

Die Grundlage und das Wesen des »Age and Area« und des »Size and Space« Gesetzes von Willis.

Von

Joh. Mattfeld.

In der englischen Literatur der letzten 40 Jahre ist das Für und Wider einer Theorie aus der floristischen und genetischen Pflanzengeographie in zahlreichen Arbeiten diskutiert worden. Zuerst 1915 (15)¹⁾ von WILLIS aufgestellt und später in vielen Aufsätzen weiter ausgeführt und zu einem Gesetz erhoben, wurde sie 1922 (16) in einem besonderen Buche zusammenfassend dargestellt und weiter ausgebaut. Wie schon der Name sagt, soll sie gesetzmäßige Beziehungen festlegen, die einmal zwischen dem Alter einer Sippe und der Größe ihres Wohngebietes und ferner zwischen der Größe einer Sippe (Gattung, Familie usw.) und dem von ihr eingenommenen Wohnraum bestehen. Da die Erkenntnisse, die diesen Gesetzen zugrunde liegen, nach den eigenen Aussagen des Verfassers, die ersten wirklichen Fortschritte der Pflanzengeographie seit DARWIN sein sollen, da sie ferner zu Schlußfolgerungen nicht nur in allen Disziplinen der Pflanzengeographie, sondern auch in der allgemeinen Entwicklungslehre benutzt werden, und da man ferner, wenn sie zweifelsfrei begründete Gesetze wären wie die Schwerkraftgesetze, mit denen WILLIS sie gleichwertig setzt, mit ihnen die schwierigsten Probleme der genetischen Pflanzengeographie mit einer überraschenden Leichtigkeit und Eleganz lösen könnte, so dürfte es nicht überflüssig erscheinen, auch in diesen Jahrbüchern einmal in einem kritischen Referat auf sie hinzuweisen.

WILLIS hatte sich als Schüler einer von strengen darwinistischen Lehren beherrschten Schule die Anschauung gebildet, daß die einem pflanzengeographischen Gebiete eigentümlichen Arten (also die Endemiten) auch in seiner Vegetation der Masse nach die größte Rolle spielen müßten, da sie durch natürliche Zuchtwahl im Kampfe ums Dasein entstanden, besser an

1) Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis am Schlusse. In diesem sind nur die wichtigeren Arbeiten vor 1922 und die später erschienenen zitiert, da sich in dem Buche von WILLIS ein vollständiges Literaturverzeichnis befindet.

die besonderen Bedingungen des Gebietes angepaßt sein müßten als die weiter verbreiteten Arten. Er kam nach Ceylon und fand im Gegenteil einen großen Teil der 809 Endemiten dieser Insel auf Bergkuppen und andere Orte beschränkt, während die große Masse der Vegetation von den weiter verbreiteten Arten beherrscht wurde. Daraus schloß er, daß diese Endemiten nicht als Anpassungen an die klimatischen usw. Bedingungen von Ceylon entstanden, sondern daß Mutationen als maßgebend für ihre Entstehung anzusehen seien. Durch statistische Auswertung der Flora von Ceylon suchte WILLIS dann in einer größeren Arbeit (15) dem geographischen Verhalten der Endemiten und der weiter verbreiteten Arten näher zu kommen. Für diesen Zweck unterschied er außer den Endemiten und den weit Verbreiteten noch eine dritte Gruppe von Arten, die außer in Ceylon nur noch in Vorderindien südlich der Linie Kalkutta—Bombay vorkommen. Um die durchschnittliche Häufigkeit dieser drei Gruppen zu erhalten, teilt er die Pflanzen unter Zugrundelegung der Häufigkeitsangaben in TRIMENS Flora von Ceylon in 6 Klassen: 1 sehr häufig (sh.), 2 häufig (h), 3 ziemlich häufig (zh), 4 ziemlich selten (zr), 5 selten (r), 6 sehr selten (sr). Dabei ist zu berücksichtigen, daß diese Angaben sich nicht auf Individuenreichtum im Wohngebiet, sondern auf die Größe des Areals beziehen, da sie durch Verbindung der äußersten Fundorte der Arten erhalten worden sind. Dann errechnet er den durchschnittlichen Seltenheitsfaktor für jede der drei Gruppen, indem er die Artzahl jeder Klasse mit der Ordnungszahl der Klasse multipliziert und die Gesamtsumme der so erhaltenen Zahlen durch die einfache Summe der Arten der Gruppe dividiert. Dabei ergab sich die folgende Tabelle:

Gruppe	Gesamtflora von Ceylon	Ceylon Endemiten	Ceylon-Indien Arten	Verbreitete Arten
Klasse 1: sh . . .	285	19	45	221
» 2: h . . .	670	90	118	462
» 3: zh . . .	555	439	403	343
» 4: zr . . .	429	436	84	209
» 5: r . . .	415	492	64	459
» 6: sr . . .	455	233	78	444
Summe	2809	809	492	4508
Seltenheitsfaktor ¹⁾	2,7	3,4	2,7	2,3

1) Der Seltenheitsfaktor ist unter Fortlassung der sehr häufigen Arten nur aus den übrigen fünf Klassen berechnet. Die Art der Berechnung sei beispielsweise hier für die Endemiten angegeben: $90 \times 4 = 360$, $439 \times 2 = 878$, $436 \times 3 = 1308$, $492 \times 4 = 1968$, $233 \times 5 = 1165$. Die Summe dieser Produkte ist 2709. Dividiert man diese Zahl durch die einfache Summe der Endemiten (mit Ausnahme der sehr häufigen) 790, so erhält man den Seltenheitsfaktor 3,4. Das ist also eine einfache Durchschnittsrechnung.

Diese Tabelle ist die eigentliche Grundlage des Age and Area Gesetzes. Das wesentliche an ihr ist, daß die Artzahl in der Gruppe der Ceylon-Endemiten von sehr häufig bis sehr selten ständig zunimmt, während sie umgekehrt in der Gruppe der Verbreiteten ständig abnimmt; die Ceylon-Indien Arten verhalten sich intermediär. Infolgedessen ist auch der Seltenheitsfaktor für die Endemiten größer als für die Verbreiteten, was eben ausdrückt, daß jene durchschnittlich einen kleineren Wohnraum einnehmen als diese. Ähnliche Beziehungen zwischen den Seltenheitsfaktoren ergaben sich auch, wenn die statistische Untersuchung auf einzelne Familien beschränkt wurde, wobei allerdings die Zahlenfolge oft ziemlich unregelmäßig ist. Ferner hat WILLIS noch die Flora von Neu-Seeland in derselben Weise ausgewertet. Indem er die Arten je nach der Längserstreckung ihres Areals auf den Inseln in 10 Klassen teilte, erhielt er für die auf Neu-Seeland und den vorgelagerten Inseln endemischen Arten einen Seltenheitsfaktor von 6,5, für die Verbreiteten 3,5.

Diese in ihrem Wesen (viele Endemiten mit kleinem, wenige mit großem Areal, viele Verbreitete mit großem, wenige mit kleinem Areal) und ihrer Anordnung so regelmäßigen und stets wiederkehrenden Zahlenfolgen sind nach WILLIS überraschend und mit unseren bisherigen Anschauungen¹⁾ und Erkenntnissen gar nicht zu erklären. Wären nämlich die Arten als Anpassungen entstanden, so müßten die Zahlen ganz unregelmäßig angeordnet sein, da ja die natürliche Zuchtwahl nicht gleichmäßig auf alle Arten wirken könne. Und zweitens können die Endemiten nicht alte Arten sein, die im Aussterben begriffen sind; denn es wäre doch verwunderlich, daß der Mensch gerade in dem Augenblick die Flora von Ceylon untersucht hat, in dem eine so große Zahl von Arten gleichzeitig gerade im letzten Stadium ihres Aussterbens begriffen sei. Vielmehr erfordere die regelmäßige Anordnung der Zahlen eine mechanische Erklärung. Und die sucht WILLIS in dem Alter als einem auf alle Arten gleichmäßig wirkenden Faktor, genauer in dem verschiedenen Alter der Arten, die unmittelbar durch eine mehr oder weniger große Mutation entstehen. Er nimmt an, daß die weit verbreiteten Arten zuerst nach Ceylon gelangten und so Zeit genug hatten, auf der Insel ein großes Areal zu gewinnen; auf ihrem Wege durch Vorderindien spalteten sie etwas südlich der Mitte dieser Halbinsel neue Arten ab, die dann nur ein geringeres Wohngebiet in Ceylon gewinnen konnten, da ihnen

1) Es muß hier bemerkt werden, daß WILLIS vielfach fingierte Anschauungen oder solche bekämpft, die er sich selbst früher gebildet hatte. Jedenfalls entspricht es nicht den Tatsachen, wenn er behauptet, die von ihm bekämpften Theorien seien allgemein angenommen und sie bildeten die Grundlage in der Pflanzengeographie. Es gibt wohl nur wenige, die behaupten, daß die Arten ausschließlich als Anpassungen durch natürliche Zuchtwahl fluktuierender Variationen entstanden seien, oder daß alle Endemiten im Aussterben begriffene Arten seien. WILLIS führt auch nie bestimmte Autoren für diese Ansichten an.

weniger Zeit zur Verfügung stand. Die Endemiten schließlich entstanden in Ceylon selbst; sie sind die jüngsten und haben daher die kleinsten Areale. Das Alter als solches ist natürlich kein aktiver Faktor, aber es gleicht alle auf die einzelnen Arten gleichzeitig in verschiedener Weise und Zusammensetzung und nacheinander in verschiedener Folge wirkenden Faktoren aus, so daß der Enderfolg wenigstens bei verwandten Arten ungefähr derselbe ist. Daher ist das Alter gleich der Summe aller Faktoren zu setzen, die in der Zeit auf die Arten gewirkt haben, es ist also ein Komplexfaktor. Infolgedessen darf man nur Gruppen von 40—45 verwandten Arten vergleichend untersuchen. Daraus formuliert WILLIS sein Age and Area Gesetz folgendermaßen (46, S. 63): »Das von irgendeiner Gruppe von wenigstens 40 verwandten Arten zu einer gegebenen Zeit in einem gegebenen Lande eingenommene Wohngebiet hängt, solange die Bedingungen im wesentlichen konstant bleiben, von dem Alter der Arten dieser Gruppe in diesem Lande ab, aber es kann gewaltig modifiziert werden durch das Vorhandensein von Schranken, wie Meere, Flüsse, Gebirge, Klimaunterschiede zwischen den einzelnen Regionen oder andere ökologische Schranken und ähnliches, ebenso durch die Einwirkungen des Menschen und durch andere Ursachen«.

Die Kritik (vgl. 40), die sich mit WILLIS Hypothesen beschäftigte, hat vielfach Arten und Gattungen angeführt, die sich anders verhalten als das Gesetz es verlangt; und ferner hat sie geltend gemacht, daß unter Voraussetzung des Age and Area Gesetzes überhaupt keine Endemiten in Klasse 4 und 2 der obigen Tabelle auftreten dürften. Jenen mißt nun WILLIS als Einzelbeispielen keine Beweiskraft zu, da ja erst ein Durchschnitt von zehn Arten spezifische Ungleichheiten ausmerzt; und um ein großes Areal einzelner Endemiten zu erklären, muß er annehmen, daß diese im Durchschnitt wieder älter sind als ein Teil der weiter verbreiteten Arten in Ceylon. Er stellt sich die Besiedelung der noch mit dem Festlande zusammenhängenden Insel nach folgendem Schema vor. 5 Arten (A—E) wandern mit gleicher Schnelligkeit durch Vorderindien nach Ceylon ein, wobei jede hinter der anderen um 2 Entfernungseinheiten zurück ist. Schließlich werden sie dann in Ceylon die Räume $A = 10$, $B = 8$, $C = 6$, $D = 4$, $E = 2$ einnehmen. Jede der Arten spaltet nun in Vorderindien eine neue Art ab (α — ϵ), die jede wieder um 2 Einheiten hinter ihren Eltern zurück sind. Dann wird α zugleich mit B, β zugleich mit C usw. in Ceylon eintreffen, und diese Ceylon—Indien-Arten werden dann schließlich die Räume $\alpha = 8$, $\beta = 6$, $\gamma = 4$, $\delta = 2$, $\epsilon = 0$ einnehmen. Alle diese Arten entwickeln in Ceylon, nach einem Raumgewinn von 2 Einheiten, wiederum neue Arten, die Endemiten. Diese werden dann die Räume 8, 6, 4, 2 für die A-Reihe und 6, 4, 2 für die α -Reihe einnehmen. Somit hat also ein Teil der Endemiten ein größeres Wohngebiet als ein Teil der übrigen Arten; errechnet man aber den Seltenheitsfaktor aus den obigen Zahlen, so erhält man für

die A-Reihe (die Verbreiteten) $30 : 5 = 6$, für die α -Reihe (Ceylon—Indien-Arten) $20 : 4 = 5$, und für die Endemiten $32 : 7 = 4,5$, also dieselben Verhältnisse wie in der oben gegebenen Tabelle.

Es ist demnach möglich, durch diese Annahmen die zunächst offenbar überraschenden Zahlenfolgen der Tabelle zu erklären. Ist aber dies die einzige Erklärung der Zahlen; ist es nötig, so viele Hypothesen zu ihrer Erklärung heranzuziehen, und folgen andererseits die dazu herangezogenen Einwanderungsverhältnisse mit einiger Sicherheit aus den Zahlen der Tabelle? RIDLEY (10) hat gegen die Tabelle eingewendet, daß ihre Zahlenfolge ein reines Zufallsergebnis sei, da die Häufigkeitsangaben in TRIMENS Flora of Ceylon nur durch Auszählung der durch Herbarexemplare belegten Standorte entstanden seien. Dadurch kann natürlich ein ganz falsches Bild zustande kommen, zumal die Flora von Ceylon und Vorderindien einerseits durchaus noch nicht vollständig erforscht und andererseits durch die alte ansässige Kultur seit langem zerstört worden ist. WILLIS hat demgegenüber zu zeigen versucht, daß die Zahlensammensetzung der Tabelle auch durch ziemlich erhebliche Neuentdeckungen nicht wesentlich geändert werden würde, und daß sich ferner dieselben Zahlenverhältnisse auch für Neuseeland ergeben, so daß man an ihrer Richtigkeit nicht zweifeln kann. Es läßt sich vielmehr leicht zeigen, daß diese Zahlenanordnung unter den gegebenen Voraussetzungen der Einteilung der Arten in Gruppen und Klassen mit mathematischer Wahrscheinlichkeit herauskommen müssen, sobald nur genügend Arten genommen werden.

WILLIS teilt, wie erwähnt, die Pflanzen Ceylons in die drei Gruppen Endemiten, Ceylon—Indien-Arten und Verbreitete. Nun gibt es doch, worauf auch WILLIS des öfteren mit Nachdruck und mit Recht hinweist, zwischen endemischen und weiter verbreiteten Arten keinen anderen Unterschied als den, daß die ersteren eben ein beschränkteres Areal haben als die letzteren. Die Endemiten haben keine systematischen oder sonstigen Besonderheiten, sondern sie gewinnen ihre Bedeutung erst dann, wenn man sie in Beziehung zu einem bestimmten, beliebig gewählten Länderbezirk untersucht. Es gibt Endemiten auf kleinen und großen Inseln, in Floren-Zonen, Provinzen und Gebieten, in Erdteilen und schließlich kann man sagen, daß alle Arten nach unseren bisherigen Erfahrungen auf der Erde endemisch sind. Dieselbe Art kann, auf Ceylon bezogen, weit verbreitet sein, während sie, auf Asien bezogen, ein Endemit ist. Schon daraus geht hervor, daß es Areale in allen Größenordnungen gibt, die ganz allmählich ineinander übergehen. Teilt man nun die Pflanzen eines bestimmt umgrenzten Gebietes wie Ceylon in Endemiten und weiter Verbreitete ein, so ist damit weiter nichts geschehen, als daß die Arten nach ihrer Arealgröße gruppiert sind. Die Gruppen unterscheiden sich nur darin, daß bei der einen — den Endemiten — die Höchstgrenze des Areals mit den Grenzen der Insel gegeben ist, während diese bei der anderen Gruppe wenigstens darüber hinausgehen

muß. Nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung kann man schon von vornherein schließen, daß unter einer Summe von kleinen Flächen mehr kleinste Flächen sind als unter einer Summe von großen Flächen. Wenn man die Zahlen von 4—9 in drei Gruppen einteilt: I = 4—3, II = 4—6, III = 7—9 und für jede dieser Gruppen die Durchschnittsgröße ausrechnet, so erhält man die Zahlenfolge: I = 2, II = 5, III = 8, also dieselbe wie bei den Seltenheitsfaktoren der Ceylonpflanzen; und niemand wird sich darüber wundern, daß in Gruppe I die kleinsten Zahlen sind. Auch folgendes Bild mag die Verhältnisse erläutern. Wenn man über eine größere Zahl von Pflöcken von sehr verschiedenem Durchmesser — entsprechend den verschiedenen Größen von Länderteilen — Reifen in größerer Zahl wirft, die in drei Größen — entsprechend der Dreiteilung der Ceylonpflanzen — vorhanden sind, und nun untersucht, wie diese Reifen zu einem der größeren Pflöcke zu liegen gekommen sind, so kann man mit großer Wahrscheinlichkeit, die mit der Zahl der geworfenen Reifen zunimmt, schließen, daß ein großer Teil der kleinsten Reifen auf diesem großen Pflöck liegen geblieben ist, ein Teil wird auch diesen Pflöck gerade umfassen können, die größeren Reifen werden in größerer Zahl den Pflöck zusammen mit mehr oder weniger anderen umschließen, während es verhältnismäßig seltener vorkommen wird, daß die größeren Reifen auf einer Ecke der Pflöckoberfläche hängen bleiben. Auch in diesem Beispiele werden sich dieselben Zahlenfolgen ergeben wie bei den Ceylonpflanzen. Die Zahlen der oben gegebenen Tabelle sagen also nichts über die Pflanzen Ceylons aus, sondern sie sind die mathematische Folge des Einteilungsprinzips, infolgedessen haben sie auch nichts Verwunderliches an sich, sondern waren im Gegenteil von vornherein zu erwarten; denn das Ergebnis steht bereits in der Voraussetzung. Unter solchen Umständen kann man natürlich alles beweisen — d. h. nichts. WILLIS stellt seine Zahlen denen der MENDELSCHEN Vererbungsgesetze an Bedeutung gleich. Das ist aber ein unmöglicher Vergleich, denn bei den Vererbungsgesetzen handelt es sich um Vorgänge, die durch die Chromosomentrennung gegeben sind, während es sich bei den Tabellen des Age and Area Gesetzes nur um eine Klassifikation gegebener Größen, eben der Areale, handelt.

Zusammenfassend kann man also sagen: WILLIS teilt die Pflanzen in drei bzw. später nur immer in zwei Gruppen, nämlich in solche mit großem und in solche mit kleinem Areal, und aus ihrer statistischen Zusammenstellung ergibt sich nach den mathematischen Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung, daß in der ersten Gruppe verhältnismäßig viele Arten mit großem und in der zweiten verhältnismäßig viele Arten mit kleinem Areal vorhanden sind. Das wird besonders deutlich, wenn man die Arten nur in zwei Häufigkeitsklassen teilt, wie das in der Tabelle durch die Klammern geschehen ist. Die Zahlen sind infolgedessen nur eine Formel für die Tatsache, daß es Arealgrößen in allen Abstufungen

gibt, weshalb es auch nicht möglich ist, aus ihnen Folgerungen zu ziehen, oder man macht einfach logische Fehler. WILLIS erdenkt sich zur Erklärung der Zahlen eine Besiedelungsgeschichte Ceylons (vgl. oben) und folgert diese zugleich daraus. Wenn er aber die Richtigkeit seines Gesetzes beweisen wollte, so müßte er zeigen, daß diese Einwanderungsgeschichte sich wirklich so abgespielt hat. Diese erfordert aber schon, daß nicht nur Ceylon, sondern auch ganz Vorderindien zur Zeit der Wanderungen völlig pflanzenleer waren (15, S. 326); denn sonst kann sie sich unmöglich so abgespielt haben, wie WILLIS sie schildert. Es spricht aber im Gegenteil alles dafür (vgl. z. B. auch RIDLEY 10), daß die Vegetation in diesen Gegenden sich seit geologisch langer Zeit in ihrer floristischen Zusammensetzung und physiognomischen Ausprägung wenig geändert hat. Dagegen aber ist es sehr wahrscheinlich, daß einst engere Beziehungen (Landverbindungen) zwischen Vorderindien—Ceylon und Afrika einerseits und jenen Ländern und Malesien andererseits bestanden haben, die jetzt gestört sind. Besonders deutlich sind die malesischen Beziehungen der Flora von Ceylon, die hier natürlich nicht im einzelnen angeführt werden können, doch kann man aus ihnen mit mehr Recht schließen, daß der Regenwald in Ceylon ein alter Restbestand ist, als daß die Besiedelung Ceylons nach WILLIS Schema vor sich gegangen wäre.

WILLIS sucht aber die Beweise und Stützpunkte für seine Ansichten auf einem ganz anderen Wege, so nämlich, daß er auf Grund seines Age and Area Gesetzes Voraussagungen und Prophezeihungen über die Zusammensetzung der Flora bestimmter Inseln macht (Confirmation by prediction and prophesy). Um die Beweiskraft dieser Voraussagungen, die zumeist aus der Flora von Neu-Seeland und der benachbarten Kermadek-, Chatam-, Stewart- und Auckland-Inseln genommen sind, zu prüfen, sei hier nur ein Beispiel angeführt, von dem sich die übrigen ihrem Wesen nach nur wenig unterscheiden. Voraussetzung: Die angeführten Inselgruppen liegen mit Neu-Seeland auf einer untermeerischen Schwelle und waren früher wahrscheinlich miteinander verbunden. Daher haben sie auch ihre Flora aus denselben Quellen bezogen. Die im Norden gelegenen Kermadek-Inseln lagen wahrscheinlich auf oder in der Nähe einer nördlichen, die im Süden gelegenen Auckland-Inseln auf einer südlichen Einwanderungsstraße, während die östlichen Chatam-Inseln (= Warekauri-Inseln) ihre Pflanzen nur direkt von Neu-Seeland erhalten haben konnten. Behauptung: Auf Grund der Age and Area Hypothese muß man schließen, daß die Pflanzen dieser Inseln im Durchschnitt in Neu-Seeland sehr alt und daher weit verbreitet sind. Die Chatam-Pflanzen müssen die ältesten und am weitesten verbreiteten sein (in Neu-Seeland), während die beiden anderen Inselgruppen noch einzelne Elemente empfangen konnten, die nicht mehr Zeit genug gehabt haben, noch bis nach Neu-Seeland vorzudringen. Bei weitem die ältesten müssen aber die sein, die alle drei Inselgruppen erreicht haben.

Beweis: Die Pflanzen Neu-Seelands werden nach der Längserstreckung ihres Areals auf der Insel (1080 Meilen lang) in 40 Häufigkeitsklassen geteilt, deren die meisten etwa 420 Meilen Länge bedeuten. Und dann wird für die oben angegebenen Verbreitungsgruppen der Seltenheitsfaktor ihrer Pflanzen in Neu-Seeland errechnet. Er beträgt für die ganze Flora Neu-Seelands 5,6, dagegen für die Pflanzen, die alle drei der außenliegenden Inselgruppen erreicht haben, nur 4, was bedeutet, daß diese Arten (5 im ganzen) durch ganz Neu-Seeland von einem Ende bis zum anderen verbreitet sind, daß sie also bei weitem das größte Areal auf der Insel haben. Dann folgen die Arten, die zwei Inselgruppen erreichten mit dem Seltenheitsfaktor 4,5. Für die Kermadek-Arten beträgt er 3,6, für die Auckland-Pflanzen 3,5, während sich für die Chatam-Pflanzen nur 4,7 ergibt. Diese haben also in Neu-Seeland ein erheblich größeres Areal als die Arten, die nur auf den Chatam- oder nur auf den Auckland-Inseln vorkommen. Demnach stimmen die Seltenheitsfaktoren gut mit den Voraussagungen überein.

Sind die Prophezeihungen deshalb aber richtig, und sind die niedrigen Seltenheitswerte ein wirklicher Beweis für das hohe Alter dieser Arten in Neu-Seeland? Das sind sie doch wohl nur dann, wenn man die Zahlen dieser Seltenheitsfaktoren nicht anders erklären kann, und wenn man die Voraussagungen von keiner anderen Voraussetzung aus machen kann. Aber dieses ist sehr wohl möglich, und WILLIS selbst (16, S. 68) deutet schon die Richtung dieser zweiten Voraussetzung an, wenn er sagt, daß doch nicht einfach das Vorkommen einer Art auf einer oder mehreren Inseln dieser zu einer weiten Verbreitung in Neu-Seeland verhilft. Die Tatsache allein bewirkt das sicherlich nicht, aber diese ist doch wieder ökologisch bedingt. Es ist ja genügend bekannt, daß die einzelnen Arten sich nicht nur in der Ausdehnung ihrer Areale sehr verschieden verhalten (stenotope und eurytope Arten), sondern daß sie sich auch in ihrer Plastizität gegenüber den Lebensbedingungen sehr verschieden verhalten. Während die eine Art nur unter klimatischen und edaphischen Bedingungen zu wachsen vermag, die eng begrenzt sind, ist eine andere in dieser Beziehung erheblich wahlloser (eurybiotische und stenobiotische Arten). Eine Pflanze, die unter den klimatischen Extremen an den Endpunkten eines in nordsüdlicher Richtung sich erstreckenden Landes zu wachsen vermag, wird auf Grund dieses ihres ökologischen Verhaltens auch imstande sein, das ganze zwischen diesen Endpunkten gelegene Gebiet zu besiedeln, wenn dieses nur klimatische Abstufungen der Extreme aufweist. Eine Art also, die auf den Kermadek-sowohl wie auf den Auckland-Inseln zusagende Bedingungen für ihr Gedeihen findet, wird allein durch diese Organisation befähigt sein, auch in einem großen Teil von Neu-Seeland zu wachsen. Ganz ähnlich läßt sich auch leicht der Unterschied zwischen den Seltenheitsziffern der Arten erklären, die nur eine der drei Inselgruppen bewohnen. Die Kermadek- (30° S. Br.) und Auckland-Inseln (etwa 50° S. Br.) sind durch 20 Breiten-

grade voneinander getrennt (das entspricht auf der nördlichen Halbkugel den Lagen von Alexandrien und Frankfurt a. M.), und dementsprechend sind auch die Temperaturunterschiede nach HANN (7, S. 446) ziemlich beträchtlich: Kermadek-Inseln Januar 24,4, April 20,0, Juli 16,4, Oktober 19,2° C, Jahr 20,3° C, Auckland-Inseln Januar 10,4, Oktober 7,3° C, Jahr (7,2° C). Es wird wohl jeder für selbstverständlich halten, daß die subtropischen Arten der Kermadek-Inseln zum großen Teil nur im nördlichen und mittleren Neu-Seeland gedeihen können, während die Arten der kälteren Auckland-Inseln nur den Süden besiedeln. Nicht Unterschiede im Alter der Arten, sondern solche in ihrer Ökologie bedingen die verschiedenen Arealgrößen. Die Chatam-Inseln liegen etwa auf derselben geographischen Breite wie die Mitte Neu-Seelands, und beide zeigen auch keine sehr großen Temperaturunterschiede (vgl. die Daten für Wellington und die Chatam-Inseln bei HANN l. c. S, 383, 416). Während nun die Pflanzen der beiden erstgenannten Inseln nur eine einseitige Arealausdehnung nach Neu-Seeland zeitigen können, ist für die Chatam-Arten die Möglichkeit gegeben, sowohl nach Norden wie nach Süden hin zusagende Wachstumsbedingungen zu finden, woraus sich ihre durchschnittliche größere Arealausdehnung in Neu-Seeland leicht erklärt. Aber nichts läßt darauf schließen, daß die Chatampflanzen in Neu-Seeland älter sind als die übrigen. Auch die drei Massenzentren von Arthäufungen, die WILLIS auf statistischem Wege für Neu-Seeland feststellt, und von denen er auf drei verschiedene Einwanderungswege schließt, werden wohl leicht ihre Erklärung in den großen Unterschieden der Orographie und der Verteilung von Temperatur und Niederschlägen finden (vgl. BATES Karte bei COCKAYNE 4, map. I). Und wenn WILLIS die größere Steilheit der Kurve (46, S. 80), die die nach Norden erfolgende Abnahme der Artenzahl des südlichen Einwanderungszweiges darstellt, auf ein jüngeres Alter dieses Zweiges gegenüber dem nördlichen zurückführt, so kann man dagegen einwenden, daß diese Steilheit schon ganz allein eine Folge der etwa dreimal so großen Artenzahl ist, während die Länge Neu-Seelands in beiden Fällen die gleiche ist. Man kann aus diesen Kurven eben nur schließen, daß die Nordinsel und die Südinsel ihre floristischen Besonderheiten haben, und daß die Arten der ersteren ebensowenig in größerer Zahl auf der Südinsel zu wachsen vermögen, wie umgekehrt.

Diese Überlegungen erlauben den Schluß, daß man wenigstens mit dem gleichen Recht Unterschiede in der Ökologie der Arten für die Verschiedenheiten der Arealgrößen verantwortlich machen kann, wie ein größeres oder geringeres Alter. Daß für die Wanderung einer Pflanze Zeit notwendig ist, ist selbstverständlich, und daß eine jüngst durch einen — sagen wir — Mutationsschritt an einem Ort entstandene Art zu ihrer Ausbreitung Zeit braucht, hat z. B. SAMUELSSON (11) recht hübsch gezeigt, aber es ist durch nichts bewiesen, daß die Zeit (bzw. das Alter) so ausgleichend wirkt, daß der Enderfolg der auch nach WILLIS (46, S. 10—53) auf die einzelnen

Arten sehr verschieden wirkenden klimatischen und edaphischen Faktoren bei allen Arten ziemlich gleich ist, wenn man Gruppen von verwandten Arten untersucht. Dabei ist schon zu bemerken, daß die Verwandtschaft in dieser Beziehung wenig ausmacht, denn gerade verwandte Arten unterscheiden sich, wie jeder Systematiker oft erfährt, in ökologischer Beziehung oft weit mehr als wesensfremde (vgl. auch RIDLEY 10). Aber die Konsequenzen, zu denen das formulierte Age and Area Gesetz treibt, führen es selbst ad absurdum: Die Arten wandern von ihrem Entstehungsort aus und erreichen ein immer größeres Areal, werden immer häufiger, schließlich gehen sie aber wieder zurück, da sie später entstandenen Arten Platz abgeben müssen; diese haben zur Zeit in Ceylon noch nicht entfernt ihre durchschnittliche Verbreitung erlangt. »But if time enough could be given, on might expect ultimately to find all three classes distributed fairly evenly over the scale«. Damit nimmt er also an, daß sowohl Ceylon wie Neu-Seeland noch mitten in ihrer Besiedlungsgeschichte sind. Es müßte sich aber doch ein Land finden lassen, in dem die Zahlen aller Häufigkeitsklassen gleich sind, das also seine Entwicklung schon abgeschlossen hat; ein solches ist aber noch nicht gefunden und niemand wird erwarten, daß es gefunden werden wird, wenn nicht einmal Neu-Seeland, das, nach seinem sehr hohen Endemismus zu urteilen, eine sehr alte Flora beherbergt, solche Zahlen aufzuweisen hat. Dieses wie auch die Formulierung des Gesetzes selbst führt weiter zu der Konsequenz, die allerdings nicht oft mit voller Deutlichkeit ausgesprochen wird, daß die Arten in ihren ökologischen Ansprüchen kein Hindernis finden, sich beliebig weit auszubreiten, wenn ihnen nur Zeit genug zur Verfügung steht. Auch hiergegen sprechen die Tatsachen, denn wir finden nirgends eine gleichmäßige Durchmischung aller Florenelemente, die die Folge davon sein müßte, wir sehen im Gegenteil, daß ganze Floren nur durch allmähliche Klimaänderungen vernichtet worden sind; und es ist ferner dagegen einzuwenden, daß sich doch alle Arten in ihren ökologischen Bedürfnissen außerordentlich verschieden verhalten.

Noch muß kurz auf die beiden oben schon angedeuteten Hauptfolgerungen zurückgekommen werden, die WILLIS aus seiner Hypothese zieht. Die eine beschäftigt sich mit der Natur der Endemiten und weist die — wie WILLIS sagt — herrschende Auffassung zurück, daß die Endemiten Arten seien, die im Aussterben begriffen sind. WILLIS kämpft hier gegen Ansichten, die kaum je vertreten worden sind, und die wenigstens jetzt nicht mehr vertreten werden. Man darf hier zweierlei nicht durcheinander werfen. Die Art von Endemiten, die WILLIS augenscheinlich oft im Sinne hat, sind eng verknüpft mit DARWINS Theorie der Artentstehung durch natürliche Auslese von Varianten im Kampfe ums Dasein: Wenn man annimmt, daß die Endemiten der Teil der Varianten ist, der nicht genügend widerstandsfähig im Kampfe ums Dasein im Begriffe ist ausgemerzt zu werden, dann kann man natürlich definieren, daß die Ende-

miten Arten sind, die auf dem Aussterbeetat stehen. Gegen diese Art der Auffassung der Endemiten kämpft WILLIS mit Recht. Aber diese Auffassung von der Natur der Endemiten ist wohl nur fingiert, sie besteht wohl nirgends ernstlich, bei DARWIN selbst wenigstens nicht. Zwar kommt auch die moderne Genetik (vgl. HERIBERT-NILSSON) darauf zurück, daß vielfach Merkmalskombinationen, denen wir Artrang zumessen müssen, entstehen, die nicht lebensfähig sind und daher bald wieder durch Kreuzung in der Stammart aufgehen oder sonstwie vernichtet werden. Für diese lokal beschränkten Arten trifft ja zu, daß sie im Aussterben begriffene Endemiten sind, aber gleichzeitig sind sie auch eben erst entstandene Arten. Die Endemiten der Pflanzengeographen sind aber ganz anderen Wesens, das nichts mit der Art und Weise des Artenstehens zu tun hat.

Es bestehen bestimmte numerische Beziehungen zwischen den endemischen und den verbreiteten Arten, sagt WILLIS (16, S. 61), und da seine Hypothese besagt, daß die Arealgröße vom Alter abhängt, so folgert er, daß die Arten mit kleinem Areal — also die Endemiten — die jüngst entstandenen Arten sind, die nur noch nicht Zeit genug gehabt haben, sich weiter auszubreiten. Hier soll nur untersucht werden, ob diese Folgerung aus den Zahlen der Tabelle berechtigt ist. Die paläontologischen Zeugen sind so stark, daß WILLIS zwar zugibt, daß ein geringer Teil der Endemiten innerhalb des Wirkungsbereichs der Eiszeit Überreste aus dem Tertiär sei, für die Tropen und die südliche Halbkugel stellt er dies aber ganz in Abrede. Wären sie in größerer Zahl vorhanden, dann müßten die Zahlen der Tabelle viel unregelmäßiger zusammengesetzt sein. Sie sind aber so gering an Zahl, daß sie unter der großen Masse der neu entstandenen Endemiten ganz verschwinden. Es wurde aber schon gezeigt, daß diese Zahlen nur eine Folge der angewendeten Klassifizierung sind. Bringt man alle Arten mit kleinem Areal in eine Gruppe, so kann man daraus doch gewiß nicht auf die Ursache dieser kleinen Areale schließen. Ganz einerlei ob das kleine Areal durch eine unvollendete Wanderung oder durch eine säkulare Einschränkung bedingt ist, es muß immer in die Gruppe der kleinen Areale — der Endemiten — fallen. Aber auch nach dem jetzigen Stand der Pflanzengeographie ist WILLIS Ansicht, daß die Endemiten eben entstandene Arten sind, ebenso unhaltbar wie die Ansicht, daß alle Endemiten im Aussterben begriffene Überreste seien. Die Pflanzengeographen, die das Problem des Endemismus vom vergleichend systematischen Standpunkt betrachteten, sind schon seit langem ganz übereinstimmend zu dem Schluß gekommen, daß die beiden genannten Arten des Endemismus nebeneinander existieren und daß sich für beide zahllose völlig gesicherte Beispiele anführen lassen. So schreibt ENGLER (4, S. 48) bei der Behandlung der Flora Australiens: »Man darf nie vergessen, daß es zweierlei Endemismus gibt, einmal einen solchen, der auf Erhaltung alter Formen beruht, die in ganz anderen Gebieten entstanden sein können, und dann einen

solchen, der auf Entwicklung neuer, vollkommen autochthoner Formen beruht. Die schönsten Beispiele für endemische Formen ersterer Art sind *Ginkgo* in Japan und *Sequoia* in Kalifornien, welche Gattungen ehemals weit auf der nördlichen Hemisphäre verbreitet waren; zu den endemischen Gattungen der zweiten Art gehören meist solche, welche eine reiche Formenentwicklung zeigen und sich an andere Gattungen desselben Gebietes anschließen«. Dann setzt er weiter auseinander (l. c., S. 49—50), daß sich Ost- und Westaustralien floristisch gerade in der Art ihres Endemismus entgegengesetzt verhalten. Ersteres birgt die Überreste einer tropischen Regenwaldflora, letzteres ist durch das Vorherrschen von »auf neuerer Entwicklung beruhenden endemischen Formen« ausgezeichnet. Zu denselben Ergebnissen kommen auch DRUDE (3, S. 124—127) und DIELS (2, S. 22 ff.). Für beide Arten des Endemismus sind auch längst besondere Namen gebräuchlich: Alter und Neuendemismus (ENGLER 5, S. 61—62), konservativer und progressiver Endemismus (DIELS l. c., S. 22), Paläo- und Neo-Endemismus, »Repräsentativformen« und Reliktendemismus (DRUDE l. c.).

Auch schon GRISEBACH (6, S. 201) äußerte sich in demselben Sinne, und er kommt insofern WILLIS ziemlich nahe, als er meint, daß die Reliktendemiten gegenüber den progressiven wenigstens der Zahl nach nur eine geringe Rolle spielen. Er nimmt an, daß die meisten Endemiten jüngere Sippen seien, die nie ein größeres Areal besessen haben, aber zugleich ist er auch der Ansicht, daß sie bei ihrer Arealausdehnung stecken geblieben sind, und darin liegt der große Unterschied von WILLIS. Solange es nicht aus anderen Quellen als den Statistiken von WILLIS erwiesen ist, daß die Arten mit kleinem Areal sich auch unter gleichbleibenden Bedingungen langsam und stetig ausbreiten, muß man mit mehr Recht annehmen, daß das nicht der Fall ist. Denn gerade die klimatisch rasch abgestuften und reichgegliederten Gebiete wie das Kapland und Westaustralien haben, wie DIELS sehr schön nachgewiesen hat (2, S. 24—25; vgl. auch GRISEBACH l. c., S. 202), einen ganz besonders starken Reichtum an progressiven Endemiten aufzuweisen, deren jeder auf ein bestimmt begrenztes kleines Teilgebiet beschränkt ist. Aus solchen Arealgestaltungen (vgl. auch WETTSTEIN 14) geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß die Gesamtmasse der Individuen einer Art, die in ein anders geartetes Klima gelangen, als Reaktion auf die Einwirkung dieser neuen Bedingungen insgesamt ihren Charakter in gleichsinniger Weise ändern und so zu einer vikariierenden, in diesem Gebiet endemischen Art werden können. Die vielen Beispiele sich — topographisch oder edaphisch — ausschließender Areale, die vielen Bergkegel, die jeder seinen besonderen Endemiten derselben Sippe haben, zeigen mit Deutlichkeit, daß eine Ausdehnung des Areals unter gleichen Verhältnissen bei diesen Arten nicht stattfindet. PANTIN (9, S. 273) hat gezeigt, daß sich aus solchen Verhältnissen heraus dieselben Zahlenreihen ergeben müssen, wie sie WILLIS Tabellen und Kurven darstellen. — Die beiden Arten von En-

demiten können selbst in derselben Gattung nebeneinander existieren. So ist z. B. in der Gattung *Minuartia* die Mehrzahl der Sektionen nur aus konservativen Endemiten zusammengesetzt (vgl. MATTFELD 8, S. 2); eine Sektion (*Sabulina*) hat neben solchen auch eine ganze Anzahl neuer und neuester progressiv-endemischer Formen, während die Sektion (*Polymachana*), die man nach ihren morphologischen Charakteren für die jüngste halten muß, das größte Areal in der Gattung überhaupt einnimmt.

Es ist zuzugeben, daß die progressiven Endemiten in den meisten Gebieten numerisch weitaus das Übergewicht über die konservativen haben. Jene bilden sich da, wo die Verhältnisse besonders günstig sind oder aus sonstigen Gründen (vgl. ENGLER l. c., S. 349) auf beschränktem Raum in großer Zahl, und man findet dann oft ein Formengewirre nahe verwandter Sippen (*Hieracium*, *Rosa*, *Rubus*, *Taraxacum*, *Erica* usw.), während die konservativen Endemiten fast stets einzelne isolierte Typen darstellen. Nur durch das schwarmförmige Aufspalten der Sippen erhalten die progressiven Endemiten ihr zahlenmäßiges Übergewicht. Bei einer Abschätzung der beiden Endemismen muß man daher, wie DIELS (l. c., S. 24) betont, den Formenschwarm der Progressiven dem Einzeltypus der Konservativen gleichsetzen, um erst dadurch vergleichbare Größen zu erlangen: Niemand wird doch bei einer pflanzengeographischen Untersuchung der Pyrenäen eine *Ramondia pyrenaica* einem einzelnen kleinen, jüngst gebildeten *Hieracium* an Bedeutung gleichsetzen. Eine Statistik, wie WILLIS sie aufstellt, verwischt nur die Tatsachen, die nur durch sorgsame vergleichende Untersuchungen im einzelnen geklärt werden können. Aber alle diese Tatsachen, die WILLIS nirgends erwähnt, scheinen ihm ganz entgangen zu sein. Sie zeigen aber, daß die Kenntnisse von den Endemiten bereits viel weiter entwickelt sind, als er annimmt.

Die zweite Hauptfolgerung, die WILLIS aus seinen Zahlen und Hypothesen zieht, beschäftigt sich mit der Entstehung der Arten, indem er schließt, daß Arten durch natürliche Zuchtwahl nicht entstehen können, und daß die Anpassung bei ihrer Entwicklung gar keine Rolle spielt, da dann die Tabelle eine ganz unregelmäßige Zahlenfolge zeigen müsse. Es kann hier natürlich nicht auf das komplizierte Problem eingegangen werden. Aber nach den bisherigen Ergebnissen der Vererbungsforschung und der vergleichend systematischen Untersuchungen sind wir berechtigt anzunehmen, daß die Methoden der Artentstehung sehr verschieden sein können (vgl. WETTSTEIN 42, S. 35; 43, S. 55—58). Auch nach DARWIN schafft die natürliche Zuchtwahl keine Arten, sondern sie merzt nur das Ungeeignete unter den durch kleine und große Variationsschritte entstandenen Abänderungen aus; auch das Indifferente bleibt erhalten. Ganz abgesehen davon, daß die speziellen Anschauungen DARWINS heute kaum noch verfochten werden, ist nicht einzusehen, wie die Art des Entstehens in dem zukünftigen Areal zum Ausdruck kommen soll. Aus den Zahlen der Tabelle kann man, wie

oben gezeigt wurde, nicht auf sie schließen. Die Annahme, daß alle Endemiten progressiver Natur und jüngste Bildungen seien, führt WILLIS zu dem weiteren Schluß, daß sie überall noch neben ihren meist weiter verbreiteten Elterarten existieren, und da sich zwei Arten eines Wohngebietes oft recht beträchtlich unterscheiden, ist er zu der weiteren Annahme genötigt, daß jeder Mutationsschritt von beliebiger Größe sein könne. Ein Endemit steht immer in einem genetischen Verhältnis zu der verbreiteten Art, in deren Areal er liegt, oder der er benachbart ist. Das wird sicherlich sehr häufig der Fall sein, und die Systematik der Gattungen hat Beispiele genug dieser Art. Wenn der Schluß aber verallgemeinert und umgekehrt gezogen wird, so daß in einer Familie nur allein auf Grund der Verbreitungstatsachen die am weitesten verbreitete Sektion oder Gattung für die Stammsippe der ganzen Familie gehalten wird, wie WILLIS das für die Menispermaceen und Dilleniaceen tut, so wird man in vielen Fällen zu Trugschlüssen kommen. Das ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, wie wenig gesichert und wie subjektiv solche Schlüsse selbst bei sorgfältigster Abwägung der morphologischen Beziehungen sind. WILLIS leitet z. B. den *Coleus elongatus*, der mit nur wenigen Individuen auf dem Ritigala in Ceylon endemisch ist, von dem weiter verbreiteten *C. barbatus* ab; nur weil er mit ihm zusammen auf dem Berge vorkommt, darum sind beide Arten nächstverwandt. In gleichem Atem wird aber wieder behauptet, daß *C. elongatus* so viel Eigentümlichkeiten habe, daß er eine besondere Untergattung bilde; dieses ist ihm wiederum ein Beweis für einen großen Mutationsschritt. Solch ein *circulus vitiosus* kann aber nicht als beweiskräftig angesehen werden. Es ist unter diesen Umständen viel wahrscheinlicher, daß *C. elongatus* ein konservativer Endemit ist, aber diese Frage kann nur der Monograph der Gattung entscheiden.

Auf einer ähnlichen Grundlage wie das Age and Area Gesetz steht auch das Size and Space Gesetz. Es besagt, daß in demselben Verwandtschaftskreis eine Gruppe großer Gattungen mehr Raum einnimmt, als eine Gruppe kleiner Gattungen. Die Ursache hiervon soll aber wieder das verschiedene Alter sein, und insofern ist das Gesetz eine Folgerung aus der Age and Area Hypothese. Da auch hier wieder die Größe als Maßstab genommen worden ist, sind gegen seine Grundlagen dieselben Einwendungen zu machen, wie hier nicht näher ausgeführt zu werden braucht.

Es war bei dem beschränkten Raum natürlich nicht möglich, auf alle Einzelheiten der Hypothesen einzugehen, aber schon nach alledem kommen wir zu dem Ergebnis, daß der Age and Area Hypothese keine Gesetzesnatur zukommt. Sie nivelliert die Einzeltatsachen gewaltsam, anstatt die Feinheiten, die gerade für die Erkenntnis von Wert sind, herauszuarbeiten und unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte zusammenzufassen.

Literaturverzeichnis.

1. COCKAYNE, L., The vegetation of New Zealand. ENGLER und DRUDE, Die Vegetation der Erde. Bd. XIV. Leipzig 1924.
 2. DIELS, L., Pflanzengeographie. Sammlung Göschen. 1. Aufl. 1908, 2. Aufl. 1948.
 3. DRUDE, O., Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart 1890.
 4. ENGLER, A., Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Bd. II. Leipzig 1882.
 5. — Die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette. Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Dahlem, Appendix VII. 1904.
 6. GRISEBACH, A., Die Vegetation der Erde. Bd. I. Leipzig 1884 (2. Aufl.).
 7. HANN, J., Handbuch der Klimatologie. Bd. III. Stuttgart 1897.
 8. MATTFELD, J., Geographisch-genetische Untersuchungen über die Gattung *Minuartia* (L.) Hiern., Fedde, Repert. spec. nov. Beiheft XV. Berlin 1922.
 9. PANTIN, C. F. A., Statistical studies of evolution. Nature, Bd. CIX. London 1922.
 10. RIDLEY, H. N., Endemism and the Mutation Theory. Ann. of Bot. Bd. XXX. 1916. S. 551—574.
 11. SAMUELSSON, G., Über die Verbreitung einiger endemischer Pflanzen. Ark. för Bot. Bd. IX. Nr. 42, 1910, S. 1—46, 2 Tafeln.
 12. WETTSTEIN, R. v., Handbuch der Systematischen Botanik. 2. Aufl. Leipzig und Wien 1944.
 13. — Artbildung. In K. SCHNEIDER, Illustr. Handwörterbuch der Botanik. 2. Aufl. Leipzig 1917.
 14. — Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena 1898.
 15. WILLIS, J. C., The endemic flora of Ceylon, with reference to geographical distribution and evolution in general. Philos. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 206, 1915, S. 307—342.
 16. — Age and Area. A study in geographical distribution and origin of species. Cambridge, Univ. Press. 1922, 259 S.
 17. — Age and Area. A Reply to Criticism, with further Evidence. Ann. of Bot. Vol. XXXVII. 1923, S. 193—215.
 18. — The origin of species by large, rather than by gradual, change, and by GUPPYS Method of Differentiation. Ann. of Bot. Vol. XXXVII. 1923, S. 605—628.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [59](#)

Autor(en)/Author(s): Mattfeld Johannes

Artikel/Article: [Die Grundlage und das Wesen des »Age and Area« und des »Size and Space« Gesetzes von Willis. 183-197](#)