

Zur Phylogenie der australischen Fauna.

Systematische Einleitung

von

Ernst Haeckel.

Inhalt:

Chorologische Betrachtungen	Seite III
Das Problem der progressiven Vererbung	VI
Die connectenten Wirbelthiere Australiens	XI
Die connectente Position der Acranier	XIII
Die connectente Position der Dipneusten	XVI
Die connectente Position der Monotremen	XVIII
Die connectente Position der Marsupialien	XIX
Die circumscrippte Position der Placentalien	XXII

Chorologische Betrachtungen.

Australien bietet uns in seiner eigenthümlichen Fauna die Möglichkeit, uns ein annäherndes Bild von der längst verschwundenen Thierwelt zu entwerfen, welche das Festland unserer Erde vor Millionen von Jahren bevölkerte. Denn allein in Australien haben sich bis auf den heutigen Tag eine Anzahl von cänozoischen und mesozoischen Thierformen in wenig veränderter Gestalt lebend erhalten — Thierformen von höchst charakteristischem Körperbau, welche in allen anderen Theilen der Erde längst ausgestorben sind und nur theilweise in versteinerten Resten bedeutungsvolle Spuren hinterlassen haben. So sind für uns von höchstem zoologischen Interesse: *Ceratodus* als einziger lebender Ueberrest der paläozoischen monopneumonen Dipneusten; *Hatteria* als einziger überlebender Vertreter der ältesten permischen Reptilien; *Echidna* und *Ornithorhynchus* als die einzigen lebenden Repräsentanten der triassischen Monotremen, endlich die zahlreichen Marsupialien, welche den weitaus grössten und wichtigsten Bestandtheil der australischen Säugethier-Welt ausmachen.

Diesen bekannten und hervorragenden Beispielen aus dem Wirbelthier-Stamme liesse sich eine grosse Anzahl ähnlicher, wenn auch weniger bekannter Fälle aus dem weiten Reiche der wirbellosen Thiere anreihen. Auch unter diesen, besonders unter den Insecten und Spinnen, sowie den landbewohnenden Mollusken, finden sich viele eigenthümliche Thierformen, welche ausserhalb des australischen Gebietes fehlen oder nur spärlich vertreten sind. Aber nicht minder interessant und bedeutungsvoll, als diese positiven Characterzüge der australischen Fauna, sind ihre negativen Eigenthümlichkeiten, der gänzliche Mangel von grossen und wichtigen Thiergruppen, welche in allen übrigen Theilen der Erde eine hervorragende Rolle spielen. Um hier nur einer einzigen Thierklasse zu gedenken, der Säugethiere, so fehlt Australien fast ganz die Subclassen der *Placentalien*, jener höchst entwickelten Hauptgruppe, welche in allen anderen Erdtheilen vorherrscht und ihre Vorfahren, die Marsupialien, verdrängt hat. Es fehlen alle Affen, alle Raubthiere, alle Hufthiere. Die zahlreichen, mannichfaltigen und stattlichen Arten dieser Ordnungen, welche in dem benachbarten Indien so stark vertreten sind, suchen wir in Australien vergebens. Die wenigen Arten von Placentalthieren, welche in einzelnen Theilen Australiens sich gegenwärtig finden, verdanken ihre Anwesenheit erst späterer Einwanderung; es sind Fledermäuse und wanderlustige Mäuse; oder sie sind mit dem Menschen herübergekommen (wie der australische Hund, *Canis dingo*).

Diese auffallenden negativen und positiven Characterzüge der australischen Fauna sind schon lange bekannt; sie sind als »merkwürdige Thatsachen« vielfach erörtert und bewundert, seitdem man überhaupt die Bevölkerung dieses entlegenen Erdtheils näher kennen lernte. Aber das wahre Verständniss dieser

chorologischen Thatsachen, die Erkenntniß ihrer bewirkenden Ursachen, wurde uns erst vor 34 Jahren durch die moderne Entwicklungslehre gegeben. Indem CHARLES DARWIN 1859 die Selections-Theorie schuf und damit der 50 Jahre früher von JEAN LAMARCK begründeten Descendenz-Theorie ein neues sicheres Fundament gab, führte er uns zugleich in die Kenntniß der natürlichen Ursachen auf dem verwickelten Gebiete der Chorologie ein. In den Capiteln seines »*Origin of Species*«, welche von der geographischen Verbreitung der Organismen handeln (XI. und XII.), zeigte er klar, wie diese nur im Zusammenhang mit den geologischen Veränderungen der Erdoberfläche und mit der allmählichen Umbildung ihrer Bewohner verstanden werden kann. Während man vorher vergeblich versucht hatte, die Verbreitungsgesetze der zahllosen Lebensformen durch die klimatischen und lokalen Existenz-Bedingungen physikalisch zu erklären, zeigte DARWIN nunmehr einleuchtend, wie deren Einfluss beständigem Wechsel unterworfen und durch die unaufhörlich stattfindenden Wanderungen der Thiere und Pflanzen, vor Allem aber durch deren verwickelte Wechselbeziehungen modificirt wird.

Wie auf so vielen anderen Gebieten der Biologie, so müssen wir daher auch auf dem der Chorologie, der Wissenschaft von der geographischen und topographischen Verbreitung der Organismen, CHARLES DARWIN dankbar als denjenigen grossen Genius verehren, welcher durch die Erkenntniß der bewirkenden Ursachen, durch den Nachweis der »mechanischen Causalität«, volles Licht in ein weites dunkles Gebiet voll wunderbarer Thatsachen gebracht hat. Diesem Chaos von chorologischen Thatsachen, mit zahllosen verwickelten Räthselfragen, stand die praedarwinische Biologie kopfschüttelnd und rathlos gegenüber. Dass dabei nicht nur die reformirte und neubegründete Descendenz-Theorie LAMARCK's, sondern auch die eigenste That DARWIN's, die Selections-Theorie, eine leitende Rolle spielt, scheint auf der Hand zu liegen. Wir müssen es hier aber desshalb besonders hervorheben, weil es häufig noch jetzt übersehen wird, und weil ein anderer um die Chorologie besonders verdienter Naturforscher, MORITZ WAGNER, es bis zu seinem Ende hartnäckig geleugnet hat. Das von Letzterem aufgestellte »Migrationsgesetz« und die von ihm darauf gegründete Lehre von der »Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung« stehen keineswegs — wie er meint — mit DARWIN's Selections-Theorie in Widerspruch, und noch weniger können sie dieselbe ersetzen. Vielmehr ist die erstere ein integrierender Bestandtheil der letzteren; »die Separation durch Migration ist nur ein besonderer Fall von Selection«, wie ich dies schon längst in meiner »Natürlichen Schöpfungsgeschichte« ausgeführt habe (VIII. Aufl. 1889, S. 316—338).

Die grössten Verdienste um die Weiterbildung der »mechanischen Chorologie auf darwinistischer Grundlage« erwarb sich später bekanntlich ALFRED WALLACE. Sein werthvolles Werk über die geographische Verbreitung der Thiere (1876) ist auch heute noch die umfassendste Darstellung der animalen Chorologie und die beste »Studie über die Verwandtschaften der lebenden und ausgestorbenen Faunen in ihrer Beziehung zu den früheren Veränderungen der Erdoberfläche«. Durch seine ausgezeichneten systematischen Kenntnisse, wie durch seine langjährigen Reisen in den Tropen beider Hemisphären war WALLACE besonders geeignet, die transformistische Chorologie auf Grund der Descendenz-Theorie aufzubauen; um so mehr, als er ja auch den Grundgedanken der Selections-Theorie unabhängig von DARWIN erfasst hatte. Ganz besonders aber kamen ihm bei seinen »Beiträgen zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl« seine achtjährigen Reisen im malayischen Archipel zu Gute. Denn hier, wie nirgendwo anders auf der Erde, bietet sich in dem schroffen Gegensatze der indo-malayischen und der benachbarten austral-malayischen Fauna ein chorologisches Problem ersten Ranges, welches nur durch die Descendenz-Theorie gelöst werden kann. Indem WALLACE mit ihrer Hülfe jenes Problem wirklich löste, schuf er ihr zugleich eine neue Stütze in der Chorologie selbst.

An keinem anderen Punkte unserer Erde stehen zwei benachbarte Thiergebiete in so auffallendem Gegensatze, als auf der schmalen Grenze zwischen der indo-malayischen und austral-malayischen Region. Ueberschreiten wir die schmale Meerenge am Südende dieser Grenze, die tiefe Lombok-Strasse, so treten wir mit einem Male aus der Gegenwart in das mesozoische Zeitalter. Obgleich die beiden Nachbar-Inseln Bali und Lombok nur wenige Meilen entfernt und im Allgemeinen denselben klimatischen Bedingungen unterworfen sind, erscheint dennoch die charakteristische Landfauna derselben gänzlich verschieden; und noch mehr gilt das, wenn wir die Mangkassar-Strasse überschreiten und von dem indischen Borneo nach dem australischen Celebes übersetzen. Der durchgreifende Gegensatz ihrer Vogel- und Säugethier-Welt ist so gross, dass er zu den schlagendsten chorologischen Argumenten des Transformismus gerechnet werden muss.

Auf viele einzelne Fragen der animalen Phylogenie werfen diese chorologischen Thatsachen ein erklärendes Licht; und viele andere phylogenetische Probleme werden durch sie neu angeregt. Je mehr sich die Ueberzeugung dieses Verhältnisses neuerdings Bahn gebrochen hat, und je mehr damit die Phylogenie der australischen Fauna als eine hochinteressante Aufgabe der Zoologie in den Vordergrund getreten ist, desto klarer hat sich uns als nächste Forderung die genaue morphologische und physiologische Erkenntniss ihrer Elemente aufgedrängt. Wollen wir die Stammesgeschichte der australischen Thierwelt wirklich näher ergründen, so müssen wir vor Allem die einzelnen charakteristischen Thierformen, die sie zusammensetzen — nach Körperbau und Entwicklung, nach Lebensthätigkeit und Beziehung zur Umgebung — gründlich kennen lernen. Unter den grossen Aufgaben, die uns hier jetzt vorliegen, erscheint aber als dringendste die genaue Ontogenie jener »lebenden Fossilien«. Denn hier wie überall steht die Keimesgeschichte im engsten, durch Vererbung begründeten Zusammenhang mit der Stammesgeschichte. Auch wenn die erstere durch Anpassung an die Entwicklungsbedingungen mehr oder weniger stark modificirt und cenogenetisch abgeändert ist, wird sie immer noch viele werthvolle palingenetische Bestandtheile conservirt haben. Mögen auch die primären Entwicklungs-Verhältnisse des Thierkeimes noch so sehr secundär verkleidet sein, immer noch werden sich ihre wichtigsten Spuren durch die täuschenden Hüllen hindurch erkennen lassen; das ergiebt sich stets bei kritischer und vergleichender Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes.

Die vollständige Ontogenie und vergleichende Anatomie der australischen Vertebraten, der *Monotremen* und *Marsupialien*, der *Hatteria* und des *Ceratodus*, erschienen mir demgemäss schon vor langer Zeit als höchst wichtige und verlockende Aufgaben der phylogenetischen Morphologie. Viele Jahre hindurch war es mein lebhafter Wunsch, selbst dieselben in Angriff zu nehmen und dazu eine Reise nach Australien und dem malayischen Archipel zu unternehmen. Da dieser Plan aber unausführbar blieb, war ich um so mehr erfreut, dass vor drei Jahren mein früherer Schüler, mein jetziger College und Freund RICHARD SEMON, dessen Ausführung unternahm.

Die Lösung der grossen morphologischen Aufgaben, welche RICHARD SEMON sich bei seinen zoologischen Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel vorgesetzt hatte, erforderte vor Allem reiche Mittel zur Beschaffung des schwierig zu erhaltenden Materials. Dass dies in reichstem Maasse beschafft werden konnte, ist vor Allem der hochherzigen Unterstützung des Herrn Dr. PAUL VON RITTER in Basel zu danken, des begeisterten Förderers der Entwicklungslehre, der 1886 in Jena die erste grosse Stiftung zum Ausbau der Stammesgeschichte und des Darwinismus begründete. Nicht allein die Erträge dieser »PAUL VON RITTER'schen Stiftung für phylogenetische Zoologie« (— aus denen auch die »RITTER-Professur für Phylogenie« in Jena gegründet wurde —), sondern auch weitere Zuschüsse des edlen Stifters machten es SEMON möglich, seine schwierige Aufgabe mit Aufgebot reichster Mittel zu lösen und seine Reise auf nahezu zwei Jahre auszudehnen. Die junge Wissenschaft der Phylogenie, gerade in den ersten

Decennien ihrer Entwicklung mit Hindernissen und Vorurtheilen aller Art kämpfend, wird nie den warmen Dank vergessen, den sie Herrn Dr. PAUL VON RITTER für seine materielle und moralische Unterstützung schuldig ist.

Hervorragende Verdienste um die Förderung von SEMON's Forschungsreisen und um die wissenschaftliche Verwerthung seiner kostbaren Sammlungen hat sich mein Freund und Colleague MAX FÜRBRINGER erworben. Ich entspreche dem besonderen Wunsche meiner beiden Freunde, wenn ich auf den nachfolgenden Seiten einige kritische Bemerkungen zur Phylogenie der australischen Fauna ausführe. Ich wünsche darin die grosse phylogenetische Bedeutung zu erläutern, welche die australische Fauna für einige der wichtigsten allgemeinen Fragen der Entwicklungslehre besitzt. Unter diesen steht seit einigen Jahren im Vordergrund des biologischen Interesses das grosse Problem der Vererbung und ihrer Beziehung zur Anpassung. Der lebhafteste Kampf der Ansichten bewegt sich hier vor Allem um die bedeutungsvolle Frage der progressiven Vererbung, oder wie sie gewöhnlich genannt wird, der »Vererbung erworbener Eigenschaften« (*Hereditas adaptatorum* — *Heredity of acquired characters*).

Die Entscheidung dieser brennenden Frage wird gegenwärtig auf drei verschiedenen Wegen versucht: 1) durch genaueste mikroskopische Analyse der cellularen Veränderungen bei der Befruchtung und Zelltheilung, und durch daran geknüpfte Molecular-Hypothesen; 2) durch das physiologische Experiment; 3) durch morphologisch-phylogenetische Studien, gestützt auf die Thatsachen der Paläontologie, der vergleichenden Anatomie und Ontogenie. Nach meiner Ueberzeugung ist dieser dritte Weg der weitaus beste und ergiebigste; hingegen kann der erste Weg für sich allein nicht zum gewünschten Ziele führen. Die Ergebnisse des zweiten Weges sind von zweifelhaftem Werthe; soweit die Frage der progressiven Vererbung durch den physiologischen Versuch überhaupt gelöst werden kann, erscheint sie mir längst beantwortet (und zwar in positivem Sinne!) durch die tausendjährigen Erfahrungen der künstlichen Züchtung.

Das Problem der progressiven Vererbung.

Als JEAN LAMARCK 1809 in seiner tief durchdachten *Philosophie zoologique* den Grund zu der heute allgemein angenommenen Descendenz-Theorie legte, erklärte er bekanntlich die allmähliche Umbildung der organischen Formen vor Allem durch ihre eigene Lebensthätigkeit; Uebung und Gebrauch der Organe stärkt dieselben, Unthätigkeit und Nichtgebrauch schwächt sie. Sowohl die progressive Umbildung, welche das Organ durch Wachsthum im ersten Falle, als die regressive Abänderung, welche dasselbe durch Abnahme im zweiten Falle erlitten hat, können durch Vererbung auf die Nachkommen übertragen werden. Indem diese geringfügigen Abänderungen im Laufe von Generationen sich häufen und befestigen, entstehen aus Varietäten neue »gute Arten«. Unter den vielen grossen Ideen, in deren Conception LAMARCK seiner Zeit weit vorauseilte, gehört diese Annahme von der Vererbung erworbener Eigenschaften sicher zu den bedeutungsvollsten; wenn er in der empirischen Begründung derselben und in der Wahl passender Beispiele nicht glücklich war, so lag das grösstentheils in dem mangelhaften Zustande der Biologie seiner Zeit.

Die wichtigste Lücke, welche LAMARCK in seiner Descendenz-Theorie gelassen hatte, füllte fünfzig Jahre später CHARLES DARWIN durch seine Selections-Theorie aus. Indem er seine Lehre vom Kampfe um's Dasein begründete, entdeckte er die wichtigste bewirkende Ursache der historischen Umbildungen, welche seinem grossen französischen Vorgänger noch gefehlt hatte. Indessen ist die Theorie der Natural-Selection nicht die einzige Ursache des beispiellosen Erfolges, welchen der »*Origin of species*« errungen hat; vielmehr kommt dazu die ausgedehnte und geistreiche Anwendung, welche der grosse englische Naturforscher von den erstaunlichen Fortschritten auf allen Gebieten der modernen Biologie gemacht hat. Ueber die Grenzen, welche der Wirksamkeit der natürlichen Zuchtwahl zu ziehen sind, hat ihr Begründer selbst zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden gedacht. Es war sehr natürlich und zu entschuldigen, dass er anfänglich diese Grenzen sehr weit steckte; später hat er sie immer mehr eingeschränkt, indem er zugleich immer grösseres Gewicht auf die Vererbung erworbener Charactere legte. Damit näherte sich DARWIN immer mehr dem Ideenkreise von LAMARCK, von dem er anfänglich eine sehr geringe Meinung hatte.

Mit der Untersuchung der wunderbaren Vererbungs-Erscheinungen hatten sich bis dahin fast ausschliesslich ihre empirischen Kenner, die Landwirthe, Thierzüchter und Gärtner in praktischem Interesse beschäftigt; erst durch DARWIN wurden dieselben mit einem Male der theoretischen Naturforschung und insbesondere der Physiologie zugänglich gemacht. Als nächste Aufgabe erschien eine systematische Unterscheidung der verschiedenen Erscheinungen der Vererbung und der Anpassung, eine Formulirung ihrer »Gesetze«, und die Erkenntniss der verwickelten Wechselbeziehungen zwischen denselben. Den ersten Versuch zur Lösung dieser nächstliegenden Aufgabe habe ich selbst 1866 in meiner Generellen Morphologie unternommen. Im neunzehnten Capitel derselben, welches »die Descendenz-Theorie und die Selections-Theorie« analysirt, versuchte ich eine allgemeine physiologische Erklärung der Vererbung und Anpassung, indem ich für erstere die bekannten Thatsachen der Fortpflanzung, für letztere diejenigen der Ernährung (— Stoffwechsel der Gewebe —) als physiologische Functionen der Artbildung geltend machte. Die mannichfaltigen Erscheinungen der Vererbung ordnete ich unter neun bestimmte Gesetze und stellte diese in zwei Reihen: I. fünf Gesetze der conservativen Vererbung (— erbliche Uebertragung der von Eltern und Voreltern überkommenen Eigenschaften auf die Nachkommen —) und II. vier Gesetze der progressiven Vererbung (— erbliche Uebertragung der im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften auf die Nachkommen —) (Gener. Morphol. II, p. 170—190). Unter den mannichfaltigen Erscheinungen der Variation und Anpassung unterschied ich acht einzelne Gesetze und stellte diese ebenfalls in zwei Reihen: I. drei Gesetze der indirecten Variation oder potentiellen Anpassung (— nutritive Abänderung des Organismus, welche sich nicht in seiner eigenen Formbildung, sondern in derjenigen seiner Nachkommen äussert —), und II. fünf Gesetze der directen Variation oder actuellen Anpassung (— nutritive Abänderung des Organismus, welche unmittelbar in seiner eigenen Formbildung zu Tage tritt) (Gener. Morphol. II, p. 191—223). Den wesentlichsten Theil meiner Erörterungen über Vererbung und Anpassung habe ich aus der »Generellen Morphologie« gekürzt und in mehr populärer Form hinübergenommen in meine »Natürliche Schöpfungsgeschichte«; in den acht verschiedenen Auflagen dieses Werkes habe ich mich bemüht, dieselben im Einzelnen zu verbessern; indessen sind meine Grundanschauungen immer dieselben geblieben (vergl. die VIII. Aufl., 1889, S. 157—237). Von hier sind dieselben Anschauungen auch in viele neuere Werke übergegangen.

Eine wesentliche Aenderung in diesen neueren Ansichten über Vererbung wurde 1885 durch AUGUST WEISMANN herbeigeführt, den ausgezeichneten Freiburger Zoologen, welchem die moderne Entwicklungslehre so vielfache fruchtbare Förderung verdankt. In einer langen Reihe von Abhandlungen, welche in dem 1892 erschienenen Werke über »das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung« zusammengefasst sind, ver-

sucht WEISMANN, die Continuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung geltend zu machen; er nimmt an, dass in jedem Organismus zwei völlig getrennte Plasma-Arten neben einander existiren, das Keimplasma (*Germinoplasma*) als Zeugungsstoff und das Leibesplasma (*Somatoplasma*) als die Substanz, aus der sich alle Gewebe des Körpers entwickeln. Bei jedem Zeugungs-Process wird ein Theil des elterlichen Plasma nicht zum Aufbau des kindlichen Organismus verwendet, sondern bleibt unverändert zurück. Auf dieser ununterbrochenen Continuität des constanten Germinal-Plasma beruht die Vererbung, während die Variation oder Anpassung durch die Amphimixis herbeigeführt wird, durch die Mischung der beiden individuell verschiedenen Zeugungsstoffe bei der geschlechtlichen Fortpflanzung. Daher soll auch bei allen Histonen oder vielzelligen Organismen (*Metaphyten* und *Metazoen*) die Vererbung erworbener Eigenschaften nicht stattfinden, während sie bei den einzelligen Protisten (*Protophyten* und *Protozoen*) zugestanden wird. Diese letzteren betrachtet WEISMANN als unsterblich, jene ersteren allein als sterblich.

Die Lehre WEISMANN's von der *Continuität des Keimplasma* und sein Versuch, dadurch die Vererbung zu erklären, ist im Grunde eine metaphysische Molecular-Theorie, ebenso wie die *Pangensis* von DARWIN oder wie meine *Perigenesis der Plastidule*, und wie die *Micellar-Theorie* von NAEGELI (vergl. Nat. Schöpf., VIII. Aufl., S, 198). Ihr Erfolg war überraschend gross, besonders in England; auch in Deutschland scheint die Zahl ihrer Anhänger noch zu wachsen, während sie in Frankreich und Italien, besonders aber in Nord-Amerika auf den lebhaftesten Widerspruch gestossen ist. Ueberblickt man die Zahl hervorragender Streiter, welche in diesem bedeutungsvollen Kampfe sich gegenüberstehen, so sehen wir auf beiden Seiten eine grosse Zahl bewährter Naturforscher; zu Gunsten WEISMANN's haben sich namentlich erklärt: WALLACE, RAY-LANKESTER, GALTON, POULTON, WIEDERSHEIM u. A. Unter den Gegnern sind zu nennen HERBERT SPENCER, HUXLEY, GEGENBAUR, FÜRBRINGER, EIMER, CLAUS, COPE, LESTER WARD u. A. Die neue Schule, welche auf Grund von WEISMANN's Theorie entstanden ist und sich namentlich in England rasch ausgebreitet hat, wird oft »Neodarwinismus« genannt; diese Bezeichnung ist aber unberechtigt und irreführend; denn in der Entwicklungs-Theorie von CHARLES DARWIN ist die »Vererbung erworbener Charactere« ein ebenso wesentliches und unentbehrliches Element, wie in derjenigen seines Grossvaters ERASMUS, und in der scheinbar entfernter stehenden von LAMARCK. Der Unterschied in der Auffassung dieser beiden grössten Coryphäen der Descendenz-Theorie ist einfach der, dass DARWIN der progressiven Vererbung keine so hervorragende Rolle zutheilte, wie LAMARCK, während er die Letzterem noch unbekannte Natural-Selection in den Vordergrund stellte. Wenn WEISMANN die Vererbung erworbener Eigenschaften überhaupt leugnet, so tritt er damit ebenso in principiellen Gegensatz zu DARWIN, wie zu LAMARCK.

Was mich selbst betrifft, so habe ich trotz der grossen Fortschritte, welche die Vererbungslehre in den beiden letzten Decennien gemacht hat, keine Veranlassung gefunden, meine principielle, schon 1866 in der »Generellen Morphologie« fixirte Auffassung derselben in irgend einem wesentlichen Punkte zu ändern. Im Gegentheil hat mich die ununterbrochene Beschäftigung mit diesem fundamentalen Entwicklungs-Principe im Laufe der letzten dreissig Jahre immer mehr von der Richtigkeit jener Auffassung überzeugt. Ich habe daher WEISMANN's Theorie von Anfang an entschieden bekämpft und diesen Gegensatz neuerdings betont in den letzten Auflagen meiner *Natürlichen Schöpfungsgeschichte* (1889, S. 203) und meiner *Anthropogenie* (1891, S. XXIII, 149, 836 etc.). Es ist hier nicht der Ort, nochmals alle gegen WEISMANN geltend gemachten Gründe zu recapituliren, und beschränke ich mich daher kurz auf folgende Sätze: 1) Die hypothetische »Continuität des Keimplasma« ist weder empirisch nachweisbar, noch theoretisch annehmbar; die neueren Entdeckungen über das feinere morphologische Verhalten des *Karyoplasma* und *Cytoplasma* bei der Befruchtung und Eifurchung beweisen dafür Nichts; 2) die hypothetische Trennung des *Germinoplasma* vom

Somatoplasma ist weder empirisch wahrnehmbar, noch theoretisch haltbar; die innige physiologische Correlation beider Plasma-Arten, welche z. B. durch die bekannten Thatsachen der Castrations-Wirkungen illustriert wird, beweist auch deren materielle Continuität; 3) die principielle Scheidung der Vielzelligen (»Histonen«) von den Einzelligen (»Protisten«) ist keine absolute und in Beziehung auf die Vererbung keine wesentliche (— unter den vorwiegend monogonen Protisten entwickeln sich bereits verschiedene Formen der Amphigonie; während bei den überwiegend geschlechtlich zeugenden Histonen doch vielfach Monogonie besteht; die Vererbungs-Gesetze sind in beiden Gruppen nur graduell verschieden —). 4) Die einzelligen Protisten (*Protophyten* und *Protozoen*) sind ebensowenig unsterblich als die vielzelligen Histonen (*Metaphyten* und *Metazoen*); auch im einfachsten Falle hat das organische Individuum nur eine beschränkte Lebensdauer; wenn eine Zelle durch Theilung in zwei Tochterzellen zerfällt, ist damit ihre individuelle Existenz vernichtet. Wenn man hingegen unter Unsterblichkeit die Continuität des Plasma in der Kette der Generationen versteht, so erscheinen alle Stammreihen (Histonen ebenso wie Protisten) gleicherweise »unsterblich«; dann ist die Unsterblichkeit des Plasma nichts weiter als ein besonderer Fall von dem kosmologischen Grundgesetz: Erhaltung der Substanz. 5) Die progressive Vererbung, als eines der wichtigsten Fundamente der Phylogenie, wird indirect bewiesen durch den gesammten empirischen Thatsachen-Schatz der vergleichenden Anatomie und Ontogenie; nur durch ihre Annahme werden die zahllosen Erscheinungen der »Anpassung« an die Aussenwelt (im eigentlichsten Sinne) erklärbar. 6) Die progressive Vererbung ist längst experimentell und direct bewiesen durch die Erfahrungen der künstlichen Züchtung; alle erfahrenen und urtheilsfähigen practischen Züchter (Landwirthe, Thierzüchter, Gärtner) halten einstimmig die »Vererbung erworbener Eigenschaften« für eine unumstössliche Thatsache; nur auf Grund dieser Thatsache und mit umsichtiger Benutzung derselben können sie ihre Züchtungskunst erfolgreich üben.

Auf die umfangreiche Litteratur, welche der sogenannte »Neo-Darwinismus« — richtiger die »WEISMANN'sche Plasma-Theorie« genannt — neuerdings hervorgerufen hat, können wir hier nicht eingehen. Eine ausführliche Widerlegung derselben hat namentlich THEODOR EIMER (1888) in seinem Werke über die Entstehung der Arten gegeben; eine treffende allgemeine Kritik der amerikanischen Philosoph und Botaniker LESTER WARD. Nur eine einzige, sehr bedeutende Streitschrift gegen dieselbe aus neuester Zeit sei hier noch besonders erwähnt. HERBERT SPENCER, der scharfsinnige und kenntnisreiche Denker, der als monistischer Philosoph die Entwicklungslehre speculativ so sehr gefördert hat, veröffentlichte vor Kurzem in der »Contemporary Review« (Februar, März und Mai 1893) mehrere Abhandlungen unter dem Titel »*The Inadequacy of Natural Selection, and Professor Weismann's Theories*«. Die schwerwiegenden Einwürfe, welche hier SPENCER gegen WEISMANN erhebt, unterschreibe ich Wort für Wort; es sind zum Theil dieselben, welche ich schon früher in mehreren Schriften geltend gemacht habe.

Ebenso stimme ich SPENCER vollkommen bei, wenn er seine Opposition auch gegen andere neuere Modificationen der Descendenz-Theorie ausdehnt, insbesondere NAEGELI's Lehre, und überhaupt gegen alle Theorien, welche die Phylogenie aus unbekanntem, treibenden inneren Ursachen erklären wollen, im Gegensatz zu den wohlbekanntem, mechanischen äusseren Ursachen, welche uns in der »Anpassung« gegeben sind, in der Wechselwirkung des Organismus und der ihn umgebenden Aussenwelt. Dahin gehört ganz besonders jene Gruppe von teleologischen Theorien, welche die sogenannte »Zielstrebigkeit« von BAER, die innere »Vervollkommnungstendenz« von NAEGELI etc. angenommen haben, und welche in verschiedener Form immer zur Annahme einer mystischen »Schöpfungskraft«, einer »phyletischen Lebenskraft« führen. SPENCER ist als monistischer Philosoph vollkommen im Recht, wenn er diese verschämt-teleologischen, in der That aber dualistisch-mystischen Theorien sammt und sonders verwirft; und wenn er

sagt: »Dann ist es besser, einfach zu dem alten Mythos von der Erschaffung der einzelnen Arten zurückzukehren« (*The Inadequacy* etc., S. 29).

Die grosse Frage, um die es sich hier handelt, ist so bedeutungsvoll und bestimmt so sehr unsere ganze allgemeine Weltanschauung, dass wir den höchsten Werth auf die Entscheidung zwischen den folgenden Alternativen legen müssen: Entweder ist die ganze Phylogenie ein rein mechanischer Process und die Entwicklung der organischen Formen geschieht ziellos, lediglich bedingt durch die physiologische Thätigkeit der Organismen selbst (Vererbung, Anpassung) und ihre Beziehungen zur Aussenwelt (Kampf um's Dasein etc.) — oder dies ist nicht der Fall; die Stammesgeschichte der Organismen ist »zielstrebig«, also ein teleologischer Process, geleitet durch einen prämeditirten »Schöpfungsplan«; in diesem Falle werden wir immer zu der anthropomorphen Vorstellung des persönlichen Schöpfers zurückkehren müssen, und dann ist es am einfachsten, mit AGASSIZ bei dem alten Schöpfungs-Mythos von Moses stehen zu bleiben. Mit SPENCER bin ich der Ansicht, dass auch die Entwicklungsideen von WEISMANN, NAEGELI, KÖLLIKER, BAER etc. wieder zu dieser transcendenten Schöpfung zurückführen, und dass wir nur zwischen zwei Alternativen zu wählen haben: Entweder mechanische Entwicklung mit Vererbung erworbener Eigenschaften, oder überhaupt keine natürliche Entwicklung.

Die trefflichen Beispiele, welche HERBERT SPENCER zur Begründung seiner monistischen Ansichten anführt, sind grossentheils der vergleichenden Anatomie und Physiologie der Wirbelthiere entnommen, besonders der Phylogenie ihrer Gliedmaassen. Auch ich selbst habe schon früher wiederholt darauf hingewiesen, wie gerade dieses Erscheinungsgebiet uns eine Fülle von einleuchtenden Beweisen für die Wirksamkeit der Natural-Selection einerseits und zugleich der Vererbung von erworbenen Eigenschaften andererseits liefert. Diese beiden grossen Principien stehen keineswegs in Widerspruch (wie bisweilen noch irrtümlich behauptet wird), sondern sie wirken vereint zusammen; die »Natürliche Züchtung« benutzt im »Kampf um's Dasein« beständig ebensowohl die progressive als die conservative Vererbung.

Die Phylogenie der Extremitäten der Wirbelthiere ist aus mehrfachen Gründen ganz besonders lehrreich für den Nachweis der progressiven Vererbung: Einerseits unterliegt hier das Skelet der Gliedmaassen und die entsprechende Musculatur durch Anpassung an verschiedenen Gebrauch den mannichfaltigsten Umbildungen. Andererseits bleibt dabei die typische Zusammensetzung und Anordnung der Skelettheile und der Muskeln durch zähe Vererbung mehr oder weniger erhalten. Man vergleiche nur innerhalb der einen Säugethier-Classe die Laufbeine der meisten Raubthiere und Hufthiere, die Springbeine der Känguruhs und Springmäuse, die Kletterfüsse der pedimanen Beutelratten und Affen, die Grabfüsse der Maulwürfe und Wühlmäuse, die Schwimmfüsse der Biber und Robben, die Flossenfüsse der Sirenen und Cetaceen. Man muss erstaunen über die ausserordentliche Mannichfaltigkeit und zugleich Vollkommenheit, in welcher die Gliedmaassen aller dieser Säugethiere ihren besonderen Functionen angepasst sind; während andererseits die Constanz in der Zusammensetzung und Anordnung ihrer typischen Skelettheile die gemeinsame Abstammung Aller beweist. Mit Bezug auf alle Einzelheiten der osteologischen Transformation (z. B. in Carpus und Tarsus) sind hier vor Allen von höchstem Werthe die classischen »Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere« von CARL GEGENBAUR. Für die formenreiche Classe der Vögel hat die stufenweise Umbildung sehr eingehend MAX FÜRBRINGER in seinen sorgfältigen »Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel« im Einzelnen dargethan.

Alle diese grossen morphologischen Erscheinungen lassen sich nur durch Annahme der functionellen Anpassung und der progressiven Vererbung erklären; die Gewohnheit der besonderen Lebensweise und der entsprechende Gebrauch oder Nichtgebrauch der einzelnen Organe hat hier die erstaunlichsten Umbildungen derselben (— durch »teleologische Mechanik« —) hervorgerufen, und zwar gleich-

zeitig in allen Theilen der Gliedmaassen, welche in Correlation stehen (»correlative Anpassung«). Diese »erworbenen Eigenschaften« sind dann durch Vererbung auf die Nachkommen übertragen, in der Reihe der Generationen befestigt und zu wesentlichen Merkmalen der Species geworden. Die Selection hat dabei vielfach fördernd und regulirend gewirkt. Aber die *Natural-Selection* allein, in Verbindung mit WEISMANN's *Amphimixis*, würde nie im Stande gewesen sein, diese höchst zweckmässigen Anpassungen hervorzurufen. SPENCER hat an dem Beispiele des Katzensprunges (p. 28) sehr hübsch gezeigt, wie unfähig WEISMANN's Theorie ist, derartige zweckmässige Umbildungen zu erklären.

Die Wirbelthiere Australiens sind für die Lösung dieses grossen Problems deshalb von ganz besonderem Werthe, weil sie erstens eine grosse Zahl von uralten *connectenten* Formen besitzen, und weil zweitens in mehreren *circumscriphten* Formengruppen einerseits die Divergenz, anderseits die Convergenz angepasster Formen sich sehr klar übersehen lässt. Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung namentlich die australischen *Marsupialien*, und die Convergenz ihrer einzelnen Formen mit den entsprechenden *Placentalien* der übrigen Erde. Die phylogenetische Bedeutung jener *connectenten* Vertebraten Australiens halten wir für so gross, dass wir sie hier einer besonderen Erörterung unterziehen wollen.

Die connectenten Wirbelthiere Australiens.

Als *connectente* Formen bezeichnen wir hier kurz diejenigen organischen »Zwischenformen« oder »Uebergangsformen«, welche in morphologischer Beziehung die unmittelbare Verbindung zwischen zwei sonst scharf getrennten Gruppen vermitteln. In der praedarwinischen Zoologie und Botanik galten diese »unreinen« Zwischenformen den Systematikern als höchst unbequeme und verdächtige Geschöpfe; sie störten die reine Harmonie des durchdachten Systems, als dessen Hauptvorzug es galt, alle grösseren und kleineren Formengruppen möglichst scharf zu unterscheiden, klar zu definiren und durch »constante Merkmale« von einander abzusetzen. Das »natürliche System« schätzte man um so höher, je künstlicher es war; man hielt seine Definitionen für um so besser, um so vollkommener, je consequenter jene Aufgabe der analytischen Trennung logisch durchgeführt war. Die scharfe systematische Sonderung dieser *circumscriphten* Formengruppen galt als Hauptziel der Classification.

DARWIN's Entwicklungslehre hat bekanntlich dieses Verhältniss umgekehrt. Nachdem das »natürliche System« sich als der hypothetische Stammbaum der Formengruppen entschleierte hatte, seitdem man anfang, bei allen morphologischen Untersuchungen phylogenetisch zu denken, gelangte man zu immer höherer Werthschätzung jener früher vernachlässigten *Connectenten*. Man begriff immer deutlicher, dass das einzig wahre natürliche System nur das phylogenetische sein könne, und dass es bei dessen Aufbau nicht darauf ankommen müsse, die verwandten kleineren und grösseren Formengruppen möglichst scharf zu trennen, sondern möglichst ununterbrochen zu verbinden. An die Stelle der zerstückelnden Analyse tritt im phylogenetischen System die verknüpfende Synthese. Die *circumscriphten* Formengruppen erscheinen nun nicht mehr als isolirte und scharf characterisirte Einheiten, sondern als Zweige eines Baumes, dessen sämtliche Aeste und Zweige durch *Connectenten* mit dem Stamme continuirlich verbunden sind.

Wie gewaltig sich in dieser Hinsicht die systematischen Anschauungen geändert oder vielmehr in ihr Gegentheil verkehrt haben, beweist jede bessere systematische Arbeit der Neuzeit, jedes moderne Lehrbuch der Zoologie und Botanik. Der erste Entwurf eines phylogenetischen Systems, den ich 1866 in

meiner Generellen Morphologie auf Grund der Descendenz-Theorie gegeben hatte, wurde der Ausgangspunkt zahlreicher Verbesserungen in allen einzelnen Kategorien des Systems. Ein Vergleich des phylogenetischen Systems in der I. Auflage (1868) und in der VIII. Auflage (1889) meiner »Natürlichen Schöpfungsgeschichte« zeigt, wie vielfach sich innerhalb dieser 20 Jahre unsere systematischen Anschauungen geklärt und wie sehr sich die phylogenetische Methode der Classification als fruchtbar bewährt hat.

Dennoch sind wir auch heute noch weit davon entfernt, die phylogenetische Methode bei morphologischen und systematischen Arbeiten überall in dem richtigen Sinne angewendet zu sehen. Vielmehr begegnen wir noch vielfach sehr irrthümlichen Vorstellungen über den Werth der systematischen Kategorien; und nicht allein in den geringeren Schriften zweiten und dritten Ranges, sondern oft selbst in den besten Arbeiten von Morphologen ersten Ranges begegnen wir einer unrichtigen Auffassung und systematischen Anordnung der natürlichen Formengruppen. Manche Naturforscher (— namentlich Physiologen —) halten noch an der Ansicht fest, dass es ziemlich gleichgültig sei, wie man die kleineren und grösseren Formengruppen definire und im System verbinde. Dagegen muss jeder Morphologe Einspruch erheben, der seine interessante Aufgabe ernst nimmt, und der auf Grund der drei grossen Schöpfungsurkunden: der vergleichenden Anatomie, Ontogenie und Paläontologie, die Stammesgeschichte der Organismen zu ergründen versucht. Die connectenten Formen, durch welche er in den Stand gesetzt wird, die circumscribten Gruppen historisch und genealogisch zu verknüpfen, gewinnen für ihn den höchsten Werth.

Besonders lehrreich und wichtig ist in dieser Beziehung das phylogenetische System der Wirbelthiere, und die Stellung, welche die zahlreichen connectenten Vertebraten als Uebergangsformen zwischen dessen grösseren und kleineren Gruppen einnehmen. Kein anderes Land der Erde ist so reich an derartigen Zwischenformen wie Australien; und da der grösste Theil dieses Werkes gerade ihrer Ontogenie und Anatomie gewidmet ist, erscheint es zweckmässig, ihre Stellung im Stammbaum der Wirbelthiere von vorn herein klar festzustellen. Es erscheint dies um so wichtiger, als selbst in neuester Zeit dieselbe noch sehr verschieden aufgefasst und demgemäss die Definition und Anordnung der Gruppen auf sehr abweichende Weise versucht wird.

In dem phylogenetischen System der Wirbelthiere, welches ich 1866 in meiner Generellen Morphologie aufgestellt hatte, und welches jetzt von den meisten Zoologen angenommen ist, sind acht Classen entsprechend dem nachstehenden Schema unterschieden. Bei der Gruppierung und Rangordnung derselben ist ebensowohl die theoretische Bedeutung ihrer phylogenetischen Beziehungen berücksichtigt, als das praktische Bedürfniss einer klaren logischen Definition. Von besonderer Wichtigkeit ist dabei die kritische Vergleichung der hereditiven Charactere, jener Merkmale einer jeden Gruppe, die bereits von den Vorfahren durch Vererbung übertragen sind; und der adaptiven Charactere, welche durch Anpassung an neue Existenzbedingungen erworben wurden; unter diesen Producten der Anpassung sind dann wieder die generellen (der ganzen Gruppe zukommenden) von den speciellen (bei einzelnen, heute noch lebenden Vertretern derselben) zu unterscheiden.

Phylogenetisches System der Vertebraten (1866).

		A. Schädellose, <i>Acrania</i>		1. Rohrherzen, <i>Leptocardia</i>
				2. Unpaarnasen, <i>Monorhina</i>
B. Schädelthiere, <i>Craniota</i> (oder Beutelherzen, <i>Pachycardia</i>).	B ^I Rundmäuler, <i>Cyclostoma</i>	B ^{II} Kiefermäuler, <i>Gnathostoma</i> (oder Paarnasen, <i>Amphirhina</i>).	II ^a Fischthiere,	3. Fische, <i>Pisces</i>
			<i>Anamnia</i>	4. Lurchfische, <i>Dipneusta</i>
	(<i>Ichthyones</i>)		5. Lurche, <i>Amphibia</i>	
	II ^b Amnionthiere,		6. Schleicher, <i>Reptilia</i>	
<i>Amniota</i>	7. Vögel, <i>Aves</i>			
				8. Säuger <i>Mammalia</i> .

Die connectente Position der Acranier.

Die phylogenetische Stellung des *Amphioxus*, als des einzigen Vertreters der Acranier, sowie die Beurtheilung seiner Verwandtschafts-Beziehungen zu den Cranioten, gehört gegenwärtig zu den wichtigsten Problemen in der Morphologie und Phylogenie der Vertebraten. Seitdem wir die Ontogenie dieses niedersten Wirbelthieres und damit zugleich seine nahen Beziehungen zu den Ascidien genau kennen gelernt haben, ist die Ueberzeugung mehr und mehr allgemein geworden, dass hier der Schlüssel zu einer der bedeutungsvollsten zoologischen Fragen liegt, zu der Frage vom Ursprung der Wirbelthiere und somit auch unseres eigenen Geschlechts. Allein die vielseitige und alljährlich wachsende Theilnahme an dieser grossen Frage ist noch weit von einer befriedigenden Lösung derselben entfernt. Vielmehr gehen auch heute noch die Ansichten der verschiedenen Forscher über die phylogenetische Deutung der vorliegenden morphologischen Thatsachen weit auseinander; mindestens sechs verschiedene Ansichten und darauf gegründete phylogenetische Hypothesen stehen sich hier gegenüber.

1) Die heute noch lebenden Acranier, die Leptocardier (*Amphioxus*, *Paramphioxus* und *Epigonichthys*) sind typische »Urwirbelthiere«, die letzten überlebenden Reste einer ausgestorbenen Gruppe von Prospodyliern (oder *Provertebraten*); aus einem anderen Zweige dieser letzteren sind die Cranioten hervorgegangen. Im System der Wirbelthiere sind die Acranier als selbständige Classe (oder als Subphylum) allen übrigen, den Cranioten, gegenüberzustellen. 2) Die Leptocardier bilden als *Pharyngobranchii* die niederste Ordnung der Fische, sind zwar in Folge ihrer Lebensweise durch Rückbildung entartet, passen aber doch in den Rahmen dieser Classe. 3) Die *Leptocardier* sind paedogonische Fische, zur Geschlechtsreife gelangte Larven von anderen Fischen, demnach ohne phylogenetische Bedeutung. 4) Die Acranier sind degenerirte *Cyclostomen*, mit diesen von den Fischen als Classe zu trennen, aber durch Rückbildung aus ihnen hervorgegangen. 5) Die Acranier sind als *Cephalochorda* näher verwandt den Tunicaten (*Urochorda*) als den Cranioten; die letzteren sind aus einem anderen Hauptaste des Chordonier-Stammes hervorgegangen als die ersteren. 6) Die Acranier (und die stammverwandten Tunicaten) haben überhaupt keine Stammverwandtschaft zu den echten Vertebraten (den Cranioten); diese letzteren sind vielmehr von Anneliden abzuleiten.

Unter diesen sechs verschiedenen Auffassungen der Acranier-Position halte ich die erste (— die ich zuerst in der Generellen Morphologie 1866 aufstellte —) auch heute noch für die naturgemässeste; sie scheint mir sowohl die phylogenetischen Beziehungen der verschiedenen stammverwandten Hauptgruppen am richtigsten auszudrücken, als auch deren klare Definition im natürlichen System am präzisesten zu ermöglichen. Selbstverständlich ist damit nicht gesagt (— wie bisweilen auch heute noch irrthümlich behauptet wird —), dass wir in »Amphioxus den gemeinsamen Stammvater aller Wirbelthiere« erblicken; vielmehr halten wir die heutigen Leptocardier (*Amphioxus* und seine nächsten Verwandten) für einen überlebenden und stark modificirten Seitenzweig der Prospodylier (oder *Provertebraten*), jener gemeinsamen hypothetischen Stammgruppe, aus welcher nach einer anderen Richtung hin die Cranioten hervorgingen. Die Tunicaten wiederum betrachte ich als einen älteren Seitenzweig, der nur an der gemeinsamen Wurzel mit der Stammgruppe der Prospodylier zusammenhängt. Tunicaten und Vertebraten sind zwei divergente Stämme des grossen Hauptstammes der Chordathiere (*Chordonia* oder *Chordota*); dieser letztere hat seine eigene Wurzel in einem Zweige der ungegliederten Helminthen; er hat gar keinen Zusammenhang mit dem grundverschiedenen Stamme der Articulaten, der Anneliden und Anthropoden.

In der vierten Auflage meiner Anthropogenie (1891) habe ich diese Verwandtschafts-Verhältnisse

(namentlich in den Vorträgen XIV, XVI und XVII) so ausführlich auseinandergesetzt, dass ich hier darauf verweisen kann. Aber ausdrücklich möchte ich hier nochmals auf den oft übersehenen Unterschied der beiden Acranier-Gruppen hinweisen, der ursprünglichen (längst ausgestorbenen) *Prospodylier* und der modificirten (heute noch lebenden) *Leptocardier*. Nur jene ersteren, nicht diese letzteren, dürfen als wahre Stammgruppe des Vertebraten-Stammes betrachtet werden. Allerdings konnten uns die ausgestorbenen *Prospodylier* wegen Mangels fester Skelettheile ebensowenig fossile Reste hinterlassen als die Tunicaten, die Leptocardier und Cyclostomen; aber auf die einstmalige Existenz und den allgemeinen Körperbau jener hypothetischen Stammgruppe können wir auf Grund der vergleichenden Anatomie und Ontogenie ebenso sicher schliessen, wie auf die frühere Existenz der *Prochordonier*. Die höchst charakteristische Keimform der *Chordula* oder Chordalarve (Anthropogenie, IV. Aufl., S. 231, 431) beweist für sich allein schon den gemeinsamen Ursprung der Vertebraten und Tunicaten; sie widerlegt zugleich die Annahme einer Abstammung derselben von den Anneliden (vergl. Anthropogenie, 1891, S. 327, 351, 503 etc.).

Bei der phylogenetischen Würdigung des Amphioxus müssen daher mit ganz besonderer Kritik und Vorsicht die hereditiven Charaktere (als Folgen der Vererbung) von den adaptiven (als Producten der Anpassung) getrennt werden; und unter diesen letzteren wieder die generellen Anpassmale, welche allen *Acraniern* gemeinsam sind, von den speciellen, welche bloss den *Leptocardiern*, nicht aber den *Prospodyliern* zukommen. Ebenso müssen auch in der Ontogenie des Amphioxus die cenogenetischen Modificationen der Keimbildung scharf getrennt werden von den überwiegenden palingenetischen Processen, welche die grösste Bedeutung für die ältere Stammesgeschichte der Wirbelthiere besitzen.

Hereditiv-Charactere aller Acranier, welche sie durch Vererbung von den *Prochordonia* (oder *Protochordota*) überkommen haben, sind folgende: 1) Der bilaterale Körperbau, dessen Grundform durch drei Richtaxen bestimmt wird (Anthropogenie, 1891, S. 257, 510); 2) der ontogenetische Aufbau des Körpers aus vier secundären Keimblättern, in der typischen Keimungsform der Chordonier (vergl. den »Ontogenetischen Zellen-Stammbaum des Amphioxus«, Anthropogenie, S. 414); 3) das exodermale Medullarrohr in der Mittellinie des Rückens; 4) die entodermale Chorda, unterhalb des ersteren; 5) das entodermale Darmrohr mit vorderem Mund und hinterem After; 6) die Sonderung des Darmrohrs in vorderen Kopfdarm (Kiemendarm, mit Kiemenspalten) und hinteren Rumpfdarm (Leberdarm, mit Leberschlauch); 7) die Bildung von ein paar Coelomtaschen (durch Ausstülpung vom Urdarm) und einer Einschnürung, durch welche dieselben jederseits in eine dorsale und ventrale Tasche zerfallen; 8) die Bildung von Muskeln aus den Episomiten oder dorsalen Coelomtaschen; 9) die Bildung von Gonaden aus den Hyposomiten oder ventralen Coelomtaschen; 10) ein primitives Blutgefäss-System mit zwei longitudinalen Hauptstämmen: dorsalem Darmgefäss (Principal-Arterie oder Aorta) und ventralem Darmgefäss (Principal-Vene oder Subintestinal-Vene). Alle oder doch die meisten dieser zehn wichtigen Merkmale (die den Stammformen der Tunicaten und Vertebraten gemeinsam sind) werden schon die Prochordonier besessen und theilweise von den Helminthen-Ahnen durch Vererbung erhalten haben. Wir legen auf diese Annahme besonderen Werth, weil auch heute noch nicht selten behauptet wird, der Ursprung der Chordathiere liege völlig im Dunkeln. Nach unserer Anschauung bietet die vergleichende Anatomie und Ontogenie der Helminthen (Nemertinen, Enteropneusten etc.) und der Chordonier hier zahlreiche Anknüpfungspunkte, wengleich keine einzige der heutigen Helminthen-Classen in directer Linie als Ahnengruppe der Chordathiere zu betrachten ist.

Generelle Adaptiv-Charactere der Acranier, durch welche sie sich von den stammverwandten Tunicaten scheiden, liegen vor Allem in der völlig entwickelten Metamerie, welche bei den letzteren gar nicht oder nur andeutungsweise zu finden ist. Diese typische »Vertebration« betrifft vor Allem in erster Linie die paarigen Coelomtaschen und deren beide Kammern, dorsale und ventrale Tasche.

1) Aus der dorsalen Coelomtasche entwickelt sich jederseits eine Reihe von Myotomen oder Episomiten, die segmentalen Muskelplatten (Seiten-Rumpfmuskeln). 2) Aus der ventralen Coelomtasche entsteht jederseits eine Reihe von Gonotomen oder Hyposomiten (segmentale Geschlechtsdrüsen). 3) Aus dem lateralen Verbindungs canal der dorsalen und ventralen Tasche (der wahrscheinlich bei den Prospondyliern in jedem Metamer durch einen lateralen Porus aussen in der Haut sich öffnete) entwickelt sich ein Pronephridium; ein excretorisches »Vornieren-Canälchen«, welches sowohl die Harnsäure des Episomiten (Excret des Myocoels), als die Geschlechtszellen des Hyposomiten (Secret des Gonocoels) nach aussen abführt. 4) In Correlation zur Gliederung dieser Mesoderm-Segmente erfolgt auch eine entsprechende Metamerie der ernährenden Blutgefässe und Nerven. 5) Ebenso erfolgt eine Vermehrung der Kiemenspalten im Kiemendarm, anfänglich segmental (Branchiomerie), später multiplicirt (durch secundäre Spaltung).

Specielle Adaptiv-Character e der Leptocardier (oder der heutigen *Acranier*), durch welche sie sich von der hypothetischen Stammgruppe der *Prospodylier* unterscheiden, sind meiner Ansicht nach zunächst in der mehrfachen Asymmetrie der bilateralen Grundform zu finden; so die einseitige Ausbildung der Leber und der Riechgrube, die einseitige Lage des Afters, die asymmetrische Innervation u. s. w. Zwei Arten von Leptocardiern, welche Professor SEMON von Australien mitgebracht hat (*Paramphioxus bassanus* und *Epigonichthys cultellus*) zeigen auch nur eine Reihe von Gonaden (auf der rechten Seite) entwickelt; diejenigen der anderen (linken) Seite sind theils rudimentär, theils ganz rückgebildet. Diese asymmetrischen Differenzen der beiden Antimeren sind alle (oder doch grösstentheils) durch die Gewohnheit des *Amphioxus* zu erklären, sich auf dem Sande auf eine (die rechte) Körperseite zu legen; also ebenso wie die Asymmetrie (oder Dysdipleurie) der *Pleuronectiden*. Die *Prospodylier* hingegen lebten vermuthlich freischwimmend und besaßen ebenso vollkommene Symmetrie (oder Eudipleurie), wie ihre nächsten Vorfahren, die *Prochordonier*, und deren *Helminthen*-Ahnen.

Ein weiterer specieller Adaptiv-Character der Leptocardier, der sich ebenfalls aus ihrer Lebensweise erklärt, liegt in der starken Rückbildung des Kopfes, der rudimentären Beschaffenheit des Gehirns und der höheren Sinnesorgane. Die Gewohnheit des *Amphioxus*, sich im Sande zu vergraben und nur bei Nacht hervorzukommen, seine Lichtscheu, seine Ernährungsweise, erklären hinlänglich die phylogenetische Rückbildung der Augen und der Gehörblasen; bei den freischwimmenden Prospondyliern waren die höheren Sinnesorgane wahrscheinlich gut entwickelt, ebenso wie die Gehirnbrase (entsprechend der der Ascidien-Larven). Auch besaßen jene älteren Urwirbelthiere wahrscheinlich ein spindelförmiges Herz (ähnlich dem der Tunicaten), entstanden durch locale Erweiterung in der Mitte der contractilen Principal-Vene, zwischen deren Kopftheil (Kiemen-Arterie) und Rumpftheil (Subintestinal-Vene; vergl. Anthropogenie, 1891, S. 256, 520, 768 etc.). Eine specielle adaptive Erwerbung der *Leptocardier* ist die eigenthümliche Ausbildung der beiden grossen Mantellappen oder Kiemendeckel (der lateralen Hautfalten, welche die weite Mantelhöhle oder »Peribranchial-Höhle« umschliessen).

Alles in Allem genommen, befestigt diese kritische Betrachtung der adaptiven und herediven Character e uns in der Ueberzeugung, dass die *Acranier* eine höchst wichtige connectente Formengruppe sind und die phylogenetische Brücke von den *Prochordoniern* (und *Helminthen*) zu den *Cranioten* schlagen. Dabei ist aber wohl darauf zu achten, dass die heute noch überlebenden *Acranier*, die *Leptocardier* oder *Amphioxiden*, vielfach rückgebildet sind, und nur in einem Theile ihrer eigenthümlichen Bildungs-Verhältnisse uns noch ein Schattenbild von der primitiven Organisation der ältesten Urwirbelthiere geben, der präsilurischen Prospondylier.

Die connectente Position der Dipneusten.

Die phylogenetische Bedeutung und die ihr entsprechende systematische Stellung der *Dipneusta* (oder *Dipnoa*) unterliegt gegenwärtig vier verschiedenen Auffassungen: 1) Die heute noch lebenden Dipneusten, die beiden Familien der Monopneumones (*Ceratodus*) und der Dipneumones (*Protopterus*, *Lepidosiren*) sind die letzten Ueberreste einer connectenten Uebergangsgruppe, welche in devonischer Zeit die Brücke von den kiemenathmenden Fischen (*Selachier*, *Ganoiden*) zu den lungenathmenden Amphibien (*Stegocephalen*) schlug; da dieselbe wesentliche Hauptmerkmale beider Classen in sich vereint, ist sie als eine selbstständige connectente Wirbelthier-Classe aufzufassen. 2) Die Dipneusten sind der Hauptsache nach Fische (— obwohl die einzigen lungenathmenden Fische —); sie müssen als selbstständige Ordnung (*Dipnoi*) den übrigen drei Ordnungen der echten Fische (*Selachier*, *Ganoiden*, *Teleostier*) angereiht werden. 3) Die Dipneusten stehen unter allen Fischen den *Ganoiden* am nächsten, und unter diesen den devonischen *Crossopterygiern*; sie können daher nur als eine besondere Familie (oder Unterordnung) zu den *Ganoiden* gestellt werden. 4) Die Dipneusten entfernen sich durch ihre Lungenbildung und die damit verknüpften correlativen Mutationen so sehr von den echten Fischen und schliessen sich andererseits so nahe den echten Amphibien an, dass sie als niederste Ordnung in diese Classe aufzunehmen sind.

Unter diesen vier verschiedenen Auffassungen der Dipneusten-Position scheint mir die erste am zweckmässigsten die wichtigen phylogenetischen Beziehungen derselben, einerseits zu den Fischen, andererseits zu den Amphibien auszudrücken. Lässt man die Dipneusten (— wie die meisten Zoologen noch heute thun —) bei den Fischen stehen, so verliert der Character dieser Classe sehr an Bestimmtheit. Die echten *Pisces* — die drei Subclassen der *Selachier*, *Ganoiden* und *Teleostier* — athmen nicht durch Lungen und besitzen daher nicht den charakteristischen Lungenkreislauf; Hauptkammer und Vorkammer des Herzens sind noch einfach; die Nasengruben haben noch keine Kanal-Verbindung mit der Mundhöhle. Indem bei den *Dipneusten* der Arbeitswechsel der Schwimmblase eintritt und die hydrostatische Function derselben in die respiratorische sich verwandelt, indem zugleich die correlative Umbildung des Herzens, die Theilung der Vorkammer und die Ausbildung der Lungengefässe stattfindet, wird bereits jene tiefgreifende Transformation des Vertebraten-Organismus vorbereitet, welche den Uebergang vom Wasserleben zum Landleben ermöglicht und welche dann bei den Amphibien weiter fortgeführt ist. Diese letzteren haben aber bereits den grossen Fortschritt in der Transmutation der paarigen Gliedmaassen durchgeführt, die Verwandlung der vielzehigen Fischflosse in den fünfzehigen Gehfuss; diese bedeutungsvolle Umbildung — ein hervorragendes Beispiel von der »Vererbung erworbener Eigenschaften« — ist bei den Dipneusten noch nicht angedeutet.

Natürlich sind die wenigen noch jetzt lebenden Dipneusten nur mit grosser Einschränkung unmittelbar als »Uebergangsformen von den Fischen zu den Amphibien« zu verwerthen. Keiner von ihnen, weder der monopneumone *Ceratodus*, noch die dipneumonen *Protopterus* und *Lepidosiren*, gehören zu den directen Vorfahren der Amphibien; sie sind vielmehr die letzten mehr oder weniger stark modificirten Ueberreste einer uralten formenreichen Gruppe, welche ihre Blüthezeit schon im paläozoischen Zeitalter erreicht hatte. Wir können diese Classe in drei Ordnungen eintheilen; von diesen scheinen die devonischen *Phaneropleuriden* Reste der gemeinsamen Stammgruppe zu sein. Ihre unmittelbaren Vorfahren sind entweder bei den *Selachiern* oder bei ältesten *Ganoiden* zu suchen (*Crossopterygier*?) Von den *Phaneropleuriden* oder *Pala-dipneusten* stellt der heutige *Ceratodus* Australiens (— schon in der Trias fossil —) einen letzten modernen Ausläufer dar. Aus ihnen sind einerseits hervorgegangen die paläozoischen *Ctenodipterinen* oder

Ctenodipneusten (Ctenodinen und Dipterinen), anderseits die jüngeren mesozoischen Formen, die Neodipneusten; die heutigen Protopteriden (der afrikanische *Protopterus* und der südamerikanische *Lepidosiren*) sind einzelne überlebende Seitenästchen dieses modernen Zweiges. Die directen Stammformen der Amphibien und somit aller pentadactylen (oder »quadrupeden«) Wirbelthiere sind uns zur Zeit noch unbekannt; sie dürften aber unter den devonischen und carbonischen Paladipneusten zu suchen sein.

Hereditiv-Characterere der Dipneusten — und zwar zunächst der Ceratodinen, — durch conservative Vererbung von den Fischen (*Selachiern* und *Proganoiden*) überkommen, würden dieser Auffassung gemäss folgende sein: 1) die permanente Chorda dorsalis; 2) die primitive Beschaffenheit des Knorpelskelets, insbesondere des Primordialschädels; 3) die gefiederte Form der paarigen Flossen, mit der charakteristischen Bildung des *Archipterygium*; 4) die ganoide Schuppenbedeckung der Haut; 5) die ganoiden-artige Bildung des Kiemenapparates mit fünf Paar Knorpelbogen, vier Paar vollständigen Kiemen und knöchernem Kiemendeckel; 6) der musculöse Conus arteriosus des Herzens, dessen Klappenbildung an diejenige einiger Ganoiden erinnert; 7) die permanente Spiralklappe im Darm; 8) die Kloakenbildung, indem der Enddarm die Mündungen der Harn- und Geschlechtsleiter aufnimmt. In diesen acht wichtigen Erbstücken hat namentlich *Ceratodus* die uralten paläozoischen Merkmale der parentalen Proganoiden und ihrer Vorfahren, der Selachier, treu bewahrt, während seine jüngeren Vettern, die *Protopteriden*, sie mehr oder weniger modificirt zeigen (Reduction der Flossenstrahlen und der Herzklappen).

Generelle Adaptiv-Characterere der Dipneusten, durch welche sie sich von ihren Stammeltern, den *Proganoiden* und *Selachiern*, entfernen, sind dagegen folgende: 1) die Umbildung der Schwimmblase zur Lunge, in Folge von Arbeitswechsel (Verwandlung der hydrostatischen in die respiratorische Function); 2) die damit verknüpfte Umbildung der Blutgefässe der Schwimmblase (Ausbildung der Lungenarterien und Lungenvenen); 3) die correlative Umbildung des Herzens (Entwicklung eines longitudinalen Septum, welches die Vorkammer in eine rechte und linke Hälfte theilt); 4) die correlative Umbildung der Nase, die Verwandlung der blinden Nasengruben der Fische in Luftwege, welche innen in die Mundhöhle einmünden. Diese Nasenkanäle der Dipneusten sind schon vorbereitet in den »Nasenrinnen« der Selachier und Chimaeren; schon bei einigen Rochen sind dieselben zu Kanälen geworden.

Diese vier wichtigen, in engster Correlation zu einander stehenden Veränderungen der ursprünglichen Fisch-Organisation sind es, welche die Dipneusten so hoch über ihre Fisch-Ahnen erheben und ihnen den Rang einer besonderen Vertebraten-Classe verleihen. Diese Transformationen mussten vollendet sein, ehe die Versuche, vom Wasserleben zum Landleben überzugehen, glücklichen Erfolg haben konnten. Die wichtige Umbildung der polydactylen Schwimmlasse der Fische zum pentadactylen Gehfusse der Amphibien konnte sich erst vollziehen, nachdem der Fisch sich an die doppelte Athmungsweise (durch Kiemen und Lungen) gewöhnt hatte. Das Verschlucken von Luft und das längere Verweilen der verschluckten atmosphärischen Luft in der Schwimmblase unterstützte ursprünglich nur deren hydrostatische Function; da aber unmittelbar damit der Gasaustausch zwischen der sauerstoffhaltigen Luft und dem Blute in den Gefässen der Schwimmblase möglich wurde, entwickelte sich als Nebenfunction deren respiratorische Thätigkeit. Bei den Amphibien wurde die letztere zur Hauptfunction, indem gleichzeitig bei den Versuchen, aus dem Wasser herauszuklettern und sich auf dem Lande fortzuschieben, die Umbildung der vielstrahligen Schwimmlasse zu fünfzehigen Gehfüssen sich verhältnissmässig rasch vollzog. Diese bedeutungsvollen morphologischen Veränderungen, die Entstehung der Luftathmungsorgane und der Pentadactylie, können nur im Sinne von LAMARCK und DARWIN erklärt werden, durch die wechselnden physiologischen Gewohnheiten der Thiere und den veränderten Gebrauch ihrer Organe, unterstützt durch die natürliche Zuchtwahl; hingegen bleiben uns dieselben nach den Theorien von WEISMANN und WALLACE vollkommen unverstänlich.

Specielle Adaptiv-Characterere der Dipneusten, durch besondere Anpassung erst später entstanden, treten bei den jüngeren Dipneumonon mehr hervor als bei den älteren Monopneumonon. Das Archipterygium der letzteren ist bei den ersteren stark reducirt. Die Klappenbildung im *Conus arteriosus* schliesst sich bei *Ceratodus* mehr an die der Ganoiden an, hingegen bei *Protopterus* und *Lepidosiren* mehr an diejenige der Amphibien. Auch die Kiemen sind bei diesen jüngeren Neodipneusten mehr rückgebildet. Zahlreichen speciellen Anpassungen ist bei den fossilen Dipneusten sowohl die Bildung der Flossen als namentlich des Gebisses unterworfen. Auch die eigenthümlichen Zahnbildungen von *Ceratodus* — obwohl schon bei den triassischen Vertretern dieser Gattung ausgebildet — und ebenso die schneidenden, denen der *Chimaera* ähnlichen Zahnplatten der mordernen Protopteriden sind Producte der Anpassung an die besondere Form der Nahrungsaufnahme.

Die Chimaeren (*Holocephali*), die einen sehr alten Seitenzweig der eigentlichen Selachier (*Plagiostomi*) darstellen, erinnern auch noch in manchen anderen Eigenthümlichkeiten an die Dipneusten; indessen sind diese Aehnlichkeiten, ebenso wie diejenigen vieler Ganoiden, wohl eher als phylogenetische Parallelen und Analogien zu deuten, nicht als wirkliche, auf gemeinsamer Abstammung beruhende Homologien. Ueberhaupt dürfte es vorsichtiger sein, die *Paladipneusten* direct aus einem paläozoischen, den *Notidaniden* verwandten Zweige der *Proselachier* abzuleiten, als von den *Proganoiden*, die ebenfalls von den letzteren — aber vielleicht von einem parallelen Zweige derselben! — abstammen.

Die connectente Position der Monotremen.

Die phylogenetische Stellung der Monotremen unterliegt gegenwärtig noch vier verschiedenen Deutungen: 1) Die heute noch lebenden Monotremen (*Echidna* und *Ornithorhynchus*) sind die niedersten Säugethiere, die isolirten letzten Ueberreste einer alten (triassischen) Stammgruppe dieser Classe, der *Promammalien*; mit diesen zusammen repräsentiren sie eine besondere Subclassen: *Prototheria* oder *Ornithodelphia*. 2) Die Monotremen sind rückgebildete Marsupialien, mit diesen vereinigt als *Implacentalia* den *Placentalia* gegenüberzustellen. 3) Die Monotremen sind den übrigen Säugethieren zwar als besondere Ordnung einzureihen, aber einigen Ordnungen (Edentaten) näher verwandt als die Fisch-Säugethiere (Cetaceen und Sirenen). 4) Die Monotremen sind keine echten Säugethiere, sondern von dieser Classe abzutrennen und als selbständige Amnioten-Classen zu betrachten, auf Grund ihrer vielfachen anatomischen und ontogenetischen Eigenthümlichkeiten.

Unter diesen vier verschiedenen Auffassungen gebe ich der ersten den Vorzug, indem ich die drei Subclassen der Mammiferen, *Monotremen*, *Marsupialien* und *Placentalien*, für drei auf einander folgende phylogenetische Bildungsstufen eines einheitlichen Säugethier-Stammes halte. Die gemeinsame Wurzel dieser monophyletischen Classen bilden die *Promammalien* der Trias (vielleicht schon in der Perm-Periode existirend); dass diese Stammgruppe schon im mesozoischen Zeitalter eine mannichfaltige Entwicklung erreichte, lässt sich aus der Verschiedenheit der fossilen Gebisse und einzelnen Zähne entnehmen, welche schon in der Trias, besonders aber im Jura und neuerdings auch in der Kreide gefunden und meistens direct auf Marsupialien bezogen sind. Von diesen dürften namentlich die *Dromatherien* und die *Multituberculaten* als sehr primitive Formen anzusehen sein; sie schlagen die connectente Brücke von den *Proreptilien* (oder *Protamnioten*) zu den ältesten Monotremen der Secundär-Zeit. Dagegen sind die heute noch lebenden Monotremen (die »*Ornithostomen*«) durch Anpassung an ihre besondere Lebensweise vielfach modificirt und haben keine directe ancestrale Beziehung zu den übrigen Säugethieren; sie erscheinen als die letzten

Ausläufer einer ausgestorbenen Nebenlinie. Wir müssen daher bei der Beurtheilung dieser wichtigen australischen Ueberreste wohl unterscheiden zwischen den primären hereditiven und den secundären adaptiven Merkmalen, welche erst später durch Anpassung erworben wurden.

Hereditiv-Charactere der Monotremen, durch conservative Vererbung von den *Proreptilien* (oder *Protamnioten*) überkommen, sind folgende: 1) die Persistenz von selbstständigen Coracoid-Knochen am Schultergürtel; 2) die Persistenz des selbstständigen Episternum (der T-förmigen Interclavicula); 3) die Persistenz des Nahrungsdotters und demgemäss die discoidale Furchung der Eier; 4) die entsprechende Oviparie und die Bildung harter Pergamentschalen um die abgelegten Eier; 5) die Bildung und Lage der Hoden, vor den Nieren; 6) die Bildung und Lage des Penis, in einer Tasche der Kloakenwand; 7) die Duplicität der Oviducte, welche getrennt in den Sinus urogenitalis münden; 8) die permanente Kloakenbildung, indem der Sinus urogenitalis sich in den Mastdarm öffnet; 9) die primitive, reptilienähnliche Bildung des Gehirns, insbesondere der Mangel eines ausgebildeten Corpus callosum.

Generelle Adaptiv-Charactere der Monotremen, welche beim Uebergang von den *Proreptilien*-Ahnen zur Stammgruppe der *Promammalien* durch Anpassung erworben wurden, sind folgende: 1) die Bildung des Haarkleides und die damit verknüpfte eigenthümliche Umbildung der Hautdecke, namentlich reiche Entwicklung der acinösen Balgdrüsen und tubulösen Schweissdrüsen; 2) die locale Entwicklung dieser Hautdrüsen an der Bauchhaut und ihre Umbildung zu Milchdrüsen, sowie die Ausmündung derselben durch zahlreiche Milchgänge auf dem Mammarfelde; 3) die Bildung von Mammar-Taschen als ein paar lateralen Hautfalten nach aussen von dem Mammarfelde; 4) die Ausbildung einer Herzscheidewand, welche rechte und linke Herzhälfte vollständig trennt; 5) Obliteration des rechten Aortenbogens; 6) Trennung der einfachen Leibeshöhle in Brust- und Bauchhöhle durch Ausbildung eines vollständigen muskulösen, vom Nervus phrenicus innervirten Zwerchfells, in Folge dessen Veränderung der Athembewegungen; 7) Umbildung des Reptilien-Schädels in die besondere Form des Mammalien-Cranium, mit der eigenthümlichen Reduction des Kiefer-Apparates (insbesondere Verwandlung der paarigen Mandibular-Knochen, Umbildung des Quadratbeins in den Amboss, Verlust des freien Kieferstiels u. s. w.).

Specielle Adaptiv-Charactere der heute lebenden Monotremen, durch Anpassung an die besonderen Lebens-Verhältnisse der Ornithostomen entstanden, sind dagegen folgende: 1) der Mangel des Gebisses und die entsprechende schnabelähnliche Bildung der zahnlosen Kiefer (die rudimentären Dentine-zähne, welche beim jungen *Ornithorhynchus* unter den secundären Hornplatten der Kiefer liegen, beweisen, dass sie von bezahnten *Promammalien*, Multituberculaten, abstammen); 2) die einseitige Ausbildung des linken Ovarium, während das rechte verkümmert (ähnlich der convergenten Rückbildung bei den meisten Vögeln); 3) die Ausbildung der tubulösen Schweissdrüsen zu Milchdrüsen, während diese bei den übrigen Mammiferen sich aus acinösen Talgdrüsen entwickeln (bei den triassischen Promammalien wird die Milch wohl aus dem Secret beider Drüsen-Arten gemischt gewesen sein); 4) die Bildung des copulativen Reizorgans am Hinterfusse (Sporn und Sporndrüse der männlichen Ornithostomen, passend in eine entsprechende Grube am Fusse der Weibchen). Ausserdem sind natürlich die äusseren Eigenthümlichkeiten der beiden noch lebenden Gattungen als spätere Anpassungen an die besondere Lebensweise zu deuten.

Die connectente Position der Marsupialien.

Die phylogenetische Stellung der Marsupialien wird gegenwärtig noch vierfach verschieden gedeutet:

1) Die heute noch lebenden *Marsupialien* oder Metatherien (Didelphien) bilden eine besondere Subclassen der

Säugethiere, welche bezüglich ihrer allgemeinen Organisation zwischen den beiden anderen Unterklassen mitten inne steht; sie vermitteln auch phylogenetisch den Uebergang von den älteren *Monotremen* zu den jüngeren *Placentalien*; 2) die Marsupialien stehen durch ihre niedere Organisation, insbesondere Mangel der Placenta und geringe Gehirn-Entwicklung, näher den Monotremen als den Placentalien; sie müssen mit ersteren als »*Implacentalia*« vereinigt und den letzteren gegenübergestellt werden; 3) Die Marsupialien stehen umgekehrt in wichtigen Eigenthümlichkeiten (Viviparie, Rückbildung des Nahrungsdotters und des Schultergürtels, Ausbildung der Milchzitzen und des Perineum) den Placentalien näher als den Monotremen; sie müssen daher mit den ersteren als Zitzenhiere (*Mastophora*) vereinigt und den letzteren (als »Zitzenlosen« *Amasta*) gegenübergestellt werden; 4) Die Marsupialien bilden keine einheitliche Subclassen, sondern sind nach der mannichfaltigen Ausbildung ihres Gebisses und ihrer Körperform in einzelne Ordnungen aufzulösen, welche sich den entsprechenden ähnlichen Ordnungen der Placentalien anschliessen; die ersteren sind die specialisirten Vorstufen der letzteren: aus den Beutelraubthieren (*Creophaga*) sind die placentalen Raubthiere (*Carnivora*) hervorgegangen, aus den Beutelnagethieren (*Rhizophaga*) die placentalen Nagethiere (*Rodentia*), aus den Beutelnattern (*Didelphida*) die placentalen Herrenthiere (*Primates*) u. s. w.

Unter diesen vier verschiedenen Auffassungen der Marsupialien-Position halte ich die erste für die naturgemässeste; denn sie giebt ebensowohl den zahlreichen morphologischen Eigenthümlichkeiten Ausdruck, welche diese Subclassen von den beiden anderen Unterklassen der Mammalien trennen; als sie zugleich andererseits die wichtige Zwischenstellung kennzeichnet, welche die Beutelhieren als connectente Gruppe zwischen den älteren Monotremen und den jüngeren Placentalien einnehmen — und zwar ebensowohl in phylogenetischer als in vergleichend-anatomischer und ontogenetischer Beziehung. Wir müssen annehmen, dass sich die *Metatherien* während des mesozoischen Zeitalters (— spätestens in der Jura-Periode, vielleicht schon in der Trias-Zeit —) aus einem Zweige der *Prototherien* (den Promammalien) entwickelt haben, und dass später (während der Kreidezeit) aus einem oder mehreren Zweigen der Marsupialien die *Epitherien* oder Placentalien entstanden sind. Leider sind die wichtigen cretassischen Säugethierreste nur äusserst spärlich erhalten, und auch von vielen jurassischen können wir nicht sicher sagen, ob sie Monotremen oder Marsupialien angehören.

Jedenfalls ist es für das historische Verständniss der Säugethier-Classe — und insbesondere auch unseres eigenen Stammbaums — wichtig und nützlich, die Dreitheilung derselben, die schon 1818 durch BLAINVILLE eingeführt wurde, beizubehalten, sie ist ebenso logisch wie phylogenetisch gerechtfertigt. Wenn wir hingegen die Monotremen und Marsupialien als *Implacentalia* vereinigt den *Placentalia* gegenüberstellen, so ist das ebenso unzweckmässig, als wenn wir die lebendig gebärenden *Mastophora* (die vereinigten Metatherien und Epitherien) den eierlegenden *Amasta* (oder Prototherien) entgegensetzen. Gerade die vollständige Mittelstellung, welche die Marsupialien als connectente »Uebergangs-Gruppe« zwischen den parentalen Monotremen und den descendenten Placentalien einnehmen, verleiht ihnen ein hohes phylogenetisches Interesse. Dies ergibt sich klar, wenn wir die hereditiven Merkmale ihrer Organisation von den adaptiven möglichst scharf trennen.

Hereditiv-Characteren der Marsupialien, durch conservative Vererbung von den Monotremen (Promammalien) überkommen, sind folgende: 1) die einfache Bildung der dünnwandigen Allantois-Blase, ohne Gefässzotten; 2) die Duplicität der weiblichen Genitalien; 3) die Behaarung der Epidermis; 4) die Anlage des Beutels, durch Erweiterung der Mammartaschen; 5) die Ausbildung der Beutelknochen, zur Stütze des Beutels; 6) die charakteristische Bildung des Säugethier-Schädels, namentlich des Kiefer-Apparates; 7) die geringe quantitative und qualitative Entwicklung des Gehirns, namentlich des Corpus callosum.

Generelle Adaptiv-Charactere aller Marsupialien, neu erworbene Eigenschaften, welche ihrer Stammgruppe, den Monotremen, fehlten, und welche von ältesten Promarsupialien auf alle Glieder der Gruppe durch Vererbung übertragen wurden, sind folgende: 1) der Uebergang von der oviparen zur viviparen Gewohnheit, veranlasst durch längeres Verweilen der Eier im Uterus; 2) die damit verknüpfte Rückbildung des Nahrungsdotters der Eier und ihrer Schalen; 3) die damit zusammenhängende Abänderung der Eifurchung (Uebergang von der discoidalen partiellen zur inaequalen totalen Furchung) und der Gastrulation (Epigastrula); 4) die damit verbundene Umbildung der weiblichen Genitalien (Uebergang der ornithodelphen in die didelphe Form); 5) die Rückbildung des Sinus urogenitalis und Ausbildung des Perineum; 6) die damit verbundene Einmündung der Ureteren in die Harnblase und Ausbildung der männlichen Urethra; 7) die Ausbildung der Zitzen an den alveolären Milchdrüsen; 8) die Rückbildung der Coracoid-Knochen am Schultergürtel, ihre Verwachsung mit dem Schulterblatt; 9) die Rückbildung des selbstständigen Episternum.

Spezielle Adaptiv-Charactere der heutigen Marsupialien sind diejenigen Eigenthümlichkeiten, welche von den Beutelhieren im Laufe langer Zeiträume durch Anpassung an besondere Lebens-Verhältnisse allmählig erworben wurden; sie sind bei den älteren (mesozoischen) Vertretern der Subclassen wahrscheinlich nicht oder nur theilweise vorhanden gewesen. Als solche betrachten wir: 1) die hohe Ausbildung eines vollständigen Beutels behufs längerer Brutpflege; 2) die starke Ausbildung des Musculus cremaster an der Oberfläche der weiblichen Milchdrüse, behufs Compression derselben; 3) die Lageveränderung der Hoden, welche aus der Bauchhöhle in ein vor dem Penis gelegenes Scrotum hinabsteigen; 4) die Einwärtsbiegung des Unterkieferrandes, durch welche der eigenthümliche Hakenfortsatz des Kieferwinkels entsteht; 5) die mannichfaltige Ausbildung des Gebisses in den einzelnen Ordnungen der Marsupialien, entsprechend ihrer verschiedenen Nahrung; 6) die entsprechend mannichfaltige, in Correlation dazu stehende Umbildung der Gliedmaassen und ihres Skeletes; diese letztere liefert eine Fülle schöner Beispiele für die »Vererbung erworbener Eigenschaften«.

Als Ganzes betrachtet, ist die australische Marsupialien-Fauna überhaupt eine reiche Quelle von schlagenden Beweisen zu Gunsten des Transformismus. Die früher oft geäußerte Ansicht, dass sie durch Degeneration aus höheren Mammalien-Formen entstanden sei, und dass die Ursache dieser Rückbildung in den beschränkten und dürftigen Lebensbedingungen des australischen Continents zu suchen sei, ist nicht mehr haltbar. Vielmehr müssen wir auf Grund der vergleichenden Morphologie, Paläontologie und Chorologie annehmen, dass die australische Region seit der Kreidezeit durch tiefe Meeresstrassen von dem benachbarten südindischen Continent geschieden und gegen die Einwanderung der Placentalien geschützt war. In dieser Abgeschlossenheit erhielt sich die mesozoische Beutelhier-Fauna, die auch noch in der Tertiär-Zeit weit über die Erde verbreitet war. Während dieselbe in Asien, Europa und Nordamerika im Kampfe um's Dasein mit den stärkeren Placentalthieren unterlag und austarb, fand sie in Australien ein stilles Asyl, in welchem sie sich, bei zäher Vererbung des inneren Körperbaues, äusserlich vielfach differenziren und mannichfachen Existenz-Bedingungen anpassen konnte. Einen selbstständigen, eigenartig entwickelten Zweig der früher kosmopolitisch verbreiteten Marsupialien-Fauna bildet die Familie der Didelphiden von Südamerika; sie ist erst später (— wohl gegen Ende der Tertiär-Zeit —) von Nordamerika, bezüglich von Asien, eingewandert. Während der älteren und mittleren Tertiär-Zeit war Südamerika (oder Austro-Columbia) noch ebenso ein insularer Continent, wie Australien; beide waren damals von dem übrigen Festlande, der Arctogaea, völlig getrennt.

Die circumscriphte Position der Placentalien.

Die phylogenetische Beurtheilung der Placentalien und ihres Verhältnisses zu den parentalen Marsupialien ist ein sehr schwieriges und zugleich so wichtiges Problem, dass wir hier, im Anschluss an die vorhergehende Beurtheilung der beiden anderen Subclassen der Säugethiere, einige kritische Bemerkungen anfügen wollen. Darüber, dass diese jüngste und höchstentwickelte Subclassen sich hoch über die beiden anderen erhebt und durch mehrfache wichtige Eigenthümlichkeiten von ihnen geschieden ist, besteht heute unter den Zoologen Einstimmigkeit; dagegen gehen die Ansichten derselben noch darüber weit auseinander, wie die Entstehung der Placentalien aus den Implacentalien aufzufassen, und wie demgemäss die Beziehungen ihrer Ordnungen zu deuten sind. Folgende Anschauungen darüber dürften die wichtigsten sein: 1) Die Placentalien bilden eine circumscriphte zusammenhängende Subclassen, welche monophyletisch — wahrscheinlich während der Kreidezeit — aus einer Gruppe der Marsupialien entstanden ist. 2) Die Subclassen der Epitherien hat sich aus derjenigen der Metatherien diphyletisch entwickelt, indem einerseits bei fleischfressenden, andererseits bei pflanzenfressenden Beuteltieren (unabhängig in beiden Gruppen) die Umbildung der Allantois zur Placenta sich vollzogen hat. 3) Die Monodelphien sind aus den Didelphien polyphyletisch hervorgegangen; die Bildung von Gefässzotten der Allantois hat wiederholt in verschiedenen Gruppen der Metatherien stattgefunden; die einzelnen Ordnungen der Placentalthiere (Carnivoren, Insectivoren, Rodentien, Ungulaten) sind aus entsprechenden, mit ähnlichem Gebiss versehenen Ordnungen der Beuteltiere entstanden (Creophagen, Entomophagen, Rhizophagen, Barypoden etc.). 4) Die Placentalien besitzen gar keine directen phylogenetischen Beziehungen zu den Marsupialien; beide Subclassen sind unabhängig von einander aus zwei verschiedenen Gruppen der Monotremen hervorgegangen.

Diese letztere Hypothese hat neuerdings viel Anklang gewonnen; danach würden die vielen wichtigen Uebereinstimmungen im Bau der Metatherien und Epitherien (Schultergürtel, Rückbildung des Nahrungsdotters, Viviparie) durch Convergenz zu erklären sein. Allein hierbei wird übersehen, dass die weite Kluft zwischen den Monotremen und den Placentalien jedenfalls durch eine connectente Uebergangsguppe ausgefüllt werden muss; und die verbindenden Charactere dieser Mittelgruppe, die wir hypothetisch durch die vergleichende Anatomie und Ontogenie construiren können, würden ganz dieselben sein, die wir thatsächlich in der scharfen allgemeinen Definition der Marsupialien bereits vorfinden (vergl. oben S. XX). Selbst der eigenthümliche »Beutel«, welcher den »Beuteltieren« den Namen gegeben hat, bildet für diese Auffassung kein Hinderniss mehr, seitdem in neuester Zeit die embryonalen »Marsupial-Falten« an der Bauchhaut vieler Placentalthiere als Rudimente von wahren Beutelbildungen (bezüglich von Mammartaschen) ihrer Ahnen erkannt sind.

Die grosse und unüberwindliche Schwierigkeit für eine definitive Entscheidung jener wichtigen Fragen liegt in unserer Unkenntniss der zahlreichen ausgestorbenen Zwischenformen; die meisten älteren Säugethiere haben uns keine fossilen Reste hinterlassen. Aber auch von denjenigen, deren Zähne wir versteinert in der Trias, Jura und Kreide, sowie in den ältesten Tertiär-Formationen vorfinden, kennen wir fast bloss diese Zähne; von dem charakteristischen Bau ihres Weichkörpers erfahren wir Nichts. Aus Gründen der vergleichenden Anatomie, Physiologie und Ontogenie scheint unter den angeführten Hypothesen die erste am meisten für sich zu haben, diejenige, dass die eigenthümliche Umbildung der Allantois zur Placenta sich nur einmal vollzogen hat und dass also die circumscriphte Position der Placentalien monophyletisch zu erklären ist. Dafür spricht auch die paläontologische Thatsache, dass die scharfen Grenzen zwischen

den Hauptstämmen der Placentalien (— Ungulaten, Carnivoren, Primaten —) sich um so mehr verwischen, je weiter wir in den tiefsten Tertiär-Schichten auf ihre ältesten Ahnen zurückgehen.

Hereditiv-Characterere der Placentalien, welche sie von den parentalen Didelphien durch Vererbung überkommen haben, sind folgende: 1) die Beschaffenheit der kleinen holoblastischen Eier, welche den Nahrungsdotter durch Rückbildung verloren haben und sich im Uterus entwickeln; 2) die damit verknüpfte eigenthümliche Form der Gastrulation (Bildung der Epigastrula, mit nachfolgendem Blastodiscus); 3) die Trennung des Urogenitalsystems vom Mastdarm (Mangel der Kloake); 4) die Zitzenbildung der Milchdrüsen; 5) der Mangel des selbstständigen Coracoid und Episternum.

Generelle Adaptiv-Characterere der Placentalien, d. h. solche Eigenschaften, welche allen Thieren dieser Subclassen zukommen, und welche bei deren Entstehung aus den Marsupialien durch Anpassung erworben wurden, sind eigentlich nur in der Placentabildung selbst zu finden. Denn alle anderen Eigenthümlichkeiten, durch welche sonst noch die zahlreichen Ordnungen der Placentalien sich auszeichnen, finden sich nur bei einem Theile dieser Subclassen und können nicht zu deren allgemeiner Charakteristik verwendet werden. Um so wichtiger sind dieselben zur Unterscheidung ihrer einzelnen Ordnungen.

Specielle Adaptiv-Characterere der Placentalien, welche demgemäss für die schwierige Classification derselben zunächst zu verwenden sind, finden sich vor Allem in der mannichfaltigen Umbildung des Gebisses einerseits, der Gliedmaassen andererseits. Die enge Correlation, welche zwischen diesen beiden Organen bei den Säugethieren so auffallend hervortritt, wurde schon vor der älteren Morphologie im Beginne unseres Jahrhunderts erkannt und mit Recht besonders betont. In den geistreichen morphologischen Betrachtungen von GOETHE und LAMARCK, von CUVIER und JOHANNES MÜLLER ist die Wechselwirkung der beiden grossen »Bildungstrieb«, welche jener Correlation zu Grunde liegt, eingehend erörtert: einerseits der conservative Trieb der Specification, andererseits der progressive Trieb der Metamorphose; ersterer fällt mit der Vererbung, letzterer mit der Anpassung zusammen.

In der That giebt es kaum einleuchtendere Beispiele für die conservative Macht der Vererbung einerseits, für die progressive Wirkung der Anpassung andererseits, als sie in der vergleichenden Morphologie und Physiologie der Gliedmaassen und des Gebisses der Säugethiere zu finden sind. Dabei ist noch besonders lehrreich der Parallelismus in der Umbildung der Organe, welche in den beiden Subclassen der Placentalien und Marsupialien sich analog vollzogen hat. Diese Analogie steigert sich sowohl in Bezug auf die ganze äussere Körperform, als auf die Gestaltung der einzelnen Organe in vielen Fällen zu einer mimetischen Convergenz; zwei analoge Formen können bis zur Verwechslung ähnlich werden. So sind namentlich die Gliedmaassen durch Anpassung an springende Lebensweise analog differenzirt bei den Halmaturiden und Dipodinen, an kletterndes Baumleben bei den Phalangisten und Lemuriden, durch Ausbildung einer Flughaut bei Petaurista und Pteromys etc. Im Gebiss haben sich die Zähne analog differenzirt bei den fleischfressenden Dasyuriden und Carnivoren, bei den insectenfressenden Perameliden und Macrosceliden, bei den grasfressenden Poëphagen und Ungulaten, bei den nagenden Rhizophagen und Rodentien.

Je tiefer die vergleichende Morphologie in die Erkenntniss dieser Analogien zwischen Marsupialien und Placentalien eindringt, desto klarer überzeugt sie sich, wie dieselben der Anpassung an ähnliche Existenz-Bedingungen, an gleiche Lebensgewohnheiten und entsprechende Umbildung der Organe ihre Entstehung verdanken. Diese »Anpassung« im eigentlichsten Sinne kann aber nur dann stattfinden und als charakteristische Eigenschaft der »specialisirten« Form oder Formengruppe sich constant erhalten, wenn die »erworbenen Veränderungen« durch Vererbung von Generation zu Generation übertragen werden.

In diesem Sinne betrachtet, liefert gerade die Phylogenie der australischen Fauna eine Fülle von lehrreichen Beispielen für die progressive Vererbung; sie bilden ebenso viele indirecte Beweise gegen die Theorien von WEISMANN und WALLACE, wie andererseits werthvolle Zeugnisse für die Wahrheit der Descendenzlehre im Sinne von LAMARCK und DARWIN.

Uebersicht über die phylogenetische Stufenreihe der Vertebraten-Classen, ihre ausgestorbenen Stammgruppen und die lebenden Ueberreste derselben in Australien.

Classen der Wirbelthiere	Hypothetische Stammgruppe der Classe	Bekannte fossile Ueberreste der Stammgruppe	Connectente, in Australien noch lebende Vertreter der Stammgruppe
I. Acrania Erste Stufe ↓	1. Prospondylia <i>Provertebrata</i> Aelteste Wirbelthiere	(Acrania nicht fossil)	} Paramphioxus, Epigonichthys.
II. Cyclostoma Zweite Stufe ↓	2. Procraniota <i>Archicrania</i> Aelteste Schädelthiere	(Cyclostoma nicht fossil)	
III. Pisces Dritte Stufe ↓	3 A. Proselachii Aelteste Urfische	<i>Pleuracanthides</i> (Silurisch)	} Notidanus, Cestracion.
	3 B. Proganoides Aelteste Schmelzfische	<i>Acanthodini</i> (Silurisch)	
IV. Dipneusta Vierte Stufe ↓	4. Paladipneusta Aelteste Lungen- Wirbelthiere	<i>Phaneropleurida</i> (Devonisch)	Ceratodus.
V. Amphibia Fünfte Stufe ↓	5. Protamphibia (Stegocephala) Aelteste fünfzehige Wirbelthiere	<i>Branchiosauria</i> (Carbonisch)	
VI. Reptilia Sechste Stufe ↓	6. Protamniosa (Proreptilia) Aelteste Amnionthiere	<i>Palaehatteria</i> (Permisch)	Hatteria (Sphenodon).
VII. Mammalia VII A. <i>Prototheria</i> (Monotrema) Siebente Stufe ↓	7. Promammalia Aelteste Säugethiere	<i>Dromatherida</i> (Triassisch)	} Echidna, Ornithorhynchus.
VII B. <i>Metatheria</i> (Marsupialia) Achte Stufe ↓	8. Prodidelphia Aelteste Beutelthiere	<i>Amphitherida</i> (Jurassisch)	
VII C. <i>Epitheria</i> (Placentalia) Neunte Stufe	9. Placentarcha Aelteste Placentalthiere	? Cretassisch.	

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1893-1913

Band/Volume: [4_1](#)

Autor(en)/Author(s): Haeckel Ernst Heinr. Phil. Aug.

Artikel/Article: [Zur Phylogenie der australischen Fauna. I-XXIV](#)