

**Zeitschrift:** Mémoires de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles.  
Zoologie = Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Freiburg.  
Zoologie

**Herausgeber:** Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

**Band:** 3 (1941)

**Heft:** 1: Ganzheitliche Morphologie und Homologie

**Artikel:** Ganzheitliche Morphologie und Homologie

**Autor:** Kälin, J.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-306821>

#### 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:** 13.12.2025

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

# Ganzheitliche Morphologie und Homologie

von J. Kälin.

*Biologisch-anatomisches Denken  
ist Ganzheitsdenken. (Böker.)*

Jeder Gegenstand der Naturwissenschaften kann nach verschiedenen Gesichtspunkten untersucht und beurteilt werden. So behandelt die Mineralogie an einem Mineral je nachdem seine optischen, morphologischen oder chemischen Eigenschaften, wobei es sich zeigt, dass die genannten Eigenschaften in grossem Umfange aufeinander bezogen werden können. Diese erkenntnismässige Harmonie verschiedener wissenschaftlicher Betrachtungsweisen eines gemeinsamen Objektes ist im Rahmen der « quantitativen », d. h. der vorwiegend chemisch-physikalisch orientierten Naturwissenschaften in bedeutendem Umfange erreicht worden. Sie ist wesentlich das Ergebnis einer mathematisierenden Logik, welche schrittweise durch das Experiment kontrolliert wird.

Demgegenüber befindet sich die moderne Biologie in einer Krise der Begriffsbildung, welche *unmittelbar* durch den Mangel an biologisch allgemeingültigen Erklärungsprinzipien bedingt ist. Diese kritische Situation äussert sich zunächst in der Tatsache, dass die Resultate grosser biologischer Disziplinen, namentlich aber jene der Morphologie, der Physiologie und der Genetik in weitem Umfange irreducibel sind ; sie auf einen gemeinsamen Nenner zu bringen scheint zunächst unmöglich. Als *Ursachen* dieser Situation sind vor allem drei Umstände hervorzuheben: erstens die Natur des biologischen Objektes, d. h. das Wesen des lebenden Organismus schlechthin. Dazu gesellt sich zweitens das subjektive, unbewusst traditionsgebundene Streben der meisten Biologen nach wesenhaft quantitativer oder doch meristischer Betrachtungsweise. (Diese hat sich im Rahmen der morphologischen Analyse zwar glänzend bewährt ; sie versagt aber in jeder Synthese die dem Wesen des Organismus gerecht werden soll.) Der dritte Umstand beruht im weitgehenden

Mangel einer logisch einwandfreien Denkweise auf dem Gebiete der Theoriebildung, wie sie in den chemisch-physikalischen Disziplinen durch die mathematisierende Betrachtungsweise geradezu erzwungen wird<sup>1</sup>.

Erst die moderne Entwicklungsmechanik ist durch die kausal-analytische Erforschung des tierischen Keimes vielfach unbewusst bis zu jenem fundamentalen holistischen Prinzip vorgestossen, das in der theoretischen Biologie des *Aristoteles* bewusst und in der idealistischen Morphologie unbewusst erfasst worden war: das *Prinzip der organismischen Ganzheit*. An der Tatsache einer morphologisch-funktionellen Ganzheit im Organismus kann heute nicht mehr gerüttelt werden; — eine andere Frage ist allerdings jene nach der Ursache dieser Ganzheit. Sie ist wesentlich philosophischer Natur und gehört deshalb nicht in den Rahmen unserer Ausführungen! Aber die Fortschritte, welche in den letzten Jahren auf morphologischem Gebiete erzielt worden sind, lassen doch immer deutlicher erkennen, dass nur vom zentralen Blickfeld ganzheitlicher Betrachtungsweise eine harmonische Koordination verschiedener biologischer Disziplinen in weiterem Rahmen möglich ist. Denn die organismische Ganzheit ist das höchste biologisch fassbare Prinzip im Lebewesen, das biologische Prinzip *katexochen*. Und deswegen ist Ganzheit das gemeinsame Band, welches alles biologische Geschehen im Individuellen und Überindividuellen verknüpft.

Im Folgenden soll der Versuch unternommen werden, die allgemeine Gültigkeit des Ganzheitsprinzips insbesondere in der Morphologie zu beleuchten und die auf dieser gemeinsamen Basis beruhenden Zusammenhänge der biologischen Disziplinen anzudeuten.

Jedes Lebewesen besitzt nicht nur ein Gefüge von Merkmalen (morphologische und physiologische Merkmale sowie Verhal-

---

<sup>1</sup> Ich erwähne hier nur den Circulus vitiosus, wie er in den allgemein verbreiteten Homologiedefinitionen gegeben ist, indem als Kriterium der Homologie verschiedener Organe oder Teile die gemeinsame Abstammung eben dieser Gebilde von ein und demselben «Stammgebilde» angegeben wird, wobei aber eben die supponierte gemeinsame Abstammung selbst durch den Nachweis der Homologie jener Gebilde erbracht werden soll! Über die zunehmende Verschleierung des Homologiebegriffes siehe pag. 16.

tungsweisen), welche für den Typus der betreffenden Art kennzeichnend, sondern darüber hinaus eine Garnitur von Eigenschaften, die in ihrer besonderen Kombination individuell-einmalig sind. Sie sind Ausdruck der individuellen Variabilität. Der Sachverhalt ist jedermann durch die tägliche Anschauung bekannt: alle noch so verschiedenen Hunde-Individuen und Gruppen von solchen (Rassen, Sippen usw.), sind durch die Züge des gemeinsamen Artypus Haushund, *Canis familiaris*, verbunden. Der *Ganzheit im Individuellen* können wir also gegenüberstellen die *Ganzheit im Typischen*.

### 1. *Ganzheit im Individuellen.*

Sie ist Gegenstand der Genetik und deckt sich weitgehend mit der Ganzheit im Erbgeschehen. Sie betrifft Form und Leistung im weitesten Sinne, also auch formative Tätigkeiten. Um sie zu erfassen ist aber eine genauere Klärung des Begriffes « *Erbanlage* » oder « *Gen* » unerlässlich.

Was dem einzelnen Gen materiell zu Grunde liegt ist offenbar ein bestimmter Zustand in einer chemischen Teilkonstitution eines Chromosomes. BAUR (1922) hat in einem klassisch gewordenen Beispiel den Genbegriff angedeutet durch die Temperaturmodifikationen bei *Primula sinensis rubra*, wo die Blüten je nach der Temperatur bald rot (20° Celsius) bald weiss (30° Celsius) erscheinen. Was also hier vererbt wird, ist nicht eine bestimmte Farbe als solche, sondern die Eigentümlichkeit des Organismus je nach der Temperatur mit der Bildung von roten oder weissen Blüten zu reagieren: eine *Reaktionsnorm*.

Wir übertragen auf unsere Nachkommen nicht eine mehr oder weniger bestimmte Körpergrösse als solche, sondern die Eigentümlichkeit der formativen Prozesse im menschlichen Körper, je nach der Konstellation der ganz unfassbar komplizierten endogenen und exogenen Bedingungsfaktoren mit der Erreichung einer eben dieser Konstellation zugeordneten, *correlativen* Körpergrösse zu reagieren — eine Reaktionsnorm! Wenn es aber zu Störungen, namentlich des Endocrinon, kommt, dann ändern sich die Wachstumsproportionen unter Umständen sehr stark und pathologischer Riesen- oder Zwergwuchs kann die Folge sein! Der Einfluss der Ernährung, Bewegung, der klimatischen Faktoren usw. auf das Wachstum der Kinder ist allgemein bekannt. Aber alle diese Beeinflussungen liegen im Rahmen der ererbten Reaktionsnorm.

Vererbt wird also letztlich nicht das, was werden muss, sondern das was werden kann. *Vererbt wird nicht die Aktualität des Entwicklungsgeschehens individueller Merkmale, sondern seine Potentialität.* Welche von den im Rahmen der ererbten Reaktionsnorm gegebenen Möglichkeiten realisiert werden sollen, wird bestimmt durch die mannigfachsten Faktoren der Innen- wie der Aussenwelt des Organismus, durch endogene und exogene Faktoren. Der *Phänotypus* in seinem ganzen Umfange der morphologischen und funktionellen Merkmale ist daher das *gemeinsame Produkt* von Umwelt und Erbgut, von *Peristase und Genotypus*. Jedes Merkmal wird also realisiert aus einer *genotypischen* und einer *peristatischen Komponente*, wobei zu betonen ist, dass beide Komponenten die Bedeutung von *echten Ursachen* haben. Es entspricht also lediglich praktischen Gesichtspunkten, wenn zwischen konstitutionellen und konditionellen Eigenschaften, oder, in der Erbpathologie, zwischen « Erbleiden » und « Nichterbleiden » unterschieden wird. Wie LUXEMBURGER (1938) mit Recht hervorhebt, sind « typische » Erbleiden und Nichterbleiden keineswegs wesentlich verschiedene Kategorien, sondern lediglich extreme Varianten ein und desselben kontinuierlichen Systemes der Pathologie.

Dass die peristatische Komponente im weitesten Sinne des Wortes auch bei « typischen » Erbleiden eine echte Ursache darstellt, wird bewiesen durch die Manifestationsschwankungen an eineiigen Zwillingen.

Es gibt Gene, die je nach den beeinflussenden Umweltfaktoren zu ganz verschiedenen definitiven Merkmalsprägungen führen; ihre Reaktionsbasis ist breit. Es sind die *umweltlabilen Gene* im Sinne von JUST (1930). Andere Erbanlagen dagegen führen unter verschiedensten Bedingungen immer wieder zu demselben phänotypischen Merkmal. JUST (1930) bezeichnet sie als *umweltstabile Gene*. Die Unterscheidung von umweltlabilen und umweltstabilen Genen (durch fliessende Übergänge miteinander verbunden), lässt uns erkennen, dass hinsichtlich der definitiven Merkmalsprägung die MENDEL'sche Spaltungsregel nur dann *statistische* Gültigkeit hat, wenn es sich entweder um umweltstabile Gene oder aber, bei umweltlabilen Genen, bei allen in Betracht gezogenen Individuen um praktisch gleiche oder doch gleich sich auswirkende Bedingungskonstellationen handelt.

Für das *Einzel-Gen* lassen sich im Rahmen der peristatischen Komponente mehr odere weniger bestimmte *endogene* und *exogene Beeinflussungsfaktoren* unterscheiden. Zu den exogenen Beeinflussungsfaktoren gehören die verschiedensten Milieubedingungen (Ernährung, klimatische Faktoren usw.). Zu den *endogenen Beeinflussungsfaktoren* der Gene gehören die *intraindividuellen Bedingungen* (intraindividuelles Milieu) so wie sie sich ergeben aus dem Zusammenspiel der Hormone (der « individuellen Blutdrüsensformel »), der Hormonbereitschaft verschiedenster Gewebe und Organe, dem Ernährungszustand usw. Keiner dieser Faktoren wirkt ja selbständige, sondern, wie das besonders deutlich geworden ist an den hormonalen Funktionen, nur in Korrelation mit dem « Ensemble » im Rahmen der Ganzheit des intraindividuellen Milieus. *Die Resultante ist also auch hier eine Ganzheitsleistung.* Aber ebensowenig dürfen eine oder wenige Erbanlagen als genotypische Komponente für ein phänotypisches Merkmal betrachtet werden. Denn im Genotypus wird ja das Einzel-Gen beeindruckt durch die Gesamtheit aller andern Erbanlagen. Diese bilden für das Einzelgen das *genotypische Milieu*. Die differenzierte Wirkung einzelner Gene im genotypischen Milieu kommt zum Ausdruck in der Unterscheidungsmöglichkeit verschiedener Genkategorien: Konditions-gene, Hemmungsgene, Verteilungsgene; dominante, rezessive, epistatische, hypostatische Gene usw. So wird also die aktuelle phänotypische Wirkung einer einzelnen Erbanlage *ursachenhaft* mit bestimmt durch folgende Kategorien von *echten Wirkursachen*: 1. den exogenen Beeinflussungsfaktoren und 2. den endogenen Beeinflussungsfaktoren mit a) intraindividuellem und b) genotypischem Milieu (welches die peristatische und die genotypische Komponente in gewissem Sinne verbindet).

Um die Bedeutung der exogenen Faktoren für die Realisation von «Erbmerkmalen» zu erfassen, muss man sich vor Augen halten, dass die Umwelt in jedem Zeitmoment auf das Individuum einwirkt. Infolgedessen wird das intraindividuelle Milieu mit dem Ablauf der Zeit immer mehr «umwelterfüllt» oder *umweltbeeindruckt*. Das intraindividuelle Milieu  $JM^a$  in einem beliebigen Zeitpunkt A ist eine Funktion des Genotypus G und der im Zeitpunkt A wirksamen peristatischen Verhältnisse  $P^a$ . Oder formelhaft ausgedrückt:

$$JM^a = f(G, P^a).$$

Das intraindividuelle Milieu ist also in jedem Zeitpunkt schon eine Funktion von Umwelt und Erbgut. In einem folgenden Zeitpunkt B aber wirkt das intraindividuelle Milieu von A,  $JM^a$ , bereits innerhalb der neuen peristatischen Verhältnisse  $P^b$ . So ergibt sich im Zeitpunkt B ein intraindividuelles Milieu  $JM^b$  als Funktion von Genotypus und peristatischen Verhältnissen, welche das frühere intraindividuelle Milieu wirkhaft enthalten. Oder formelhaft ausgedrückt:

$$JM^b = f(G, P^b).$$

Wenn man annimmt, dass im übrigen die peristatischen Verhältnisse von A zu B gleich geblieben sind, dann ist:

$$P^b = P^a + JM^a$$

und

$$JM^b = f(G, (P^a + JM^a))$$

Das Individuum wird also immer mehr « umwelterfüllt ».

*So lässt uns die Analyse des Erbgeschehens erkennen, dass die Gene stets ganzheitlich wirken, im Rahmen des genotypischen und des intraindividuellen Milieu.*

## 2. Ganzheit im Typischen.

Die Entwicklungsmechanik hat gezeigt, dass die Gestaltung der Teile in der embryonalen Entwicklung beherrscht wird von einem obersten Prinzip: das ist die Hinordnung der Teile in Form und Leistung auf die individuelle Ganzheit des Lebens. Diese *Ganzheitsbezogenheit ist primär*, d. h. sie kann nicht als bloss summenhafte, additive Folge einer sekundären Einordnung in den Rahmen des Ganzen verstanden werden. DÜRKEN (1936) hat in seiner « Entwicklungsbiologie und Ganzheit » darauf hingewiesen, dass beim centrolecithalen Ei der Ameisengattung *Camponotus* zunächst eine durchaus gleichmässige Anordnung des oberflächlichen Protoplasma vorliegt. Dann wird im noch *ungefurchten* Ei eine Differenzierung in determinierte Regionen erreicht, und später erst kommt es zur Abgrenzung der Zellbezirke durch Einwanderung der Kerne aus dem Zentrum. Hier ist also noch eine zelluläre Einheit vorhanden,

den, wenn bereits praesumptive Regionen differenziert worden sind, so dass die Determination der letzteren bloss als Leistung des primordialen Ganzen denkbar ist. Auch Gestaltungsbewegungen an mehrzelligen Keimen der verschiedensten Tiere sind schon rein gestaltlich betrachtet keine additiven Leistungen von Zellen, sondern vielmehr Ganzheitsleistungen. Sehr deutlich zeigen das namentlich die Gastrulationsbewegungen. Das Ganze ist hier, wie DÜRKEN sich ausdrückt, die «epigenetische Wirkursache». Dass z.B. die Determination der Pigmentierung gewisser Organe der Haut von einem übergeordneten Ganzen her stattfindet ist von PORTMANN und GERBER (1935) nahegelegt worden. Es handelt sich um die Gefiederzeichnung (Pigmentierung) des Haubensteissfusses (*Podiceps cristatus* L.). Die Phänogenetik der Pigmentierung führte hier zur Annahme, dass das Pigment durch gewisse Faktoren zunächst ganz allgemein im totalen Umfang der Haut angelegt wird. Eine zweite Faktorengruppe würde die Pigmentbildung in gewissen Bezirken unterdrücken und eine dritte endlich beschränkt sie auf die Federkeime. Die Abgrenzung der Pigmentierungsbezirke ist aber den Organen des Integumentes übergeordnet. Denn die Grenzen zwischen pigmentierten und nicht pigmentierten Bezirken verlaufen unabhängig von den Federpapillen derart, dass *innerhalb* der gleichen Feder beide sich berühren können. Ein Teil der Feder ist dann pigmentiert, der andere weiss. Es liegt also hier (in der Pigmentierung) die Leistung eines der Papillendifferenzierung der Feder übergeordneten Ganzen vor.

Die Entwicklungsmechanik hat uns bereits mit einem sehr umfangreichen Material über die Regulationsvorgänge am tierischen Keim bekannt gemacht. Und eben diese Vorgänge zeigen, dass die Regulation immer beherrscht ist von der Hinordnung der Teile auf die harmonische Einheit des Individuum, — die Regulation ist ganzheitsbezogen. Die Ganzheitsbezogenheit der Regulationsvorgänge wird abgesehen von den Regenerationsbildungen besonders schön gezeigt durch die verschiedenen Möglichkeiten der Blastomerenumlagerung, wie dies namentlich am Tritonkeim gezeigt wurde. Trotz bleibender Verlagerungen entsteht in günstigen Fällen eine normale, harmonisch gebaute Larve. Es werden dann die Rollen, welche die Teile in der Gestaltung zu spielen haben «neu verteilt» — eben in Hinordnung auf die Harmonie des Ganzen. Aus

der Wirkungsweise der SPEEMANN'schen Organisatoren und aus der Stufenfolge der Organdifferenzierung könnte man gelegentlich annehmen, dass doch die Gestaltung im Wesentlichen eine Wechselwirkung von relativ selbständigen Teilen wäre. Aber dem steht die Tatsache entgegen, dass wenn auch die Bildung eines bestimmten Organes normalerweise durch ganz bestimmte Organisatoren induziert wird, diese eben doch *nicht unter allen Umständen notwendig* erscheinen. Denn wenn der normale Organisator fehlt, dann können in weitem Umfange die gleichsam schlummernden Potenzen des Bildungsmateriales auch ohne ihn manifest werden, was wiederum zeigt, dass die Organisatoren nur Instrumentalursachen der Entwicklung sind, durch welche sich das Ganze an den Teilen auswirkt. Die Organisatoren sind demnach gleichzeitig aktuelle und potentielle Faktoren eines ganzheitlichen Gefüges, das in der primären Einheit des Keimes sich epigenetisch entwickelt. Die Wirkungsweise der Gene aber hat uns bereits erkennen lassen, dass sie im Rahmen eben dieses Gefüges individuell vertretbare Faktoren sind, welche wir lediglich durch ihre Potentialität, d. h. den Rahmen ihrer phänotypischen Gestaltungsmöglichkeiten, charakterisieren können.

Aus der Ganzheit des Entwicklungsgeschehens verwirklicht sich schrittweise jene Ganzheit, welche potentiell im Keime enthalten, die Lagebeziehung der Teile im « adulten » Zustande beherrscht. Denn das Gesetzmässige aller morphologischen Gegebenheiten, sowohl in der Struktur als auch in der Lagebeziehung der Teile, ist ganzheitlich. Darum ergibt sich aus den methodologischen Grundlagen der vergleichenden Morphologie (siehe NÄF 1919, 1931; KÄLIN 1935), dass Vergleichbarkeit verschiedener Organismen nur dann bestehen kann, wenn in ihnen Teile in übereinstimmender Weise *dem Ganzen* (nicht bloss diesem oder jenem andern Teil) zugeordnet sind. Mit Recht bemerkt daher JAKOBSHAGEN (1925), dass ihm die Bilateralität der Organismen (und er könnte hinzufügen überhaupt die formalen Beziehungen in den geometrischen Bezogenheiten ihrer Grundformen, oder, was dasselbe ist, in der Promorphologie) nicht als ein Produkt der Teile sondern als ein solches ihrer Ganzheit erscheine. Das Gesetzmässige in der primären Struktur der Teile und in ihren primären räumlichen Beziehungen

(den Lagebeziehungen) wie auch in ihrer fortschreitenden Differenzierung während der Ontogenese können wir in Rücksicht auf die Ganzheit, welche ihm zugrunde liegt, als *Ganzheitsgefüge* bezeichnen. Es steht in scharfem Gegensatz zu einer bloss summenhaften, additiven oder sekundären Ganzheit, wie sie immer noch in der Vorstellung vieler Biologen besteht — welche in meristischer Denkweise den Metazoenkörper als ein Produkt von Zellen ansehen, während effektiv die Zellen schon in der Ontogenese als eine Leistung des Ganzen imponieren. Das typenhafte Ganzheitsgefüge der Art wird gewöhnlich als ihr *Bauplan* bezeichnet. In diesen ab origine eingefügt und daher von ihm nur begrifflich, durch Abstraktion zu trennen ist das Ganze im Individuellen, d. h. in den vertretbaren Reaktionsnormen des Erbgeschehens. Das ist der Grund, weshalb der *Bauplan der Art* niemals in reiner Form sichtbar wird. Der wissenschaftliche Wert eines Bauplans der Morphologie aber besteht darin, dass er eine *relative Konstante der Morphologie* darstellt, konstant im Hinblick auf diese oder jene systematische Kategorie. Denn *bloss in Rücksicht auf eine entsprechende systematische Kategorie hat der Bauplan einen Sinn*, weil er das *gemeinsame Formgesetz* veranschaulicht, welches für alle subordinierten Kategorien und Einzelformen (Individuen) Gültigkeit hat.

Die Ganzheit im Bauplan zeigt sich auch in den Regenerationsvorgängen und anderen Regulationen. Wenn bei einer Regeneration der Organismus das Bestreben zeigt, die Teile trotz Verletzungen oder Verlusten und sonstigen Schäden so umzugestalten, dass wiederum ein harmonisches Ganzes entsteht, dann geschieht das immer so, dass dieses dem Bauplan der betreffenden Art entspricht. Trotzdem die Entwicklung meist von einer einzelnen Zelle ausgeht, wird aus dieser doch stets eine ganz bestimmte Endform, bald ein Schmetterling, bald ein «Eingeweidewurm», bald ein Wirbeltier, ohne dass das Endresultat wesentlich in anderer Richtung abgebogen werden könnte! Man kann zwar einen Keim leicht abtöten, aber niemals kann man es erreichen, dass aus ihm etwas anderes entsteht, als dies dem Bauplan der betreffenden Art zukommt. Der Bauplan wird also meist verwirklicht durch die immanente Planmässigkeit der primär ganzheitlichen Keimzelle (abgesehen von Protozoen und den Fällen der vegetativen Fortpflanzung). Mit anderen Worten: Der Organismus besitzt die Fähigkeit sich zu

gestalten nach einem in ihm selbst ruhenden Plan, welcher für die betreffende Art kennzeichnend ist. *Die Planmässigkeit der organismischen Gestalt, der Morphe, ist dem Lebewesen von Haus aus immanent und eben deshalb ist dieses ganzheitlich, holistisch.*

Der holistische Charakter des Bauplanes zeigt sich ad oculos namentlich in der Koordination und Subordination der Teile. So sind die Schichten der Wirbeltier-Retina zwar mit spezifischen Strukturen ausgestattet, aber doch der Gesamtform der Netzhaut subordiniert und daher flächenhaft in parallelen Schichten angeordnet. Die Form der Retina ist jener des Augenbechers subordiniert; dagegen sind ihr wiederum Choroidea und Sclera zugeordnet. Aber auch die Hilfsapparate des Auges (Augenmuskulatur, Tränen-drüse, Lider, Orbita und ihre Teile) sind wiederum mit dem Bulbus zur morphologischen Ganzheit des Sehapparates vereinigt<sup>1</sup>. Und dieser ist bilateral-symmetrisch den in der Mediane des Wirbeltier-körpers gelegenen Organsystemen koordiniert. Die morphologisch-funktionelle Ganzheit des menschlichen Schädels hat BLUNTSCHLI (1936) in einer eindrucksvollen Studie dargelegt.

Alle Merkmale, welche im Bauplan sichtbar sind, werden zweckmäßig als *Baumerkmale* bezeichnet. (*Bauzeichen UEXKÜLLS.*) So kann die 4-Zahl der Centralia bei den Autopodien der Tetrapoden nach STEINERS (1934) Untersuchungen als ein Baumerkmal bezeichnet werden,—eben weil diese Zahl hier Ausdruck des Bauplanes der Kategorie *Tetrapoda* ist. So erscheint das Vorhandensein einer Schwanzwirbelsäule bei *Archaeornis* als ein Baumerkmal der Klasse *Aves* — weil sie im Bauplan dieser Gruppe inbegriffen ist. Aber die Schwanzwirbelsäule ist als solche auch ein Baumerkmal der Klassen *Mammalia*, *Reptilia*, *Amphibia*, *Pisces*, und schliesslich des ganzen Stammes der *Vertebrata*. Das einfache Beispiel zeigt, dass ein Baumerkmal nur dann wissenschaftliche Bedeutung hat, wenn es auf einen oder mehrere bestimmte Baupläne bezogen wird. Es ist eine Funktion der Baupläne:

Baumerkmal X = f (Bauplan I) = f (Bauplan 2) usw.  
z. B. Schwanzwirbelsäule = f (Bauplan der Kl. *Mammalia*) = f  
(Bauplan der Kl. *Aves*) usw.

---

<sup>1</sup> Dass die *funktionelle* Ganzheit nur eine besondere Seite desselben Sachverhaltes darstellt, soll später gezeigt werden.

Der Organismus erscheint, auch wenn seine ontogenetische Entwicklung abgeschlossen ist, als ein in sich bewegtes, ein dynamisches System. Denn in all seinen Teilen ist er Träger selbst wieder veränderlicher, variabler Leistungen. Zwischen Form und Leistung aber besteht jene allbekannte strenge Korrelation, derart, dass eine bestimmte Leistung unter mehr oder weniger festen Bedingungen schon eine bestimmte Struktur und äussere Gestalt, also eine Form, voraussetzt. So bieten Struktur und äussere Gestalt einer Zelle, eines Gewebes, eines Organes usw. die zur Funktion eben dieser Teile notwendige materielle Grundlage! Struktur und äussere Gestalt sind im Organismus in funktioneller Bereitschaft; in ihnen ist die Funktion potentiell, der Möglichkeit nach, enthalten. Während es also eine Funktion ohne entsprechendes formales Substrat weder der Möglichkeit nach, potentiell, noch der Wirklichkeit nach, aktuell, geben kann, ist die Leistungsmöglichkeit irgend eines Teiles unter gewissen Voraussetzungen durch seine Morphe bestimmt. Eben deshalb ist es unmöglich, die Leistung anders als aus der Gestalt heraus logisch zu verstehen. Es handelt sich hier um jenes Prinzip, das ich als *das logische Primat der Morphologie* bezeichnet habe (KÄLIN 1935). (Nicht zu verwechseln mit dem von NÄF 1919 aufgestellten *morphologischen Primat*, welches sich auf den methodologischen Vorrang gewisser morphologischer Zustände gegenüber anderen bezieht.)

Der Organismus ist zwar als Ganzes in die Umwelt eingepasst, aber die Teile sind dabei in sehr unterschiedlichem Grade für mehr oder weniger bestimmte Leistungen im Rahmen der gegebenen Umweltsbedingungen spezialisiert. Wenn wir feststellen können, dass innerhalb einer systematischen Kategorie Untergruppen oder Einzelformen sich durch Merkmale auszeichnen, die als *Einpassung*<sup>1</sup> in bestimmte Umweltsbedingungen oder Funktionen aufzufassen sind, ohne dass sie mit Merkmalen des Bauplanes der Kategorie sich decken, dann können wie sie als *Einpassungsmerkmale* bezeichnen. (Die UEXKÜLL'schen *Leistungszeichen* decken sich mit ihnen nicht; in der *anatomischen Konstruktion* von BÖKER

---

<sup>1</sup> Ich ersetze den missverständlichen Terminus « Anpassung » durch die neutrale Bezeichnung « Einpassung ».

stehen mehr oder weniger zahlreiche Einpassungsmerkmale in besonders enger funktioneller Korrelation.)

Ein und dasselbe Merkmal kann demnach, je nach der systematischen Kategorie, auf welche es bezogen wird, bald als Baumerkmal, bald als Einpassungsmerkmal betrachtet werden. Die Form-eigentümlichkeiten des Pinguinflügel sind Einpassungsmerkmale in der Klasse der *Aves*; sie sind aber zweifellos Baumerkmale (begründet im Bauplan) für die Familie der *Sphenicidae*.

In der Homologie zwischen den Halswirbeln der verschiedensten Säuger ist eine Übereinstimmung von Bauelementen in der Lagebeziehung zum Ganzen, innerhalb des gemeinsamen Bauplanes aller *Mammalia*, gegeben. Aber auch in der Siebenzahl liegt eine allerdings anders geartete Kongruenz derselben Bauelemente «Halswirbel» vor. In der Übereinstimmung von Bauelementen zweier oder mehrerer Organismen nach einem gemeinsamen Bauplan lassen sich also verschiedene Kategorien feststellen: ich nenne sie die planmässigen Kategorien der vergleichenden Morphologie und unterscheide nun als wichtigste:

- a) *Die Homologie* = planmässige Fundamentalkategorie. (Sie wird weiter unten diskutiert.)
- b) *Die planmässige Kategorie der speziellen Lagebeziehung.* Übereinstimmung homologer Teile in der speziellen Lagebeziehung zu andern Teilen (z. B. Übereinstimmung in der subterminalen Lage der Mundöffnung bei den *Selachieren*, Übereinstimmung in der præcaudalen Lage des Afters bei den *Wirbeltieren*, Übereinstimmung in der gegenseitigen Lage der schalleitenden Elemente des Visceralskelettes im Cavum tympani der *Säugetiere* usw.). Wenn sie vorliegt bezeichne ich die betreffenden Teile als *homotop*, wobei immer anzugeben ist, auf welche anderen Teile sich die *Homotopie* bezieht.
- c) *Die planmässige Kategorie der histologischen Differenzierung.* Die Übereinstimmung in der histologischen Differenzierung homologer Teile, (Sie ist z. B. bedeutsam beim Skelett, je nachdem die homologen Teile sekundär verknöchern, knorpelig bleiben oder aber als Deckknochen auftreten) z. B. die Wirbelsäulen der verschiedenen *Säuger*, nicht aber jene von *Säugern* und *Knorpelfischen*.

d) Die planmässige Kategorie der cytologischen Differenzierung.

Übereinstimmung der cytologischen Differenzierung innerhalb homologer Teile (z. B. in der Gestaltung der Melanophoren bei verschiedenen *Amphibien*; in der Differenzierung gewisser Zellen homologer Rindenbezirke des Gehirnes usw.).

e) Die planmässige Kategorie der spezifischen Eigenform. Sie beruht auf der Übereinstimmung homologer Teile soweit als diese ihre bestimmte Eigenform betrifft, z. B. Hypselodontie der Incisiven bei *Säugetieren*, Übereinstimmung in den Proportionen, wie etwa bei den Halswirbeln der *Giraffen*, bei den Phalangen der *Cheirop-terenhand*, Übereinstimmung im besonderen Relief der Molaren (je nachdem werden diese ja als bunodont, sekodont, lophodont, selenodont usw. bezeichnet).

f) Die planmässige Kategorie der Zahl. Sie besteht in der Übereinstimmung des zahlenmässigen Vorkommens gewisser homologer Teile. (7-Zahl der Halswirbel bei den Säugern, 2-Zahl der Sacralwirbel bei den meisten *Reptilien*, 5-Zahl der præmaxillaren Zähne bei den *Crocodiliden*, ursprüngliche 4-Zahl der Centralia bei den *Tetrapoden* usw.).

g) Die planmässige Kategorie der promorphologischen Beziehungen. Sie besteht in der Übereinstimmung homologer Teile in den geometrischen Grundformen des Organismus. Zu dieser Kategorie gehören insbesondere die Übereinstimmungen homologer Teile im Rahmen der Homonomie (*Homotypie*, *Homo-dynamie* und *Paramerie*) auf Grund der Bilateralität, der Metamerie und der radiären Symmetrie (homonom-homologe Teile, siehe pag. 23).

Was nun die planmässige Fundamentalkategorie = Homologie betrifft, so ist der Begriff zum ersten mal ebenso einfach wie klar durch OWEN (1846) gefasst worden. Seine Prägung lautet: « The corresponding parts in different animals... beeing homologues ». Das Wesen der Homologie liegt also in der gleichen Lage in Bezug auf die *Ganzheit* eines gemeinsamen Bauplanes, in der sog. « typischen Ähnlichkeit » NÄF (1919). Homologe Teile sind also solche, welche die gleiche Lage im gemeinsamen Bauplane einnehmen. Die ganzheitliche Natur des Homologiebegriffes ergibt sich *indirekt* auch daraus, dass *Teile untereinander* die gleiche Lage

einnehmen können, ohne homolog zu sein, z. B. Squamosum und Dentale der Säuger einerseits, Quadratum und Articulare der Sauropsiden andererseits.

Es ergibt sich also, dass man in den formalen Relationen zwischen verschiedenen « planähnlichen » Organismen in Rücksicht auf einen gemeinsamen Bauplan verschiedene Kategorien unterscheiden kann. Aber alle Übereinstimmungen innerhalb der genannten Relationen beruhen letztlich auf der Homologie, welche wir deshalb als die planmässige Fundamentalkategorie bezeichnet haben. Da also alle anderen formalen Übereinstimmungen im Rahmen eines Bauplanes auf die Homologie zurückzuführen sind und diese, wie gezeigt wurde, ganzheitlich ist, so wird damit angedeutet, dass überhaupt der Bauplan, und weiterhin alle organismische Gestalt holistischer Natur sein muss.

Es ist schon von NÄF (1919) darauf hingewiesen worden, dass für den wissenschaftlichen Vergleich verschiedener Organismen ein besonderer Maßstab notwendig ist, ein *tertium comparationis*, so wie man auch in der Mathematik verschiedene Grössen mittels eines Maßstabes zu messen, d. h. eben zu vergleichen pflegt. Die Untersuchung der Mannigfaltigkeit der Organismen durch die Systematik hat schon lange die Vorstellung aufgedrängt, dass es für jede systematische Kategorie einen Maßstab geben müsse, der ihrem natürlichen Wesen entspricht. Man hat diesen Maßstab als Typus bezeichnet. Der Typus einer bestimmten systematischen Kategorie ist die ideale Konstruktion einer Form, aus der man sich alle ihr unterstellten realen Einzelformen ableiten, d. h. *entstanden denken*, kann. Dabei ist aber sofort zu betonen, dass dieses « sich entstanden denken » zunächst bloss ideelle Bedeutung hat, und keine Vorstellungen über Blutsverwandtschaft bedingt. Man kann den Typus einer systematischen Kategorie als die Grundform der ihr unterstellten Einzelformen bezeichnen, welche durch Abstraktion aus den Einzelformen erreicht wird. So gelangt man beispielsweise zum Typus der *Tetrapoden*, indem man von allen Besonderheiten und Eigentümlichkeiten des Baues bei den Einzelformen absieht und nur das allen autochthonen Landwirbeltieren Gemeinsame und Ursprüngliche zum Typus zusammenfasst. So wird man etwa für die *Tetrapoden* in Bezug auf das Skelett eine Extremität konstruieren, welche ein proximales stabförmiges

Stylopodium aufweist, dem sich distal ein ebenfalls aus zwei stabförmigen Elementen bestehendes Zeugopodium anschliesst. Letzteres setzt sich wiederum in ein fünfstrahliges Autopodium fort. Aus diesem Schema lässt sich in der bekannten Weise die Extremität der *Equiden* cum grano salis durch schrittweise Reduktion zunächst des 1. und 5. Digits, dann des 2. und 4. Digits und partielle Verschmelzung der übrigbleibenden Teile ableiten. Und oft können ja die verschiedenen Stufen einer solchen Ableitung bis ins Einzelne durch eine Reihe konkreter, hauptsächlich fossiler Arten belegt werden. Aber keineswegs illustriert uns die Reihe per se entsprechende genetische Beziehungen; was in ihr unmittelbar zum Ausdruck kommt ist vielmehr eine fortlaufende und abgestufte Serie von Beziehungen (Relationen) besonderer Art, nämlich von Homologien zwischen verschiedenen Organismen. Die erste Bedeutung der Formenreihe liegt also darin, dass sie eine *Homologieenserie* zum Ausdruck bringt. Ihre descendenztheoretische Bedeutung ist aber in jedem Fall ein Problem für sich. Je mehr Homologien zwischen zwei Organismen sich nachweisen lassen, desto enger sind sie in der Regel morphologisch verwandt. Aber ich möchte gleich wieder betonen, dass dieser Verwandtschaftsbegriff in der reinen vergleichenden Anatomie zunächst nur einen mehr oder weniger hohen Grad der Aehnlichkeit ausdrückt in Bezug auf eine gemeinsame Grundform, eben den Typus. Das zeigt sich besonders deutlich dann, wenn wir zwei Formenreihen konfrontieren, welche genetisch total verschieden bewertet werden müssen, etwa die sog. «*Ahnenreihe*» der Extremitäten bei den *Equiden* und die «*Anpassungsreihe*» des *Antechinomys-fusses* bei den *Marsupialia*. Die eine dieser Reihen illustriert eine Homologieenserie, für die anzunehmen ist dass ihr gleichgerichtete, genetische Beziehungen innerhalb einer Familie, eben der *Equiden*, kausal zu Grunde liegen, und die die Serie darstellenden konkreten Formen *können* wenigstens teilweise (d. h. soweit keine Spezialisationskreuzungen dies unmöglich erscheinen lassen) im entsprechenden genetischen Verhältnis zueinander stehen. Bei der sog. «*Anpassungsreihe*» des *Antechinomys-fusses* der *Marsupialia* dagegen sind entsprechende genetische Beziehungen zwischen den einzelnen Stufen zu Grunde liegenden konkreten Einzelformen ausgeschlossen. Es handelt sich vielmehr um convergente Spezialisierungen

aus verschiedenen Familien. Es muss also festgehalten werden, dass der Homologiebegriff und damit der Begriff der «Formenreihe» in der vergleichenden Anatomie *zunächst* als rein formale gedacht sein wollen. Ihre Übersetzung in Blutsverwandtschaft entspricht einer Theorie, deren Diskussion die begrifflichen Grundlagen der Morphologie nicht berühren darf.

Die «typologischen» Begriffe der idealistischen Morphologie stehen also keineswegs im Gegensatz zur genetischen oder stammesgeschichtlichen (phylogenetischen) Betrachtungsweise. Wer solches annimmt, verkennt die Bedeutung der typologischen Grundbegriffe. Diese sind vielmehr Voraussetzung, *conditio sine qua non*, für jede kritische stammesgeschichtliche Forschung!

Es ist nun von besonderem Interesse, die zunehmende Verschleierung des Homologiebegriffes seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts an Hand der Literatur zu verfolgen. In der ersten Auflage der «Grundzüge der vergleichenden Anatomie» vom Jahre 1859 schreibt GEGENBAUR über die *Homologie* (die er im Anschluss an Owen als «spezielle» *Homologie* bezeichnete): «Die spezielle Homologie ist jene, wenn ein korrespondierendes Verhältnis besteht zwischen den Beziehungen von Organen verschiedener Tiere; das Vorhandensein dieser Homologie zeigt an, dass die Tiere, bei deren Organen sie besteht, nach einem gemeinsamen Typus gebaut sind». Aber schon in der zweiten Auflage seiner «Grundzüge» vom Jahre 1870 lesen wir über die Homologie: «Wir bezeichnen damit das Verhältnis zwischen jenen Organen, die gleiche Abstammung besitzen, somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen sind». Wenn wir aber unter gleicher Abstammung genetische Verwandtschaft (Blutsverwandtschaft) verstehen, so ist dies zunächst eine Hypothese, die in jedem Einzelfall auf den Grad ihrer Wahrscheinlichkeit geprüft sein will, aber niemals als Kriterium der Homologie gelten darf. Vom vergleichend-anatomischen Standpunkte aus kann der descendenztheoretische Zusammenhang zweier Tierformen nur durch den Nachweis von Homologien ihrer Organe unter gleichzeitiger Berücksichtigung anderer Forschungsresultate mehr oder weniger wahrscheinlich gemacht werden. Unter keinen Umständen aber darf gemeinsame Abstammung schon Voraussetzung der Homologie sein. Ganz unhaltbar ist die von HERTWIG im letzten Band seines Handbuches gegebene Fassung des Homologiebegriffes

(siehe NÄF 1931). In neuerer Zeit glaubt namentlich PETER (1922) den «Homologie»begriff (in Wirklichkeit handelt es sich gar nicht mehr um ihn) genetisch fassen zu müssen: «Ich beschränke also den Ausdruck homolog auf Gebilde gleicher Abstammung. Andere Organe sind analog, und wenn sie sich, von homologen Gebilden ausgehend, unabhängig von einander, nebeneinander im gleichen Sinn umgestalten, so wird man diese Entwicklung nach OSBORN parallele Entwicklung, die betreffenden Organe aber parallele Organe nennen». Weiter schreibt PETER: «Ich halte also eine Verquickung der morphologischen mit der historischen Fassung für notwendig». In einer neueren Arbeit über «Gastrulation und Homologie» hat nun PETER (1938) die Anwendbarkeit des Homologiebegriffes für die Embryologie weitgehend in Abrede gestellt. Der Irrtum beruht hier darin, dass PETER Teile von formähnlichen Entwicklungsstadien homologisiert, obwohl die betreffenden Formen als Ganzes überhaupt nicht vergleichbar sind, da ihnen ein gemeinsamer Bauplan für irgend eine systematische Kategorie abgeht. So werden von PETER als homolog hingestellt die Gastrulæ eines Cœlenteraten (*Aurelia*), eines Wurmes (*Phoronis*) und eines Leptocardiers (*Branchiostoma*). Auf einem folgenden Stadium ist nun bei *Phoronis* zwischen den beiden primären Keimblättern bereits Mesenchym aufgetreten, bei *Branchiostoma* in einem koordinierten Stadium Mesoderm, Chorda dorsalis und Neuralrohr. Es entsteht so für PETER die Frage «Was ist von den innerhalb des Ektoderm liegenden Gebilden homolog? Der ganze Inhalt oder nur die Anlagen des Darmkanals?» PETER glaubt, dass weil Mesoderm und Chorda dorsalis gegenüber *Aurelia* «Neubildungen» seien, eine Homologisierung dieser Teile mit irgend welchen Partien der *Aurelia* nicht möglich sei. Dagegen wären nun Darmentoderm von *Phoronis* und *Branchiostoma* dem Entoderm der *Aurelia* homolog. PETER spricht daher von einer «Änderung der Homologie»: «Wir müssen also in unserem Fall einen Wechsel in der Homologie eintreten lassen: die eingestülpten Zellmassen der Gastrulæ sind einander homolog, wie später auch die Auskleidung des Darmkanales, aber die Homologieen sind eben nicht die gleichen» (PETER 1938). «Sobald die Neubildung sichtbar geworden ist, muss ein Umschlag in der Homologie eintreten» (PETER 1922). Die subjektive Prägung des PETER-schen Homologiebegriffes gesteht dieser selbst mit den Worten: «Wir

müssen... einen Wechsel in der Homologie eintreten lassen» (von mir hervorgehoben). Logisch ganz unhaltbar ist die Auffassung von einem Umschlag der einen «Homologie» in die andere. (Was erkenntniskritisch denkbar wäre, ist nur ein Wechsel im Umfang der Materialien, welche im Verhältnis der Homologie zueinander stehen.) Die Fruchtbarkeit der embryologischen Forschung wird so indirekt verneint. PETER (1938) zeigt das selbst am Beispiel der Choanen an *Amphibien* und *Amnioten*: « Ohne Zweifel besassen die Ahnen der ersten vor der Ausbildung ihrer freien Larvenstadien bereits primitive Choanen, die wie bei *Fischen* und *Amnioten* im Ektoderm der Mundbucht lagen. Sie waren einander also homolog ». Im Anschluss an die Feststellung, dass aber bei den modernen *Amphibien* die Choanen im Entoderm gebildet werden, berichtet PETER: « Ich bin jetzt der Ansicht, dass diese abweichende Entstehung als cenogenetisches Moment die Homologie des erwachsenen Zustandes nicht beeinflussen darf. Die Amphibien haben die primitive Choane von ihren Vorfahren ererbt, sie ist also homolog derjenigen anderer Wirbeltiere. Verändert ist nur ihre Anlage: diese ist also in der Reihe der Wirbeltiere nicht homolog ». PETER sieht sich genötigt, den Satz von der ontogenetischen Präzedenz der Homologie (pag. 25) abzulehnen. Er ist der Meinung, dass für die Erkenntnis der Homologie die prospektive Bedeutung der betreffenden Teile ohne Belang sei. Um das zu zeigen, geht er aus von den beiden ersten Blastomeren des *Tritonkeimes*. Von diesen hat jede dieselbe prospektive Potenz, weil sie im Prinzip zur Bildung einer Ganzlarve befähigt ist. Infolgedessen seien bei allen Keimen die beiden ersten Blastomeren homolog. Nun ist allerdings festgestellt, dass aus der einen Blastomere meist die Rückenseite, aus der anderen die Bauchseite entsteht, während in einem geringeren Prozentsatz die eine Blastomere die linke, die andere dagegen die rechte Hälfte liefert. PETER folgert nun, dass doch nicht die Bauchseite des einen Keimes einer Symmetriehälfte des anderen Keimes homolog sein könne. Da also zwei Blastomeren zwar homolog wären, nicht aber das, was aus ihnen wird, so wäre durch dieses Beispiel die Unhaltbarkeit des Homologiebegriffes in der Ontogenese aufgezeigt ! Tatsächlich aber kann von einer Homologie der genannten Blastomeren gar keine Rede sein. Der Fehler des PETER'schen Gedankenganges liegt hier offensichtlich in der meristischen Denkweise. Denn wenn,

entsprechend der prospektiven Potenz der beiden Blastomeren, zwei Keime entstehen, dann sind eben an die Stelle einer Ganzheit, zwei Ganzheiten getreten, und die Stellung der einzelnen Blastomere im Ganzen hat sich damit verändert. Dort bildet die einzelne Blastomere vom Zweierstadium einen Teil, hier aber das Ganze. Die Blastomere des gewöhnlichen Zweiblastomerestadium ist homolog einem Teil jener Blastomere, welche den ganzen Keim gestaltet, und eine Blastomere des Zweierstadium, welche die ventrale Körperpartie aus sich hervorgerufen lässt, ist homolog 2 halben Blastomeren zusammen bei einem solchen Zweierstadium, welches aus jeder Blastomere je eine Symmetriehälfte entwickelt. Massgebend für die Homologie ist also die konkrete prospektive Bedeutung im Bauplan des *Ganzen*.

Schon 1870 hatte GEGENBAUR den Begriff der Homologie, oder wie er sich ausdrückt, der « *speziellen Homologie* » weiter gegliedert in « *komplette Homologie* » und « *inkomplette (partielle) Homologie* ». Die komplette Homologie besteht nach GEGENBAUR, wenn ein Organ im Verhältnis zu einem anderen jenem fehlende Teile mit umfasst oder umgekehrt. NÄF hat 1926 die beiden Termini als überflüssig verworfen mit der Begründung, dass es eine teilweise oder partielle, inkomplette Homologie gar nicht gebe. Obwohl diese Bemerkung an sich zutrifft, möchte ich doch an den GEGENBAUR'schen Bezeichnungen festhalten, denn sie sind ja nicht wörtlich aufzufassen, indem der Charakter des Partiellen gar nicht der Homologie als solcher zugesprochen wird. Die Berechtigung der GEGENBAUR'schen Bezeichnungen sei an einem Beispiel erläutert:

Bei den primitiven *Stegocephalen* besteht der Schultergürtel aus einer linken und einer rechten Skeletspange, von denen eine jede ein dorsales und ein ventrales Stück zeigt. Das dorsale Element ist die Pars scapularis, das ventrale die Pars coracoidea. Die Homologie dieser Teile mit den entsprechend bezeichneten der Fische steht ausser Zweifel. Innerhalb der *Stegocephalen* macht sich aber eine Differenzierung geltend, indem bei den fast reptilhaften Vertretern wie *Cacops* (WILLISTON) und anderen an Stelle des einen ventralen Knochenstückes deren zwei, ein vorderes und ein hinteres, auftreten. Von diesen wird das hintere wiederum als *Coracoid* (BROOM), das vordere dagegen als *Procoracoid* (BROOM) bezeichnet. Beide zusammen sind dem einzigen ventralen Element

primitiverer Formen homolog. Bei den frühmesozoischen *Anomodontiern*, die durch Vertreter wie *Seymouria* (BROILI) eng mit den *Stegocephalen* verbunden sind, kommen in der Regel ebenfalls zwei ventrale Gürtelstücke vor. Es lassen sich aber innerhalb dieser Ordnung in Bezug auf die Ausbildung von Procoracoid und Cora-

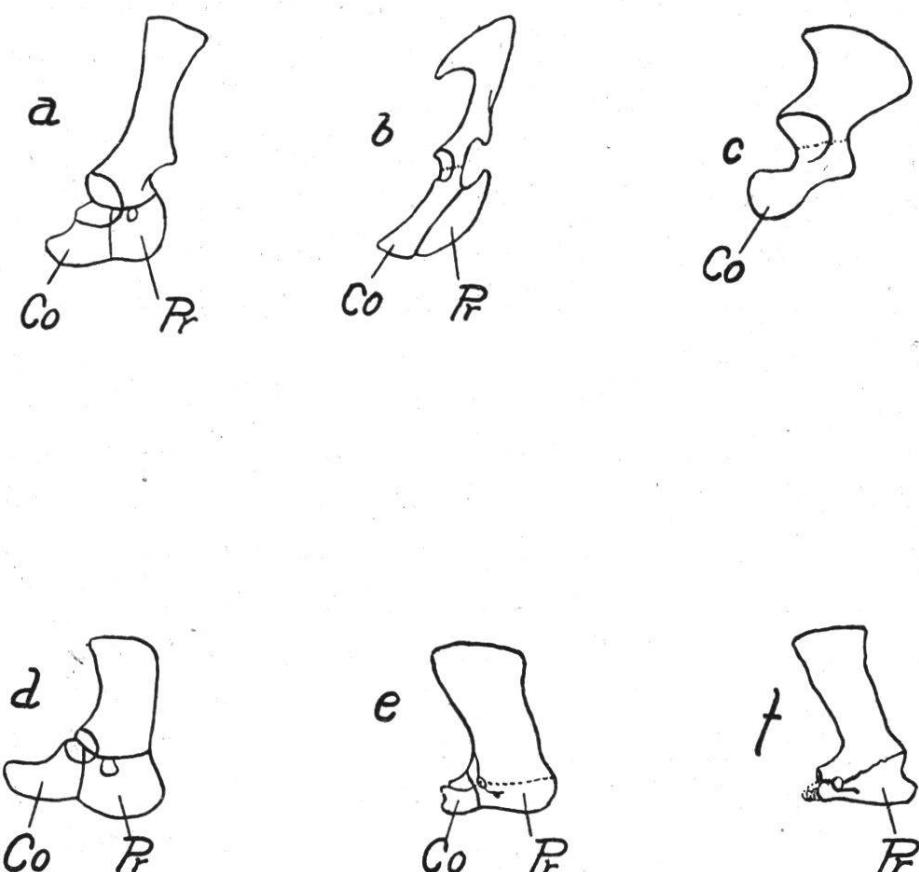


Fig. 1. — Schultergürtel von: a. *Dicynodon* sp.; b. *Ornithorhynchus anatinus* Shaw; c. *Trichosurus vulpecula* Kerr; d. *Procolophon trigoniceps* Owen; e. *Ophiacodon mirus* Marsh; f. *Varanosaurus brevirostris* Williston (e nach Williston, die übrigen Figuren nach Broom).

Pr. = Procoracoid (Broom).

C = Coracoid (Broom).

coid zwei Formenreihen aufstellen. Die eine führt mit zunehmender Säugerähnlichkeit zur völligen Reduktion des Procoracoid, die andere dagegen mit zunehmender Reptilhaftigkeit zum Verlust des Coracoid (Fig. 1). Das bei sehr primitiven Säugern noch selbständige Coracoid ist also dem Coracoid höherer Stegocephalen offenbar homolog; die ganze ventrale Platte des primären Schultergürtels recenter Reptilien ist homolog dem Procoracoid gewisser höherer Stegocephalen. Beide Teile aber, ventraler Gürtelteil der Reptilien sowohl als der Säuger, sind für sich partiell (inkomplett) homolog der Pars coracoidea der primitiven Stegocephalen.

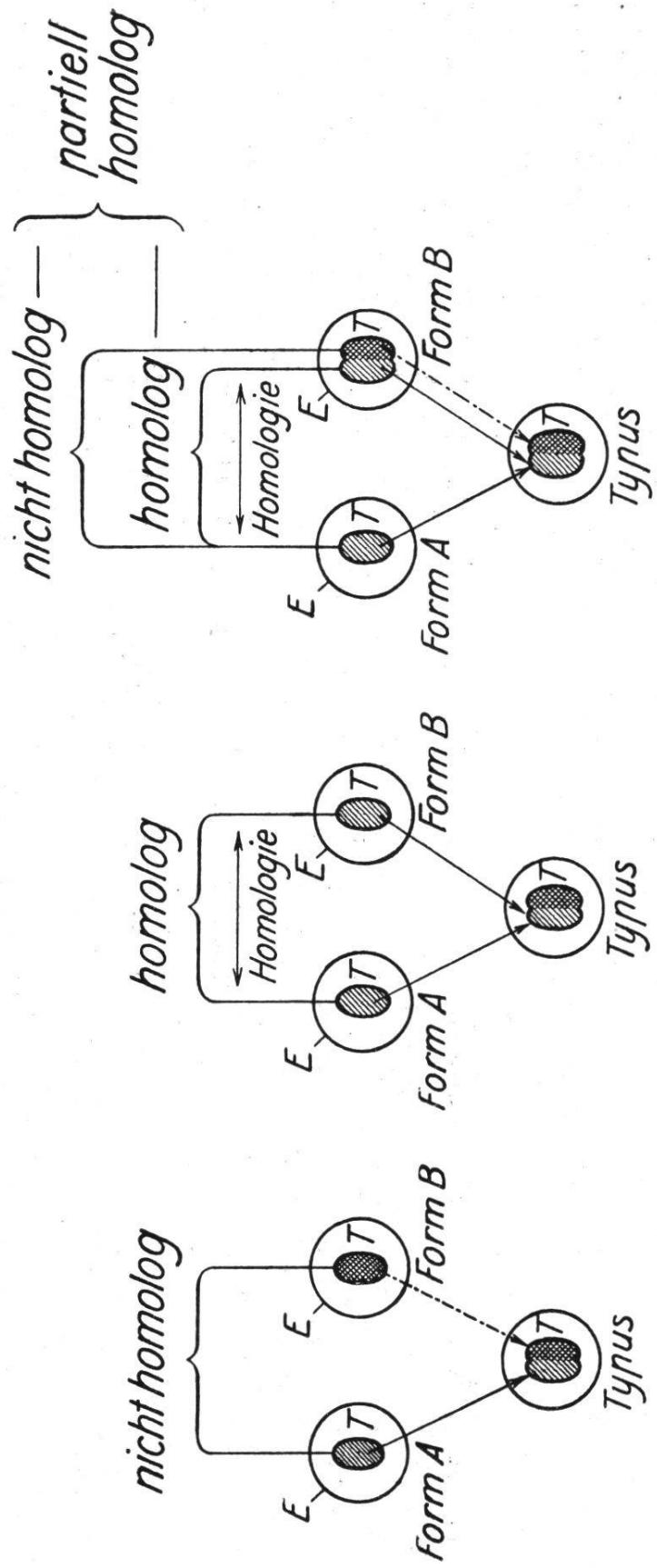


Fig. 2. — Schema zur Erläuterung des Homologiebegriffes. Jeder Kreis (*E*) bedeutet die Einheit des Bauplanes in den verschiedenen Organismen (Form A und Form B) wie auch in einem ihnen zu Grunde liegenden Typus (Grundform). Die verglichenen einheitlichen Teile (*T*) (Bauelemente) sind schraffiert dargestellt; soweit sie homolog sind, ist die Art der Schraffierung identisch. Übereinstimmende Beziehungen der Formen A und B zum Typus sind durch gleichartige Pfeile dargestellt, die Relation der Homologie wird durch Doppelpfeile veranschaulicht.

Will man also die Homologie zwischen einem separaten Teil eines Organismus und einer nicht separaten Partie eines Teiles von einem anderen Organismus ausdrücken, so kann dies nur im Sinne der partiellen (inkompletten) Homologie GEGENBAUR's geschehen. Natürlich handelt es sich aber, wie bereits angedeutet wurde, nicht um einen unvollständigen, inkompletten Zustand der Homologie selbst. Denn der Terminus «*inkomplett*» bezieht sich lediglich auf gewisse Elemente des Bauplanes; es soll ja nur gesagt sein, dass ein Bauelement des einen bloss einer Partie, also nicht dem *completten* Ganzen, eines Bauelementes von einem andern Organismus homolog sei. Der Unterschied zwischen totaler und partieller Homologie ist also bloss eine *distinctio rationalis*, ist gedanklicher Natur, und nicht in der Realität der Homologie selbst begründet (Fig. 2).

Dass der Begriff der *imitatorischen Homologie* GEGENBAURS (1898) auf irrtümlichen Voraussetzungen beruht, ist von NÄF gezeigt worden. Die logische Consequenz hievon hat NÄF (1931) in folgenden Lehrsatz gefasst: «Wenn aus einer Mehrzahl in Bau und allgemeiner Zuordnung völlig gleichartiger Materialeinheiten bei einer Gruppe von Organismen einzelne zur Gesamtheit der übrigen Teile nachträglich spezielle Beziehungen und eine spezifische Form erhalten, so sind die aus ihnen entstehenden Gebilde unabhängig von der sich scheinbar ergebenden Homologie (Seriennummer) dieser nachträglich modifizierten Materialeinheiten, nämlich ganz und gar im Hinblick auf das Ganze homolog zu setzen» (z. B. Wirbel, Spinalnerven, Myomere usw.).

JAKOBHAGEN (1924) bemerkt mit Recht, dass das dringende Bedürfnis bestehe, «die Definition eines Grundbegriffes unserer Wissenschaft nicht an die Descendenztheorie gebunden zu sehen». Seine cum grano salis zutreffende Homologiedefinition lautet daher: «Organe, die in einem Bauplan oder dessen Grundbestandteilen denselben Bestandteil verkörpern, nennen wir, unbekümmert um etwaige Form- und Funktionsunterschiede, homolog.»

Dagegen erscheint der JAKOBHAGEN'sche Begriff der *Kathomologie* logisch unbegründet. Die Verhältnisse, welche ihm zu Grunde liegen, sind jene der GEGENBAUR'schen «partiellen» oder «inkompletten» Homologie. JAKOBHAGEN geht dabei offenbar von der irrigen Auffassung aus, dass die planmässige Kategorie der

Homologie selbst verschiedene Grade aufweisen könne, und deshalb dem höchsten Grad der «vollständigen» Homologie, die JAKOBSHAGEN *Orthomologie* nennt, tiefere Grade derselben, die *Kathomologie*, gegenüberzustellen seien. Aber wie gezeigt wurde, kann das Attribut des Partiellen oder Inkompletten niemals die Homologie selbst betreffen. Teile, welche innerhalb ein und demselben Organismus nach gewissen geometrischen Gesichtspunkten in übereinstimmender Weise dem Ganzen zugeordnet sind, nennt man am besten *intraindividuell planähnlich* oder *homonom*. Die intraindividuelle Planähnlichkeit oder *Homonomie* ist leider von GEGENBAUR unter seinen Begriff der Homologie gestellt und als *allgemeine Homologie* bezeichnet worden. JAKOBSHAGEN nennt sie nicht weniger unglücklich *promorphologische Homologie*. Die Homonomie umfasst vor allem jene Verhältnisse der geometrischen Grundformen, wie sie durch die Bilateralität, die Metamerie und die Paramerie gegeben sind, d. h. also jene Beziehungen von Teilen innerhalb ein und demselben Individuum, welche als Homotypie (antimer-homonome Teile) und Homodynamie (metamer-homonome Teile) und Paramerie (paramer-homonome Teile) bezeichnet werden. Soweit homologe Teile verschiedener Organismen bei den betreffenden Formen in den Rahmen der Homonomie fallen, könnte man sie im Anschluss an NÄF *antimer-homolog*, *metamer-homolog* und *paramer-homolog* nennen. Ganz allgemein aber möchte ich sie als *homonom-homolog* bezeichnen. Aber wiederum handelt es sich so wenig wie bei der partiellen Homologie um eine accidentelle Eigenschaft der planmässigen Fundamentalkategorie selbst, sondern, was die Homologie anbelangt, lediglich um eine gedankliche Unterscheidung, bezogen auf die besondere Einordnung der verglichenen homologen Teile in die geometrischen (promorphologischen) Grundformen der betreffenden Vergleichsobjekte. Es ist aber sofort zu bemerken, dass durch die Übereinstimmung homologer Teile im Rahmen der Homonomie eine besondere Kategorie von Übereinstimmungen der Baumerkmale vorliegt: die planmässige Kategorie der promorphologischen Beziehungen. Homonom-homologe Teile drücken also einen besonderen Sachverhalt aus: er besteht darin, dass diese Teile einander zumindest in doppelter Weise entsprechen, denn sie sind 1. homolog, d. h. sie nehmen im Hinblick auf das Ganze die gleiche Position ein in einer gemeinsa-

men Grundform, dem Typus, und sie sind 2. in übereinstimmender Weise gewissen allgemeinen geometrischen Beziehungen des Organismus, namentlich gewissen Symmetrieverhältnissen, eingeordnet. Je nach dem entsprechen sie in übereinstimmender Weise der Paramerie, der Homodynamie, der Homotypie oder einem anderen noch nicht näher untersuchten geometrischen Prinzip. Wenn auch praktisch in den weitaus meisten Fällen homologe Gebilde gleichzeitig homonom-homolog sind, so ist das doch bei weitem nicht immer der Fall. So sind die Lateralaugen und die Parietalaugen der Wirbeltiere wohl homolog (HESCHELER) aber keineswegs manifestieren sie die planmässige Kategorie der promorphologischen Beziehungen, da ihr Verhalten gegenüber der Symmetrieebene (Medianebene) des Wirbeltierkörpers ein total verschiedenes ist; sie können also nicht als homonom-homolog angesprochen werden. NÄF hat nun (1931) die Auffassung vertreten, dass der Bauplan einer systematischen Kategorie nichts anderes sei als das, was man durch die graphische Darstellung der diagnostischen Merkmale dieser Gruppe, also durch das Diagramm, darzustellen pflegt (Blütendiagramme der Botaniker!). Er wäre daher materiell identisch mit der Diagnose. Dann würden aber alle jene Merkmale vom Typus (der Grundform) einer Gruppe, welche nicht gleichzeitig in der Diagnose derselben enthalten sind, ausserhalb des Bauplanes stehen. So wäre z. B. die Schwanzwirbelsäule des *Archæornis*, ein ausserordentlich bedeutsames Merkmal in der allgemeinen Grundform, dem Typus der *Vögel*, ausserhalb des Bauplanes dieser Klasse. Oder das typische Septum nasale in der Apertura nasalis externa der *Crocodiliden* würde, zwar tief im Typus dieser *Reptilfamilie* verankert, doch nicht von ihrem Bauplan erfasst werden. Dem ist aber entgegenzuhalten, dass alle typischen Merkmale einer Gruppe, auch wenn sie in der Mehrzahl der Einzelformen nicht vorhanden sind und daher ausserhalb der Diagnose stehen, da wo sie konkret ausgebildet, in die Ganzheit des Organismus und damit in sein planvolles Gefüge eingebaut sind. (Schwanzwirbelsäule des *Archæornis* als typisches Merkmal der Klasse der *Vögel*, 44-Zahl der Zähne in der Gebissformel bei verschiedenen *Plazentaliern* als Merkmal, das dem Typus der *Plazentalsäuger* zukommt, 5-Zahl der Digate bei *Phenacodus* als typenhaftes Merkmal der Ordnung der *Ungulaten* usw.) Hieraus

ergibt sich, dass der Begriff des Bauplanes auf den Typus und nicht auf die Diagnose der betreffenden Kategorie zu beziehen ist. Wir müssen daher JAKOBSHAGEN insofern beipflichten als er die «Art der Planmässigkeit» an Typen untersucht (1925).

Obwohl schon im Jahre 1821 CARL ERNST VON BÆRS grundlegende Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Tiere erschienen war, ist man sich doch erst viel später ihrer Bedeutung inne geworden. Es handelt sich dabei um den Nachweis, dass die Embryonen der Wirbeltiere um so ähnlicher scheinen je jünger sie sind. Es röhrt dies daher, dass die Embryonen im Laufe ihrer Individualentwicklung schrittweise mehr und mehr vom Typus sich entfernen, weshalb die Embryonalzustände typischer sind als die «definitiven». Man erkannte, dass Teile die auf einem bestimmten Embryonalstadium als durchaus homolog sich erweisen, nachträglich ihre Lagebeziehung zum Ganzen derart ändern können, dass, wenn wir nicht jene Stadien hätten, ihre Homologie niemals nachzuweisen wäre. Homologe Organe von adulten Formen können ein durchaus verschiedenes morphologisches Verhalten darbieten, obgleich ihre Embryonalanlage in Form und Lage sich entsprechen. Da aber ein Embryonalstadium gegenüber einem nachfolgenden typischer ist, d. h. dem Typus näher steht, und alle nachfolgenden Stadien als Abänderungen des typischeren zu verstehen sind, ist es klar, dass wenn Organe auf einer Entwicklungsstufe als homolog erkannt sind, sie auch im Laufe aller nachfolgenden Umwandlungen homolog bleiben. Es ist dies der Inhalt dessen was ich im Anschluss an NÄFS Ausführungen (1919) bezeichnet habe als den *Satz von der ontogenetischen Präzedenz* der Homologie (KÄLIN 1936):

Teile die auf einem Stadium der Ontogenese als homolog erkannt sind, bleiben auch im Laufe aller nachfolgenden Umwandlungen homolog. Der Satz ist übrigens die logische Konsequenz von NÄFS «Gesetz» der konservativen Vorstadien, welches besagt: «Soweit die Gestaltungsverhältnisse eines ontogenetischen Stadiums, die des nachfolgenden körperlich hervorbringen, bleiben sie hinter diesem im Verlauf phylogenetischer Abänderungen der typischen Ontogenese mehr oder weniger zurück, sind also konservativer als diese». Zum ersten mal ist dieses «Gesetz» übrigens ausgesprochen worden durch J. MÜLLER (1864) mit den Worten: «Embryonen und

Jugendzustände verschiedener Tiere nähern sich um so mehr dem gemeinsamen Typus, je jünger sie sind ».

Die Epoche der idealistischen Morphologie betrachtete den Bauplan losgelöst von aller Umweltsbezogenheit. Er war ihr lediglich Ausdruck der Form, der Form an sich. Die naiv-phylogenetische Epoche wiederum sah im Bauplan nur einen Querschnitt aus dem raumzeitlichen Kontinuum eines endlosen Werdens. Die erste Betrachtungsweise ist zwar methodologisch korrekt, aber wegen ihrer Abstraktheit und Einseitigkeit unfruchtbar. Die zweite Betrachtungsweise gründet sich auf Prämissen, die heute unhaltbar geworden sind. Aus dieser kritischen Situation heraus geriet die Morphologie, und namentlich die vergleichende Anatomie in weiten Kreisen in Misskredit. Aber seit geraumer Zeit hat die Morphologie wiederum an Ansehen gewonnen, denn mehr oder weniger gleichzeitig aus verschiedenen Gesichtspunkten heraus wurde jener neue Weg gefunden, der vor allem durch BENNINGHOFF, BLUNTSCHLI, PORTMANN, durch die Schule von BÖKER und andere vertreten wird. Es ist *die ganzheitliche Betrachtung der organismischen Gestalt in ihren wechselseitigen Beziehungen zu Funktion und Umwelt*. Sie führt zum BÖKER'schen Begriff der *anatomischen Konstruktion* und ist real begründet in der Verschränkung von Form, Funktion und Umweltsbezogenheit. In der anatomischen Konstruktion manifestiert sich also die Ganzheit morphologischer, funktioneller und ethologisch-ökologischer Faktoren. «Biologisch-anatomisches Denken ist Ganzheitsdenken» (BÖKER 1935). Praktisch, d. h. in der wissenschaftlichen Untersuchung, wird jede anatomische Konstruktion auf Teile beschränkt, welche in engerer funktioneller Korrelation stehen. Von anderen Teilen wird abgesehen. So ist etwa bei der anatomischen Konstruktion des Flugapparates der Vögel namentlich von Skelett, Muskulatur und Befiederung des Flügels, sowie von der Ausbildung des Brustschulterapparates die Rede. Von anderen Teilen wird weitgehend abstrahiert. Aber streng genommen umfasst jede anatomische Konstruktion den ganzen Organismus, indem beim ganzheitlichen organismischen Gefüge jeder Teil jeden andern irgendwie beeinflusst und umgekehrt von der «Summe» aller andern Teile beeinflusst wird. Die verschiedenen anatomischen Konstruktionen des gleichen Organismus entsprechen daher unterschiedlichen funktionellen (inklusive ökologisch-ethologi-

schen) Gesichtspunkten, vergleichbar den verschiedenen Panoramen, welche von ein und derselben Landschaft aus verschiedenen geographischen Positionen entsprechend zahlreiche und unterschiedliche Bilder geben, je nachdem diese oder jene Komponenten oder Gruppen des Ganzen im Vordergrunde stehen. In seiner «vergleichend-biologischen Anatomie der Wirbeltiere» gibt BÖKER (1935) folgende Definition: «Eine Konstruktion setzt sich zusammen aus Konstruktionsteilen, deren gemeinsames Funktionieren den Ablauf einer bestimmten Lebensäußerung und das Angepasstsein an bestimmte Umweltfaktoren ermöglicht.» Eine bestimmte anatomische Konstruktion setzt sich zusammen aus Konstruktionsteilen, welche in bestimmter Lagebeziehung zum Ganzen stehen. Für ein und dieselbe anatomische Konstruktion verschiedener Arten besteht daher Homologie der w e s e n t l i c h e n Konstruktionsteile. Aber für eine bestimmte Funktion genügt die Existenz, das Dasein der betreffenden Konstruktionsteile keineswegs; vielmehr ist dazu auch eine spezifische Eigenform der Konstruktionssteile unerlässlich (Planmässige Kategorie der spezifischen Eigenform). Auch Übereinstimmungen anderer planmässiger Kategorien sind notwendig. Bei den Unterschieden der verschiedenen anatomischen Konstruktionen am Kauapparate der Säuger handelt es sich hauptsächlich um Unterschiede der Eigenform (namentlich der Backenzähne, der Kieferknochen, Kaumuskeln usw.). Die anatomische Konstruktion des Fledermausflügels, der Grabschaukel beim Maulwurf, der *Chiromys*-Suchhand, des Giraffenhalses usw. wird wesentlich durch die Eigenform der betreffenden Teile mitbestimmt. Die oben gegebene Definition von BÖKER darf also dahin präzisiert werden, dass die Homologie und andere planmässige Kategorien (z. B. am Skelett namentlich diejenige der spezifischen Eigenform) für die anatomische Konstruktion von entscheidender Bedeutung sind. Nun sind zweifellos viele Merkmale des Organismus als Ausdruck bestimmter Funktionen zu deuten. UEXKÜLL nennt sie deshalb «Leistungszeichen», d. h. Zeichen des «Funktionsplanes», und stellt sie in Gegensatz zu den Baumerkmalen (Bauzeichen). Dies ist indessen nicht zulässig, denn sie bilden auch integrierende Faktoren von Bauplänen. So sind gewisse morphologische (inclusive histologische) Differenzierungen der Blutgefäße bei Wirbeltieren «Leistungszeichen», die auf die

Funktion des Blutbehälters hinweisen — aber gleichzeitig Bestandteil des Bauplanes der Wirbeltiere. Und im Rahmen niederster systematischer Kategorien, namentlich der Art, sind Bauplan und Funktionsplan derart in Deckung, dass sie in weitem Umfang verschiedene Seiten desselben Sachverhaltes repräsentieren. Unter den « Leistungszeichen » sind die Eigenformen der Teile besonders wichtig. Seit OWEN werden entsprechende Teile des « Funktionsplanes » verschiedener Organismen als analog bezeichnet; sie stehen im Verhältnis der Analogie. Bei zwei Vertretern ein und derselben anatomischen Konstruktion sind daher die in der Konstruktion einander entsprechenden Teile gleichzeitig homolog und analog. (In allen Fällen, in denen eine Übereinstimmung von Bau- und Leistungszeichen vorliegt, spricht A. MEYER (1928) von Organtypologie und bezeichnet das Verhältnis als typologische Äquivalenz). Sind die Bestandteile der verglichenen anatomischen Konstruktionen in mehr oder weniger weitem Umfange homolog, dann können die Funktionen in engerem Zusammenhang stehen und mehr oder weniger ähnlich oder gar wesentlich gleich sein. Man kann sie in solchen Fällen zweckmäßig als eine *Konstruktionsgruppe* zusammenfassen. Zwischen den Konstruktionen einer Gruppe gibt es in weitem Umfang fliessende Übergänge, welche durch Formenreihen belegt werden! (z. B. die von BÖKER aufgestellten Formenreihen der verschiedenen Konstruktionen des Flugapparates). Wenn umgekehrt gleiche oder ähnliche Funktionsprobleme durch weitgehend verschiedene anatomische Konstruktionen gelöst worden sind, kann von parallelen Funktionen die Rede sein. Diese bilden eine *Funktionsgruppe* (Fig. 3). Die Analyse der Funktionsgruppen ist wesentlich ein physiologisches Problem und interessiert hier nicht weiter; die Konstruktionsgruppen aber sind Gegenstand der Morphologie.

Das vordere Extremitätskett der Fledermaus und jenes des Maulwurfs sind einander in globo homolog, aber die Eigen-  
gestalt der Teile ist weitgehend verschieden: dort in die Länge  
gestreckte schlanke Elemente des Autopodium; hier im Verhältnis  
zur Breite ausserordentlich kurze Teile. Die verschiedenen Eigen-  
gestalten der Teile (beim Skelett namentlich die Proportionen und  
das « Relief ») imponieren also hier als « Leistungszeichen »; sie  
zeigen im angeführten Beispiel das Gegensätzliche der anatomischen  
Konstruktion von Flugapparat und Grabschaufel aus homologen

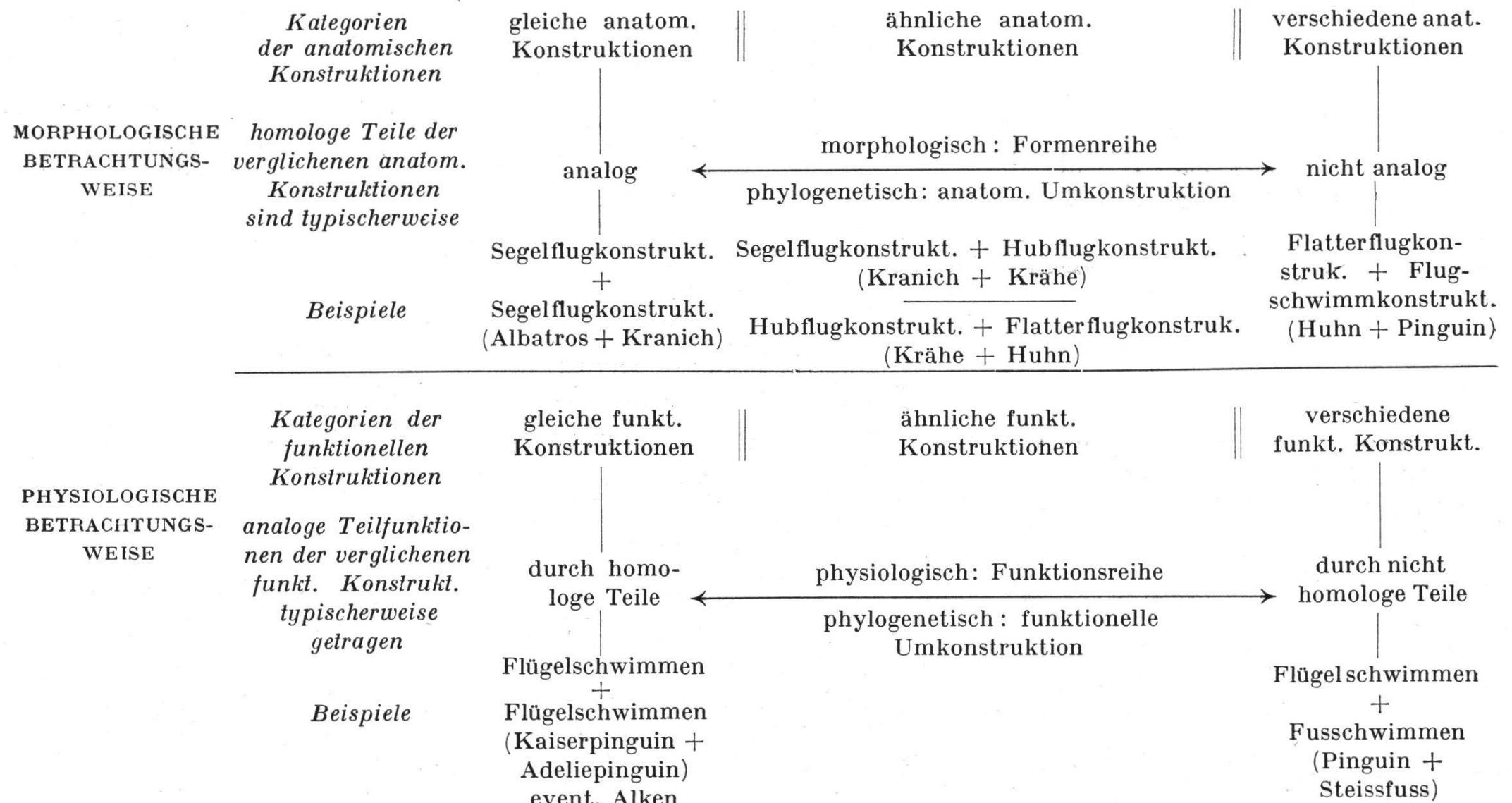


Fig. 3. Schema der Beziehungen gleicher und verschiedener anatomischer Konstruktionen untereinander und zu funktionellen Konstruktionen. Die Pfeile deuten Formenreihen oder Funktionsreihen und Umkonstruktionen an.

Elementen. Die Ergründung der Homologien erhält also in der anatomischen Konstruktion eine besondere Auswertung; sie ist Vorbedingung für die Erfassung der anatomischen Konstruktionen, für ihre gegenseitige Abgrenzung und schliesslich zur Erfassung der morphologischen Gesetzmässigkeiten, welche die anatomischen Konstruktionen beherrschen. Vergleichen wir z. B. die Konstruktionen der monaxonen Laufextremität bei den *Equiden*, den *Ratiten* und den *Marsupialia*, dann zeigt sich, dass trotz der unterschiedlichen Verschränkung von Bau- und Funktionsplan Gemeinsamkeiten vorliegen, welche für diese Konstruktionen gesetzmässig sind. Unter diesen gemeinsamen Zügen sind namentlich hervorzuheben: zahlenmässige Reduktion der Nebenzehen, Tendenz zur symmetrischen Ausbildung der letzteren beiderseits der Hauptachse, besondere Verfestigungen in den Verbindungen der übrigbleibenden Elemente, Verstärkung der Hauptachse, Verlängerung des Autopodium (Fig. 4).

Der individuelle (ontogenetische) und phylogenetische Funktionswechsel ist kürzlich für die Organe von STROHL gewürdigt worden (1934; 1938). Er gilt in erhöhtem Masse für die anatomischen Konstruktionen. Denn er ist das Resultat der «funktions-physiologischen Pluripotenz» aller Teile des Ganzen, die nur pro parte unter den Begriff des Organes fallen. Er erscheint cum grano salis um so grösser, je grösser die Komplikation innerhalb der zu betrachtenden Einheit der anatomischen Konstruktion tatsächlich ist. Es handelt sich hier um das Geschehen, welches BÖKER als *Umkonstruktion* bezeichnet hat. Sie bewirkt nichts anderes als den Funktionswechsel im Bereich der anatomischen Konstruktion. So wie durch Funktionswechsel ein neues Organ werden kann, so auch

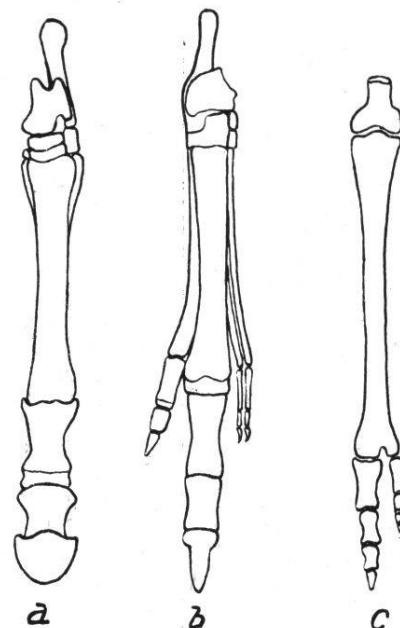


Fig. 4. — Das Autopodium der Laufextremitäten: a. der *Equiden* (*Equus caballus* L.) — b. der *Marsupialia* (*Macropus eugenii* Desm.) — c. der *Ratiten* (*Struthio australis* Gurn.). Die anatomische Konstruktion von a zeigt symmetrische Reduktion der Nebenzehen, in jener von b halten sich die 5. Zehe auf der einen, die 2. und 3. Zehe auf der anderen Seite die Waage. In der anatomischen Konstruktion von c ist die Reduktion der Nebenzehen stark asymmetrisch, so dass die 4. Zehe noch ziemlich gut ausgebildet erscheint, während die übrigen Nebenzehen fehlen. In a und c geht die Hauptachse durch die 3. Zehe, in b durch die 4. Zehe.

aus einer anatomischen Konstruktion eine andere, ohne dass hiebei die Homologien der Teile berührt werden müssen. Im Begriff des Organes ruht eine wesentliche Komponente die, wie STROHL (1938) mit Recht hervorhebt, funktioneller Natur ist; dasselbe aber gilt für die anatomische Konstruktion. Dafür, dass ein solcher Funktionswechsel auch ontogenetisch und im Bereich des adulten Organismus stattfinden kann, hat STROHL (1938) neuerdings interessante Beispiele gegeben. Sie liessen sich beliebig vermehren: Funktionswechsel der Federpapillen beim Übergang vom Neoptil zum Teleoptil, Funktionswechsel der Schwimmblase der Dipnoi, Funktionswechsel der Flügel bei den *Alcæ* und gewissen Sturmtauchern (*Puffinus*) usw.

Die Methodik der «vergleichend biologischen Anatomie» besteht im Vergleichen der Vertreter einer *Konstruktionsgruppe* und im Vergleichen der Funktionen jener Vertreter, wobei der Begriff der Konstruktionsgruppe je nach der Fragestellung sehr verschieden weit gefasst sein kann. (BÖKER spricht zwar vom Vergleich der Vertreter einer *Funktionsgruppe* und versteht unter einer solchen die Zusammenfassung aller biologischen Typen einer bestimmten Funktion. So bilden der passive Gleitflug eines Eichhörnchens, der aktive Flug der Chiropteren, die verschiedenen Flugtypen der Vögel usw. biologische Typen, die alle zur Funktionsgruppe «Fliegen» gehören. Doch entspricht die Aufstellung von Funktionsgruppen einem wesentlich physiologischen Gesichtspunkt. Da aber in der von BÖKER vertretenen Arbeitsrichtung unbeschadet aller funktioneller Gesichtspunkte das Morphologische im Zentrum der Fragestellung steht und aus seiner Leistung im Rahmen des Ganzen erst einem tieferen Verständnis erschlossen werden soll, so bilden auch in den BÖKER'schen Arbeiten die Gruppen der Konstruktionen das Untersuchungsmaterial. Er vergleicht dabei eben die anatomische Reihe und die biologische Reihe einer Konstruktionsgruppe.) Eine «biologische Reihe» besteht dabei aus verschiedenen graduell abgestuften Umweltsbezogenheiten ethologisch-ökologischer Faktoren oder aus Funktionen einer Funktionsgruppe. Sie wird z. B. dargestellt durch die unterschiedlichen biologischen Typen des Vogelfluges: Flatterflug, Hubflug, Schwirrflug, statischer und dynamischer Segelflug. Die graduelle Abstufung kommt hier in der Tatsache zum

Ausdruck, dass die genannten Typen in der gleichen Reihenfolge eine fortschreitende Steigerung der Leistung (Lokomotion in der Luft) zum Ausdruck bringen. Die «anatomische Reihe» BÖKERS ist eine Formenreihe im gewöhnlichen Sinne des Wortes, wobei sich diese nicht bloss auf ein Organ bezieht, sondern eben auf eine ganze anatomische Konstruktion, deren Rahmen praktisch allerdings mehr oder weniger willkürlich abgegrenzt wird. So ergibt sich, dass biologische und anatomische Reihen parallel verlaufen müssen, denn in der Korrelation von Form und Leistung ist das vorausgesetzt. Aus dem Vergleich der parallelen biologischen und anatomischen Reihen aber erkennen wir erst die Zweckmässigkeit der Konstruktionen selbst wie ihrer Umbildungen. Erst durch diesen Vergleich erfassen wir den Lebenssinn der anatomischen Konstruktion, so dass die letztere in unserer Erkenntnis zu einem Sinngefüge wird.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Die ontogenetische Entwicklung lässt uns den Organismus erkennen als ein *ganzheitliches Gefüge* von *aktuellen* und *potentiellen Gestaltungsfaktoren*, welches in der primären Einheit des Keimes sich epigenetisch entwickelt, und zwar derart, dass die potentiellen Faktoren schrittweise in aktuelle übergeführt werden.

2. Die Wirkungsweise der Gene erlaubt die Auffassung, dass sie im Rahmen eben jenes ganzheitlichen Gefüges individuell vertretbare Faktoren sind, die wir durch ihre Potentialität, d. h. durch den Rahmen ihrer phänotypischen Gestaltungsmöglichkeiten, charakterisieren können.

3. Der *Bauplan* ist ein *ganzheitlicher Begriff* und hat nur Sinn im Hinblick auf eine *bestimmte* systematische Kategorie. Er bezieht sich auf den *Typus*, und nicht auf die Diagnose der letzteren.

4. In der Übereinstimmung von Bauelementen im Rahmen eines gemeinsamen Bauplans verschiedener Organismen werden folgende wichtigste *planmässige Kategorien der Morphologie* unterschieden:

- a) Die *Homologie*. Sie ist die planmässige Fundamentalkategorie, denn in ihr sind alle anderen planmässigen Kategorien begründet.
- b) Die *planmässige Kategorie der speziellen Lagebeziehung*.
- c) » » » » *histologischen Differenzierung*.
- d) » » » » *cytologischen Differenzierung*.
- e) » » » » *spezifischen Eigenform*.
- f) » » » » *Zahl*.
- g) » » » » *promorphologischen Beziehungen*.

5. Jedes morphologische Merkmal ist eine Funktion von einem oder mehreren Bauplänen auf die es bezogen werden kann.

6. Ein und dasselbe Merkmal kann in einer morphologischen Betrachtung Baumerkmal oder Einpassungsmerkmal sein, je nach der Kategorie, auf die es bezogen wird.

7. Organe, welche auf einer Entwicklungsstufe des Keimes als homolog erkannt werden, bleiben auch im Laufe aller nachfolgenden Umwandlungen homolog. (*Satz von der ontogenetischen Präzedenz der Homologie*; KÄLIN 1935.)

8. Die Begriffe von Homologie und Formenreihe sind rein formaler Natur; ihre Übertragung ins Genetische entspricht einer Theorie, welche die begrifflichen Grundlagen der Morphologie nicht berühren darf.

9. Auch der Begriff der anatomischen Konstruktion ist ganzheitlich. Der Begriffsinhalt einer anatomischen Konstruktion wird ausser der Homologie auch noch durch andere planmässige Kategorien bestimmt (z. B. beim Skelett namentlich durch die Kategorie der spezifischen Eigenform).

10. In ein und derselben anatomischen Konstruktion sind die homologen Teile auch analog.

11. In parallelen anatomischen Konstruktionen ist das wesensgleiche Funktionsproblem in verschiedener Weise gelöst worden (Die homologen Teile paralleler anatomischer Konstruktionen haben teilweise verschiedene « Leistungszeichen ».)

12. Die Homologienforschung erhält in den anatomischen Konstruktionen eine neue Bedeutung; sie ist zur Erfassung der letzteren und zur Feststellung von Gesetzmässigkeiten bestimmter Konstruktionsgruppen unerlässlich.

13. Die Homologisierung von embryonalen Teilen bezieht sich auf die prospektive Bedeutung im Bauplan des Ganzen.

14. Im Gegensatz zu anderen Ausführungen ist an der GEGENBAUR'schen Gegenüberstellung von partieller (inkompletter) und totaler (kompletter) Homologie festzuhalten. Der Unterschied liegt aber nicht in der Homologie selbst begründet, sondern ist in Bezug auf diese nur gedanklicher Natur.

## LITERATUR

- BENNINGHOFF, A. 1931: Die Anatomie funktioneller Systeme. Morphol. Jahrb., Bd. 65.
- BERTALANFFY, L. 1928: Kritische Theorie der Formbildung. Berlin.
- BLUNTSCHLI, H. 1936: Schädel und Gebiss in ihren funktionellen Beziehungen. Schweiz. Med. Jahrb.
- BÖKER, H. 1933: Was sind anatomische «Eigenschaften» usw. Forsch. u. Fortschr. Jahrg. 9.  
— 1935: Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Jena.
- BROOM, R. 1912: The Morphology of the Coracoid. Anat. Anz. Bd. 41.
- COLUCCI, 1891: Sulla rigenerazione parziale dell'occhio nei Tritoni. Mem. Acad. Bologna, Bd. 1.
- DÜRKEN, B. 1936: Entwicklungsbiologie und Ganzheit. Berlin.
- GEGENBAUR, C. 1859, 1870: Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig, 1. Aufl., 2. Aufl.  
— 1898: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere usw. Leipzig.
- HERTWIG, O. 1906: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena.
- HESCHELER, K. 1929: Über die Sicherheit der Voraussage in der vergleichenden Morphologie. Verh. Naturf. Ges. Basel, Bd. 40.
- JAKOBSHAGEN, E. 1924: Begriff und Formen der morphologischen Homologie. Verh. Anat. Ges.  
— 1925: Zur Promorphologie und promorphologischen Homologie der Metazoen. Biol. Zentralbl., Bd. 45.  
— 1925: Allgemeine vergleichende Formenlehre der Tiere. Leipzig.  
— 1927: Zur Reform der allgemeinen vergleichenden Formenlehre der Tiere. Jena.
- JUST, G. 1930: Vererbung und Erziehung. Berlin.

- KÄLIN, J. 1933: Über den Homologiebegriff in der vergleichenden Anatomie. Bull. Soc. sc. nat. Fribourg. Bd. 31.
- 1935.: Über einige Grundbegriffe in der vergleichenden Anatomie und ihre Bedeutung für die Erforschung der Baupläne im Tierreich. Comptes-rendus du XII<sup>e</sup> Congrès international de zoologie, Lisbonne.
- LEBEDINSKY, N. G. 1925: Die Isopotenz allgemein homologer Körperteile des Metazoenorganismus. Abhandl. theoret. Biol., H. 22. Berlin.
- MEYER, A. 1928: Das Wesen der idealistischen Biologie und ihre Beziehungen zur modernen Biologie. Archiv f. Geschichte der Mathematik, der Naturwissenschaften und der Technik. Bd. 2.
- MÜLLER, F. 1864: Für Darwin. Leipzig.
- NÄF, A. 1913: Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. Ergebn. und Fortschr. Zool., Bd. 3.
- 1917: Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena.
- 1919: Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Jena.
- 1921-1928: Die Cephalopoden. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel. Berlin.
- 1923: a. Kritische Biologie und ihre Gliederung. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Bd. 68.
- 1923: b. Über systematische Morphologie und ihre Bedeutung für die Wissenschaft und Lehre vom Leben. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Bd. 68.
- 1926: Diskussion des Homologiebegriffes und seiner Anwendung in der Morphologie. Biol. Zentralbl., Bd. 46.
- 1927: Die Definition des Homologiebegriffes. Biol. Zentralbl. Bd. 47.
- 1931: Die Gestalt als Begriff und Idee. In: Handbuch d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere v. Bolk usw., Bd. 1, Berlin.
- 1933. Morphologie der Tiere. Handwörterb. Naturw. 2. Aufl. Bd. 7.
- NOVIKOFF, M. 1936: L'Homomorphie comme base méthodologique d'une morphologie comparée. Bull. de l'ass. russe pour les recherches scientifiques à Prague. Vol. 4, section des sciences naturelles et mathématiques. № 19.
- OWEN, R. 1847: Report on the Archetyp and Homologies of the Vertebrate Skeleton. Rep. 16. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. (Meeting gehalten 1848).
- PETER, K. 1922: Über den Begriff der Homologie und seine Anwendung in der Embryologie. Biol. Zentralbl., Bd. 42.
- 1938. Gastrulation und Homologie. Anat. Anz. Bd. 86.
- PORTMANN, A. und GERBER, A. 1935: Die embryonale Entwicklung des Ge-

- fieders und der Jugendzeichnung des Haubentauchers. Revue suisse de zoologie. Bd. 42.
- RAUTHER, M. 1912: «Über den Begriff der Verwandtschaft ». Zool. Jahrb. Suppl.-Bd. 15 (2).
- SPEMANN, H. 1915: Zur Geschichte und Kritik des Begriffes der Homologie. Die Kultur der Gegenwart. 3. Teil, Abtlg. 4., Bd. 1.
- STEINER, H. 1934: Über die embryonale Hand- und Fuss-Skelett-Anlage usw. Revue suisse de zoologie. Bd. 41.
- STROHL, J. 1934: Die Plurivalenz der Organe und Funktionen. Zanggerfestschrift Seite 776-783. Rascher und Cie A.G. Zürich.
- 1938: Vom Wesen der Organe. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich, Bd. 83. Beiblatt Nr. 30. Festschrift Karl Hescheler.
- UEXKÜLL v., J. 1928: Theoretische Biologie. Berlin.
- WILLISTON, S. 1911: American Permian Vertebrates. Chicago.
- WOLFF, G. 1895: Entwicklungsphysiologische Untersuchungen. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. Entw. mech., Bd. 1.

