

postuliert. Ob aber diese Verlängerung, in unserem Falle, durch Immunisierung oder auf anderem Wege verursacht ist, diese Frage muß erst näher analysiert werden. Die Verschiedenheit, welche in unseren Versuchen die Urodelen den Anuren gegenüber aufweisen, mag vielleicht ihren Grund darin zu haben, daß die „Speziesdifferenz“, schon nur nach morphologischen und physiologischen Kriterien schließend, bei den ersteren, zwischen larvalen und ausgewachsenen Tieren, bedeutend geringer ist als bei den letzteren.

Lemberg, im Januar 1922.

Über den Begriff „Homologie“ und seine Anwendung in der Embryologie.

Von Karl Peter.

Prof. der Anatomie in Greifswald.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

I. Der Begriff „Homologie“.

1. Homologie und kausal-analytische Forschung.
2. Homologie und Abstammungslehre.
3. Homologie und Morphologie.

II. Die Anwendung des Homologiebegriffs in der Embryologie.

1. Anlage eines bleibenden Organs (Riechorgan der Amphibien).
 - a) Die primitiven Choanen.
 - b) Unterer Blindsack und Jacobsonsches Organ.
 - c) Die Nasenmuschel der Amphibien.
2. Embryonale Organe.
3. Embryonale Stadien.

Eine erneute Durcharbeitung der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans der Wirbeltiere führte mich zu Problemen, die mich schon vor 20 Jahren beschäftigt hatten.

Es handelt sich um den Vergleich des Geruchsorgans der Amphibien in seinen einzelnen Teilen mit den entsprechenden Partien der Nase der anderen Vertebraten. Sind sie einander homolog? In dieser Frage stehen sich vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte gegenüber.

Vom vergleichenden Standpunkt aus fügt sich das Riechorgan der Lurche gut zwischen das der Fische und der Amnioten ein, entsprechend der systematischen Stellung der Amphibien als niedrigstehender Tetrapoden. Schwierigkeiten entstehen beim Vergleich nicht. Wir finden ein Rohr mit zwei Öffnungen, deren hintere, wie es bei Luftatmern notwendig ist, in die Mundhöhle mündet, — schon die Lungenfische zeigen dies Verhalten, dann auch alle Amnioten. Die Oberflächenvergrößerung geschieht durch Wülste und Blindsäcke, die bei den Am-

nioten zu reicher Entfaltung gelangen, während die Fische an ihrer Stelle Falten zeigen.

Die Entwicklung dieses Organs nimmt aber bei den Amphibien einen so abweichenden Weg und gestaltet sich so eigenartig, daß sich einer Homologisierung ihres Riechapparates mit dem der benachbarten Wirbeltierklassen große Schwierigkeiten entgegenstellen. Der morphologische Wert der einzelnen Teile der Amphibiennase im Vergleich zu den entsprechenden Bildungen bei Fischen und Amnioten ist also noch nicht sicher erkannt und es lohnt sich, erneut den Versuch einer Homologisierung zu wagen.

Dazu ist aber erst notwendig, den Begriff Homologie selbst festzulegen; wir müssen wissen, was wir mit unserem Versuch erreichen wollen.

Die Beantwortung dieser Vorfrage ist sehr schwierig und verlangt ein tiefes Eingehen in Probleme vergleichender, embryologischer und paläontologischer Natur; andere, weitabliegende Beispiele müssen herangeholt werden, um alle Anwendungsgebiete der Homologie zu befragen und den Begriff zu präzisieren. Die in der Literatur niedergelegten Definitionen genügten nicht völlig, und so wuchs die ursprüngliche Nebenaufgabe zur Hauptaufgabe heran, und die Festlegung des morphologischen Wertes der Amphibiennase sank zu einer Nutzenanwendung des Gefundenen herab.

Unsere Aufgabe besteht also darin, eine praktisch verwendbare und logisch einwandfreie Definition des Begriffes „Homologie“ zu geben und an einigen Beispielen ihre Anwendungsmöglichkeit zu prüfen.

I. Der Begriff „Homologie“.

Der Begriff Homologie hat, wie Spemann in einem sehr interessanten Aufsatz ausgeführt hat, im Laufe der Zeit sehr erhebliche Wandlungen durchgemacht. Von drei Standpunkten aus ist man an eine Definition herangetreten. Während Owen eine rein morphologische Erklärung gab und morphologisch gleichwertige Teile homolog nannte, trug die historische Periode den Abstammungsgedanken in den Begriff hinein, und Gegenbaur definierte spezielle Homologie als „das Verhältnis zwischen zwei Organen gleicher Abstammung, die somit aus derselben Anlage hervorgegangen sind“. Dem Versuch einer Homologisierung war durch diese Forderung des Nachweises gemeinsamer Abstammung schon eine große Schwierigkeit entstanden; unser Begriff zerfloß aber völlig, wenn die dritte, die kausal-analytische Periode, ihn in Hinblick auf die eigenartigen Ergebnisse ihrer Experimente zu präzisieren versuchte. Eine feste Definition, die die Resultate der Entwicklungsmechanik berücksichtigt, konnte Spemann nicht geben. Wie haben wir uns nun zu diesen Ausführungen zu stellen?

1. Homologie und kausal-analytische Forschung.

Wollen wir uns erst mit den letztgenannten Untersuchungen der jüngsten, der kausal-analytischen Periode beschäftigen, so ist es klar,

daß weder die morphologische noch die historische Fassung des Begriffs Homologie sich auf Verhältnisse anwenden läßt, die infolge experimenteller Eingriffe oder abnormer Variation vom normalen abweichen, wie sie in den von Spemann herangezogenen Fällen vorliegen. Diese müssen im folgenden kurz besprochen werden.

Wird durch Zerschnüren des Tritoneies im Zweizellenstadium jede der beiden Blastomeren zur Bildung einer ganzen Larve (einer Halblarve) angeregt, so besteht eine große Schwierigkeit beim Vergleichen z. B. der Geruchsorgane der Halblarve mit denen der Vollarven. In einem ungeteilten Ei würde jede der beiden ersten Blastomeren nur ein Geruchsorgan geliefert haben (die erste Furche hier als Medianebene angenommen, wie es in ein Drittel bis ein Viertel der Fälle verwirklicht ist), im operierten dagegen liefert sie deren zwei. Sind diese Organe trotz ihrer verschiedenen Herkunft als homolog zu bezeichnen?

Weiterhin: Bateson fand im Oberkiefer eines Affenschädels vier Prämolaren statt drei, „und bei keinem Paar derselben ließ sich eine engere Zusammengehörigkeit nachweisen“. Wie steht es mit der Homologisierung dieser vier Zähne mit den dreien im normalen Affenoberkiefer? Bateson hält derartige Varianten sogar für sehr geeignet, um das Problem der Homologie zu beleuchten.

Oder ist endlich die vom Irisrand regenerierte Tritonenlinse homolog der aus der Epidermis entstandenen? Wenn auch nach völliger Regeneration eine morphologische Gleichheit vorzuliegen scheint, so ist doch Genese und Abstammung verschieden und eine Gleichstellung im morphologischen oder historischen Sinne abzuweisen.

Das sind Fälle, die uns an der Möglichkeit der Bestimmung des Homologiebegriffs geradezu verzweifeln lassen. Doch meine ich, daß wir uns der Resignation nicht hinzugeben brauchen. Denn so interessant und prinzipiell wichtig es auch ist, die Anwendbarkeit unseres Begriffs auf derartige individuelle Fälle zu untersuchen, für die Vergleichung morphologischer Gebilde in unserem Sinne kommen diese Ergebnisse nicht in Betracht. Denn bei der Homologisierung von Organen usw. handelt es sich um einen Vergleich nicht zwischen Individuen derselben Art, sondern zwischen verschiedenen Arten, Gattungen usw.

Natürlich wäre es unberechtigt, bei dem Vergleich verschiedener Arten z. B. eine regenerierte Tritonenlinse und eine auf natürlichem Wege entstandene Froschlinse als homolog oder nicht homolog zu bezeichnen, da auch hier zwischen Individuen, wenn auch verschiedener Arten, entschieden werden müßte. Wir wollen aber nicht mit dem Individuum arbeiten, sondern mit dem Typus der Art, der unter gewöhnlichen Verhältnissen zur Ausbildung kommt. Individuen, die infolge experimenteller Eingriffe oder weitgehender, nicht mehr ins Gebiet des Normalen fallender Variation vom Typus nach Gestalt und Entwicklung abweichen, dürfen nicht berücksichtigt werden. Allerdings ist ja der Typus auch

ein abstrakter Begriff, den wir erst aus den Individuen herauslesen, — man wird eben die Exemplare zur Vergleichung benützen, die dem Mittel am nächsten stehen.

Die Bedenken der kausal-analytischen Forschung an der Präzisierung des Begriffs Homologie dürfen wir also beiseite lassen. Nicht als ob ich die Untersuchung der Frage, wie sich eine regenerierte Linse zu einer natürlich entstandenen verhält, für minderwertig erachtete — ich halte sie im Gegenteil für höchst interessant und wichtig — aber den Begriff der Homologie tangiert sie m. E. nicht. Ich möchte diesen für normale Organe reserviert wissen, für die eben genannten Fälle suche man nach einem anderen Ausdruck.

2. Homologie und Abstammungslehre.

Nun erhebt sich die Frage, ob wir den Abstammungsgedanken mit dem Begriff Homologie verquicken dürfen, oder ob wir diesen rein morphologisch fassen sollen. Halten wir uns an Owens oder an Gegenbaur's Definition?

Die gleiche Abstammung spielt die Hauptrolle in der historischen Fassung des Homologiebegriffes.

Da ist erst festzulegen, was man unter gleicher (gemeinsamer) Abstammung versteht. Jedenfalls muß man diesen Begriff auch nur auf Arten, Gattungen usf. anwenden, nicht auf Individuen; denn dann ergibt sich eine ähnliche Schwierigkeit, wie sie sich aus den kausal-analytischen Experimenten einstellte. Streng der gleichen Abstammung wäre in diesem Falle, um wieder Spemann's Beispiel zu brauchen, der Brustbeinkamm aller Vogelarten und -individuen nur, wenn sämtliche Arten dieser Klasse von einem einzigen Individuum einer reptilienähnlichen Art abstammten. Sind die Vögel aber Abkömmlinge mehrerer Exemplare einer Art, so ist die Neubildung durch gemeinsame Anpassung verschiedener Individuen an dieselben Bedingungen entstanden, wäre also streng genommen nicht einheitlicher Abstammung. Im Prinzip ist auch diese Anschauung berechtigt, sie bringt uns aber hier nicht weiter und ich wiederhole, daß Individuen für den Begriff Homologie nicht in Betracht kommen, da wir nur Arten vergleichen wollen; wir können also den Brustbeinkamm aller Vögel, wenn sie von einer Art abstammen, ohne Rücksicht darauf, ob sich ein oder viele Individuen gleichzeitig umgewandelt haben, gut als homolog im Sinne Gegenbaur's ansehen.

Nun fragt es sich aber, ob wir die gleiche Abstammung überhaupt für den Begriff homolog für wesentlich erachten oder nicht. Noch jetzt sind die Forscher in dieser Frage verschiedener Ansicht. O. Hertwig faßt den Begriff rein morphologisch und will die gleiche Abstammung aus ihr verbannen, Roux dagegen betrachtet die gemeinsame Deszendenz als das Hauptkriterium. Auf beide Definitionen komme ich unten nochmals zurück.

Wir gehen bei unseren Ausführungen von einigen Sätzen A. Brauns aus, denen sich O. Hertwig anschließt: „Den Würfeln, in welchen das Kochsalz kristallisiert, wird man den gleichen Ursprung nicht absprechen, aber von einer gemeinsamen Abstammung derselben, von einem Urwirbel des Kochsalzes wird man nicht reden können. So könnte man auch im Gebiete des Organischen eine gleiche Art des Ursprungs typisch übereinstimmender Formen sich denken ohne äußeren Zusammenhang der Entwicklung.“

Den ersten Satz weise ich ab; denn einmal kann man in diesem Punkte anorganische und organisierte Körper nicht vergleichen und dann spricht Braun wieder von Individuen, auf die wir die Homologie nicht anwenden wollen.

Dagegen ist der zweite Satz zu beachten; er läßt sich auch auf verschiedene Arten anwenden und trifft sicher in manchen Fällen zu. Wenn man z. B. die Rückbildung der Zehen bei den amerikanischen und den eurasischen Pferden betrachtet, so hat derselbe Reduktionsvorgang an den gleichen Organen zu dem gleichen Ergebnis geführt; *Thoaterium* wie *Equus* zeigen nur die Mittelzehe in gleicher Weise entwickelt. Und doch haben sie diese gemeinsame Eigenschaft nicht von einem gemeinsamen Vorfahren geerbt, sind also in dieser Hinsicht nicht der gleichen Abstammung, sondern beide Formen haben sich auf Grund gleicher Lebensweise unabhängig voneinander entwickelt. Morphologisch gleichwertige Gebilde ohne gemeinsame Abstammung, — ist hier die Bezeichnung Homologie am Platze?

Oder, um ein Organ und nicht einen Vorgang als Beispiel anzuführen: wie O. Abel in seiner Paläobiologie schreibt, hat sich bei drei Arten der Phalangeriden, die zu drei verschiedenen Gattungen gehören, eine Flughaut unabhängig voneinander ausgebildet. Alle drei Flugbeutler sollen sich aus verschiedenen Gattungen durch die gleiche Lebensweise entwickelt haben, *Petaurus* aus *Gymnobelideus*, *Petauroides* aus *Pseudochirus* und *Aerobates* aus *Distoechurus*. Sind diese Flughäute, die sich nur durch ihre verschiedene Breite unterscheiden, die als Hautduplikaturen an den Flanken, also aus homologen Körperteilen hervorgewachsen sind, als homolog aufzufassen, obgleich sie nicht gleicher Abstammung sind, sondern nebeneinander entstanden?

O. Hertwig würde diese Frage ohne weiteres bejahen, und wenn man nichts von der polyphyletischen Abstammung der Flugbeutler wüßte, so müßte man ihm unbedingt recht geben. Das einzige, was diesem Entschcheid entgegenzustellen ist, ist eben das Nichtvorhandensein einer gemeinsamen Abstammung.

Zweifellos verdient diese Beziehung der eben besprochenen Organe zueinander eine besondere Bezeichnung, ebenso wie die gleiche Abstammung der Organe. Man darf diese beiden Fälle aber nicht in einen Topf zusammenwerfen und mit dem gleichen Namen belegen; die gleiche oder verschiedene Abstammung ist ein gar zu wichtiges entscheidendes Merkmal, das die Trennung dieser Fälle gebieterisch verlangt. Ich

halte es nun nicht für zweckdienlich, den von Gegenbaur bereits eingefassten Begriff Homologie auf beide auszudehnen, zumal wir auch schon für die Nebeneinanderentwicklung der Organe einen guten Ausdruck besitzen. Ich beschränke also den Ausdruck homolog auf Gebilde gleicher Abstammung. Andere Organe sind analog, und wenn sie sich, von homologen Gebilden ausgehend, unabhängig voneinander nebeneinander im gleichen Sinne umgestalten, so wird man diese Entwicklung nach Osborn parallele Entwicklung, die betreffenden Organe parallele Organe nennen.

Osborn definiert parallele Anpassung als „analogous adaptations, i. e. similar characters arising independently in similar or related animals or organs, causing a similar evolution, and resulting in parallelisms“.

Es würde mich zu weit von meinem Thema abführen, wenn ich die Frage des Verhältnisses des Parallelismus zur Konvergenz erörtern wollte; Abel hat das in seiner Paläobiologie genügend ausgeführt. Auch kommt für uns nur ein Teil der von Osborn als parallel bezeichneten Fälle in Betracht, nämlich die parallele Ausgestaltung an und für sich homologer Organe, — aber der Grund der Ausmerzung der Parallelentwicklung aus unserem Begriff Homologie dürfte klar sein.

Dagegen müssen wir die gleiche Abstammung in die Fassung des Begriffs Homologie einschließen, und es erhebt sich die weitere Frage, ob sie für diese Definition genügt oder ob wir die Morphologie mit hineinbringen müssen.

Die Haupteinwände, die gegen die historische Fassung unseres Begriffs erhoben werden, sind die, daß der Nachweis gemeinsamer Abstammung sehr schwer zu führen ist und daß dieser Nachweis überhaupt erst durch Vergleichung morphologischer Einheiten möglich ist. „Nicht die Deszendenz ist es, welche in der Morphologie entscheidet, sondern umgekehrt, die Morphologie hat über die Möglichkeit der Deszendenz zu entscheiden“, wie A. Braun dieses Verhältnis sehr glücklich ausdrückt. Das Maßgebende ist also die Morphologie der lebenden oder ausgestorbenen, ausgebildeten oder werdenden Formen. Dennoch wird man die gemeinsame Abstammung in die Definition des Begriffs Homologie mit aufnehmen müssen, wenn sie auch erst durch Vergleichung morphologischer Gebilde erkannt worden ist, da wir ohne sie ja zu keiner präzisen Begriffsbestimmung kommen und homologe und parallele Organe nicht trennen können.

Ich halte also eine Verquickung der morphologischen mit der historischen Fassung für notwendig und befinde mich in diesem Punkte in Übereinstimmung mit Roux, dessen Definition, in seiner Terminologie der Entwicklungsmechanik niedergelegt, lautet: „Homolog im entwicklungsmechanischen Sinne sind nur Bildungen, deren erste phylogenetische Entstehung von einer und derselben Alteration des Keimplasmas herrührt, also auf dieselben Fak-

toren zurückzuführen ist; also Gebilde gleicher Abstammung und in diesem Sinne morphologisch gleichwertige Teile, z. B. Arm und Flügel.“

In einem Punkte nur möchte ich diese Fassung vervollständigen. Wie erkenne ich die gemeinsame Abstammung? Die Antwort auf diese Frage, der Weg, den die Untersuchung einzuschlagen hat, muß sich meines Erachtens in der Definition wiederfinden, sonst bedarf der Begriff gemeinsame Abstammung seinerseits erst wieder eine genaue Erklärung, oder er homolog hängt in der Luft, da er nicht zu fassen ist. Der Unterschied ist nicht sehr einschneidend und läuft darauf hinaus, ob man das direkt aus den Präparaten abzulesende Ergebnis oder die sich aus ihm wieder ergebende Schlußfolgerung in die Definition aufnehmen will.

Der zweite Einwand, der gegen die historische Fassung des Homologiebegriffs erhoben wird, die Schwierigkeit der Erkenntnis der gemeinsamen Abstammung, hat seine Berechtigung. Ein Vergleich jetzt lebender Tiere oder ihrer Organe wird uns nur unvollkommen über gleiche oder verschiedene Abstammung unterrichten. Ausschlaggebend ist das Verfolgen zweier zu vergleichender Arten in ihren paläontologischen Reihen bis zur eventuell gemeinsamen Wurzel. Das ist für Hartgebilde keine schwierige Aufgabe, eine lückenlose Formenreihe vorzusetzen. Für Weichteile wird uns diese Methode in den meisten Fällen im Stich lassen und für die Homologie der früheren Entwicklungsformen wird sie noch weniger Material liefern. Gerade für unsern eingangs erwähnten Fall versagt sie; weder können wir die frühesten Amphibien mit den Fischen in Verbindung setzen, noch etwas über den Wert der Teile ihres Geruchsorgans erfahren.

Die Schwierigkeit oder selbst Unmöglichkeit, in einem einzelnen Fall zu einem sicheren Entscheid über Homologie oder Nichthomologie zu kommen, darf uns aber nicht von einer exakten Begriffsbestimmung abhalten, deshalb bleibe ich der Ansicht, die gemeinsame Abstammung in die Definition der Homologie mit aufzunehmen. In welcher Weise wir der Morphologie dabei gerecht werden können, das wird gleich erörtert werden.

Vorher möchte ich nur noch betonen, daß ich den Begriff homolog für absolut unveränderlich feststehend halte. O. Hertwig unterscheidet zwar verschiedene Grade der Homologie und redet von einer kompletten und inkompletten Form, doch möchte ich mich dieser Ansicht nicht anschließen. Wir können zwar von einer Sicherheit oder einer größeren oder geringeren Wahrscheinlichkeit der Homologie sprechen, aber nicht von verschiedenen Graden; schwankend ist unsere Erkenntnis, aber nicht der Begriff. Die Homologie leidet weder unter der Entwicklungsweise noch unter der Tätigkeit eines Organs, die unseren Untersuchungen Schwierigkeiten entgegenstellen. Entweder sind zwei Gebilde homolog oder sie sind es nicht; ein Mittelding gibt es nicht.

3. Homologie und Morphologie.

Inwieweit und in welcher Fassung wir die morphologischen Verhältnisse in unserer Definition des Homologiebegriffs berücksichtigen müssen, das bedarf einer besonderen Besprechung.

Es handelt sich dabei um die Bewertung der drei Disziplinen, die uns über das Verwandtschaftsverhältnis der Tiere und ihrer Organe Aufschluß geben können: der Paläontologie, der vergleichenden Anatomie und der Embryologie.

Daß die Paläontologie hier das entscheidende Wort zu sprechen hat, es aber in vielen Fällen nicht kann, ist schon oben erwähnt worden. Wie steht es aber mit den beiden anderen Gebieten?

Wir gehen am besten von O. Hertwigs Definition aus, die er dem letzten Kapitel seines Handbuchs einverleibt hat: „Organe, die in Bau und Zusammensetzung, in der Lage und Anordnung und Beziehung zu anderen Nachbarschaftsorganen bis zu einem gewissen Grade übereinstimmen und daher gewöhnlich auch die gleiche Funktion und Verwendung im Organismus darbieten, bezeichnet der vergleichende Anatom als einander homolog. Als wichtiges Merkmal für eine genaue Feststellung des Begriffes hat später der Embryolog noch eine Übereinstimmung in ihrer Entwicklungsweise hinzugefügt.“ Hertwig betont selbst, daß alle diese Merkmale etwas Flüssiges haben und glaubt daher von verschiedenen Graden der Homologie sprechen zu können, eine Ansicht, der wir uns nicht anschließen konnten. Ich meine, daß man dem Begriff Homologie ein gut Teil der Unbestimmtheit nehmen kann, wenn man die am leichtesten cenogenetischen Veränderungen unterliegenden Merkmale aus der Definition ausmerzt. So möchte ich Funktion und Verwendung eines Organs im Organismus aus einer morphologischen Fassung streichen.

Hertwig schätzt also Vergleichung der fertigen Tiere und ihrer Entwicklungsstufen gleich ein. Wie steht es mit der Bewertung dieser beiden Lehren, der vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte?

In den meisten Fällen wird man die ausgebildeten Tiere miteinander vergleichen müssen, da man über die zur Beurteilung der Entwicklungsverhältnisse notwendigen Embryonen nicht verfügt. Doch muß betont werden, daß die Anlage eines Organs im allgemeinen weit konservativer ist als sein ausgebildeter Zustand und daher leichter in ihrem morphologischen Wert erkannt werden kann als das fertige Organ, das die ursprüngliche Lage und Umgebung aufgegeben haben kann, wie es Muskeln oder andere Organe bei ihrer Wanderung während Phylo- und Ontogenese tun. Ich erinnere an Zwerchfell und Keimdrüsen, die sich weit vom Ort ihrer Entstehung entfernen. Solche Organe lassen sich, wenn ihre Wanderung bei verschiedenen Tierformen verschiedene Grade erreicht hat, infolge ihrer differierenden Lage nicht direkt homologisieren, man muß Hilfsorgane zum Vergleich heranziehen, die den Weg andeuten, der durchschritten worden ist, wie Nerven und Gefäße,

die ihren Ursprungsort nicht verlassen haben, sondern von dem von ihnen versorgten Organ mitgenommen und ausgezogen worden sind. Das ist ein wichtiger Punkt, daß man beim Vergleichen nicht nur das Organ selbst, sondern die Umgebung und sämtliche Hilfsorgane berücksichtigt, wie es ja auch in ausgedehntem Maße bereits geschieht.

Immerhin, die Betrachtung der ausgebildeten Formen allein hat ihre Schwierigkeiten, und wir werden uns besser der Ontogenese zuwenden, um eine brauchbare Basis für die Vergleichung der Organe zu gewinnen.

Hertwig will die Entwicklungsweise in Betracht gezogen wissen. Ich meine aber, daß diese selbst bei sicher homologen Gebilden der Umwelt entsprechend so verschiedene Wege einschlägt, daß sie sich für diesen Zweck nicht eignet. Man denke nur an die Genese des Nervenrohrs bei Knochenfischen und Selachiern!

Wir werden also nicht die Entwicklungsvorgänge, sondern die Bilder, die uns die Stadien selbst darbieten, zum Vergleich heranziehen. Welches Stadium bewahrt nun den ursprünglichen für uns allein verwendbaren Zustand am getreuesten? Eigentlich keines, da die Cenegnese an allen angreifen kann.

Diese cenogenetischen Veränderungen werden sich aber nicht in allen Entwicklungsphasen gleich groß zeigen; in Zeiten, in denen die Lebensbedingungen der einzelnen Arten erheblich voneinander abweichen, werden sie sich besonders mächtig geltend machen, während in „ruhigen“ Perioden die Verschiedenheiten geringer sind und der ursprüngliche Typus mehr gewahrt bleibt. Ersteres betrifft gerade die ersten Stadien der Keimesentwicklung, die im Interesse ihrer Umwelt besonders stark umgestaltet werden können. Zur Zeit der Anlage der Organe sind wieder gleichmäßigere Verhältnisse hergestellt, die in der weiteren Ausbildung in Annäherung an den definitiven Zustand wieder wechselnden Platz machen werden.

Die Anlage eines Organs wird also besonders günstig sein, um seinen morphologischen Wert zu erkennen. Diese werden wir für unsere Fassung des Homologiebegriffs benützen und wollen für den morphologischen Teil unserer Definition den Satz aufstellen: Homolog nennen wir die Organe, die sich aus dem nach Herkunft, Lage und Beziehung zur Nachbarschaft gleichen Material entwickeln. Die Forderung der Gleichheit braucht sich nur bis zu den Stadien herab zu erstrecken, in denen die Anlage des Organs sichtbar wird.

Es ist allerdings möglich, daß diese Definition nicht immer ausreicht: für diejenigen Fälle nämlich, in denen cenogenetische Prozesse auch die Anlage eines Organs in einer so einschneidenden Weise verändert haben, daß eine Vergleichung mit anderen Formen nicht möglich ist.

Dies trifft z. B. zu für das Geruchsorgan der Cyclostomen, das aus einer unpaaren Anlage entsteht, während es bei allen anderen

Wirbeltieren von Anfang an paarig ist. In einem solchen Falle liefert die Anlage selbst keine Antwort auf die Homologiefrage und man wird den Ort der Anlage, eventuell auch ihre weitere Entwicklung zu deren Beantwortung heranziehen. Nun nähert sich das Riechorgan der Neunaugen auch in späteren Stadien in keiner Weise dem der anderen Fische, und dasselbe gilt für den ausgebildeten Zustand, wie es wohl in allen derartigen Fällen sein wird. Einzig der doppelte Ricchnerv weist auf ursprünglich bilaterale Entstehung und Bau hin, die beide infolge des Parasitismus der Tiere sekundär so erheblich verändert worden sind.

In solchen Fällen wird man zur Unterstützung alle möglichen Faktoren heranziehen, so eine auf anderem Wege festgestellte Homologie der in Frage kommenden Arten oder einiger dem zu untersuchenden Organ benachbarter Gebilde, oder größerer Organkomplexe, die das fragliche Organ in sich schließen. Wenn ich z. B. die von der medialen Wand der Geruchsorgane von Amphibien und Amnioten ausgehenden Blindsackbildungen vergleichen will, muß ich erst fragen, ob die Tetrapoden überhaupt eine gemeinsame Abstammung haben, dann, ob ihre Ricchorgane als Ganzes homolog sind. Dann beschränkt sich die Untersuchung schon allein darauf, ob dieses auch für die septale Wand gilt. Von Fall zu Fall wird man die Frage nach der Vergleichbarkeit anders stellen müssen und als Hilfskräfte zur Beantwortung der Frage andere Organe heranziehen.

Eine für alle Fälle gültige und verwendbare Definition des Begriffs Homologie, die stets einen sicheren Entscheid über den morphologischen Wert eines Organs lieferte, läßt sich also nicht geben. Am dienlichsten erscheint mir noch folgende Fassung:

„Homolog sind Gebilde, deren Anlagen nach Herkunft, Bau und Lagebeziehungen gleich sind und die von gemeinsamer Abstammung sind.“ Können embryonale Stadien nicht zum Vergleich herangezogen werden, so geben die gleichen Verhältnisse bei erwachsenen Tieren oft eine hinreichend sichere Antwort.

II. Die Anwendung des Homologiebegriffs in der Embryologie.

Im zweiten Teil soll der Homologiebegriff auf seine Verwendbarkeit hin embryonalen Verhältnissen gegenüber geprüft werden. Und zwar wollen wir dies nach drei Richtungen untersuchen. Es sollen verglichen werden

1. Anlagen eines bleibenden Organs (Riechorgan der Amphibien),
2. Embryonale Organe (Deckschicht der Amphibienlarven und Trophoblast der Säugetiere),
3. Embryonale Stadien (Blastula der Wirbeltiere).

1. Anlage eines bleibenden Organs (Riechorgan der Amphibien).

Wie schon eingangs erwähnt, geht die Entwicklung des Geruchsorgans der Amphibien in vielen Fällen ihre eigenen Wege, und es

ist schwer, eine Anknüpfung an die Fische einerseits und die Amnioten andererseits zu finden. Während die Amnioten sich sehr gut an die Fische, besonders die Dipnoer, anschließen, stehen die Amphibien ganz abseits. Infolgedessen erheben sich große Schwierigkeiten, wenn wir die einzelnen Teile der Amphibiennase mit denen der Amnioten vergleichen wollen; eine gemeinsame Wurzel für diese Bildungen ist uns nicht bekannt, und es ist zu untersuchen, ob der so erheblich modifizierte Entwicklungsgang eine Homologisierung der bei Lurchen und Reptilien vergleichbar scheinenden Gebilde zuläßt.

Wir sind bei unserer Untersuchung allein auf die Embryologie angewiesen; die Paläontologie gibt uns keine Auskunft. Ein phylogenetischer Anschluß der Amphibien an fischähnliche Vorfahren fehlt gänzlich. Man weiß nicht, an welche Formen man die Urahnen unserer Lurche, die Stegocephalen, anknüpfen soll. Am nächsten stehen ihnen wohl die Crossopterygier. Aber der zu ihnen gehörige *Polypterus* zeigt in seinem hochausgebildeten Riechorgan zwar manche Besonderheit, aber gar keine Amphibienähnlichkeit, sondern steht den übrigen Ganoiden sehr nahe. Auch gegen die Amnioten sind die Amphibien im Bau ihres Geruchsorgans gut abgesetzt, ohne daß uns Übergangsformen bekannt wären.

Drei Punkte können wir aus der Morphologie der Nase herausheben und besprechen: Die Stellung der primitiven Choanen, des medialen Blindsacks (Jacobson'sches Organ) und der Muschel in beiden Wirbeltierklassen.

a) Die primitiven Choanen.

Luftatmer brauchen als Geruchsorgan ein Rohr, das mittels einer außerhalb der Mundhöhle gelegenen Eingangsöffnung die Luft einzieht, am prüfenden Riechepithel vorbeileitet und durch eine innere Öffnung in die Mundhöhle und die Lungen weitergibt. Diese zwei Öffnungen, die Narinen und die Choanen, finden sich bei Dipnoern, Amphibien und Reptilien. Die Funktion und Lage der Choanen am Gaumen ist die gleiche, aber ihre Genese ist sehr verschieden.

Bei den Lungenfischen und Reptilien entstehen sie dadurch, daß seitliche Hautlappen die Geruchsrinne überbrücken und verwachsen, so daß die Rinne zum Kanal umgestaltet wird. Die Choanen sind also ein Teil der Rinne selbst, sind stets offen gewesen und liegen in der ektodermalen Mundbucht. Bei den Amphibien aber fehlt eine Nasenrinne gänzlich; die Riechgrube wächst nach hinten medial in einen soliden Zapfen aus und verlötet mit dem entodermalen Vorderdarm. Durch sekundäre Lumenbildung entsteht dann die hintere Nasenöffnung.

Diese Bildungsweise ist zweifellos höchst auffallend, — ist uns aber biologisch verständlich, wie ich schon an anderem Ort (1920) ausgeführt habe. „Bei den Amphibien ist ein solcher sich ausschließlich im Innern des Kopfes abspielender Vorgang nötig, da die Larven während dieser Entwicklungsprozesse ein freies Leben führen und sich

ernähren müssen. Sie bedürfen daher besonderer Organe: der Mund muß frühzeitig in Tätigkeit treten und dazu bei Kaulquappen die vergänglichen Hornkiefer tragen, und schon vor dessen Durchbruch finden sich bei Anurenlarven die Haftnäpfe, die die ganze Ventralseite des Kopfes beherrschen, bei Tritonen die Kieferbogenfortsätze. Die Oberfläche des Kopfes ist also von Organen eingenommen, die zur Erhaltung der Larve selbst gehören und für Vorgänge, die später funktionierende Gebilde entstehen lassen sollen und die an der Außenfläche liegenden Bildungen stören könnten, ist gewissermaßen dort kein Platz vorhanden. Sie werden vollständig ins Innere des Kopfes verlegt. So erklärt sich meines Erachtens die sonst völlig unverständliche und von dem bei den übrigen Wirbeltierklassen eingehaltenen Modus ganz abweichende Bildung des Riechkanals bei Urodelen und Anuren, die eine entodermale primitive Choane liefert.

Ich fasse also diesen Entwicklungsgang, so einfach er auch erscheinen mag, auf als hervorgerufen durch das freie Larvenstadium.“ Da er sich in der Wirbeltierreihe nirgends wiederholt, so ist er sicher als eine sekundäre Modifikation anzusprechen.

Versuchen wir, uns die Entstehung dieser Choanenbildung klar zu machen, um Anhaltspunkte für eine Homologisierung zu gewinnen, so läßt uns das Studium der primitiven Urodelenformen im Stiche. Bei *Necturus* finden sich anscheinend die gleichen Verhältnisse wie bei *Triton*. Auch bei *Necturus*larven früher Stadien sind nur Riechgrübchen zu erkennen, keine Furche. Eycleshimer und Wilson zeichnen oder schreiben in ihrer Normentafel von diesem Lurch nichts von einer Nasenrinne, und ich vermisste sie auch an den Embryonen meiner Sammlung. Dies ist auch der Fall bei Larven, bei denen (Nr. 33 der Normentafel) das Organ mit dem Vorderdarm in Verbindung steht oder (Nr. 35, 36) in ihn durchgebrochen ist. Die gleichen Verhältnisse zeichnet Wiedersheim von seinen Proteuslarven. Der kleine Lappen, den er in einem bestimmten Stadium an der Riechgrube fand (Fig. 4, N), ist kein Nasenfortsatz, wie ihn die Fische aufweisen.

Vielleicht haben die fußlosen Gymnophionen den alten Bildungsmodus der Choanen in etwas modifizierter Form übernommen; bei ihnen entsteht wie bei den Amnioten eine Nasengaumenrinne, und die Choane bricht ähnlich wie bei Säugern in den ektodermalen Mundteil durch. Allerdings besteht bei diesen Amphibien eine Abweichung insofern, als diese Rinne nicht innerhalb, sondern seitlich vom Riechgrübchen liegt, also nur an der medialen Wand Sinnesepithel trägt, das bei Amnioten beide Wände der Furche auskleidet. Doch sind Anklänge an die Entwicklungsart der Fische und Amnioten in der Verwachsung der „Nasenfortsätze“ zu finden, die ähnlich abläuft wie bei Säugern. Die seitlich gerückte Lage der Rinne und die Ausbildung eines nicht Sinnesepithel enthaltenden „Nasenrachenganges“ sind ja einzig dastehend und auf die enorme Umbildung des Kopfes infolge der grabenden Lebensweise zurückzuführen, sind aber doch wohl kein unüberwindliches Hindernis

für eine Homologisierung der Nasenöffnungen bei Fischen und Gymnophionen, wie ich früher annahm. Ebenso kann sich auch vor den äußeren Nasenöffnungen indifferentes Epithel zu einem Einführungsgang einstülpen. Will man ganz exakt vorgehen, so könnte man die Stellen, an denen das Riechepithel nach der Mundhöhle zu aufhört, homologisieren.

Die Entstehung der Öffnungen des Geruchsorgans der Gymnophionen schließt sich also an die Verhältnisse bei den Fischen an. Für das Verständnis der eigenartigen Choanenbildung bei Urodelen und Anuren liefert sie aber nichts; es wäre sehr gewagt, diese abweichenden Formen als Zwischenglieder zwischen Fische und Urodelen einzufügen. Immerhin weisen sie den Weg, wie wir uns die Genese der Choanen bei *Triton* vorstellen können. Sie lehren schon eine Emanzipation der Geruchsgrube von den Nasenfortsätzen. Denken wir uns nun letztere aus biologischen Gründen geschwunden, so haben wir einen tiefen Blindsack vor uns, der leicht auf den Vorderdarm stoßen und mit ihm verschmelzen kann. Doch fehlt jeder Anhalt für eine solche Annahme.

Wir kommen also zu dem Schluß, daß die Choanenbildung bei Schwanz- und Froschlurchen etwas ganz Neues darstellt; ihre Choane ist also der der Fische und Amnioten nicht homolog, während man das für die Gymnophionen annehmen kann.

Zugleich zeigt diese Untersuchung die Bedeutung der Anlage eines Gebildes gegenüber dem entwickelten Zustand; bei dem Vergleich der erwachsenen Tiere glaubt man die Choanen als homolog bezeichnen zu können, erst die Kenntnis des Entwicklungsganges lehrt die Unmöglichkeit dieser Auffassung.

b) Unterer Blindsack und Jacobsonsches Organ.

Bei Amnioten liegt das Jacobsonsche Organ, soweit es nicht völlig rückgebildet ist, medial von der Hauptnasenhöhle. Wo es, wie bei Reptilien, eine mehr ventrale Lage zu ihr einnimmt, handelt es sich um sekundäre Wachstumsverschiebungen.

Bei Amphibien finden wir einen „unteren Blindsack“ als Anhang der Nasenhöhle, medial oder lateral von ihr gelegen. Ist letzteres der Fall, so haben sich ebenfalls Prozesse eingestellt, die das ursprünglich von der medialen Wand hervorgewachsene Organ seitwärts gedrängt haben. Ich habe mich früher gegen eine Homologisierung dieser beiden Anhänge ausgesprochen auf Grund der verschiedenen Zeit und Art ihrer Entwicklung.

Beide Blindsäcke entstehen nämlich zu sehr verschiedenen Zeiten. Das Jacobsonsche Organ wird als Rinne bei Reptilien und Säugern bereits an der medialen Seite der tiefen, aber noch weit offenen Riechgrube kenntlich, während der untere Blindsack der Amphibien erst viel später in Erscheinung tritt, beim Frosch von 11 mm Länge nach Ausbildung der Hornkiefer, bei *Triton alpestris* von 12,5 mm Länge nach Durchbruch der Choanen. Eine so starke zeitliche Verschiebung der

Anlage ist sehr auffallend, aber doch wohl in der eigenartigen Genese der Amphibiennase begründet; ich will eine solche „Heterochronie“ nicht mehr gegen eine Homologie der beiden Bildungen ins Feld führen, da ähnliche bedeutende Verschiebungen auch bei anderen sicher homologen Organen bekannt geworden sind. So entsteht die Linsenanlage beim Hühnchen in einem Stadium von 18 Ursegmenten, beim Schwein in einem solchen von 34—35 Urwirbeln. Beide Entwicklungsstadien liegen weit auseinander: beim Hühnchen besteht noch eine geschlossene Mundbucht, beim Schwein ist die Rachenhaut gerissen. Über das Aussehen und den Entwicklungsgrad der Organe der betreffenden Embryonen orientieren die Abbildungen und Tabellen in Keibels Normentafeln: Huhn Tabelle 31, Fig. 13, Schwein Tabelle 67, Fig. 13.

Die verschiedene Zeit der Anlage ist also kein Grund gegen eine Homologisierung, und somit ist nur die Frage zu entscheiden: ist das Zellmaterial, aus dem sich unterer Blindsack und Jacobson'sches Organ entwickeln, das gleiche? Entsprechen sich die medialen Wände der Riechsäcke?

Die verschiedene Entstehung dieser Wände bei Amphibien und Amnioten, um erst den Entwicklungsprozeß als solchen zu erwähnen, macht uns in dieser Hinsicht keine Schwierigkeiten. Bei ersteren entsteht das Lumen zwar durch Dehiszenz und die Wände werden aus einer soliden Zellmasse auseinandergetrieben, bei letzteren sind sie von vornherein getrennt. Trotzdem entsprechen sich sicher die medialen und lateralen Wände. Dies wird gleich näher ausgeführt werden, wird aber schon durch ein anderes Beispiel klar. So ist nie daran gezweifelt worden, daß die rechte und linke Seite des Zentralnervensystems bei Knochenfischen den gleichen Nervenrohrhälften z. B. der Amnioten entsprechen, obgleich sie ebenso durch Dehiszenz von dem soliden Kiel abgespalten werden, wie der Seitenwände der Amphibiennase, während bei den meisten übrigen Wirbeltieren rechte und linke Nervenrohrseite von Anfang an getrennt sind. Der verschiedene Entwicklungsgang an und für sich spricht also auch nicht gegen eine Homologisierung der medialen Wände der Geruchsorgane von Amphibien und Amnioten. Es bleibt schließlich nur noch zu untersuchen, ob das Material, das den unteren Blindsack der Amphibien und das Jacobson'sche Organ des Amnioten liefert, das gleiche ist.

Ich glaube jetzt, daß man diese Frage bejahen kann. Das hintere Ende des soliden Geruchsstranges, der dem Vorderdarm entgegenwächst, um sich an ihn anzulegen, enthält das Material für alle Wände, also auch die Zellen für die mediale und laterale Wand, ebenso wie eine solide Drüsenknospe die Zellen, die den späteren Gang ringförmig umgeben, alle in sich birgt. In diesem frühen Entwicklungsstadium macht der Riechsack noch keine Drehungen und somit ist anzunehmen, daß die einzelnen Zellen an ihrem Orte verbleiben, daß also die dem Gehirn anliegenden Zellmassen auch nach Entstehung des Lumens die mediale Riechsackwand formieren. Und hier, an der ventralen Seite,

sproßt der untere Blindsack aus, wie das Jacobson'sche Organ am ventralen Teil der mittleren Riechgrubenwand angelegt wird.

Somit ist das Zellmaterial, aus dem unterer Blindsack der Amphibien und Jacobson'sches Organ der Amnioten entstehen, das gleiche, und wir können beide Organe als homolog ansehen.

c) Die Nasenmuschel der Amphibien.

Mit den letzten Ausführungen über die Verteilung des Anlagematerials in dem soliden Riechstrang der Amphibien ist auch die morphologische Bedeutung des bei ihnen allerdings meist schwach ausgebildeten, von der Seite in die Riechhöhle einragenden Wulstes entschieden. Während ich mich früher auf Grund der so abweichenden Entstehung des Riechorgans der Lurche scheute, ihn der Muschel der Reptilien zu homologisieren, glaube ich jetzt nach obiger Überlegung einer Homologie das Wort reden zu können: Das Anlagematerial der seitlichen Nasenwand ist das gleiche, ebenso die Lage: in ihr lagert die seitliche Nasendrüse, unter ihr mündet der Tränennasengang.

Unsere Untersuchung lehrt, daß die Entwicklungsgeschichte doch das entscheidende Wort in der Homologiefrage zu sprechen berufen ist, wenn die Paläontologie keine Auskunft geben kann. Unsere Fassung des Begriffs Homologie bewährte sich. Wir wollen nun versuchen, ob sie dies auch tut embryonalen Neubildungen gegenüber.

2. Embryonale Organe.

Während die Epidermis bei Selachiern und Amnioten in ihrer ganzen Dicke die Anlagen der Sinnesorgane liefert, spaltet sie sich bei Knochenfischen und Amphibien in zwei Lagen: die innere Sinnesschicht, die allein das Sinnesepithel hervorgehen läßt und die Deckschicht, die am Aufbau der Sinnesorgane nicht teil nimmt, sondern ihrer Aufgabe getreu sich schützend über diese Anlagen breitet. Wie steht es nun mit der Homologie z. B. des Geruchsorgans der Amphibien und Reptilien, das hier aus dem ganzen Hautblatt, dort nur aus dessen Sinnesschicht hervorgeht? Sind die Organe trotz ihrer verschiedenen Anlage, die aus der ganzen oder nur einem Teil der Epidermis hervorgeht, als gleichwertig zu bezeichnen? Die Riechgruben beider Wirbeltierklassen gleichen sich bis auf geringfügige Differenzen trotz ihrer verschiedenen Herkunft, — eine Homologie erscheint da natürlich und doch ist diese Verschiedenheit der Anlage ein schwerwiegender Grund gegen sie. Dieser Fall verlangt also eine besondere Besprechung, die mit der eines anderen verquickt wird, der noch auffallendere Verhältnisse darbietet.

Bei den Anamniern entwickelt sich das ganze Ei zum Embryo, es geht keine Zelle verloren. Bei den Amnioten wird aber ein guter Teil des Eies zur Bildung der Eihäute verbraucht und nur ein gewisser Prozentsatz der Keimmasse liefert den Embryo selbst. Ja bei den Säuget-

tieren muß sich in früher Zeit außerdem noch der Trophoblast abspalten. Folgen wir der Vermutung von Van Beneden und Van der Stricht, dann liefert eine Blastomere des Zweizellenstadiums das Material für den Trophoblast, die andere das für Embryo und Eihäute.

Genau das gleiche ist verwirklicht bei Wirbellosen, bei denen sich sogar nahe verwandte Formen, die einen mit, die anderen ohne Eihäute entwickeln, wie es die Onychophoren zeigen. Die großen dotterreichen Eier von *Peripatus Novae-Zelandiae* geben nur den Embryo her, der sich ohne Eihüllen entwickelt; von den kleinen dotterarmen Keimen der amerikanischen *Peripatus*arten dagegen trennen sich schon in frühesten Stadien Zellen ab, die Eihäute und den fetalen Teil der Plazenta bilden. Wir werfen bei diesen Fällen genau die gleiche Frage auf wie oben: sind die ganzen Eier homolog, die verschiedene Gebilde aus sich entstehen lassen, hier nur Embryo, dort Embryo + Eihäute + Plazenta, oder sind dies nur die verschiedenen Teile der Eier, die das Material für die Embryonen selbst liefern?

In beiden Fällen handelt es sich darum, daß von einem Ganzen (hier Keim, dort Epidermis) cenogenetisch ein Teil abgespalten wird, um eine neue Aufgabe, die an den Embryo herantritt, zu erfüllen (der Ernährung, des Schutzes). In beiden Fällen lautet die Frage: besteht die Homologie vor der Abspaltung der Neubildung, d. h. zwischen den ganzen noch ungeteilten Gebilden, so daß, um bei dem einen Beispiel zu bleiben, das befruchtete oder zweigeteilte Ei der Maus dem gleichen Stadium des Frosches zu vergleichen ist, und reicht diese Homologie auch auf fernere Entwicklungsstufen, so daß Mäuseembryo + Eihäute + fetale Plazenta gleich der Froschlarve ist? Oder entsprechen einander die Embryonen und ist dann rückwärtsgehend der junge Keim (etwa die Morula) des Frosches homolog nur einem Teil des gleichalten Mäusekeimes, also gleich Keim — Eihautmaterial — Trophoblastmaterial?

Ich glaube, daß beide Fragen nur zum Teil zu bejahen sind.

Den Trophoblast, die Deckschicht der Amphibienepidermis, haben wir ohne Zweifel als eine cenogenetische Neubildung anzusprechen, die also sich erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung aus der gemeinsamen Anlage herausdifferenziert hat. Vor dieser Zeit lieferte das Ei nur den Embryo wie bei den jetzigen Anamniern. Ontogenetisch wiederholt sich diese Differenzierung bei jedem Amniotenembryo. Deshalb können wir meines Erachtens das eben gefurchte Ei dieser Wirbeltiere dem der Anamnier trotz der verschiedenen prospektiven Bedeutung der Blastomeren homologisieren: es wiederholt in dieser Zwei- oder Vierzelligkeit das alte gleiche Stadium der gemeinsamen Ahnen. Morphologisch und historisch besteht eine einwandfreie Homologie.

Sobald aber die Neubildung sichtbar geworden ist, muß eine Umschaltung der Homologie eintreten, in Phylogenese wie in Ontogenese. Das cenogenetische Organ ist eben etwas ganz Neues, es hat nichts Vergleichbares in den Stadien vor seinem In-die-Erscheinung-treten. Des-

halb konnten wir es ganz außer acht lassen bei einer Homologisierung dieser früheren Entwicklungsstufen; seine Anlage, noch nicht sichtbar, bleibt unberücksichtigt. Von dem Zeitpunkt des Erscheinens der Neubildung aber entsprechen einander nicht mehr die ganzen Keime; das neue Organ ist eben ein Gebilde für sich und fällt für eine Vergleichung fort. Jetzt sind nur die palingenetischen alten Teile der Keime homolog, der Froschembryo dem Mäusembryo und das Riechgrübchen des Frosches dem der Eidechse; Trophoblast und Eihäute bzw. Deckschicht der Epidermis, die eine Homologisierung zu erschweren scheinen, werden beiseite gelassen.

Die prospektive Bedeutung der einzelnen Teile des Keimes muß also unberücksichtigt bleiben. Tun wir dies nicht, so stellen sich unüberwindliche Schwierigkeiten für den Vergleich ein. Man könnte dann z. B. das Zweizellenstadium des Tritoneies nicht mit dem des Frosches homologisieren, da eine der beiden Blastomeren beim Molch meist Rücken- oder Bauchseite, beim Frosch meist rechte oder linke Körperhälfte hervorgehen läßt. Es handelt sich hier nicht um die Bewertung der einzelnen Blastomeren — da müßte die Antwort auf eine Homologiefrage anders lauten —, sondern um die des ganzen Keimes nach Gestalt und Herkunft. Und da kann man sagen: In morphologischem wie in historischem Sinne sind beide Keime einander homolog, — unsere Fassung des Homologiebegriffes scheidet nicht an cenogenetischen Neubildungen.

Wir können also zusammenfassen, daß bei Homologisierung embryonaler Organe oder Stadien die prospektive Bedeutung der Keimteile nicht berücksichtigt werden darf. Vor dem Auftreten cenogenetischer Neubildungen entsprechen einander die ganzen Gebilde, wenn wir eine Tierklasse A ohne Neubildung mit einer Klasse B mit dieser Neubildung vergleichen. Da ist Embryoanlage A = Embryoanlage B + Anlage der Neubildung. Nach dem Sichtbarwerden der letzteren sind aber die Embryonen gleich zu bewerten, dann ist Embryo A = Embryo B, also ganzer Keim — Neubildung.

Wann tritt diese Umschaltung der Homologie ein? „Mit dem Sichtbarwerden der Neubildung“, — das ist kein fester Zeitpunkt. Man wird ihn auch nicht präzisieren können und braucht es nicht, denn bei Homologisierungsversuchen wird es sich wohl ausschließlich um Stadien vor oder nach diesem Moment handeln.

3 Embryonale Stadien.

Wir waren schon bei Besprechung des Zweizellenstadiums zur Homologisierung embryonaler Stadien übergegangen und wollen dies auch bei der Entwicklungsphase der Keimblase der Wirbeltiere, der Blastula, versuchen.

Dieses Stadium ist für die einzelnen Vertebratenklassen von verschiedenen Forschern sehr verschieden bewertet worden; der morpho-

logische Wert der Keimhöhle und ihrer Wände wird sehr wechselnd beurteilt. Kann da unsere Fassung des Homologiebegriffs einen Entscheid bringen? Nehmen wir die Verhältnisse von *Amphioxus* als Paradigma, so ist hier das Blastocoel oben von Mikromeren ausgekleidet, die den Ektoblast liefern, unten von Makromeren, dem späteren Entoblast, alle Zellen gehen in den Embryo selbst ein.

Ohne auf andere Wirbeltierklassen einzugehen, will ich gleich an die schwierigste Frage herantreten: ist die Keimblase der Säugetiere der der anderen Wirbeltiere, also auch des *Amphioxus*, homolog?

Diese Frage wird von verschiedenen Autoren in entgegengesetztem Sinne beantwortet. R. Hertwig schreibt im Kapitel „der Furchungsprozeß“ in O. Hertwigs Handbuch von der Entwicklung des Säugereies: „Dieses... Morulastadium... entwickelt sich zur Blastula, indem sich exzentrisch ein mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum bildet“ und erhält somit die Homologie aufrecht. Bonnet dagegen betont ausdrücklich: „Die Keimblase der Säugetiere ist der Blastula des Lanzettfischchens oder der Amphibien, welche in ihrer Totalität zum Embryo wird, nicht gleichwertig, sondern muß mit der Keimhaut der Reptilien und Vögel verglichen werden, wenn diese, was allerdings der großen Dotterkugel halber viel später eintritt, den Dotter gänzlich umwachsen hat und an ihrem animalen Pol den Embryo trägt.“ Beide Ansichten werden von anderen Autoren vertreten.

Berücksichtigen wir bei der Homologisierung mit Bonnet die prospektive Bedeutung der Zellmassen, so müssen wir ihm Recht geben: die Wände der Keimblasenhöhle der Säugetiere lassen ganz andere Dinge aus sich hervorgehen als beim *Amphioxus*: hier äußeres Keimblatt einerseits, inneres andererseits, dort den Trophoblast und nur aus einem kleinen Wandstück den Embryo selbst.

Dieser Punkt spricht aber nicht mit, da wir die prospektive Bedeutung der Zellkomplexe bei dem Versuch einer Homologisierung außer acht zu lassen haben. Dem Aussehen nach entsprechen einander die Keimblasen, auch ihrer Entstehung nach, es fragt sich nur, ob auch eine Verwandtschaft zwischen den beiden Entwicklungsstadien besteht, ob also die Keimhöhlen homolog sind oder die der Säuger eine Neubildung darstellt? Eine ganz sichere Antwort ist auf diese Frage nicht zu geben, da wir natürlich die Paläontologie nicht um Rat fragen können.

Die Furchungsbilder der verschiedenen Wirbeltierklassen zeigen uns, wie leicht das Blastocoel im Zellhaufen des Keimes verlagert werden kann. Selbst ontogenetisch läßt sich dies beobachten; Ziegler schreibt von der Entstehung der Furchungsbilder bei Teleostiern, „daß im Innern des Haufens von Blastodermzellen eine Höhle auftritt und daß dann die unterhalb derselben gelegenen Blastomeren nach den Seiten auseinandertreten, so daß die Höhle bis zu dem basalen Periblast sich ausdehnt und dann unter dem Blastoderm sich ausbreitet“. Eine ähnliche Verschiebung schildert Sobotta nach A. Virchow von den Reptilien. Ich folge der Ansicht der meisten Autoren, wenn ich diese

verschieden gelagerten Spalträume für gleichwertig erachte und nicht als verschiedene Höhlen ansehe. Die ganz exzentrische Lage der Höhle im Säugetierkeim an und für sich spricht also nicht gegen eine Homologisierung mit dem Blastocoel.

Sind aber die Keimhöhlen vom *Amphioxus* bis zu den Sauropsiden als gleichwertig aufzufassen, so sehe ich auch keinen Grund ein, weshalb sie bei den Säugern eine Neubildung darstellen sollte. Die Mammalier stammen von reptilienähnlichen Vorfahren ab, deren Keime dotterreich und mit einer Keimhöhle versehen waren; da ist doch wohl anzunehmen, daß das Blastocoel, das alle Wirbeltierklassen mit ihren verschieden dotterhaltigen Eiern besitzen, nach Schwund des Nährmaterials auch auf die dotterarmen Eier der Plazentalier vererbt worden sei.

Mit der Sicherheit, die eine Untersuchung ohne Hilfe der Paläontologie bieten kann, ist also meines Erachtens der Satz aufzustellen: die Keimhöhle der Plazentalier ist dem Blastocoel der übrigen Wirbeltiere gleichzustellen und ihre Keimblase als Blastula zu bezeichnen.

Diese drei Beispiele sollten die Anwendbarkeit unserer Fassung des Homologiebegriffs prüfen; wir sahen, daß wir mit unserer Definition in der Embryologie auskommen können und mit ihr zu gut gesicherten Ergebnissen gelangen. Ich glaube, daß wir mit ihr auch andere strittige Fragen, wie sie z. B. die Phase der Gastrulation bietet, mit Erfolg angehen können.

Verzeichnis der zitierten Arbeiten.

1912. Abel, O., Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.
 1892. Bateson, W., On numerical Variation in Teeth, with a Discussion of the Conception of Homology. Proc. Zool. Soc. London.
 1920. Bonnet, R., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 4. Aufl. Berlin.
 1876. Braun, A., Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen etc. Monatsber. Akad. Wiss. Berlin (zit. n. O. Hertwig).
 1910. Eycleshymer, A. und Wilson, J. M., Normal plates of the Development of *Necturus maculosus*. Keibels Normentafeln, Heft 11.
 1878. Gegenbaur, C., Grundriß der vergleichenden Anatomie.
 1906. Hertwig, O., Über die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie. Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere III, 3.
 1903. Hertwig, R., Eireife, Befruchtung und Furchungsprozeß. Handb. der Entwicklungslehre der Wirbeltiere I, 1.
 1897. Keibel, Fr., Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. Jena.
 1900. Keibel, Fr. und Abraham, K., Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens. Jena.
 1890–1909. Korschelt, E. und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.
 1905. Osborn, H. F., The Ideas and Terms of Modern Philosophical Anatomy. Science, N. S. XXI (zit. n. Abel).

1848. Owen, R., On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton (zit. n. Spemann).
1902. Peter, K., Die Entwicklung des Geruchsorgans und Jacobsonschen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Handb. der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere II.
1920. Peter, K., Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Berlin.
1912. Roux, W., Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. Leipzig.
1897. Sobotta, J., Die Furchung des Wirbeltiereies. Ergebnisse d. Anat. VI.
1915. Spemann, H., Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Kultur der Gegenwart III, IV, 1. Allgem. Biologie.
1909. Van der Stricht, O., La Structure de l'oeuf des Mammifères III. Mém. Cl. Sciences Acad. Roy. Belgique II, T. 2.
1890. Wiedersheim, R., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Proteus anguineus* Arch. mikr. Anat. Bd. 35.
1902. Ziegler, H. E., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena.

Referate.

Pax, Ferdinand, Die Tierwelt Schlesiens, p. I—VIII, 1—342; mit 100 Abbildungen im Text und 9 Karten. Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1921. Preis 48 Mk.

Nach einer historischen Skizze über die faunistische Erforschung Schlesiens wendet sich der Verfasser zu einer Betrachtung der schlesischen Tierwelt früherer geologischer Perioden, vor allem der känozoischen Zeit. Nach einem Kapitel über Alter und Herkunft der rezenten Tierwelt bespricht er den Einfluß der menschlichen Kultur auf die schlesische Fauna, dann gliedert er das Gebiet in horizontaler und vertikaler Richtung und wendet sich zu einer Schilderung der Teilgebiete, des Flachlandes mit seinen Komponenten (Ackerebene, Odertal, Bartschniederung, niederschlesische Heide und ober-schlesischen Waldgebiet), des Hügellandes (oberschlesisches Hügelland, schlesischer Landrücken und Sudetenvorberge) und des Berglandes (Ostsudeten und Westsudeten). Schließlich vergleicht er die tiergeographischen Befunde mit den pflanzengeographischen.

Das Buch behandelt auch allgemeine Fragen, so daß jeder der sich tiergeographisch-faunistisch beschäftigt, auf seine Rechnung beim Studium kommt. Dem schlesischen Faunisten bietet es eine Zusammenfassung der gegenwärtigen Kenntnisse, die aufgebaut und begründet ist auf eigenen Studien sowie auf einer umfassenden Zusammenstellung von in der Literatur zerstreuten und oft schwer zugänglichen Einzelheiten.

Mangel an Platz verhindert es hier näher auf die Ergebnisse des Verfassers einzugehen; nur das sei erwähnt, daß sich nach ihm Schlesien darstellt als ein Teil des tiergeographischen Mitteleuropas, dessen Ostgrenze zusammenfällt mit dem warägischen Grenzsaum. Das Fehlen mancher westlichen Formen und das Auftauchen mancher östlichen, die dem Westen Deutschlands fremd sind, läßt es erkennen als ein zwischen dem germanischen und dem sarmatischen Mitteleuropa eingeschaltetes Mischgebiet, faunistisch nahe verwandt mit Kongreßpolen. Die Grenze der beiden genannten mitteleuropäischen Teilgebiete würde durch das Odertal gebildet werden.

Das Studium des Buches führt dem deutschen Faunisten wieder recht eindringlich vor Augen, wie lückenhaft noch die Kenntnis der Tierwelt unseres Vaterlandes ist. Gerade darin liegt m. E. ein nicht geringer Wert einer solchen monographischen Behandlung einer Gegend, daß sie nicht allein die positiven Kenntnisse zusammenfaßt, sondern auch die Lücken erkennen läßt (im Schlußkapitel stellt Verf. beides gegenüber) und derart sowohl Hinweis darauf gibt, wo noch weiter zu forschen ist, als auch zu solcher Forschung anregt.

C. Zimmer (München).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Peter Karl

Artikel/Article: [Über den Begriff „Homologie“ und seine Anwendung in der Embryologie. 308-327](#)