

taten führen, wenn denselben ein vergleichendes Studium der verwandten Formen parallel geht.

Um zu entscheiden, ob die bekannten Fälle dem direkten Saison-Dimorphismus oder dem adaptiven angehören, „sind genauere und spezieller auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen notwendig, wie sie bis jetzt noch nicht vorliegen“.

Namentlich dürfte die Entscheidung schwer sein, „ob man es im einzelnen Fall mit reinem direktem Saison-Dimorphismus zu thun habe. Die Versuche lassen ihn bei *Polyomm. phlaeas* annehmen, und bei *Pararge egeria* und *Vanessa urticae* dürfen die Klimavariationen wohl auch als direkte Wirkungen der verschiedenen Temperatur betrachtet werden, ob und inwieweit aber dabei noch doppelte Anpassung mitspielt oder — bei den Klimavariationen — geschlechtliche Zuchtwahl, das ist schwer zu entscheiden“ (s. d. Bemerk. oben S. 568).

Da solche abändernde Temperaturen auch das Keimplasma langsam beeinflussen können (*P. phlaeas*), „so können wohl auch diese direkten Abänderungen der Farben durch das Klima nicht ganz bedeutungslos sein, wenn sie auch sicherlich eine geringere Bedeutung für die Umwandlung der Schmetterlingsarten haben, als“ Weismann „sie ihnen früher zuschrieb vor der Erkenntnis, dass ein großer Teil des Saison-Dimorphismus auf Selektion beruhen muss.

Vielleicht wird uns die Zukunft in den Stand setzen, aus der kritischen Periode der Temperaturwirkung auf die Natur der Abänderung zurück zu schließen“. Merrifield schloss aus Versuchen an *Sel. illustraria*, „dass die kritische Zeit für die Zeichnung der Anfang der Puppenzeit sei, für die Grundfarbe aber das Ende derselben“. Weismann betont dem gegenüber, dass „Zeichnung“ genetisch dasselbe sei wie „Färbung“, und biologisch auch, insofern sie zu sympathischer oder auffallender Färbung zusammenwirken“. Diese Ansicht Weismann's ist nur für einzelne Formen richtig, für phyletische Betrachtung ist sie im allgemeinen nicht zutreffend — dies dürfte jedem einleuchten, der sich daran erinnert, dass bei den Nymphaliden das gleiche Zeichnungselement, bald als weiße Flecken, bald als weißgekernte Augen, bald als schwarze Flecken sich vorfinden kann.

„Soviel darf für jetzt wenigstens behauptet werden, dass die Temperatur vor der Verpuppung keinerlei Einfluss auf die Farbe und Zeichnung des Schmetterlings hat“.

Hoffentlich werden Weismann's geistvolle Untersuchungen manchen Forscher veranlassen, diesem interessanten, bisher leider wenig gepflegten Gebiete, seine Arbeitskraft zuzuwenden. [73]

Max Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane.

(Zwanzigstes Stück.)

Laridae.

Die *Laridae*, ca. 160 Arten gutfliegender Schwimmvögel umfassend, sind eine äußerlich ziemlich gut abgegrenzte Familie, welche aber von den verschiedenen Systematikern in sehr verschiedener Weise gruppiert

wurde. Fossile Reste kennt man sicher erst seit dem unteren Miocän (und zwar von *Larus*, *Lestris* und *Sterna* aus den Miocän und den folgenden Schichten Nord-Amerikas und Europas).

Hinsichtlich ihrer systematischen Beziehungen sei folgendes erwähnt.

1. Als mit den *Tubinares* eine Abteilung der Schwimmvögel (*Longipennes* Cuv., *Gaviae* Sund.) bildend, betrachtet sie außer den beiden eben genannten Forschern De Selys 1842, Kaup, Reichenbach, Burmeister, Owen, Lilljeborg, A. Milne Edwards, Coues, Claus, Hartlaub, Brehm und Reichenow.
2. Dagegen fasst sie Bonaparte mit den *Tubinares* und *Chionididae* zu den *Longipennes* zusammen,
3. während sie nach Des Murs, Gervais mit den *Tubinares* und *Phaeton* diese Gruppe repräsentieren.
4. Mit den *Tubinares* und vielleicht incl. der *Dromaididae* zu den *Longipennes* vereinigte sie De Selys 1879.
5. Zusammen mit den *Tubinares*, *Dromas* und *Phaeton* bilden sie die erste Familie der *Natatores* (*Laridae*) nach Swainson.
6. *Tubinares*, *Colymbidae*, *Alcidae* und *Laridae* gehören nach Huxley zu den *Cecomorphae*.
7. Mit den *Tubinares*, *Steganopodes* und *Podocae* repräsentieren sie die *Macropteri* nach Fitzinger's Ansicht.
8. Garrod vereinigt sie mit den *Charadriidae*, *Gruidae* und *Alcidae* zu den *Charadriiformes Limicolae*.
9. Dagegen sieht sie Forbes als eine Familie der *Pluviales* an.
10. Newton betrachtet als verbunden mit den *Alcidae*, *Limicolae* und vielleicht auch mit den *Otididae*.
11. Nach Gadow sind sie als eine Familie der *Hologyri* anzusehen.
12. Eine selbständige Abteilung der Schwimmvögel überhaupt bilden sie nach Illiger, L'Herminier, Brandt, Nitzsch, Eyton, W. K. Parker, Gray, Sundevall 1872, Wallace, Selater, Sharpe.
13. Als 2, 3 oder 4 distinkte Gattungen (Familien) im System aufgestellt hat sie Linné (3), Brisson (4), Temminck (4), Schlegel (2), Milne Edwards und Grandidier.

Nach F. sind aber nähere Beziehungen der *Laridae* zu den *Colymbidae* und *Anseres* garnicht vorhanden, und auch solche zwischen ihnen und den *Ibidinae* und *Gruinae* nur ganz entfernte, dagegen sicher existiert ein ursprünglicher Zusammenhang der *Laridae* oder besser (weil sie, wie an einer späteren Stelle bewiesen werden soll, mit den *Limicolae* ganz nahe verwandt sind) der *Laro-Limicolae* mit den *Alcidae*. Die von zahlreichen Autoren, sowohl der älteren als auch der neueren Zeit, anerkannte, mehr oder minder intime Verwandtschaft der *Tubinares* mit den *Laridae* weist auch F. nicht ganz zurück. Allerdings kam er durch vergleichende Untersuchungen beider Gruppen zu der Ueberzeugung, dass einerseits sehr ausgeprägte Differenzen zwischen beiden existieren, andererseits wieder manche Ueberein-

stimmungen als nur analoger Natur sich erweisen. Es treten aber bei beiden auch zugleich einige Züge auf, die nicht durch die Annahme sekundärer Konvergenzen erklärbar sind, sondern auf einen ursprünglichen, allerdings phylogenetisch recht weitab liegenden Zusammenhang der *Tubinares* und generalisierten Vorfahren der *Laridae* resp. *Larolimicolae* hinweisen.

Schon seit langer Zeit waren die nahen Beziehungen im Bau der *Laridae* und *Limicolae* bekannt und schon L'Herminier und Nitzsch wiesen mit großem Recht auf die sternalen und pterylographischen Aehnlichkeiten beider Abteilungen hin. Thatsächlich sind die Uebereinstimmungen derselben in fast allen wesentlicheren Verhältnissen des äußeren und inneren Baues so ausgeprägte, dass über die große Intimität beider Gruppen nicht der geringste Zweifel berechtigt ist. Die anatomischen Uebereinstimmungen sind häufig derart, dass es gar nicht leicht fällt, dieses oder jenes Detail der *Laridae* und *Limicolae* auseinander zu halten; sogar in solchen Fällen, bei denen auf den ersten Blick auffallendere Verschiedenheiten sich finden; ist es bei mit einiger Umsicht angestellter Vergleichen nicht schwer, Reihen gradueller Variierungen aufzustellen, welche innerhalb der *Limicolae* meist die gleiche oder eine wenig kleinere Amplitude der Variabilität aufweisen wie die zwischen *Laridae* und *Limicolae*. Selbst ältere Embryonen aus beiden Familien besitzen eine sehr frappante Aehnlichkeit untereinander. Eine Vergleichen der *Laridae* und *Limicolae* mit einander ergibt übrigens auch, dass die letzteren meist die primitiveren Charaktere, die ersteren dagegen einen etwa höheren Grad der Differenzierung darbieten. Man wird sonach in den gemeinsamen Vorfahren beider Familien einen generalisierten Typus erwarten, der mehr limicol als larid war, und man wird zugleich wegen der relativ geringen Abweichung vermuten dürfen, dass die Abtrennung der *Laridae* von dem gemeinsamen Stamme und ihre spezielle Ausbildung erst in eine jüngere geologische Zeit (vielleicht erst in das Ende der Sekundär- oder in den Anfang der Tertiär-Periode) fiel. Außerdem ist F. auch noch der Meinung, dass die paläontologische Entwicklung bei den *Laridae* und *Limicolae* nicht schnell vor sich gegangen sein kann.

Innerhalb der *Laridae* nun verteilen sich primäre und sekundäre Merkmale in wechselnder Weise auf die verschiedenen Gattungen resp. Unterfamilien. Die meisten primären Eigenschaften (in erster Linie hinsichtlich der Pterylose, zahlreicher Skelettdetails und vieler Muskeln) findet man aber doch bei den kleineren Formen, speziell bei den *Sternae*, die F. deshalb an den Ausgang gestellt und von den *Larinae* gefolgt wissen will.

Procellariidae (Tubinares).

Die *Procellariidae* eine gut abgegrenzte Familie repräsentierend, umfassen über 100 Arten der tubinaren Meeresvögel, welche meist aus-

gezeichnete Flieger sind (nur *Pelecanoides* und den *Oceanitidae* besitzen infolge ihrer kürzeren Flügel eine mäßige Flugfähigkeit) und entweder eine kosmopolitische Verbreitung haben, oder der südlichen Erdhälfte, speziell dem antarktischen Gebiete angehören.

Die paläontologische Kenntnis dieser Vogelgruppe ist eine noch mangelhafte, die ersten Funde, welche sie betreffen, stammen aus dem Miocän (*Puffinus*), jedoch existieren auch dem Eocän angehörende Formen, welche in gewissen Verhältnissen an die *Procellariidae* erinnern.

Hinsichtlich ihrer systematischen Gruppierung sei folgendes bemerkt.

1. Als mit den *Laridae* eine Abteilung der Schwimmvögel, die *Longipennes* Cuv. bildend, betrachtet sie Cuvier, de Selys, Sundevall 1844, Kaup, Reichenbach, Burmeister, Owen, Lilljeborg, A. Milne Edwards, Coues, Carus, Hartlaub, Brehm und Reichenow.
2. Mit den *Laridae* und *Chionididae* zu den *Longipennes* vereinigt sie Bonaparte.
3. Dagegen nimmt Des Murs und Gervais an, dass sie und die *Laridae* sowie *Phaethontidae* zusammen die *Longipennes* darstellen.
4. Mit den *Laridae*, *Phaeton* und *Dromas* eine Familie (die *Laridae*) bilden sie nach Swainson.
5. Hingegen in Gemeinschaft mit den *Laridae*, *Colymbidae* und *Alcidae* zu den *Cecomorphae* erschmilzt sie Huxley.
6. Zusammen mit den *Laridae*, *Steganopodes* und *Podocae* die *Macropteri* bilden sie nach der Ansicht Fitzingers.
7. Zu der Familie *Pelecanidae* vereinigt sie und die *Steganopodes* dagegen Eyton.
8. Garrod (1874) aber teilt sie in 2 Familien (*Procellariidae* und *Fulmaridae*) und betrachtet sie als die *Coh. Nasutae* der *O. Anseriformes*.
9. Mit den *Pelargi*, *Cathartidae*, *Herodii*, *Steganopodes* und *Accipitres* zu den *Ciconiiformes* werden sie verbunden von Garrod 1879 und von Forbes 1882.
10. Gadow wiederum betrachtet sie als eine Familie der *Orthocoela*.
11. Als eine selbständige Abteilung (Familie, Ordnung etc.) der Vögel oder Schwimmvögel angesehen werden sie von Illiger, L'Herminier, Brandt, Nitzsch, W. K. Parker, Hartlaub, Gray, Sundevall 1872, Wallace, Selater, Sharpe, Forbes, Newton (vielleicht),
12. 2—4 gesonderte Gattungen der Vögel resp. Schwimmvögel (*Palmipedes*) repräsentieren sie nach Linné, Brisson, Temminck.

Die verschiedenen Autoren bringen demnach die *Procellariidae* in Beziehungen zu den *Impennes*, *Colymbidae*, *Laridae*, *Phaeton*, *Steganopodes*, *Anseres*, *Dromadinae*, *Herodiones*, *Pelargi* und *Accipitres*.

Nach F. sind aber die Uebereinstimmungen der in Rede stehenden Gruppe mit den *Alcidae* und *Colymbidae* nur sehr entfernte und ganz indirekte, dagegen konnte er eine mehr direkte aber auch ziemlich

weit abliegende Verwandtschaft zwischen ihr und den *Impennes* konstatieren. Ueber das Verhältnis zwischen den *Procellariidae* und den *Laridae* existieren verschiedene Ansichten. Die Mehrzahl der Autoren fasst dasselbe als sehr intimes zwischen beiden Gruppen auf, man hat sogar die *Tubinares* selbst zwischen die Familien der *Laridae* gestellt.

Andrerseits sind neuerdings, namentlich durch Garrod und Forbes, alle verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen beiden geleugnet worden. Jedoch ist F. der Ansicht, dass eine vergleichende Betrachtung der *Laridae* und *Tubinares* eine Anzahl von spezielleren Uebereinstimmungen ergibt (und zwar hinsichtlich der Pterylose, Schizognathie, des Proc. procoracoideus, Foramen supracoracoideum, der gegenseitigen Lage der beiden Coracoides, des Humerus, der Mm. rhomboides profundus, serratus profundus, gewisser Züge des M. pectoralis abdominalis, Mm. biceps brachii und propatagialis, scapulo-humeralis anterior, Tendo anconaei coracoidei, Kombination der Garrod'schen Beinmuskeln), welche übrigens auch ermöglichen, die bezüglichen Verhältnisse der *Tubinares* von denen der *Laridae* resp. laridenähnlichen Vorfahren abzuleiten (in erster Linie ist dies der Fall bei der Pterylose, welche Anknüpfungen an *Lestris* und *Scolopax* erlaubt, bei dem Verhalten der *Palatina*, der Verbindung der Clavicula mit dem primären Brustgürtel, der Tendo anconaei coracoidei und vor allem der Mm. biceps brachii und propatagialis). Daneben existiert bei beiden Gruppen aber auch eine Reihe von Besonderheiten (z. B. die Beschaffenheit der Nasenlöcher und die Holorhinie, die Zehenverhältnisse, das Verhalten der Eier, das Sternum, die Mm. latissimi dorso incl. metapatagialis, deltoides major, Zunge), welche weder für noch wieder entscheiden lassen; außerdem giebt es eine Reihe von Charakteren (wie z. B. das Verhalten des Dunengefieders, die Beziehungen der Clavicula zum Sternum; die Größe und Beschaffenheit des Drüsenmagens, gewisse Darmverhältnisse, die Gestalt und Beschaffenheit der Milz etc.), welche sich denen der *Laridae* teils diametral entgegenstellen, teils nur in ganz gezwungener Weise ihnen vergleichbar sind. F. ist deshalb der Ansicht, dass, alle diese Verhältnisse zusammengerechnet, die Summe und Bedeutung der Differenzen größer ist als diejenige der Kongruenzen und somit eine Stellung der *Tubinares* zwischen Vertretern der *Laridae* ohne weiteres zurückzuweisen ist, andererseits ist aber auch die Differenz nicht so groß, dass die Uebereinstimmungen zwischen beiden Gruppen bedeutungslos würden. Diese letzteren sind allerdings teilweise sekundärer Natur und, darum von keiner großen Bedeutung, teilweise aber lassen sie sich nur unter Annahme einer durchaus nicht intimen, aber doch reellen primitiven Verwandtschaft erklären, wobei die Verhältnisse bei den *Laridae* oder besser bei den *Laro-Limicolae* die Ausgangspunkte geben. Demnach würden die *Tubinares* eine etwas höher differenzierte Familie bilden, welche in sehr früher Zeit (wahrschein-

lich noch vor der Kreide) sich von dem primitiven Stamme ablöste. Es sind dies jedoch vorläufig nur Vermutungen, zu deren Bestätigung fossile Funde unbedingt notwendig sich machen.

Auf die Beziehungen der *Procellariidae* zu den *Steganopodes* machten schon frühere Forscher aufmerksam. Eyton vereinigte beide zur Familie der *Pelecanidae*, Garrod und Forbes bildeten aus ihnen, den *Steganopodes*, *Pelargi*, *Herodii*, *Cathartidae* und *Accipitres* resp. *Falconidae* die Ordnung der *Ciconiiformes*.

Zur Begründung dieser Verwandtschaft führt Forbes folgende als den Vertretern dieser Ordnung zukommende Charaktere auf: den mehr oder weniger ausgebildeten Schwimmfuß, die bekränzte Bürzeldrüse, die weißen oder nahezu weißen Eier und eine Reihe anderer Eigentümlichkeiten. Einige derselben, vor allem die Schädelcharaktere und insbesondere das Verhalten der Gaumenbeine erkennt auch F. an. Die meisten andern aber scheinen ihm teils so wenig durchgreifend, teils so allgemeiner Natur, dass er darauf keine Verwandtschaft gründen möchte. Wenn aber F. auch diese von Forbes angeführte Beweismaterial nur teilweise für gültig erklären kann, so betrachtet er doch die Grundidee, von der Garrod und Forbes ausgingen, als eine durchaus gesunde. Denn thatsächlich existieren neben den bereits vom letzteren Forscher namhaft gemachten Kongruenzen zwischen den *Procellariidae* und den *Steganopodes* auch noch einige andere Aehnlichkeiten (dies sind breite Fluren und schmale Raine, gewisse Verhältnisse im distalen Bereiche des *Coracoid*, Zahl der Cervikalwirbel der *Tubinares* und *Phaetontidae*, Darmlänge, Darmlagerung, Milz etc.), welche teilweise die Annahme einer gewissen Verwandtschaft zwischen beiden Abteilungen gestatten.

Auf der andern Seite aber giebt es wieder eine Reihe von Charakteren, in welchen die beiden Gruppen von einander abweichen, welche überdies sehr zahlreich sind und sich über alle Organsysteme verbreiten. Deshalb will F. die Verwandtschaft der *Tubinares* mit dem *Steganopodes* vorsichtig beurteilt wissen und die Sonderung beider Familien in eine recht frühe phylogenetische Zeit verlegen.

Hingegen vermag F. keine direkteren Beziehungen der *Tubinares* mit den *Anseres* aufzufinden, und er ist überhaupt der Meinung, dass den *Tubinares* eine Stellung zwischen den *Laro-Limocolae* und den *Steganopodes*, aber in einiger Entfernung von beiden gebühre, doch reichen seine bisherigen eigenen Untersuchungen noch nicht aus zur sicheren Beurteilung der verschiedenen Klassifikationen der in Rede stehenden Familie, denn sie weist einen ganz außerordentlichen Wechsel auf in ihrer inneren Struktur, in dem Luftgehalt der Knochen, in der sternalen Krümmung und der Konfiguration des Xiphosternum, in der Größe des coraco-seapularen und intercoracoidalen Winkels und der Spannung der Furcula, im Verhalten des Humerus etc., ist aber dabei

doch eine gut abgegrenzte. Mit der von Garrod und in erster Linie von Forbes vorgeschlagenen Sonderung der *Tubinares* in die beiden Subfamilien der *Oceanitidae* und *Procellariidae* resp. *Oceanitinae* und *Procellariinae* s. lat. ist zwar F. auch einverstanden, erblickt aber in den meisten von Forbes als maßgebend angeführten Merkmalen nur zum kleinsten Teile primitive Charaktere, in der Hauptsache dagegen sekundäre Spezialisierungen, die den *Oceanitidae* eine einseitige und relativ ziemlich hohe Stellung in der Familie verschaffen.

Sie dürften nach F. vielleicht eine kleine Gruppe darstellen, die sich früh von den anderen *Tubinares* abzweigte und sich anschickt, aus dem ursprünglichen Typus primitiver *Natatores* sich in den der *Grallatores* umzubilden — demnach das umgekehrte Verhalten zeigt wie die *Laridae*, welche F. von grallatorischen Vorfahren ableiten möchte. Bei den *Procellariidae* Fo. (*Procellariinae* s. lat.) stehen die großen *Diomedinae* auf Grund zahlreicher höherer Differenzen oben an, die *Procellariinae* s. str. bieten in der Hauptsache den primitiveren Typus dar.

Steganopodes.

Diese Gruppe, an Gattungen zwar arm (ca. 65 Species, welche 6 Genera bilden, umfassend), aber durchaus nicht eng geschlossen, enthält als vorzügliche Flieger bekannte Schwimmvögel, welche in der Hauptsache eine weite pelagische Verbreitung besitzen, aber auch teilweise den Flussläufen folgend, in das Innere des Landes eindringen.

Die paläontologische Kenntnis der *Steganopodes* ist etwas vollkommener als die der vorhergehenden Familien. Die ersten derartigen Reste fand man in der oberen Kreide Amerikas (*Graculavus* Marsh in mehreren Arten), in Europa sind solche erst seit dem mittleren und oberen Eocän (*Carbo*, *Sula*, *Pelecanus*) bekannt. Zahlreicher werden die Reste im Miocän (*Phaeton*?) in den Siwalickhügeln Indiens, mehrere Arten von *Pelecanus* in Frankreich, Deutschland, England, Indien, *Sula* aus Frankreich und Nordamerika; *Phalacrocorax* aus Europa, Amerika und Indien; dazu kommen noch 2 eigentümliche Formen (*Pelagornis* Lartet, *Chenornis* Portis).

Die systematische Stellung, welche den *Steganopodes* angewiesen wurde, wechselt sehr.

1. Die *Gaviae* s. *Pelagici* bildet sie mit den *Urinatores* und *Longipennes* nach Bonaparte.
2. Mit den *Tubinares* zu den *Pelecanidae* verschmilzt sie Eyton.
3. Zu der Ordo *Macropteri* dagegen vereinigt sie Fitzinger mit den *Podoeae*, *Tubinares*, *Laridae* und *Rhynchaee*.
4. Die *Natatores Simplicirostres* in Gemeinschaft mit den *Pygopodes* und *Longipennes* bilden sich nach der Ansicht Lilljeborg's.
5. Sie sind 3 Gattungen oder Familien der Schwimmvögel: Linné, Gray, Hartlaub 1877.

6. 5 Gattungen der *Palmipedes* repräsentieren sie nach Hartlaub.
7. Als eine Familie (resp. Unterordnung oder Ordnung) der Schwimmvögel oder Vögel überhaupt werden sie angesehen von Brisson, Cuvier, Illiger, L'Herminier, Sundevall 1844, Swainson, Brandt, Nitzsch, De Selys, Kaup, Reichenbach, Burmeister, Des Murs, Hartlaub 1861, Brehm, Selater, Reichenow, Sharpe, Forbes 1884, Newton u. a.
8. Als eine besondere Familie der *Desmognathi* betrachtet sie Huxley.
9. Als die *Coh. Steganopodes* der *O. Ciconiiformes* sind sie nach Garrod, Forbes 1882 anzunehmen.
10. Endlich für Familie der *Orthocoela* hält sie Gadow.

Auch die speziellere Klassifikation der *Steganopodes* wechselt sehr auffallend. Bald teilt man sie ein in 2 (so thut dies Brisson, Fitzinger, Lilljeborg, Huxley), bald in 3 (wie Cuvier, Brandt, Gray, Hartlaub 1877, Reichenow), bald in 4 (De Selys, Garrod), bald in 5 (Illiger, Swainson, Eytton) und endlich in 6 (Nitzsch, Bonaparte, Carus, Cones, Elliot, Sundevall, Brehm) Gattungen oder Unterfamilien oder Familien.

Hinsichtlich der verschiedenen oben angeführten Verwandtschaftsverhältnisse der *Steganopodes* ist nun F. folgender Ansicht. Zu den *Alcidae* und *Laridae* weisen sie nur sehr allgemeine, zu den *Impennes* nur durch den weiten Umweg über die *Tubinares* vermittelte und immerhin problematische Beziehungen auf, während mit den *Colymbidae* und *Podicipidae* auf der einen und den *Tubinares* auf der andern Seite gewisse Uebereinstimmungen bestehen. Unter den beiden ersten Gruppen (den *Colymbidae* und *Podicipidae*), finden sich bei den *Colymbidae* direktere Hinweise auf die Steganopoden als bei den *Podicipidae*, jedoch hat die Sonderung von dem gemeinsamen Stamme schon recht früh stattgefunden, wie durch das Auftreten des einige ausgeprägte steganopode Merkmale besitzenden *Graculavus* aus der oberen Kreide wahrscheinlich gemacht wird. Jedenfalls ist anzunehmen, dass die *Steganopodes* eine sehr alte Gruppe repräsentieren.

Auch eine Verwandtschaft der *Steganopodes* mit dem *Tubinares* ist nicht zu verkennen. In zahlreichen Charakteren zeigen sich die ersteren als die höher entwickelten Formen und dementsprechend sind auch die Berührungspunkte zu der relativ am höchsten stehenden Unterfamilie der *Tubinares*, zu den *Diomedinae*, die zahlreichsten. Es ist aber deshalb nicht eine direktere Ableitung der *Steganopodes* von den *Diomedinae* anzunehmen; vielmehr liegt die gemeinsame Wurzel der beiden betreffenden Familien viel weiter zurück, — die vielen Uebereinstimmungen zwischen den *Diomedinae* und *Steganopodes* sind lediglich paralleler, isomorpher Natur. Ein weiterer Beweis dafür, dass die letzteren eine sehr alte Abteilung sind, ist auch die

Isolierung und Artenarmut der meisten ihrer wenigen Gattungen, von denen jede Vertreter einer Unterfamilie zu sein scheint. Man darf sie als eine dem Aussterben entgegengehende Familie ansehen, die *Graculavinae* und *Pelargonithinae* sind bereits verschwunden. Zugleich kennzeichnet die *Steganopodes* in morphologischer Hinsicht eine relativ hohe Entwicklung, welche sich in zahlreichen progressiven und retrograden Differenzierungen ausspricht. Zur Zeit in ihrem Flugapparate nur noch muskelschwache Tiere, lassen sie in ihrem bezüglich osteologischen Gerüste Strukturen erkennen, welche nur durch einstmals quantitativ und qualitativ hoch entwickelte Muskulatur zu erklären sind. Mit dieser Rückbildung der Muskeln gehen Hand in Hand auf der einen Seite partielle Verschmelzungen der ungenügend bewegten Knochen, auf der andern höhere Ausbildungen der wichtigeren Gelenke, sowie des accessorischen Bewegungsapparates, endlich eine Pneumatizität, die wenigstens bei gewissen Vertretern (bei *Sula*, *Fregata*, *Pelecanus*) eine ganz außerordentliche Entwicklung erreichte.

F. scheint es aus diesen Gründen, dass die *Steganopodes* eine jener Abteilungen verkörpern, welche schon in früher Zeit eine nicht unbedeutende Entwicklungshöhe, namentlich in den Bewegungs- und Verdauungsorganen erreichten und dadurch eine gewisse hervorragende Stellung einnahmen. Aber es kam eine Zeit, wo bei ihnen die progressiven Entwicklungsvorgänge aufhörten und einer retrograden Bewegung Platz machten; denn es ist unverkennbar, dass die *Steganopodes* in morphologischer und numerischer Hinsicht ihre Glanzzeit hinter sich haben und ihre Bahn bergab führt.

Die Klassifikation der allerdings nicht wenig von einander divergierenden Gattungen der *Steganopodes* hat noch nicht zur gewünschten Einheit geführt, weil der eine Autor dieses, der andere jenes klassifikatorische Moment in den Vordergrund stellt und dadurch, weil sich diese Merkmale außerordentlich verschiedenartig verhalten, bald zu diesem, bald zu jenem Resultate gelangt. Mit den *Tubinares* teilen sie die außerordentlich ausdrucksvolle Variierung ihrer inneren Organe, aber es ist sehr schwierig, dabei die primären und verwandtschaftlichen Beziehungen von der sekundären Zuthat zu scheiden. *Phaeton* bietet die primitivsten Beziehungen dar und lässt einige Momente erkennen, welche etwas an die *Tubinares*, vielleicht mehr noch an die *Laro-Limicolae* erinnern. Die andern *Steganopoden* kann man nach dem Grade ihrer Entwicklungshöhe in 2 Gruppen teilen, von denen die erstere die im ganzen einfacher und primitiver gebauten *Plotinae*, *Phalacrocoracinae* und *Sulinae* (vielleicht auch die *Pelagornithinae*), die letztere die höher stehenden *Pelecaninae* und *Fregatinae* umfasst. Auch lässt sich erkennen, dass vor allen Dingen *Plotus*, dann *Carbo* und in mancher Hinsicht auch *Sula* Berührungspunkte mit den *Colymbidae* und *Podicipidae* darbieten, während *Pelecanus* und in geringerem

Maße auch *Sula* einige bei den *Anseres* auftretende Verhältnisse aufweist und *Fregata* Eigentümlichkeiten erkennen lässt, welche auf die *Accipitres* hindeuten.

Eine wirkliche, d. h. genealogische Klassifikation der *Steganopodes* wird indess erst dann möglich sein, wenn weitere morphologische Untersuchungen angestellt oder paläontologische Funde gemacht worden sind.

Anseres (Anatidae).

Die *Anseres* stellen eine abgegrenzte große (ca. 180 Arten umfassende) Familie von Schwimmvögeln dar, welche eine kosmopolitische Verbreitung besitzen (die antarktische Region aber verhältnismäßig am spärlichsten bewohnen).

Sicher bestimmte fossile *Anseres* sind erst vom unteren Miocän ab, aber gleich in mehreren Arten nachgewiesen; es scheint, als ob die Gattungen *Anas* und *Mergus* (?) etwas früher auftreten als *Anser* und *Cygnus*, deren Schwerpunkt erst in der Pliocän und die quarternäre Zeit fällt. Im Diluvium Neuseelands fand man *Cnemiornis calcitrans* Owen, eine sehr große fluglose Form, die mehrere Charaktere mit *Cereopsis* teilt. Andere miocäne Gattungen (*Hydrornis*, *Chenornis*) scheinen die letzten Reste von Mischformen darzustellen, bei denen sich einzelne anserine Züge mit Affinitäten teils zu den *Tubinares*, teils zu diesen und den *Steganopodes* verbinden. Die Zusammengehörigkeit der verschiedenen Vertreter der *Anseres* in eine Abteilung ist von der überwiegenden Mehrzahl der Forscher erkannt worden; mehrere Autoren rechnen auch *Phoenicopterus*, andere noch *Palamedea* dazu. Auch hinsichtlich der Stellung der *Anseres* im Systeme gehen die Ansichten der Autoren nicht so weit auseinander.

1. Eine Familie (Unterordnung, Ordnung) der Schwimmvögel oder Vögel überhaupt bilden sie

a) ohne *Phoenicopterus* und ohne *Palamedea* nach Brisson, Cuvier, Illiger (ohne *Cereopsis*), L'Herminier, Nitzsch, Gray, De Selys 1842, Sundevall 1844, Kaup, Reichenbach, Fitzinger, Des Murs, Milne Edwards, Coes, Wallace, Gervais, Brehm, Selater 1880, Sharpe, Forbes 1884.

b) Mit *Phoenicopterus*, aber ohne *Palamedea* nach der Ansicht von Latham, Swainson, Cornay, Burmeister, Owen, Hartlaub, Schlegel, Sundevall 1872.

c) Ohne *Phoenicopterus* und mit *Palamedea* nach Parker, Selater und Salvin, Reichenow.

d) Mit *Phoenicopterus* und mit *Palamedea* nach Carus, Newton 1885.

2. Als zwei Gattungen der *Anseres* betrachtet sie Linné.

3. 3 Gattungen der *Anseres*, von denen *Mergus* und *Anas* nebeneinander, *Cereopsis* aber in größerer Entfernung von ihnen gestellt werden muss, bilden sie nach Temminck.

4. Als erste (primitivste) Familie der *Desmognathae* werden sie betrachtet von Huxley, und zwar 1867 incl. von *Palamedea*, 1868 ohne diese.
5. Mit den *Podicipidae* und *Impennes* zu den *Anseriformes Anseres* vereinigt sie Garrod.
6. Als eine Familie der *Orthocoela* dagegen sieht sie Gadow an.
7. Lilljeborg stellt sie den übrigen *Natatores* (*Simplicirostres*) als Gruppe der *Lamellirostres* gegenüber.
8. Bonaparte endlich trennt sie von allen anderen *Natatores* (*Altrices*) ab und stellt sie in die Subklasse der *Praecoces*.

F. kam nun durch seine Studien hinsichtlich dieser eben angeführten Beziehungen der *Anseres* zu folgendem Resultate. Die Beziehungen zu den *Alcidae*, *Laridae*, *Grallae*, *Psittaci* und *Ratitae*, sowie die angegebene Tendenz der *Cracidae* nach den *Anseres* möchte er von vorneherein ausschließen; über die Verwandtschaft der *Anseres* mit den *Palamedeidae*, *Odontoglossae*, *Pelargo-Herodii* und *Accipitres* wird er erst bei diesen Familien sich äußern, das Verhältnis endlich zwischen den *Anseres* und den *Impennes*, *Colymbidae*, *Podicipidae*, *Tubinares* und *Steganopodes* ist nun folgendes. Auf den ersten Blick scheint die Differenz zwischen den *Anseres* und der zuerst angeführten Gruppe, den *Impennes*, eine außerordentlich große zu sein; trotzdem finden sich aber eine Reihe von Merkmalen (so das Verhalten der *Crista sterni*, der *Furcula*, der *Mm. cucullaris*, *pectoralis thoracicus*, *supracoracoideus*, *coracobrachialis posterior*, *subcoracoscapularis*, *anconaeus scapularis* etc.), welche, obwohl sie zum kleineren Teil Konvergenz-Analogien sein mögen, doch in der Hauptsache Beziehungen primitiver Natur ausdrücken, die bald bei den *Impennes*, bald bei den *Anseres* die höhere Differenzierung erkennen lassen.

Allerdings will F. damit nicht behaupten, dass diese Beziehungen von solcher Wichtigkeit sind, dass sie irgend welche intimere Verwandtschaft zwischen beiden Gruppen beweisen könnten; immerhin aber genügen sie zur Bekundung gewisser, wenn auch nicht gerade naher genealogischer Beziehungen beider Familien.

Eine Verwandtschaft der *Anseres* mit den *Colymbidae* und *Podicipidae* ist nach F.'s Ansicht sicher vorhanden, und zwar sind im großen und ganzen zwischen der in Rede stehenden Gruppe und den *Podicipidae* die Uebereinstimmungspunkte am zahlreichsten. Infolge einzelner Charaktere stellen sich aber auch die *Anseres* zwischen die *Colymbidae* und *Podicipidae*.

Auch zu den *Tubinares* weisen die *Anseres* einige Relationen auf (insbesondere im Verhalten der Pterylose, der Verbindung von *Clavícula*, *Coracoid* und *Scapula*, der *Furcula*, der *Mm. rhomboides superficialis*, *deltoides major* etc.), welche Anknüpfungen an die primitiveren Formen derselben ermöglichen. Aber trotz dieser Beziehungen nehmen

beide Gruppen eine ziemlich entfernte Stellung von einander ein, und die gemeinsame Wurzel beider liegt sehr tief, tiefer jedenfalls als die für die *Anseres* und *Colymbo-Podicipidae*.

Ihrem äußeren Aussehen nach scheinen die *Anseres* auch gewissen *Steganopodes* nahezustehen. Selbst eine genauere morphologische Untersuchung ergibt einige solche Aehnlichkeiten (beispielsweise in den pterologischen Verhältnissen, im Sternum und im Becken, in den Mm. cucullaris, rhomboides superficialis etc.). Allerdings werden dieselben durch diejenigen Formen unter den *Anseres* vermittelt, die wie zum Beispiel *Cygnus* zu den am höchsten differenzierten Individuen gehören, während die in vieler Hinsicht primitivere Verhältnisse aufweisenden *Anatinae* und *Anserinae* sich im ganzen weiter von den *Steganopodes* entfernen. Dieser Umstand fordert deshalb zur vorsichtigen Beurteilung der Verhältnisse auf, lässt zugleich aber auch erkennen, dass die *Steganopodes* in der Hauptsache eine höhere morphologische Stelle einnehmen als die *Anseres*. Die letzteren möchte F. als Vögel beurteilen, die sich schon sehr früh von dem ihnen, den *Steganopodes* und *Colymbo-Podicipidae* Ursprung gebenden Aste abgezweigt haben, aber längere Zeitperioden hindurch in einem mehr primitiven Zustande verharrten, um erst später zu einer weiteren einseitigen Entwicklung und Sonderung ihrer einzelnen Vertreter zu gelangen. Die *Steganopodes* repräsentieren somit die ältere, im ganzen höher ausgebildete und stärker divergierende, die *Anseres* dagegen die in etwas jüngerer Zeit erst merkbarer ins Leben getretene, aber trotz ihrer ziemlich großen Anzahl verschiedener Gattungen minder hoch differenzierte und enger geschlossene Familie.

Die einzelnen Unterfamilien der *Anseres* mit ihren Gattungen weisen übrigens recht merkbare Differenzen auf, namentlich in der Schnabel- und Fußbildung, in der Anzahl der Schwung- und Steuerfedern, in den Wirbelzahlen und der Länge der Halswirbelsäule, in der Bildung des Sternum und dem Verhalten der Trachea (Windungen) und trachealen Bifurkation (Pauken, Labyrinth). Die Abweichungen sind aber als sekundäre anzusehen, teils nur auf bestimmte Genera und Species beschränkt und vermutlich nicht als sehr alte aufzufassen und teilweise auch als derartige zu begründen; jedenfalls zeugen sie nicht von einer weiten Divergenz der Unterfamilien. Unter den von F. untersuchten Gattungen nehmen die verschiedenen Vertreter der *Anatinae* im ganzen die tiefste Stelle ein. *Cygnus* hingegen lässt eine Reihe von höheren Differenzierungen progressiver und retrograder Natur erkennen und erreicht damit eine Entwicklungshöhe, die zum Teil an den *Steganopodes* erinnert. *Mergus* zeigt manches primitive Moment, daneben auch solche, die als sekundäre anzusehen sind. Die Beschaffenheit der ersten Zehe und ihres Hautsaumes ist von einigen Autoren (in erster Linie von Selater) als klassifikatorisches Moment erster Klasse angesehen

worden. Darnach stellen sich die mit schmal gesäumter Hinterzehe ausgerüsteten *Anatinae* s. str. in die Mitte zwischen die breitgesäumten *Fuligulinae*, *Erismaturinae*, *Merganettinae* und *Merginae* und die ungesäumten *Cygninae*, *Anserinae*, *Cereopsinae* und *Anseranatinae*.

Cnemioornis, dessen anserine Natur durch Heector, Owen und von Haast hinreichend bewiesen, hat als quartäres Fossil für die Genealogie der *Anseres* dieselbe geringe Bedeutung wie z. B. *Alca impennis* für die *Alcidae*, aber er ist, wie diese interessant durch die weitgehenden morphologischen Umbildungen, welche mit der Vergrößerung des Körpervolumens Hand in Hand gegangen und notwendig zum Verluste der Flugfähigkeit führen mussten, und zugleich nicht minder bedeutsam für die Anschauung, dass die großen und am einseitigsten differenzierten Formen den Kampf um das Dasein am schlechtesten bestehen.

Die *Gastornithidae*

stellen eine durch 4 noch nicht völlig gesicherte Arten (*Gastornis parisiensis*, *Edwardii*, *minor* und *Klaaseni*) gebildete Familie fossiler Riesenvögel dar, welche in noch unvollständigen Fragmenten im Eocän Frankreichs, Belgiens und Englands gefunden worden sind. Die bekannten Reste sind sehr dürftig und sind weder genügend, um eine vollständige Restauration der Skelette zu ermöglichen, noch hinreichend zur Entscheidung der Frage, ob es sich dabei um Carinaten oder um Ratiten handle. Die Stellung, welche gegenwärtig diese Gruppe im System einnimmt, kann deshalb nur eine vorläufige sein.

Ueber diese Stellung von *Gastornis* liegen nun folgende Ansichten vor.

1. Als mit den *Urinatores* und Ratiten verwandt betrachtet sie Quenstedt und Hoernes.
2. In die Nähe der *Diomedea* werden sie gestellt von Valenciennes.
3. Als den *Anseres* genähert, aber dabei flugunfähig bleibend, sieht sie Herbet an (er erklärt die Flugunfähigkeit als Folge der enormen Größe der Vögel, die nach ihm auf ein Gewicht von ca. 500 Kl. schließen lasse; Milne Edwards dagegen folgert die Flugunfähigkeit aus der sehr massig entwickelten unteren Extremität).
4. Nach Milne Edwards repräsentiert *Gastornis* eine besondere Form, die mit den *Anseres* die meiste Aehnlichkeit besitzt, aber auch von den *Ciconiidae* und *Gruidae* nicht sehr abweicht.
5. Lartet reiht diese Vögel den *Grallatores* ein, trotzdem sie sich den *Anseres* ähnlich verhalten.
6. Als Vertreter einer besonderen Abteilung, die mit den *Anseres* relativ die meisten Affinitäten aufweist, aber zu den ratiten (fluglosen) Formen gehört, stellt sie Lemoine und E. F. Newton auf (Der zuerst angeführte Forscher wirft mit Rücksicht auf verschiedene primitive Beziehungen des Skeletts die Frage auf, ob *Gastornis* eine intermediäre Form zwischen Ratiten und gewissen großen Reptilien der Sekundärzeit bilde.)

7. Zu den *Grallatores* rechnete und in die Nähe der *Rallidae* stellte sie Owen 1869.
8. Dagegen betrachtete dieser Forscher 1856 sie als besondere Abteilung, die in mancher Beziehung an die *Rallidae* und *Dinornithidae* erinnert.
9. Mit *Aepyornis* zu den *Aepyornithidae* und diese mit den *Didinae* zu den *Dididae* verbunden wurde diese Gruppe durch Bonaparte 1856.

Das Urteil F.'s über diese Beziehungen der *Gastornithidae* lautet nun folgendermaßen.

Die behaupteten Relationen dieser Gruppe zu den *Urinatores* und *Diomedinae* sind auf Grund der bekannten Skelettfragmente nicht haltbar, dasselbe gilt von den Beziehungen zu den *Rallidae* infolge anderer Beschaffenheit der in Frage kommenden Skeletteile. Auch die *Aepiornithidae* und *Diornithidae* haben mit den *Gastornithidae* nur die beträchtliche Körpergröße, die Rückbildung der Flugfähigkeit und den ausgesprochenen Charakter als Laufvögel gemeinsam, weichen aber in ihrer spezielleren Konfiguration sehr von ihnen ab. Endlich unterscheiden sich auch die *Laridae*, *Anseres*, *Pelargi* und *Gruidae* durch ihr Skelett in mehr als einer Hinsicht von den *Gastornithidae*, aber diese Abweichungen sind nicht sehr schwerwiegend, und wenn überhaupt Beziehungen der *Gastornithidae* zu lebenden Formen zu suchen sind, so kommen dafür — wie auch Herbet, Milne Edwards, Lemoine und E. Newton bewiesen — in erster Linie die *Anseres* (und zwar speziell *Cereopsis*) in Betracht, ihnen schließen sich an 2. Stelle die *Pelargi* an und 3. folgen dann die *Laridae* und *Gruidae*. Man kann also die *Gastornithidae* sich denken als eine Zwischenform zwischen den *Anseres* und *Pelargi*, wobei man aber immer beachten muss, dass die Affinität zu den ersteren die größere ist. Schon an einer anderen Stelle wurde betont, dass unter den lebenden und fossilen Vertretern der *Anseres* gewisse Gattungen mit reduzierter Flugfähigkeit existieren und namentlich bei dem quartären *Cnemiornis* (aus Neuseeland) Hand in Hand mit der beträchtlichen Rückbildung der Flügel auch eine weitgehende Verkümmern der Crista sterni, eine höhere Ausbildung der hinteren Extremität und eine beträchtliche Vermehrung der Körpergröße geht. In *Cnemiornis* liegt somit ein unverkennbarer Abkömmling der *Anseres* mit ratiten Analogien vor. *Gastornis* aber zeigt ein noch viel ansehnlicheres Körpervolumen, das, wie Herbert richtig folgert, jede Flugmöglichkeit ausschloss, was auch durch Lemoine's Entdeckung des Brustgürtels und der vorderen Extremität direkt bestätigt wurde. Diese Skeletteile von *Gast.* zeigen auch mit *Cnemiornis* noch die meiste Ähnlichkeit im Verhältnis zu den anderen *Anseres*, ebenso nach Newton die untere Extremität, schließen aber zugleich nach der Meinung F.'s intimere genealogische Beziehungen zu irgend welchen bekannten Ra-

titen aus; infolge besonders primitiverer Charaktere von *Gastornis* in der Beschaffenheit der Schwanzwirbel, der mangelhaften Ausbildung des Pygostyl, in der Schlankheit des Kranium (ähnlich *Archaeopteryx*), in der noch unterbliebenen Anchylosierung mehrerer Schädelknochen und der Metacarpalien, in der *Hesperornis*-ähnlichen Beschaffenheit des Unterkiefers in der möglichen Existenz von Zähnen oder zahnähnlichen Fortsätzen des Kiefers, wirft Lemoine die Frage auf, ob nicht in *Gastornis* eine Zwischenform zwischen den Ratiten und gewissen großen Reptilien der mesozoischen Zeit vorliege. F. verneint diese Frage; nach seiner Meinung, weist die gesamte Konfiguration von *Gastornis* auf einen unzweifelhaften und schon in sehr bestimmter Weise spezialisierten Vogel hin, der selbst, wenn er einen wirklich bezahnten Unterkiefer gehabt haben sollte, darum keinesfalls eine tiefere Stellung als die *Ichthyornithae* einnahm. Vielmehr handelt es sich nach F.'s Ansicht bei den oben aufgezählten Merkmalen nur um einige graduelle Besonderheiten, durch welche sich der eocäne *Gastornis* in dieser oder jener Hinsicht tiefer stellt als viele andere Vögel, es sind dies aber keine abweichenden Qualitäten. F. ist deshalb geneigt, *Gastornis* als Vertreter einer besonderen sehr alten Familie aufzufassen, deren Wurzel sich nicht zu fern von derjenigen der *Anseres* befand und die bereits in sehr früher Zeit unter Ausbildung einer höheren Lauffähigkeit, Erlangung einer beträchtlichen Körpergröße und Reduktion der ursprünglichen Fähigkeit zu einer besonderen Konfiguration emporstieg. Dadurch gewann *Gastornis* ratite oder ratitenähnliche Charaktere, aber seine Aehnlichkeit mit echten Ratiten ist in der Hauptsache nur als eine Isomorphie (Konvergenz-Analogie) anzusehen.

[67]

Theoretische Betrachtung über die primitive Ortsbewegung.

Eine Mitteilung von S. Prowazek.

Thomson machte seinerzeit den Versuch, die Vorstellung von den starren Atomen, die im Laufe der Zeit in so manchem Punkte sich als unzulänglich erwies, durch die von den Wirbelatomen zu ersetzen, wobei ihm im nicht unbedeutenden Grade die großartige Entdeckung von Helmholtz über das Gesetz der Wirbelbewegung in einer „vollkommenen“ Flüssigkeit sowie vielleicht gewisse Ansichten von Rankine und Descartes unterstützten; er selbst erwähnte aber nichts über die Weiterentwicklung seiner Idee, und schon 1871 finden wir ihn in seiner Abhandlung „On the Ultramundane Corpuscles of Lesage“, als einen eifrigen Verfechter der „Kastenatome“. Später war der kürzlich verstorbene N. Dellingshausen bestrebt, auf der Grundlage von Bewegungen einer den unendlichen Weltraum kontinuierlich erfüllenden Materie eine allgemeine Naturtheorie zu errichten. Obzwar Dellings-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Anonymos

Artikel/Article: [Bemerkungen zu Max Fürbringer: Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. 573-587](#)