

Die Theorien der Phylogenetik.

Von CARL MEZ (Königsberg Pr.).

So siegreich hat sich der Entwicklungs-Gedanke durchgesetzt, dass sogar die Römische Kirche ihr "tolerari posse" ausgesprochen und einem ihrer in allerstengster Disziplin gebundenen Söhne, dem Pater WASMANN S.J. für die Lehre der Deszendenztheorie die Bahn frei gegeben hat ¹⁾. Aus dem von LAMARCK gepflanzten Samenkorn sind seit DARWIN die Stammbäume erwachsen; kaum eine das System betreffende wissenschaftliche Arbeit erscheint mehr auf dem Gebiet der Botanik oder Zoologie, die sich nicht mit dem phylogenetischen Zusammenhang der Lebensformen beschäftigt; bald im engsten Kreis gehalten, bald weiter ausgreifend wird die Abstammung der Einzelformen erörtert. Was noch vor 30 Jahren (weil die Schlüsse sich der direkten Beweisführung entzogen) fast als unwissenschaftlich galt, nämlich die Konstruktion von Stammbäumen, ist nun die Krönung jeder systematischen Arbeit geworden.

Bei Betrachtung dieser Stammbäume werden wir zwei verschiedene gedankliche Einstellungen der Autoren unterscheiden: Weitans am häufigsten stellen die Linien, welche auf solchen Figuren die Namen von Organismen miteinander verbinden, nichts anderes dar, als den Ausdruck von Ähnlichkeiten, die zwischen den Formenkreisen festgestellt werden. Solche Diagramme sollen nichts anderes sein als prägnante Zusammenfassungen der morphologischen Gleichheiten resp. Ungleichheiten; sie machen allermeist nicht den Anspruch, weiteres auszusagen. In solchen Stammbaum-Figuren finden wir dann oft sich kreuzende Linien ("Spezialisations-Kreuzungen" ²⁾), denn die Ähnlichkeiten gehen keineswegs immer im Bündel geschlossen, sondern es findet sich oft hier die eine, dort die andere Übereinstimmung mit Abweichungen verkoppelt. - Derartige "Stammbäume" sind der rein morphologisch arbeitenden Biologie eigen, denn die Morphologie kann tatsächlich nichts weiteres tun, als Ähnlichkeiten resp. Unähnlichkeiten feststellen.

Was wir hier aber, wenn wir von den Theorien der Phylogenetik sprechen, unserer Betrachtung zugrunde legen, sind Stammbäume, die den Anspruch machen, etwas über die Geschichte der Lebewesen auszusagen. Die historische Betrachtung ist dem Entwicklungs-Gedanken als solchem eigen und nicht von ihm zu trennen. Wie ein Stammbaum unserer eigenen Familien die geschichtliche Folge der Generationen feststellt, so werden wir dies von jedem biologischen Stammbaum, der diese Bezeichnung mit Recht führen soll, fordern müssen.

Solche historischen Stammbäume sind vor allem der Geologie, der Erdgeschichte, eigen: Die Schichtenfolge der Ablagerungen drängt auf die historische Betrachtung hin und findet ihren Niederschlag in allen stammesgeschichtlichen Arbeiten der Paläontologen. ³⁾ - In der Biologie haben die Tatsachen der Entwicklungsgeschichte, die ihren Ausdruck in HAECKELs biogenetischem Grundgesetz gefunden haben, gleichfalls von selbst eine historische Ausprägung erhalten: Grosse Zeit-Epochen in der Geologie, kleinere aber doch deutlich und gesetzmässig zum Ausdruck kommende Zeitspannen in der biologischen Entwicklungs-Geschichte beeinflussen in gleicher Weise die Anschauungen. - Endlich sind in der Biologie auch die Gedanken der Vorerbungs-Forscher gleichfalls historisch eingestellt: sie untersuchen ja gerade das Verhalten der Organismen im Verlauf ihrer Generationen.

Völlig nach Art der morphologischen Stammbäume ist auch unser sero-diagnostischer "Königsberger" Stammbaum ⁴⁾ zustande gekommen: in einer Unzahl von ver-

1) ILTIS in Urania I (1925) p. 7; WASMANN in Naturwissensch. XIII (1925) p. 925.

2) ABEL, Lehrbuch der Palaeozoologie (Jena 1920) p. 21.

3) Vergl. ABEL, (l.c.) p. V.

4) MEZ in Leopoldina II (1926) p. 132 und in Mez, Archiv XVI (1926) p. 1-23.

fleckten Versuchen, bei denen die Ausarbeitenden (behufs Vermeidung von Auto-Suggestion) nicht wussten mit welchen Pflanzenpulvern sie jeweils zu tun hatten, wurden gleichfalls Ähnlichkeiten des chemischen Verhaltens der Eiweiss-Stoffe der verschiedenen Arten beobachtet. Als die zutage getretenen Ähnlichkeiten durch Linien miteinander verbunden wurden, ergab sich eine Figur der Eiweiss-Zusammenhänge, welche in ihren allermeisten Teilen mit dem übereinstimmte, was die besten morphologischen Forscher (nicht immer die, deren Meinung durchgedrungen war) aus ihren Untersuchungen als Stammbäume abgeleitet hatten, eine Figur, die mit den bisher aufgestellten Fragmenten der historisch-geologischen und historisch-entwicklungsgeschichtlichen Stammbäume die allergrösste Übereinstimmung zeigte. Dies wurde der Beginn der mit der Sero-Diagnostik arbeitenden "experimentellen Systematik". Sie ist, ebenso wie die Morphologie, an sich auch nur in der Lage, Gleichheiten oder Ungleichheiten aufzuzeigen. Aber ihr Forschungsgebiet bezieht sich auf die grundlegendsten überhaupt denkbaren Unterschiede der Organismen, nämlich auf die Abänderungen der lebendigen Substanz.

Mit den allerbesten Gründen nehmen wir Biologen allgemein an, dass sich das Leben seine Erscheinungsformen schafft, dass die mit blossen Auge oder mit Hilfe des Mikroskops sichtbaren oder die im Reagenzglas erkennbaren Eigenschaften der Organismen alle durch deren lebende Eiweiss-Stoffe bedingt werden. Alle Gleichheiten müssen durch Übereinstimmungen der Eiweiss-Stoffe erklärt werden wie alle Verschiedenheiten durch deren Unterschiede. Schon bisher wurde durch die Morphologie allgemein aus Gleichheit und Ungleichheit abgeleiteter Eigenschaften auf die Stammesgeschichte geschlossen: Diese Schlüsse werden um vieles sicherer sein, wenn die Wurzel der morphologischen Eigenschaften, eben das Eiweiss direkt zur Unterscheidung herangezogen wird. - Es ist uns gelungen, das Eiweiss selbst "zum Reden zu bringen"; es hat uns in den Linien des Königsberger Stammbaums eine stammesgeschichtliche Figur geliefert, die allen Anforderungen der phylogenetischen Forschung sehr viel besser entspricht, als dies irgend eine bisher vorhandene Stammbaum-Konstruktion zu leisten vermocht hat. Von unserm Königsberger Stammbaum können wir aussagen, dass er widerspruchslös und eindeutig ist; dass keine seiner Aussagen über die stammesgeschichtliche Verknüpfung der Pflanzenformen mit Morphologie, Anatomie und Entwicklungsgeschichte in unlösbarem Widerspruch steht; dass er alle bisher untersuchten Pflanzenformen in genetischen Zusammenhang bringt; dass er seit Beginn der Arbeit, die sich nun über 16 Jahre erstreckt, stabil geblieben und andauernd durch neue Reaktionen hinzukommender Formenkreise bestätigt ist und endlich, dass er zum ersten mal einen relativ einfachen Überblick über die ungeheure Formenfülle der Pflanzenwelt gewährt.

Dieser Stammbaum ist in allen seinen Aussagen das Ergebnis rein experimenteller Empirie. Er geht von keinerlei theoretischen Voraussetzungen aus. Wenn er, wie wir mit allen Gründen anzunehmen berechtigt sind, wirklich der historisch-phylogenetische Stammbaum des Pflanzenreichs ist, so wird durch Prüfung der Theorien der Phylogenie mit Hilfe der experimentell erarbeiteten Tatsachen kein Zirkelschluss zustande kommen: diese Theorien werden ihre Berechtigung, an unserm Stammbaum gemessen, erweisen können. - Andererseits wird auch der Vergleich von Theorie und Empirie es ermöglichen, die Zuverlässigkeit der Stammbaum-Konstruktion zu beurteilen.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend werde ich nun im folgenden die phylogenetischen Theorien der Reihe nach behandeln: Von Darwinismus und Lamarckismus spreche ich nicht, denn der alte Streit beider ist durch die Wissenschaft unwiderruflich zugunsten DARWINs entschieden.

I. URZEUGUNG.

Der Satz NAEGELLS "Die Urzeugung leugnen heisst das Wunder verkünden" gibt die naturwissenschaftliche Einstellung zu dem schweren Problem. Noch niemals hat ein "ignorabimus" in der Wissenschaft weiter geführt, aller Fortschritt ist unverzagter Arbeit von Denkern und Forschern zu verdanken. Wenn wir bisher auch

noch nicht über vage Hypothesen hinausgekommen sind, so haben diese doch die Denkbarekeit und Vorstellbarkeit der Urzeugung erwiesen, und das ist, wie LANGE 1) mit Recht betont, immerhin ein Ergebnis. - "Errando discimus, non negando" 2)

ROUX 3) verdanken wir die Betrachtung, dass das Leben nicht mit einem Schlag fertig dagestanden habe, sondern das Resultat einer Entwicklung sei in der Weise, dass ein allmähliges, durch Elimination minder beständiger Erscheinungsformen der Materie entstandenes Überbleiben immer beständigerer Formen zu der übergrossen Beständigkeit der lebendigen Substanz geführt habe. Die von JENSEN 4) als "primäre Zweckmässigkeiten" bezeichneten Eigenschaften der lebendigen Substanz seien allmählig den Vorstufen des Lebens ("Pro-Bien") zufällig hinzu gekommen und hätten diesen damit zu immer grösser werdender Dauerfähigkeit verholfen. - Diese Gedankengänge haben weitgehende Anerkennung gefunden. Sie stellen aber reine Theoreme dar und sagen nur über das "wie" der Urzeugung, nicht aber über deren "was" etwas aus.

Konkretere Vorstellungen in dieser Beziehung sind durch MEZ 5) und durch FRANCIS 6) veröffentlicht worden. Beide gehen, von einander unabhängig, von der Erwägung aus, dass der erste Anfang der Bildung lebendiger Substanz in einem anorganischen Körper gesucht werden müsse, der bei der Oxydation Energie zu liefern imstande ist, der in der Natur in kolloidalem Zustand vorkommt und der zu den Elementen gehört, die wir als lebens-notwendig erkannt haben. Es ist bezeichnend, dass beide Autoren die Urzeugung nicht mit Kohlenstoff-haltiger Substanz beginnen lassen, sondern dass MEZ dafür den Schwefel, FRANCIS das Eisen ins Auge fasst. Beide Ansichten sind, da das Schwefel-Kolloid in der Natur überall vorhandene Eisen-Verbindungen, das aus Eisen-Verbindungen bestehende Kolloid die gleichfalls ubiquistischen Schwefel-Verbindungen leicht einzulagern gestattet, sehr wohl miteinander vereinbar: sie bekämpfen sich nicht, sondern ergänzen sich.

Für unsere hier anzustellenden Betrachtungen ist wesentlich, dass beide Hypothesen auf den Stoffwechsel überaus einfacher Organismen zur Begründung verweisen: auf die Schwefelbakterien und die Eisenbakterien, die völlig abweichend von den höheren Organismen, ihre Lebens-Energie nicht durch Oxydation von Kohlenstoff-haltiger, sondern von Schwefel resp. Eisen enthaltender Substanz gewinnen. Zugleich ist für uns sehr wichtig, dass der Königsberger Stammbaum diese autotrophen Bakterien an der untersten Stelle der Phylogenie gefunden hat. - Empirischer Stammbaum und Theorie passen hier gut zusammen.

II. PHYSIOLOGISCHER TOD.

Angesichts unserer bei den höheren Tieren dauernd gemachten Erfahrungen möchte es paradox erscheinen, von potentieller Ewigkeit des Individuums zu sprechen, und doch ist diese Frage noch keineswegs erledigt. - Schon bei den niederen Tieren spricht WEISMANN mit vortrefflichen Gründen für deren Unsterblichkeit. Zum Begriff des Todes gehört uns das Vorhandensein einer Leiche: eine solche fehlt, wenn niedere Organismen ihren Körper in zwei oder mehr fortlebende Teile spalten.

Die Frage des ontogenetischen, d.h. den Einzel-Organismus treffenden Todes, wie sie hier formuliert wurde, ist seit langem strittig; die Frage nach dem phylogenetischen, d.h. die gesamten Lebewesen betreffenden Tod, ist erst allerneuestens aufgeworfen worden.

1) LANGE, Geschichte des Materialismus (Leipzig, Kröner) II, p. 98.

2) WASMANN in Naturwissensch. XIII (1925), p. 951.

3) ROUX, Der Kampf der Teile (1881) p. 230.

4) JENSEN, Organische Zweckmässigkeit, Entwickl.u.Vererb. (Jena 1907) p.5, 206.

5) MEZ in Schrift. Physik.-ökonom. Gesellsch. Königsberg LIX (1919) p.43, auch abgedruckt in: Drei Vorträge zur Stammesgeschichte (Freising, 1925), p.5-16.

6) FRANCIS in Proceedings Roy. soc. of Queensland XXVII (1925) Nr.5, auch übersetzt in MEZ, Archiv XV (1926) p. 387 ff.

ONTOGENETISCHER TOD.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass das Ende des Lebens aller höheren Tiere der auch ohne Krankheit auftretende physiologische Tod ist. Man hat versucht, diese Erkenntnis zu verallgemeinern, hat sie sogar auf die Pflanzenwelt übertragen wollen; hierbei ist man aber auf unüberwindliche Schwierigkeiten gestossen, die, wie bereits angedeutet wurde, schon bei der Betrachtung der niederen Tiere beginnen.

Im Vergleich mit der Pflanze ist das höhere Tier ganz unsagbar kompliziert gebaut: alle seine Organe und Organteile sind für ihre Verrichtungen spezialisiert; die Arbeitsteilung der Gewebe ist ins Entrem getrieben und vermag nur dadurch ihre Funktionen völlig zu erfüllen. Daher sehen wir, dass die Spezialisierung der Zellen bereits bei den allerersten Teilungen des Eis beginnt: zunächst sondern sich die Anlagen der zukünftigen Fortpflanzungszellen von den "somatischen", den Körper aufbauenden Zellen, dann tritt auch unter diesen sofort die Spezialisierung für ihre künftigen Verrichtungen ein. Die Soma-Zellen haben beschränkte Lebensdauer, sie sind dem physiologischen Tod unterworfen; die generativen Zellen dagegen leben virtuell unbeschränkt weiter.

Bei der Pflanze ist dies ganz anders: Hier liefern nicht nur die ersten, sondern auch unbegrenzt viel weitere Teilungen des Eis zunächst somatische Zellen. Die Produkte der Teilung bleiben sich alle gleich und von einer "Keimbahn", einer ununterbrochenen Aufeinanderfolge der generativen Zellen kann keine Rede sein. Wenn endlich, oft erst nach Jahrzehnten, sich bei der Pflanze die Fortpflanzungszellen bilden, so nehmen diese ihren Ursprung aus gewöhnlichen somatischen Zellen, während sie beim höheren Tier zwar gleichfalls öfters erst spät zur Funktion gelangen, aber schon im allerersten Jugendstadium ihre Anlage erfahren hatten.

Bei der Pflanze hat jede normale somatische Zelle die "potentielle Gesamtbefähigung", d.h. sie vermag einen ganzen Organismus mit allen seinen Teilen und allen seinen Eigenschaften aufzubauen. Das sehen wir bei so vielen Stecklings- und Ablegerbildungen, wie sie der Gärtner zu machen pflegt, besonders schön z.B. an den aus Verwundungsstellen der Blätter hervorkommenden Sprossen der Begonie ¹⁾.

Rechnen wir nun, wie dies allgemein geschieht, die Lebensdauer eines Individuums von der beginnenden Embryonal-Entwicklung ab, so wird offenbar bei derartigen "vegetativen" Vermehrungen dasselbe Individuum immer weiter und weiter vervielfältigt: darauf beruht z.B. die grosse Bedeutung des Pfropfens unserer Obstbäume, dass die einmalig zufällig entstandene besonders gute Sorte, ohne dass bei zwischengeschobenen sexuellen Vermehrungen ein "Rückschlag" eintritt, multipliziert wird. - Wie steht es nun mit der Lebensdauer derartiger immer wieder vegetativ fortgepflanzter Individuen? Sind auch sie dem physiologischen Tod unterworfen? Diese Frage ist strittig.

Wir kennen eine grosse Anzahl von Kulturpflanzen, die seit undenklicher Zeit allein durch Ableger vermehrt werden: dazu gehört die Pyramidenpappel, von der feststeht, dass sie mindestens seit Römerzeit immer in demselben Exemplar gezogen wird. Auch der Borsdorfer Apfel hat eine ähnlich lange Lebenszeit hinter sich; aus der Fülle anderer Beispiele sei noch die La-France-Rose als altes Individuum erwähnt.

Von der Pyramidenpappel wurde behauptet, das eine vorhandene, in unendlich viele Teile zerlegte Exemplar sei am Ende seiner Lebensfähigkeit angelangt, es unterliege nun dem physiologischen Tod. Die Erscheinung der "Wipfeldürre" der Pyramidenpappeln wurde in diesem Sinne gedeutet. Gleichfalls wurde von der La-France-Rose gesagt, sie sterbe infolge physiologischen Todes in unsern Gärten aus. Beide Behauptungen sind unrichtig: wie jedermann weiss, lebt die Pyramidenpappel immer

1) JENSEN, Organische Zweckmässigkeit, Entwicklung und Vererbung (Jena 1907) spricht hier von der "Keimsubstanz mit somatischer Differenzierung" oder von "omnipotenten somatischen Zellen".

noch fröhlich weiter und von der La-France-Rose habe ich ein sehr gut gedeihendes Exemplar im Garten. Dem Borsdorfer Apfel hat noch niemand Altersschwäche nachgesagt.

Auch für einjährige, also normal eine eng beschränkte Lebensdauer zeigende Pflanzen hat KLEBS 1) in mehreren Fällen gezeigt, dass sie unter besonderen Kulturbedingungen, welche die Blütenbildung verhindern, ausdauernd werden können.

Demnach kommen wir zum Schluss, dass der physiologische Tod in der Pflanzenwelt nicht notwendiger Weise einzutreten braucht.

Aber auch für niedere Tiere haben die berühmten Versuche WOODRUFFS 2) dasselbe bewiesen. Wir werden daraus folgern, dass der anerkanntermassen mit der Geschlechtstätigkeit zusammenhängende physiologische Tod erst mit dem Auftreten der festgefügtten Keimbahnen in die Organismenwelt eingeführt wurde.

Nun werden wir einen Schritt weiter gehen und die Frage des physiologischen Todes mit unserm Königsberger Stammbaum in Verbindung bringen können:

Es ist bekannt, dass die Zellteilung wesentlich in der Kernteilung besteht und dass diese bei allen höheren Organismen als höchst komplizierte Mitose verläuft. Die Chromosome, welche wir mit Sicherheit als die Träger der Vererbung ansehen, spalten sich bei der mitotischen Teilung je der Länge nach; in diesem Vorgang wird die körperliche Ursache für die gleichmässige Übertragung der Eigenschaften auf die Tochterzellen, für die "erbgleiche Teilung" gesehen.

Nun ist diese komplizierte Einrichtung offenbar dort notwendig, wo alle Abkömmlinge der Keimzelle die "potentielle Gesamtbefähigung" besitzen sollen, also im ganzen Pflanzenreich und auch bei den niederen Tieren. Diese potentielle Gesamtbefähigung ist ja eine Folge der hier überall vorhandenen erbgleichen Teilungen. - Bei den höheren Tieren ist sie nur noch für die Zellen der Keimbahnen obligatorisch, dagegen nicht mehr für die somatischen Zellen. Wir werden daher das Auftreten der Mitose in tierischen somatischen Zellen als einen Atavismus betrachten können, der unter Umständen (Krebsgeschwülste) direkt gefahrbringend werden kann.

Das Auftreten der erbgleichen Teilung, auch an Stellen, wo sie funktionslos geworden sind, wie dies im Soma der höheren Tiere entgegentritt, weist auf Abstammung von Organismen hin, wo diese Art der Teilung Wert besitzt: Nach dem Königsberger Stammbaum ist das Tierreich von bereits hoch entwickelten Algen, nämlich vom Heterokonten-Ast des Pflanzenreiches abzuleiten, von Vorfahren, die durch Jahrtausende den erbgleichen Teilungsmodus in allen ihren Zellen notwendig brauchten. - Auch mit den Erwägungen über den ontogenetischen Tod stimmt demnach unser Stammbaum gut überein.

B. PHYLOGENETISCHER TOD.

Der Begriff des phylogenetischen Todes ist durch JICKELI 3) in die Biologie eingeführt worden. Er beruht auf den Anschauungen dieses naturwissenschaftlichen Denkers von der "Unvollkommenheit des Stoffwechsels".

Nach den Deduktionen von JICKELI soll das Keimplasma einmal entstanden sein und sich, wenn auch minimal, so doch dauernd, vermindern. Mit dem gänzlichen Aufgebrauchtsein des Keimplasmas soll der phylogenetische Tod der ganzen Organismenwelt unabwendbar verknüpft sein.

Diese ganz neuerdings in Diskussion gestellte Theorie hat meines Wissens von anderer Seite noch keine Kritik erfahren. Wir werden derselben keineswegs zustimmen können.

Zunächst spricht gegen sie, dass sie einen grundlegenden Unterschied zwischen somatischem und Keimplasma macht, während diese Differenz, wie eben gezeigt wurde,

1) KLEBS, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen (1903).

2) WOODRUFF in Biol. Zentralbl. XXXIII (1913).

3) JICKELI, Pathogenesis (Berlin, Friedländer 1924) p. 150, 280.

bei nicht einem einzigen botanischen Objekt während der übergrossen Zeit seines Lebens hervortritt. - Ferner soll nach JICKELI zwar die Restitution des somatischen Plasmas im Laufe des Stoffwechsels stattfinden können, während dies für das Keimplasma geleugnet wird. Wir haben keinerlei Grund, einen derartigen Unterschied zuzulassen. - JENSEN ¹⁾ spricht direkt von "der sich stetig vermehrenden" Keimsubstanz.

Dann spricht sehr gegen die Auffassung JICKELIs die überall leicht zu beobachtende Tatsache, dass die Natur mit dem Keimplasma überaus verschwenderisch umgeht. Wenn Quadratkilometer mit dem gelben Blütenstaub der Kiefer ("Schwefelregen") überdeckt werden, wenn nach FRIEDENTHAL ²⁾ von mehr als 500000 im menschlichen Eierstock gebildeten Eiern im Höchstfall ungefähr 20 zur Weiterentwicklung gelangen, wenn bei der etwa 200 Millionen betragenden Samen-Entleerung des Mannes nur ein einziges Spermatozoon zur Wirkung gelangen kann, so stellt das eine Verschwendung dar, die klar dagegen spricht, dass das Keimplasma in definierter Menge vorhanden sei. Ist dies aber nicht der Fall, so wird die Hypothese vom phylogenetischen Tod von selbst hinfällig.

Auch andere Erwägungen bringen dasselbe Ergebnis: Nehmen wir mit SALOMON ³⁾ die Dauer des organischen Lebens auf der Erde mit mindestens 1500 Millionen Jahren an, so müsste innerhalb dieser so sehr langen Zeit, unter Beibehaltung der Hypothese des phylogenetischen Todes, angesichts der Verschwendung des Lebens mit Keimzellen im Beginn ein einziges mal gebildetes und nicht ergänzungsfähiges Keimplasma längst aufgebraucht sein. Oder es müssten successive weitere Urzeugungen stattgefunden haben. Letzteres widerspricht der durch den Königsberger Stammbaum bewiesenen und weiter unten ausführlicher zu behandelnden Einheit des Lebens. - So werden wir die Hypothese des phylogenetischen Todes abzulehnen haben.

C. UNBESCHRÄNKTE FORTDAUER DER FORMENKREISE.

Im Gegensatz zu der in der Geologie lange Zeit bestandenen Anschauung, dass mit dem Verschwinden fossiler Reste aus den durch sie charakterisierten Schichten die betreffenden Arten ausgestorben seien, hat insbesondere STEINMANN ⁴⁾ mit allem Nachdruck darauf hingewiesen, dass dies Verschwinden auf einer Umformung der Nachkommen beruhen könne. Er geht sogar so weit, zu behaupten, dass ein Aussterben von Organismen ohne Zutun des Menschen überhaupt nicht stattfindet, demnach jede "ausgestorbene" fossile Form einen Nachkommen in der gegenwärtigen Organismenwelt habe. - Damit wird die unbeschränkte Fortdauer der Formenkreise gelehrt.

Wenn STEINMANN auch in einer Reihe von Einzelfällen auf zoologischem Gebiet Recht behalten hat ⁵⁾, so wurde doch seine Anschauung im Ganzen abgelehnt. Speziell die aus der Botanik entnommenen Beispiele (am bekanntesten STEINMANNs "Spondylophylla", welche der Reihe nach voneinander abgeleitet die *Equisetaceae*, *Casuarinaceae*, *Gramineae* enthalten) haben den einmütigen Widerspruch sämtlicher phylogenetisch denkender Botaniker gefunden ⁶⁾.

Auch unser Königsberger Stammbaum beweist, wie in anderen hier nicht erwähnten Fällen, so besonders klar bezüglich des aufgeführten Beispiels, dass die *Equisetaceae* als eine primitive Seiten-Entwicklung der *Polycillatae* mit den von den *Amentales* sich ableitenden *Casuarinaceae* nicht das geringste zu tun haben; dass die *Gramineae* aus noch einem anderen, weit entfernten Ast des Stammbaums ih-

1) JENSEN, Organische Zweckmässigkeit, Entwicklung und Vererbung (Jena 1907) p. 102.

2) FRIEDENTHAL in Arch. f. Rassen und Gesellschaftsbiologie XIII (1921) p. 261.

3) SALOMON, Grundzüge der Geologie II, p. 17.

4) STEINMANN, Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, Leipzig 1908.

5) SALOMON, l.c. p. 9.

6) Siehe auch KARNY in ABDERHALDEN, Handbuch III, 2 (1925), p. 222.

ren Ursprung nehmen.

Doch werden wir kein allgemein giltiges Urteil über den Satz von der unbeschränkten Fortdauer der Formenkreise abgeben können, sondern jeden Fall jeweils für sich allein prüfen müssen. Zustimmen werden wir jedenfalls STEINMANN in der Erwägung der Möglichkeit einer solchen Fortdauer. Und zwar werden wir insbesondere niedere Wasser-Organismen, die an sich eine geringe Spezialisierung ihres Körpers erfahren haben und bezüglich ihrer Lebensbedingungen sehr einfache Ansprüche machen, mit STEINMANN als phylogenetisch überaus langlebig ansehen dürfen. Der Königsberger Stammbaum beweist, wie wir aus ihm einerseits das Verschwinden zahlreicher Typen im Laufe der Jahrtausende direkt nachweisen können, in andern Fällen auch das zweifelloste Überleben alter, ja sogar ältester Lebensformen. Wir kennen solche, von denen wir mit allen Gründen annehmen müssen, dass sie sich von den präcambrischen Schichten bis auf den heutigen Tag, das ist seit mindestens 550 Millionen Jahren ¹⁾, nicht wesentlich geändert haben ²⁾.

Der grosse Geologe STEINMANN hat ein etwas kleineres geologisches Gegenstück, Herrn STOLLEY in Braunschweig. In einer gegen uns gerichteten Schmähschrift ³⁾ bezeichnet dieser die aus alten Zeiten der Erdgeschichte erhalten gebliebenen Pflanzen als "uralte Phantasie-Pflanzen". - Wie verschieden malt sich doch die Welt nach dem Kopf, der sie zu begreifen versucht!

III. DAS BIOGENETISCHE GESETZ.

Dieses zuerst von HAECKEL formulierte Gesetz lautet: "Die Ontogenie ist eine verkürzte Wiederholung der Phylogenie". - In seiner Umkehrung müsste es geeignet sein, phylogenetische Konstruktionen auf ihre Richtigkeit zu prüfen.

Dass so gut wie alle phylogenetischen Systeme (eine Ausnahme macht allein FRANZ ⁴⁾, welcher der Urform mehrzelliger Aufbau beimisst) mit den der Eizelle homologen einzelligen Wesen beginnen, ist bekannt. Es ist aber nicht selbstverständlich, sondern besonders hervorzuheben, dass der empirisch-experimentell gefundene Königsberger Stammbaum in seinem ganzen basalen Verlauf von den Bakterien über die *Cyanophyceales* bis zu den *Protococcales* lauter einzellige Wesen auführt.

Dann geht die Entwicklung wie folgt weiter: Auf die erste Zellteilung der mehrzelligen Wesen folgt bis herauf zu den höchsten Phanerogamen ein längeres oder kürzeres Wachstum als Zellfaden. Auch dieses biogenetische Stadium wird im Königsberger Stammbaum empirisch bei den auf die einzelligen Algen folgenden Faden-Algen tatsächlich als Entwicklungsstufe gefunden.

Die Übereinstimmung der Biogenese mit unserm Stammbaum setzt sich fort: Bei den auf die Faden-Algen als Deszendenten folgenden körperhaft gebauten Algen ist allgemein die Abstammung vom Faden-Wachstum durch die Scheitelzelle, welche durch ihre Teilungen das ganze Wachstum einleitet, klar markiert. Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir das Scheitelzell-Wachstum auch der Archegoniaten als eine biogenetisch-phylogenetische Fortsetzung des Fadenwachstums ihrer Aszendenten, der Algen, verstehen. Auch mit dieser Erkenntnis stimmt der Königsberger Stammbaum, der die Archegoniaten in die direkte Deszendenz der Fadenalgen setzt, völlig überein.

Ganz kurz möge bemerkt sein, dass von der Würdigung der Scheitelzelle aus auch Licht in eine noch strittige phylogenetische Frage fällt: WETTSTEIN sieht die echten Moose als primitiv, die Lebermoose dagegen als abgeleitet an. Den genau entgegengesetzten Standpunkt vertritt GÖBEL. - Die Laubmoose haben fadenförmige, die Lebermoose dagegen flächenförmige Protonemen, so dass man an sich die

1) SALOMON, l.c. p. 17.

2) MEZ in Leopoldina II (1926) p. 158 und in Mez, Archiv XVI (1926) p. 23.

3) STOLLEY, Die Psilophyten, in 18. Jahres-Ber. Nieders. geol. Verein Hannover (1925) p. 86; vergl. auch Mez in Bot. Echo I (1925) p. 67, 124.

4) FRANZ, Geschichte der Organismen (Jena 1924) p. 48.

so sehr algenähnlichen Faden-Protonemata als direkte Fortsetzung des Baues der Faden-Algen anzusehen versucht sein könnte¹⁾. Aber eine charakteristische Organisations-Eigentümlichkeit der Laubmoos-Protonemata spricht gegen die Primitivität ihrer Faden-Protonemata: bei den echten Moosen zeichnen sie sich durch das höchst auffallende Merkmal aus, dass bei ihnen eine der bekanntesten Ausnahmen vom "Gesetz der kleinsten Flächen" bei der Zellteilung vorhanden ist in der Weise, dass die Scheidewände nicht senkrecht, sondern schief stehen. Sieht man, wie dies allgemein geschieht, in dem zwei- oder meist dreischneidigen Bau der Archegoniaten-Scheitelzelle eine Anpassung an die Funktion, körperhafte Zellgewebe herzustellen, so werden wir in den schief gestellten Zellwänden der Moos-Protonemata ein für körper- oder doch wenigstens flächenhaftes Wachstum erworbenes Merkmal erblicken, dem entsprechend die fadenförmigen Moos-Vorkeime mit GÖBEL als reduziert und nicht als primitiv ansehen. - Auch der Königsberger Stammbaum lehrt mit seiner nicht auf morphologischem, sondern auf chemisch-physiologischem Weg gewonnenen Darstellung der Phylogenie der Moose dasselbe.

Noch eine andere entwicklungsgeschichtlich-morphologische Tatsache ist hier zu behandeln: die mangelnde Homologie von Rhizoid der niederen und Wurzel der höheren Pflanze.

Die erste Teilung der Eizelle der Algen liefert eine polare Differenzierung und scheidet Ur-Spross und Ur-Wurzel von einander. Diese Differenzierung geht durch die ganze Pflanzenwelt bis zu den höchsten Gewächsen. Nur wird von den Lycopodiaceen ab die Ur-Wurzel, also das Rhizoid, in seiner Funktion völlig verändert. Nur in wenigen Ausnahmefällen, die selbst wieder weit abgeleitet sind, bleibt es Aufnahme-Organ für eine sehr modifizierte Ernährung; allermeist wird es zum "Suspensor", dem nur die Funktion zukommt, den sich entwickelnden Urspross tiefer in das entstehende Nährgewebe hineinzuschieben. Die Wurzel der höheren Pflanzen von den Lycopodien ab aber stellt einen Teil des Ursprosses dar. Eine Homologie zwischen Rhizoid und Wurzel ist also nicht vorhanden; die physiologische Differenzierung greift auf die höhere Entwicklungs-Stufe über, weil das die phylogenetisch tiefere Stufe darstellende Rhizoid die Ausbildung der stark körperhaft erforderten Wurzel der höheren Landpflanzen nicht zu leisten vermag. - Auch diese biogenetische Differenzierung findet im Königsberger Stammbaum, der die höheren Pflanzen nicht an die *Filicales*, sondern an die *Lycopodiales* ansetzend gefunden hat, ihren Ausdruck.

IV. DAS IRREVERSIBILITÄTS-GESETZ.

Das Irreversibilitäts-Gesetz besagt, dass kein in der Ontogenie wie Phylogenie gemachter Entwicklungs-Schritt jemals zurück gemacht wird. Es wurde von DOLLO²⁾ induktiv auf Grund eines grossen zoologisch-geologischen Tatsachen-Materials aufgestellt; KARNY³⁾ leitet es vom biogenetischen Grundgesetz, MEZ⁴⁾ aus theoretischen Erwägungen über den Aufbau des Idioplasmas ab.

Trotz vereinzelten Angriffen, die dies grundlegend wichtige Gesetz bis in die allerneueste Zeit erfahren hat, ist es von allen namhaften Phylogenetikern uneingeschränkt anerkannt worden. KARNY⁵⁾ führt überzeugend aus: "wenn es möglich wäre, dass eine höhere spezialisierte Form im Laufe ihrer Weiter-Entwicklung wieder zu einem früheren phyletischen Stadium zurückkehren und diesen morphologisch vollständig gleich wird, so wäre jede Unterscheidung zwischen niedrigeren (ursprünglicheren) und weiter entwickelten (abgeleiteten) Wesen vollkommen illu-

1) Vergl. GÖBEL, Über Jugendformen und deren künstliche Wiederhervorrufung, in Sitzungsber. München, math.-phys. Kl. 5. Dez. 1896.

2) DOLLO, Les Céphalopodes déroulés et l'irréversibilité de l'évolution. Bijdr. Dierk. XXII (1922).

3) KARNY in Abderhalden, Handb. III, 2 (1925) p. 216.

4) MEZ in Leopoldina II (1926) p. 133 und in Mez, Archiv XVI (1926) p. 2.

5) KARNY in Abderhalden, Handb. III, 2 (1925) p. 216.

morisch. Damit würde jede stammesgeschichtliche Forschung zur logischen Unmöglichkeit gemacht".

Angesichts dieser mit Recht hervorgehobenen grundsätzlichen Bedeutung des Irreversibilitäts-Gesetzes ist sein durch den Königsberger Stammbaum zum ersten mal im Grossen durchgeführter Beweis von grösster Wichtigkeit: Nur das Irreversibilitäts-Gesetz lässt verstehen, dass die beiden die gesamte morphologische Forschung relativierenden Erscheinungen der Konvergenz und der Reduktion für die Sero-Diagnostik nicht infrage kommen ¹⁾, nur dieses Gesetz liefert die Erklärung für die tatsächlich gefundene Stammbaum-Figur. Denn es allein erklärt, weswegen überall auseinandergehende Entwicklung vorhanden ist, weswegen nirgends Anastomosen der Zweige auftreten. So wird hier die Theorie durch die Empirie gestützt, ein Erfolg, der unserer Forschung nicht abgesprochen werden kann.

Wie das Irreversibilitäts-Gesetz für die gesamte Phylogenie gilt, so muss es auch in jeder speziellen Frage zutreffend sein. Ich will hier nur den meist bestrittenen Satz desselben herausgreifen, dass Funktions-unfähig gewordene Ausbildungen bei wieder auftretendem Bedürfnis niemals wieder funktionsfähig werden, sondern stets ihren Ersatz durch Neubildungen erfahren. Mit Hilfe des Königsberger Stammbaums füge ich den der Zoologie entnommenen Beweisen für diesen Satz aus der übergrossen Menge von botanischen Belegen zwei besonders auffallende hinzu: Die im Wasser stattfindende Befruchtung der Kryptogamen wird durch selbstbewegliche Sexualzellen bewirkt; die ebenso an das Wasser gebundene Befruchtung der "See-gräser" wird durch unbewegliche, aber konfervoid gewordene Pollenzellen geleistet.

Das Aufnahme-Organ der Pilze ist das Rhizoid, dasjenige der in vieler Beziehung durchaus pilzartig sich ernährenden *Rafflesiaceae* etc. dagegen ein in Zellenzüge aufgelöstes Wurzel-Organ; das Rhizoid ist hier (siehe oben) zu anderer Funktion umgewandelt.

V. BEHAUPTUNG DER PROGRESSIVEN REDUKTION DER VARIABILITÄT.

Dies von ROSA ²⁾ aufgestellte "Gesetz" besagt, dass die bloss durch die Konstitution der Organismen bedingte Variabilität im Verlauf der Phylogenie immer weiter sich vermindere, sodass die Umbildungsfähigkeit der Formenkreise abnehme.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass eine grosse Menge bekannt gewordener Tatsachen diese Anschauung nahe legen. Insbesondere sind es die Erscheinungen, welche EIMER einst als "Orthogenesis" bezeichnet hat und die darin bestehen, dass bei zweifellos weit abgeleiteten Formen die Variabilität ohne erkennbare Hervorbringung funktionell höher wertiger Organismen gewissermassen im Sande verläuft, sich in der dauernden Wiederholung minimaler Abweichungen erschöpft. Die besten Belege für diese Orthogenesis liegen dort, wo sie EIMER fand, nämlich bei den Zeichnungen der Schmetterlings-Flügel; in der Botanik bieten die Kompositen wie die Orchideen glänzende Beispiele für die Orthogenesis. — Beide Familien stehen nach dem Königsberger Stammbaum an der Spitze je eines grossen Zweiges: die Kompositen stellen die gegenwärtige End-Endwicklung der Dikotylen, die Orchideen diejenige der Monokotylen dar.

Nun fällt bei Betrachtung dieser Beispiele folgendes auf: Man wird bei der Orthogenesis nicht schlangweg von einer Reduktion der Variabilität sprechen können, im Gegenteil: die qualitative Variabilität ist hier überall (wie auch bei den Flügelzeichnungen der Noctuen, z.B. *Agrotis*, *Mamestra*) derart enorm, dass diese Formenkreise (es sei an die botanischen Gattungen *Hieracium* unter den Kompositen, *Or-*

1) MEZ in Leopoldina II (1926) p. 132 und in Mez, Archiv XVI (1926) p. 5.

2) ROSA, Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. Jena 1903.

chis und *Habenaria* unter den Orchideen ¹⁾ erinnert) zu den schwierigsten Problemen des Systematikers der alten Schule gehören. Nur sind diese Variationen quantitativ unbedeutend. Hier sei GRISEBACH ²⁾ angeführt. Dieser legt der Feststellung seiner Floren-Bezirke besonders die Zahl der Endemismen zugrunde; mehrfach finden wir hier eine für uns sehr interessante Abschätzung des Beweis-Wertes dieser Unterlagen, denn er stellt die verschiedenen endemischen Genera nicht gleich, sondern die "Synanthereen" (Kompositen) bezüglich der pflanzengeographischen Wertigkeit erheblich tiefer: ein Beweis dafür, dass GRISEBACH sich der qualitativ enormen, quantitativ sehr geringfügigen Variabilität dieses End-Formenkreises gefühlsmässig bewusst war.

Die Daten des Königsberger Stammbaums sind durch BORZA ³⁾ zu einer diagrammatischen Konstruktion verwendet worden, in welcher gerade das, was hier interessiert, nämlich die Variabilität der heute noch lebenden Formenkreise, berücksichtigt ist. - Besser als in dieser Figur geschehen ist, kann die starke Veränderlichkeit der End-Formenkreise der *Campanulatae* (*Compositae*), der *Tubiflorae*, *Microspermae* (*Orchidaceae*), *Glumiflorae*, aber auch der zu den Auszweigungs-Enden der niederen Stammbaum-Regionen gehörigen *Filices leptosporangiatas*, der *Basidiomycetes* und *Ascomycetes* nicht dargestellt werden.

Soweit wir sehen können, stimmt demnach die ROSAsche Regel an den Enden der Stammbaum-Auszweigungen nicht; zum gleichen Ergebnis kommen wir, wenn die phylogenetisch am tiefsten stehenden Formenkreise betrachtet werden. Sollte die ROSAsche Regel zutreffen, so müsste gerade hier die höchste Variabilität vorhanden sein: dies ist nicht der Fall.

Als Älteste, tiefst stehende Organismen führt der Königsberger Stammbaum die autotrophen Bakterien an. Gerade diese Aussage hat in der Fachwelt warme Zustimmung gefunden. Betrachten wir nun diese Formen, von denen die Eisen-Bakterien neuestens durch CHOLODNY ⁴⁾ eine gründliche Durcharbeitung erfahren haben, so fällt die ganz unglaubliche Armut dieser Formenkreise auf: die Namen *Acetobacter*, *Nitrobacter*, *Nitrosomonas* beziehen sich auf je eine einzige Form; bei den *Siderobacterales* und *Thiobacterales* sind es auch nur ganz wenige.

Diese starke Variation der End-Formenkreise, die ganz minimale der Anfangsformen widerspricht dem ROSAschen Satz absolut.

Dass der ROSAsche Satz von der progressiven Reduktion der Variabilität nicht stimmt, geht völlig überzeugend aus der Gesamtbetrachtung des Königsberger Stammbaums hervor. Ich habe früher ⁵⁾ bereits darauf aufmerksam gemacht, dass die der Variabilität der Formen proportionale Verzweigung des Stammbaums nirgends so gering ist, wie gerade in dessen untersten Regionen: hier tritt die Bildung von Formen mit so minimalen Schritten, so zögernd auf, dass dadurch die überaus auffällige Ähnlichkeit der niederen Organismen sich erklärt. Erst ganz allmählig, bei wachsender Differenziation, tritt die Variation mehr hervor, ohne doch zunächst bedeutenden Umfang zu gewinnen.

Diese Erscheinung habe ich aus theoretischen Anschauungen über die Zusammensetzung der lebendigen Substanz abgeleitet ⁶⁾. Ausgehend von dem Komplikations-Satz NAEGELIS habe ich gezeigt, dass mit wachsender Komplikation die Möglichkeit der Variation sich andauernd steigern muss. Das ist genau das Gegenteil dessen, was ROSA behauptet, und erscheint mir nicht nur logisch besser begründet, sondern auch mit der Empirie völlig übereinstimmend.

Auch die Erwägungen, welche bezüglich der Erwerbung der Sexualität im Reich

- 1) "Die Orchideen, welchen selbst der grösste Skeptiker eher einen ans Unzweckmässige grenzenden Überfluss als Mangel an Gestaltungsvermögen nachsagen muss". (PORSCH in Biol. generalis II (1926), p. 112).
- 2) GRISEBACH, Vegetation der Erde 2. ed. (1884) z.B. II, p. 318.
- 3) BORZA, Nos connaissances actuelles sur la phylogénie des plantes, in Bull. Informat. Grad. Bot. Cluj V (1925) p. 27 ff.
- 4) CHOLODNY, Die Eisenbakterien, in KOLKWITZ, Pflanzenforsch. Heft 4 (Jena 1926).
- 5) MEZ in ABDERHALDEN, Handbuch (1924), p. 1061.
- 6) MEZ in Leopoldina II (1926) p. 132 und in Mez, Archiv XVI (1926) p. 1.

der Organismen bestehen, scheinen mir dem ROSAschen Satz wenig günstig zu sein.

Dass die Sexualität im Laufe der Phylogenie erworben wurde, wird allgemein angenommen. Dies geht auch aus dem Königsberger Stammbaum klar hervor; die Frage ist allein, ob dieser Erwerb einmal oder öfters stattgefunden hat. Unser Stammbaum spricht für die erstere Ansicht.

Wir werden bei einer im Laufe der Phylogenie erworbenen Eigenschaft wohl nach deren Funktion fragen dürfen, da wir zufällig erworbene Eigenschaften nur dann in der Nachkommenschaft dauernd erhalten sehen, wenn sie funktionell zweckmässig sind. Also folgt die Frage: welchen Vorteil hatten die Organismen von der Erwerbung der Sexualität?

JICKELI ²⁾ sieht in den Befruchtungsvorgängen wesentlich nur den Anstoss zum Labilwerden der stabilen Geschlechtszellen. Damit ist nicht die banale Selbstverständlichkeit gemeint, dass die Befruchtung den Anstoss zur weiteren Entwicklung darstelle, sondern es sind besondere, tiefer gehende, aber hier nicht darzustellende Gedankengänge, die hinter dieser Ansicht stehen. Aber diese Anschauungen fallen mit der prinzipiell notwendigen Ablehnung der Anschauungen vor der "Unvollkommenheit des Stoffwechsels".

Als zweite Hypothese über die Funktion der Sexualität sei die von FRANZ ³⁾ aufgestellte besprochen, welcher der Meinung ist, die sexuelle Vermehrung liefere mehr Nachkommen als die asexuelle. - Wir werden dieser Ansicht nicht beistimmen, denn zwei asexuell sich teilende Zellen liefern 4 Teilprodukte, zwei sexuell sich vereinigende und danach sich teilende dagegen nur zwei.

Dass die der Sexualität zugrunde liegende Amphimixis eine "verjüngende" Funktion habe, wie JENSEN ⁴⁾ ausspricht, kann ich nicht einsehen; wir kennen asexuelle im Ergebnis vollkommene Verjüngungen reichlich genug. Ich schreibe darüber ⁵⁾: "Worauf die physiologische Verjüngung beruht, ist gänzlich unbekannt. Bei ihr kann man nur das eine feststellen, dass sie morphologisch charakterisiert ist durch das Durchlaufen der Ontogenie auf der Bahn der Phylogenie. Jede unzweifelhafte Verjüngung beginnt mit einer Zelle. Bei allen morphologisch wenig differenzierten, besonders den meisten einzelligen Wesen, ist mit jeder Teilung, da damit auch der phylogenetische Weg durchlaufen wird, auch die Verjüngung verknüpft".

Die letzte mir in der Literatur entgegen tretende Erklärung für die Frage nach der funktionellen Bedeutung der Sexualität finde ich bei KERNER ⁶⁾ in schattenhaft angedeuteter Fassung: KERNER fasst bei der Diskussion der Entstehung der Spezies eine Meinung dahin zusammen, "dass alle in der Nachkommenschaft sich erhaltenden Veränderungen der Gestalt durch Kreuzung bzw. durch Vermischung zweier ihrer Konstitution nach verschiedenen Protoplasten zustande kommen". - Aus diesem Satz kann man folgern, dass KERNER in einer Vermehrung der Variabilität das günstige Ergebnis der Sexualität sieht. - Auch bei ROSEN ⁷⁾ finde ich den Satz "dass neben der Vorerbung die Form-Neubildung eine Funktion der Fortpflanzung sein müsse, dass die Sexualität in jeder ihrer Formen ein bevorzugtes Mittel zur Schaffung neuer Fähigkeiten darstellt".

Scharf ausgesprochen hat nun zuerst WEISMANN ⁸⁾ die Ansicht, dass die Sexualität als Funktion (neben anderem!) die Erhöhung der Variationsfähigkeit habe, wenn er schreibt: "Halten wir nun fest, was wir als wahrscheinlich gefunden haben, dass

1) Siehe auch HAECKEL, Natürliche Schöpfungsgeschichte, 8 ed. (1889) p. 174.

2) JICKELI, Pathogenesis (Berlin 1925) p. 126; vergl. auch MEZ in Bot. Echo I (1926) p. 143.

3) FRANZ, Geschichte der Organismen (1924) p. 53.

4) JENSEN, Organische Zweckmässigkeit, Entwicklung und Vererbung (Jena 1907) p. 244.

5) MEZ, Syllabus, 2. ed. (1925) p. 56.

6) KERNER, Pflanzenleben II (1891) p. 586.

7) ROSEN in COHNs Beiträgen X (1911) p. 415.

8) WEISMANN, Vorträge über Deszendenztheorie (Jena 1902) II, p. 253.

nämlich die Verschmelzung individuell differenter einfachster Organismen einen direkten Vorteil, eine Anregung des Stoffwechsels und zugleich eine Verbesserung der Konstitution nach verschiedenen Richtungen bewirken müsse, oder doch könne, und schreiten wir nun zur Betrachtung der mit Kernverschmelzung verbundenen Zellverschmelzung, also der vollen Amphimixis, so kommt hier jedenfalls etwas zweites hinzu, das wir als einen bedeutsamen Vorteil erkennen können, nämlich die Verbindung zweier Vererbungssubstanzen, also die Vereinigung zweier Variationskomplexe, wie sie nach unserer Ansicht erfordert wird, wenn die Transformation der Art stattfinden soll".

Die über WEISMANN hinausgehende Ansicht, dass die Sexualität als einzige wesentliche Funktion die Erhöhung der Variations-Fähigkeit habe, ist in meinem Innsbrucker Vortrag ¹⁾ wie in meinem Syllabus ²⁾ enthalten, wo ich schreibe: "Der Fortschritt, welcher durch Erwerbung der sexuellen Fortpflanzung erreicht wurde, bestand darin, dass die Erb-Einheiten verschiedener Individuen zur Vereinigung gelangten und dadurch eine erhöhte Variabilität der Nachkommenschaft erzielt wurde. Mit Erreichung der Sexualität setzt eine enorme Verzweigung des Stammbaums ein".

Gerade auf das empirische Beweismaterial des Königsberger Stammbaums lege ich in dieser Frage Gewicht. Aus ihm geht hervor, dass nicht, wie ROSA will, die Variabilität im Laufe der Phylogenie abnimmt, sondern im Gegenteil, dass sie zunächst minimal war und erst durch einen besonderen entwicklungsgeschichtlichen Schritt (nämlich die Erwerbung der Sexualität) in den etwas höheren Regionen der Deszendenz gefördert wurde.

Nach allem das kann es keinem Zweifel unterliegen, dass der ROSAsche Satz unrichtig ist. Und trotzdem steckt in ihm, wie ich oben bei Besprechung der Orthogenesis andeutete, eine teilweise Wahrheit. Es ist in einer ganzen Anzahl von Fällen mit Sicherheit beobachtet, dass an Endpunkten der stammesgeschichtlichen Entwicklung die Variationen qualitativ unbedeutend werden, sich in dauernder Wiederholung des gleichen "Themas", um mich mit ROSEN ³⁾ eines der Musik entnommenen Bildes zu bedienen, erschöpfen ohne die erheblichen Fortschritte zu bringen, die zu einer weiteren Fortführung der jeweiligen Stammbaum-Linie notwendig wären.

Die weite Verbreitung derartiger kleiner Variationen hat neuestens TURESSON ⁴⁾ in einer überaus interessanten Abhandlung nachgewiesen.

Eine mir jetzt erst bekannt gewordene Arbeit von MOLLISON ⁵⁾ bewegt sich bereits in der Linie der mechanistischen Erklärung dieser bisher unverständlichen Tatsachen. MOLLISON führt bei Besprechung der Unterschiede, die durch homologe serodiagnostische Reaktionen mit Makaken- und Menschen-Serum gewonnen wurden, aus, "dass beim Menschen als der höher differenzierten Art durch das Auftreten neuer Proteale die primitiven Primaten-Proteale, die auch der Makak besitzt, an Menge zurückgetreten sind, während sie im Präzipitogen des Makaken noch einen grösseren Raum einnehmen".

Diese Ansichten von MOLLISON sind durch uns ⁶⁾ unabhängig von ihm zu einer Lehre ausgebaut worden, welche die Verwandtschaftsreaktionen benützt, um die Variabilität zu erklären und ein Verständnis für deren verschiedene quantitative Ergebnisse auf verschiedener Höhe des Stammbaums anzubahnen.

Mit MOLLISON nehmen wir an, dass die Variation durch substantielle Änderungen des Idioplasmas bedingt wird ⁷⁾. Wir haben auch nichts dagegen, die Weiter-Entwicklung durch die Annahme immer neuer "Proteale", wie MOLLISON sich ausdrückt, an-

1) MEZ, Drei Vorträge zur Stammesgeschichte etc., Freising 1925, p. 30.

2) MEZ, Syllabus 2. ed. (1925) p. 58.

3) ROSEN in Cohn's Beitr. XIV, Heft 2 (1925).

4) TURESSON in Fedde, Repert. Beihefte, Band XLI (1926) p. 15-37.

5) MOLLISON in ABDERHALDEN, Handbuch IX, 1 (1923).

6) MEZ und ZIEGENSPECK, Archiv XII (1925) p. 179 - 180.

7) Vergleiche auch MEZ in Leopoldina II (1926) p. 132-137 und in Mez, Archiv XVI (1926) p. 1 - 5.

zunehmen, wenn wir auch lieber bei den hier infrage kommenden hoch entwickelten Formen an eine Umwandlung der bestehenden "Proteale" glauben möchten.

Jedenfalls aber sind wir zu dem Schluss gekommen ¹⁾, dass "bei den am Grund des Stammbaums oder an den Verzweigungsstellen desselben stehenden Formen gewisse Antigene (=Proteale) in übergrosser Menge vorhanden sind, während bei Pflanzen, die an den Gipfeln der Seitenäste stehen, sehr vielerlei Eiweiss-Stoffe, aber jeder derselben in geringerer Menge vorliegen könnten". Man ist im letzteren Falle, welcher durch einseitige Entwicklung sich ausdrückt und mit einer weitgehenden morphologischen Differenziation verbunden ist, "versucht, den Vergleich mit einem bis ins kleinste auf einen Spezial-Artikel" (z.B. Flügelzeichnung der Noctuen, Blütenstände der Compositen, zygomorphe Blüten der Orchideen) "eingestellten Fabrikations-Betrieb zu ziehen, der ungemein kompliziert organisiert ist. Wenn ein solcher Betrieb unter veränderten Bedingungen arbeiten soll, so kann er sich nur schwer oder garnicht mehr umstellen". - Dies ist das Bild und zugleich das wohlbekannte Ergebnis der Orthogenese.

In diesem Fall der weitgehenden Eiweiss-Spezialisierung können unmöglich mehr grosse Schritte bei der Variation gemacht werden, denn wenn auch eine Idioplasma-Komponente variiert, so ist es stets nur ein minimaler Teil des Gesamt-Idioplasmas; wo dagegen die Spezialisierung noch nicht so weitgehend, das Idioplasma also einheitlicher ist, werden grosse und folgenreiche Variationen der in grosser Menge vorhandenen gleichen Idioplasma-Teile möglich sein. - In diesem letzteren Falle ist eine Variation, die eventuell bedeutende Schritte vorwärts machen kann, leichter möglich, als an den Endpunkten der System-Zweige: dies scheint mir der anzuerkennende Teil des in seiner weiteren Fassung abzulehnenden ROSAschen Satzes zu sein.

VI. DAS GESETZ DES UNSPEZIALISIERTEN.

Was von dem ROSAschen Satz brauchbar ist und von uns angenommen wird, wäre besser unter der Erläuterung des von COPE ²⁾ aufgestellten "Gesetzes des Unspezialisierten" abgehandelt worden. Dieses besagt "dass eine Formengruppe umso weniger imstande ist, sich neuen Faktoren anzupassen, und sich unter ihrem Einfluss umzuprägen, je höher sie schon entwickelt und je extremer sie schon speziellen Lebensbedingungen angepasst ist" ³⁾.

Wir hatten sogar, dies wurde soeben gezeigt, von unsern Serum-Reaktionen ausgehend die Möglichkeit, dieses Gesetz aus unsern Anschauungen über die Mechanik der Variationen abzuleiten und glauben damit einen erheblichen Erkenntnis-Fortschritt gemacht zu haben.

Wo immer wir unsern empirischen (ohne Rücksicht auf irgend eine Theorie erarbeiteten) Stammbaum betrachten, tritt uns dies "Gesetz des Unspezialisierten" klar entgegen. Einige wenige Beispiele: Nicht die hoch spezialisierten Algen (*Phaeophyceales*, *Rhodophyceales*) leiten die Entwicklung fort, sondern die wenig spezialisierten *Chlorophyceales*, deren Formen den niedersten Muscineen (*Riccia*) sehr viel näher blutsverwandt sind, als den Enden der abgeleiteten Algen-Äste. - Hier zeigt SCHUSSNIG ⁴⁾, wie gering seine phylogenetische Denkfähigkeit ist, denn er ist der ausgesprochenen Meinung, dass die Algen unter sich alle gegenseitig sich näher stehen müssen als eine Alge mit einem Moos verwandt sein kann. Er denkt nicht daran, dass auf den abzweigenden Stammbaum-Ästen z.B. die von ihm genannten *Rhodophyceales* eine ganz immense und sicher Jahrmillionen inanspruch genommen habende Entwicklung durchgemacht haben, welche von den ihren Ursprung bildenden und wenig spezialisiert gebliebenen *Chlorophyceales* nicht mitgemacht wurde. - Wer so

1) MEZ und ZIEGENSPECK in Mez, Archiv XII (1925), p. 179-180.

2) COPE, Primary facts of organic evolution. Chicago 1896.

3) KARNY in Abderhalden, Handbuch l.c. p. 217.

4) SCHUSSNIG in Zeitschr. f. ind. Abstamm.-und Vererbungslehre XIV (1926) p. 242, vergl. besonders STEINECKE in Mez, Echo I (1926) p. 147.

wie SCHUSSNIG denkt und dies sogar noch schreibt, zeigt, dass er auf dem BOERHAEVESchen ¹⁾ Standpunkt des Herbar-Botanikers steht. Der phylogenetische Geist wirklicher wissenschaftlicher Systematik ist ihm völlig fremd!

Ein weiteres Beispiel: In fast jedem Lehrbuch kann man heute noch lesen, dass die *Benettitales*, von denen feststeht und allgemein angenommen wird, dass sie die allerhöchste und spezialisierteste Endform der Farne darstellen, die Fortentwicklung des Stammbaums zu den Angiospermen hervorgebracht hätten, während unsere experimentelle Systematik gezeigt hat, dass der Entwicklungs-Weg in diesem Fall über die wenig spezialisierten *Abietineae* gegangen ist.

Endlich: Es ist das grosse Dogma WETTSTEINS, dass die Angiospermen von den höchst entwickelten Gymnospermen, nämlich den *Gnetales*, ihren Ursprung nehmen; wir haben, wie eben erwähnt, anderes bewiesen. Die *Gnetales* sind derart weit abgeleitet, dass bei ihnen FORSCH, der hervorragendste Schüler WETTSTEINS, sogar das, was ABEL ²⁾ "fehlgeschlagene Anpassung" nennt, als Entwicklungs-Ende zu finden glaubt: "Diese Lösung der Nektarienfrage schliesst keine weitergehenden Entwicklungsmöglichkeiten in sich. Sie bedeutet morphologisch gewissermassen eine Sackgasse" ³⁾. - KARNY fügt hinzu: "in den meisten Fällen wird eine solche fehlgeschlagene Anpassung, bei der sich eine Stammeslinie in eine "Sackgasse der Entwicklung" verrannt hat, dazu führen, dass solche Formen die Konkurrenz mit anderen, zweckmässiger angepassten Formen nicht aufnehmen können und dadurch im Kampf ums Dasein in verhältnismässig kurzer Zeit unterliegen".

Wenn ich ein Bild aus der Organographie der Pflanzen brauchen darf, ist der phylogenetische Stammbaum kein Monopodium, sondern ein Sympodium. Immer wieder sehen wir, dass die Höchst-Entwickelungen der erdgeschichtlichen Perioden gewissermassen "übergipfelt" werden, weil sie zu sehr (oft bis zur Orthogenesis) spezialisiert sind, und dass die Fortführung der Entwicklung, genau dem COPEschen Gesetz folgend, aus dem "Unspezialisierten" weiter geht.

Können wir nun, aus den Resten der Vergangenheit und aus unsern Theorien lernend, Formengruppen der heutigen Flora bezeichnen, denen wir die Fähigkeit zutrauen dürfen, für später einmal eine Fortentwicklung über die in Orthogenesis "totgelaufenen" Spitzen-Formenkreise der Orchideen, Compositen, Umbelliferen etc. hinaus hervorzubringen? - Unser Königsberger Stammbaum bietet bisher die einzige Möglichkeit, diese Frage zu beantworten.

Nach dem COPEschen Gesetz können diese Träger der Zukunft nicht an den Enden der heutigen Zweige stehen; nach unserer dazu gegebenen tieferen Erklärung müssen sie ein relativ wenig spezialisiertes, einheitliches Idioplasma, welches grosse Variationsschritte zu machen befähigt ist, besitzen. Sie müssen also ganz in der Nähe des Hauptstammes oder seiner Hauptzweige ihre Stellung haben: gewissermassen schlafende Knospen, die den Aufbau später sympodial fortzusetzen geeignet sind.

Solche "Formenkreise der Zukunft" müssen zugleich ihre Lebenskraft durch jetzt bereits vorhandene weitergehende Differenziationen zeigen: ich nenne als Beispiele, die den theoretischen Anforderungen genügen, die *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Saxifragaceae*, *Euphorbiaceae* etc.

Ausser orthogenetischen Erscheinungen werden auch andersartige Beobachtungen uns noch ein weiteres Urteil über die höhere oder niedrigere Anpassung, dementsprechend Spezialisierung eines Organismus erlauben. Alle "idealen Anpassungen" ⁴⁾ sind Endglieder ihrer Äste und machen weitere phylogenetische Entwicklung unwahrscheinlich: ich erinnere z.B. an die bis ins Minutiöse gehenden Anpassungen der Blüten an den Insekten-Besuch, nenne hier die Karnivorie der Pflanzen, weitgehen-

1) "Botanica est scientiae naturalis pars, cujus ope felicissime et minimo negotio plantae cognoscuntur et in memoria retinentur" - zitiert nach HAECKEL, Generelle Morphologie I (1866) p. 235.

2) Vergl. KARNY, l.c. p. 320.

3) Vergl. KARNY, l.c. p. 321.

4) Vergl. Karny, l.c. p. 327.

de Anpassungen an Xerophytismus (Cacteen etc.), den hochgetriebenen Parasitismus (*Rafflesiaceae*, *Balanophoraceae* etc.), die weitgehende Symbiose mit Pilzen (z.B. *Neottia*, *Corallorrhiza* etc. unter den Orchideen, *Monotropa* unter den Ericaceen). -- Aus diesem Grund glaube ich auch nicht, dass *Psilotum* den direkten Ahn des Polyciliaten-Astes darstellt: es dürfte eine dessen Ursprung nahe stehende Bindeform sein, die aber vielleicht gerade durch ihre biologische Spezialisierung bei gleichzeitiger grosser morphologischer Einfachheit sich hat erhalten können ¹⁾.

Ein wundervoller Beleg für die Richtigkeit sowohl des COPEschen Gesetzes wie des Königsberger Stammbaums wird durch die Entwicklung der Brutpflege im Verlauf dieser Reihen der hohen Pflanzen geliefert: Unspezialisiert bezüglich der Ober- resp. Unterständigkeit des Fruchtknotens (letztere Eigenschaft als Schutz der Samenanlagen aufzufassen) sind die den Grund der ganzen Angiospermen bildenden *Ranales*. Hier treten beide Formen der Stellung des Ovars promiscue, undifferenziert auf (z.B. *Lauraceae*). -- Im Gegensatz dazu existiert kein grosser Stammbaum-Ast, der nicht mit den die höhere Anpassung darstellenden unterständigen Formen abschliesst (*Monocotyledoneae*: *Orchidaceae*; *Rosales*-Ast: *Umbelliferae*; *Centrospermae*-Ast: *Fagaceae*; *Columniferae*-Ast: *Vaccinieae* der *Ericaceae*; *Parietales*: *Compositae*; *Tubiflorae*: *Rubiaceae*). In allen Ästen ganz ausnahmslos geht die Spezialisierung im Sinne der Brutpflege vor sich. -- Dass die gleichen Erscheinungen auch im Tierreich vorhanden sind, ist bekannt. -- Bedenkt man, dass alle Aussagen des Königsberger Stammbaums in verdeckten Versuchen mit dem Untersucher unbekannten Pulvern erarbeitet sind und die Ergebnisse absoluter Empirie darstellen, sie ist die dem COPEschen Gesetz so ausgezeichnet entsprechende Stellung der unterständigen Formen einer der vielen Beweise für die Richtigkeit unseres phylogenetischen Stammbaums.

Gleichfalls dem COPEschen Gesetz entspricht die Blüten-Morphologie der höheren Pflanzen, wobei die Wirkung des Prinzips der Sparsamkeit, die zweite grosse Triebfeder der Entwicklung, in schönster Weise hervortritt. Auch diese Fakta stimmen glänzend mit dem empirisch gewonnenen Königsberger Stammbaum überein. Da es sich hier um auch anderwärts schon oft ventilierter Gedankengänge handelt, will ich mich kurz fassen:

Die Multiplikation der Blütenteile tritt als komplikatorische Fortentwicklung mit der Benützung des Windes zur Bestäubung auf und findet im Hauptstamm des Pflanzenreichs ihre absolute Höhe bei den niederen Coniferen (*Araucariaceae* und *Abietineae*). Von hier ab beginnt mit der Indienstellung sinnbegabter Organismen (Insekten für die Bestäubung, Vögel für die Samen-Verbreitung) die Sparsamkeits-Reduktion. Mit dem Auftreten der Vögel in der Kreide reduziert sich der weibliche Coniferen-Zapfen bis zur dreisamigen Scheinbeere (*Juniperus*) und bis zum einsamigen, vom Arillus umgebenen Nüsschen (*Taxus*); mit der Einstellung der Insekten als Bestäuber tritt schon innerhalb der niederen *Ranales* in der Kreide die Verminderung der Blütenteile, dadurch bedingt der Übergang von der Spiralstellung zur Quirlstellung der Teile ein. Alles das ist ohne jeden Zweifel nicht nur gedankemässig konstruiert, wie es bisher teilweise dagestanden hatte, sondern empirisch gefunden aus der Aufeinanderfolge der Formenkreise am Königsberger Stammbaum abzulesen, wie hier auch die Gültigkeit des COPEschen Gesetzes in der geringen Blütenspezialisierung der mittelhohen Formenkreise (besonders bei der Hauptlinie der *Parietales* schön zu sehen) unzweideutig hervortritt. Mit Recht macht ZIEGENSPECK ²⁾ darauf aufmerksam, wie Eigenschaften, die bei phylogenetisch und in unserm Stammbaum niedriger stehenden Gruppen noch innerhalb naher Verwandtschaftskreise zusammen vorkommen, bei den abgeleiteten Familien sich derart spezialisieren, dass sie zu unverbrüchlichen Familien-Charakteren werden.

Endlich sei noch zur Illustration der Übereinstimmung unseres Stammbaums mit dem COPEschen Gesetz auf die Blütenstände der höheren Pflanzen verwiesen: in den

1) MEZ in Leopoldina II (1926) p. 158 und in Mez, Archiv XVI (1926) p. 22; vergl. dazu auch GRENDL in Mez, Archiv XVI (1926) p. 292 (*Jsoetes*).

2) ZIEGENSPECK in Mez, Archiv XVI (1926) p. 268.

niederer (Coniferen) und mittelhohen Regionen der Blütenpflanzen herrscht die Einzelblüte. Bei allen grossen Ästen der Dikotylen tritt zu Ende der Entwicklung, gleichfalls dem Sparsamkeits-Gesetz folgend, der Blütenstand funktionell anstelle der Einzelblüte. Jeder grosse Zweig beginnt dagegen mit Pflanzen, die relativ grosse Blüten haben, also eine Betonung der Einzelblüte zeigen. Das Unspezialisierte, die Einzelblüte, ist, wie COPE dies fordert, das Merkmal niederer Entwicklung.

Sehr schön tritt hier nun die Geltung des Irreversibilitäts-Gesetzes hervor. Wo die Pflanzen, von der durch die Insekten gezielten Blüte ausgehend, wieder zur Windblütigkeit übergehen, geschieht dies nicht durch Wieder-Vermehrung der Blütenteile, speziell der Sexualblätter, sondern durch Indienstellung der Blütenstände, wobei die Einzelblüte noch weiter reduziert wird. Gramineen, Cyperaceen und insbesondere die ganzen *Amentales* sind hier prachtvolle Beispiele, die zugleich als Reduktions-Bildungen auch zeigen, wie unmöglich es ist, letztere als die primitiven Formen der Dikotylen anzusehen.

Noch unzählige weitere Bestätigungen des COPEschen Gesetzes durch den Königsberger Stammbaum und vice versa von Bekräftigungen der phylogenetischen Richtigkeit unserer empirisch gefundenen Daten können vorgebracht werden: ich erinnere nur noch an die Menge von Formen, besonders aus den nach unseren Forschungen niederen oder auch mittelhohen Phanerogamen-Familien, die sekundär zum Wasserleben zurückgekehrt sind, im Vergleich mit den ganz wenigen Einzelfällen dieser Umbildung, die sich gegen Ende der Stammbaum-Zweige zu finden. - Damit soll er genug sein; allgemein sehen wir, dass sich die Anpassungsmerkmale der niederen und mittelhohen Formen zu den Organisations-Merkmalen der abgeleiteten umwandeln.

VII. "AGE- AND- AREA" - HYPOTHESE.

Diese durch WILLIS ¹⁾ formulierte Hypothese besagt, dass phylogenetische Alter und geographische Verbreitung der Lebensformen in direkter Proportionalität ständen derart, dass weite Verbreitung auf hohes Alter, enges Areal auf neuere Entstehung schliessen lassen. - Soweit Berechtigtes an dieser Theorie ist, kann man sie nicht als neu bezeichnen; da sie mit genügender Vorsicht jeweils für Einzel-Organismen bereits seit ENGLER ²⁾ von der historischen Pflanzengeographie verwendet wurde und auch heute noch ³⁾ ganz allgemein in Anwendung steht.

WILLIS ist aber noch weiter gegangen. Er behauptet, von der Überlegung ausgehend, dass, je älter ein Formenkreis sei, umso mehr Zeit habe er gehabt, neue Formen hervorzubringen: umso artenreicher müsse er demnach sein. So würde reine Statistik der systematischen Gruppen uns ein Bild von deren phylogenetischem Alter geben.

Auch diese Hypothese kann auf ihre Begründung hin am Königsberger Stammbaum geprüft werden.

Dass bei maximaler Verbreitungs- und zugleich Erhaltungsfähigkeit der Organismen die Standorte der Ältesten das weiteste geographische Areal einnehmen, dafür sind die an der Basis des Stammbaums stehenden autotrophen Bakterien gute Beispiele: *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*, *Azotobacter*, *Beggiatoa*, *Crenothrix* etc. sind Bewohner des ganzen Erdballs. - Dass dies mit ihrem phylogenetischen Alter zusammenhängt, beweist die gleichfalls den Bakterien zugehörige, aber erst neuestens, nämlich frühestens mit hohen Primaten zusammen entstandene *Spirochaeta pallida*, die mit ihrer Folge, der Syphilis, aus Amerika nach dessen Entdeckung eingeschleppt wurde, also ein beschränktes natürliches Areal besass.

1) WILLIS in *Annals of Botany* XXXI (1917) und XXXV (1921).

2) ENGLER, Versuch einer Entwicklung der Pflanzenwelt, Leipzig 1879 - 82.

3) z.B. PAX, Pflanzengeographie von Polen (1918); NITSCHKE, Die geographische Verbreitung der Gattung *Acalypha*, in Mez, Archiv IV (1923); STEFFEN, Versuch einer Gliederung der arktischen Flora in geographische bzw. genetische Florenelemente, in Mez, Archiv VI (1924).

Andererseits bietet der Königsberger Stammbaum auch genug Beispiele für das Vorhandensein allerjüngster Organismen mit weitester geographischer Verbreitung: ich erinnere nur an die Compositen *Solidago canadensis* und *Senecio vulgaris*. - Dass das jüngste Glied des Tierstammes, der Mensch, gleichfalls die Age- and-Area-Hypothese entkräftet, indem er mit Hilfe seines Gehirns alle geographischen Schranken überwand, sei nebenbei bemerkt.

Wir sehen demnach, dass schon der erste Teil der Hypothese, wenn man sie so generell fasst, wie dies ihr Autor getan hat, in keiner Weise zutrifft. Aber auch ihr zweiter Teil stimmt nicht. Oben wurde bereits auf die Arten-Armut der uralten autotrophen Bakterien verwiesen; *Pteridium aquilinum* liefert, aus sehr vielen herausgegriffen, ein weiteres Beispiel für eine ubiquistisch verbreitete Form mit sehr geringer Variationsfähigkeit; damit mag es genug sein.

Die Age- and-Area-Hypothese hat besonders die Angriffe, welche SINNOTT ¹⁾ gegen sie richtete, indem er auf die Relikt-Endemismen (z.B. *Ginkgo*), verwies, nicht aushalten können; mit vollem Recht wirft ihr KARNY ²⁾ vor, dass ihre Voraussetzungen unzureichend und ihre Schlussfolgerungen voll logischer Fehler seien. - Auch im Königsberger Stammbaum findet diese Hypothese keine Stütze.

VIII. MONOPHYLLIE UND POLYPHYLLIE.

Seit das Deszendenz-Gesetz in Diskussion steht, hat die Frage nach der Artbildung, damit die Erörterung von Monophylie und Pleiophylie niemals aufgehört.

Wenn, wie dies mit Sicherheit allgemein angenommen wird, jede phyletische Ableitung auf eine Spaltung innerhalb einer Ahnen-Spezies zurückgeführt werden muss, so werden wir bei der Erörterung der Frage, ob Monophylie oder Polyphyllie der Organismen-Reiche anzunehmen ist, hier zunächst die Erörterungen über die Artbildung in Kürze berühren müssen.

Die landläufige Ansicht der Pflanzengeographen setzt für die Spezies Monophylie voraus: das geht aus den Untersuchungen über deren "Heimat" und "Ausbreitung" hervor. Beides fordert ein "Entstehungs-Zentrum", damit logischer Weise die monophyletische Bildung. - Nur bleibt die Frage nach der zeitlichen Einmaligkeit der Entstehung, ob die gleiche Variation an demselben Platz nur einmal oder ob sie öfters aufgetreten ist, ob also die Artbildung auch "iterativ" ³⁾ stattgefunden haben kann, bei dieser Betrachtungsweise unentschieden. - Mag sie aber beantwortet werden wie sie will (von meinen Anschauungen über die unendliche Komplexität des Idioplasmas aus halte ich sie für absolut unwahrscheinlich), für die Arten ist der Pflanzengeograph und mit ihm der Systematiker monophyletisch eingestellt.

Man hat allerdings auch von "polytoper" Entstehung identischer Formen aus derselben Stammform, d.h. von gleichem Variieren derselben Art in gleicher Weise an verschiedenen Standorten gesprochen ⁴⁾. Wenn ich persönlich aus den gleichen Gründen diese Art der Spezies-Bildung für noch unwahrscheinlicher ⁵⁾ halte als die iterative Artbildung, so widerspricht doch auch diese Annahme offenbar einer realen Monophylie nicht.

Bei der Erörterung sowohl der iterativen wie der polytopen Artbildung muss man nämlich immer beherzigen, dass nicht alles, was wir mit unseren Augen ohne weiteres zu unterscheiden unfähig sind, wirklich identisch ist: Die neuere Systematik hat den früher für einheitlich gehaltenen *Ustilago Carbo* in eine Anzahl biologischer Arten aufgelöst, die sich nicht morphologisch, sondern allein durch ihr Verhalten gegenüber Nährpflanzen unterscheiden. So kennt man auch "chemische" Flechten-Arten, die nur allein durch die Reaktionen ihrer Flechtensäuren im Rea-

1) SINNOTT in Ann. of Bot. XXXI (1917).

2) KARNY, l.c. p. 262.

3) KOKEN, Paläontologie und Deszendenzlehre, Jena 1902.

4) BRIQUET, Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines, in Annuaire conserv. jard. bot. Genève V (1901).

5) Meine Bedenken werden von HAYEK (Allg. Pflanzengeogr., 1926, p. 207) geteilt.

genzglas, aber nicht morphologisch auseinander gehalten werden. Ich bin der Meinung, dass nur allein unsere Unkenntnis, unsere geringen Unterscheidungs-Möglichkeiten die Begriffe der iterativen und der polytopen Art-Entstehung zustande gebracht haben; doch widersprechen sie, wie gesagt, einer realen Monophylie nicht.

Anders steht es mit einer Anzahl von Kultur-Organismen, von denen wir mit allen vernünftigen Gründen annehmen, dass ihre Arten polyphyletisch, d.h. von verschiedenartigen Eltern gezeugt sind: der Hund, das Pensée, die Negerhirse sind dafür bekannte und anerkannte Beispiele. - Aus der experimentellen Kreuzung von *Antirrhinum majus* mit *A. glutinosum* hat LOTSY¹⁾ eine "LINNÉsche Art" gezogen, die nach ihren Merkmalen näher zur Gattung *Rhinanthus* als zur Gattung *Antirrhinum* gehört; er hat sie *Antirrhinum rhinanthoides* genannt.

Man wird im allgemeinen mit Recht voraussetzen, dass derartige wirklich polyphyletische Arten in der Natur nicht lebensfähig sind und deshalb nach kurzer Zeit eliminiert werden. Das braucht aber keineswegs immer der Fall zu sein, denn wie der aus eingeführten Terriers entstandene Dingo sich in Australien gehalten hat, so konnte auch der aus *Triticum carinatum* und *Tr. junceum* entstandene Bastard (*Tr. acutum*) dank seiner vegetativen überaus grossen Lebensfähigkeit trotz vorhandener sexueller Sterilität die ganzen Nordsee-Inseln unserer Küste besetzen und eine gleichfalls hybridogene Art, *Orchis Traunsteineri*, ist auf Mooren besonders des nördlichen Alpenrand-Gebietes überaus weit verbreitet. Bei dieser merkwürdigen Art ist es FUCHS und ZIEGENSPECK²⁾ direkt und zweifellos gelungen, die reiche Entstehung hybridogener Formen auf die als Folge der Bastardierung auftretende "succedane Chromosomen-Spaltung" zurückzuführen.

Es war vor allen KERNER³⁾, "dessen Beobachtungen und Ansichten unverdient lange ohne die gebührende Würdigung geblieben sind"⁴⁾, der scharf ausgesprochen hat, "dass neue Arten nur auf dem Weg der (hybriden) Befruchtung entstehen können". - Sollte diese Meinung auch über das Ziel hinausschiessen (vergl. die nicht hybride Mutation *Capsella Heegeri* etc.), so zeigt sie doch die Bedeutung, welche gegenwärtig den nicht mono-, sondern pleiophyletischen Formen beigemessen wird.

Für unsere Betrachtungen aber haben diese Fragen nur geringe Bedeutung, denn niemand wird bestreiten, dass bei den pleiophyletischen Bastarden die Eltern oder doch wenigstens die Grosseltern oder doch sicher die Urgrosseltern monophyletisch waren: Wird diese Monophylie aber zugegeben, so haben wir es mit einer realen Monophylie des ganzen Formenkreises zu tun.

Noch eine andere theoretisch wichtige Entstehung pleiophyletischer Arten wird in der Literatur behauptet:

WETTSTEIN⁵⁾ schreibt: "*Euphrasia stricta* und *E. brevipila* sind zwei scharf geschiedene Arten. Wie auch sonst bei Euphrasien sind durch Saison-Dimorphismus bei beiden Arten Frühjahrsformen entstanden; aus *E. stricta* ging *E. borealis*, aus *E. brevipila* ging *E. suecica* hervor. Diese Frühjahrsformen sind zwar einander sehr ähnlich, aber durch dieselben Merkmale wie die Stammformen zu unterscheiden. Aus *E. suecica* sind nun zwei Rassen hervorgegangen, eine normal behaarte und eine unbehaarte, für welche ich die neue Bezeichnung *glabra* vorschlage. - In morphologischer Hinsicht ist *E. glabra* von *E. borealis* absolut nicht zu unterscheiden, doch sind es zwei Formen von zweifellos verschiedener Herkunft. Systematisch wurden die beiden Formen aus praktischen Gründen unter einem Namen zusammengefasst, obwohl sie von verschiedenen Eltern stammen; wenn wir diese Formen als eine Art bezeichnen würden, so wäre diese Art polyphyletisch". - Eine solche Zusammenfassung wäre eben Herbar-Botanik⁶⁾, denn nach dem Irreversibilitäts-Gesetz können wir,

1) LOTSY in Arch. Néerl. Sc. ex. et nat. Ser. III B, III, p. 195 - 204.

2) FUCHS und ZIEGENSPECK in Mez, Archiv V (1924) p. 457 - 470.

3) KERNER, Pflanzenleben II (1891) p. 574.

4) ERNST, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich (Jena 1918) p. 612.

5) Vergl. KARNY, l.c. p. 296.

6) Vergl. das Zitat aus BOERHAAVE, oben, p. 429.

unter der Voraussetzung, dass WETTSTEINs Darstellung zutrifft, mit Sicherheit vorauszusagen, dass bei genügendem Studium sich die Unterschiede finden werden.

Wir sehen, dies geht aus den ganzen Ausführungen über polyphyletische Arten hervor, dass bei den weitest abgeleiteten Formenkreisen an deren primärer oder sekundärer Monophylie nicht gezweifelt werden kann. Definitions-Schwierigkeiten treten nur bei den komplexeren systematischen Ordnungen, den Gattungen, Familien, Reihen etc. auf, und zwar werden sie für die morphologisch-systematische Praxis immer schwerer überwindlich, je weiter wir uns rückwärts von der Spezies entfernen.

HANDLIRSCH ¹⁾ sagt: "Ein Genus, das durch parallele Umformung verschiedener Arten eines Genus hervorging, ist monophyletisch". Wir ergänzen sinngemäss: Eine Familie, die durch parallele Umformung verschiedener Gattungen einer Familie entstanden ist, ist gleichfalls monophyletisch.

Doch sind bei den Umformungen phylogenetisch derart weit zurückliegender Formenkreise, wie sie in sehr vielen Fällen auch die natürlichen Familien darstellen, durch nicht parallele Umformungen (siehe das zu Anfang über sich kreuzende Ähnlichkeits-Linien gesagte) in der Nachkommenschaft eventuell derart grosse Differenzen möglich, dass nur der reale Nachweis der historischen Entwicklung, aber nicht mehr die Morphologie über Monophylie oder Polyphylie entscheiden kann.

Hier wird die Morphologie überaus häufig vor ihre Leistungsfähigkeit transzendierenden Aufgaben gestellt. In der ganzen heutigen Systematik haben wir es, mindestens was die Reihen der Organismen betrifft, mit einer Transzendental-Systematik zu tun, die überhaupt nicht mehr mit klaren morphologischen Charakteren, sondern mit dem systematischen "Gefühl" des Forschers arbeitet ²⁾ und dies tun muss, weil eben die Morphologie, was die Abstammungsfrage betrifft, hier völlig im Stich lässt und jede objektive Beweisbarkeit der Ableitungen fehlt.

So kommt ENGLER ³⁾ dazu, dass er in seinen Reihen mehrfach nur eine Zusammenstellung von Formen gleicher Entwicklungshöhe sieht, über deren phylogenetische Zusammengehörigkeit Aussagen weder gemacht werden noch gemacht werden können: Hier schleicht sich, nachdem die Spezies definitionsgemäss als sicher monophyletisch, das Genus als in weiterem Sinn monophyletisch, die Familie als wahrscheinlich monophyletisch angesehen wird, die Polyphylie ein.

Und dieses Polyphylie-Gespens wächst nun derart an, dass ENGLER ⁴⁾ die grossen Unterabteilungen des Pflanzenreichs als polyphyletisch ansieht und dies z.B. bezüglich der Angiospermen direkt lehrt, da er Monokotyle und Dikotyle, in ihrem ganzen Verlauf getrennt, auf Farn-artige Vorfahren zurückführen will.

Über die Gründe für diese systematische Unsicherheit, für diese Transzendental-Systematik der Morphologen habe ich an anderer Stelle ⁵⁾ eingehend gehandelt. Ich habe gezeigt, dass für die morphologische Betrachtung die Erscheinungen der Convergenz und der Reduktion alle phylogenetischen Schlüsse unsicher machen, dieselben (mangels objektiver Beweisbarkeit) auf das Gefühl des Forschers begründen. Daher kommt es, dass nicht zwei der heutigen auf die Morphologie begründeten Systeme übereinstimmen; dass sie meist gerade in ihren wichtigsten Punkten, den Anschauungen über die Ausgänge der Entwicklungen, sich diametral entgegengesetzt sind. Sie stellen alle Konstruktionen ohne genügend tragfähigen Untergrund dar.

Das ist der wesentliche Fortschritt, den unsere phylogenetischen Betrachtungen durch die Einführung der experimentellen auf die Sero-Diagnostik begründeten Systematik erfahren haben, dass durch diese neue Untersuchungs-Methode Convergenz und Reduktion ausgeschaltet werden und damit anstelle des individuellen systematischen Gefühls das objektive Experiment tritt. Ich habe bewiesen ⁶⁾, sowohl

1) Zitiert bei KARNY, l.c. p. 299.

2) MEZ in Leopoldina II (1926) p. 135 und in Mez, Archiv XVI (1926) p. 16.

3) ENGLER in Natürl. Pflanzenfam., Nachträge zu II-IV (1897), z.B. p. 368, 369.

4) ENGLER, Syllabus ed. 1924, p. XII, XIII.

5) MEZ in Leopoldina II (1926) p. 137 und in MEZ, Archiv XVI (1926) p. 4.

6) MEZ in Mez, Archiv XVI (1926) p. 5, vergl. auch ZIEGENSPECK in Mez, Archiv XVI. (1926) p. 234.

theoretisch vom Gesetz der Irreversibilität der Entwicklung ausgehend wie auch empirisch durch reichliche speziell angestellte Untersuchungen der an typischsten konvergenten Formen sowie endlich durch die empirisch gewonnene Figur des Königsberger Stammbaums, dass das Idioplasma der Organismen der Convergenz wie der Reduktion nicht unterliegt und dass es, durch unsere Versuche zum Sprechen gebracht, uns die Wahrheit über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Formen sagt.

Dabei stellt dieser Stammbaum nicht etwa die ganze bisher gewesene Systematik auf den Kopf, sondern er beweist, was die besten der morphologischen Forscher in ihren jeweiligen Untersuchungs-Abschnitten gefühlsmässig bereits gefunden hatten: Die Sero-Diagnostik stellt das ausserhalb der Morphologie gelegene Bezugs-System dar, welches uns erlaubt die Gedankengänge der morphologischen Systematiker zu prüfen, deren richtige Ergebnisse von den unrichtigen zu unterscheiden.

Es sei ganz besonders hervorgehoben, dass bezüglich der ENGLERschen Reihen der Königsberger Stammbaum ergeben hat, dass ihre Glieder tatsächlich grösstenteils stammesgeschichtlich zusammengehören und nicht nur, wie ihr Autor vorsichtigerweise meint, nur Familien gleicher Organisationshöhe darstellen.

Der Königsberger Stammbaum hat aber noch mehr gebracht: er verknüpft alle diese Reihen, diese "membra disjecta" des Systems, von denen ENGLER ¹⁾ ausdrücklich sagt, dass nur wenige sich so nahe stehen, dass ein gemeinsamer Ursprung für sie anzunehmen sei, zu einem phylogenetischen Ganzen. Und dies scheint mir ein besonders wichtiges Ergebnis unserer Forschung zu sein.

Im Vorstehendem haben wir, von der elementaren Spezies ausgehend, uns vorwiegend mit dem oberen Teil des Stammbaums beschäftigt und an seiner Hand die Monophylie des höheren Gewächsreiches gezeigt. Nun fragt sich noch: wie steht es mit der Wurzel, mit den ersten Anfängen der Stammes-Entwicklung? Ist auch hier Monophylie vorhanden oder ist der Stammbaum vielleicht, wie dies bei einer wirklichen Pflanze zu sein scheint, an der Basis aus differenten, polyphyletischen Wurzeln zusammengewachsen?

Hier zeigt die Literatur, da es sich um morphologisch transzendente Fragen handelt, dass nur wenige Autoren sich mit der so grundlegend erscheinenden Frage, ob das Leben einheitlich oder polyphyletisch sei, beschäftigt haben.

Die krasseste Polyphylie wird von KERNER ²⁾ gelehrt: "Die sogenannten "höheren" Pflanzen sind nicht aus den sogenannten "niederen" hervorgegangen, die Stämme der höheren und niederen Pflanzen lebten von jeher mit einander in Wechsel-Beziehungen, auf welchen die Möglichkeit und Fortdauer des pflanzlichen Lebens beruht". - Diese Anschauungen sind völlig kritiklos und werden von KERNER auch nicht zu begründen versucht.

Wesentlich tiefer schürft HAECKEL ³⁾ bei Erörterung der Frage, ob das Reich der Biologie monophyletisch oder polyphyletisch sei. Er untersucht die drei möglichen Fälle: 1. dass nur eine einzige Moneren-Art durch Autogonie entstanden sei; dann sind alle Nachkommen Bestandteile eines einzigen Phylon. - 2. Dass nur zwei Moneren-Arten durch Autogonie hervorgebracht wurden, eine vegetabilische und eine animalische. Dann wäre Diphylie von Pflanzen- und Tierstamm von Anfang an vorhanden. - 3. Dass mehr als zwei verschiedene Moneren-Arten durch Autogonie entstanden seien, welche mehr als zwei selbständigen Organismen-Stämmen den Ursprung gegeben hätten.

An sich sollte man voraussetzen, dass der "Monist" HAECKEL sich für die Monophylie entschieden habe. Dies ist keineswegs der Fall, sondern er schreibt ⁴⁾:

"Die Betrachtungen, welche wir oben über die Bedingungen der Autogonie angestellt haben, im Verein mit einer allgemeinen Vergleichung der Verwandtschafts-Verhältnisse zwischen den sogenannten "Klassen" der organischen Reiche, scheinen

1) ENGLER in Natürl. Pflanzenfam., Erläuter. zu II-IV (1897) p. 377.

2) KERNER, Pflanzenleben II (1891) p. 601.

3) HAECKEL, Generelle Morphologie I (1866) p. 199 ff.

4) HAECKEL, l.c. p. 203.

uns zu der Annahme zu berechtigen, dass jedes der drei organischen Reiche (Pflanzen-, Protisten- und Tierreich) aus mehreren Phylen zusammengesetzt ist: für das Pflanzenreich nimmt er 4, für das Protistenreich 8, für das Tierreich 5 getrennte, von Anfang an differente und jeweils durch Urzeugung entstandene Stämme an.

Auch später noch hat HAECKEL ¹⁾ an der Polyphyly festgehalten und z.B. geschrieben: "Die Abstammung der Metaphyten vom Protophytenreich ist sicher polyphyletisch".

Immerhin hat HAECKEL ²⁾ in anbetracht dessen, "dass die Hilfsmittel, welche uns zur Lösung dieser ebenso wichtigen wie schwierigen Frage zu Gebote stehen, äusserst unvollkommen und unsicher" sind, später ³⁾ auch monophyletische Stammbäume je vom Pflanzen- und Tierreich gezeichnet, aber mit allem Vorbehalt und ohne, dass er diese Stammbäume irgend wie genetisch miteinander in Verbindung gebracht hätte. HAECKEL ist Zeit seines Lebens Polyphyleter geblieben!

Erst neuerdings hat der Gedanke einer realen Monophylie der beiden biologischen Reiche einige Anhänger gefunden: KARNY ⁴⁾ schreibt: "Damals waren weite Kreise der biologischen Forscher überhaupt noch nicht davon überzeugt, dass die Arten soweit umbildungsfähig seien, dass wir eine letzten Endes gemeinsame Abstammung für das ganze Tier- und Pflanzenreich annehmen dürfen". Und wo wir Forscher mit dem Gedanken der Einheit des Lebens liebäugeln sehen, treffen wir (so schon bei PALLAS, 1766 ⁵⁾) die spekulative Annahme, dass der Baum des Organismen-Reiches gleich von der Wurzel ab doppelt gewesen sei.

Soviel ich sehe, war ich selbst ⁶⁾ der erste, welcher die Meinung aussprach und morphologisch begründete, dass das Tierreich von bereits hoch entwickelten Algen abzuleiten sei in der Weise, dass die Flagellaten auf Fortpflanzungszellen (Schwärmosporen) höherer Algen als neotenische Bildungen zurückzuführen seien. Auch habe ich damals bereits den mit Fett als Reserve-Material arbeitenden Heterokonten-Ast der Algen als Ausgangsreihe des Tierreiches bezeichnet und die Eugleninen als die Übergangsgruppe zwischen Pflanze und Tier namhaft gemacht, eine Gruppe, die in ihrer Ernährung pflanzliche Assimilation und tierisches Fressen fester Nahrung gleichzeitig zeigt. - Dass von den Eugleninen dann die übrigen Tiere abgeleitet werden können, haben PASCHER und DOFLEIN dargelegt.

Diese meine Ableitung des Tierreiches von bereits hoch entwickelten Algen hat FRANZ ⁷⁾, allerdings ohne die Quelle anzugeben, ebenfalls vertreten. Bei FRANZ ⁸⁾ finden wir deshalb auch die Monophylie des Organismen-Reiches gleichfalls in scharfer Fassung gelehrt "es dürften demnach alle Organismen abstammen von einer einzigen Ahnform".

Es ist aber ein erheblicher Unterschied zwischen einer mit noch so guten Gründen gestützten morphologischen Ableitung und den experimentellen Beweisen für diese: Der letzte, entscheidende Schritt in dieser Richtung ist STEINECKE ⁹⁾ gelungen, welcher serodiagnostisch tatsächlich die Abstammung der Eugleninen von den heterokonten Algen zeigen konnte.

Damit ist ein Satz von fast philosophischer Grösse experimentell sicher gestellt worden: der Königsberger Stammbaum beweist die Einheit des Lebens. In langer und mühevoller Arbeit wurde damit ein Erfolg erzielt, der theoretisch noch weit über die Festlegung der Stammesgeschichte der Pflanzen hinausgeht.

1) HAECKEL, Natürliche Schöpfungsgeschichte 8. ed. (1899) z.B. p. 461.

2) HAECKEL, Generelle Morphologie I (1866) p. 204.

3) HAECKEL, Natürliche Schöpfungsgeschichte 8. ed. (1889) p. 463, 509.

4) KARNY, in ABDERHALDEN, Handbuch l.c. p. 390.

5) PALLAS, zitiert nach FRANZ, Geschichte der Organismen (1924) p. 59.

6) MEZ in Engl. Jahrb. XLVI (1912) Beibl. nr. 106,9 und in Schrift. Phys. ökonom. Gesellsch. Königsberg LIX (1919) p. 137, auch abgedruckt in: Drei Vorträge zur Stammesgeschichte (Freising 1925) p. 17-24.

7) FRANZ, Geschichte der Organismen (1924) p. 125.

8) FRANZ, l.c. p. 48.

9) STEINECKE in Mez, Archiv X, 1925.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Mez Carl

Artikel/Article: [Die Theorien der Phylogenetik 414-434](#)