«.⁵⁷ Eine rein beschreibende Formenlehre wird seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhundert *Morphografie* genannt. Für K.F. Burdach bildet die »Morphographie« 1814 nach der »Technik der Morphologie« den zweiten Schritt der Morphologie, insofern sie nicht mehr auf das Einzelne gerichtet ist, sondern »synthesirt«, d.h. die Ergebnisse der Analysen zusammenfasst und »ein getreues Bild von den räumlichen Verhältnissen des Körpers« schafft.⁵⁸ Den letzten Schritt der Morphologie bildet nach Burdach die »Morphotheorie«, in der funktionale Beurteilungen im Zentrum stehen, insofern sie »den Grund und den Zweck von jeder Besonderheit der Form« erforscht.⁵⁹ Der Zoologe K.V. von Heusinger versteht unter der Morphografie 1822 »die Struktur-Beschreibung, die sich mit der Beschreibung der gröberen, leichter in die Augen fallenden Theile des Thierkörpers beschäftigt«.⁶⁰ Für die Morphografie der Pflanzen und Tiere schlägt von Heusinger die Ausdrücke *Phytografie* bzw. *Zoografie* vor (↑Biologie).

Als eine klassische Teildisziplin der Biologie kann die Morphologie angesehen werden, weil in ihr – anders als in der Evolutionstheorie – der individuelle Organismus den methodischen Grundbegriff bildet. In der Morphologie wird der Organismus nicht als ein Element in eine sich verändernde Population gestellt, sondern die Verhältnisse in dem sich bildenden und erhaltenden Organismus selbst bilden den Gegenstand der Analyse. In der Morphologie werden die Aspekte der internen Herstellung und der Erhaltung der konkreten Formen untersucht, zu denen der Transformationsprozess der Evolution geführt hat und die den Ausgangspunkt für weitere Transformationen bilden. Die Gestalt der Organismen, wie sie in der Morphologie untersucht wird, stellt damit ein die Perspektiven der Biologie vermittelndes Phänomen dar. In ihr ist enthalten: der Organismus als Einheit der Organisation und Regulation und der Organismus als historisches Produkt, als Glied einer Transformationskette, das nach Ähnlichkeiten des Baus, der Lebensweise und der Verwandtschaft klassifiziert werden kann. Insofern die Gestalt und das Verhältnis der Teile zueinander den besonderen Fokus der Morphologie bildet, kann sie als die der ↑Anatomie übergeordnete Teildisziplin der Biologie gelten: Die

Morphologie betrachtet nicht nur die Form der inneren Organe eines Organismus, sondern primär den ganzen Organismus in seiner Einheit und Geschlossenheit. Ein zentrales Thema der Morphologie bilden daher auch die seit der Antike aufgestellten Prinzipien der »Korrelation« und »Konnexion« sowie der »Einheit des Plans« (s.u.).

Im 20. Jahrhundert zerfällt die Morphologie in verschiedene Schulen, die einen jeweils eigenen Ansatz pflegen und eine eigenständige Terminologie entwickeln. Gemeinsam ist den meisten Ansätzen die Betonung der engen Verbindung der Morphologie mit der Physiologie. Die wichtigsten der Strömungen der Morphologie sind die *idealistische Morphologie*, die *Funktionsmorphologie*, die *Konstruktionsmorphologie* und die *Evolutionsmorphologie*.

Idealistische Morphologie

Die Abhebung einer modernen empirischen Morphologie von einer älteren, idealistischen Morphologie geht auf den Botaniker und Botanikhistoriker J. Sachs zurück. Die ältere Strömung der Morphologie der Pflanzen nimmt nach Sachs' Meinung von 1875 ihren Ausgang von Goethes Metamorphoselehre, und zu ihr rechnet er auch C.F. Schimpers und A. Brauns Blattstellungslehre⁶¹. Diese ältere Morphologie sei Ausdruck einer »idealistisch platonisierenden Naturbetrachtung«.⁶² Ihr stellt er die moderne »inductive Morphologie« gegenüber, die seit der Jahrhundertmitte von H. von Mohl, M.J. Schleiden, C. von Nägeli, F.A.N. Unger und F.W.B. Hofmeister getragen werde. Unterschieden seien die beiden Richtungen in ihrem methodischen Ansatz: Während die idealistische Lehre »die neuen Thatsachen einem Schema alter Begriffe einordnet«, bediene sich die induktive Morphologie einer Methode, die »aus neuen Thatsachen neue Begriffe ableitet«.⁶³ Das Verfahren der idealistischen Morphologie charakterisiert Sachs als dogmatisch, intolerant und konservativ und es behindere aufgrund seines teleologischen Ansatzes den empirischen Fortschritt, weil es die Kausalität verwerfe und stattdessen die Natur aus Zweckbegriffen erklären wolle.⁶⁴ Dieser Einschätzung schließen sich im 20. Jahrhundert die meisten Botaniker an, so dass die Morphologie alten Stils nachhaltig diskreditiert bleibt.

Die Quellen der idealistischen Morphologie können in der Vorstellung konstanter Arten und der Formung jedes Individuums nach dem Modell eines Arttypus gesehen werden. Neben der platonisch-christlichen Tradition ist es die vergleichende Morphologie seit Mitte des 18. Jahrhunderts die ein solches Bild von

Arten zeichnet, im Besonderen z.B. Buffon – und zwar trotz seiner Ablehnung eines realistischen Artbegriffs (↑Typus; Art).

Die Bezeichnung »idealistische Morphologie« (engl. »idealistic morphology«) erscheint 20 Jahre nach Sachs' vehementer Kritik des Ansatzes im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts.⁶⁵ Sie wird auch zu dieser Zeit meist in disqualifizierender Absicht gebraucht, um die nicht phylogenetische, sondern typologische Grundlage einer Morphologie herauszustellen.⁶⁶ So urteilt K. Goebel, der den Ausdruck wohl als erster 1893 verwendet, die »idealistische Morphologie« habe »seit 30 Jahren statt neuen Gedanken höchstens neue Namen hervorgebracht« und »die vor ihrem Auftreten schon vorhandenen Anfänge einer experimentelle Morphologie zurückgedrängt«.⁶⁷

Von Anhängern der Evolutionstheorie, insbesondere aus dem englischsprachigen Raum, dient die Bezeichnung »idealistische Morphologie« im 20. Jahrhundert allgemein zur Bestimmung einer Position, die als Gegenentwurf zu einer auf der Evolutionstheorie aufbauenden Interpretation der Morphologie verstanden wird.⁶⁸ Abgelehnt wird das idealistische Moment, das in der Bildung von Einheiten (↑Typen) besteht, die keine wirkliche Entsprechung in der Natur haben. Die objektive Geltung der Typen könne durch keine klare empirische Methodik garantiert werden. Explizit bezeichnet auch A. Naef 1919 die gesamte Morphologie vor der Durchsetzung der Evolutionstheorie als »idealistisch«. In ihr seien typologische Zusammenhänge erkannt, jedoch in »ideeller, d.h. mit der Annahme realer Abhängigkeit zunächst nicht verknüpfter« Weise vorgestellt worden.⁶⁹

Vereinzelte Versuche der Begründung einer unabhängig von der Evolutionstheorie stehenden Morphologie entwickeln sich seit dem zweiten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts ausgehend von der Gestalttheorie und mathematischen Analysen der Formbildung. Im Rahmen dieser Ansätze werden nicht Anpassungen an die Umwelt als letzte Ursache der Form gesehen, sondern diese werden als Ausdruck allgemeiner organischer »Gestalten« oder physikalisch-chemischer Gesetze gesehen. Für die zweite Möglichkeit plädiert D'Arcy Thompson, insofern er meint, »dass die Formen vom Spiel physikalischer Kräfte abhängig und die Formvarianten eine direkte Folge einfacher quantitativer Änderungen im Bereich dieser Kräfte sind«.⁷⁰ Daher sei auch für die Biologie eine Systematik der Formen möglich, die nicht den historischen Aspekt der genealogischen Verwandtschaft als Kriterium der Einteilung verwendet, sondern die stattdessen nach einem strukturellen System verfährt, das dem ähnelt, das der Physiker zur Ordnung der Formen von Trop-

fen oder der Struktur der Kristalle verwendet.⁷¹ Ausgangspunkt der methodischen Analyse der Formen müsse dabei die Gestalt des Organismus als Ganzer sein. Das Verfahren der Genetik, einzelne »Merkmale« zu isolieren und miteinander zu vergleichen, bleibe daher immer Stückwerk. Eine Untersuchung der Transformation der organischen Formen müsse stets die Korrelation der einzelnen Merkmale, ihre wechselseitige Beziehung zueinander berücksichtigen: »[W]enn der Morphologe ein Tier Punkt um Punkt, Merkmal um Merkmal mit einem andern vergleicht, sind diese Vergleiche zu oft nur das Ergebnis künstlichen Sezierens und Analysierens. Denn der lebende Körper ist ein einheitliches und unteilbares Ganzes, bei dem wir keine scharfe Grenze selbst zwischen dem Kopf und dem Rumpf, dem Muskel, der Sehne und dem Knochen entdecken können«.⁷² Zum Vergleich der Organismen in ihrer ganzen Gestalt entwickelt D'Arcy Thompson ein eigenes Verfahren, die »Koordinaten-Methode«⁷³, die darin besteht, die äußere Gestalt des Organismus einem kartesischen Koordinatensystem einzubeschreiben und durch Deformationen dieses Systems seine mögliche Transformation in andere, verwandte Formen nachzuzeichnen und anschaulich zu machen. Bekannt geworden sind v.a. die so entstehenden grafischen Darstellungen der Gestalt von Fischen, die aus den verschiedenen Deformationstypen einer Ausgangsform abgeleitet sind (↑Form: Abb. xxx).

Einen gestalttheoretischen Hintergrund haben die Versuche des Botanikers W. Troll zur Wiederbelebung der idealistischen Morphologie. Troll will die immer wieder als ein Musterbeispiel für Analogien behandelte Ähnlichkeit zwischen Beuteltieren und höheren Säugetieren nicht als Anpassungsähnlichkeiten, sondern als gemeinsame *Gestalttypen* erklären. Er führt 1928 zu diesem Beispiel aus: »Es ist hier aber doch sehr die Frage, ob die Mannigfaltigkeit dieser Typen nicht größer ist als die der Lebensbedingungen und ob hier nicht etwa Gestalttypen vorliegen, so daß man sogar sagen könnte: der Marder, die Maus, der Maulwurf in der Organisation des Beuteltieres. Danach besäße die Natur gleichsam eine »Musterkarte«, welche sie ihren Gestaltungen zugrunde legt«.⁷⁴ Marder, Maus und Maulwurf stellen für Troll also Gestalttypen dar, die auf verschiedene Weise mehrmals in der Evolutionsgeschichte der Lebewesen entstanden sind. Die Ähnlichkeiten dieser Gestalten sind dabei nicht als Anpassungsähnlichkeiten zu deuten, weil sie nicht das Ergebnis der Anpassung an die Umwelt zu interpretieren seien, sondern als morphologische Typen, die einem jeweils eigenen Entwicklungsgesetz folgen. Der Typus ist für Troll

das Ursprüngliche; er ist Idee und nicht selbst wieder Produkt einer Abbildrelation zur Umwelt.

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts betonen verschiedene Autoren die Vereinbarkeit von »idealistischer« und evolutionstheoretisch orientierter Morphologie. Daher empfiehlt A. Remane 1956, statt von »idealistischer Morphologie«, angemessener von *reiner Morphologie* zu sprechen.⁷⁵ Und auch H.A. Froebe hält 1971 die Unterscheidung von »idealistisch« und »realistisch« in diesem Zusammenhang für »unnötig«. Eine typologische »Theorie der Beziehung« und eine phylogenetische »Theorie der Abstammung« müssten sich nicht ausschließen, sondern könnten sich gegenseitig erhellen.⁷⁶

Rationale Morphologie

Als »rationale Morphologie« wird von B. Goodwin und G. Webster 1982 eine Richtung innerhalb der Morphologie bezeichnet, die den Ansatz der idealistischen Morphologie von entwicklungsbiologischer Seite verteidigt, insofern in der Entwicklung allgemeine, von dem konkreten Verlauf der Evolution unabhängige »Gesetze der Transformation« angenommen werden.⁷⁷ Zu der Terminologie ist bemerkenswert, dass schon Goethe ein Verfahren der Morphologie als »rationell« bezeichnet, bei dem nicht »empirisch« von »der besondern Bildung eines Geschöpfes« ausgegangen wird, sondern vielmehr die Betrachtung der »vollkommensten Tiere« am Anfang steht.⁷⁸

Der programmatische Anspruch der rationalen Morphologie Goodwins und Websters besteht in dem Wiedergewinn des Organismus als der fundamentalen Einheit der Biologie. Sie stellen sich dem Darwinismus insofern entgegen, als dieser Organismen wesentlich als eine Sammlung von Merkmalen konzipiert, die jeweils seine Anpassung an verschiedene Umweltfaktoren sicherstellen. Das Programm der rationalen Morphologie ist demgegenüber ein Vorschlag für eine von der Einheit des Organismus ausgehende Theorie der ganzheitlichen Gestaltbildung. Eine solche Theorie erscheint den Autoren notwendig, wenn die Biologie in diesem Bereich nicht lediglich in dem Status einer historischen Erzählung und in einer Beschreibung von Einzelfällen verharren soll: »We argue that the theory of evolution provides only limited insight into the problem of form as regards both the causal explanation of form and the relations between forms. We suggest that what is required is the development of a specific causal-explanatory theory of form, a theory of morphogenesis in the most comprehensive sense, and that such a theory will be

as fundamental to biology, if not more so, at least as the theory of evolution«.⁷⁹

Hinter dem Programm der rationalen Morphologie steht die These, dass sich die Erklärung struktureller Ähnlichkeiten von Organismen nicht in der Alternative von ↑Homologie (Verwandtschaft) oder ↑Analogie (Umweltanpassung) erschöpft. Neben diesen beiden Erklärungsbegriffen tritt die Vorstellung eines *inneren Entwicklungsgesetzes*, das für die Ausbildung der Formen angenommen wird. Ähnliche Organismen können daher neben der Verwandtschaft und als Anpassung verstandener Lebensform auch aufgrund eines gleichen inneren Formgesetzes strukturelle Ähnlichkeiten aufweisen. Im Laufe des 20. Jahrhunderts werden diese Entwicklungsgesetze verschiedentlich auf einen Begriff gebracht: H. Bergson spricht 1907 von einem internen Prinzip der Entwicklungsrichtung (»principe interne de direction«⁸⁰), das für die gleichgerichtete Ausbildung eines Auges bei Wirbeltieren und Weichtieren verantwortlich sei. Ein entwicklungsbiologisches Modell entwirft C.H. Waddington 1957 mit dem Begriff der *Creode* für stabilisierende Prozessketten, in denen sich die Entwicklung von Organismen vollzieht. Er beschreibt die Entwicklung allgemein als einen durch interne Prozesse stabilisierten Pfad (»pathway of change which is equilibrated in the sense that the system tends to return to it after disturbance«) (↑Regulation).⁸¹ Die entwicklungsbiologische Forschung hat inzwischen zahlreicher solcher Entwicklungspfade auf molekularer und genetischer Ebene beschrieben.

Funktionsmorphologie

Der Ausdruck »Funktionsmorphologie« erscheint in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts, und zwar zuerst in der Form *funktionelle Morphologie* (Landacre 1911: »functional morphology«⁸²). Nach L. von Bertalanffy betrachtet die funktionelle Morphologie »die organischen Formen im Zusammenhang mit ihrer Funktion als bestimmten Funktionen angepasste, einer bestimmten Umwelt angepasste Werkzeuge«.⁸³ Die Funktionsmorphologie untersucht danach also besonders Strukturen, sofern sie eine auf die Umwelt bezogene Leistung betreffen. Aber auch die Bedeutung eines Organs in Bezug auf seine Funktion im Organismus kann im Rahmen der Funktionsmorphologie analysiert werden.⁸⁴ Seit den 1970er Jahren wird der Terminus »Funktionsmorphologie« weitgehend synonym mit dem verbreiteteren *Konstruktionsmorphologie* (s.u.) verwendet.⁸⁵

Als erste systematische Untersuchungen zur Funktionsmorphologie gelten J.A. Borellis Studien aus

dem 17. Jahrhundert zu den mechanischen Grundlagen der Fortbewegungsweisen der Tiere auf dem Land, im Wasser und in der Luft.⁸⁶ Borelli vergleicht die Lokomotionsorgane mit mechanischen Werkzeugen, z.B. den Schwanz der Fische mit einem Wrick- oder Steuerruder. Aufgegriffen und weiterentwickelt werden diese Ansätze seit Ende des 18. Jahrhunderts von T.J. Barthez⁸⁷ und J. Müller⁸⁸. Eine genaue mechanische Analyse des Gehens des Menschen unternehmen die Brüder W. und E. Weber 1836.⁸⁹ Einen Überblick über die Arbeiten zur terrestrischen Lokomotion von Säugetieren gibt S. Houghton 1873.⁹⁰ Fortschritte werden am Ende des 19. Jahrhunderts durch den Einsatz der Momentfotografie als Mittel der Bewegungsanalyse erzielt.⁹¹ Eine erste richtungsweisende funktionsmorphologische Studie zu Pflanzen veröffentlicht S. Schwendener 1874.⁹² Am Ende des 19. Jahrhunderts wird der funktionsmorphologische Ansatz auch auf solche Körperteile der Tiere ausgeweitet, die nicht der Lokomotion dienen, z.B. die Mundwerkzeuge, Klammer- und Haftorgane oder die Verdauungsorgane mit ihren Bewegungen. Seit dem Beginn des 20. Jahrhunderts steht die Funktionsmorphologie in besonderer Verbindung zu technischen Anwendungen (↑Kultur/Biotechnik).

Funktionsanatomie

Vor der Etablierung der Funktionsmorphologie verbreitet sich das Wort **Funktionsanatomie**, das seit Mitte des 19. Jahrhunderts im englischen Sprachraum erscheint (Gardner 1856: »functional anatomy«⁹³; Gowers 1885: »functional anatomy«: »the consideration of the structural arrangements that subserve special functions«⁹⁴). Im Deutschen verwendet J. Schaxel 1922 den Ausdruck.⁹⁵ H. Böker fasst 1937 alle funktional orientierten Disziplinen der Biologie als *funktionelle Anatomie* zusammen, nämlich die Physiologie, Ethologie und Ökologie; er differenziert diese von den historischen Disziplinen, der Genetik und Deszendenzlehre, die er als *genetische Anatomie* bezeichnet, und den beschreibenden Disziplinen, die er *deskriptive Anatomie* (Bauplanlehre; engl. »descriptive anatomy« schon 1818⁹⁶) nennt.⁹⁷ Seit Ende der 1930er Jahre wird der Ansatz der Funktionsanatomie besonders von H. Weber für eine eigene Richtung der Anatomie ausgebaut (s.u.).

H. Weber führt den Begriff der *vergleichenden Funktionsanatomie* 1939 ein.⁹⁸ Er beabsichtigt mit ihm eine Überwindung der alten Trennung von morphologischen und physiologischen Fragestellungen. Nach Weber geht es in der Funktionsanatomie um eine zusammenhängende Darstellung von Formen und Funktionen, einschließlich ökologischer Ge-

sichtspunkte. Insbesondere soll deutlich gemacht werden, inwiefern die verschiedenen Strukturen eines Organismus in einem wechselseitigen auf ↑Korrelationen beruhenden Verhältnis zueinander stehen. Weber zielt damit auf die Erforschung des Organismus als eine Ganzheit: »Gerade weil derartige Untersuchungen dazu zwingen, den Bau, die Physiologie und die Umweltabhängigkeiten der Untersuchungsobjekte gleichermaßen zu berücksichtigen, liefern sie die methodische Möglichkeit, dem programmatisch so oft betonten Ganzheitsgedanken auf nüchtern naturwissenschaftlichem Wege näherzukommen«.⁹⁹

Andere Bezeichnungen

Bestrebungen, Physiologie und Anatomie möglichst eng miteinander zu verknüpfen, bestehen seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Bei A. Bethe heißt es 1917: »Die Gestalt ist das Substrat, an dem sich die Funktion abspielt; das Wesentliche ist aber die Funktion«.¹⁰⁰ Mit der Einsicht in die funktionalen Aspekte auch der morphologisch bestimmten Einheiten gilt die alte Gegenüberstellung von Morphologie und Physiologie vielfach als überholt. Verschiedene Autoren rufen seit Ende des 19. Jahrhunderts daher eine neue Disziplin aus, die gerade die Einheit von Morphologie und Physiologie zu ihrer Grundlage hat. Zu ihnen gehört der Haeckel-Schüler W. Haacke, der die Wissenschaft, die Statik (Morphologie) und Dynamik (Physiologie) der Organismen umfasst, *Bionomie* nennt (↑Biologie).¹⁰¹ Haacke argumentiert, beide könnten nicht in Isolation voneinander studiert werden, denn »[d]ie Funktionen können nicht unabhängig von den Formen bestehen«.¹⁰² Die Morphologie als Lehre der Statik ist für Haacke nur ein spezieller Fall der Physiologie, nämlich der, bei dem sich verschiedene Kräfte im Gleichgewicht halten.

Explizit auf die Zusammenführung von Morphologie und Physiologie gerichtet, ist auch die Lehre der **physiologischen Morphologie**, die 1888 von B. Hatschek und wenig später von J. Loeb propagiert wird.¹⁰³ Loeb untersucht unter diesem Titel insbesondere Entwicklungsprozesse, z.B. die Bildung von Strukturen an typischen und untypischen Orten (»Heteromorphosen«; ↑Entwicklung). Aufgegriffen wird die Bezeichnung 1942 von E. Ungerers: In der Lehre der »Physiologischen Morphologie« geht es nach Ungerer um die »Beziehung der Formteile auf den »Leistungsplan« des Organismus«.¹⁰⁴

Verwandt mit dem Konzept der Funktionsmorphologie ist der Begriff der **dynamischen Morphologie**, den A. Naef seit 1913 verwendet. Die »dynamische Morphologie« unternimmt es nach Naef, das organische »Geschehen kausal zu analysieren«.¹⁰⁵ In den

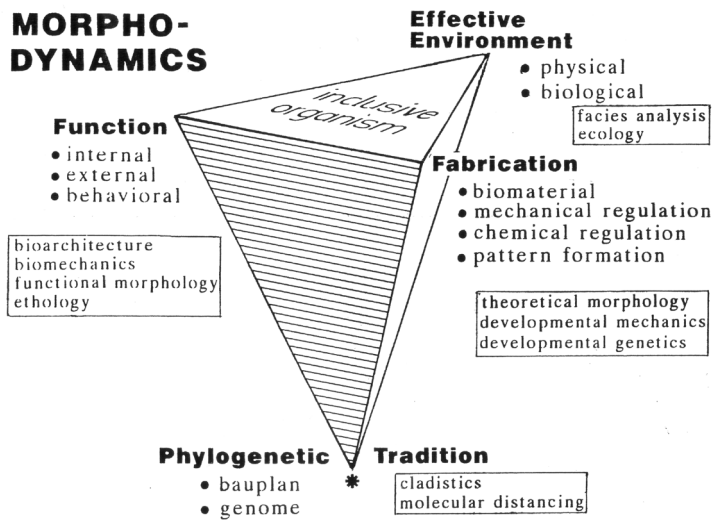


Abb. xxx. Der begriffliche Rahmen der Konstruktionsmorphologie (aus Seilacher, A. (1991). *Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution*. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.). *Constructional Morphology and Evolution*, 251-271: 252).

1940er Jahren gebraucht auch L. von Bertalanffy diesen Ausdruck und stellt ihn neben die typologische, phylogenetische, funktionelle und entwicklungsgeschichtlich-entwicklungsmechanische Morphologie. In der »dynamischen Morphologie« werde der Organismus betrachtet »als Ausdruck eines geordneten Geschehensflusses, als Ausdruck eines geordneten Systems von Kräften«.¹⁰⁶ Kritisiert wird die Bezeichnung allerdings gerade auch, weil mit ihr die traditionelle Differenzierung zwischen Morphologie und Physiologie aufgehoben wird. So hält A. Fry-Wyssing 1938 den Ausdruck »dynamische Morphologie« für »sinnstörend«, »denn definitionsgemäß kann Morphologie nach wie vor nur gegebene räumliche Beziehungen beschreiben oder erklären, und wenn man dazu übergeht, räumliche Veränderungen zu untersuchen, begibt man sich eben auf das Gebiet der Physiologie«.¹⁰⁷

Konstruktionsmorphologie

Der Terminus »Konstruktionsmorphologie« wird 1954 von H. Weber geprägt.¹⁰⁸ Weber erläutert: »Unter Konstruktion ist dabei die Einheit aus Bau und Leistung zu verstehen, mit Einschluß ihrer Dynamik, ihres Werdens und der Dynamik ihres Werdens«.¹⁰⁹ Weber hofft mit diesem neuen synthetischen Ansatz, die alte »unglückselige vermeintliche Anti-

nomie Morphologie gegen Physiologie«¹¹⁰ zu überwinden. Der neue Terminus wird von Schülern Webers aus Tübingen in den 50er Jahren aufgegriffen.¹¹¹

In einem einflussreichen kleinen Aufsatz aus dem Jahr 1970 konzipiert A. Seilacher die Konstruktionsmorphologie als »Zusammenschau« der drei grundlegenden Aspekte der Morphologie: des »historisch-phylogenetischen Aspekts«, des »ökologisch-adaptiven Aspekts« und des »bautechnischen Aspekts«.¹¹² Betont wird mit dieser Dreiteilung der Aspekte, dass nicht alle morphologischen Merkmale als einfache funktionale »Anpassungen« zu werten sind. So weisen nach Seilacher viele Merkmale Eigenschaften auf, die allein

als Nebenprodukt ihrer morphologischen Bildung oder ihrer phylogenetischen Vergangenheit, nicht aber als Funktionen zu deuten sind. Wegen dieser Betonung der morphologischen Einschränkungen (»constraints«; ↑Typus) wird der Ansatz der Konstruktionsmorphologie vielfach von den Kritikern des biologischen »Adaptationismus« (↑Anpassung) zitiert. Seilacher erweitert seine Dreiteilung der Aspekte der Konstruktionsmorphologie später um einen vierten Aspekt, in dem es um das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt geht (die *Biomorphodynamik*; vgl. Abb. xxx).¹¹³

Seit den 70er Jahren wird Webers Ansatz v.a. von Biologen, die am Frankfurter Senckenberg-Museum tätig sind, weiterentwickelt. Sie bedienen sich für ihr Programm des Titels der *Konstruktionsmorphologie*¹¹⁴ oder *Bionomie*¹¹⁵ (↑Biologie). Nach W.F. Gutmann, einem der Hauptvertreter dieser Richtung, hat es die Konstruktionsmorphologie mit der »mechanischen Kohärenz organischer Konstruktionen« zu tun.¹¹⁶ Im Mittelpunkt der Konstruktionsmorphologie steht die Betrachtung des Organismus als ein System, das mechanischen Gesetzen und Zwängen unterworfen ist. Zur Erklärung der Veränderung der Organismen in der Evolution wird aus konstruktionsmorphologischer Sicht besonderes Gewicht auf die internen Bedingungen gelegt; Anpassungen werden – sofern der Ausdruck überhaupt verwendet wird – als Ergeb-

nis interner (mechanischer) Konstruktionsbedingungen, und nicht als Reaktionen auf die Umwelt interpretiert.

Die Konstruktionsmorphologie gilt heute als wichtige biologische Disziplin im Rahmen eines evolutionstheoretischen Verständnisses der Organismen.¹¹⁷ Seit 1976 erscheint ein eigenes Organ zur Publikation konstruktionsmorphologischer Arbeiten.¹¹⁸ Ihr ursprünglicher synthetischer Ansatz aber, der sowohl die funktionale als auch die theoretische Morphologie in sich vereinen sollte, gilt heute nicht als realisiert. Die Konstruktionsmorphologie wird vielmehr als ein heuristisches Programm oder eine Arbeitshypothese verstanden, die gleichberechtigt neben anderen Ansätzen steht.¹¹⁹ Der funktionale, bautechnische und historische Aspekt der Morphologie, die Seilacher in einer Disziplin zusammenführen wollte, werden auch heute noch meist getrennt voneinander untersucht.

Evolutionäre Morphologie

Die Bezeichnung »evolutionäre Morphologie« erscheint in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts (Bower 1904: »evolutionary morphology«).¹²⁰ Sie wird in den 1920er und 30er Jahren v.a. von russischen Wissenschaftlern viel verwendet; in der russischen Akademie der Wissenschaften wird in dieser Zeit ein »Institut für Evolutionsmorphologie« gegründet.¹²¹ A.N. Sewertzoff versteht unter der »Evolutionsmorphologie« 1931 die »morphologische Theorie des Ganges der Evolution«.¹²² Auch in der englischen Sprache verbreitet sich der Ausdruck bereits in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts (z.B. Dobzhansky 1937: »evolutionary morphology«).¹²³ In einem allgemeinen Sinn wird darunter die Untersuchung der Gestaltungen der Lebewesen unter einer evolutionären Perspektive verstanden.

Die evolutionäre Morphologie ist durch eine ökologisch-selektionstheoretische Perspektive gekennzeichnet. Anstatt der Rekonstruktion von Stammbäumen in einem vergangenheitsorientierten Ansatz geht es in der evolutionären Morphologie um die Darstellung und Erklärung der Potenziale eines Bauplans für die Entwicklung in verschiedenen Lebensformen.¹²⁴

Morphogenese

Die »Entwicklungsgeschichte der Organismen« und

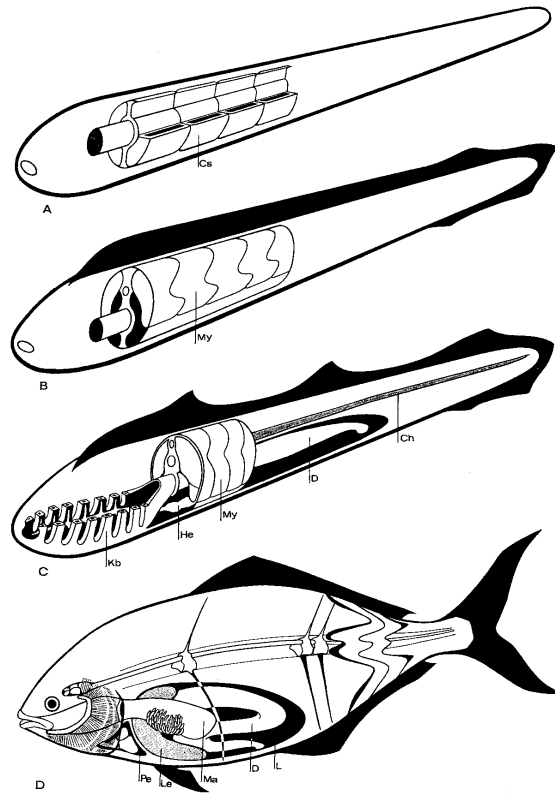


Abb. xxx. Konstruktionsmorphologisches Modell der Wirbeltier-Entstehung. Den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet ein Wurm (A) mit einer Hydroskelett-Konstruktion aus einem flüssigkeitserfüllten Coelom, das in Coelom-Segmente (Cs) metamer gegliedert ist; die Bildung von Muskelblöcken (My) und Chorda (Ch) als Stützskelett macht die Ringmuskulatur allmählich überflüssig und die Flüssigkeitsfüllung funktionslos (B, C), so dass ein in Organe differenzierter Körperinnenraum mit einem steif gestellten Kopfabschnitt und einer auf den Antrieb spezialisierten Schwanzflosse entstehen kann (D) (aus Gutmann, W.F. (1969). Zu Bau und Leistung von Tierkonstruktionen, 9. Die Entstehung der Wirbeltiere. Natur und Museum 99, 45-55: 53).

die »Entwicklungsgeschichte der Stämme« fasst E. Haeckel 1866 als »Morphogenese« zusammen.¹²⁵ Wie die Morphologie ist nach Haeckel auch die Morphogenese »weit mehr eine descriptive als eine erklärende Disziplin«, auch wenn Erklärungen ihr Ziel seien.¹²⁶ Später wird der Ausdruck v.a. auf die individuelle Gestaltbildung eines Organismus im Laufe seiner Ontogenese bezogen; vornehmlich die Entwicklung einzelner Strukturen im Laufe des indi-

		zeitliche Dimension	
		Gegenwart (Nutzen)	Vergangenheit (Herstellung)
Räumliche Dimension	Aspekte des einzelnen Organismus	<i>Physiologie</i> (funktionaler Aspekt)	<i>Ontogenese</i> (bautechnischer Aspekt)
	den einzelnen Orga- nismus überschreitende Aspekte	<i>Umweltanpassung</i> (ökologischer Aspekt)	<i>Phylogenese</i> (historischer Aspekt)

Tab. xxx. Kreuzklassifikation von vier Aspekten der Morphologie (in Anlehnung an Seilacher, A. (1970). Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia* 3, 393-396; ders. (1991). *Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution*. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.). *Constructional Morphology and Evolution*, 251-271: 252).

viele verschiedene morphologische Strukturen auf gemeinsame einfache geometrische Prinzipien zurückzuführen. Im Gegensatz zu diesen frühen Ansätzen bemüht sich die theoretische Morphologie seit den 1960er Jahren um die Rekonstruktion der tatsächlichen Prozesse der biologischen Gestaltbildung. Dabei steht anfangs das zweite Ziel der beiden oben genannten im Mittelpunkt: Es wird der Raum möglicher Formen ermittelt, indem einzelne

viduellen Lebens eines Organismus werden als »Morphogenese« beschrieben.¹²⁷ A. Naef gibt 1913 als Aufgabe der Morphologie aus, nicht allein die ausgewachsenen »terminalen« Formen zu betrachten, sondern vielmehr den ganzen Entwicklungszyklus von verschiedenen Ontogenesen, also die Morphogenese, zum Gegenstand einer vergleichenden Betrachtung zu machen.¹²⁸

Der ältere deutsche Ausdruck für Morphogenese lautet **Formbildung**. Das Wort erscheint seit Ende des 18. Jahrhunderts in biologischen Abhandlungen; es erlangt aber erst Mitte des 19. Jahrhunderts einen spezifischen entwicklungsbiologischen Sinn.¹²⁹

Theoretische Morphologie

Die Bezeichnung »theoretische Morphologie« erscheint vereinzelt und meist beiläufig bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts (Hooker 1849: »theoretical morphology«).¹³⁰ Auch E.S. Russell verwendet sie in seinem bekannten Werk »Form and Function« von 1916.¹³¹ Ein einheitliches Forschungsprogramm unter diesem Titel entwickelt sich aber erst in den 1960er Jahren. Die Ziele dieses Programms sind vor allem zweierlei: (1) die mathematische Simulation der Morphogenese lebender Organismen und (2) die Analyse des Spektrums möglicher organischer Formen mittels der Konstruktion hypothetischer »morphologischer Räume«.¹³²

Der Schwerpunkt der frühen theoretischen Morphologie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts liegt auf Versuchen zur Modellierung der Formen real existierender Organismen ausgehend von wenigen Parametern und mittels einfacher mathematischer Ansätze. Die Absicht der Modellierung besteht darin,

Parameter in dem mathematischen Modell variiert werden. Eine zentrale Rolle spielt bei diesen Modellierungen das Konzept des *morphologischen Raums* oder **Morphoraums**, das ebenfalls vereinzelt bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts verwendet wird (Parker 1877: »The morphological space traversed by a Salamander or Newt passing from the first fixation of the cartilaginous beams and bars that form its first chondroskeleton [...] to its adult state is immense«¹³³; Raup & Gould 1974: »the incomplete filling of potential morphological space by related clades«¹³⁴ McGhee 1980: »morphospace«¹³⁵). Der ausgehend von den möglichen Formen gebildete *theoretische Morphoraum* wird definiert als mehrdimensionaler geometrischer Hyperraum, der durch die systematische Variation der Parameterwerte eines geometrischen Modells einer Form gebildet wird.¹³⁶ Die realen Formen der Natur können in der mathematischen Modellierung des Morphoraums im Verhältnis zu den möglichen, nicht realisierten Formen untersucht werden. Diesen Ansatz verfolgt seit Mitte der 1960er Jahren insbesondere D.M. Raup, der mit einem Aufsatz (verfasst zusammen mit A. Michelsen) über die Morphologie der spiraligen Windungen von Schneckenhäusern von 1965 als Begründer der theoretischen Morphologie gilt.¹³⁷

Auch wenn es meist in das Feld der Morphometrik (s.u.) gestellt wird, spielt auch in der theoretischen Morphologie die mathematische Modellierung der Morphogenese realer Organismen eine gewisse Rolle. Im Gegensatz zu dem theoretischen Morphoraum, der die möglichen und meist bloß hypothetischen Formen und Bildungsprozesse modelliert, wird der Raum, in dem die realen Gestalten und Prozesse dargestellt werden, *empirischer Morphoraum* (»empi-

rical morphospace») genannt.¹³⁸ Als letztes Ziel und ultimativer Triumph der theoretischen Morphologie wird ein Verständnis der biologischen Diversität ausgehend von den Grenzen zwischen dem Möglichen und dem Realisierten und dem Möglichen und dem Unmöglichen angesehen.¹³⁹

Eine besondere Verbindung hat die theoretische Morphologie zur Funktionsmorphologie (s.o.). Denn es wird als ein allgemeines Ziel für die theoretische Morphologie angegeben, nicht nur den Raum des möglichen Designs mit dem theoretisch möglichen zu vergleichen, sondern darüberhinaus aus diesem Vergleich auch Hypothesen über die Funktion der Strukturen zu entwickeln.¹⁴⁰ Zu diesem Zweck ist die Methode des »Paradigmas« entwickelt worden: Über die Modellierung mittels mechanischer Analogien wird diejenige Struktur ermittelt, die das optimale Design (das Paradigma) im Hinblick auf eine bestimmte Funktion darstellt.¹⁴¹

Morphometrik

Der Ausdruck »Morphometrik« (engl. »morphometrics«) erscheint als Bezeichnung für die numerischen Aspekte der Formen von Organismen seit den 1960er Jahren.¹⁴² Die Morphometrik befasst sich im Gegensatz zur theoretischen Morphologie (s.o.) mit der Messung und Modellierung der Gestalten und Gestaltbildungen realer Organismen, und nicht ihrer Verortung in einem Raum möglicher Formen. Einen nachhaltigen Einfluss auf die Morphometrik übt W. D'Arcy Thompson mit seinen vergleichenden quantitativen Untersuchungen zum Umriss von Organismen und dessen Transformationen aus (↑Form: Abb. xxx).¹⁴³

Korrelation

Der allgemeine Begriff der Korrelation (lat. »conferre« »zusammenbringen«) wird spätestens mit G. Cuvier Anfang des 19. Jahrhunderts in die Biologie, speziell die Morphologie, eingeführt. Bezeichnet wird damit die Ganzheitlichkeit der Organismen aus morphologischer Perspektive: Eine vergleichende Betrachtung zeigt, dass die Veränderung eines Teils die Änderung anderer Teile eines Organismus bedingt.

Antike

Seit der Antike steht die Erkenntnis morphologischer Korrelationen im Zusammenhang mit der Annahme von *Kompensationen*: Die besondere Ausprägung einer Struktur (oder einer Fähigkeit) bei einem Organis-

mus geht einher mit dem Abbau einer anderen Struktur (oder Fähigkeit), die bei ähnlichen Organismen hervortritt.¹⁴⁴ Kompensationen dieser Art werden von Platon und Aristoteles beschrieben. Platon (und vor ihm Herodot) bemerkt einen Zusammenhang zwischen der physischen Schwäche der Lebewesen einer Tierart und ihrer ausgeprägten Fortpflanzungsfähigkeit, die die Art kompensatorisch vor der Vernichtung bewahrt.¹⁴⁵ Bei Aristoteles heißt es: »[Ü]berall statet die Natur das eine reichlicher aus auf Kosten des andern, hat sie dem Leib ein dichtes Haarkleid gegeben, so ist es mit dem Schwanz nur dürrig bestell, wie es den Bären gegangen ist.«¹⁴⁶ Oder im Vergleich von Krebsen, bei denen in der einen Gruppe eine Vermehrung der Füße durch den Abbau der Scheren ausgeglichen wird: »Diese fehlen, weil sie mehr Beine haben, für deren Vermehrung der Stoff der Scheren verbraucht ist.«¹⁴⁷ Auch eine funktionale Kompensation kennt Aristoteles. Er bemerkt bei den Tieren, »daß die einen eine Lunge haben, die den andern fehlt, bei denen aber die Arbeit, die für jene die Lunge verrichten, dafür ein anderes Glied tut.«¹⁴⁸ Die Kompensationen stehen bei Aristoteles im Kontext eines allgemeinen Harmoniegesetzes, demzufolge ein Gleichgewicht in den Dingen angestrebt wird.¹⁴⁹

Renaissance und Neuzeit

In der Renaissance ist es u.a. Paracelsus, der die geschlossene Einheit der organischen Körper heraus streicht. Er erkennt die inneren Korrelationen zwischen den Teilen eines Körpers und fasst sie als eine Sympathie auf (↑Ganzheit). Statt als kausale Verknüpfung, die sich sukzessive in der Zeit entfaltet, betrachtet er das organische Geschehen in einem Lebewesen als einen gleichzeitigen Zusammenhang, eine geordnete Harmonie, einen Mikrokosmos.¹⁵⁰ Vermittelt über Nikolaus von Kues und Leibniz' Konzept von in sich geschlossenen Monaden wird die Vorstellung der Lebewesen als integrierte und geschlossene Ganzheiten für die Korrelationsvorstellungen der Morphologie seit Mitte des 18. Jahrhunderts wirksam.

Zu neuer Bedeutung kommt das Prinzip der Korrelation mit dem Verständnis des Lebewesens als eines Systems von sich wechselseitig bedingenden Teilen, das seit Mitte des 18. Jahrhunderts entwickelt wird (↑Leben; Organismus). D. Diderot diskutiert die Kompensationen unter dem Stichwort der »Schönheit der Tiere«: »il est d'observation qu'aucune partie du corps ne peut excéder sa mesure, qu'aux dépens des autres«¹⁵¹ F. Vicq d'Azyr bemerkt um 1780, dass kein Teil des Körpers eines Lebewesens eine wesentliche Veränderung erfährt, ohne dass die

anderen davon betroffen wären.¹⁵² Alle Teile müssen nach Vicq d'Azyr einander und den Lebensgewohnheiten des Organismus entsprechen; die Zähne und der Verdauungsapparat z.B. der Art der aufgenommenen Nahrung.

Goethes »Gesetz des Etats«

Eine zentrale Bedeutung nimmt das Prinzip der Korrelation in der Morphologie Goethes ein. Der Vergleich von Bauplänen zeigt nach Goethe eine korrelative Änderung der strukturellen Komponenten des Ganzen: Die Veränderung des einen Teils ziehe eine Veränderung eines anderen nach sich. Größenzunahme des einen Körperteils gehe z.B. mit der Größenabnahme eines anderen einher. Goethe hat dies als das *Gesetz des Etats* formuliert, nach dem gilt, »daß keinem Teil etwas zugelegt werden könne, ohne daß einem andern dagegen etwas abgezogen werde, und umgekehrt. [...] Der Bildungstrieb ist hier in einem zwar beschränkten, aber doch wohleingerichteten Reiche zum Beherrscher gesetzt. Die Rubriken seines Etats, in welche sein Aufwand zu verteilen ist, sind ihm vorgeschrieben, was er auf jedes wenden will, steht ihm, bis auf einen gewissen Grad, frei. Will er der einen mehr zuwenden, so ist er nicht ganz gehindert, allein er ist genötigt an einer andern sogleich etwas fehlen zu lassen; und so kann die Natur sich niemals verschulden, oder wohl gar bankrott werden.«¹⁵³ Diese »Idee eines haushälterischen Gebens und Nehmens«¹⁵⁴ in der Natur – schon Aristoteles spricht in einem ähnlichen Kontext davon, die Natur verführe wie ein guter Hausverwalter (»οἰκονόμος ἀγαθός«¹⁵⁵) – erläutert Goethe an einigen Beispielen: In der typologischen (nicht notwendig entwicklungsbiologischen) Reihe von Schlange, Eidechse und Frosch erfolgt eine zunehmende Verkürzung des Körpers, die mit einer Verlängerung der Extremitäten einhergeht. Neben dieser Formenreihe stehe der Krötentypus, der aus dem Froschtypus durch eine Verbreiterung des Körpers, verbunden mit einer kompensatorischen Verkürzung der Beine, entwickelt werden könne.

A. Meyer-Abich bezeichnet Goethes Gesetz 1949 als *Kompensationsgesetz* und sieht in ihm »das erste holistische Grundgesetz der modernen Biologie«.¹⁵⁶ In Bezug auf die Prioritätsfrage ist aber zu beachten, dass die methodische Auszeichnung von Organismen als Ganzheiten, bestehend aus wechselseitig aufeinander verweisenden Gliedern, vor Goethe mindestens auf C.F. Kielmeyer (1793), der bereits von sich gegenseitig kompensierenden Kräften spricht¹⁵⁷, und natürlich I. Kant (1790)¹⁵⁸ zurückgeht (†Organismus). Vor Kant hat auch bereits J.F. Blumenbach

1786 ein holistisches, von ihm so genanntes *Gesetz der Homogenität* aufgestellt, nach dem die Variation eines Teils eines organischen Körpers eine korrelative Variation eines anderen Teils nach sich zieht. Blumenbach spricht von einer »genauen Congruenz in der Ausbildung der zu einer individuellen Gestaltung gehörigen Theile«¹⁵⁹. Wie später Cuvier meint auch Blumenbach, aus der Kenntnis eines Knochens eines Organismus auf die Form der anderen schließen zu können. In den 1780er Jahren stellt außerdem auch J.G. Herder eine reziproke Entsprechung von Reproduktionsfähigkeit und Empfindung auf, insbesondere die für die Ansichten Kielmeyers von Bedeutung ist.¹⁶⁰

Cuvier, Geoffroy – und Darwin

Ein ausdrücklich so genanntes Gesetz der Korrelation formuliert G. Cuvier im Jahr 1812 (»la corrélation des formes dans les être organisés«). Nach diesem Gesetz bildet ein organisiertes Wesen ein einheitliches und geschlossenes System (»un système unique et clos«), in dem alle Teile einander entsprechen (»toutes les parties se correspondent mutuellement«) und aufeinander verweisen (»chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres«).¹⁶¹ Das Wort »Korrelation« in diesem Zusammenhang verwendet Cuvier offenbar noch nicht in seinen Vorlesungen zur Vergleichenden Anatomie aus dem Jahr 1800, auch wenn er der Sache nach – unter dem Einfluss Kants stehend (†Organismus) – schon die Wechselseitigkeit der Organe und Funktionen betont (»dépendance mutuelle des fonctions«; l'harmonie convenable entre les organes qui agissent les uns sur les autres«).¹⁶² Auch Cuviers Freund und akademischer Gegenspieler, É. Geoffroy St.-Hilaire, entwickelt die Vorstellung eines Korrelationsprinzips im Sinne einer wechselseitigen Anpassung von Organen eines Körpers aneinander und nennt dieses Prinzip *Gleichgewicht der Organe* (»balancement des organes«).¹⁶³ Nach diesem Prinzip ist die stärkere Ausprägung eines Merkmals stets begleitet von der Reduktion anderer Körpermerkmale.

Auch C. Darwin diskutiert das Phänomen der Korrelation in seinem Hauptwerk unter Verweis auf einige wunderliche (»whimsical«) Fälle. Als Ausdruck eines Korrelationsgesetzes (»mysterious law of correlation«) versteht Darwin z.B. den Fall, dass weiße männliche Katzen mit blauen Augen taub sind.¹⁶⁴ Hier stehen die Korrelationsgesetze nicht mehr im Zusammenhang von Überlegungen zu den Prinzipien morphologischer Ganzheit oder Harmonie in einem Organismus, sondern repräsentieren lediglich kuriose Verknüpfungen von Merkmalen. Auch

aus der züchterischen Praxis sind Darwin Fälle der Korrelation bekannt: die Veränderung eines Organs zieht hier die Veränderung anderer Organe nach sich. Bezeichnenderweise verliert das Korrelationsprinzip gerade bei Darwin seine für die Morphologie zentrale Stellung. Ist doch für Darwins Ansatz die Dekomponierung des Organismus in einzelne Merkmale, die jeweils einer Selektion unterliegen und eine eigene Anpassung an ihre Umwelt zeigen, zentral. Insbesondere in der deutschsprachigen Morphologie hält sich aber das Korrelationsprinzip als ein wichtiger Grundsatz bis ins 20. Jahrhundert (einen Überblick über die morphologischen Theorien der Korrelation gibt E. Rádl 1901).¹⁶⁵

20. Jh.: Funktionsanatomie

Seit den 1920er Jahren wird der Begriff der Korrelation im Rahmen funktionsanatomischer Untersuchungen wiederbelebt. F. Eggers beobachtet bei Insekten eine parallele Variation von Strukturen, die ohne direkte funktionale Beziehung zueinander stehen, und er bezeichnet dieses Phänomen 1923 als *Korrelation*.¹⁶⁶ Später spricht er von »phyletischen, endogen geleiteten Korrelationssystemen«, die darin bestehen, dass völlig »heterogene Organe« in verschiedenen Insektenarten gemeinsam auftreten. Eggers erklärt dieses Phänomen damit, dass eine phylogenetisch zuerst auftretende »primäre Organumbildung« später »eine Kette teils nacheinander, teils nebeneinander statthabender Körperveränderungen nach sich zog«.¹⁶⁷

Auch Für H. Weber bildet der Begriff der Korrelation ein wichtiges Konzept für seine morphologisch-physiologischen Untersuchungen im Rahmen einer Funktionsanatomie (s.o.). Er spricht in diesem Zusammenhang von den »funktionellen und anatomischen Korrelationen der an einer einheitlichen Gesamtfunktion beteiligten Organe«.¹⁶⁸

Neben den morphologischen Korrelationen werden in der Lebensgeschichtsforschung (↑Lebensgeschichte) und Ethologie auch Korrelationen zwischen Körperbau und Verhalten festgestellt. So wird die Korrelation zwischen unscheinbarer Erscheinung und komplexem Gesang bei Singvögeln als ein Verhältnis der Kompensation beschrieben.¹⁶⁹

Gründe für die korrelative Einheit des Organismus

Insgesamt lassen sich drei Gründe für die korrelative Einheit der Teile eines Organismus angeben: die funktionale Organisation, Anpassungen an die Umwelt und die Entstehung in einem Prozess der Selbstorganisation. In Bezug auf die interne *funktionale Organisation* verweisen die Teile eines Organismus

wechselseitig aufeinander, weil die essenziellen Lebensfunktionen des Organismus zwar nicht einem bestimmten Teil zugeordnet werden müssen, sondern diese einem Funktionswandel unterliegen können, aber doch von mindestens einem Teil getragen werden müssen. Ein Körperteil kann also nur in dem Maße eine (lebenswichtige) Funktion verlieren, wie diese von einem anderen Teil übernommen wird. In Bezug auf seine externe *Anpassung* an die Umwelt korrelieren die Teile eines Organismus miteinander, weil eine Änderung der Umwelt des Organismus in der Regel eine Veränderung der verschiedenen Funktionssysteme des Organismus nach sich zieht. Dies wird besonders in Extremfällen deutlich: Der Wechsel des Lebensraums einiger Säugetiere (der Vorfahren der Wale und Delphine) vom Land ins Wasser führte zu einer parallelen Veränderung vieler ihrer morphologischen Merkmale. In der Evolutionstheorie werden diese Veränderungen als eine gemeinsame parallele Anpassung an die Umwelt gedeutet. Schließlich korrelieren die Teile eines Organismus miteinander, weil sie durch wechselseitige Einwirkung aufeinander in einem Prozess der *Selbstorganisation* überhaupt erst gebildet werden. Anders als in einer intentional geplanten Konstruktion (einem Artefakt) ist in der Selbstorganisation eines Systems jeder einzelne Teil Glied eines genetischen Gefüges, das sich selbst organisiert, in dessen Bildung also verschiedene Prozesse an jeweils einem Teil angreifen. Die Veränderung jedes Teils bewirkt also Veränderungen der Prozesse der Selbsterstellung des Organismus an anderen Teilen, d.h. eine Korrelation.

Symmetrie

Das Wort »Symmetrie« (abgeleitet von griech. »σύμμετρος« »abgemessen, verhältnismäßig«, lat. »symmetria«) wird im Sinne von »Proportion« spätestens seit Ende des ersten Drittels des 16. Jahrhunderts verwendet (1532 in der Übersetzung einer Schrift von A. Dürer¹⁷⁰) und erscheint im 18. Jahrhundert in der deutschen Sprache.

Die Regelmäßigkeit im äußeren Bau der Pflanzen und Tiere ist offensichtlich und wird seit der Antike beschrieben.¹⁷¹ Die Einteilung des Reichs der Pflanzen durch C. von Linné und der Tiere durch G. Cuvier orientiert sich in erheblichem Ausmaß an den symmetrischen Lageverhältnissen der organischen Teile (↑Taxonomie). Der Botaniker A.-P. de Candolle sieht die Symmetrie (»disposition relative des parties«) zu Beginn des 19. Jahrhunderts als entscheidend für die Taxonomie der Pflanzen an. Er meint, es existiere ein Symmetriepan für jede Klasse von Lebewesen

- | | |
|-----------|--|
| 1. | Lipostaura. Grundformen ohne Kreuzachsen und ohne Medianebene (Sagittalebene) |
| 1.1 | Anaxonia. Achsenlose Formen. (Klumpen) |
| 1.2 | Axonia. Achsenfeste Grundformen. |
| 1.2.1 | Homaxonia. Alle Achsen gleich. (Kugeln) |
| 1.2.2 | Heteraxonia. Eine oder mehrere konstante Achsen. |
| 1.2.2.1 | Polyaxonia. Mehrere konstante Achsen. |
| 1.2.2.1.1 | Arrythma. (Irreguläre Polyeder) |
| 1.2.2.1.2 | Rhythmica. (Reguläre Polyeder) |
| 1.2.2.2 | Protaxonia. Eine Hauptachse. Keine Kreuzachsen (Monaxonia) |
| 1.2.2.2.1 | Haplopola. Eine gleichpolige Achse. (Sphäroid oder Zylinder) |
| 1.2.2.2.2 | Diplopola. Eine ungleichpolige Achse. (Ei, Kegel, Kegelstumpf) |
| 2 | Stauraxonia. Grundformen mit einer Hauptachse und Kreuzachsen, aber ohne Medianebene (Sagittalebene) |
| 2.1 | Homostaura. Gleichpolige Hauptachse. (Doppel-Pyramiden) |
| 2.2 | Heterostaura. Ungleichpolige Hauptachse. (Pyramiden) [viele Seesterne und Medusen] |
| 3 | Zeugita (Allopola). Grundformen mit Kreuzachsen und mit Medianebene (Sagittalebene) (Bilateralymmetrie) |
| 3.1 | Amphipleura. Schienige Formen. Hälfte einer Pyramide von 4+2n Seiten |
| 3.2 | Zygopleura. Jochpaarige Formen. Hälfte einer Pyramide von 4 Seiten [Wirbeltiere, Gliederfüßer, Weichtiere] |

Tab. xxx. Formen der Symmetrie von Organismen (nach Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*: Bd. I).

(»plan symétrique de chaque classe d'êtres«).¹⁷²

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird versucht, die Formen von Organismen auf der Grundlage ihrer Symmetrieverhältnisse in ein System zu bringen. Über die Symmetrieverhältnisse wird allgemein die Wiederholung von Strukturen in einem Körper dargestellt, es geht um die räumlichen Beziehungen von Körperteilen, die in ihrer Gestalt einander korrespondieren. Die einfachsten globalen Systematiken der Formen von Organismen orientieren sich an der Lage der Symmetriechsen der Körper. Als die für die höheren Tiere verbreitetste Form der Symmetrie wird dabei das Vorliegen von nur einer Symmetrieebene in den drei Raumachsen, die **Bilateralsymmetrie**, erkannt. Der Ausdruck wird in der Form »bilaterale Symmetrie« offenbar zuerst von A.W. von Schlegel in seiner »Indischen Bibliothek« und seinen Vorlesungen zur Bildenden Kunst von 1827 verwendet.¹⁷³ In beiden Schriften bezieht Schlegel den Ausdruck auch bereits auf die Symmetrieverhältnisse der höheren entwickelten Tiere. So heißt es in der »Indischen Bibliothek«: Die Architektur »wetteifert mit der großen Baumeisterin der Körperwelt, welche [...] in der Thierwelt die bilaterale Symmetrie [...] durch unzählige Verwandlungen als einen allgemeinen Typus hindurchführt«.¹⁷⁴ Auch in den 1830er Jahren erscheint das Wort im kunsthistorischen Zusammenhang.¹⁷⁵ In einem fachwissenschaftlichen Beitrag zur Biologie gebraucht wohl zuerst L. Agassiz die Formulierung, und zwar im Jahr 1834 (»bilateral symmetry«).¹⁷⁶ Im Deutschen erscheint der Ausdruck in den 1850er Jahren in biologischen Schriften, bei

H. Schlegel 1852 sowie bei V. Carus und J. Müller 1853 noch in der Form »bilaterale Symmetrie«¹⁷⁷, bei C. Gegenbaur seit 1856 in der später üblichen Form als »Bilateralsymmetrie«.¹⁷⁸ E. Haeckel nennt die Tiere mit einem bilateralsymmetrischen Bau 1874 **Bilateria**.¹⁷⁹ Dazu gehören nach Haeckel »sämtliche Würmer« und die von diesen abzuleitenden »vier höchsten Thierstämme«, die Weichtiere, Stachelhäuter, Gliederfüßer und Wirbeltiere.

Klassifikationen in der Mitte des 19. Jh.

In seiner Einteilung des Tierreichs nach Kriterien der Symmetrie des Körperbaus unterscheidet H. Burmeister 1854 »reguläre Thiere« (»Polypen und Strahlthiere«), die über ein »centrales Hauptorgan« charakterisiert sind, und »irreguläre Thiere« (»Infusionsthier«), daneben stellt er die »Gliederthiere« und die »Rückgratthiere«.¹⁸⁰ Das System von Burmeister ist also nicht streng an den Formen orientiert, sondern berücksichtigt auch die traditionellen morphologischen Einteilungen.

Konsequenter ist G.H. Bronn, der sich – ebenso wie M.J. Schleiden für die Botanik¹⁸¹ – bemüht, die organischen Formen der Tiere auf geometrische Grundfiguren wie Kugel, Ei oder Kegel zurückzuführen. Als Grundform der Tiere sieht er den Keil und bezeichnet ihre Form daher als *Sphenoid*, die Grundform der Pflanze ist für ihn das Ei (*Ooid*) und die des Minerals das Prisma (*Prismoid*).¹⁸² Später baut er dieses System aus und unterscheidet bei den Tieren die »Amorphozoen oder Pflanzenthier«, ohne Grund-Form«, die »Aktinozoen oder Strahlen-Thiere, mit Aktinoid-

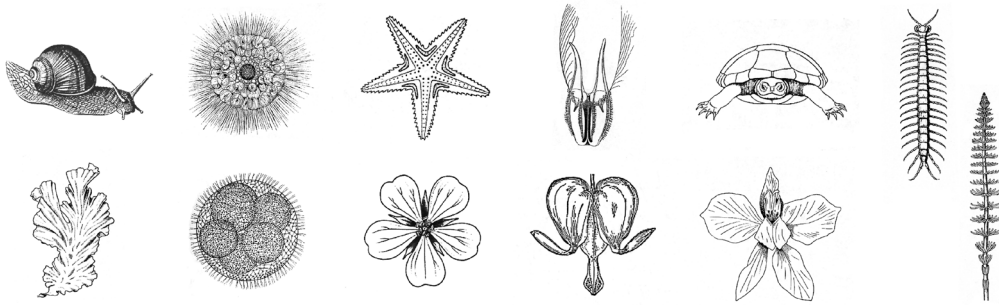


Abb. xxx. Formen und Symmetrien von Organismen. Von links nach rechts sind dargestellt: Asymmetrie, Kugelsymmetrie, Radiärsymmetrie, Disymmetrie, Bilateralsymmetrie und Metamerie. In der oberen Reihe sind Tiere als Beispiele abgebildet: Schnecke (nach Férussac), Radiolar (nach Haeckel), Seestern, Rippenqualle (nach Chun), Schildkröte und Skolopender. In der unteren Reihe sind Pflanzen oder deren Blüten dargestellt: Ulva (nach Thuret), Volvox (nach Klein), Geranium, Dicentra, Consolida und Hippuris (alle Tiere außer dem letzten aus Claus, C., Grobben, K. & Kühn, A. (1880/1932). *Lehrbuch der Zoologie*; alle Pflanzen außer den letzten beiden aus Strasburger et al. (1894/1939). *Lehrbuch der Botanik*; der Skolopender und Hippuris aus Troll, W. (1948). *Allgemeine Botanik*; Consolida aus Troll, W. (1928). *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*).

Form« und die »Höheren Thiere mit Hemisphenoid-Form«¹⁸³. Den Terminus »Bilateralsymmetrie« lehnt Bronn ab, weil dieser seiner Meinung nach nicht zum Ausdruck bringt, dass keine Symmetrie zwischen dem vorderen und hinteren sowie dem oberen und unteren Körperteil der Tiere besteht.¹⁸⁴

Eine andere Klassifikation, die sich jedoch nicht an geometrischen Grundformen orientiert, entwickelt G. Jäger 1857. Den drei Raumachsen eines Körpers weist Jäger jeweils zwei Flächen zu, die entweder einander ähneln oder voneinander verschieden sind. Im ersten Fall spricht er von parallelen Flächen (Parallelpaar), im zweiten von polaren Flächen (Polpaar). Er definiert dann: »ein symmetrischer Körper ist ein solcher, der zwei Polpaare und ein Parallelenpaar hat. Ein regulärer Körper ist ein solcher, der ein Polpaar und zwei Parallelpaaire hat«.¹⁸⁵ Ausgehend von der Anzahl der Raumachsen mit polaren Flächen nennt Jäger die radiären Körper »einaxig«, die symmetrischen dagegen »zwei-axig«. Daneben stellt er als dritte Gruppe die »axenlosen« Körper. Die Wirbeltiere, Gliedertiere und Weichtiere gehören nach Jägers Einteilung zu den symmetrischen oder zweiachsigen Körpern; die Stachelhäuter und Nesseltiere dagegen zu den radiären oder einachsigen; und die Infusorien und Wurzelfüßer schließlich zu den axenlosen.¹⁸⁶ Die beiden Pole der polaren Achse der ein- und zweiachsigen Tierkörper bezeichnet Jäger als *Kopfpol* und *Steisspol*. Bei den zweiachsigen Tieren nennt er die beiden Pole der anderen Achse *animalen Pol* (z.B. die Rückenseite der Wirbeltiere) und *vegetativen Pol* (die Bauchseite der Wirbeltiere). Die Konstanz der Symmetrieverhältnisse versucht Jäger in der Embryonalentwicklung der Tiere der einzelnen Gruppen

nachzuweisen. Als Erklärung für die Verteilung der Grundformen über die Tiergruppen führt Jäger u.a. ihre Lebensweise an; er meint z.B., »dass das Festsitzen eines Thieres die Ursache der radiären Körperform desselben ist«.¹⁸⁷

Zusammenfassend werden in den morphologischen Systemen in der Mitte des 19. Jahrhunderts drei große Gruppen unterschieden: unregelmäßige Formen, die nicht symmetrisch halbierbar sind, (z.B. viele Einzeller), regelmäßige strahlige Formen, bei denen die Symmetrieelemente durch Rotation an einer Symmetrieachse zur Deckung gebracht werden können, (z.B. Blüten, Medusen, Seesterne) und bilateralsymmetrische Formen, die über eine Symmetrieebene verfügen (z.B. Weichtiere, Gliedertiere, Wirbeltiere). Die verschiedenen Typen der Symmetrien, Ebenen und Achsen im Körperbau werden in einer variablen Terminologie benannt. Erst Ende des 19. Jahrhunderts setzt sich allmählich eine vereinheitlichte Terminologie durch.¹⁸⁸

Haeckels »Promorphologie«

E. Haeckel entwickelt 1866 eine Klassifikation der morphologischen Gestalten, die auf diesen Einteilungen in die drei großen Gruppen aufbaut. In seiner »Promorphologie als Lehre von den organischen Grundformen«¹⁸⁹ verwendet Haeckel als Einteilungsgesichtspunkte die stereometrischen Verhältnisse der Körperformen der Organismen: den Rahmen der Klassifikation geben die Symmetrieachsen und geometrischen Figuren, die den organischen Formen eingeschrieben werden können (vgl. Tab. xxx). Die Promorphologie wird so zu einem Äquivalent der Kristallographie der anorganischen Körper.

Für viele der von Haeckel aufgestellten Gruppen finden sich allein Vertreter einfacher Organismen, wie z.B. der von Haeckel ausgiebig untersuchten formenreichen einzelligen Radiolarien. Bei den Tieren gehören alle hochentwickelten Organismen (d.h. alle Wirbeltiere und Gliederfüßer und auch viele Weichtiere und »Würmer«) zu der Gruppe der »Zygopleuren« (Bilateralsymmetrie i.e.S.). Die einfachste geometrische Form, die diesem Typus entspricht, ist eine entlang der Hauptachse halbierte Pyramide von vier Seiten. Ein solcher Körper lässt sich nur durch eine Ebene in zwei symmetrisch gleiche Hälften zerlegen. Diese Symmetrieebene, die durch die Hauptachse (mit den Polen Vorne und Hinten) und die Mittellinie der Basis, d.h. die Dorsoventralachse, gelegt werden kann, ist die Median- oder Sagittalebene des Körpers. Sie teilt den Körper in die beiden symmetrisch zueinander stehenden rechten und linken Hälften. Die zu ihr senkrecht verlaufende Frontalebene (Lateralebene, auch: Transversalebene), die den Körper in eine Rücken- und Bauchseite teilt, und die zu ihr ebenfalls senkrecht liegende dritte Raumebene, die Äquatoralebene (auch: Transversalebene), die den Körper in ein Vorder- und Hinterende teilt, stellen dagegen keine Symmetrieebenen dar.

Körper mit Hohlformen (z.B. Becher und Röhre) werden in Haeckels Systematik nicht als eigene Formen berücksichtigt. In einer späteren Einteilung versucht R. Woltereck auch diese als »biotische Grundformen« zu erfassen; er entwickelt dabei aber keine durchgängige Systematik.¹⁹⁰

Symmetrie und Lebensform

Bereits Haeckel weist auf den engen Zusammenhang zwischen Symmetrieverhältnissen und Lebensformen, insbesondere die Fortbewegungsweisen der Organismen hin (vgl. Tab. xxx). Fast alle auf dem Festland sich bewegenden Organismen zeigen die Symmetrieverhältnisse einer Zygopleuren-Form. Diese ist also unabhängig von den Abstammungsverhältnissen entstanden und offensichtlich als Anpassung an die Lokomotion auf dem Land und in der Luft zu deuten ist. Auch die meisten der vom Menschen erfundenen Fortbewegungsmittel zeigen diese Symmetrieebene (z.B. Fahrräder, Autos, Lokomotiven, Boote, Flugzeuge).¹⁹¹

Die Bilateralsymmetrie kann also gedeutet werden als eine Anpassung an die Fortbewegung in einem asymmetrischen Kraftraum, in einer Umwelt, in der mit dem Gravitationsfeld der Erde ein ausgeprägt gerichtetes Kraftfeld vorliegt. Die einzige Symmetrieebene (die Sagittalebene) liegt bei den bilateral-symmetrischen Tieren in der Regel parallel zu den

Kraftlinien des Gravitationsfeldes und parallel zur Fortbewegungsrichtung, aber senkrecht zur Ebene, in der sie sich bewegen. Dies ist die einzige Ebene, in der es keine Vorzugsrichtung gibt, die beiden Körperenden, die senkrecht zu dieser Ebene liegen (rechts und links) entsprechen einander also spiegelbildlich (zumindest hinsichtlich der äußeren Form). Die Symmetrie der beiden Körperseiten ist im Hinblick auf die Fortbewegung zweckmäßig, denn bei einer ungleichen Verteilung der Fortbewegungsorgane wäre eine geradlinige Vorwärtsbewegung erschwert – weil sich an den beiden Körperseiten die Fortbewegungsorgane befinden. Das vordere und hintere Körperende (die jeweils den anterioren und posterioren Pol der Hauptachse bilden) sind durch die Bewegungsrichtung und die damit einhergehenden morphologischen Strukturen (Lage des Nahrungsaufnahmeorgans und Konzentration der Sinnesorgane am anterioren Ende) asymmetrisch. Die Ober- und Unterseite (die den dorsalen und den ventralen Pol einer Richtachse bilden) sind bedingt durch das Gravitationsfeld und die unterschiedliche Exposition gegenüber der Umwelt asymmetrisch.

Sehr viel schwächer ist die Dorsoventralität bei Tieren ausgeprägt, die sich in einem stärker symmetrischen Kraftraum bewegen, z.B. Tiere im Wasser, bei denen der Auftrieb die Gravitationskraft abschwächt (Spindelform vieler Fische, Disymmetrie der Rippenquallen). Organismen, die sich im dreidimensionalen Raum bewegen und für die die Gravitation nicht von großer Bedeutung ist, sind vielfach kugelsymmetrisch (z.B. viele einzellige Algen).

An einem Ort sesshafte Lebewesen ohne Fortbewegung zeigen häufig einen radialsymmetrischen (radiären) Bau (in Haeckels Terminologie die Protaxonia). Die Ebene der Radialsymmetrie steht hier senkrecht auf der Hauptachse seines Wachstums. Erklärt werden kann dies damit, dass ein sessiler Organismus symmetrische Beziehungen in den zwei Dimensionen der Ebene, auf der er fest sitzt, aufweist. Denn die Raumrichtungen dieser Ebene sind gleichberechtigt im Hinblick auf ihre Versorgungs- und Entsorgungsfunktion für den Organismus. Die Nährstoffzufuhr für eine Seeanemone im Meer oder die Annäherung einer Biene an eine Blüte beispielsweise ist von jeder Richtung gleichwahrscheinlich – so argumentiert R.S. Lillie 1915.¹⁹² Dass Organismen oder Teile von ihnen, die sich nicht fortbewegen, oft eine ausgeprägte Symmetrie aufweisen, wie z.B. die »dorsiventralen« Blüten von Lippen- und Rachenblütlern, kann auf die Symmetrie der Organismen zurückgeführt werden, mit denen sie in Beziehungen stehen (z.B. die blütenbesuchenden Insekten).

Symmetriotyp	Lebensform	Beispiel
Anaxonia (achsenloser Klumpen)	langsam bewegliche Landtiere	Schnecken
Homaxonia (Kugel)	kleine Organismen im Wasser	einzellige Algen
Haplopola (Zylinder)	im Boden bohrende Organismen	Fadenwürmer
Heterostaura (Pyramide)	sessile oder wenig bewegliche Organismen	Seesterne, Pflanzen
Amphipleura (Spindel)	unter Wasser schwimmende Tiere	Rippenquallen, Fische
Zygopleura (Bilateralsymmetrie)	auf dem Land laufende und fliegende Tiere	Insekten, Wirbeltiere

Tab. xxx. Korrelation der Haupttypen der Symmetrieformen von Organismen (Bezeichnungen nach Haeckel) mit deren Lebensweise.

Metamerie

Eine Symmetrie muss nicht in einer Spiegelsymmetrie von Teilen eines Körpers bestehen, sondern kann auch in einer nicht-spiegelsymmetrischen Wiederholung von gleichgeformten Strukturen bestehen. Eine solche »Longitudinalsymmetrie« besteht in der Aneinanderreihung von gleich gebauten Elementen entlang der Medianachse. Die Bauelemente weisen dabei häufig jeweils einen Satz von Organen auf (z.B. ein Paar Extremitäten oder Exkretionsorgane). Auf Haeckel geht die moderne Bezeichnung **Metamerie** für diese Gliederung des Körpers in sich in der Längsachse wiederholende Bauelemente zurück. Ein einzelnes Segment nennt Haeckel ein **Metamer**. Im Anschluss an Bronn betrachtet er die Metamere als zueinander homologe »Folgestücke«. Die Lehre der Metamere nennt Haeckel »Metamerologie oder Homodynamenlehre«.¹⁹³

Neben den Metameren unterscheidet Haeckel noch **Paramere** (Nebenstücke) und **Antimere** (Gegenstücke). Er definiert: »Paramere oder Nebenstücke (homonyme Theile) sind [...] entsprechende Theile, welche um eine Kreuzaxe oder Breitenaxe des Körpers (oder um die Hauptaxe eines einzelnen Körpertheils) herum neben einander liegen. Antimeren oder Gegenstücke dagegen sind entsprechende Theile, welche um die Hauptaxe (Längsaxe) des Körpers herum neben einander liegen«¹⁹⁴. Zu den Parameren zählt er z.B. die Zehen der Füße der vierfüßigen Wirbeltiere oder die Blättchen der dreigliedrigen Blätter des Klee; Antimeren sind dagegen die paarigen Körper-

teile der Wirbeltiere, z.B. ihre Beine, Augen und Ohren. Parallel zu den Metameren als den »Segmenten der Hauptaxen« bezeichnet Haeckel die »Segmente der Kreuzaxen (oder Breitenaxen)« als **Epimere** oder »homonyme Theile«. Epimere sind z.B. die Abschnitte der Extremitäten der Wirbeltiere, also Oberarm, Unterarm, Carpus, Metacarpus und Phalangen (↑Homologie).¹⁹⁵

Für die Botanik übernimmt J. Sachs 1882 das Wort »Metamer« für sich wiederholende Elemente.¹⁹⁶ In der Botanik bezeichnet der Ausdruck einen von mehreren morphologisch einheitlichen Abschnitten, in die ein Trieb eingeteilt werden kann, z.B. ein **Phyton**, d.h. ein Knoten einschließlich seines Blattes, oder ein **Modul** (s.u.).¹⁹⁷ Sachs führt für die Botanik 1873 auch die Einteilung der Blüten nach der Zahl ihrer Symmetrieebenen in mono-, di- und polysymmetrische ein.¹⁹⁸

A. Frey unternimmt es 1926, alle Symmetrieverhältnisse durch drei Verfahren der Deckung von symmetrisch gleichwertigen Formelementen zu erfassen.¹⁹⁹ Diese grundlegenden »Deckoperationen« sind nach Frey die *Parallelverschiebung* (verwirklicht z.B. bei den Blättern eines Zweiges), die *Drehung* (z.B. die »wirtelige« Stellung der Blüten einer Blume) und die *Spiegelung* (z.B. die Stellung der Gliedmaßen eines Wirbeltiers). Durch Kombination dieser drei Deckoperationen entstehen drei neue Formen der Symmetrie: die Kombination aus Parallelverschiebung und Spiegelung ergibt die *Gleitspiegelung* (z.B. die Metamerie der Articulaten), die Kombination aus Parallelverschiebung und Drehung erzeugt die *Schraubung* (z.B. in der Blattstellung mancher Pflanzen) und die Kombination aus Spiegelung und Drehung resultiert schließlich in der *Drehspiegelung*, die sich bei Organismen selten verwirklicht findet (z.B. bei der Desmediaceengattung *Staurastrum*).

Schließlich wird der Begriff der Symmetrie nicht allein auf räumliche Verhältnisse bezogen, sondern auch auf zeitliche. W. von Engelhardt definiert die Symmetrie 1949 allgemein als »die räumliche und (oder) zeitliche Wiederholung gleicher Elemente«.²⁰⁰ Alle rhythmisch wiederkehrenden physiologischen und ethologischen Prozesse (Zykloethose; ↑Metamorphose), angefangen bei dem Herzschlag und dem Atemrhythmus, über den Zellzyklus und den Schlaf-Wach-Rhythmus bis hin zu dem Ernährungs- und Fortpflanzungszyklus können als Formen einer »zeitlichen Metamerie« gedeutet werden.²⁰¹

Modul

Von »Modulen« bei Pflanzen sprechen zuerst J.L. Harper und L. White 1974²⁰², und zwar als Übersetzung des französischen »article«, nachdem der Begriff *Modularität* vorher bereits in einem allgemeineren Sinn im morphologischen Zusammenhang Verwendung fand.²⁰³ »Article« wiederum ist eine Bezeichnung, die G. Chauveaud 1921 an Stelle des älteren »Phyton« einführt.²⁰⁴ Die von Gaudichaud 1841 vertretene *Phytontheorie* betrachtet den *Kormus* – d.h. den in Wurzel, Sproß und Blätter gegliederten Körper einer höheren Pflanze – als Zusammensetzung aus Teilstücken (Phytonen), die jeweils ein Blatt und ein Sproßstück umfassen und als die Baueinheiten der Pflanzen angesehen werden (»un végétal original unique«).²⁰⁵ Die Phytontheorie hat bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts viele Anhänger²⁰⁶, wird dann aber, besonders nachhaltig auf dem Botanischen Kongress in Cambridge 1930 als unangemessene Vereinfachung kritisiert.²⁰⁷ (Die Bezeichnung *Kormus* findet sich 1802 bei Willdenow (»Cormus«), wobei er darunter im Gegensatz zur heutigen Auffassung auch die Moosstengel und Blattstiele versteht.²⁰⁸)

F. Hallé und R.A.A. Oldeman, die das Wort »article« 1970 aufgreifen, verstehen ihn nicht im Sinne der alten Phytontheorie, sondern definieren ihn mit Prévost als den Spross einer Pflanze, der alle Differenzierungsphasen bis zur Ausbildung eines Fortpflanzungsstadiums umfasst: »Un article est un axe dont le méristème édificateur parcourt la totalité de la séquence de différenciations propre à l'espèce considérée, depuis son origine jusqu'à la sexualité«²⁰⁹. Ein *article* ist damit nicht allein eine räumlich-morphologische Einheit, sondern auch eine dynamisch-physiologische. In der englischen Überarbeitung ihres Werks geben die Autoren »article« mit *Modul* wieder und bemerken, dass mit der *modularen Konstruktion* eines Baumes seine Zusammensetzung aus einer Reihe von äquivalenten morphologischen Einheiten, die unendlich wiederholt werden können, gemeint ist.²¹⁰

In der Folge dieser Bestimmung werden unter den Modulen in der Botanik architektonische Einheiten von Pflanzen verstanden, die sich innerhalb einer Pflanze wiederholen. White definiert ein Modul 1979 als einen monopodialen Trieb mit einem definierten Ende, wie einer Blüte, einem Dorn, einer Ranke oder einem Meristem (»monopodial shoot terminated by an inflorescence, by a spine or tendril, or by parenchymatization of the apical meristem«²¹¹). Dem Modul entspricht also der *Trieb*, der schon lange als Individuum der Pflanze beschrieben wird (↑Individuum/Dividuum).

Insofern mehrzellige Organismen aus vielen sich ähnelnden Zellen aufgebaut sind, kann man bei ihnen

insgesamt das Prinzip der Modularität verwirklicht sehen. Ein Vorteil der Modularität besteht in der geringeren Anfälligkeit eines nach diesem Prinzip aufgebauten Körpers gegenüber Störungen, wie H. Simon 1962 in einem bekannten Gleichnis erläutert.²¹²

In den 1990er Jahren etabliert sich ein weites entwicklungsbiologisches Verständnis des morphologischen Modulbegriffs. Module gelten als integrierte und sich relativ autonom verhaltende Elemente in Entwicklungsprozessen: »Modules are building blocks of interacting elements that operate in an integrated and relatively autonomous manner«.²¹³ Solche *Entwicklungsmodule* (»developmental modules«) können auf verschiedenen Organisationsebenen identifiziert werden, von der genetischen Ebene über die Ebene der Gen-Protein-Interaktion bis hin zur Ebene der Organbildung. Auch ein morphogenetisches ↑Feld kann als ein entwicklungsbiologisches Modul beschrieben werden.²¹⁴ Entwicklungsmodule sind durch ihre Stabilität und weitgehende Konstanz auch in wechselnden Entwicklungsumgebungen gekennzeichnet. Neben ihrer Eigenschaft als Einheiten der Entwicklung werden sie auch als Einheiten der Evolution diskutiert.

Nachweise

- 1 Goethe, J.W. von (ca. 1796). Betrachtung über Morphologie (LA, Bd. I, 10, 137-144): 140; vgl. Schmid, G. (1935). Über die Herkunft der Ausdrücke Morphologie und Biologie. Nova Acta Leopold. N.F. 2, 597-620: 613.
- 2 Burdach, K.F. (1800). Propädeutik zum Studium der gesamten Heilkunst: 62 (§196).
- 3 Goethe (ca. 1786): 140.
- 4 ebd.
- 5 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 82ff.
- 6 Goethe, J.W. von (1790). Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären (LA I, 9, 23-61); vgl. Pörksen (1986): 86.
- 7 Vgl. Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 105.
- 8 Vgl. Engelhardt, W. von (1990). Morphologie im Reich der Steine? In: Mann, G., Mollenhauer, D. & Peters, S. (Hg.) (1992). In der Mitte zwischen Natur und Subjekt. Johann Wolfgang von Goethes Versuch, die Metamorphose der Pflanze zu erklären, 1790-1800, 33-51.
- 9 Goethe, J.W. von (ca. 1797). Vorarbeiten zu einer Physiologie der Pflanzen (LA, Bd. I, 10, 135-136): 135.
- 10 Hassenstein, B. (1950). Goethes Morphologie als selbstkritische Wissenschaft und die heutige Gültigkeit ihrer Ergebnisse. Goethe. Jahrb. Goethe-Ges. N.F. 12, 333-357: 350.
- 11 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen

- Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 121.
- 12 Goethe, J.W. von (ca. 1790). Versuch über die Gestalt der Tiere (LA, Bd. I, 10, 74-87): 76.
- 13 Goethe (1795): 127.
- 14 a.a.O.: 138.
- 15 Goethe, J.W. von (1794). Inwiefern die Idee: Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit, auf organische Naturen angewendet werden könne (LA, Bd. I, 10, 125-127): 125.
- 16 Benjamin, W. (1928). Goethe (Gesammelte Schriften, Bd. II, 2, Frankfurt/M. 1991, 705-739): 719f.
- 17 Hassenstein (1950): 352.
- 18 a.a.O.: 346.
- 19 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, 4 Bde.: I, 58.
- 20 Cuvier, G. (1800/35). Leçons d'anatomie comparée: I, 58.
- 21 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 184.
- 22 Vgl. Ospovat, D. (1978). Perfect adaptation and teleological explanation: approaches to the problem of the history of life in the mid-nineteenth century. *Stud. Hist. Biol.* 2, 33-56; Appel, T. (1987). The Cuvier-Geoffroy Debate. *French Biology in the Decades Before Darwin*.
- 23 Benninghoff, A. (1935-36). Form und Funktion. *Z. gesamte Naturwiss.* 1, 149-160 & 2, 102-114: 160.
- 24 Nyhart, L. (1987). The disciplinary breakdown of german morphology, 1870-1900. *Isis* 78, 365-389.
- 25 Gegenbaur, C. (1876). Die Stellung und Bedeutung der Morphologie. *Morphol. Jahrb.* 1, 1-19: 16.
- 26 Vgl. Starck, D. (1966). Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere von Gegenbaur bis heute. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 1965, 51-67; Nyhart, L. (1995). *Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*.
- 27 Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. *Vergleichende Anatomie und Physiologie*: 36.
- 28 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 160.
- 29 a.a.O.: 185.
- 30 a.a.O.: 186.
- 31 a.a.O.: 188.
- 32 a.a.O.: 189.
- 33 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 21.
- 34 a.a.O.: I, 19.
- 35 a.a.O.: I, 20.
- 36 a.a.O.: I, 23.
- 37 Bowler, P.J. (2005). Revisiting the eclipse of Darwinism. *J. Hist. Biol.* 38, 19-32: 29.
- 38 Goebel, K. (1905). Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. *Biol. Zentralbl.* 25, 65-83: 82.
- 39 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 94.
- 40 Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte: I.
- 41 a.a.O.: 26.
- 42 a.a.O.: 20.
- 43 a.a.O.: 25f.
- 44 a.a.O.: 20.
- 45 ebd.
- 46 a.a.O.: 5.
- 47 Portmann, A. (1948/60). Die Tiergestalt.
- 48 Portmann, A. (1955). Das Lebendige als vorbereitete Beziehung. *Eranos-Jahrbuch* 24, 485-506: 502.
- 49 Nowikoff, M. (1930). Das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie. Eine Studie über eine Gesetzmäßigkeit in der Biologie: 11.
- 50 a.a.O.: 16.
- 51 Goodwin, B.C. (1982). Development and evolution. *J. theor. Biol.* 97, 43-55: 51.
- 52 ebd.
- 53 Snodgrass, R.E. (1935). Principles of Insect Morphology: 1.
- 54 Ferris, G.F. (1948). The principles of comparative morphology. *Micrentomol.* 13, 49-56.
- 55 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968): 115.
- 56 Benninghoff, A. (1935-36). Form und Funktion. *Z. gesamte Naturwiss.* 1, 149-160 & 2, 102-114: 155.
- 57 Siewing, R. (Hg.). (1985). *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. 2. Systematik: XXX.
- 58 Burdach, K.F. (1814). Anatomische Untersuchungen, Heft 1: 10.
- 59 a.a.O.: 11.
- 60 Heusinger, K.F. von (1822). *System der Histologie*, Theil 1: 8; vgl. auch Naef, A. (1913). Studien zur generellen Morphologie der Mollusken, 2. Teil. Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. *Fortschr. Ergebn. Zool.* 3 (H. 4), 329-462: 333.
- 61 Braun, A. (1835). Dr. Carl Schimpers Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung. *Flora* 18, 145-191; vgl. Baron, W. (1931). Die idealistische Morphologie Al. Brauns und A.P. de Candolles und ihr Verhältnis zur Deszendenztheorie. *Beih. Bot. Centralbl.* 48, I, 314-334; Hoppe, B. (1969). *Deutscher Idealismus und Naturforschung. Werdegang und Werk von Alexander Braun (1805 bis 1877)*. *Technikgesch.* 36, 111-132.
- 62 Sachs, J. (1875). Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860: 184.
- 63 a.a.O.: 185.
- 64 ebd.
- 65 Atkinson, G.F. (1897). Experimental morphology. *Science* 6, 538-550: 540; Goebel, K. (1898). Julius Sachs (II). *Science* 7, 695-702: 701.
- 66 Vgl. Starck, D. (1980). Die idealistische Morphologie und ihre Nachwirkungen. *Medizinhist. J.* 15, 44-56.
- 67 Goebel, K. (1893). Zur Geschichte unserer Kenntniss der Correlationsvorgänge. *Flora* 77, 38-42: 38.
- 68 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 458.
- 69 Naef, A. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Zur Methodik der systematischen Morphologie: 13.
- 70 Thompson, D'Arcy W. (1917/42). On Growth and Form (dt. Über Wachstum und Form, Frankfurt/M. 1983): 248.
- 71 ebd.
- 72 a.a.O.: 333.
- 73 a.a.O.: 328.
- 74 Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte: 92f.

- 75** Remane, A. (1952/56). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 13.
- 76** Froebe, H.A. (1971). Die wissenschaftstheoretische Stellung der Typologie. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 84, 119-129: 128.
- 77** Webster, G. & Goodwin, B.C. (1982). The origin of species: a structuralist approach. *Journal of Social and Biological Structures* 5, 15-47: 17.
- 78** Goethe, J.W. von (ca. 1790). Versuch über die Gestalt der Tiere (LA, Bd. I, 10, 74-87): 76.
- 79** Webster, G. & Goodwin, B. (1996). Form and Transformation. *Generative and Relational Principles in Biology*: ix.
- 80** Bergson, H. (1907). *L'évolution créatrice* (Paris 1948): 77.
- 81** Waddington, C.H. (1957). The Strategy of the Genes: 32.
- 82** Landacre, F.L. (1911). The theory of nerve components and the fore brain vesicle of vertebrates. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 30, 57-66: 57.
- 83** Bertalanffy, L. von (1941). Probleme einer dynamischen Morphologie. (Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums, IV.) *Biol. Gen.* 15, 1-22: 1.
- 84** Koepfel, G. (1955). Ein Beitrag zur Funktionsmorphologie der normalen Thrombocyten des Menschen im Nativblut.
- 85** Vgl. Vogel, K. (1975). Funktionsmorphologie als Hilfsmittel paläontologischer Evolutionsforschung; Kull, U., Maier, W., Nachtigall, W. & Seilacher, A. (1996). Funktions- und Konstruktionsmorphologie. In: Teichmann, K. & Wilke, J. (Hg.). *Prozess und Form »natürlicher Konstruktionen«*, 34-51.
- 86** Borelli, J.A. (1680-81). *De motu animalium*; vgl. Gutmann, W.F. & Bonik, K. (1980). Borelli und die Folgen – kann man die Mechanik in Lebewesen sehen? *Natur Museum* 110, 263-274; Reif, W.-E. (1985). Konzepte und Geschichte der Funktionsmorphologie. *Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges.* 35, 107-131.
- 87** Barthez, T.J. (1798). *Nouvelle mécanique des mouvements des animaux*.
- 88** Müller, J. (1822). *Dissertatio physiologiae sistens commentarios de phoronomia animalium*.
- 89** Weber, W. & Weber, E. (1836). *Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Eine anatomisch-physiologische Untersuchung*.
- 90** Houghton, S. (1873). *Principles of Animal Mechanics*.
- 91** Vgl. Hendricks, G. (1975). Eadweard Muybridge. The Father of Motitmirand of the Spinal Cors: 9.
- 95** Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 128.
- 96** Home, E. (1818). On a mal-conformation of the uterine system in women. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* 108, 308-315: 309.
- 97** Böker, H. (1937). Form und Funktion im Lichte der vergleichenden biologischen Anatomie. *Folia Biotheor.* 1, Ser. B, 27-41: 28.
- 98** Weber, H. (1939). Vergleichend-funktionsanatomische Untersuchungen an atypischen Beißmandibeln von Insekten. *Biol. Zentralbl.* 59, 541-566: 541.
- 99** Weber, H. (1939). Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Arthropoden. *Fortschr. Zool. N.F.* 4, 95-136: 95.
- 100** Bethe, A. (1917). Die Physiologie in ihrem Verhältnis zu Medizin und Naturwissenschaft. *Biol. Zentralbl.* 37, 325-333: 330; vgl. Stempel, W. & Koch, A. (1916). *Elemente der Tierphysiologie*; Braus, H. (1921). *Anatomie des Menschen*, Bd. 1: 1ff.
- 101** Haacke, W. (1886-87). *Biologie, Gesamtwissenschaft und Geographie*. *Biol. Zentralbl.* 6, 705-718: 711.
- 102** a.a.O.: 710.
- 103** Hatschek, B. (1888). *Lehrbuch der Zoologie*: 19; Loeb, J. (1891-92). Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere; ders. (1894). On some facts and principles of physiological morphology. In: *Biological Lecture Delivered at the Marine Biological Laboratory of Woods Hole in the Summer Session of 1893*; vgl. auch schon Schimper, A.F.W. (1888). Die epiphytische Vegetation Amerika's: 155.
- 104** Ungerer, E. (1942). Die Erkenntnisgrundlagen der Biologie. Ihre Geschichte und ihr gegenwärtiger Stand. In: Gessner, F. (Hg.). *Handbuch der Biologie*, Bd. I, 1, 1-94: 67.
- 105** Naef, A. (1913). Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. *Ergebn. Fortsch. Zool.* 3, 329-462: 344; vgl. auch Bertalanffy, L. von (1941). Probleme einer dynamischen Morphologie. (Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums, IV.) *Biol. Gen.* 15, 1-22: 1.
- 106** Bertalanffy (1941): 3.
- 107** Frey-Wyssling, A. (1938). Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate: 6.
- 108** Weber, H. (1954). Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. *Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft 1954 (= Zoologischer Anzeiger Suppl. 18)*, 137-159: 155; vgl. Reif, W.-E. (1985). Konstruktionsmorphologie als biologisches Arbeitskonzept bei Hermann Weber. *Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges.* 35, 133-142.
- 109** Weber (1954): 155.
- 110** a.a.O.: 138.
- 111** Schmutz, W. (1955). Zur Konstruktionsmorphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Mallophagen. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* 74, 211-316; Klier, E. (1956). Zur Konstruktionsmorphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Psocopteren. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* 75, 207-286.
- 112** Seilacher, A. (1970). Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia* 3, 393-396; vgl. Thomas, R.D.K. (1979). Morphology, constructional. In: Fairbridge, R.W. & Jablonski, D. (eds.). *Encyclopedia of Paleontology*, vol. 7, 482-487.
- 113** Seilacher, A. (1991). Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.). *Constructional Morphology and Evolution*, 251-271.
- 114** Gutmann, W.F. (1972). Die Hydroskelett-Theorie. *Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges.* 21: 11; vgl. Hertler, C. (2000). Organism and morphology: methodological differences between functional and constructional morphology. In: Peters, D.S. & Weingarten, M. (eds.). *Organisms, Genes*

and Evolution, 43-51.

115 Gutmann, W.F. & Bonik, K. (1981). Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen: 114.

116 Gutmann, W.F. & Weingarten, M. (1992). Grundlagen von Konstruktionsmorphologie und organischer Evolutionstheorie. Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges. 38, 51-68: 58.

117 Vogel, K. (1991). Konstruktionsmorphologie: ein Schlüssel zum Verständnis der biologischen Evolution; Bock, W.J. (1991). Explanations in Konstruktionsmorphologie und evolutionary morphology. In: Schmidt-Kitter, N. & Vogel, K. (eds.). Constructional Morphology and Evolution, 9-29.

118 Konstruktionsmorphologie (Chicago, Ill.) 1. 1976-

119 McGhee Jr., G.R. (1998). Theoretical Morphology: 8.

120 Bower, F.O. (1904). Plant morphology. Science 20, 524-536: 533; Russell, E.S. (1917). Form and Function: 312.

121 Sewertzoff, A.N. (1931). Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution: ix; vgl. 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. Exper. Zool. (MOL DEV EVOL) 302B (4), 343-354; vgl. auch Institut evoljucionnoj morfologii i ekologii zivotnych im A. N. Severtzova Spravocnik (Moskau 1973).

122 Sewertzoff (1931): x.

123 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 8.

124 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 468.

125 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 50.

126 a.a.O.: 51.

127 Vgl. z.B. Schmalhausen, J.J. (1925). Über die Beeinflussung der Morphogenese der Extremitäten vom Axolotl durch verschiedene Faktoren. Arch. Entwicklungsmech. 105.

128 Naef, A. (1913). Studien zur generellen Morphologie der Mollusken, 2. Teil. Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. Fortschr. Ergebn. Zool. 3 (H. 4), 329-462: 352.

129 Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern, Bd. 2: 148; 164; Meyer, G.F.W. (1825). Nebenstunden meiner Beschäftigung im Gebiete der Pflanzenkunde, 1. Teil. Die Entwicklung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten: in Anwendung auf ihre systematische Anordnung zur Nachweisung des allgemeinen Ganges der Formbildung in den untern Ordnungen cryptogamischer Gewächse; Rauber, A. (1880). Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren.

130 Hooker, W.J. (1849). Review: Sprague, I. & Gray, A. (1849). Gerneria floræ americanæ boreali-orientalis illustrate, vol. 2. Hooker's Journal of Botany and Kew Garden Miscellany 1, 353-361: 358; Carpenter, W.B. (1884). On the nervous system of the Crinoidea. Proc. Roy. Soc. Lond. 37, 67-76: 74.

131 Russell, E.S. (1916). Form and Function (Chicago 1982): 33.

132 McGhee Jr., G.R. (1998). Theoretical Morphology: 2.

133 Parker, W.K. (1877). On the structure and development of the skull in the Urodela Amphibia, part I. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 167 529-597: 531.

134 Raup, D.M. & Gould, S.J. (1974). Stochastic simulation and evolution of morphology – towards a nomothetic paleontology. Syst. Zool. 23, 305-322: 308.

135 McGhee, G.R. Jr. (1980). Shell form in the biconvex articulate Brachiopoda: a geometric analysis. Paleobiol. 6, 57-76: 64.

136 McGhee, G.R. Jr. (1991). Theoretical morphology. The concept and its applications. In: Glinsky, N.L. & Signor, P.W. (eds.). Analytical Paleobiology, 87-102: 87.

137 Raup, D.M. & Michelsen, A. (1965). Theoretical morphology of the coiled shell. Science 147, 1294-1295; vgl. Raup, D.M. (1961). The geometry of coiling in gastropods. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 47, 602-609.

138 McGhee (1991).

139 Hickman, C.S. (1993b). Theoretical design space: a new program for the analysis of structural diversity. In: Seilacher, A. & Chinzei, K. (eds.). Progress in Constructional Morphology (=Neus Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl. 190), 169-182: 170.

140 Hickman, C.S. (1988). Analysis of form and function in fossils. Amer. Zool. 28, 775-793: 790.

141 Rudwick, M.J.S. (1964). The inference of function from structure in fossils. Br. J. Philos. Sci. 15, 27-40; vgl. Lugar, L. (1990). Morphology. In: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (eds.). Paleobiology. A Synthesis, 307-313.

142 Stower, W.J., Davies, D.E. & Jones, I.B. (1960). Morphometric studies of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). J. Anim. Ecol. 29, 309-339: 309.

143 Thompson, D'Arcy W. (1917/42). On Growth and Form; vgl. Lutz, T.M. & Boyajian, G.E. (1995). Fractal geometry of ammonoid sutures. Paleobiol. 21, 329-342.

144 Vgl. Legée, G. (1973). Les lois de l'organisation d'Aristote à Geoffroy Saint-Hilaire. Histoire et Nature n.s. 1, 3-25.

145 Herodot, Historiae III, 108; Platon, Protagoras 320d ff.

146 Aristoteles, De part. anim. 658a.

147 a.a.O.: 684a; für ein weiteres Beispiel vgl. a.a.O.: 663a.

148 a.a.O.: 645b.

149 a.a.O.: 652a

150 Paracelsus (1570). Volumen paramirum: 105; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien., 2 Bde.: I, 77.

151 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 325.

152 Vicq d'Azyr, F. (ca. 1780). Discours sur l'anatomie comparée (Œuvre, Bd. 4, Paris 1805): 22.

153 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9. 119-151): 124f.

154 a.a.O.: 126.

155 Aristoteles, De gen. anim. 744b16f.

156 Meyer-Abich, A. (1949). Goethes Kompensationsprinzip, das erste holistische Grundgesetz der modernen Biologie. In: Meyer-Abich, A. (Hg.). Biologie der Goethezeit, 282-302.

- 157** Kiemeyer, C.F. (1793). Über die Verhältnisse der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse.
- 158** Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): §65.
- 159** Blumenbach, J.F. (1786/1807). Geschichte und Beschreibung der Knochen des menschlichen Körpers: 85 (I, §108).
- 160** Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, Hildesheim 1967): I, 90f.; vgl. Proß, W. (1994). Herders Konzept der organischen Kräfte und die Wirkung der »Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit« auf Carl Friedrich Kiemeyer. In: Kanz, K.T. (Hg.). Philosophie des Organischen in der Goethezeit, 81-99; Bach, T. (2001). Biologie und Philosophie bei C.F. Kiemeyer und F.W.J. Schelling: 154.
- 161** Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, 4 Bde.: I, 58.
- 162** Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée: 47.
- 163** Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1818-22). Philosophie anatomique, Bd. 2. Des monstruosités humaines.
- 164** Darwin, C. (1859/72): 18.
- 165** Rádl, E. (1901). Ueber die Bedeutung des Prinzips von der Korrelation in der Biologie. Biol. Centralbl. 21, 401-416; 490-496; 550-560; 585-591; 605-621.
- 166** Eggers, F. (1923). Über Korrelationen in der Ausbildung der Flügel und der Tympanalorgane bei Insekten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 28, 42-44.
- 167** Eggers, F. (1938). Das Prinzip der phyletischen, endogen geleiteten Korrelationssysteme. Zool. Anz. 122, 161-165.
- 168** Weber, H. (1939). Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Arthropoden. Fortschr. Zool. N.F. 4, 95-136: 97.
- 169** Kipp, F. (1942). Das Kompensationsprinzip in der Brutbiologie der Vögel. Beitr. Fortpflanzungsbiol. Vögel 18, 52-59: 57.
- 170** Dürer, A. (1532). De symmetria partium in rectis formis humanorum corporum (Übers. J. Camerarius); dt. Original: Vier Bücher von menschlicher Proportion (1528).
- 171** Theophrast, Historia plantarum 1.1.8.
- 172** Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 89 (§58).
- 173** Schlegel, A.W. von (1827). Indische Bibliothek, Bd. 2: 458; ders. (1827). Vorlesungen über Theorie und Geschichte der bildenden Künste (Kritische Ausgabe der Vorlesungen, Bd. II, 1, Paderborn 2007, 289-348): 300 (3. Vorl., Punkt 2).
- 174** ebd.
- 175** Parthey, G.F.C. (1838). Das alexandrinische Museum: 20; ders. (1840). Wanderungen durch Sicilien und die Levante: 313.
- 176** Agassiz, L. (1834). Observations on the growth and bilateral symmetry of the Echinodermata. Philos. Mag. 3. ser., 5, 369-373.
- 177** Schlegel, H. (1852). Ueber die Entstehung des vollkommenen Kleides der Vögel durch Verfärben und Wechseln der Federn, unabhängig von der Mauser. Naumannia 2, 19-40: 21; Carus, V. (1853). System der thierischen Morphologie: 310; Müller, J. (1853). Ueber den Bau der Echinodermen. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1853, 175-240: 175.
- 178** Gegenbaur, C. (1856). Studien über Ordnung und Systematik der Ctenophoren. Arch. Naturgesch. 22, 163-205: 164; ders. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 146.
- 179** Haeckel, E. (1874). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jena. Z. Naturwiss. 8, 1-55: 33.
- 180** Burmeister, H. (1843/54). Geschichte der Schöpfung: 365ff.; vgl. ders. (1856). Zoonomische Briefe. Allgemeine Darstellung der thierischen Organisation, Teil 1: 26-36.
- 181** Schleiden, M.J. (1842-43/49-50). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde.: II, 4-16.
- 182** Bronn, G.H. (1850). Allgemeine Zoologie: 97.
- 183** Bronn, G.H. (1858). Morphologische Studien über die Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper und der organischen insbesondere: VII.
- 184** a.a.O.: 58
- 185** Jäger, G. (1857). Über Symmetrie und Regularität als Eintheilungsprincipien des Thierreichs. Sitzungsber. math.-naturwiss. Class. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien 24, 338-365: 341.
- 186** a.a.O.: 349f.
- 187** a.a.O.: 364.
- 188** Schulze, F.E. (1893). Über die Bezeichnung von Lage und Richtung im Thierkörper. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 3, 6-10.
- 189** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 377ff.
- 190** Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie: 121ff.
- 191** Haeckel (1866): I, 521.
- 192** Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? J. Philos. Psychol. Sci. Methods 12, 589-610: 598.
- 193** Haeckel (1866): I, 45.
- 194** a.a.O.: I, 311f.
- 195** a.a.O.: I, 316.
- 196** Sachs, J. (1882). Vorlesungen über Pflanzenphysiologie: 586.
- 197** Vgl. Smirnova, E.S. (1970). Morphological classification of flowering plants according to vegetative characteristics. Dokl. Akad. Nauk. SSSR 190, 1243-1245; Nozeran, R., Baneilhon, L. & Neville, P. (1971). Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. Adv. Morphol. 9, 1-66; White, J. (1979). The plant as a metapopulation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10, 109-145.
- 198** Sachs, J. (1868/73). Lehrbuch der Botanik: 523.
- 199** Frey, A. (1926). Geometrische Symmetriebetrachtung. Flora 120, 87-98.
- 200** Engelhardt, W. von (1949). Symmetrie. Stud. Gen. 2, 203-212: 203.
- 201** Sitte, P. (1984). Symmetrien bei Organismen. Biol. in unserer Zeit 14, 161-170: 162.
- 202** Harper, J.L. & White, J. (1974). The demography of plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5, 419-463: 421.

- 203** Wilson, A.G. (1967). Morphology and modularity. In: Zwicky, F. & Wilson, A.G. (eds.). *New Methods of Thought and Procedure*, 298-313.
- 204** Chauveaud, G. (1921). La constitution des plantes vasculaires reléevée par leur ontogénie.
- 205** Gaudichaud, C.G. (1841). *Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux*: 6; 58.
- 206** Vgl. z.B. Gray, A. (1849). On the composition of the plant by phytons, and some applications of phyllotaxis. *Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci.* 1849, 438-444; Čelakovský, L. (1901). Die Gliederung der Kaulome. *Bot. Zeitung* 59, 79-114.
- 207** Brooks, F.T. & Chipp, T.F. (eds.) (1931). 5th International Botanical Congress, Cambridge 1930; vgl. Arber, A. (1930). Root and shoot in the angiosperms: a study of morphological categories. *New Phytol.* 29, 297-315.
- 208** Willdenow, C.L. (1792/1802). *Grundriss der Kräuterkunde zu Vorlesungen entworfen*: 27.
- 209** Hallé, F., Oldeman, R.A.A. (1970). *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*: 26f.; vgl. Prévost, M.-F. (1967). Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Mém. Soc. Bot., France* 114, 23-36.
- 210** Hallé, F., Oldeman, R.A.A. & Tomlinson, P.B. (1978). *Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis*: 5.
- 211** White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109-145: 135.
- 212** Simon, H.A. (1962). The architecture of complexity. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 106, 467-482.
- 213** Schlosser, G. (2004). The role of modules in development and evolution. In: Schlosser, G. & Wagner, G.P. (eds.). *Modularity in Development and Evolution*, 519-582: 519f.
- 214** Vgl. Bolker, J.A. (2000). Modularity in development and why it matters to evo-devo. *Amer. Zool.* 40, 770-776.

Literatur

- Russell, E.S. (1916). *Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology*.
- Schmid, G. (1935). Über die Herkunft der Ausdrücke Morphologie und Biologie. *Nova Acta Leopold. N.F.* 2, 597-620.
- Nyhart, L. (1995). *Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*.
- Larson, J.L. (1996). *Interpreting Nature. The Science of Living Form from Linnaeus to Kant*.
- Mocek, R. (1998). *Die werdende Form. Eine Geschichte der Kausalen Morphologie*.
- Hertler, C. (2001). *Morphologische Methoden in der Evolutionsforschung*.