Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Herausgeber: Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

Band: 37 (1942-1944)

Artikel: Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen

Autor: Kälin, J.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308171

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 08.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Die Homologie
als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen

von J. Kälin.

Während im Bereich der experimentellen Forschung eine einwandfreie Methode in weitem Umfang durch die Kontrolle des Experimentes selbst erzwungen wird, zeigt die gedankliche Verarbeitung biologischer Tatsachen vielfach eine Gegensätzlichkeit der Auffassungen, die vor allem dem Mangel an begrifflicher und methodologischer Klarheit entspringt. Es gilt dies nicht zuletzt auch für die Morphologie, in welcher, zum Teil wegen der Kompliziertheit und Dynamik der Beziehungen zwischen den betrachteten Formeinheiten (Organe, Organteile usw.) Grundbegriffe und Methode immer noch weiterer Abklärung bedürfen. Diese Situation hängt zum Teil damit zusammen dass man, gebannt durch einseitig meristische Denkweise, im Blickfeld der morphologischen Analyse die Ganzheitsbezogenheit der Teile vernachlässigt hat. Wie an anderer Stelle (Næf 1919, 1931 ; Kälin 1935, 1941) gezeigt wurde, besteht morphologische Vergleichbarkeit verschiedener Organismen nur soweit, als in ihnen Teile in übereinstimmender Weise dem Ganzen eines übergeordneten Bauplanes (also nicht nur diesem oder jenem anderen Teil) zugeordnet sind. So bricht sich auch in Kreisen der Morphologen immer mehr die Erkenntnis Bahn, dass nicht nur Form und Funktion verschiedene Seiten ein und desselben Sachverhaltes sind, sondern dass jede Erfassung planmässiger Korrelationen von Formelementen nur unter ganzheitlicher Betrachtung der Natur des Objektes gerecht werden kann: « Biologisch-anatomisches Denken ist Ganzheitsdenken » (Böker). Wird dies verkannt, dann ergeben sich all' jene Schwierigkeiten und

Irrtümer wie sie immer wieder in der allgemeinen Auswertung von Einzelbefunden in morphologischen Arbeiten zu Tage treten. Die Diskrepanz jener Anschauungen welche hinsichtlich der Homologien zwischen bestimmten Organismen von den Morphologen vertreten werden, beruht namentlich darauf, dass mit sich widersprechenden und unklaren Begriffen gearbeitet wird. Je nach der Art des Homologie-Begriffes muss ja die morphologische Bewertung ein und desselben Sachverhaltes eine ganz verschiedene sein. Aus diesem Grunde erscheint es für das folgende notwendig, zunächst die verschiedenen Auffassungen über das Wesen der Homologie zusammenzustellen:

Zum ersten Mal finden wir eine an sich korrekte aber ungenügende Fassung des Homologiebegriffes bei Owen (1846): « The corresponding parts in different animals... being homologues ». Das Wesen der Homologie liegt also hier in der Gleichheit der Lagebeziehungen von Teilen in einem gemeinsamen Bauplan. Auf alle Fälle ist nach Owen für die Homologie die morphologische Gestalt massgebend. Wir können hier sprechen von einem *morphologischen Homologiebegriff.*

Im Gegensatz zum morphologischen Homologiebegriff steht jene Auffassung, welche durch die ältere, « naive » Phylogenetik seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts die Methodik der vergleichenden Anatomie immer mehr getrübt hatte. So lesen wir bereits in der zweiten Auflage von Gegenbaur's « Grundzügen der vergleichenden Anatomie » (1870), die Homologie bezeichne « das Verhältnis zwischen jenen Organen, die gleiche Abstammung besitzen, somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen sind ». Homologe Teile oder Organe wären demnach solche, die aus ein und demselben Teil einer gemeinsamen Stammform sich *entwickelt* haben. Das Kriterium der Homologie würde demnach die gemeinsame Abstammung sein; es handelt sich hier um den *phylogenetischen Homologiebegriff.* Seine Unhaltbarkeit ist bereits mehrfach aufgezeigt worden (Næf 1931; Kälin 1941). Zwar kann der stammesgeschichtliche Zusammenhang zweier Tierformen durch den Nachweis von Homologien ihrer Organe unter gleichzeitiger Berücksichtigung weiterer planhafter Entsprechungen (nicht zuletzt physiologischer Natur und hinsichtlich der umweltbezogenen Verhaltungsweisen) häufig in so hohem Grade wahrscheinlich gemacht

werden, dass wir von pragmatischer Sicherheit sprechen. Keinesfalls aber darf die gemeinsame Abstammung schon Voraussetzung der Homologie sein. Durchaus richtig bemerkt bereits HERTWIG (1906), « dass es nicht zu billigen sei, wenn man den Begriff der Homologie mit dem Begriff der wirklichen Blutsverwandtschaft zu verquicken und aus ihm zu erklären sucht. Denn dadurch macht man für das ganze Lehrgebäude der vergleichenden Morphologie die Hypothese zur Grundlage... ».

Eine « entwicklungsmechanische Variante » des phylogenetischen Homologiebegriffes finden wir bei ROUX: (1912) « Homolog im entwicklungsmechanischen Sinne sind nur Bildungen, deren erste phylogenetische Entstehung von einer und derselben Alteration des Keimplasma herrührt, also auf dieselben Faktoren zurückzuführen ist; also Gebilde gleicher Abstammung... »

Man erkennt leicht, dass der morphologische Homologiebegriff allein den Forderungen unserer Disziplin genügen kann, weil er sich ausschliesslich auf morphologische Argumente stützt. Trotzdem sind aber Wesen und Anwendung dieses Grundbegriffes der Morphologie in mancher Hinsicht bis heute nicht völlig abgeklärt worden. Immer noch gilt das Wort: « Die systematische Morphologie ist hinsichtlich ihrer Methoden überhaupt nicht zur Reife gelangt, obgleich sie eine ganz unerhörte Fülle der Tatsachen ans Licht brachte. Gerade durch die Fülle dieser Tatsachen wurde sie oft mehr erdrückt als zur beherrschenden Übersicht emporgetragen oder zu tieferen Einsichten geführt. Jedenfalls ist die Gefahr ihres Abgeschlossenseins in weite Ferne gerückt » (NÆF 1931).

Jedes Lebewesen zeigt ein ganzheitliches Gefüge, das Formbeziehungen von Teilen zum Ausdruck bringt, Formbeziehungen, welche abgesehen von rein individuellen Sonderheiten im Hinblick auf bestimmte systematische Kategorien als typenhaft imponieren. Der Typus aber ist, wie früher (KÄLIN 1941) ausführlicher gezeigt wurde, die ideale Konstruktion einer Form, aus welcher man sich alle der betreffenden Kategorie unterstellten Einzelformen ableiten, d. h. entstanden *denken* kann. Dabei ist sofort zu betonen, dass dieses « sich entstanden denken » zunächst rein ideelle Bedeutung hat und keine Vorstellungen über Blutsverwandtschaft voraussetzt. Der Typus ist jener « Masstab », mit welchem die Realität der abgestuften Formenmannigfaltigkeit in sinnvoller Weise erfasst

werden kann. Man kann den Typus irgend einer Gruppe (einer Klasse, Familie, Gattung, Art usw.) bezeichnen als die Grundform der letzteren, welche durch Abstraktion aus den subordinierten Kategorien und letztlich allen bezüglichen Einzelformen (Individuen) erreicht werden kann. Die letzteren verhalten sich zum Typus wie die Einzelfälle zum Gesetz, wie die musikalischen Variationen zum Thema einer Melodie. Das Planmässige in der Lagebeziehung der Teile zur Ganzheit des Typus aber bezeichnen wir als Bauplan. Im Hinblick auf die Hierarchie der systematischen Kategorien ist daher jede individuelle biologische Ganzheit, jedes Lebewesen, nach der morphologischen Seite seiner Natur Ausdruck eines gestaffelten Systemes von subordinierten Typen und Bauplänen. Infolgedessen imponiert uns jeder Organismus *gleichzeitig* als *Ausdruck verschiedener Typen*, deren rangmässig höchster der umfassendste aber inhalts-(merkmals)-ärmste, deren rangmässig tiefster zwar der engste aber inhalts-(merkmals)-reichste ist. Es gilt dies zum Teil für ein und dasselbe Formelement. So ist der siebente Halswirbel eines Säugers als *siebenter* eine Funktion des Typus der *Mammalia*, darüber hinaus aber als *Halswirbel* eine solche des *Amniolen*-Typus und als *Wirbel* schlechthin eine solche vom Typus der *Craniola*. Soweit aber Teile verschiedener Organismen im Hinblick auf einen gemeinsamen Typus die gleiche Lage im ganzheitlichen Bauplan des letzteren einnehmen, sind sie morphologisch gleichwertig, homolog. Es ergibt sich demnach, dass die Homologie von Teilen verschiedener Organismen sich immer auf die ganzheitlichen Baupläne von Typen bestimmter systematischer Kategorien bezieht. Der Homologiebegriff ist, was sehr häufig übersehen wird, *ganzheitlich-systembezogen*. Besonders deutlich wird dies bei der sog. « imitatorischen Homologie » GEGENBAUR'S (1898). Er versteht darunter die Homologie von Teilen, die numeral verschiedene Elemente einer Serie darstellen, z. B. die Homologie des 1. Sacralwirbels von *Scincus* (der 27. Wirbel) und von *Anguis* (der 63. Wirbel) im Typus der Reptilien oder der Tetrapoden, die Homologie von jugularen und abdominalen Bauchflossen, diejenige von Extremitätennerven verschiedener Metamere usw. Der GEGENBAUR'sche Begriff der « imitatorischen Homologie » steht in scharfem Gegensatz zu dem, was FÜRBRINGER (1876) mit dem Ausdruck « imitatorisch-homodynam » (parhomolog) andeuten will, nämlich

eine *scheinbare* Homologie. Darnach würden Teile die sonst homolog wären, wenn sie der Ordnungszahl nach verschiedenen Metameren angehören, nicht als homolog zu betrachten sein. NÆF erkannte, dass dieser Gedanke FÜRBRINGER's leicht zu einer «unsachgemässen Kritik der Methoden unserer Disziplin führen kann ». Und mit Recht bemerkt er, « dass methodologische Begriffe Werkzeuge sind... die aus der Erfahrung abgeleitet und nach den Tatsachen gebildet wurden. Wo sie diesen nicht genügen, haben sie entsprechende Modifikationen zu erleiden ». Zwar anerkennt NÆF, die blosse Ordnungszahl eines Wirbels sei « kein ausreichendes Kriterium für dessen starre Homologisierung... es sei denn, dass sie gesetzmässig feststeht », aber dennoch zeigt sich auch hier, dass er noch keine völlige Abklärung des Homologiebegriffes erreicht hat. Nur an einer Stelle deutet NÆF den in diesem Zusammenhang entscheidenden Sachverhalt an, leider ohne auf seinen tieferen logischen Grund einzutreten, indem er bemerkt, es sei « der 7. Halswirbel bei weitaus den meisten Säugertypen streng zu homologisieren, aber nicht etwa mit dem 7. der Reptilien und der Vögel ». Im Typus der Säugetiere liegt eine homologische Spezialisation der Halswirbel vor, da in ihm die Siebenzahl der letzteren festgelegt ist. Im Säugertypus ist daher jeder Halswirbel nur mit einem ziffernmässig ihm entsprechenden zu homologisieren, nicht aber z. B. der siebente eines Raubtieres und der fünfte eines Huftieres. Dagegen sind diese in allen übergeordneten Typen der *Amniota*, *Tetrapoda* usw. homolog, weil hier die Zahl der Halswirbel noch nicht *typenhaft* festgelegt ist. In solchen Fällen kommt die homologische Spezialisation zustande durch die ziffernmässige Stellung multipler Formteile im Typus. Die homologische Spezialisation kann auch rein gestalthaft sein, wie etwa beim Sacralwirbel verschiedener Amphibien. So sind die Sacralwirbel von Urodelen und Anuren im Amphibientypus auf alle Fälle homolog, gleichgültig welche ziffernmässige Stellung ihnen in den verglichenen Objekten zukommt. Dagegen besteht im Amphibientypus keine Homologie zwischen einem Sacralwirbel und einem Praesacralwirbel oder Postsacralwirbel, wohl aber im Typus der *Craniota*, wo noch keine besonderen Sacralwirbel anzunehmen sind. Wir können also feststellen, dass wenn ein Formelement bei zwei verschiedenen Organismen sich in jedem von diesen in reihen-

hafter oder diffuser Anordnung wiederholt (multiple Elemente), jedes Element der einen Anordnung jedem Element der anderen homolog ist, sofern beim einen oder anderen Vergleichsobjekt nicht eine homologische Spezialisation der verglichenen Formelemente vorliegt, die im betreffenden Typus festgelegt ist. Bei der homologischen Spezialisation multipler Elemente zeigt sich deutlich die *Systembezogenheit* des Homologiebegriffes, wobei ich an Stelle der irreführenden Benennung « imitatorische Homologie » von *multipler Homologie* sprechen möchte. In der folgenden Tabelle sind für verschiedene multiple Organe die Typus-bezogenen multiplen Homologien mit den entsprechenden Typen zusammengestellt. Jedem Typus ist eine Linie zugeordnet; soweit die angegebenen Formelemente in einem Typus *multipel-homolog* sind, wurde dies durch ausgezogene Pfeillinien, soweit sie wegen der homologischen Spezialisation nicht homolog sind, durch punktierte Linien angegeben:

Typus der:	Vergleichsobjekte:	
	7. Cervicalwirbel eines Raubtieres	5. Cervicalwirbel eines Huftieres
Mammalia	.....	
Tetrapoda	←———	———→
Amniota	←———	———→
Craniota	←———	———→
	Sacralwirbel eines Amphibiums	Praesacralwirbel eines Reptils
Tetrapoda	.....	
Craniota	←———	———→
	4. Praemolar der lactealen Dentition eines Säugers	1. Molar eines Säugers
Mammalia	.....	
Amniota	←———	———→
Tetrapoda	←———	———→
Craniota	←———	———→

Typus der:	Vergleichsobjekte:	
	1. Praemolar der lactealen Dentition eines Säugers	1. Praemolar der permanenten Dentition eines Säugers
Mammalia	.....	
Amniota	←	→
Tetrapoda	←	→
Craniota	←	→
	Unimetamere Komponente eines occipitalen Gehirnnerven eines Säugers	Postcervicaler Spinalnerv eines Amphibiums
Tetrapoda	.....	
Craniota	←	→
	Thoracopodium eines decapoden Krebses	Pleopodium eines decapoden Krebses
Malacostraca	.....	
Crustacea	←	→

Die Verankerung des Homologiebegriffes in demjenigen des Typus hat Næf klar ausgedrückt, indem er bemerkt, dass zwei Gebilde homolog seien, wenn sie bei dem ihren Trägern gemeinsamen Typus durch ein einziges dargestellt werden. Leider aber wird diese Klarheit von Næf selbst wieder getrübt, z. T. schon deshalb, weil er seinen Bauplan-Begriff auf denjenigen der Diagnose bezieht. In seinen Ausführungen zur Bildung der Grundbegriffe in der systematischen Morphologie (1931) zeigt er, dass die systematischen Kategorien eine Hierarchie von über- und untergeordneten Formstufen manifestieren, derart, dass jede Stufe eine gestalthaft ganzheitliche Formenmannigfaltigkeit umfasst. Die *allgemein kennzeichnenden* Formeigenschaften einer solchen Stufe, also die allen Vertretern der letzteren gemeinsamen morphologischen Merkmale, fasst er korrekt als Diagnose (graphisch

dargestellt durch das Diagramm) zusammen. In der gleichen Arbeit aber lesen wir: «Typen sind konkret-bildhafte Normen, und als solche wesentlich mehr als die mehr oder minder abstrakten *Baupläne*[1] und Diagnosen. Während diese letzteren nur das für die Vertreter je einer Gruppe Gemeinsame enthalten, umfassen die Typen alles für dieselbe Normale und in einem ganz allgemeinen, aber grundsätzlich rein formalen, ordnenden Sinne Primäre. Nun ist vieles normgemäss, was durchaus nicht allgemein vorkommt, dagegen natürlich alles Gemeinsame auch normal und typisch... ». Einem « idealen Normal- und Urwirbeltier » (gemeint ist eben der Cranioten-Typus) sei vieles zuzuschreiben, was nur vereinzelt vorkomme. So wird also hier in anschaulicher Weise gezeigt, dass dem Typus einer Kategorie Formeigenschaften zukommen, welche der Diagnose und damit ihrer graphischen Darstellung, dem Diagramm, fehlen. Über den Bauplan aber heisst es weiter: «...Der Bauplan ist einfach das allgemeine Lageverhältnis, der dieser Gruppe gemeinsamen, für sie also charakteristischen (diagnostischen) Bestandteile, welche ein gemeinsames Abbild erlauben ». Wir können so bei Næf einen diagnostischen Begriff des Bauplanes feststellen, denn er bedeutet lediglich das Lageverhältnis der Elemente eines Diagrammes. Weiter lesen wir: « Homologie ist die formale (ideelle) Beziehung zwischen bestimmten Teilen der Gesamterscheinung verschiedener planähnlicher Organismen (oder verschiedener planähnlicher Ausschnitte der Gesamterscheinung eines Einzelnen), welche sich daraus ergibt, dass diese Teile den anderen des angehörigen Ganzen (oder Ausschnittes) im naturgegebenen Zusammenhang in übereinstimmender Weise zugeordnet sind und daher im gemeinsamen Plan (d. h. schematischen Abbild) durch einen einzigen Bestandteil dargestellt werden können ». Es ergibt sich also, dass Næf die Homologie bald auf den Begriff des Typus bald auf denjenigen der Diagnose bezieht, obwohl er doch selbst die Verschiedenheit dieser Begriffe klar herausgeschält hat. Hieraus entspringt für seine Ausführungen eine Zwiespältigkeit, die, wie wir sehen werden, sich namentlich im Bereich der Embryologie sehr ungünstig auswirken kann. Denn wenn man die Homologie auf die Diagnose bezieht,

---

[1] Von mir (Kälin) hervorgehoben.

ist es überhaupt unmöglich irgendwelche Teile zu homologisieren, welche nicht in der Gruppendiagnose der betreffenden Kategorie enthalten sind (z. B. Zähne der Kreidevögel und Zähne von *Archaeornis*, die zwar im Typus der Vögel vorhanden aber in der Diagnose dieser Wirbeltierklasse fehlen, die Geweihe verschiedener Paarzeher hinsichtlich der Ordnung der *Arthiodactyla*, welche zwar auf den Typus dieser Gruppe beziehbar, aber keineswegs in ihrer Diagnose vorkommen, die Flughäute von *Sciurus* (Flughörnchen unter den Nagetieren) und *Galeopithecus* (unter den Pelzflatterern) hinsichtlich der Klasse der Mammalia usw. Es zeigt sich also deutlich, dass die Homologie nicht auf die Diagnose bezogen werden darf, sondern nur auf den Typus oder sein Bild, den Typus-Bauplan. An Stelle der komplizierten NÆF'schen Homologiedefinition können wir jetzt einfacher definieren: « *Homologie besteht darin, dass Formteile verschiedener Organismen im gemeinsamen Typusbauplan einer bestimmten systematischen Kategorie sich entsprechen* ».

Der Typus ist eigentlich ein vierdimensionales Gebilde, eine « Zeitgestalt », in welcher die Zeit als vierte Dimension den Ablauf der Formänderungen in der Ontogenese erkennen lässt; aber für gewöhnlich hat man da, wo von einem Typus die Rede ist bloss die Gestalt einer typenhaften « Adultform » im Auge. Weil aber der Organismus in aufeinanderfolgenden Stadien der Ontogenese schrittweise aktualisiert wird, lässt sich für jede systematische Kategorie wiederum eine Ontogenese konstruieren, in welcher typenhafte Formzustände des Ganzen kontinuierlich ineinander übergehen. Wir können also von einer Typus-Ontogenese sprechen, in welcher verschiedene Stadien, d. h. eben Stadientypen unterscheidbar sind. Wie namentlich KRYZANOWSKY (1939) gezeigt hat, besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen ontogenetischen « Durchgangsstadien » und « Endstadium ». Die meist geübte Gegenüberstellung von « Endstadium » und ontogenetischen Stadien im engeren Sinne ist nur gedanklicher Natur, eine *distinctio rationalis*. Daher gibt es auch keinen Wesensunterschied zwischen Adulttypus und Stadientypen. Der Adulttypus ist der in der Individualentwicklung zuletzt realisierte Stadientypus, wobei alle Stadientypen in fortschreitender Dynamik ineinander übergehen. Die Stadientypen sind Querschnitte, des vierdimensionalen Gesamt-Typus. Infolgedessen und weil, wie

bereits früher ausgeführt wurde, das Gesetzmässige in der Lagebeziehung der Teile im Typus als Bauplan bezeichnet wird, ist auch der Gesamt-Bauplan vierdimensional. Die vierdimensionale Natur des Gesamt-Typus ist übrigens von NÆF bereits erkannt worden: « Der graphische Ausdruck für einen bestimmten Typus ist das Gesamtbild eines idealen Wesens mit den für eine Gruppe normalen Merkmalen, ein Bild, das grundsätzlich so vollständig wie möglich sein sollte, hinter dieser Forderung aber in der Regel mehr oder weniger weit zurückbleiben wird. Es hat auch den Werdegang und den etwaigen Polymorphismus der Individuen (Geschlechter, Saisonformen usw.) dieser Gruppen mit zum Ausdruck zu bringen entsprechend den natürlichen Verhältnissen. Der Typus einer Gruppe ist also eine durchaus naturhafte (d.h. mit allen Eigenschaften eines Lebewesens) vorgestellte Organismenart, ebenso wie seine Metamorphose durchaus naturhaft aufgefasste Übergangsformen umschliessen ». Der Gesamt-Typus jeder Kategorie ist also ein morphologischer « Werde-Typus », ihr Gesamt-Bauplan ein « Werde-Bauplan ». Wobei wir diesen Ausdruck wiederum etwas anders verstehen als NÆF, der auch seinen Begriff des « Werdeplanes » auf die Diagnose bezieht. Allerdings erfolgt die Realisation von kennzeichnenden Formelementen verschiedener subordinierter Typen in ein und derselben Individualentwicklung zum Teil gleichzeitig, wobei die charakteristischen Stadien-Typen der niederen systematischen Kategorien im allgemeinen später beginnen als jene der höheren. Die zeitlich letzten Stadien der Ontogenese sind daher vor allem Ausdruck der niederen Kategorien. Es ist dies ohne weiteres ersichtlich, wenn wir uns vor Augen halten, dass ja die morphologisch fassbaren Merkmale der höheren Gruppen *cum grano salis* früher auftreten, jene der niederen Kategorien aber in der Mehrzahl später realisiert werden. Greifen wir in irgend einem Zeitpunkt der Ontogenese ein Formelement heraus, dann geht seine Entwicklung in der Folge schrittweise von höheren zu niederen Typuseigenschaften der Gestalt weiter, aber beim Vergleich verschiedener Formelemente mit unterschiedlicher Geschwindigkeit.

Hieraus ergibt sich eine genauere Bestimmung des VON BÆR'schen Gesetzes (1828). Dieses ist von seinem Autor formuliert worden mit den Worten « dass das Gemeinsame einer grösseren Thiergruppe sich früher im Embryo bildet als das Besondere ». Die-

ses « Gesetz der individuellen Entwicklung » ist Ausdruck der Tatsache, dass die Ontogenese cum grano salis vom Allgemeinen zum Speziellen, d. h., eben von den höheren (umfassenderen) zu den niederen (weniger umfassenden) Typuseigenschaften oder, mit anderen Worten, von den Bauzeichen der Typen höherer Kategorien zu den Bauzeichen der Typen niederer Kategorien fortschreitet. Überall da wo Bauzeichen vorübergehender Natur differenziert werden, die als mehr oder weniger spezielle Anpassungen an vorübergehende Lebensbedingungen aufzufassen sind, wie z. B. transitorische Larvenorgane und Embryonalorgane, widerspricht aber der Ablauf der Ontogenese der generellen Formulierung von Bær's. Es ist dies deshalb der Fall weil die angegebene Stufenfolge vom höheren zum niederen Typus eben nur Gültigkeit hat innerhalb der jeweils in Betracht gezogenen Materialeinheiten. So sind etwa die Haftapparate und die Hornzähne von Amphibienlarven Bauelemente des Amphibientypus, welche in der Ontogenese wieder verloren gehen. In diesem Punkte, d. h., in der Ausbildung der genannten Organe erscheint die ventrale Partie des Kopfes der Larven « spezieller gebaut », durch bestimmte Merkmale eines engeren Typus, z. B. der Anuren ausgezeichnet, welche der Adultform fehlen. Gleichwohl widerspricht dieser Befund nicht der oben festgestellten « Gesetzmässigkeit » der Differenzierung von den niederen zu den höheren Typuseigenschaften hinsichtlich des Materials *ein und derselben Baueinheit.* Denn der Adultform fehlt ja das Material der Larvenorgane überhaupt ; dieses wurde nicht gestaltsmässig in einen weniger differenzierten Zustand zurückgeführt, sondern vielmehr physiologisch abgebaut oder abgestossen. Dasselbe gilt für die Rückbildung von Zahnanlagen bei den anodonten Säugern, für den Verlust der verschiedensten Embryonalorgane wie Amnion, Chorion, Allantois usw. Der Verlust der Allantois bei den Embryonen der Amnioten wäre nur dann eine Entdifferenzierung im Sinne einer Rückkehr zu typologisch höherer (umfassenderer) Formstufe der Tetrapoden, wenn die formativen Prozesse sich dabei *rückläufig* abspielen würden, wenn also die Allantois als Ganzes sekundär wieder ins Mesodaeum einbezogen würde. So erkennen wir, dass der wahre Inhalt des von Bær'schen Gesetzes letztlich nichts anderes andeutet als die Irreversibilität der ontogenetisch-formativen Differenzierung. Wir können hier spre-

chen von einem *formativen Irreversibilitätsgesetz der Ontogenese.* Es bietet eine Parallele der phylogenetischen Irreversibilität (DOLLO'sches Gesetz) und lautet: *Die ontogenetische Formdifferenzierung ist insofern irreversibel als das durch Differenzierung einer Materialeinheit mit gestalthaft höherer Typuswertigkeit entstandene Material grössere Mannigfaltigkeit mit gestalthaft niederer Typuswertigkeit nicht gesamthaft durch Umkehr der formativen Prozesse wieder auf den Zustand eines höheren Typus zurückkehren kann.* Durch das Gesetz der ontogenetisch-formativen Irreversibilität ist auch der Satz von der ontogenetischen Praezedenz der Homologie näher begründet, den ich im Anschluss an NÆF formuliert hatte (KÄLIN 1936). Genauer lautet er jetzt: « Teile, welche auf einem Entwicklungsstadium in Bezug auf einen bestimmten Typus als homolog erkannt worden sind, bleiben hinsichtlich des letzteren auch im Laufe aller nachfolgenden Umwandlungen homolog ». PETER (1938) hat zwar in diesem Punkte sowohl NÆF als meine eigenen Ausführungen abgelehnt, offenbar weil er das Wesen der Homologie und namentlich ihre Bezogenheit auf vierdimensionale Typen nicht erkannte. Während PETER früher als Kriterium der Homologie « die gleiche Anlage » gelten liess, glaubt er nun, dass « die Anlage eines Organes bei der Begriffsbestimmung der Homologie keinen Platz finde ». Die PETER'sche Definition der Homologie aber lautet jetzt: « Homolog sind Gebilde, die in Bau und Lagebeziehungen gleich (und von gleicher Abstammung) sind ». Es sind also hier Kriterien ganz verschiedener Erkenntnisebenen (phylogenetisches Argument der gleichen Abstammung und morphologisches Argument) kombiniert. Schon aus diesem Grunde ist die PETER'sche Definition unhaltbar. Die Unzulässigkeit des phylogenetischen Argumentes wurde an anderer Stelle (KÄLIN 1941) ausführlich dargelegt. So bleibt also lediglich die Frage, ob PETER seine Ablehnung des Satzes von der ontogenetischen Praezedenz der Homologie begründen kann. Er beruft sich dazu vor allem auf folgende Fälle:

1. Die Homologisierung der Keimblätter bei *Aurelia*, *Phoronis* und *Branchiostoma.* Bei allen drei Formen sind gestalthaft identische Gastrulalarven ausgebildet. Während aber das Entoderm von *Aurelia* lediglich Darmwand bildet, liefert es bei *Phoronis* auch Mesoderm und bei *Branchiostoma* ausserdem die Chorda dorsalis. PETER stellt nun die Frage: « Was ist von den innerhalb des

Ektoderms gelegenen Gebilden zu homologisieren? Der ganze Inhalt oder nur die Anlage des Darmkanals?» Und er folgert: « Ich meine, dass das letztere zutrifft, Mesoderm und Chorda sind gegen die Verhältnisse von *Aurelia* gesehen eben Neubildungen und fallen aus einer Homologisierung mit der *Aurelia*larve heraus». Beachtet man aber die vierdimensionale Natur des Typus und die Typusgebundenheit der Homologie, dann kann kein Zweifel bestehen, dass der Darm von *Phoronis* oder *Branchiostoma*, ebenso wie die Chorda von *Branchiostoma* oder das Mesoderm der genannten Formen für sich allein nur einem Teil des Darmes von *Aurelia* homolog sind. Es handelt sich hier um jene Situation, in welcher schon GEGENBAUR (1870) von « *partieller (imkompletter) Homologie* » spricht. Natürlich soll damit nicht die Rede sein von einem partiellen (inkompletten) Zustand der Homologie selbst. Denn der Terminus « partiell » will lediglich andeuten, dass bloss eine Partie von einem der verglichenen Formelemente dem ganzen anderen Formelement homolog sei. Es ist also jener Sachverhalt gegeben, den JAKOBSHAGEN (1924) irrtümlicherweise als « *Kathomologie* » aufgefasst hat (siehe KÄLIN 1941). JAKOBSHAGEN geht von der falschen Vorstellung aus, dass die Homologien verschiedene Grade aufweisen können und stellt dem höchsten derselben, der « vollständigen » Homologie, die er als « *Orthomologie* » bezeichnet, die « tieferen Grade der Kathomologie » gegenüber.

Der Vergleich von *Aurelia*, *Phoronis* und *Branchiostoma* ist insofern noch von besonderem Interesse, als hier Formen vorliegen, die im Adulttypus überhaupt keinen gemeinsamen Bauplan mehr verraten. So erkennen wir, dass es tatsächlich Gruppen gibt, die sich auf keinen gemeinsamen Gesamt-Typus beziehen lassen, wohl aber auf verschiedene Gesamt-Typen, welche in gemeinsamen Stadien-Typen verankert sind. Die Homologie ist in solchen Grenzfällen lediglich der Ausdruck übereinstimmender Entwicklungsstadien, eine blosse «Stadien-Homologie».

Wenn es sich darum handelt, die Beziehungen homologer Formgebilde zu den entsprechenden Typen bestimmter Kategorien allseitig zu erfassen, dann muss auch untersucht werden, ob sie nicht nur als sekundäre Differenzierungen auf den Typus beziehbar, sondern als distinkte Formelemente im Typus enthalten sind. Die Baumerkmale (d. h. sämtliche morphologischen Eigenschaften)

des Typus umfassen: 1. *generelle Formelemente*, welche die diagnostischen Merkmale der betreffenden Gruppe umfassen und innerhalb der letzteren allgemein vorkommen. Dazu aber gesellen sich 2. *gestalthaft primäre Baumerkmale*, welche bei den subordinierten Kategorien als solche nicht allgemein vorhanden sind, indem die betreffenden Teile entweder gegenüber dem Typus vielfach weiter differenziert oder rückgebildet sind. Beispiele mögen dies erläutern: Im Typus der *Amniota* ist ein aus einspitzigen Elementen bestehendes homodontes Gebiss anzunehmen, obgleich die Säuger heterodont sind, denn aus dem Vergleich der Wirbeltierklassen geht hervor, dass die Homodontie als dem generellen Bauplan der Wirbeltiere näher stehende morphologisch primäre Eigenschaft imponiert, von welcher die Heterodontie abgeleitet werden muss. (Daran wird auch nichts geändert durch die Tatsache, dass es Fälle von sekundärer Homodontie gibt *(Cetacea)*.) Im Typus der *Tetrapoden* ist ein einziger Ventrikel des Herzens anzunehmen, obwohl bei den höheren *Amnioten* eine Aufteilung dieses Abschnittes in zwei Kammern vorliegt, denn jener Zustand erweist sich eben durch die dem Typus näher stehenden *Amphibien* als gestalthaft primär. Der Typus der *Vögel* besitzt eine lange, gegliederte Schwanzwirbelsäule, ebenso ein Gebiss und «Bauchrippen», (Gastralia), obwohl diese Elemente nur bei gewissen fossilen Formen vorkommen und den weitaus meisten Vögeln vollständig fehlen. Der Grund, weshalb wir diese Formelemente als Bestandteile des Typus auffassen liegt darin, dass sie in der dem Typus nächstliegenden Untergruppe der *Saururae (Archaeornis* und *Archaeopteryx)* realisiert sind. Im folgenden sollen nun allgemein Merkmale, welche im Typus selbst realisiert sind als *typophaen* bezeichnet werden im Gegensatz zu den *atypophaenen* Eigenschaften.

Næf nennt die typophaenen Eigenschaften «*typisch*», die die atypophaenen «*atypisch*»; doch scheinen diese Benennungen insofern irreführend, als auch die atypophaenen Formelemente sich auf den Typus beziehen lassen. Sie werden hier nur nicht gestalthaft differenziert aber doch durch eine Region eines bestimmten Teiles vertreten. Homologe Teile können also im Typus entweder differenziert, typophaen oder aber auch durch eine nicht gestalthaft differenzierte Region eines Formelementes vertreten, atypophaen sein. So sind die Procoracoide verschiedener Reptilien im Te-

trapoden-Typus homolog, aber sie werden hier durch keine differenzierte Region der Pars ventralis repräsentiert. Denn im Tetrapoden-Typus ist, entsprechend den Verhältnissen der Typus-näheren primitiveren Amphibien, der Urodelen, lediglich eine einheitliche Pars ventralis des primären Schultergürtels anzunehmen. Wir können also die Procoracoide verschiedener Reptilien hinsichtlich des Tetrapodentypus als *atypophaen-homolog* bezeichnen. Ebenso sind *atypophaen-homolog*: die *Paraconi* verschiedener Säugermolaren im Amnioten-Typus, die rechten Ventrikel vom Herzen verschiedener Amnioten im Tetrapoden-Typus, der *Lobus frontalis* des Gehirnes verschiedener Säuger im Amnioten-Typus, homologe costale Brustbeinbildungen im Tetrapoden-Typus usw.

Um bei der Homologisierung die allgemeinen Beziehungen der verglichenen Formelemente klar zu erfassen, wählen wir als Beispiel ein morphologisch so vielgestaltiges Gebilde wie es das Achsenskelett der Wirbeltiere darstellt.

Die Elemente der Wirbelsäule sind von den Autoren zum Teil in ganz verschiedener Weise morphologisch gedeutet worden. Die Ansichten über die hier vorliegenden Homologien gehen auch dort weitgehend auseinander, wo das bereits sehr umfangreiche Tatsachenmaterial bei korrekter Methodik eine sichere Abklärung erlaubt. Erschwerend wirkt zwar hier die weitgehende Verschiedenheit und zum Teil auch die Inkonsequenz der bis heute vorliegenden Terminologien (namentlich von Gadow und Abbott (1896), Zittel (1887-90), Abel (1936) und anderen). Die von Schinz und Zangerl (1937) angewandte Terminologie ist zwar für das von diesen Autoren angestrebte Ziel einer deskriptiven Behandlung des Ossificationsmodus durchaus zweckmässig, kann aber für vergleichend-anatomische Ziele ebenfalls nicht genügen. Bekanntlich können am Aufbau des Wirbels folgende Elemente beteiligt sein (Tafel I Abb. 1).

A. Eine arcuale Hauptkomponente, welche vier Elemente (Bogenstücke) umfassen kann, die der Gadow'schen Terminologie entsprechend bezeichnet werden als:

1. Basidorsale (oberer Bogen = Neuralbogen),
2. Basilventrale (unterer Bogen = Haemalbogen),
3. Interdorsale (dorsales Intercalarstück),
4. Interventrale (ventrales Intercalarstück).

B. Eine autocentrale Wirbelkörper-Anlage.

C. Eine chordocentrale (von der zelligen Chordascheide gebildete) Wirbelkörper-Anlage.

Im Anschluss an REMANE (1936) können wir daher je nach der Zahl und Art der am Aufbau des *Corpus vertebrae* beteiligten Hauptkomponenten folgende drei Stufen von Wirbelkörpern unterscheiden:

Die *1. Stufe mit drei Hauptkomponenten* wird dargestellt durch den *arco-auto-chordocentralen* Wirbel (meiste *Chondropterygii*).

Die *2. Stufe mit zwei Hauptkomponenten* umfasst:

a. den *arco-autocentralen* Wirbel *(Gymnophiona* und wahrscheinlich die meisten *Amniota)*,

b. der *arco-chordocentrale* Wirbel (*Chondropterygii* p.p.).

Für die weitere Kombinationsmöglichkeit dieser Stufe, den *auto-chordocentralen Wirbel*, scheint bis heute kein Beispiel vorzuliegen.

Die *3. Stufe mit einer Hauptkomponente* umfasst:

a. den *arcocentralen Wirbel*, bei welchem der Wirbelkörper lediglich durch Material der Bogenstücke gebildet wird (wahrscheinlich die *Pycnodonti* und andere fossile Fische);

b. den *autocentralen Wirbel*, dessen Corpus vertebrae « in situ » durch das perichordale skelettogene Gewebe vielfach in direkter Ossifikation gebildet wird (viele *Teleostomi*, *Urodela*, *Amia* unter den *Ganoidei*);

c. den *chordocentralen Wirbel*, bei welchem der Wirbelkörper durch Material der zelligen Chordascheide gebildet wird *(Holocephali)*.

Es soll nun zunächst versucht werden, die Homologien der wichtigsten Wirbelformen hauptsächlich im Hinblick auf die folgenden Kategorien des Systems festzustellen, wobei gleichzeitig der Wirbelbau des entsprechenden Typus angegeben sei:

Pisciformia	*Tetrapoda*
Typus:	Typus:
wahrscheinlich arco-autochordocentral (im Hinblick auf das typische Verhalten innerhalb der *Chondropterygii*).	autocentral (im Hinblick auf das typische Verhalten der *Urodelen* und *Stegocephalen*).

Chondropterygii
Typus:
arco-auto-chordocentral

Amphibia
Typus:
autocentral

Teleostomi
Typus:
autocentral

Amniota
Typus:
arco-autocentral oder autocentral.

Man erkennt aus Tafel II leicht, dass in der hier angewandten vorzüglichen Terminologie REMANE's die Körper aller *verschieden benannten* Wirbel *nicht homolog* sind.

Von besonderem Interesse sind die Fälle mit partieller Homologie. Partielle Homologie liegt vor (sofern sie nicht durch homologische Spezialisation aufgehoben wird), zwischen den Körpern folgender Vergleichspaare von Wirbeln verschiedener Formen:

arco-auto-chordocentraler Wirbel und	arco-autocentraler Wirbel
» » » » »	arco-chordocentraler Wirbel
» » » » »	arcocentraler Wirbel
» » » » »	autocentraler Wirbel
» » » » »	chordocentraler Wirbel.
arco-autocentraler Wirbel und	arcocentraler Wirbel
» » » »	autocentraler Wirbel
arco-chordocentraler Wirbel und	chordocentraler Wirbel
» » » »	arcocentraler Wirbel.

Wie aber liegen die Verhältnisse, wenn arco-chordocentraler Wirbel und arco-autocentraler Wirbel verglichen werden ? Hier enthält offensichtlich jede der verglichenen Formeinheiten eine Region, welche, ontogenetisch als Hauptkomponente zunächst gestalthaft fassbar, einer solchen der anderen Formeinheit unter der genannten Voraussetzung homolog ist sofern die autocentralen Abschnitte der beiden Vergleichselemente homolog sind, also nicht etwa bei einem Wirbel ein *Pleurozentrum*, beim andern ein *Hypozentrum* darstellen. Dass hier etwas anderes als partielle Homologie vorliegt, ist bis heute übersehen worden. (Bei dieser müsste ja eine der verglichenen Formeinheiten *als Ganzes* einer Partie der anderen homolog sein.) In diesem Falle möchte ich, weil die Homologie sich nur auf begrenzte Regionen innerhalb *beider* verglichenen

Einheiten bezieht, den Ausdruck der *regionalen Homologie* vorschlagen. Auch diese kann typophaen oder atypophaen sein. Soweit uns die Verhältnisse der Wirbelkörper bekannt sind, kommen hier lediglich in Betracht die arco-chordocentralen Wirbel gewisser *Chondropterygii* und die arco-autocentralen Wirbel von *Gymnophionen* oder *Amniolen*. Der einzige hier beziehbare Typus ist jener der *Craniola*, in welchem ja bereits Bogenstücke anzunehmen sind. Infolgedessen ist in diesem Fall die regionale Homologie hinsichtlich der Bogenstücke eine typophaene. Im höheren Typus der *Chordala* aber wären die genannten Wirbel, sofern wir hier noch keine Differenzierung von Bogenstücken annehmen wollen, atypophaen-regional-homolog.

Bei der partiellen Homologie kann das Verhältnis zum Typus noch genauer präzisiert werden. Zunächst sei jenes Element, welches als Ganzes einem Teil des anderen homolog ist, als *holomorphes* dem *meromorphen* gegenübergestellt. So ist z. B. bei der partiellen Homologie von autocentralem und arcoautocentralem Wirbelkörper der erstere gegenüber dem Vergleichspartner holomorph-homolog, der letztere dagegen meromorph-homolog. Die partielle Homologie ist nur dort typophaen, wo das holomorphe Element als solches gestalthaft im Typus differenziert ist. So können im Craniotentypus autocentrale und arcoautocentrale Wirbel zwar partiell-homolog aber nur atypophaen sein. Dagegen sind sie im Tetrapodentypus typophaen-partiell-homolog sofern die autocentralen Teile als solche homolog sind.

Es handelt sich hier um jene Sachverhalte, welche GEGENBAUR in irreführender Weise als « augmentativ-homolog » und « diminutiv-homolog » bezeichnet hatte, Ausdrücke die zu vermeiden sind, weil ihnen eine für die reine Morphologie unzulässige phylogenetische Wertung zugrunde liegt. Nach der GEGENBAUR'schen Definition der augmentativen Homologie handelt es sich um einen « Zuwachs neuer Teile zu einem Organ », während die « defective Homologie » im Sinne von GEGENBAUR vorliegen würde, wenn «ein Teil verlorenging, der ursprünglich dazu gehörte » (GEGENBAUR 1898). Dass bei der augmentativen Homologie eine phylogenetische Deutung der typophaenen Partialhomologie vorliegt, geht aus der Bemerkung hervor, es hätte bei der Vergleichung stets jenes Formelement als Ausgangspunkt für die Beurteilung zu dienen, wel-

ches bei der innerhalb des Typus am niedrigsten stehenden Tierform verwirklicht ist.

Eine besondere Komplikation ergibt sich bei den autocentralen Wirbeln. Wie die Verhältnisse von *Amia* zeigen, kommt bei diesem Ganoiden teilweise Diplospondylie vor, d. h. im normalen Bereich eines Wirbels treten zwei « Halbwirbel » auf, deren Körper ontogenetisch als getrennte, von Bogenstücken unabhängige autocentrale Bildungen auftreten. Sie stimmen der Lage nach durchaus mit den Halbwirbeln der embolomeren Labyrinthodonten unter den Stegocephalen und mit den als *Pleurocentrum* und *Hypocentrum* bezeichneten Stücken der rhachitomen Labyrinthodonten überein, die je einem der beiden Halbwirbel-Körper der embolomeren Formen homolog sind. Diese Verhältnisse sprechen deutlich dafür, dass *Pleurocentrum* und *Hypocentrum* der rhachitomen Stegocephalen nicht mit irgendwelchen Bogenstücken zu homologisieren sind. Die in einer neueren Arbeit durch von Huene (1943) wieder vertretene Auffassung von der Homologie der *Pleurocentra* mit den *Interventralia*, der *Hypocentra* mit den *Basiventralia* ist also auf alle Fälle abzulehnen. Schon Remane (1936) hatte im Hinblick auf Gadow-Abbott und Abel auf das Bedenkliche einer solchen Homologisierung aufmerksam gemacht. Die Unterscheidung von Hemispondylie (wenn das *Pleurocentrum* ventral, das *Hypocentrum* dorsal nicht ganz um die Chorda reicht) wie z. B. bei *Caturus* unter den *Holostei* gegenüber der Diplospondylie im engeren Sinne (wenn beide Elemente je einen eigentlichen Halbwirbel bilden) wie z. B. bei *Amia* in der gleichen Gruppe, hat nur deskriptive Bedeutung. Echte Monospondylie (Bildung von Vollwirbeln) aber kommt, soweit es sich um autocentrale Anlagen handelt, entweder so zustande, dass ein im Metamer caudaler, pleurocentraler Abschnitt mit dem vorausgehenden oder aber mit dem nachfolgenden hypocentralen Abschnitt eine Einheit bildet. Nach Remane ist ersteres bei den Vollwirbeln von *Amia* (die hier neben der Diplospondylie vorkommen), das letztere bei denjenigen mancher *Teleostei* der Fall. Es sind also hier die Komponenten homologer Teile in umgekehrter Anordnung vorhanden. In solchen Fällen möchte ich sprechen von *inverser Homologie* (Tafel I Abb. 2).

Unter Ausschluss der Fälle homologischer Spezialisation gilt für die autocentralen Wirbel folgendes:

Ob der zur Hauptsache autocentrale Wirbelkörper der *Urodela* und *Anura* im Wesentlichen einem Hypocentrum entspricht, so wie das REMANE wenigstens für die ersteren annimmt, erscheint noch fraglich. Dagegen ist der Körper vom Wirbel der *stereospondylen Stegocephalen* wohl sicher ein Hypocentrum. Die Deutung der « gastrocentralen » Wirbelkörper der *Amnioten* als Interventrale sowie des neuestens wieder durch VON HUENE (1943) geschehen ist, lässt ausser acht, dass wie bereits mitgeteilt, *Pleurocentrum* und *Hypocentrum* der rhachitomen Formen offenbar den autocentralen Wirbelanlagen der Halbwirbel von *Amia* und anderen Fischen entsprechen, bei welchen ja die autocentrale Anlage des Wirbelkörpers ontogenetisch nachgewiesen ist. Nun führt aber eine « Formenreihe » der Wirbelkörper von den rhachitomen Stegocephalen über die *Microsauria* und Formen mit schon weitgehend reduziertem *Hypocentrum* wie der Pelycosaurier *Ophiacodon* zu den rezenten Reptilien. Bei diesen aber ist wiederum die autocentrale Natur wenigstens des Grossteils des Corpus vertebrae in der Ontogenese nachgewiesen. Infolgedessen erscheint wenigstens der Hauptteil des Amniotenwirbelkörpers als ein Homologon vom *Pleurocentrum* der rhachitomen Stegocephalen (Tafel I Abb. 3).

Im Hinblick auf die homologische Spezialisation sind zwar in der Regel zwei arco-autocentrale Wirbel verschiedener Säuger homolog, nicht aber im Typus der Säugetiere dann, wenn der eine ein Sacralwirbel, und der andere ein Praesacralwirbel, der eine Atlas, und der andere ein gewöhnlicher Halswirbel ist usw. Der auch nach REMANE wahrscheinlich einem *Hypocentrum* homologe « Intervertebralkörper », wie er z. B. bei den *Lacertilia* vorkommt, zerfällt in der Ontogenese in einen cranialen und einen caudalen Teil, von welchen der erstere mit dem vorausgehenden, der letztere aber mit dem nachfolgenden pleurocentralen Körper verwächst. Infolgedessen wäre zwar in solchen Fällen der autocentrale Teil des Wirbels z. B. dem Körper eines Vollwirbel von *Amia* homolog (im Typus der *Craniota*), aber seine homologen Komponenten erscheinen dann in komplizierterer Weise angeordnet als bei der inversen Homologie. Es würde dann ein Eidechsenwirbel darstellen: ½ *Hypocentrum* + 1 *Pleurocentrum* + ½ *Hypocentrum*. In solchen Fällen sei die Rede von *combinativer Homologie*.

Erst nachdem die Homologien der Wirbelkörper im Prinzip abgeklärt sind, ist es möglich diejenige der Wirbelfortsätze ins Auge zu fassen, wobei jene Elemente besonderes Interesse bieten, welche von REMANE (1936) im Anschluss an ältere Autoren als *Parapophyse* und *Diapophyse* bezeichnet wurden. Doch sind diese von OWEN (1866) stammenden Bezeichnungen von den Autoren in ganz verschiedenem Sinne gebraucht worden. So gelten als Parapophysen: Abgliederungen der oberen Bogenstücke (SCHEEL (1893), solche der unteren Bogenstücke (BAUR 1894), sämtliche lateralen Fortsätze von oberen Bogen oder von Wirbelkörpern (SCHIMKEWITSCH (1921), laterale Auswüchse des Corpus vertebrae (GAMBLE 1922), Querfortsätze, welche ventral von der neurocentralen Naht oder vielleicht vom Haemalbogen ausgehen (SCHINZ und ZANGERL (1937). REMANE definiert im Anschluss an GADOW (1933) die Parapophyse als « Insertionsfortsatz des Kapitulum einer zweiköpfigen Rippe ». Als Diapophysen wurden bezeichnet: alle Fortsätze der Tetrapoden, welche mit dem Capitulum der zweiköpfigen Rippen articulieren sowie jene Fortsätze von *Polypterus*, welche als Träger der Pleurapophysen funktionieren (BAUR 1894), sämtliche lateralen Fortsätze, welche oberhalb der Arteria collateralis liegen (MOOKERJEE (1930), die Rippenträger der Urodelen (GRAY 1930), sämtliche Querfortsätze, welche dorsal von der neurocentralen Naht verlaufen (SCHINZ und ZANGERL 1937) REMANE definiert die Diapophyse im Anschluss an GADOW (1933) als « Insertionsfortsatz für den oberen Kopf (Tuberculum) der zweiköpfigen Rippe ». Die meisten Schwierigkeiten, denen man bei den Autoren hinsichtlich der Homologie der Querfortsätze begegnet und die Gegensätze der Meinungen sind hauptsächlich bedingt durch die Tatsache, dass die Begriffe der Parapophyse und Diapophyse bei keinem der bisherigen Autoren den Forderungen einer wirklich vergleichend-anatomischen Terminologie genügen. Die hier bestehende Verwirrung kann nur so gelöst werden, dass wir wenigstens alle jene Fortsätze, welche aus verschiedenen Hauptkomponenten des Wirbels hervorgehen mit entsprechenden besonderen Namen belegen, denn die Homologie der Fortsätze setzt auf alle Fälle voraus, dass sie aus homologen Hauptkomponenten des Wirbels ihren Ursprung nehmen. Wenn wir feststellen, dass in der vorderen Region der Rumpfwirbel bei den Crocodiliden das Tuberculum der Rippen mit einem

Fortsatz des autocentralen Körperteils articuliert, weiter hinten aber mit einem solchen des Neuralbogens, dann sind eben diese Fortsätze trotz der topographischen Übergänge nicht homolog; sie entsprechen ja stets Regionen von verschiedenen Elementen des Bauplans. Ich schlage deshalb mit R. KELLER für die transversal verlaufenden Apophysen der Wirbel folgende Terminologie vor:

1. Anarcapophyse, ein Querfortsatz, der aus dem Material des oberen Bogens hervorgeht. Nach EMELIANOV bei *Amia calva* L. bei *Natrix natrix* L. usw.

2. Catarcapophyse, ein Querfortsatz, der aus dem Material des unteren Bogens gebildet wird, z. B. *Acipenser*, nach EMELIANOV (1935) auch bei *Amia calva*.

3. Centrapophyse, ein Querfortsatz, der als Auswuchs der autocentralen Wirbelkomponente entsteht. Bei *Necturus* und wenigstens in weitem Umfang bei Amnioten.

4. Chordapophyse, ein Querfortsatz chordocentraler Herkunft, (kein Fall bekannt).

5. Autapophyse, ein Querfortsatz, welcher autochthon angelegt wird und erst nachträglich mit dem Wirbel verschmilzt. Dahin gehören vielleicht nach den Beschreibungen durch EMELIANOV (1936/37) und andere Rippenträgerteile von *Molge*.

6. Costapophyse, ein Querfortsatz, der als Rippe oder Rippenteil angelegt wird. Dahin gehören die meist als Merapophysen bezeichneten Fortsätze an Wirbeln mancher Wale.

7. Synarcapophyse, ein Querfortsatz, der aus der arcocentralen Hauptkomponente des Wirbelkörpers hervorgegangen ist unter der Voraussetzung, dass eine ontogenetische Zuordnung zu unterem oder oberem Bogen wegen der vorausgehenden Vereinigung dieser Elemente nicht möglich ist, z. B. nach SCHAUINSLAND (1906) bei *Raja* und *Torpedo*.

Von den unter 1. bis 6. angeführten Fortsätzen kann keiner einem anderen dieser Reihe je homolog sein. Ob es möglich ist die Synarcapophyse als Homologon einer Anarcapophyse oder einer Catarcapophyse zu betrachten, oder ob hier das Verhältnis der partiellen Homologie gegeben ist (wenn die Catarcapophyse und die Anarcapophyse als holomorphe Elemente der meromorphen Synarcapophyse gegenüberstehen) muss von Fall zu Fall untersucht wer-

den. Die Anarcapophysen sind wenigstens in den meisten Fällen Bildungen eines dem Basidorsale des Craniotentypus homologen Bogenstückes und daher in diesen Fällen in der Regel unter sich homolog. Sollte eine Anarcapophyse aus einem Teil von partieller oder totaler Homologie mit dem Interdorsale hervorgehen, dann würde sie mit einer typischen «basidorsalen» Anarcapophyse meromorph-homolog sein oder die Homologie würde hier gänzlich dahinfallen. Die Centrapophysen der Amnioten sind meistens homolog, das heisst soweit als sie aus einem pleurocentralen Wirbelkörperteil hervorgehen und die Homologie nicht durch homologische Spezialisation hinfällig wird. Bei gewissen Stegocephalen wie den stereospondylen Labyrinthodonten sind sie als Differenzierungen eines Homologon vom *Hypocentrum* anderer Natur, hypocentral und nicht mit den pleurocentralen Centrapophysen der Amnioten zu homologisieren. Auf keinen Fall darf man mit Remane (1936) « Diapophysen », welche vom autocentralen Wirbelmaterial entspringen und solche die vom Neuralbogen aus ihren Ursprung nehmen als homolog bezeichnen. Tafel III zeigt ein Schema, in welchem, abgesehen von den Fällen homologischer Spezialisation, die als homolog anzunehmenden Fortsätze in übereinstimmender Manier dargestellt sind. Von besonderem Interesse ist schliesslich, dass der « Rippenträger » der Urodelen bei *Siredon* nach den unveröffentlichten Untersuchungen von R. Keller ein Verschmelzungsprodukt von Centrapophyse und Anarcapophyse darstellt.

Zusammenfassung.

1. Jeder Organismus ist Ausdruck eines gestaffelten Systemes von Bauplänen bestimmter Typen. Homologie besteht darin, dass Formteile verschiedener Organismen im gemeinsamen Typus-Bauplan einer bestimmten systematischen Kategorie sich entsprechen.

2. Jeder Gesamt-Typus ist ein vierdimensionales ganzheitlich dynamisches Gebilde, in welchem wir bestimmte Stadientypen unterscheiden können.

3. Der Satz von der ontogenetischen Praezedenz der Homologie wird genauer formuliert und lautet nun: « Teile, welche auf einem ontogenetischen Stadium in Bezug auf einen bestimmten Typus als homolog erkannt worden sind bleiben hinsichtlich des

letzteren auch im Laufe aller nachfolgenden Umwandlungen homolog ». Er wird begründet durch das ontogenetisch-formative Irreversibilitätsgesetz. Dieses lautet: Die ontogenetische Formdifferenzierung ist insofern irreversibel, als das durch Differenzierung einer Materialeinheit mit gestalthaft höherer Typuswertigkeit entstandene Material grösserer Mannigfaltigkeit mit gestalthaft niederer Typuswertigkeit nicht gesamthaft durch Umkehr des Gestaltungsablaufes wieder auf den Zustand eines höheren Typus zurückkehren kann.

4. Die Typus-Bezogenheit des Homologie-Begriffes zeigt sich besonders deutlich dort, wo die multiple Homologie (GEGENBAUR's imitatorische Homologie) durch homologische Spezialisation eingeschränkt wird.

5. Homologe Elemente können typophaen (im Typus als solche differenziert) oder atypophaen sein.

6. Die Beziehungen homologer Teile werden durch folgende Begriffe genauer erfasst und namentlich am Beispiel der Wirbelsäule illustriert:

a) partielle Homologie (dabei sind zu unterscheiden ein holomorphes und ein meromorphes Element),
b) regionale Homologie,
c) inverse Homologie,
d) combinative Homologie.

7. Sofern die Homologie nicht durch homologische Spezialisation aufgehoben wird, sind hinsichtlich den entsprechenden Typen die Körper aller gleichbenannten Wirbel folgender Kategorien homolog: 1. arco-auto-chordocentraler Wirbel, 2. arco-autocentraler Wirbel, 3. arco-chordocentraler Wirbel, 4. arcocentraler Wirbel, 5. chordocentraler Wirbel.

Partielle Homologie besteht unter der gleichen Voraussetzung zwischen den verschiedenen Wirbelkörpern innerhalb jedem folgenden Vergleichspaar:

arco-auto-chordocentraler Wirbel und arco-autocentraler Wirbel,
» » » arco-chordocentraler Wirbel,
» » » arcocentraler Wirbel, usw.

Wenn von zwei autocentralen Wirbelkörpern der eine ein Pleurocentrum, der andere ein Hypocentrum darstellt, sind sie in keinen

Typus homolog (z. B. der Wirbelkörper der stereospondylen *Labyrinthodonta* und wenigstens der Hauptteil des *Amnioten*-Wirbelkörpers). Im Gegensatz zu v. HUENE (1944) darf der «gastrocentrale» Wirbelkörper der Amnioten nicht als Homologon eines Interventrale betrachtet werden. Regionale Homologie besteht zwischen arco-autocentralen und arco-chordocentralen Wirbelkörpern. Inversh omolog sind z. B. die Vollwirbel von *Amia* und mancher *Teleostei*.

8. Es wird eine den Forderungen der vergleichenden Anatomie genügende Terminologie der Querfortsätze eingeführt; die wichtigsten Homologien der letzteren werden festgestellt.

Literaturverzeichnis.

ABEL, O.: *Die Stämme der Wirbeltiere.* Berlin und Leipzig, 1919.

v. BÆR, C.-E.: *Über die Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion.* Kœnigsberg, 1828.

BAUR, G.: *Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenclatur.* Anat. Anz. Vol. 9; 1894, S. 116-120.

BÖKER, H.: *Vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere.* Jena, 1935.

EMELIANOV, S.-W.: *Die Morphologie der Tetrapodenrippen.* Zool. Jb. Anat., 1936-37, Jena.

FÜRBRINGER, M.: *Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln III.* Gegenb. Morphol. Jb. V, 1, 1876.

— *Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus,* V. 5. Gegenb. Morphol, Jb. 1879.

GADOW, H. und ABBOTT, E.: *On the evolution of the vertebral column of fishes.* Phil. Trans. Roy. Soc. CLXXXVI, 1895.

GAMBLE, D.: *The morphology of the ribs and transversal processes in Necturus maculatus.* J. Morphol., Philadelphia, 1922.

GRAY, P.: *On the attachment of the Urodele rib to the centrum.* Proc. Zool. Soc., London, 1930.

GEGENBAUR, C.: *Grundzüge der vergleichenden Anatomie.* Leipzig, 1. Aufl., 2. Aufl., 1859, 1870.

— *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere usw.* Leipzig, 1898.

HERTWIG, O.: *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.* Jena, 1906.

v. HUENE: *Paläontologische Grundzüge der Stammesgeschichte der frühen Tetrapodenzweige.* Z. wiss. Zool. 156, 1944, S. 259-289.

JAKOBSHAGEN, E.: *Begriff und Formen der morphologischen Homologie.* Verh. Anat. Ges. 1924.

KÄLIN, J.: *Über den Homologiebegriff in der vergleichenden Anatomie.* Bull. Soc. sc. nat. Fribourg. Bd. 31, 1933.

— *Über einige Grundbegriffe in der vergleichenden Anatomie und ihre Bedeutung für die Erforschung der Baupläne im Tierreich.* Comptes-rendus du XIIe Congrès International de Zoologie, Lisbonne.

— *Ganzheitliche Morphologie und Homologie.* Freiburg (Schweiz) und Leipzig, 1941.

KNICKMEYER, C.: *Über die Entwicklung der Rippen, Querfortsätze und unteren Bögen bei Triton taeniatus.* Dissertation. München, 1891.

KRYZANOWSKY, S.G.: *Das Rekapitulationsprinzip und die Bedingungen der historischen Auffassung der Ontogenese.* Acta zool., 1939.

MOOKERJEE, H.-K.: *On the development of the vertebral column of Urodela* Phil. Tr. R. Soc., London, 1930.

NÆF, A.: *Idealistische Morphologie und Phylogenetik.* Jena, 1919.

— *Diskussion des Homologiebegriffes und seiner Anwendung in der Morphologie.* Biol. Zentralbl., Bd. 46, 1926.

— *Die Definition des Homologiebegriffes.* Biol. Zentralbl. Bd. 47, 1927.

— *Die Gestalt als Begriff und Idee.* In Handbuch der vergl. Anatomie d. Wirbeltiere v. Bolk. usw. Bd. 1. Berlin, 1931.

OWEN, R.: *On the anatomy of the vertebrates.* I & II Vol. London, 1866.

PETER, K.: *Über den Begriff der Homologie und seine Anwendung in der Embryologie.* Biol. Zentralbl., Bd. 42, 1922.

— *Gastrulation und Homologie.* Anat. Anz. Bd. 86, 1938.

REMANE, A.: *Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge.* In: Handbuch d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere. Bd. 4, S. 1-206, 1936.

ROUX, W.: *Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen.* Leipzig, 1912.

SCHAUINSLAND, H.: *Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.* In: O. Hertwig, Handbuch der vergl. und exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 3, Fischer. S. 487-514. Jena, 1906.

SCHEEL, C.: *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule.* Morphol. Ib. Bd. XX. Heft 1. Leipzig, 1893.

SCHIMKEWITSCH: *Lehrb. der vergl. Anat. der Wirbelt.*, 1921.

SCHINZ u. ZANGERL: *Beiträge zur Osteogenese des Knochensystems beim Haushuhn, bei der Haustaube und beim Haubensteissfuss.* Denkschriften der Schweiz. Naturf. Ges., Bd. 77, Abh. 2, 1937.

ZITTEL, K.A.: *Handb. der Paläontologie,* I. Abt. III. Bd. München und Leipzig, 1887-1890.

Legende zu Tafel I-III.

Tafel. I.

Abb. 1: *Allgemeines Schema der verschiedenen Wirbel-Komponenten.*

Bezeichnungen: basid = Basidorsale, basiv = Basiventrale, interd = Interdorsale, interv = Interventrale, autoc = autocentrale Komponente, chordoc = chordocentrale Komponente.

Abb. 2: *Die Homologien zwischen den Corpora von hemispondylen und diplospondylen Wirbeln sowie den invers homologen Vollwirbeln bei Amia und den Teleostei.*

a Hemispondylie, b Diplospondylie, c Vollwirbel bei den *Teleostei*, d Vollwirbel bei *Amia*. Bezeichnungen: pl = Pleurocentrum, hyp = Hypocentrum. Die homologen Regionen sind in entsprechender Tönung dargestellt.

Abb. 3: *Die Beteiligung von pleurocentraler und hypocentraler Komponente am Wirbelkörper bei* a) *rhachitomen Labyrinthodonten (Cacops)*, b) *embolomeren Labyrinthodonten (Cricotus)*, c) *Pelycosauriern (Ophiacodon)* d) *stereospondylen Labyrinthodonten.*

(Unter Benützung von Figuren aus REMANE (1936); pleurocentrale Teile hellgrau, hypocentrale Teile dunkelgrau.)

Bezeichnungen wie in Abb. 2.

Tafel II.

Terminologie der Wirbel im Anschluss an Remane (1936).

Die mit Ausschluss der homologischen Spezialisation in allen bezüglichen Typen homologen Komponenten sind in gleicher Manier dargestellt. Die Pfeile deuten die formale Ableitung aus dem arco-auto-chordocentralen Wirbel an. Bezeichnungen: basid = Basidorsale, basiv = Basiventrale, autoc = autocentrale Komponente, chordoc = chordocentrale Komponente, hyp = Hypocentrum, pl = Pleurocentrum.

Tafel III.

Schema der verschiedenen Querfortsätze am Wirbelkörper.

(homologe Wirbelkomponenten in gleicher Manier dargestellt, wobei nur jene in der Darstellung berücksichtigt wurden, die für die Homologisierung der Querfortsätze entscheidend sind.)

TAFEL I

Abb. 1

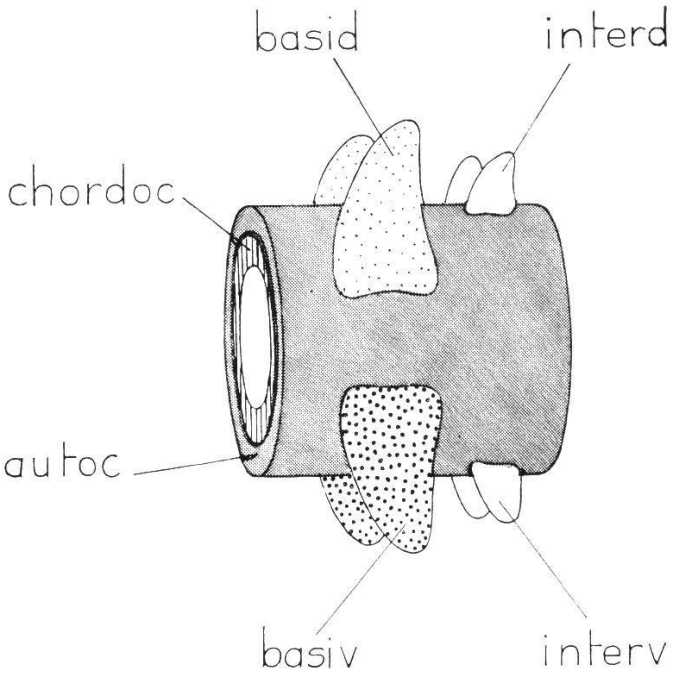


Abb. 2

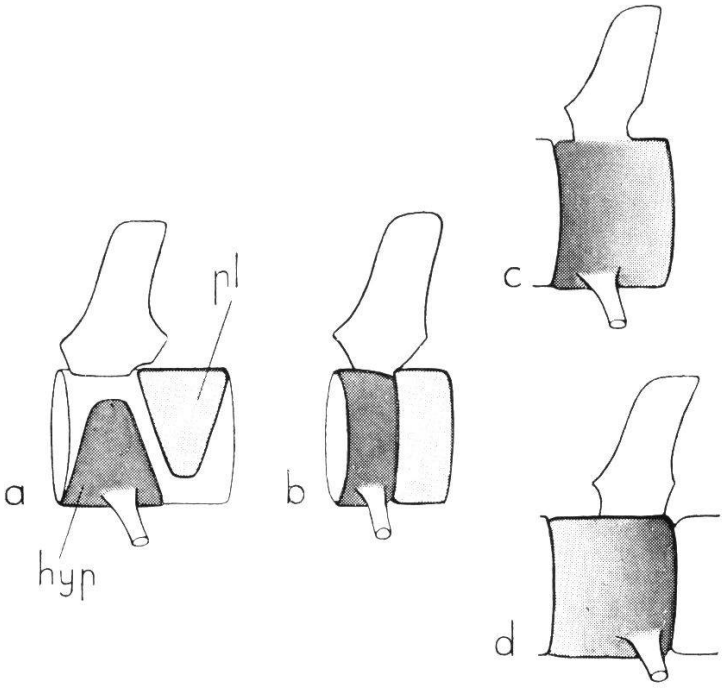
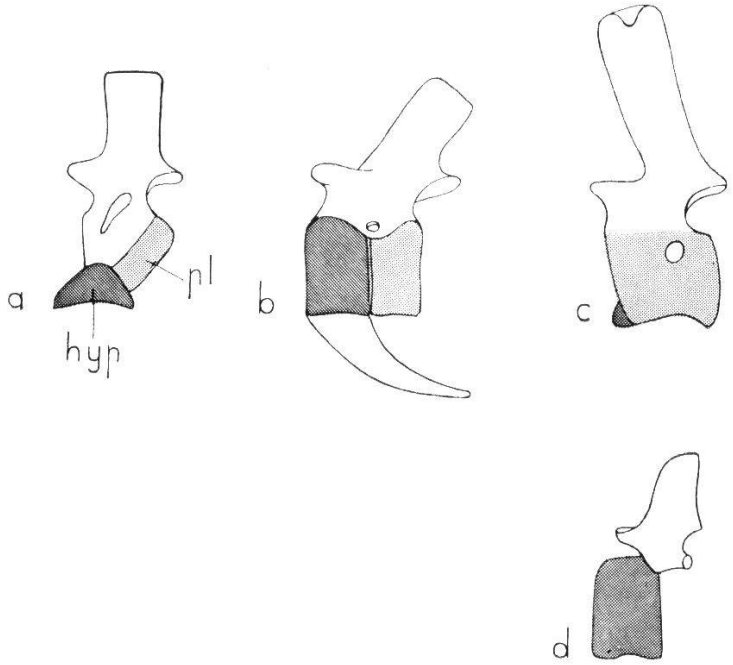
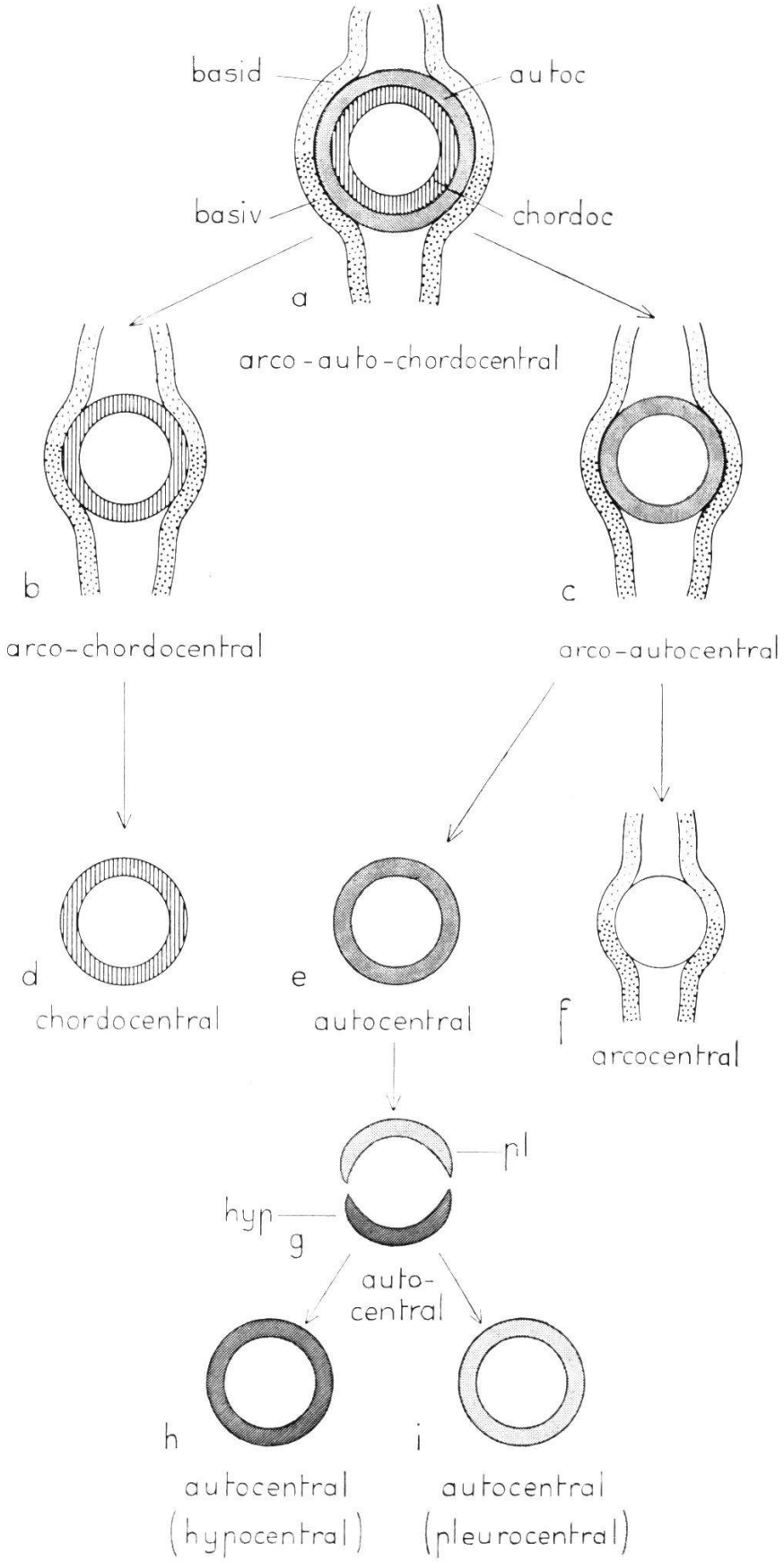
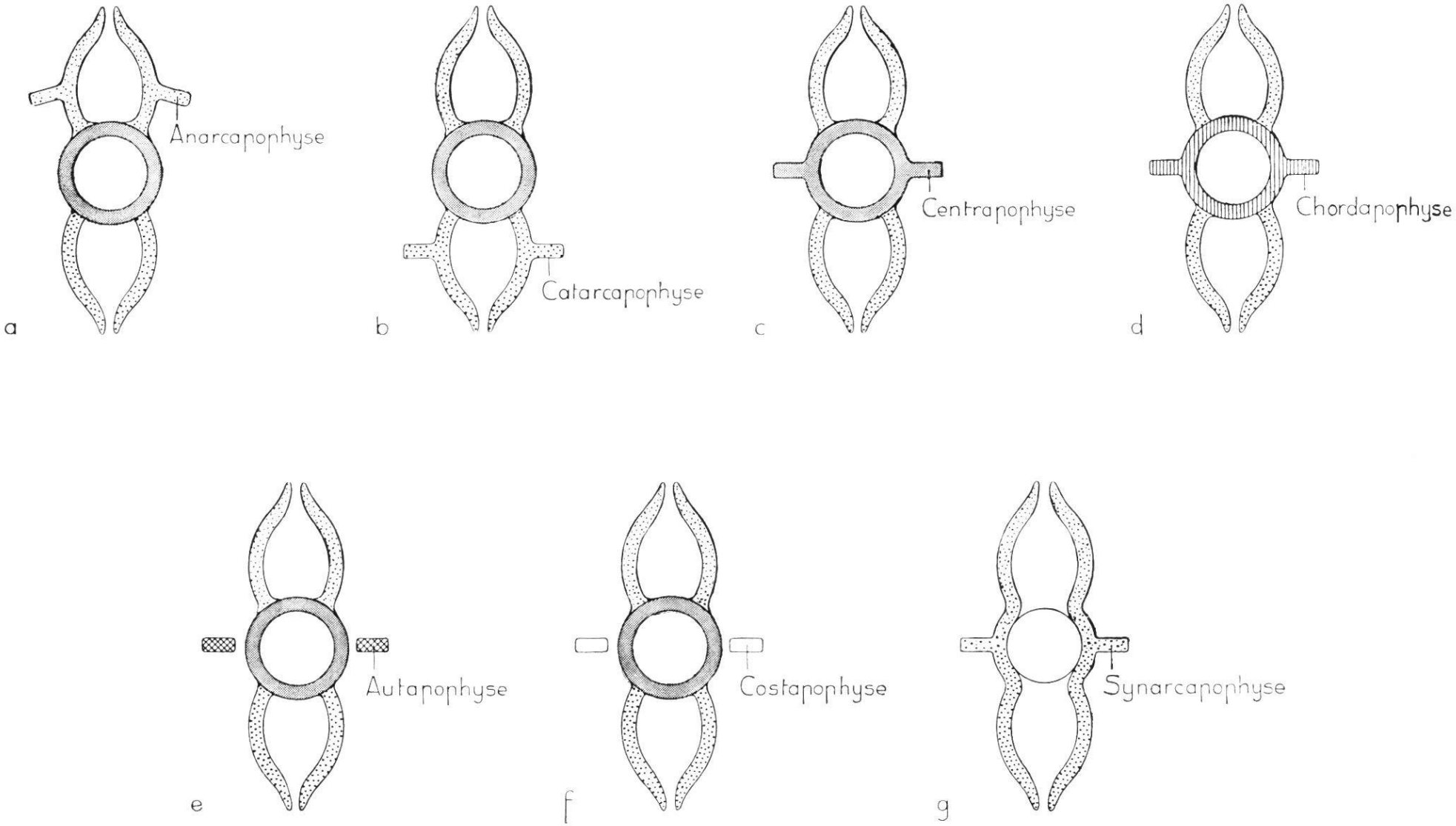


Abb. 3



TAFEL II


basid
autoc
basiv
chordoc
a
arco-auto-chordocentral
b
arco-chordocentral
c
arco-autocentral
d
chordocentral
e
autocentral
f
arcocentral
pl
hyp
g
auto-
central
h
autocentral
(hypocentral)
i
autocentral
(pleurocentral)


Anarcapophyse
a
Catarcapophyse
b
Centrapophyse
c
Chordapophyse
d
Autapophyse
e
Costapophyse
f
Synarcapophyse
g