welche gegenwärtig obenanstehen, kennen zu lernen, und denselben nach Tunlichkeit abzuhelfen. Man sieht z. B. an dem trefflichen Buche Jost's deutlich, wie sehr noch die modernen Anschauungen über Reaktionsgeschwindigkeit und Katalyse, Enzyme, ferner über Osmose und die Theorie der semipermeablen Membranen, neben vielem anderen, davon entfernt sind, ein Gemeingut der Biologen zu sein. Dies sind aber Ansichten, welche derzeit bereits reif sind, um als Basis für spezielle biologische Nutzanwendungen dienen zu können, und welche hierzu dienen müssen.

Auch in diesem Abschnitte sind allenthalben die strukturellen und anatomischen Eigentümlichkeiten im Pflanzenorganismus, welche mit der Ausübung der verschiedenartigen Funktionen des Stoffwechsels in Beziehung stehen, klar und eingehend behandelt, wodurch die Ziele des Buches wesentlich gefördert werden.

Gewünscht hätte der Ref. nur, dass die historische Entwickelung der Hauptprobleme in der Pflanzenphysiologie vom Verfasser in großen kräftigen Zügen an passenden Stellen eingeschaltet worden wäre. Dadurch wäre ein Gegengewicht zu den vielen ausschließlich auf modernen Publikationen fußenden Auseinandersetzungen geschaffen worden, und gerade in einem in Jost's Intentionen geschriebenen Werke hätten derartige Darstellungen, welche in keinem kleineren Handbuche vorhanden sind, nicht fehlen dürfen. In eindringlicher und klarer Weise vorgeführt sind die historischen Exkurse überaus geeignet, das Interesse jener Kreise, an welche sich der Verfasser wendet, zu fesseln. Ist doch gerade in den letzten Jahren der „historische Sinn" in den Naturwissenschaften in erfreulicher Weise neu belebt worden. Wenn der Ref. zum Schlusse noch der Ansicht Ausdruck verleiht, dass nicht nur Leser, welche in die Pflanzenphysiologie eingeführt werden wollen, sondern auch die Fachgenossen des Verfassers selbst das Buch gern öfters zur Hand nehmen werden, so ist er überzeugt, damit nicht nur seiner eigenen Meinung Rechnung zu tragen.

Czapek.

Über indifferente Charaktere als Artmerkmale.

Von Direktor Wilhelm Petersen in Reval.

(Schluss.)

Wie will man beispielsweise bei den zahllosen Formvarianten der Bursa copulatrix, des Ductus seminalis, des Receptaculum seminis oder dem verschiedenen Pigment der Hodenkapsel an einen direkten Einfluss äußerer Faktoren oder an die Wirkung einer mit Nützlichkeitsmomenten arbeitenden Naturalselektion denken? Vollends wird die Annahme, dass hier natürliche Zuchtwahl im Spiel sei, ganz hinfällig, wenn wir dabei im Auge behalten, dass dann alle diese bedeutenden und auffälligen Unterschiede am Geschlechtsapparat gezüchtet sein sollen, um jene indifferenten Merkmale, welche sonst einzig und allein die morphologischen Unter-

schiede zwischen den betreffenden Arten bilden, zu fixieren und rein weiter zu züchten. Selbst wenn wir annehmen wollten, dass z. B. die in der innern Wand der Bursa copulatrix als Lamina dentata auftretenden Chitinzähne, die oft in den wunderbarsten Formen als Zahnreihen, Plättchen, Sterne etc. und zwar für jede Art charakteristisch auftreten, etwa für das Aufreißen der Spermatophoren eine funktionelle Bedeutung haben könnten, so ließe sich immer noch nicht verstehen, wie Naturzüchtung diese Bildungen zugunsten irgend eines indifferenten Merkmals in der Zeichnung zustande bringen könnte. Für andere Teile aber, wie Abschnürungen des Bursa-Sackes, Erweiterungen im Ductus seminalis oder Formvarianten des Receptaculum seminis fehlte vollends jeder Verdacht einer funktionellen Anpassung. Man könnte höchstens annehmen, und dieser Fall ist sehr wohl denkbar, dass die spontan aufgetretenen, erblichen Varianten der genannten Organe durch lokale Isolierung fixiert seien. Bis zu der oben zitierten Jordan'schen Hypothese, nach welcher ausschließlich geographische Isolierung eine artliche Divergenz der Formen bewerkstelligen könne, bleibt dann noch ein gewaltiger Schritt. Dagegen sprechen paläontologische Tatsachen, wie die bekannten Steinheimer Schneckenschichten, und das bei den Schmetterlingen so überaus häufige Vorkommen von ganzen Gruppen nahe verwandter Arten auf denselben eng begrenzten Fluggebieten. Außerdem brauchten wir nicht zu diesem Erklärungsmittel unsere Zuflucht zu nehmen, wenn wir noch andere, ähnlich wirkende Mittel der Isolierung finden könnten und eine solche Möglichkeit der Separierung einzelner Formengruppen auch ohne lokale Trennung derselben, scheint mir durch eine „physiologische Isolierung" geboten zu werden. Es muss außerdem noch bemerkt werden, dass bei den „geographischen Arten" im Sinne Jordan's eigentlich noch kein vollgültiger Beweis vorliegt, dass es sich um wirklich verschiedene Arten handelt. Ein wirklicher Beweis der Artverschiedenheit wäre erst erbracht, wenn experimentell das Eintreten geschlechtlicher Entfremdung zwischen den fraglichen Arten neben der morphologischen Verschiedenheit gezeigt würde. Wenn aber geschlechtliche Entfremdung wirklich eingetreten ist, was, soweit ich die Literatur kenne, noch für keine einzige der fraglichen Schmetterlingsarten erwiesen ist, so kann diese auch durch andere Ursachen hervorgerufen sein, als gerade durch geographische Isolierung. Im allgemeinen wird sogar, in Analogie zu den Verhältnissen bei Pflanzen, bei den geographischen Formen immer der Verdacht vorliegen, dass es sich um rein somatische, oder, wie Weismann sie nennt, „passante" Abänderungen handelt, die nicht auf Veränderungen des Keimplasmas beruhen. Wenn sich z. B. *Agrotis conflua* Tr. und *Agrotis primulae* Esp. (*festiva* Hb.) geschlechtlich mischen, so sind es eben nicht verschiedene Arten, sondern die eine Form eine geographische Varietät der andern; dementsprechend sind die Geschlechtsorgane ganz übereinstimmend gebaut. Aus der verschiedenen Form der Valvae aber in anderen Fällen einen Schluss auf die Artverschiedenheit

machen, weil man eine mechanische Unmöglichkeit der Kopulation voraussetzt, dürfte in den meisten Fällen viel zu gewagt sein. Nach meiner Ansicht sind die Verschiedenheiten an den Sexualorganen oft nur ein äußeres Zeichen dafür, dass im Keimplasma schon Divergenzen tiefgreifender Art eingetreten sind. Diese Verschiedenheiten sind an den Kopulationsorganen, wo sie als korrelative Bildungen auftreten, nicht immer artlich so stark ausgeprägt, dass wir ihre mechanische Wirksamkeit zu beurteilen im stande sind. Bei den gleichzeitig abändernden Duftorganen aber können wir die eingetretene artliche Differenzierung in ihrem Effekt sicher abschätzen.

In bezug auf die außerordentliche Empfindlichkeit der Keimdrüsen äußeren Reizen gegenüber, hat Darwin ein so umfangreiches Material zusammengetragen, dass wir auf dieses Moment hier nicht weiter einzugehen brauchen. Ferner steht die Bildung der sogen. sekundären Geschlechtscharaktere in so auffälliger Abhängigkeit von den Keimdrüsen, dass die korrelative Abänderung der einzelnen Teile des gesamten Geschlechtsapparates als etwas selbstverständliches erscheinen muss. Ich habe an einzelnen Beispielen zu zeigen versucht, dass die Wirkung einer solchen Abänderung sich noch weiter auf andere Teile des Körpers erstrecken kann. So muss z. B. die Umbildung der Vorderschienen bei *Zanclognatha*, die Verkümmerung der Hintertarsen bei *Hepialus*, ja es müssen sogar Anomalien des Flügelgeäders bei *Argynnis*-Arten in direkte Abhängigkeit von der Ausbildung bestimmter Duftorgane gesetzt werden.

Hier muss ich noch einer Tatsache sehr merkwürdiger Natur Erwähnung tun, die sich bei meinen Untersuchungen ergeben hat. Es ist dies die höchst auffallende Asymmetrie im Bau des Geschlechtsapparates, die sich als eine weit verbreitete, fast allgemeine Erscheinung dokumentiert. Am auffälligsten zeigt sie sich im Bau des männlichen Kopulationsorganes und hier besonders an den Valvae und dem Penis. Meist sind es die der rechten Körperhälfte des Organs angehörigen Stücke, die eine Abweichung vom Normaltypus zeigen. So treten offenbare Neubildungen in Form von Haken oder Zähnchen an den Valvae oder stärker chitinisierten gezähnelten Platten am Penisrohr oder dem Endstück des Ductus ejaculatorius häufig einseitig, und zwar meist auf der rechten Seite allein auf. Diese Asymmetrie ist auch schon von anderen hie und da bemerkt worden und ich habe die Daten darüber gesammelt. Die Erscheinung der asymmetrischen Bildungen hört auf, den Charakter des rein zufälligen zu tragen, da sie zu häufig und in zu auffälliger Form auftritt, und es scheint mir der Schluss sehr nahe zu liegen, dass hier eine Beziehung zur Paarigkeit der Keimdrüsen vorliegt. Eine Analogie in gewissem Sinne dürften wir in den sogen. halbierten Zwittern zu suchen haben, bei denen ebenfalls die sekundären Geschlechtscharaktere, von den Keimdrüsen beherrscht, auf die entsprechende Körperhälfte beschränkt bleiben. Das einseitige Auftreten neuer Charaktere scheint in vielen Fällen

die Vorstufe vollständiger Umbildung zu sein, die dann äußerlich den Charakter der Mutation oder sprunghaften, vererbbaren Neubildung trägt, während die idioplasmatischen Veränderungen schon längst vorbereitet waren und äußerlich zuerst nur einseitig ihren Ausdruck fanden.

Zwei mir nicht unwichtig erscheinende Momente lassen sich noch für die Annahme geltend machen, dass die Divergenz bei der Artbildung von den inneren Geschlechtsorganen ausgegangen und dann erst auf die Kopulationsorgane übergegangen sei. Erstens ist die Variabilitätsamplitude an den inneren Organen bei derselben Art eine kleinere, als an den Kopulationsorganen. Während z. B. die Valvae nebst ihren Anhängen häufig noch deutliche Varianten zeigen, ist der Zahnbesatz am Endstück des Ductus ejaculatorius entschieden konstanter in der Bildung und daher ein besseres Kriterium für die Artunterscheidung, noch mehr aber gilt dies bei den Weibchen für die Bursa, das Receptaculum und die Glandulae sebaceae. Es scheint somit, als ob die Divergenz in den inneren Organen schon durch eine längere Generationenreihe gefestigt sei; doch lege ich auf dieses Moment keinen besonderen Nachdruck. Zweitens aber sind bei nahe verwandten Arten die Unterschiede in den inneren Organteilen relativ fast immer bedeutender, als an den äußeren Kopulationsorganen. Ganz besonders tritt diese Erscheinung in solchen Gattungen hervor, die sicher zu den phylogenetisch jüngsten gehören, und deren Arten sich durch so geringfügige äußere Merkmale unterscheiden, dass in der Praxis die Determination gewöhnlich erst den Anspruch auf völlige Glaubwürdigkeit erheben darf, wenn eine „Autorität“ ihr Urteil gesprochen hat. So haben in der Gattung *Tephroclystia* (*Eupithecia*) die genauen Untersuchungen Schröder's am männlichen Kopulationsapparat nur verhältnismäßig geringe Formunterschiede der Valvae und des Uncus feststellen können, während nach meinen Untersuchungen das im Penisrohr liegende Endstück des Ductus ejaculatorius so überraschende Formverschiedenheiten bietet, dass danach die Bestimmung jeder beliebigen *Eupithecia* nicht die geringsten Schwierigkeiten bietet. Noch mehr in die Augen fallende Unterschiede zeigen die Weibchen dieser Gattung in der Bildung der Bursa copulatrix und des Ductus seminalis; jede Art bietet hier dem Untersucher neue Ueberraschungen. Die spezifischen Unterschiede am Ostium bursae sind im Vergleich dazu so geringfügig, dass ich bei einer Beschränkung auf diesen Teil des Apparates Herrn Jordan wohl Recht geben würde, wenn er behauptet, dass in vielen Fällen die Bildung der äußeren Kopulationsorgane zur Unterscheidung der Arten nicht ausreiche.

Nach meinen Erfahrungen bilden, wie die oben erwähnte *pales*-Gruppe lehrt, im allgemeinen die somatischen Variationen und die Variationen am Geschlechtsapparat zwei voneinander unabhängige Reihen.

Die somatischen Variationen mögen, wie dies viele Arten der Schmetterlinge zeigen, noch so bedeutend sein: sie führen nur zur Erweiterung der Grenzen, die wir bei der Konstruktion des Art-

bildes ziehen, die Etablierung einer neuen Art erfolgt erst, wenn eine Gruppe dieser Varianten derartige Veränderungen des Geschlechtsapparates erfährt, dass geschlechtliche Entfremdung dieser Gruppe, also physiologische Isolierung eintritt. Daher haben wir einerseits Varietäten mit stark ausgeprägten, oft sehr auffälligen konstanten Charakteren, die gleichwohl nicht den Rang einer besonderen Art beanspruchen dürfen, weil sie erfahrungsgemäß sich ohne Schwierigkeit und mit unverminderter Fruchtbarkeit mit der Stammart mischen, — andererseits wiederum Arten, die sich durch minime Differenzen in indifferenten Charakteren von anderen nahe verwandten Formen scheiden und den Wert einer „Art" mit vollem Recht beanspruchen, weil eben vollständige geschlechtliche Entfremdung eingetreten ist, oder aber derartig verminderte Fruchtbarkeit bei der geschlechtlichen Vermischung eintritt, dass eine fortgesetzte Bastardierung zu vollständiger Sterilität führen müsste. Oft ist es genau dasselbe morphologische Merkmal, das als sicherstes Unterscheidungsmerkmal zwei Formen als Arten trennt oder im anderen Falle nur Stammart und Varietät, wie z. B. der Augenpunkt auf der Unterseite der Vorderflügel bei einigen *Lycaena*-Arten. —

Diese Erwägungen führen uns zu dem Schluss, dass bei der Definition des Artbegriffes die Berücksichtigung der rein morphologischen Charaktere nicht ausreicht, und dass der physiologischen Seite der Frage eine mindestens ebenso wichtige Bedeutung zuzumessen sei. Verfolgen wir die Definition des Artbegriffes historisch, so finden wir, dass bald das morphologische Moment, bald das physiologische im Vordergrunde steht, bald auch beiden gleiche Bedeutung zugemessen wird. Es wurde nur, wie mir scheint, die physiologische Differenzierung, soweit sie zu geschlechtlicher Entfremdung der Formengruppen geführt hat, erfahrungsgemäß als nackte Tatsache in Rechnung gebracht, und das Tatsachenmaterial, das die geschlechtliche Entfremdung zweier nahestehender Formen auf verschiedenem Bau der Generationsorgane zurückführte und somit mechanisch begründete, blieb ein sehr dürftiges (ich erinnere nur an die morphologischen Dissonanzen von Spermatozoen und Micropyle). Dabei blieb immer noch die Möglichkeit bestehen, dass natürliche Zuchtwahl mit Nützlichkeitsmomenten operierend, diese geschlechtliche Entfremdung ins Leben gerufen habe, wie das von Weismann mit vollem Recht Romanes gegenüber geltend gemacht wird. Auch Jordan bedarf, wie einst Wagner und seine Nachfolger, noch der geographischen Isolierung, um die morphologischen Charaktere fixieren und gegenseitige Sterilität der Arten hervorbringen zu lassen.

Meine Untersuchungen berücksichtigen nun gerade Fälle, wo indifferente Charaktere das sichere Kriterium für physiologisch getrennte Formengruppen abgeben. Es ergab sich hier eine morphologische Verschiedenheit des Geschlechtsapparates in engster Beziehung zur physiologischen Trennung. Da diese morphologische Verschiedenheit der Geschlechtsorgane nicht auf Grundlage jener

indifferenten Merkmale durch natürliche Zuchtwahl erworben sein konnte, weil diese Merkmale keinen Nützlichkeitswert besitzen, da ferner die betreffenden Arten in enger Berührung miteinander leben, so folgt daraus, dass Arten auch ohne geographische Isolierung und ohne Zutun der natürlichen Zuchtwahl sich bilden können, eben durch „physiologische Isolierung". Der Einwand, dass solche jetzt auf denselben Fluggebieten vorkommende Formengruppen etwa früher, d. h. vor ihrer Divergenz, geographisch getrennt gewesen seien, könnte nur ein rein theoretisches Interesse beanspruchen und besitzt gerade für die von mir untersuchten Artkomplexe ein Minimum von Wahrscheinlichkeit.

Herr Jordan findet meine Erklärung der Artbildung durch „physiologische Isolierung" irisch, meint aber gleichwohl, dass meine Idee nicht neu, sondern auch schon von Dahl, Eimer, Standfuß, Romanes, Vernon und ihm selbst vorgebracht sei, wobei er aus dem Mangel an Zitaten (in meinem vorläufigen Bericht) annehmen müsse, dass keiner von diesen Autoren „Gevatter bei der „Physiologischen Isolation" gestanden" habe. So ehrenvoll es für mich wäre, mit den genannten illustren Autoren durch die Gevatterschaft nach russischem Kirchenrecht in verwandtschaftliche Beziehungen zu treten, so glaube ich doch, dass ich auf diese Ehre nicht werde rechnen dürfen. Beim Fall Dahl (Zool. Anz. 1889, S. 262) würde ich meinerseits lebhaften Protest erheben. Die von Herrn Jordan beim Zitieren vielleicht etwas unglücklich herausgegriffenen Sätze, scheinen mir so wenig klar, dass ich gern auf eine Geistesverwandtschaft verzichte. Jedenfalls gehört, um mich bildlich auszudrücken, ein sehr wohlwollender Pinsel dazu, um diese Farbeninseln erst zu einem Gemälde zu gestalten. „Setzen wir Duft für Farbe", sagt Herr Jordan, „so haben wir Petersen's Punkt 2." Dies scheint mir auch etwas gewagt. Ich würde es umgekehrt einem Maler nicht übel nehmen, wenn er dagegen protestierte, dass man ihm in sein Gemälde statt der Farben Düfte setzte.

Was nun speziell Romanes betrifft, der eine Frage aus meinem Aufsatz „fast wörtlich vorweggenommen" haben soll, so muss ich auf die „Physiological Selection, an Additional Suggestion on the Origin of Spezies" dieses Autors etwas eingehen, da man nach dem Titel erwarten könnte, dass es sich hier um eine Arbeit handle, die eine Lösung der vorliegenden Frage in einer bestimmten Form bringe. Ich habe die Romanes'sche Arbeit bis vor kurzem nur aus Referaten gekannt und bin bei der Abschätzung derselben nach diesen Referaten nicht fehlgegangen, wenn ich in ihr den rein theoretischen Versuch gesehen habe, die Abtrennung durch zunehmende sexuelle Abneigung und Wechselsterilität zu erklären und damit die Naturzüchtung soweit nur irgend möglich in den Ruhestand zu versetzen. Die Aehnlichkeit meiner Idee der physiologischen Isolierung mit diesem Gedankengang liegt auf der Hand und lässt es als sehr natürlich und selbstverständlich erscheinen, dass ich ganz unabhängig von Romanes die Fragestellung

für die noch vorzunehmende Untersuchung sehr ähnlich formulierte. Der prinzipielle Unterschied liegt nun nicht nur darin, dass ich rein induktiv auf Grundlage schon verarbeiteten Beobachtungsmaterials zu dieser Fragestellung gebracht wurde und die Lösung mit Hilfe der indifferenten Charaktere versucht habe, sondern auch darin, dass Romanes die Lösung der theoretisch gestellten Aufgabe überhaupt garnicht versucht hat.

Um den beiderseitigen Standpunkt klarzulegen, zitiere ich am besten die zusammenfassenden Schlusssätze aus der Romanes'schen Arbeit:

It only remains to be said, that the theory of physiological selection has this immense advantage over every other theory that has ever been propounded on the origin of species: it admits of being either demonstrated or destroyed by verification. But the process of verification will be a most laborious one, and cannot be satisfactory completed (even if many naturalists should engage upon it) without the expenditure of years of methodical research. In view of this consideration, I have deemed it best to publish my theory before undertaking the labour of verification; for, by so doing, I hope to induce other naturalists to cooperate with me in barrying on the research in different parts of the world (Linn. Soc. XIX, 1886, p. 403).

Aus dem nun folgenden Rezept für diese Untersuchungen geht vollständig klar hervor, dass Romanes die experimentell durch veränderte Lebensbedingungen etwa hervorgerufene resp. gesteigerte Wechselsterilität statistisch feststellen und nach den erhaltenen Resultaten erst Kritik an seine Theorie anlegen will, — während der theoretische Teil meiner Untersuchungen durch rein anatomisches Tatsachenmaterial hervorgerufen wurde und ganz von demselben beherrscht wird. Die Möglichkeit muss ich zugeben, dass diese Tatsachen einer besseren Auslegung fähig sind. Einstweilen habe ich keine bessere finden können. Die Frage nach der Priorität der Idee halte ich im vorliegenden Falle für eine durchaus untergeordnete. Bekanntlich nahm Eimer dieselbe Romanes gegenüber schon längst für sich in Anspruch. Ich schließe mich in dieser Beziehung ganz einer bei anderer Gelegenheit geäußerten Bemerkung Ratzel's an (Annalen der Naturphil. 1902, p. 352): „Indessen kam es auch hier nicht auf die Aeußerung kühner Gedanken, sondern auf ihre Begründung und Anwendung an."

Reval im Februar 1904.

Eine literarische Ergänzung.

Von Dr. J. Th. Oudemans, Amsterdam.

Einige Monate, nachdem meine Arbeit „Etude sur la Position de Repos chez les Lépidoptères" veröffentlicht war, machte Herr Dr. M. Standfuß mich darauf aufmerksam, dass er am 6. November 1893 einen Vortrag über „die Beziehungen zwischen Färbung und

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Petersen Wilhelm

Artikel/Article: Über indifferente Charaktere als Artmerkmale. 467-473