

Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden

Unter Mitarbeit von über 600 bedeutenden Fachmännern herausgegeben von
Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Emil Abderhalden
Direktor des Physiologischen Institutes der Universität Halle a. d. Saale

Abt. IX, Methoden zur Erforschung der Leistungen des tierischen Organismus, Teil 3, Heft 2

Methoden der Vererbungsforschung

Heinrich Hugo Karny-Buitenzorg (Java):

Die Methoden der phylogenetischen (stammes- geschichtlichen) Forschung

Mit 40 Abbildungen.

Berlin N 24
Friedrichstraße 105 b

Urban & Schwarzenberg
1925

Wien I
Mahlerstraße 4

Methoden der Vererbungsforschung

Inhaltsübersicht:

Lieferung 116

Methoden der Konstitutionsforschung. Von Prof. Dr. J. Bauer-Wien.

Methoden zur Erforschung der Vererbung erworbener Eigenschaften. Methoden der experimentellen Variationsforschung. Von Prof. Dr. P. Kammerer-Wien.

Methoden der Vererbungsforschung beim Menschen. Von Prof. Dr. V. Haecker-Halle a. d. S.

Methoden der Familienforschung. Von Geh. Med.-Rat Prof. Dr. R. Sommer-Gießen.

Lieferung 177

Methoden der phylogenetischen (stammesgeschichtlichen) Forschung. Von Priv.-Doz. Dr. H. H. Kärny-Buitenzorg (Java).

In Vorbereitung

Allgemeine Methoden der Vererbungsforschung. Von Priv.-Doz. Dr. E. Witschi-Basel.

Wirbeltiere. Von Prof. Dr. H. Nachtsheim-Berlin.

Wirbellose: a) Protozoen und Verwandte. Von Priv.-Doz. Dr. V. Jollos-Berlin.

b) Crustaceen und Verwandte. Von Prof. Dr. R. Woltereck-Leipzig.

c) Schmetterlinge. Von Prof. Dr. H. Federley-Helsingfors.

Inhaltsverzeichnis und Sachregister zu Abt. IX, Teil 3

Den einzelnen Lieferungen ist weder ein Inhaltsverzeichnis noch ein Sachregister beigegeben; diese sind jeweils der letzten Lieferung eines Bandes angeschlossen.

Original-Einbanddecken (Halbfanz) können schon jetzt bestellt werden.

Genauen Aufschluß über Anlage und Einteilung des Gesamtwerkes gibt ein ausführlicher Prospekt, der durch jede Buchhandlung oder direkt vom Verlage kostenlos bezogen werden kann.

Die Methoden der phylogenetischen (stammesgeschichtlichen) Forschung.

Von **H. H. Karny**, Buitenzorg (Java).

(Mit 40 Abbildungen.)

„La Phylogénie sera, évidemment, toujours le but suprême de la Paléontologie, comme de toutes les autres branches de la Biologie.“ *L. Dollo* 1910.

EINLEITUNG.

Seit den ältesten Zeiten, seit der Mensch der Natur überhaupt denkend gegenübergetreten ist, fühlte er auch das Bedürfnis, die sich hier darbietende Formenmannigfaltigkeit irgendwie übersichtlich zu gruppieren und so in einem vom Menschengeniale geschaffenen System anzuordnen. Man fand, daß viele Formen in gewissen Merkmalen miteinander übereinstimmen und sich eben dadurch wiederum von anderen unterscheiden. Zunächst lag es natürlich nahe, als Grundlage für ein solches System die auffallendsten Merkmale zu wählen, z. B. bei den Tieren die Zahl der Beine, das Vorhandensein oder Fehlen von Flügeln usw. Es zeigte sich aber bald, daß auf diese Weise Lebewesen, die sich in allen anderen Merkmalen voneinander auffallend unterscheiden, zusammen in eine gemeinsame Gruppe gestellt werden müßten (z. B. nach dem letztgenannten Merkmale Fliegen und Vögel) und daß sie dadurch gleichzeitig von anderen losgerissen würden, mit denen sie im übrigen zweifellos mehr Übereinstimmung erkennen ließen. Man kam daher schon seit *Linné* allmählich davon ab, solche schematische Übersichten auf Grund eines einzigen oder weniger Merkmale herzustellen und sah bald die Aufgabe der Systematik in einer Heranziehung der Gesamtorganisation für die Zwecke der Einteilung. So stellte man den sogenannten künstlichen nunmehr die natürlichen Systeme gegenüber.

Freilich blieb es zunächst noch ungeklärt, wieso es überhaupt möglich sei, ein „natürliches“ System aufzustellen. Verdankte nämlich, wie man damals annahm, jede einzelne Species von Lebewesen ihr Dasein einem eigenen, besonderen Schöpfungsakt, so war von vornherein gar nicht einzusehen, warum so viele Formen

in den wesentlichen Punkten ihrer Organisation miteinander übereinstimmen und so viele gemeinsame Züge aufweisen sollten. Dieses Rätsel löste uns erst die *Deszendenz- oder Abstammungslehre*, welche — schon Jahrzehnte vorher von einzelnen, ihrer Zeit vorausseilenden Naturforschern gehant — doch erst durch *Darwins* Schriften zur allgemeinen Anerkennung gelangte. Diese Lehre, die besagt, daß alle Lebewesen von einer einzigen oder wenigen primitiven Urformen abstammen, ist heute keine Hypothese, keine Theorie mehr, sondern ein fest fundierter Lehrsatz, eine *Tatsache*, welche gegenwärtig die Grundlage aller biologischen Forschung bildet. Und damit ist auch die Systematik in ein neues Stadium getreten. Heute wissen wir, daß die Übereinstimmung oder Verschiedenheit in der Gesamtorganisation ein Ausdruck der näheren oder entfernteren Blutsverwandtschaft der verschiedenen Species ist, und so wird durch diese Erkenntnis auch die Systematik vor eine neue Aufgabe gestellt.

Wir können uns heute nicht mehr damit zufriedengeben, durch das System eine übersichtliche Gruppierung der Lebewesen zu erhalten — eine Forderung, der schließlich auch die künstlichen Systeme der Vergangenheit mehr oder weniger entsprachen — sondern wir verlangen heute vom System auch, daß es ein Ausdruck der größeren oder geringeren Blutsverwandtschaft sei und somit die Lebewesen so anordne, daß ihre stammesgeschichtliche Entwicklung möglichst deutlich zum Ausdruck kommt. Es ist klar, daß nur ein einziges System dieser Forderung wirklich entsprechen kann, daß es somit nur ein einziges natürliches System geben kann. Ebenso klar ist aber gleichzeitig, daß wir dieses natürliche System noch keineswegs erreicht haben, sondern daß es nur das ideale Ziel darstellt, dem alle Systematik zustrebt, um sich ihm allmählich immer mehr und mehr zu nähern — vielleicht ohne es jemals zu erreichen. Denn der Erreichung dieses Zieles stellen sich ganz gewaltige Hindernisse in den Weg. Ganz abgesehen davon, daß wir auch bei genauester, bis ins einzelne gehender Kenntnis des ganzen Stammbaumes der Lebewesen immer nur unter gewissen Zugeständnissen und nur bis zu einem gewissen Grade den dreidimensionalen Stammbaum auch in einem linearen System zum Ausdruck bringen könnten — ganz abgesehen davon sind wir gegenwärtig auch noch von einer derartig genauen Kenntnis der Phylogenie sehr weit entfernt. Es ist daher selbstverständlich, daß unser gegenwärtiges System absolut nichts Bleibendes darstellen kann, daß es nicht eine Art von starren, unveränderlichen Gesetzesparagraphen bildet, die für alle Zeiten in Geltung bleiben müssen. Vielmehr wird jede Änderung unserer phylogenetischen Kenntnisse auch eine Änderung des Systems als notwendige Folge nach sich ziehen. Gerade diese Veränderungen,

die doch nur ein Zeichen des Fortschrittes unserer Erkenntnis sind, haben die moderne Richtung bei gewissen Systematikern der alten Schule in Mißkredit gebracht. Allerdings für Leute, die nach starren, bleibenden Paragraphen ihre Species einordnen und nichts Neues dazulernen wollen, ist das moderne System nichts. Wie oft hört man von solcher Seite: Wozu das System ändern, es wird ja doch später immer wieder geändert! Das ist vielleicht richtig. Aber wenn die vorgenommene Änderung einer sicher begründeten phylogenetischen Erkenntnis entspringt, so ist zwar in Zukunft eine neue Änderung in anderen Einzelheiten freilich nicht ausgeschlossen; aber nie wieder wird das System zu alten, einmal widerlegten und abgetanen Anschauungen zurückkehren. Es gibt hier nur Veränderungen im Sinn einer Weiterentwicklung, niemals mehr eine Rückkehr zu früheren, veralteten Anschauungen! Es kann daher auch nicht genug betont und gefordert werden, „daß deszendenztheoretische Erfahrungen nur dann in der Systematik Verwertung finden sollen, wenn sie als hinlänglich begründet angesehen werden können. Bevor dies der Fall ist, diese Verwertung vornehmen, heißt in ganz überflüssiger Weise die Systematik zu einer schwankenden und die Zwecke der Orientierung ganz außer acht lassenden machen“ (*Wettstein*, 1898).

Bildet so die Kenntnis der Stammesgeschichte die Grundlage des natürlichen Systems, so ist es auch klar, daß jeder Systematiker notwendigerweise auch Phylogenie treiben muß, um die ihn beschäftigenden Formen in natürlicher Weise gruppieren zu können. Es ist verwunderlich, daß auch diese selbstverständliche Tatsache noch gegenwärtig mitunter auf Widerspruch stößt. So kann man manchmal auch jetzt noch hören, „daß sich der richtige Systematiker nicht um die Phylogenie zu kümmern habe. Er hat zu klassifizieren; erst sekundär kann er eine phylogenetische Spekulation einleiten“ (*Holdhaus* in: *Abel*, 1909). In diesem Satze spricht sich nur eine merkwürdige Verkennung der Grundlagen des modernen Systems aus. Wie die Systematik die Grundlage aller biologischen Wissenschaften bildet, so muß auch ihre Voraussetzung, die möglichst genaue Kenntnis der Phylogenie, als das höchste Ziel aller Zweige der Erforschung der Lebewesen gelten. Wir haben daher zahlreiche, diesen verschiedenen biologischen Disziplinen entsprechende Methoden, welche uns erst alle zusammen allmählich immer näher und näher dem angestrebten Ziele zuführen können.

Hatte man einmal die Deszendenz als sicher fundierte Tatsache erkannt und so die Überzeugung gewonnen, daß die in der Natur uns gegebenen Arten nicht als etwas dauernd und für alle Zeit Konstantes zu betrachten seien, so beschäftigte sich die weitere Naturforschung zunächst mit dem Problem, w a r u m die Formen eigentlich abändern und durch welche Ursachen sie allmählich

in andere Typen umgeprägt werden. Es wurden zur Beantwortung dieses Fragenkomplexes zunächst verschiedene *Deszendenzhypothesen* aufgestellt, wie die lamareckistische, selektionistische und mutationistische, und später ging man auch daran, diesen Problemen mit den Mitteln der experimentellen Forschung zu leibe zu rücken. Auf diese Weise bildete sich in neuester Zeit die Experimentalbiologie und Vererbungslehre heraus, die oft auch mit einem ganz zutreffenden Namen als *Genetik* bezeichnet wird. Es ist kein Zweifel, daß diese *causale* Erforschung der Deszendenzprobleme von fundamentaler Bedeutung für das Gesamtgebiet der Biologie ist, und daß sie uns sehr wertvolle Anhaltspunkte und Einblicke in das Werden der Organismenwelt gewährt. Sie hat vor allem die Gesetze der Vererbung zu erforschen und die Ursachen für eventuelle Veränderungen aufzuzeigen; sie hat zu entscheiden, welche der angeführten Deszendenzhypothesen die richtige ist, oder besser gesagt, welche von ihnen für den jeweils studierten Fall zutrifft.

Die *Phylogenetik* (und mit ihr jede natürliche Systematik) stellt sich dagegen eine andere Frage. Sie sucht nicht das „Warum“, sondern das „Wie“ der Deszendenz zu erforschen. Sie fragt sich nicht so sehr, welche (äußeren oder inneren) Ursachen für die Veränderung der Arten maßgebend sind, sondern innerhalb welcher Normen solche Veränderungen im Laufe der Phylogenie tatsächlich erfolgten, welche Regelmäßigkeiten hierbei festzustellen sind, kurz in welcher Weise der Stammbaum der Lebewelt sich entwickelt hat. Für diese *formale* Betrachtung der Phylogenie sind die wirkenden Ursachen zunächst mehr oder weniger gleichgültig, wenn auch nicht zu leugnen ist, daß auch die Phylogenetik der experimentellen Forschung sehr viel wertvolle Anregung verdankt. Hier handelt es sich aber vor allem darum, den Stammbaum der Organismen richtig zu rekonstruieren und den Grad ihrer näheren oder entfernteren Blutsverwandtschaft festzustellen. Dies ist nur möglich durch Erforschung der Gesetze, welchen die stammesgeschichtliche Entwicklung der Lebewesen folgt, da nur sie uns ein Mittel an die Hand geben, den formalen Verlauf dieser Entwicklung zu verfolgen.

Deszendenzgesetze.

In der Tat ist es der biologischen Forschung gelungen, gewisse Gesetzmäßigkeiten im phylogenetischen Werdegang der Lebewesen festzustellen, die es uns ermöglichen, auf den tatsächlichen Verlauf der Stammesgeschichte Rückschlüsse zu ziehen.

1. Das biogenetische Gesetz (*E. Haeckel*). Es hat sich in jenen Fällen, in denen wir über die Phylogenie einer Form

Näheres wissen, gezeigt, daß die wesentlichsten Etappen derselben in verkürzter Form auch in der individuellen Entwicklung des Einzelwesens wieder auftreten. Nur so wird es uns verständlich, daß der Weg, den die Ontogenie von der Eizelle bis zum fertig entwickelten Lebewesen zurücklegt, durchaus nicht immer der kürzeste ist, sondern daß auf früheren Entwicklungsstufen oft Organe angelegt werden, die niemals in Funktion treten oder doch vorher erst noch eine vollständige Umwandlung erfahren: es sind dies zweifellos Organe, die bei den einstigen Ahnenformen funktionell und lebenswichtig gewesen sein müssen. *Haeckel* hat diese Erfahrungstatsache geradezu als das Grundgesetz aller biologischen Entwicklung bezeichnet und kurz und prägnant formuliert: „Die Ontogenie ist eine verkürzte Wiederholung der Phylogenie.“ Es wird oft darauf hingewiesen, daß schon andere Naturforscher vor *Haeckel* dieses Gesetz ganz richtig erkannt hatten. Dabei ist aber nicht außer acht zu lassen, daß dieses Gesetz überhaupt so vollständig unserem natürlichen Denken entspricht, daß es eigentlich — mehr oder weniger unbewußt — schon in den ältesten Zeiten als richtig vorausgesetzt wurde. Berichtet uns doch schon *Herodot* von einem ägyptischen König, der die Ursprache der Menschheit feststellen wollte. Er bediente sich hierzu eines Experimentes, das die Richtigkeit des biogenetischen Gesetzes als Grundlage voraussetzte. Er ließ nämlich Säuglinge in einem abgeschlossenen Raum von Ammen, denen die Zunge herausgeschnitten worden war, aufziehen, so daß sie nie ein menschliches Wort zu hören bekamen. Das erste Wort, das sie dann lallten, war „bekkos“ und daraus wurde geschlossen, daß das Phrygische die Ursprache sein müsse, denn in dieser Sprache fand sich das angeführte Wort (in der Bedeutung „Brot“). Wenn wir auch heute über die Naivität dieses Experimentes lächeln mögen, so läßt es doch einen sehr richtigen Grundgedanken erkennen, nämlich die Voraussetzung von der Gültigkeit des biogenetischen Gesetzes. Und dieses Gesetz bildet ja auch heute noch die unentbehrliche Grundlage der ontogenetischen Methode der phylogenetischen Forschung. Ein ebenso unentbehrliches Fundament ist für die morphologische Methode

2. Das Irreversibilitätsgesetz (*L. Dollo*) oder das Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der stammesgeschichtlichen Entwicklung. *Dubois-Reymond* hat einmal in einem geistreichen naturphilosophischen Vortrage darauf hingewiesen, daß eine rückläufige Bewegung aller Atome des Weltalls unter anderem auch dazu führen müßte, daß ein Erwachsener sich allmählich in ein Kind umwandeln und schließlich in den Mutterleib verschwinden und sich dort zur Eizelle zurückbilden müßte. Dieser Gedankengang zeigt uns zugleich klar und deutlich, wie sehr die Vorstellung

von einer Umkehrung der ontogenetischen Entwicklung unserem natürlichen Denken widerspricht. Aber nicht nur in der Gesamtorganisation, sondern auch in jedem einzelnen Merkmale gibt es keine Rückkehr zu einem früheren ontogenetischen Stadium. Es ist zwar eine landläufige Redensart, daß man im Alter wieder ein Kind werde, aber bei genauer Betrachtung entspricht diese Behauptung durchaus nicht den Tatsachen. Die Rückbildung der geistigen Fähigkeiten im Altersblödsinn stellt keineswegs eine Rückkehr zur kindlichen, entwicklungsfähigen Psyche dar: das Kind lernt mit der Zeit sprechen und denken, aber bei hochgradiger Dementia senilis kann man zwar beides verlernen, lernt es aber nie wieder, wenn man auch noch so alt wird! Auch ist der Verlust der Zähne und die Rückbildung der Kieferknochen beim Greis durchaus nicht eine Rückkehr zum Stadium des Säuglings, in dessen entwicklungsfähigen Kiefern die Anlagen der künftigen Zähne sich bilden. So zeigt uns die ontogenetische Entwicklung klar und deutlich überall und ausnahmslos, daß bei ihr jede rückläufige Veränderung, jede Rückkehr zu einem früheren Stadium vollkommen ausgeschlossen ist. Wir müssen daher schon auf Grund des biogenetischen Gesetzes dasselbe auch für die Phylogenie voraussetzen. Mit dem Irreversibilitätsgesetz steht und fällt somit auch das biogenetische Grundgesetz. Um so bedeutungsvoller und beweisender erscheint mir die Tatsache, daß *Dollo* sein Gesetz keineswegs auf Grund theoretischer Ableitung aus dem biogenetischen Gesetz aufgestellt hat, sondern auf Grund von zahlreichen Beobachtungstatsachen auf induktivem Wege dahin gelangt ist. Und tatsächlich arbeitet „die Phylogenetik ja doch schon lange mit der von *Dollo* so glücklich präzisierten Arbeitshypothese und ich glaube nicht, daß es je ein ernster Forscher gewagt hätte, von einem blind gewordenen Höhlenbewohner wieder ein Tier mit gut entwickelten normalen Augen abzuleiten“ (*Handlirsch*, 1910). Tatsächlich würde ohne das *Dollosche* Gesetz jede Richtschnur für die stammesgeschichtliche Forschung abhanden kommen und jeder Versuch einer phylogenetischen Untersuchung wäre damit vollkommen illusorisch. Merkwürdigerweise gibt es aber auch heute noch einzelne Autoren, die zwar auf dem Standpunkte der Deszendenzlehre stehen, aber doch an der Richtigkeit des Irreversibilitätsgesetzes zweifeln. Ich werde darauf später noch im speziellen Teil zurückkommen und will daher hier sogleich in der Besprechung der Deszendenzgesetze fortfahren.

3. Das Gesetz der progressiven Reduktion der Variabilität (*D. Rosa*). Nach dem *Dolloschen* Gesetz kann ein Organ im Laufe der Phylogenie niemals mehr zu einem seiner früheren phylogenetischen Stadien zurückkehren und daher natürlich auch niemals mehr eine Ausbildung annehmen, die nur von jenem

früheren Stadium aus erreichbar wäre, aber nicht mehr von seinem gegenwärtigen. Somit werden die einem Organ offen stehenden Entwicklungsmöglichkeiten im Laufe der Phylogenie immer mehr und mehr eingeschränkt und vermindert, und da sich dies natürlich auf alle Organsysteme der betreffenden Formengruppe und ebenso auch auf ihre Gesamtorganisation bezieht, folgt daraus, daß die Möglichkeit von Veränderungen in dieser Formengruppe fortwährend abnehmen muß, daß der Bautypus immer konstanter und die Variabilität immer geringer wird, wie dies *Rosa* in seinem Gesetz ausgesprochen hat. Er betont dabei ausdrücklich: „Unter Variabilität habe ich die (phylogenetische) Umbildungsfähigkeit gemeint, wie sie bloß durch die Konstitution des Organismus bedingt ist. Eine Reduktion der Variabilität ist also eine durch innere Ursachen, d. h. durch die erreichte Organisation bedingte Verminderung oder Einschränkung der Umbildungsfähigkeit. Daß für den Begriff der Reduktion, wie ich ihn auffasse, nicht die Zahl, sondern die Größe der (möglichen oder reellen) Variationen maßgebend ist, ergibt sich aus diesen Erörterungen“. In vollständiger Übereinstimmung mit dem *Rosa*-schen Gesetze konstatiert denn auch *Williston* (1908): „A crescent phylum is more variable, more plastic than a long established one; that is, time is always an element in the fixation of characters and the limitation of variation“. Gemäß diesem Gesetz können wir ganz allgemein im Tier- und Pflanzenreich feststellen, daß sehr oft Merkmale oder Zahlenverhältnisse, welche bei einer niedrigen Gruppe individuell variabel sein können, bei höher stehenden fixiert werden und so mit der Zeit nicht nur einen Species-, sondern oft sogar einen Genus- oder Familiencharakter ausmachen können. Beispiele hierfür werde ich im speziellen Teile geben. Ist schließlich die Variabilität so stark reduziert, daß die weitere Entwicklung überhaupt nur mehr in einer einzigen Richtung erfolgen kann, so sprechen wir von *Orthogenese* (*Eimer*). „Orthogenese liegt folglich immer vor, wenn die Entwicklung, vorausgesetzt, daß sie sich realisieren muß, stets mit Notwendigkeit von einem indifferenten Zustand zu höherer Differenzierung fortschreitet, wenn die möglichen Variationsrichtungen durch die sukzessive Ausmerzung der anderen immer bestimmter werden, ohne daß ein Eingreifen der natürlichen Zuchtwahl notwendig würde.“ (*Rosa*, 1903.)

4. Das Gesetz des Unspezialisierten (*E. D. Cope*). Aus dem *Rosaschen* Gesetz ergibt sich, daß eine Formengruppe um so weniger imstande sein wird, sich neuen Faktoren anzupassen und sich unter ihrem Einfluß umzuprägen, je höher sie schon entwickelt und je extremer sie schon speziellen Lebensbedingungen angepaßt

ist; denn um so weiter ist ihre Reduktion der Variabilität schon vorgeschritten. Wird von einem derartig hoch entwickelten Organismus eine neue Anpassung verlangt, so kann er sie nicht mehr leisten; er bleibt entweder in seiner Entwicklung still stehen oder er geht zugrunde. Er ist ein starrer Automat geworden, der einen Endpunkt der Entwicklung darstellt. Niemals können daher hoch entwickelte, einseitig angepaßte oder weitgehend spezialisierte Formen den Ausgangspunkt für neue Typen bilden; vielmehr leiten sich letztere stets von weniger weit spezialisierten Formen ab. Auch dieses Gesetz wurde auf rein induktivem Wege (aus den Tatsachen der paläontologischen Forschung) abgeleitet und *Cope* konstatierte damit die Erfahrungstatsache, „that the highly developed, or specialized types of one geological period have not been the parents of the types of succeeding periods, but that the descent has been derived from the less specialized of preceding ages“. Dieser Erfahrungstatsache gemäß präzisierter *Williston* das allgemein gültige Gesetz: „New phyla arise from crescent phyla, never from decadent or even dominant ones.“ Demgemäß können wir sehr häufig feststellen, daß gerade die ältesten Typen schon ausgestorben oder im Aussterben begriffen und somit durch eine verhältnismäßig ganz geringe Artenzahl vertreten sind, während bedeutend jüngere, im Aufblühen begriffene an Formenzahl weitaus dominieren. Diese Tatsache, die sich aus allen größeren Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches durch Beispiele belegen läßt, steht in striktem Widerspruch mit der neuerlich aufgetauchten Theorie von „Age and Area“ (*Willis*), worauf ich bei Besprechung der biogeographischen Methode noch zurückkommen werde.

Ich mußte die kurze Darlegung dieser vier Deszendenzgesetze der speziellen Methodik vorausschicken, da sie die stammesgeschichtliche Entwicklung aller Lebewesen beherrschen und daher jede der im folgenden besprochenen Methoden diese Gesetze berücksichtigen muß, will sie nicht auf Irrwege und zu falschen Schlußfolgerungen geraten.

SPEZIELLER TEIL.

Ich habe schon vorhin betont, daß all die verschiedenen Forschungsrichtungen der biologischen Wissenschaften am Ausbau unserer phylogenetischen Erkenntnisse Anteil haben und daß daher zahlreiche, diesen verschiedenen Forschungsrichtungen entsprechende Methoden für die Phylogenetik Verwendung finden müssen. Dies soll aber ja nicht dahin aufgefaßt werden, man brauche nur ganz beliebig eine einzelne dieser Methoden herauszugreifen und könne dann aus ihr allein schon weittragende Schlüsse über die stammesgeschichtliche Entwicklung und neue phylogenetische Theorien ableiten. Ein solches Vorgehen wäre im Gegen-

teil von Grund aus verfehlt und gerade auf solche Einseitigkeit waren oft die folgenschwersten Irrtümer der phylogenetischen Forschung zurückzuführen. Vielmehr müssen in jedem Falle immer alle zur Verfügung stehenden Methoden, die uns über das betreffende fragliche Problem Auskunft geben können, herangezogen werden, und nur, was mit ihnen allen in Einklang steht, darf als gesicherte phylogenetische Erkenntnis angesehen werden. Von diesem Gesichtspunkt aus sind die verschiedenen Methoden stets zu betrachten: sie alle sind Wege zu demselben Ziele, und es ist somit nur dann das richtige Ziel erreicht, wenn wirklich alle Wege zu ihm hinführen. So nötig es daher zum besseren Verständnis ist, jede dieser Methoden einzeln der Reihe nach zu besprechen, so wenig wird es sich vermeiden lassen, immer wieder von dem Gebiet der einen Methode auf das der anderen hinzuweisen, weil eben alle zusammen berücksichtigt werden müssen und daher für die Erreichung des angestrebten Zieles alle miteinander stets in innigster, wechselseitiger Beziehung stehen.

I. Die paläontologische Methode.

Mit Recht sagt *Abel* (1914): „Nur historische Dokumente können uns über die Geschichte eines Volkes überzeugende Beweisstücke liefern, und das gleiche gilt für die Geschichte der Tierwelt.“ Diese historischen Dokumente sind für die Entwicklung des Tier- und Pflanzenlebens die uns erhaltenen Versteinerungen der Lebewesen früherer Erdperioden, mit denen uns die Paläontologie bekanntgemacht hat. Die Wichtigkeit dieser Forschungsrichtung für die Klarstellung der Phylogenie erhellt aus der einfachen Überlegung, daß wir die tatsächlichen Vorfahren der heute lebenden Arten im allgemeinen natürlich nicht unter den Lebewesen der Gegenwart suchen dürfen, sondern unter den ausgestorbenen Typen der Vergangenheit. Er wäre eine ganz falsche Voraussetzung, zu glauben, „daß der ganze Stammbaum in den heute lebenden Arten sich ausdrücken lassen muß“; vielmehr ist es den Tatsachen weitaus entsprechender, „anzunehmen, daß der größte Teil der heute lebenden Arten die jüngsten Verzweigungen des Stammes darstellen, deren Hauptäste wir nicht mehr kennen“ (*Wettstein* 1898). Eine Ausnahme werden vielleicht ganz junge Arten bilden können, deren Entstehung in einen so späten Zeitabschnitt fällt, daß wir sehr wohl annehmen können, die Stammform habe sich in dieser kurzen Zeit nicht mehr wesentlich verändert, sondern sei praktisch, d. h. für unsere Untersuchungsmethoden, gleich geblieben. So bin ich (gegenüber *Puschnig*, 1914) dafür eingetreten, daß nichts der Annahme im Wege steht, das rezente *Xiphidion fuscum* als die Stammform von *X. dorsale* zu betrachten. Aber immerhin muß daran festgehalten werden,

daß es sich in allen solchen Fällen nur um vereinzelte Ausnahmen handelt. Im allgemeinen werden wir die Stammformen der heute lebenden Tier- und Pflanzenwelt doch zumeist nur in dem von der Paläontologie erschlossenen Material wiederfinden können.

Könnte uns die paläontologische Forschung eine wirklich lückenlose Kenntnis aller ausgestorbenen Tier- und Pflanzenformen vermitteln, so würde sie allein klarerweise zu einer vollständigen Rekonstruktion des gesamten Stammbaumes der heutigen Lebewelt vollständig ausreichen. Aber leider ist die paläontologische Überlieferung durchaus nicht lückenlos, weder in qualitativer noch in quantitativer Hinsicht.

Qualitativ lassen die paläontologischen Funde viel zu wünschen übrig, weil uns in weitaus den meisten Fällen natürlich nur die Hartteile der ausgestorbenen Formen erhalten sind und wir für eine vollständige, ins Detail gehende Vergleichung begreiflicherweise auch die Anatomie der Weichteile studieren müßten. So aber sind wir diesbezüglich nur auf Rückschlüsse aus dem Skelettbau angewiesen. Am schlimmsten steht es daher um unsere Kenntnis bei Formen, die überhaupt kein Skelett besitzen, oder um solche, bei denen die Hartteile weniger charakteristische Merkmale bieten als die Anatomie der Weichteile. Am besten sind wir andererseits bei jenen Gruppen daran, die recht charakteristische Hartteile aufweisen, unter den Pflanzen also namentlich bei den Holzgewächsen, unter den Tieren einerseits bei den Insekten, deren Flügelgeäder allein uns oft schon so viel über die verwandtschaftlichen Beziehungen aussagt, daß wir auf die übrigen Teile mitunter sogar verzichten können, und andererseits bei den Wirbeltieren, deren wichtigste Organisationsmerkmale im Skelett zum Ausdruck kommen. So „sind uns in den Knochen und Zähnen der vorweltlichen Wirbeltiere so wertvolle und leicht lesbare historische Dokumente erhalten geblieben, daß wir einen tiefen Einblick in den Entwicklungsgang dieses großen Stammes gewinnen konnten, der sich fast mit jedem neuen Funde noch vertieft und erweitert“ (Abel, 1914).

Aber auch in quantitativer Hinsicht weist die paläontologische Überlieferung zahlreiche Lücken auf. Zunächst sei daran erinnert, daß große Teile der Erdrinde überhaupt noch nicht paläontologisch erforscht sind und daß andererseits in vielen Schichten die fossilen Überreste durch nachträgliche tektonische Vorgänge so vollständig zerstört wurden, daß wir sie überhaupt nicht mehr erkennen können. Da sich ferner die Sedimente mit ganz wenigen Ausnahmen aus aquatilen Ablagerungen gebildet haben, dürfen wir zunächst nur eine den anderen bisher genannten Umständen entsprechend mehr oder weniger vollständige Erhaltung der wasserbewohnenden Lebewesen erwarten. Reste von Landbewohnern können wir nur

in jenen ganz wenigen Fällen regelmäßig antreffen, in denen wir es, wie z. B. im Löß, mit äolischen Ablagerungen oder mit Einschlüssen in den Eisblöcken der Glacialperiode zu tun haben, während sich die Funde von landbewohnenden Lebewesen in aquatilen Ablagerungen auf jene Zufälle beschränken, wo ein solches entweder lebend ins Wasser geriet und dort unterging, oder wo die Leichen nachträglich durch große Fluten oder Überschwemmungen ins Wasser befördert wurden.

All die angeführten Einschränkungen zeigen uns deutlich, wie lückenhaft die uns zur Verfügung stehende paläontologische Überlieferung ist, und daß wir es eigentlich immer mehr oder weniger nur mit Zufallsfunden zu tun haben. Es sind uns also selbstverständlich aus jeder Periode keineswegs alle in derselben lebenden Formen erhalten, sondern nur ein verhältnismäßig kleiner Bruchteil derselben. Schon die einfachsten Prinzipien der Wahrscheinlichkeitsrechnung ergeben, daß es sich dabei natürlich zumeist um die häufigsten der damals lebenden Arten handeln muß, während uns die selteneren wohl in den meisten Fällen verloren gegangen sind. Die häufigsten Arten waren aber natürlich immer jene, welche an die Lebensbedingungen der damaligen Epoche am besten angepaßt waren, somit relativ hoch und einseitig spezialisierte Typen, die auf einen Wechsel der Lebensbedingungen nicht mehr adaptiv reagieren konnten, sondern dann aussterben mußten. Nach dem *Copeschen* Gesetz können wir in ihnen nicht die Stammformen der Lebewesen späterer Perioden erwarten. Diese müßten vielmehr damals noch verhältnismäßig wenig spezialisiert und daher den damaligen Lebensbedingungen noch nicht so gut angepaßt gewesen sein; daher waren sie zweifellos auch relativ seltener und werden sich deswegen also auch im allgemeinen nicht unter den erschlossenen Versteinerungen vorfinden.

Diesem ganz konsequenten und logischen Gedankengang stehen aber die phylogenetischen Ansichten *Steinmanns* diametral gegenüber, der den Versuch gemacht hat, die Formenkreise späterer Perioden von den hoch spezialisierten Typen der Vergangenheit, die uns am häufigsten fossil erhalten sind, abzuleiten. Was zunächst die Pflanzen anlangt, so geht *Steinmann* bei seinen phylogenetischen Ableitungen von der Voraussetzung aus, daß „Gestalt, Stellung und Aderungsart der Blattorgane“ ein beharrlicheres Merkmal darstellt als der Bau der Fortpflanzungsorgane. Demgemäß kommt er bei den Cormophyten zur Aufstellung von fünf Hauptreihen nach der Blattform, welche er für fünf phylogenetische Stammeslinien hält. Zu den „Spondylophylla“ rechnet er die Calamarien und Equisetaceen und leitet von diesen beiden Gruppen die Casuarinaeen und Gramineen ab. Seine zweite Hauptabteilung, die „Lepidophylla“, teilt er weiter in „Rhaphidophylla“ (Lepidodendren

und Coniferen) und in „Sphragidophylla“ (Sigillarien und „ihre xerophytischen Nachkommen, die dicotylen Cactaceen“!). Dann folgt als dritte Hauptgruppe die der „Pteridophylla“, welche die Filices, Pteridospermen und Dicotyledonen (mit Ausnahme der Cactaceen und Casuarinen) umfaßt. Die vierte Abteilung bilden die „Sclerophylla“, die eine einheitliche Stammeslinie von den Cycadeen über die Bennettiten zu den monocotylen Palmen darstellen sollen. Endlich hätten wir dann noch die „Desmophylla“, zu denen die Cordaiten und als deren Nachkommen die Pandanales, Yuccaceen, Dracaeneen und Agavoideen gestellt werden.

Es mag psychologisch begreiflich sein, wenn ein Paläontologe, dem fossil zumeist nur Blätter oder doch diese am besten und zahlreichsten erhalten sind, der Blattform eine weittragende Bedeutung beimißt; und wenn man bedenkt, daß in den verschiedenen Formationen immer dieselben Typen der Blattform — als Ausdruck von Anpassung an die gleichen Lebensbedingungen — wiederkehren, so mag ja die Versuchung zu einer phylogenetischen Verknüpfung nahe liegen. Aber *Steinmann* hätte eben bedenken müssen, daß die Paläontologie eben nur die Tatsache liefert, daß dieselben Blattformen sich immer wiederholen, aber keineswegs auch die von ihm aufgestellte Behauptung, daß die Blattform darum auch phylogenetisch konstant sein müsse. Hätte er nicht einseitig bloß aus paläontologischen Tatsachen unberechtigte Schlüsse gezogen, sondern auch die Erfahrungen der Ontogenie und Biologie unserer heute lebenden Pflanzenwelt mit berücksichtigt, so wäre er zweifellos zu dem Resultate gelangt, daß die Blattform etwas durchaus Veränderliches darstellt und oft nicht einmal beim selben Individuum, geschweige denn innerhalb größerer phylogenetischer Reihen konstant ist. Ich verweise hier nur auf die sehr häufige, auffallende Verschiedenheit von Keimblättern, Primärblättern und späteren Laubblättern, die wir an einem und demselben Individuum bei den verschiedensten Pflanzenarten feststellen können, auf die Verschiedenheit in der Ausbildung der Blätter je nach den äußeren Lebensverhältnissen, so z. B. namentlich auffallend der Unterschied zwischen Land- und Wasserblättern bei amphibischen Pflanzen, auf den cacteenartigen Habitus verschiedener Euphorbiaceen usw. Diese Beispiele ließen sich noch beliebig vermehren und zeigen deutlich, daß die Voraussetzung von *Steinmanns* Pflanzenphylogenie durchaus unrichtig ist und damit brechen zugleich natürlich alle seine weiteren Ableitungen als vollständig haltlos in sich selbst zusammen.

Ich übergehe *Steinmanns* Anschauungen über die Stammesgeschichte der niederen Tiere und wende mich sogleich seiner Phylogenie der Wirbeltiere zu. Ich werde später (bei Besprechung der ontogenetischen Methode) zeigen, daß wir allen Grund haben,

die Wirbeltiere mit den Manteltieren (Tunicaten) in nähere verwandtschaftliche Beziehung zu bringen. *Steinmann* ist aber da ganz anderer Ansicht. Der Besitz einer Chorda bei den Jugendformen der Manteltiere scheint ihm ganz belanglos. Vielmehr bringt er diese Gruppe mit den Weichtieren in Beziehung, bloß weil beide im erwachsenen Zustand eine Bildung aufweisen, die die Zoologie in beiden Fällen „Mantel“ nennt, obwohl wir heute wissen, daß dies in beiden Fällen etwas ganz Verschiedenes ist. Demgemäß erklärt er die Ascidien (eine Tunicatengruppe) direkt als Nachkommen der Rudisten oder Ammonoideen.

Aus welcher Wurzel sollen aber dann die Wirbeltiere abgeleitet werden? *Steinmann* meint: von Trilobiten, also echten, wenn auch primitiven Gliederfüßern (Arthropoden). So wäre also das alte Wort von *Geoffroy de St. Hilaire*, daß die Wirbeltiere auf den Rücken gelegte Arthropoden seien, wortwörtlich im phylogenetischen Sinne wieder zur Geltung gebracht! Ist es doch allgemein bekannt, daß bei den Arthropoden das Herz dorsal, das zentrale Nervensystem („Bauchmark“) ventral liegt, während bei den Wirbeltieren gerade umgekehrt das Herz auf der Bauchseite, das Zentralnervensystem („Rückenmark“) dagegen dorsal gelegen ist. Aber noch nicht genug damit! Die Arthropoden gehören bekanntlich zu den Protostiern, von denen wir aus der Embryologie wissen, daß bei ihnen der primäre Mund der Gastrula, der sogenannte Urmund, zur definitiven Mundöffnung wird. Die Wirbeltiere dagegen sind Deuterostomier, bei denen im Laufe der Ontogenie der Urmund zum After wird. Es entspricht also die Afteröffnung der Wirbeltiere dem Mund der Arthropoden und wir müßten demgemäß nach der *Steinmannschen* Ableitung annehmen, daß der Kopf der Trilobiten sich zum Afterende der Panzerfische umgebildet habe, während das Hinterleibsende der Gliederfüßer zum Kopf der Wirbeltiere wurde!!

Unter den Fischen betrachtet *Steinmann* die Panzerwelse als die direkten Abkömmlinge der Arthrodiren (siehe später), freilich ohne jeden anatomischen Beweisgrund und ohne das Vorhandensein irgendwelcher Zwischenformen, lediglich deswegen, weil beide Formengruppen einen Panzer haben — infolge Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen. *Steinmann* betont dabei ausdrücklich: „Es gibt bei dieser Art der Verknüpfung kaum eine umfangreichere Gruppe unter den Fischen, die im Laufe der Zeit erloschen wäre“. Diese Behauptung ist allerdings richtig; aber gerade dieser Umstand muß uns — wenn wir nur einmal die Bedeutung und Tragweite des *Copeschen* Gesetzes richtig erkannt haben — gegen derartige Ableitungen von vornherein äußerst skeptisch machen.

Unter den Vögeln werden die Laufvögel als getrennter Stamm betrachtet, der mit den übrigen nicht verwandt sein soll, sondern sich von hoch entwickelten Dinosauriern herleite. Daß diese Anschauung absolut unhaltbar ist, werde ich später im morphologischen Teile noch ausführlicher darlegen.

Am merkwürdigsten sieht es aber um die *Steinmannsche* Phylogenie der Säugetiere aus. *Steinmann* geht von der Tatsache aus, daß uns die heutigen Säugetierstämme in ihren Anfängen schon im Alttertiär vorliegen und behauptet, daß sie schon in dieser Zeit „nahezu ebenso selbständig und scharf voneinander getrennt dastehen, wie heute“ und „daß auch kein Fund aus dem Mesozoicum auf ein Zusammenfließen der Stämme nach einem oder auch nur einigen wenigen Ausgangsgruppen hinweist“. Daraus schließt er, daß die verschiedenen Säugetiergruppen auf ganz verschiedene Reptilstämme zurückzuführen seien, mit denen sie gewisse oberflächliche Ähnlichkeiten zeigen, nämlich die Delphine auf Ichthyosaurier, die Pottwale auf Plesiosaurier, die Bartenwale auf Pythonomorphen, die Fledermäuse auf Pterosaurier, die Gürteltiere auf Schildkröten, die Rinder auf Triceratops und seine Verwandten. Tatsächlich handelt es sich in allen diesen Fällen um Formengruppen, die an ähnliche oder gleiche Lebensbedingungen angepaßt waren und daher infolge dieser Anpassung gewisse gemeinsame Züge aufweisen. Von einer näheren anatomischen Übereinstimmung kann aber keine Rede sein, und selbst in den Anpassungsmerkmalen allein zeigen sich schon so viele wesentliche Unterschiede, daß wir diese bei gleicher Lebensweise gerade nur durch *v e r s c h i e d e n e* Abstammung erklären können. Ich will dies für die angeführten Beispiele kurz darlegen, wobei ich es allerdings für überflüssig halte, detaillierter auf eine Widerlegung der eigenartigen *Steinmannschen* Anschauungen einzugehen. Das im folgenden Angeführte wird allein schon genügen, um ihre völlige Unhaltbarkeit zu zeigen.

Die drei Gruppen der Wale sollen also aus ganz verschiedenen Stämmen herzuleiten sein. Wie stimmt es damit aber überein, daß *Steinmann* selber die Archaeoceti (Urwale), die ja gerade die ältesten Vertreter der Wale sind, als eine „abweichende Gruppe“ bezeichnet, „die den Pottwalen am nächsten stehen dürften“, und daß er andererseits gleichzeitig auf ihre weitgehende Ähnlichkeit mit Squalodon hinweist, den er einen primitiven Delphin nennt. Wenn Delphine und Pottwale ganz verschiedenen Stammreihen angehören, in welche der beiden sind denn dann eigentlich die Archaeoceten zu stellen? Freilich ist vielleicht die Stammesgeschichte der Delphine noch nicht vollständig aufgeheilt; aber wenn man sie — wie *Steinmann* — mit Squalodon in Beziehung setzt, dann muß man auch ihre Verwandtschaft mit den übrigen Walen unbedingt zugeben.

Alle Wale haben eine h o r i z o n t a l e, skelettlose Schwanzflosse und die Hinterextremitäten sind bei ihnen funktionslos geworden und im Laufe der Phylogenie durch Rückbildung verloren gegangen. Dadurch unterscheiden die Wale sich wesentlich von allen drei Reptilgruppen, die *Steinmann* als ihre Ahnen geltend machen will. Bei den Plesiosauriern waren die Hinterflossen mächtig entwickelt und stellten zweifellos ein wichtiges Lokomotionsorgan dar. Wie hätte dieses Organ bei Beibehaltung derselben freischwimmenden Lebensweise im Laufe der Weiterentwicklung verloren gehen können? Und wo sind die vermittelnden Zwischenformen, die doch *Steinmann* in erster Linie vorzubringen verpflichtet wäre, da er doch gerade wegen des angeblichen Mangels von Zwischenformen zwischen den verschiedenen Säugergruppen dazu gelangt ist, sie von ganz verschiedenen Reptilien herzuleiten. Wie konnte es kommen, daß der auffallend lange Hals der Plesiosaurier, der mehr als zehn Halswirbel besitzt, zu dem extrem kurzen, äußerlich gar nicht mehr erkennbaren Hals der Wale mit seinen weitgehenden Wirbelverwachsungen umgebildet worden wäre — und das noch dazu bei Beibehaltung derselben Lebensweise!

Die Ichthyosaurier sind durch kleinere, aber doch als Steuerorgane funktionelle Hinterflossen ausgezeichnet und durch eine große, vertikale Schwanzflosse, deren Unterrand durch die abgelenkte Schwanzwirbelsäule gestützt war. Wie hätte sich aus dieser, die doch zweifellos das wichtigste Fortbewegungsorgan sowohl bei den Ichthyosauriern wie auch bei den Walen bildet, eine wagrechte Flosse mit reduzierter Wirbelsäule herausbilden können? Hat sie sich vielleicht im Laufe der Phylogenie allmählich um ihre Achse gedreht? Oder ist sie vielleicht erst rückgebildet und dann nachträglich durch eine neue, wagrechte Flosse ersetzt worden? Und wo sind hier die Zwischenformen?

Die Pythonomorphen verdanken ihren Namen ihrem auffallend langgestreckten, fast schlangenähnlichen Körper. Bei ihrer Fortbewegung spielten zweifellos seitlich ausbiegende, schlängelnde Bewegungen des Körpers und namentlich des Schwanzes eine sehr wichtige Rolle. Und von diesen Tieren sollen die plumpen, massigen Kolosse der Bartenwale abstammen! Bei den Pythonomorphen hatten die Schwanzwirbel mächtige mediane Fortsätze nach oben und unten und der Schwanz war sicherlich von einem medianen Flossensaum umgeben und bildete ein wichtiges Fortbewegungsorgan. Wie hätte es hier jemals zu der total anderen, wagrechten Schwanzflosse der Wale kommen können? Und wie hätten die Hinterextremitäten reduziert werden können, wo sie doch bei Pythonomorphen ungefähr ebensogut ausgebildet waren wie die Vorderflossen und sicher eine wichtige Funktion bei der Bewegung hatten.

Wenn man die zeitliche Aufeinanderfolge der Pterosaurierstämme einer näheren Betrachtung unterzieht, so fragt man sich wirklich, wie jemand auf die Idee kommen kann, von ihnen die Fledermäuse abzuleiten. Die ältesten Formen haben einen verhältnismäßig kurzen Kopf mit bezahnten Kiefern und breite, kurze Flügel; die jüngsten einen außerordentlich langen Kopf mit schnabelförmigen, zahnlosen Kiefern, und sehr lange und schmale, außerordentlich hoch entwickelte Flügel. Wie kann man da von ihnen die Fledermäuse mit ihrem verhältnismäßig kurzen Kopf, vollständigem Gebiß und ihren Flatterflügeln ableiten? Aber ganz abgesehen davon, wie ist es auch nur denkbar, daß von einem hochspezialisierten Pterosaurierflügel, der in seinem Extrem schon einen vollkommenen Anpassungstypus darstellt, bei dem aber nur der letzte (vierte) Finger verlängert ist und die Flughaut trägt, während die übrigen frei waren und Krallen besaßen, daß von einem solchen Typus der Fledermausflügel abgeleitet werden könnte, bei dem auch die anderen Finger verlängert und in die Flughaut einbezogen sind? Schließlich sei von vielen anderen Bedenken nur noch eines hervorgehoben, nämlich die Art und Weise der Stützung des Uropatagiums, das ist der Teil der Flughaut zwischen Hinterbeinen und Schwanz. Dieser Teil bedarf auch einer Stütze und hat sie auch bei beiden Formen; aber bei den Pterosauriern wird diese Stütze durch die letzte Zehe gebildet, bei den Fledermäusen durch den *Calcar calcanei*, also einen Fußwurzelknochen. Wie wäre es denkbar, daß plötzlich ein Fußwurzelknochen als Stütze herangezogen wird, wenn bei den angeblichen Vorfahren ohnehin schon eine vollständig ausreichende Stütze durch die fünfte Zehe gebildet war?

Bei den Schildkröten wird der Knochenpanzer des Rückens durch die verbreiterten Rippen gebildet. Wohl besitzen auch die Gürteltiere einen Knochenpanzer, aber unter demselben liegen normale Rippen. Wenn wir also hier eine Abstammung annehmen wollten, so hätte das zur Voraussetzung, daß die den Panzer bildenden Knochen der Schildkröten sich wieder zu ihrer normalen Form zurückgebildet hätten und darüber ein neuer Panzer durch Hautverknöcherungen entstanden wäre. Dann fällt aber damit auch die einzige, oberflächliche Ähnlichkeit zwischen den beiden Gruppen und eine derartige Ableitung ist dadurch *ad absurdum* geführt. Und wie können wir von den vollständig zahnlosen Schildkröten, deren Kiefer mit einer Hornscheide versehen sind, die bezahnten Gürteltiere ableiten, um so mehr, da doch auch bei letzteren die Zähne deutlich in Rückbildung begriffen, also wenigstens teilweise funktionslos sind (besonders bei *Stegotherium*).

Ebenso wird die Ableitung der Boviden von *Triceratops* einzig und allein nur durch den Besitz von Hornfortsätzen am

Köpfe nahegelegt. Diese Fortsätze waren aber bei der genannten Dinosauriergattung mächtige Knochenzapfen und müßten daher beim Übergang zu den Rindern zu viel kürzeren Zapfen, die die aus Hornmasse bestehenden Hörner tragen, rückgebildet worden sein. Warum aber, wo sie doch bei beiden Formen gewiß nicht funktionslos sind?! Und was ist aus dem mächtigen Nackenschild von *Triceratops* geworden, der doch auch den Rindern sicherlich einen willkommenen Schutz gegen so furchtbare Raubtiere wie *Machairodus* und *Smilodon* geboten hätte? Ich werde im morphologischen Teil noch auf die ganz eigentümliche und einzig dastehende Beckenform von *Triceratops* zu sprechen kommen, aus der uns *Dollo* den Beweis erbracht hat, daß diese Gattung von bipeden Formen abstammen muß. Was ist aus diesem Becken bei einer angeblichen Weiterentwicklung geworden und wie kommen die Boviden wieder zu einem normalen Becken??

Ich habe hier nur einige besonders auffällige Punkte herausgegriffen; aber damit ist wohl schon zur Genüge dargetan, daß die *Steinmannschen* Anschauungen vollständig unhaltbar sind und jeder Begründung entbehren. Sein Hauptfehler war, daß er das *Copesche* Gesetz ganz außer acht gelassen hat und auf Grund oberflächlicher, rein äußerlicher Ähnlichkeiten im Körperbau Rückschlüsse auf Stammesverwandtschaft gezogen hat, wo nur eine Anpassung an ähnliche Lebensverhältnisse vorliegt und gewichtige anatomische Gründe gegen eine solche Verknüpfung sprechen. Hier vermissen wir tatsächlich jedwede Zwischenform, während *Steinmann* behauptet, daß dies bei der Verknüpfung der Säugetiere untereinander der Fall wäre. Und wie kann man sich ohne jeden triftigen Beweisgrund zu solchen gezwungenen Theorien versteigen, wo doch sicherlich auch *Steinmann* zugeben wird, daß die angeführten aberranten Reptilformen aus ganz normalen, landbewohnenden Formen durch Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse entstanden sind. Selbstverständlich war dann auch eine gleichartige Anpassung den Säugetierstämmen möglich, was uns die einfachste und natürlichste Erklärung für all diese Tatsachen gibt.

Wir haben eben in den meisten fossil erhaltenen Tier- und Pflanzenstämmen früherer Erdperioden, namentlich in den arten- und individuenreichen, nicht die direkten Vorläufer unserer heutigen Fauna und Flora zu suchen. Wenn wir uns das *Copesche* Gesetz und die große Zufälligkeit der Erhaltung fossiler Reste vor Augen halten, so ist es eigentlich zu verwundern, daß uns trotzdem die Paläontologie schon sehr wertvolle Einblicke in die Stammesgeschichte gewährt hat. Tatsächlich sind wir über die Phylogenie einer ganzen Anzahl größerer Gruppen in groben Umrissen schon ziemlich gut auf Grund des fossilen Materials orientiert.

Die Paläobotanik hat uns einige heute gänzlich erloschene Formenreihen kennen gelehrt, die den vermittelnden Übergang zwischen verschiedenen, gegenwärtig durch eine weite Kluft voneinander getrennten Gruppen bilden. Während unter den heute lebenden Pflanzen beispielsweise die Farne (Pteridophyten) von den primitiveren Blütenpflanzen (Gymnospermen) so scharf gesondert und durch keinerlei Übergänge mit ihnen verbunden sind, so daß hier die alte Botanik die Trennungslinie zwischen ihren beiden Hauptgruppen des Pflanzenreiches, den Cryptogamen und Phanerogamen, gezogen hat, wissen wir jetzt aus dem Studium der fossilen Reste, daß im Paläozoicum eine Pflanzengruppe reichlich vertreten war, die gewissen Farnen noch so nahe stand, daß die meisten hierhergehörigen Formen in früherer Zeit direkt in die rezente Farngruppe der Marattiaceen eingereiht wurden. Sie stimmen tatsächlich mit den eusporangiaten Farnen im Bau und in der Gestalt der Trophophylle, im Bau der Mikrosporangien und Mikrosporophylle noch sehr gut überein, während sie sich im sekundären Dickenwachstum des Stammes und in den samenähnlichen Makrosporangien schon auffallend stark den relativ ursprünglichsten Gymnospermen, den Cycadinen, nähern. So zeigen sie uns zweifellos den Weg, auf dem sich die Gymnospermen aus den Pteridophyten herausgebildet haben, und wurden daher mit dem recht treffenden Namen Cycadofilicinae bezeichnet.

Aber auch im Mesozoicum haben wir eine interessante Pflanzengruppe kennen gelernt, die zwischen verschiedenen rezenten Gruppen ein vermittelndes Bindeglied darstellt: die Bennettitinae weisen einerseits noch manche auffallende Übereinstimmung mit den Cycadofilicinen auf, so namentlich im Bau der wedelähnlichen Staubblätter (♂) und im Besitz vollkommen farnartiger Spreuschuppen — ein Merkmal, durch das sie sich sogar als primitiver erweisen als die Cycadinae. Andererseits unterscheiden sie sich von letzteren durch die weitgehende Reduktion der fertilen Fruchtblätter (♀), welche einen ein einziges Ovulum tragenden Stiel darstellen. In dieser Hinsicht nähern sie sich den übrigen Gymnospermen. Endlich sind bei ihnen die Fortpflanzungsorgane schon in einer Art und Weise gebaut und angeordnet, daß wir sehr an die Blüten der Angiospermen erinnert werden (Fig. 12)!

Im Tierreich haben wir schon für die verschiedensten Gruppen wichtige stammesgeschichtliche Aufschlüsse durch die Paläontologie erhalten. Namentlich die Cephalopoden sind hier eingehend studiert worden und haben interessante Ergebnisse über die Phylogenie dieser einst so artenreichen und gegenwärtig schon sehr im Niedergang begriffenen Gruppe geliefert. Von einzelnen Formenkreisen hat man hier schon die stammesgeschichtliche Entwicklung ziemlich ins Detail verfolgen können (vgl. z. B. *Dürken* und *Salfeld*,

S. 53 ff.); die Entstehung eingerollter und dann später aufgerollter Formen im Laufe der Phylogenie bei ganz verschiedenen Familien wurde besonders durch *Dollo* studiert und biologisch erklärt. Darauf werde ich im morphologischen Teile noch zurückkommen.

Da es sich mir hier nur um die Anführung einzelner Beispiele handelt, nicht um eine zusammenfassende Darstellung aller unserer aus der Paläontologie gewonnenen phylogenetischen Erkenntnisse, will ich nun sogleich zur Besprechung der Insekten übergehen, deren paläontologische Erforschung durch *Handlirsch* uns so weit gebracht hat, daß wir heute den Stammbaum der größeren Gruppen

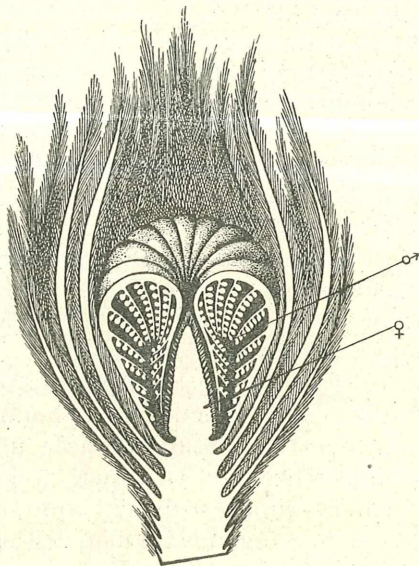


Fig. 12. Längsschnitt durch eine „Blüte“ von *Bennettites*.
(Nach Wieland aus *Arber & Parkin*.)

schon recht gut verfolgen können. Die ältesten Arthropoden gehören durchwegs der vom Cambrium bis ins Devon reich entwickelten Gruppe der Trilobiten (Fig. 20a) an, die gegen Ende des Paläozoicums vollständig erlöschen. Es liegt darum die Vermutung nahe, daß alle übrigen Arthropodengruppen, die später nach und nach auftreten, von Trilobiten abstammen, und tatsächlich lassen sich alle ihre Organisationsmerkmale zwanglos von denen der genannten Stammgruppe ableiten; dies gilt auch für die ältesten Insekten, die Urflügler oder Palaeodictyoptera, die zuerst im Carbon auftreten und mit Ende der Permperiode vollständig erlöschen. Sie waren durch ein sehr primitives Flügelgäader, mächtig entwickelten Hinterleib mit vielgliedrigen Cerci

und durch wasserbewohnende Larven ausgezeichnet; viele von ihnen hatten auch kurze, lappenförmige Flügelanhänge am Prothorax (Fig. 17a). Von diesen Urflüglern sind direkt oder indirekt alle übrigen Insektengruppen herzuleiten.

Zunächst finden wir im Paläozoicum Insekten, die das Bindeglied zwischen den Paläodictyopteren und den heutigen Geradflüglern (Orthoptera) darstellen, nämlich die Protorthoptera und Protoblattoidea. Ich habe (1921) gezeigt, daß die Wurzeln der heute lebenden Orthopterenfamilien schon im Paläozoicum deutlich unterschieden werden können und habe dort (S. 206) auch versucht, den Stammbaum zu rekonstruieren. Ich weise hier ausdrücklich darauf hin, weil ich es für wichtig halte, bei solchen Stammbaumrekonstruktionen immer auch die Perioden einzutragen. Denn es ist klar, daß eine Stammgruppe stets älter sein muß als ihre Deszendenten und daß andererseits eine ganz junge Gruppe nicht direkt von einer sehr alten und frühzeitig erloschenen abstammen kann — eine selbstverständliche Tatsache, die von den Paläontologen ja voll und ganz in ihrer Bedeutung gewürdigt wird, während sich die Zoologen oftmals darüber hinwegsetzen. Dadurch kommen aber dann sehr oft Stammbäume zustande, die jeder realen Basis entbehren und uns über die tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse so gut wie gar nichts aussagen. Ich habe schon (1922) betont, daß dies einer der größten Fehler der Stammbäume *Cramptons* ist, der in seinen Diagrammen stets alle Stammeslinien wie die Finger einer Hand nebeneinander abgehen läßt. Einerseits sagen uns derartige Stammbäume über die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Gruppen überhaupt nichts, da bei dieser Methode nicht zum Ausdruck kommt, welche Gruppen früher, welche später sich von gemeinsamen Stammeslinien getrennt haben, und andererseits würde uns eine Eintragung der geologischen Horizonte in einen derartigen Stammbaum sofort seine Unhaltbarkeit klar beweisen, weil es dann zutage käme, daß alle rezenten Gruppen nach einem derartigen Schema bis in dieselbe Periode zurückreichen müßten, also im vorliegenden Falle bis ins Carbon, was natürlich mit den Tatsachen in vollständigem Widerspruch steht.

Im Paläozoicum finden wir auch schon die Stammformen der Plecopteren, Agnathen und Odonaten, welche den Übergang von den Paläodictyopteren zu den genannten rezenten Gruppen vermitteln. Die Adenopoden sind mit den Urflüglern durch die obercarbonischen Hadentomoidea verbunden, während alle anderen Corrodentier zweifellos aus dem Protoblattoidenstamm herzuleiten sind. Namentlich gehen auch die Termiten auf Formen mit entwickeltem Analfächer zurück, wie uns die heute noch in Australien lebende Gattung *Mastotermes* deutlich zeigt. *Enderlein* hat gemeint, daß *Mastotermes* hinsichtlich der fünfgliedrigen Tarsen zwar als

primitiv, hinsichtlich der Ausbildung des Analfächers jedoch als abgeleitete Form zu betrachten sei. Doch hat uns hier — abgesehen von morphologischen Erwägungen — auch wieder die Paläontologie den Beweis erbracht, daß die Mastotermitiden zweifellos die ursprünglichsten Termiten sind, da sie im Tertiär noch reichlich vertreten waren, während sie heute nur mehr durch eine einzige Reliktform repräsentiert und somit schon deutlich im Niedergang begriffen sind. — Aus dem Protoblattoidenstamm sind zweifellos auch die Käfer herzuleiten. Endlich hat die Paläontologie auch die

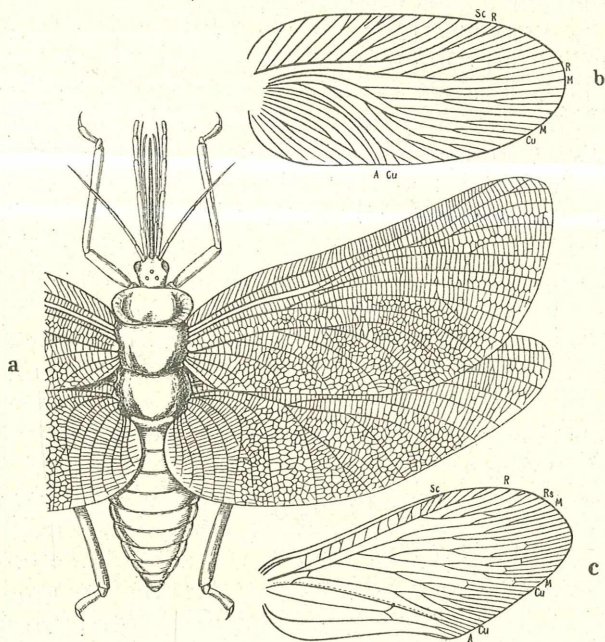


Fig. 13. *a* = *Eugereon böckingi*; *b* = Vorderflügel von *Aisoblatta orenburgensis*; *c* = Vorderflügel von *Hotinus*.
(Nach Handlirsch.)

gemeinsame Stammgruppe der Mecapteren, Trichopteren, Lepidopteren und Dipteren zutage gefördert, nämlich die paläozoischen Megasecopteren, welche die genannten Gruppen mit den Paläodictyopteren verbinden.

Eine der interessantesten Zwischenformen aus der Gruppe der Insekten haben wir aber in dem permischen *Eugereon* (Fig. 13 *a*) kennengelernt. Die rezente Gruppe der Schnabelkerfe oder Rhynchoten steht unter allen heutigen Insekten recht isoliert da und läßt keine näheren Beziehungen zu irgendeiner anderen Ordnung erkennen. Um so wichtiger ist daher die Tatsache, daß *Eugereon* ein vollständiges Bindeglied zwischen den Paläodictyopteren und

den Rhynchoten bildet, sowohl was den Bau der Mundteile, wie auch was das Flügelgeäder anlangt. Der Gesamthabitus erinnert noch sehr an gewisse Paläodictyopteren, in mancher Hinsicht sogar auch an Protoblattoiden, namentlich was Kopf- und Prothoraxform anlangt. Ich betone hier ausdrücklich, daß von Eugereon sicher nicht nur die Wanzen, sondern auch die Zikaden abzuleiten sind, weil *Crampton* hier ganz anderer Ansicht ist; er sagt nämlich: „In fact, it would be quite impossible to derive such a type as the Homopterous wing shown in“ Fig. 13c „from that of *Eugereon*“. Dagegen meint er, „such a Homopterous wing approaches quite closely that of the descendant of the common Protorthopteron-Protoblattoid stem shown in“ Fig. 13b. Hätte *Crampton* diese seine Anschauung widerlegen wollen, so hätte er dafür kaum beweiskräftigere Beispiele auswählen können. Tatsächlich zeigt die Gegenüberstellung der angeführten Vorderflügel klar und deutlich, daß zwischen Blattoiden und Homopteren keinerlei nähere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen. Die Ähnlichkeit ist eine rein äußerliche und wo es sich um Übereinstimmungen handelt, sind dieselben lediglich auf die gemeinsame Abstammung von Paläodictyopteren zurückzuführen, da sie auch diesen und ihren Deszendenten zukommen. Daß tatsächlich die Blattoiden einer total anderen Spezialisationsrichtung angehören als die Homopteren, zeigt ihre weit vom Rande abgerückte Subcosta (Sc) im Gegensatz zu der ganz knapp neben dem Rande verlaufenden Sc der Zikaden, ferner die ganz anders vor sich gehende Reduktion des Analfeldes, das bei den Blattoiden kurz und breit, bei den Homopteren lang und schmal geworden ist. Auch ist zu den Aderverschmelzungen der Homopteren ($R + M$ aus gemeinsamem Stamm; $M + Cu_1$) keinerlei vorbereitende Annäherung bei den Blattoiden vorhanden. Dagegen lassen sich alle die angeführten Charaktere der Zikaden ganz zwanglos aus denen von Eugereon ableiten. Hier ist die Sc dem Rande schon recht nahe, das große Analfeld macht sehr gut eine Reduktion in der bei den Homopteren eingeschlagenen Richtung möglich und die künftigen Aderverschmelzungen sind schon dadurch angedeutet, daß sich der Media-(M)Stamm dem des Radius (R) basal auffallend stark nähert, während vor der Flügelmitte eine auffallend starke Annäherung des vorderen Cubitus-(Cu)Astes an die M zu konstatieren ist. Auch zeigt sich bei Eugereon sehr deutlich die Tendenz zur Längsstreckung der Hauptadern, wie sie ihr Extrem dann bei den Homopteren findet, während bei den Blattoiden M und Cu gerade in einer für diese Gruppe sehr charakteristischen Weise auffallend stark geschwungen sind.

Am besten kennen wir auf Grund des paläontologischen Materials die Stammesgeschichte der Wirbeltiere und von manchen

jüngeren Formen derselben können wir geradezu die Entwicklung von Gattung zu Gattung und von Art zu Art verfolgen. Die ältesten bekannt gewordenen Wirbeltiere (Placodermen¹⁾, Fig. 20 e) waren Meeresbewohner, die noch keine paarigen Extremitäten²⁾ und noch keine Kiefer besaßen. Ihnen standen dann die Arthrodiren nahe, die ebenfalls keine Brustflossen, wohl aber schon Kiefer und Bauchflossen hatten, welche erstere oft — in Zusammenhang mit conchifriger Ernährung — sehr kräftig entwickelt waren. Aus der Verwandtschaft der Arthrodiren sind dann vermutlich einerseits die Stammformen der Fische, andererseits die Stegocephalen und damit alle jüngeren Landwirbeltiere abzuleiten.

Unter den Fischen treffen wir da die Crossopterygier, die schon paarige Flossen besitzen und sich in einigen Formen bis auf die Gegenwart erhalten haben. Es waren ursprünglich freischwimmende, spindelförmige (fusiforme) Typen, die aber später in Anpassung an die bodenbewohnende Lebensweise allmählich zum aalförmigen (anguilliformen) Körperbau übergehen. Der rezente *Polypterus* zeigt uns deutlich eine Annäherung an diesen Typus, während *Calamoichthys* schon ausgesprochen aalförmig geworden ist.

Eine eigentümliche Fischgruppe sind die Dipneusten (Doppelatmer), die zur Zeit ihrer Entdeckung zunächst zu den Molchen gestellt wurden, weil sie manche auffallende Übereinstimmung mit primitiven Landwirbeltieren aufweisen. Doch beruht diese Ähnlichkeit nicht auf näherer Verwandtschaft, sondern nur auf paralleler Entwicklung; denn *Dollo* hat uns gezeigt, daß die Dipneusten mit den Crossopterygiern nahe verwandt sind und daß sie durch eine vollständige Stufenreihe unter einander verbunden sind, die über *Dipterus valenciennesi* und *D. macropterus* zum altemsozoischen *Ceratodus* und endlich zu den rezenten Formen (*Neoceratodus* usw.) führt. Auch die Dipneusten sind — ebenso wie die Crossopterygier — im Laufe der Phylogenie anguilliform geworden.

Die ältesten Landwirbeltiere sind die Stegocephalen, die wahrscheinlich auch von den Crossopterygiern ähnlichen Vorfahren herzuleiten sind. Doch können sie nicht direkt von den uns erhaltenen Crossopterygiern abstammen, denn bei der genannten Fischgruppe haben schon die primitivsten Formen (Holoptychiden) einen sehr komplizierten, dendrodonten Zahnbau, wie er ähnlich bei den Stegocephalen erst viel später in der hochspezialisierten Gruppe der Labyrinthodonten auftritt. Es handelt sich also hier um parallele Entwicklung.

¹⁾ Unter diesem Namen sind die drei neuestens als selbständige Unterklassen geltenden Gruppen der Anaspidia, Osteostraci und Antiarchi zusammengefaßt.

²⁾ Die „Seitenorgane“ der Asterolepiden sind den paarigen Extremitäten der späteren Wirbeltiere nicht homolog!

Von den Stegocephalen leiten sich die Amphibien und Reptilien ab. Die letztgenannte Klasse ist durch die Cotylosaurier lückenlos mit den Stegocephalen verbunden und gegenwärtig schon sehr im Niedergang begriffen und nur noch durch wenige Gruppen vertreten, während sie im Mesozoicum dominierte und an alle möglichen Lebensbedingungen angepaßt war, wie uns die vollständig erloschenen Gruppen der Thalattosuchier, Ichthyosaurier, Plesiosaurier, Pythonomorphen, Dinosaurier und Pterosaurier zeigen. Von manchen dieser Gruppen können wir den Stammbaum an der Hand des fossilen Materials schon recht gut verfolgen. Eine recht aberrante und einseitig spezialisierte Reptilgruppe hat sich bis heute noch in den Schildkröten erhalten. Ihre Stammformen kennen wir in den permischen Cotylosauriern (wie *Diadectes*), mit denen sie durch *Eunotosaurus* verbunden sind. Die weitere Phylogenie der Schildkröten bietet noch einige sehr interessante Details in bezug auf die Ausbildung des Panzers, worauf ich später im morphologischen Teil noch zurückkomme.

Die Vögel sind von baumbewohnenden Hüpfreptilien aus der Verwandtschaft der Pseudosuchier (Ornithosuchier) abzuleiten, von denen uns einige Formen aus der Trias (*Scleromochlus* usw.) erhalten sind. Das älteste befiederte Wirbeltier, das uns bekannt geworden ist, ist die berühmt gewordene *Archaeopteryx*, der sogenannte Urvogel von Solenhofen. Dieses Tier ist noch nicht als echter Vogel zu betrachten, sondern erweist sich durch zahlreiche Merkmale — so durch die bezahnten Kiefer, den primitiven Handbau, den Mangel von Beziehungen zwischen Fingerphalangen und Schwungfedern, die lange Schwanzwirbelsäule usw. — als ein ausgesprochenes Zwischenglied zwischen Reptilien und Vögeln. Im jüngeren Mesozoicum sind uns dann schon echte Vögel erhalten, die aber zunächst gleichfalls noch bezahnte Kiefer besaßen (*Odontornithes*).

Die ältesten Säugetiere treten bereits in der Trias auf. Sie gehören zu den Beuteltieren, und zwar zum Teil zu den Polyprotodonten, zum Teil zu den Multituberculaten (*Allotherien*). Die ersteren zeigen einen recht primitiven Gebißbau, der die Ableitung der übrigen Beuteltiertypen ohne weiteres zuläßt; im übrigen sind die Reste allerdings bisher zu dürftig, um sonst noch irgendwelche weitergehenden Schlüsse zu ziehen. Möglicherweise handelt es sich hier um Übergangsformen zwischen Reptilien und Säugetieren. Dafür würde wenigstens die Tatsache sprechen, daß die nahe verwandten, aber im Zahnbau einseitig hoch spezialisierten *Allotherien* noch in vielen Punkten deutliche Beziehungen zu den Reptilien aufweisen.

Den Übergang von den Beuteltieren zu den höheren (plazentalen) Säugetieren bilden die mesozoischen *Pantotherien* (oder

Trituberculaten). Von ihnen sind zunächst die Insektenfresser abzuleiten, aus diesen gingen wahrscheinlich in der Kreideformation die Fledermäuse und die Nagetiere hervor. Mit den primitivsten Insektenfressern sind die Ahnen der Raubtiere, die Creodontier, und die der Huftiere, die Condylarthren (oder Protungulaten) noch so nahe verwandt, daß es in manchen Fällen oft schwer fällt, hier eine sichere Grenze zu ziehen. Auch bei den Creodontiern wurden — wie bei den Beuteltieren — die Jungen noch in einem sehr primitiven und unentwickelten Zustande geboren, wie aus der Enge des Beckenausganges mit Sicherheit erschlossen werden kann.

Dreimal haben sich Säugetierstämme an das Leben im Meere angepaßt: nämlich die Wale (Cetacea), die Robben (Pinnipedia) und die Seekühe (Sirenia). Über die Stammesgeschichte dieser interessanten Gruppen sind wir durch das fossile Material recht gut unterrichtet. Die ältesten Wale (Urwale, Archaeoceti) „schließen sich im Bau des Skelettes, Schädels und Gebisses eng an die Creodontier an, und zwar kommen unter diesen als nächst verwandte Formen die Hyaenodontiden in erster Linie in Betracht. Daß die Hyaenodontiden Formen enthalten, welche an das Wasserleben angepaßt waren, beweist die oligozäne Gattung *Apterodon*“ (Abel, 1914). Allerdings reichen die ältesten Wale noch weiter zurück; denn die erste Form (*Protocetus atavus*), die im Gesamtbaue des Schädels noch unverkennbare Raubtiermerkmale aufweist, ist aus dem Eozän von Ägypten bekannt geworden. Wir können dann weiterhin von den Archaeoceten aus die Entwicklung zweier Stämme verfolgen, nämlich der Zahnwale (Odontoceti) und der Bartenwale (Mystacoceti). Den Übergang von den Urwalen zu den Zahnwalen bildet die oberoligozäne Gattung *Agorophius* und von den Agorophiiden sind zunächst die *Squalodontiden* abzuleiten, die im Miocän ihre Blüte erreichten und seit dem Pliocän im Niedergang begriffen sind. Von *Squalodon* aus können wir einzelne Stammlinien bis auf die rezenten Gattungen verfolgen, so z. B.:

Squalodon → *Scaldicetus* → *Physeterula* → *Prophyseter* →
→ *Placoziphius* → *Physeter*
und

Squalodon → *Paläoziphius* → *Anoplomassa* → *Mioziphius* →
→ *Berardius*.

Während die Zahnwale mit den Urwalen noch im Besitz der Zähne übereinstimmen, stehen in anderer Beziehung wieder die zahnlosen Bartenwale den Urwalen viel näher, von denen sie über die *Patriocetiden* abzuleiten sind. Sie haben sich schon „frühzeitig in verschiedene Stämme gespalten. Die Furchenwale (*Balaeno-*

pteridae) verhalten sich in zahlreichen Merkmalen primitiver als die aus ihnen hervorgegangenen Glattwale (Balaenidae); eine Zwischenstellung nimmt die lebende Gattung *Rhachianectes*, der californische Grauwal, ein. Andererseits verhalten sich aber die lebenden Furchenwale im Bau der Hand spezialisierter als die lebenden Glattwale“ (Abel, 1914). Im Zusammenhang mit der Anpassung an das Leben im Meere haben die Tiere im Laufe der Phylogenie allmählich die spindelförmige (fusiforme) Körpergestalt angenommen, die wir auch bei vielen Fischen antreffen. Gleichzeitig wurden die hinteren Extremitäten und weiterhin dann auch die Hüftbeine immer mehr rückgebildet. Wir können diese Hüftbeinreduktion namentlich bei den Bartenwalen sehr schön verfolgen, wo uns eine Stufenreihe von *Balaena* über *Balaenoptera physalus* und *borealis* schließlich bis zu *Balaenoptera rostrata* führt.

Die Robben gehören demselben Verwandtschaftskreise an, sind aber nicht aus primitiven Creodontiern, sondern schon aus echten Raubtieren (Carnivoren) hervorgegangen, und zwar bereits aus schwanzlosen Formen. Der rückgebildete Schwanz wurde hier funktionell durch die nach rückwärts gedrehten Hinterextremitäten ersetzt, die hier zusammen gewissermaßen eine Schwanzflosse bilden.

Obwohl die Seekühe in der äußeren Körpergestalt den Walen viel ähnlicher sind als die Robben, sind sie doch mit ihnen durchaus nicht näher verwandt. Wir wissen heute, daß sie als ein an das Meeresleben angepaßter Zweig der Huftiere betrachtet werden müssen. Unter diesen stehen sie den Elefanten am nächsten und haben jedenfalls mit ihnen gemeinsame Vorfahren besessen. Auch hier können wir wieder, wie bei den Walen, die allmähliche Umbildung des Körpers zu einem fischförmigen Typus beobachten. Die damit Hand in Hand gehende Rückbildung der Hüftbeine wird uns auch wieder durch vollständige Ahnenreihe klargelegt, nämlich:

Eotherium → Eosiren → Prototherium → Halitherium →
→ Metaxytherium → Felsinotherium.

Auch die Huftiere selbst bieten in ihrer Phylogenie sehr viel Interessantes. Hier sei nur auf einige Punkte hingewiesen. Besonders genau kennen wir gegenwärtig den Stammbaum der Elefanten. Die älteste Stammform dieser Gruppe (*Moeritherium*, Fig. 14 a) wurde im Obereocän von Ägypten gefunden und schließt sich den primitiven Huftieren an. Sie erreichte die Größe eines Tapirs. Das obere und untere zweite Schneidezahnpaar war schon deutlich vergrößert und hauerähnlich entwickelt. An *Moeritherium* schließen sich zwei andere ägyptische Formen an, nämlich *Bary-*

therium und Palaeomastodon. Die erstgenannte Gattung ist bisher nur durch wenige Reste bekannt, besitzt fast horizontal vorstehende Stoßzähne und zwei kräftige, nach unten abstehende Höcker am Unterkiefer. In der Verwandtschaft von Barytherium ist vermutlich die Wurzel der Dinotheriiden zu suchen, die durch Mangel der oberen Schneide- und Eckzähne und nach unten gerichtete Stoßzähne des Unterkiefers ausgezeichnet sind. Man hat Reste von Dinotheriumarten im Tertiär von Europa und Asien gefunden; gegen Ende des Pliocän stirbt diese Gruppe aus.

Palaeomastodon (Fig. 14b) zeigt gegenüber Moeritherium einen höheren und kürzeren Schädel; doch ist der die Stoßzähne

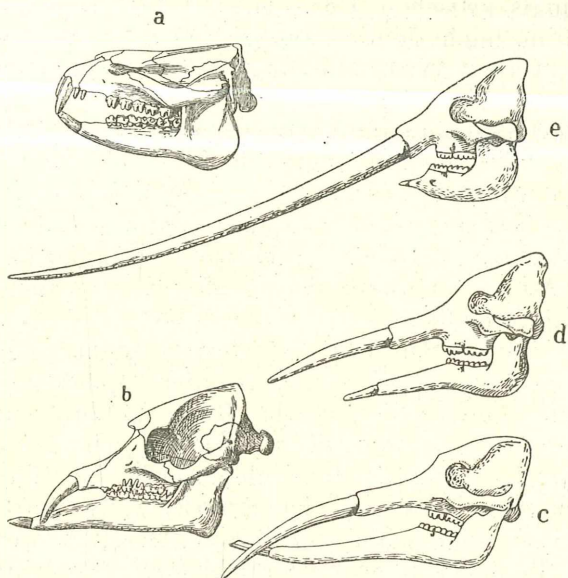


Fig. 14. Schädel fossiler Rüsseltiere.

a = Moeritherium lyonsi; b = Palaeomastodon beaudouini; c = Tetrabelodon angustidens; d = Tetrabelodon longirostris; e = Tetrabelodon arvernensis.
(Aus Abel.)

tragende Teil der Kiefer stark nach vorn vorgezogen. Diese Gattung zeigt uns schon die Entwicklungsrichtung, die dann weiterhin von den Mastodonten eingeschlagen wurde. In Nordafrika und Europa finden wir zunächst Tetrabelodon¹⁾ pygmaeus und von diesem führt dann eine direkte Linie über T. (Bunolophodon, Trilophodon) angustidens und T. (Bunolophodon, Tetralophodon) longirostris zu T. (Bunolophodon, Tetralophodon) arvernensis. Bei angustidens

¹⁾ In allerneuester Zeit werden die beiden Gattungen Tetrabelodon und Mastodon wieder unter dem gemeinsamen Gattungsnamen Mastodon vereinigt, wovon man dann weiter wiederum verschiedene Subgenera nach der Form der Backenzahnjoche (Zygalophodon und Bunolophodon) oder nach ihrer Zahl (Trilophodon und Tetralophodon) unterscheidet.

haben die unteren Stoßzähne zweifellos noch eine wichtige Rolle als Werkzeuge bei der Nahrungsaufnahme gespielt. Im Laufe der weiteren phylogenetischen Entwicklung nahm der Rüssel immer mehr an Länge zu, wie sich aus der Vergrößerung der Ansatzflächen seiner Muskulatur erkennen läßt. Damit zugleich wurden die unteren Stoßzähne und der sie tragende Unterkieferfortsatz rückgebildet (Fig. 14c bis e), während gleichzeitig die oberen Stoßzähne sich immer weiter verlängerten.

Aus der Verwandtschaft von *Tetrabelodon pygmaeus* und *angustidens* gingen in Europa *Mastodon tapiroides* (*turicensis*) und aus ihm *M. (Trilophodon) borsoni* hervor, dessen Nachkommen über die damals zwischen Eurasien und Nordamerika bestehende Landverbindung nach dem letzteren Kontinent auswanderten und dort in der Eiszeit mit *Mastodon (Trilophodon) americanum* erlöschten.

Als direkte, gleichfalls nach Amerika ausgewanderte Nachkommen von *Tetrabelodon angustidens* ist *T. (Trilophodon) productus* zu betrachten, von dem der pliocäne *T. dinotheroides* abzuleiten ist. Dieser Stamm wanderte dann auf der im mittleren Pliocän entstandenen Landbrücke nach Südamerika und hatte dort seine letzten Nachkommen in den plistocänen Formen *T. andium* und *humboldti*.

Eine Deszendentenreihe des *Tetrabelodon angustidens* ist nach Ostindien ausgewandert und ist hier zunächst durch *Tetrabelodon latidens* vertreten. Dieser Reihe gehören unsere heute lebenden Elefanten an und in ihr können wir die zunehmende Komplikation der Molaren und gleichzeitig im Zusammenhang mit der weiter fortschreitenden Kieferverkürzung die Beeinflussung des Zahnwechsels sehr schön verfolgen. „Der Zahnwechsel ist bei den ältesten Elefanten noch normal, aber im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung werden die Prämolaren des Ersatzgebisses unterdrückt, so daß nur die Milchbackenzähne zur Entwicklung kommen. Bei den ältesten Gattungen stehen die Backenzähne noch gleichzeitig, d. h. n e b e n e i n a n d e r in Funktion; die Verkürzung der Kiefer und Vergrößerung der Zähne führt jedoch dazu, daß die Zähne schließlich erst n a c h e i n a n d e r in Funktion treten, indem die Backenzähne zuerst am Vorderende abgenutzt werden und die nachrückenden Zähne langsam vordringen, bis auch der letzte Rest des vorhergehenden Zahnes aus dem Kiefer verschwunden ist und der nächstfolgende seinen Platz eingenommen hat. Dieser Ersatz der Backenzähne nimmt viele Jahre in Anspruch, so daß der letzte Molar des Elefanten erst ungefähr im 30. Lebensjahr in die Kaufläche einrückt“ (*Abel, 1914*).

Von *Tetrabelodon* haben wir nun zunächst die Gattung *Stegodon* abzuleiten, die durch mehrere Arten im Pliocän von

Ostindien und im Plistocän von Java vertreten ist. Aus *Stegodon* ist in Indien der erste echte Elefant im engeren Sinne (*Elephas planifrons*) hervorgegangen. Von ihm leitet sich der pliocäne *Elephas hysudricus* und von diesem der rezente indische Elefant (*E. maximus*) ab.

Elephas planifrons ist aber noch im Pliocän nach Europa zurückgewandert und von ihm stammt der oberpliocäne *Elephas* (*Archidiscodon*) *meridionalis* ab, das größte Landsäugetier, das jemals lebte. Von *Elephas meridionalis* leitet sich der pliocäne *E. trogontherii* ab, dessen bekanntester Deszendente der wollhaarige Elefant der Eiszeit, das Mammut (*E. primigenius*) ist,

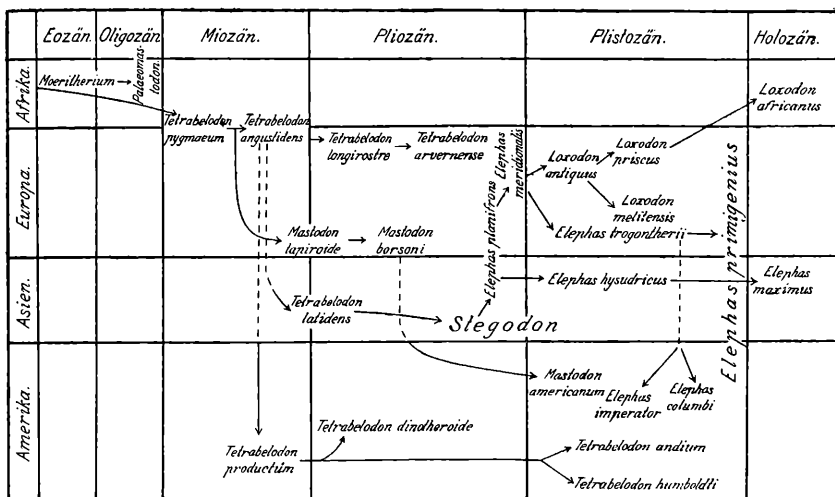


Fig. 15. Stammbaum der Elefanten (zusammengestellt nach den Angaben bei Abel, 1914, und Schlesinger).

der über Europa, Nordasien und das nördlichste Nordamerika verbreitet war; auch zwei andere Nachkommen des *E. trogontherii* sind nach Nordamerika ausgewandert, nämlich *E. imperator* und *E. columbi*.

Andererseits haben sich in Europa aus *Elephas meridionalis* die Loxodonten entwickelt, zunächst *L. antiquus* und aus ihm *L. priscus*, von dem der heutige afrikanische Elefant (*L. africanus*) abstammt. Andererseits sind auf *L. antiquus* auch die pliocänen Zwergelafanten (*L. melitensis*) des Mittelmeergebietes zurückzuführen.

Ich habe versucht, in dem beigegebenen Stammbaum (Fig. 15) die hier geschilderten Verwandtschaftsverhältnisse zum Ausdruck zu bringen. Ich habe in dieses Schema die Dinotheriiden, die ja einen alten Seitenzweig bilden und für die Phylogenie der rezenten

Formen daher nicht in Betracht kommen, nicht mit aufgenommen. Aber doch ist deutlich ersichtlich, über wie viele fossile Formen wir genau orientiert sein müssen, um die Phylogenie von nur zwei lebenden Species zu verfolgen. Dies zeigt uns deutlich, daß nur eine ziemlich lückenlose paläontologische Überlieferung uns den genauen Verlauf des Stammbaumes klar machen kann. Wären uns z. B. nur *Palaeomastodon*, *Tetrabelodon productus*, *Mastodon borsoni* und *Elephas primigenius* bekannt, so wüßten wir über den tatsächlichen Verlauf der Stammeslinien bis zu unseren heutigen Arten überhaupt nichts.

Aber auch noch eine zweite wichtige Tatsache geht aus der vorstehenden Besprechung und der Stammtafel deutlich hervor. Wir haben nämlich gesehen, daß wiederholt Überwanderungen einer Stammeslinie von einem Kontinent nach einem anderen erfolgten. Dies kann im Stammbaum natürlich nur dann zum Ausdruck gebracht werden, wenn wir hier nicht nur — wie ich dies bereits oben beim Orthopterenstammbaum betonte — die Perioden, sondern auch noch die Weltteile eintragen. Bei einem Gruppenstammbaum (z. B. Orthopteren) wird dies im allgemeinen nicht nötig sein (da die höheren Kategorien in der Regel ja eine weite Verbreitung haben) und würde auch die Darstellung wegen der zahlreichen sich überkreuzenden Linien zu sehr komplizieren. Bei der genealogischen Darstellung von Species halte ich aber auch die Eintragung der Verbreitungsgebiete für sehr wichtig. Denn einerseits können wir erst dann auch die Wanderungen aus dem Stammbaum ersehen, was oft von großer Bedeutung ist, und andererseits haben wir damit zugleich eine Kontrolle für die Richtigkeit der von uns angenommenen verwandtschaftlichen Beziehungen. Denn es ist klar, daß eine Art von einer anderen nur dann abstammen kann, wenn sie entweder in demselben Gebiete lebte, oder doch in einem, das zu der damaligen Zeit damit in Verbindung stand. Im Tertiär erfolgte die Überwanderung von Europa nach Nordamerika auf der zwischen diesen beiden Weltteilen im Gebiete des nördlichen atlantischen Ozeans gelegenen Landbrücke, also nicht über Asien. Da ich aber in meinem Schema Asien neben Europa haben mußte und Amerika dadurch getrennt wurde, habe ich diese Überwanderungslinien zwar durch „Asien“ ziehen müssen, sie aber zum Zeichen, daß die Verbreitung nicht über Asien, sondern auf der anderen Seite erfolgte, strichliert eingetragen, um damit jedes Mißverständnis auszuschließen.

Auch über die Geschichte der anderen Huftiergruppen sind wir heute schon recht gut orientiert. Ich will hier aber nur noch auf den Pferdestammbaum zu sprechen kommen. Dieser Stamm geht auf ganz kleine, fünfzehige Tiere zurück, die in die Verwandtschaft der Condylarthren (Urhufer) gehören. Im Laufe der Phylo-

genie nimmt dann die Größe der Tiere progressiv zu, die Zahnkronen werden immer höher und höher und gleichzeitig wird die Zehenzahl reduziert, und zwar zuerst die äußeren Seitenzehen. So gelangen wir zunächst zu einem dreizehigen Stadium, bei dem die mittlere (dritte) Zehe stark entwickelt ist, während die zweite und vierte ihr schon deutlich an Größe nachstehen (Fig. 29a). Schließlich werden auch diese beiden noch rückgebildet und wir kommen so zu der typischen Einhuferform der heutigen Equiden.

Die Stammtafel der Equiden, die *Abel* (1914, neben S. 248) gegeben hat, und die ich deswegen hier nicht zu reproduzieren brauche, zeigt uns wiederum deutlich, daß wiederholt Überwanderungen von Nordamerika nach Europa und umgekehrt stattgefunden haben. Die Einwanderung nordamerikanischer Formen nach Südamerika setzt dagegen erst im jüngsten Pliocän ein, weil früher eine Landverbindung zwischen diesen beiden Kontinenten nicht bestand. Aber auch noch eine andere interessante Tatsache ist aus der Phylogenie der Pferde zu ersehen. Es sind nämlich zweimal Formen, die wir nach ihren morphologischen Charakteren zur rezenten Gattung *Equus* rechnen müßten, als Endpunkte der stammesgeschichtlichen Entwicklung entstanden, und zwar das eine Mal in Europa aus *Hipparion*, das andere Mal in Nordamerika aus *Protohippus* über *Pliohippus*. Wir hätten daher in *Equus* eine Gattung, die Formen ganz verschiedener Herkunft umfaßt, was wir allerdings nach der rein morphologischen Untersuchung nicht feststellen könnten, sondern nur durch die Verfolgung der Stammeslinien an der Hand des paläontologischen Materials. Hier hat uns also die Paläontologie die systematisch sehr bedeutsame Erkenntnis vermittelt, daß wir es in diesem Falle gar nicht mit einer einheitlichen systematischen Kategorie zu tun haben und *Abel* hat daraus (1914) die einzig mögliche Konsequenz gezogen und für die in Amerika entstandenen „*Equus*“-Arten die neue Gattung *Neohippus* aufgestellt. Die Gattung *Equus* im eigentlichen Sinne ist dagegen eurasiatischen Ursprunges und erst nachträglich wieder in Nordamerika eingewandert.

II. Die biogeographische Methode.

Schon aus den letzten im vorigen Abschnitte gebrachten Beispielen ist deutlich ersichtlich, von wie großer Bedeutung das Studium der geographischen Verbreitung für die stammesgeschichtliche Forschung ist. Wir können somit aus der Verbreitung phylogenetische Schlüsse von ziemlicher Tragweite ziehen, besonders wenn wir dabei auch die Verteilung der Land- und Wassermassen in früheren Erdperioden in unsere Betrachtung mit einbeziehen. Es ist den Zoologen und Botanikern schon seit langer Zeit auf-

gefallen, daß die verschiedenen Erdteile in ihrer Lebewelt große Verschiedenheiten aufweisen, die sich nicht durch abweichende klimatische Verhältnisse allein erklären lassen. Ich will hier diese Tatsache durch Besprechung der Säugetierfaunen etwas näher erörtern.

Australien und die benachbarten Inseln beherbergen sehr altertümliche Säugetierformen. Außer Fledermäusen, für die ja das inselreiche Meer zwischen Indien und Australien kein Verbreitungshindernis bildet, finden sich von plazentalen Säugetieren nur Mäuse, die teils mit Treibholz, teils mit dem Menschen hierher gekommen sein dürften, ferner ein Wildhund (Dingo) und das Papuaschwein, die wohl auch beide zweifellos durch den Menschen eingeführt wurden. In jüngster Zeit wurde übrigens auch noch das Kaninchen und andere Haustiere in großer Menge durch den Menschen nach Australien gebracht. Von diesen wenigen, später hierher gelangten Formen abgesehen, weist aber die Säugetierwelt einen durchaus ursprünglichen Charakter auf und besteht ausschließlich aus Monotremen und Beuteltieren. Über die Stammesgeschichte der ersteren sind wir durch fossiles Material noch nicht aufgeklärt, doch zeigt ihre ganze Organisation klar und deutlich, daß sie einen Stamm bilden, der sich schon in sehr früher Zeit von dem der übrigen Säugetiere getrennt haben muß. Daß die Beuteltiere eine sehr alte Gruppe darstellen, wissen wir. Haben wir ihre Ahnen doch schon im Altmesozoicum (Trias und Jura) angetroffen. Ihr Eindringen war zu jener Zeit ohne weiteres möglich, da Australien damals noch mit Südasien in breiter Landverbindung stand. Aber noch im Mesozoicum wurde diese Landverbindung unterbrochen und später erfolgte keine Einwanderung jüngerer Landsäuger mehr (mit Ausnahme der oben angeführten Formen). So hat sich die Tierwelt Australiens in vollständiger Isolation selbständig weiter entwickelt und wir können ihre Phylogenie daher nur dann richtig erfassen, wenn wir uns diese Tatsache immer vor Augen halten.

Auch die Säugetierwelt Südamerikas hat eine sehr interessante Geschichte. Dieser Kontinent ist „seit der ältesten Einwanderung der Säugetiere von Norden her, die im unteren Eocän erfolgte, nach allen Seiten hin abgeschlossen gewesen. Bei dieser ersten Einwanderung sind sehr primitive Huftiere aus der Stammgruppe der Protungulata, dann die Vorfahren der Gürteltiere und Faultiere, die zusammen die Gruppe der Xenarthra bilden, ferner Affen und Nagetiere eingewandert, merkwürdigerweise aber keine plazentalen Raubtiere. So konnten sich die pflanzenfressenden Säugetiere in Südamerika, unbehelligt von den Angriffen gefährlicher Raubtiere, zu einer Blüte und einem Formenreichtum entwickeln, wie er in der Geschichte der Säugetiere ohne Beispiel dasteht.

Erst an der Wende zwischen dem unteren und mittleren Pliocän wird die Verbindung zwischen Südamerika und Nordamerika auf der Landenge von Panama wieder hergestellt, und nun bricht ein Heer von Raubtieren ... mit verschiedenen nordamerikanischen Huftieren in Südamerika ein. Die einheimische Huftierfauna Südamerikas verarmt nun rasch; am längsten erhalten sich die durch mächtige Knochenpanzer geschützten Xenarthra und die riesigen Gravigraden; die Eiszeit hat jedoch kein einheimisches südamerikanisches Huftier überlebt. So bietet die Geschichte der Säugetiere Südamerikas das Bild von einer in völliger Abgeschlossenheit vom Untereocän bis zum Unterpliocän sich entwickelnden Fauna“ (Abel, 1914). Diese Tatsachen müssen wir alle in Betracht ziehen, um die Phylogenie der neotropischen Tierwelt zu verstehen. Es wäre ja ganz falsch, die alten südamerikanischen Huftiere als die Vorfahren der später aus Nordamerika eingedrungenen Huftierformen anzusehen und andererseits können wir naturgemäß auch Abkömmlinge der Xenarthren in Nordamerika erst nach Entstehung der pliocänen Landverbindung antreffen. Ebenso begreifen wir nun auch, warum die südamerikanischen Affen einer ganz anderen Entwicklungslinie angehören als die Affen der alten Welt.

Während sich so die australische Säugetierwelt vom Mesozoicum an und die neotropische vom Eocän bis Pliocän in vollständiger Isolation weiterbildete, schritt inzwischen in anderer Richtung auch die stammesgeschichtliche Entwicklung auf den damals zusammenhängenden Landmassen von Afrika, Asien, Europa und Nordamerika fort, wobei die genannten Gebiete naturgemäß in ständigem, regem Faunenaustausch miteinander standen. Von diesen Landmassen trennte sich zuerst Madagaskar ab und entwickelte daher die Oligocänfauna jenes großen Kontinentes selbständig weiter. Darum treffen wir auch hier noch eine relativ ursprüngliche Säugetierwelt an. Mehr als die Hälfte aller Säuger der Insel gehören zu der primitiven Primatengruppe der Halbaffen (Lemuren), während größere Raubtiere und Huftiere vollständig fehlen.

Im Miocän hatte noch der ganze arktogäische Kontinent bis in die Breiten von Grönland sehr günstige Klimaverhältnisse, was auch in der Fauna und Flora zum Ausdruck kommt. Im Pliocän trat allmählich eine Klimaverschlechterung ein und damit wurden immer größere Strecken des ursprünglichen Urwaldes durch Savanne und Steppe ersetzt. Daher mußten sich die miocänen Urwaldtiere entweder gegen den Äquator hin zurückziehen oder den neuen Verhältnissen anpassen und sich somit zu neuen Formen umbilden. So finden wir heute in der indischen und afrikanischen Lebewelt die direkten Nachkommen der europäischen Miocän- und Unter-

pliocänfauna, die sich freilich in diesen beiden Gebieten selbständig und unabhängig weiterentwickelte. Denn wenn auch die beiden Regionen durch Land miteinander verbunden blieben, so stellt doch der vorderasiatisch-nordafrikanische Wüsten- und Steppengürtel eine unüberschreitbare Barriere für die tropischen Urwaldtiere dar. In Europa und Nordamerika ging indessen durch die eingetretene Klimaverschlechterung eine deutliche Umprägung der Fauna und Flora vor sich, die zuerst ausgesprochenen Steppencharakter annahm und schließlich in der Eiszeit zu extrem an die Kälte angepaßten Formen führte. Das hier Gesagte können wir an dem im vorigen Kapitel besprochenen Elefantenstammbaum — ebenso natürlich auch an den übrigen Tiergruppen — sehr schön verfolgen: die letzten Reste des Elefantenstammes leben heute noch in den Tropen im indischen und afrikanischen Elefanten weiter, während sich in den nördlicher gelegenen Gebieten die Umprägung zu der extremen Kälteform des eiszeitlichen Mammut vollzog, das durch seinen dichten, langhaarigen Pelz und durch ausgedehnte Fettmassen sehr gut gegen die niedrigen Temperaturen geschützt war.

Die Eiszeit hat somit der Fauna und Flora von Eurasien und Nordamerika einen ganz spezifischen Charakter aufgeprägt und wir können die Verbreitung und Phylogenie der Formen dieser Gebiete überhaupt nicht verstehen, wenn wir uns nicht diesen wichtigen Faktor stets vor Augen halten. Nach der Eiszeit waren die extrem an die Kälte angepaßten Formen genötigt, sich einerseits nach dem Norden, andererseits nach den Gipfeln der Hochgebirge zurückzuziehen, um die entsprechenden Lebensbedingungen zu finden. So erklärt sich die auffallende diskontinuierliche Verbreitung zahlreicher Arten, die wir in allen möglichen Gruppen antreffen.

Es sei hier beispielsweise nur auf die Heuschrecke *Melanoplus* (s. *Podisma*) *frigidus* hingewiesen, die sich in Sibirien, Lappland, Norwegen und Alaska findet und außerdem auch in der Hochgebirgszone der Alpen vorkommt. Ganz ähnlich wurde *Anaphothrips secticornis* von *Trybom* zuerst aus dem nordwestlichen Nordamerika (Oregon) und von der Halbinsel Kola beschrieben und jüngst von *Priesner* auch in den europäischen Hochalpen nachgewiesen. In anderen Fällen haben sich derartige Formen später in ihren abgetrennten Verbreitungsgebieten selbständig weiter entwickelt und so zur Entstehung verschiedener, einander nahe verwandter Arten geführt.

Aber nicht nur die Lebewelt des Festlandes wurde durch die Eiszeit wesentlich beeinflusst, sondern ebenso auch die des Meeres und besonders der Tiefsee. *Abel* hat (1912) darauf aufmerksam gemacht, daß unsere heutigen Tiefseefische durchweg ganz jungen

Familien angehören. Dies erklärt sich damit, daß in der Eiszeit durch die Abkühlung des Wassers in den großen Meerestiefen die ältere Tiefseefauna vollständig vernichtet wurde. Erst seit der Eiszeit hat die Einwanderung in die Tiefen wieder begonnen und diese wurden demgemäß durchaus mit jungen Formen bevölkert.

Wir haben im bisherigen gesehen, wie sehr die Stammesgeschichte und die gegenwärtige Verbreitung der Tier- und Pflanzenarten einerseits von den klimatischen Veränderungen der Vorzeit und andererseits von dem Vorhandensein oder Fehlen alter Verbindungswege abhängig ist. Trotzdem wäre es unrichtig, überall dort, wo heute getrennte Gebiete gemeinsame Formen aufweisen, gleich eine direkte Verbindung in früherer Zeit anzunehmen, wie dies oft geschehen ist, z. B. eine junge Landverbindung zwischen Afrika und Indien über Madagaskar. Ich habe schon vorhin dargelegt, daß die Annahme einer derartigen jungen Landbrücke hier ganz unnötig ist, weil die miocänen Klimaverhältnisse einer Verbreitung über Nordafrika und Vorderasien keinerlei Hindernis entgegengesetzten und wir ja gesehen haben, daß beispielsweise die Elefanten nach diesen beiden Gebieten von Europa her eingewandert sind. Es kann nicht genug davor gewarnt werden, ohne hinreichende Gründe direkte Landverbindungen anzunehmen und darauf weitgehende phylogenetische Schlüsse aufzubauen. *Handlirsch* hat (1913) in drastischer Weise gezeigt, wohin ein solches Theoretisieren führt. Er hat (S. 476) die von mehreren Autoren für die Kreide- und Tertiärzeit angenommenen Landbrücken in eine Weltkarte eingetragen und das Resultat war, daß vom Meer so gut wie überhaupt nichts mehr übrig blieb; wodurch natürlich diese extremen Landbrückentheorien von selbst ad absurdum geführt sind.

Immerhin ist es von größter phylogenetischer Wichtigkeit, wenn wir feststellen können, daß zu einer gewissen Zeit irgendwelche Gebiete einen zusammenhängenden, kontinuierlichen Komplex bildeten, oder daß ein solcher Komplex durch neu auftretende Verbreitungshindernisse geteilt oder vorhandene Verbreitungshindernisse wieder beseitigt wurden. Die Geschichte der Fauna Südamerikas gibt dafür ein sehr anschauliches Beispiel. Welcher Art solche Verbreitungshindernisse sind, hängt natürlich ganz und gar von der Biologie der in Betracht gezogenen Formen ab. Für die meisten Landtiere bilden Meeresteile eine unüberschreitbare Barriere, aber ebenso auch Hochgebirgsketten, weit ausgedehnte Wüstengebiete usw. Umgekehrt finden Gebirgstiere unüberwindliche Verbreitungshindernisse in ausgedehnten Ebenen, Wüstentiere in Gebieten mit reicher Vegetation usw. Für Meerestiere bilden nicht nur ausgedehnte Landmassen eine unübersteigliche Schranke, sondern für Tiefseebewohner auch flache Meeresteile, für Küstenformen inselarme Meere von größerer Tiefe.

Bei Süßwasserbewohnern würden wir zunächst erwarten, daß sowohl das Festland wie auch die Meere ein absolutes Verbreitungshindernis für sie bilden sollten. Die Folge davon wäre, daß die einzelnen Landseen und Stromgebiete jeweils eine ganz besondere und eigentümliche Lebewelt besitzen müßten. Dies ist aber durchaus nicht der Fall, vielmehr sind sehr viele Süßwasserbewohner sehr weit verbreitet. Zur Erklärung dieser merkwürdigen Tatsache dürfte vor allem der Umstand „von Bedeutung sein, daß die Süßwasserbewohner. . . ihrem Ursprunge nach auf Meeres-tiere zurückzuführen sind, vom Meere aus in die Flüsse und von da in die Landseen eingewandert sind. Sodann wird der Einfluß von Niveauveränderungen sowie die Verschiebung der Wasserscheiden, endlich die Wirkung *außerordentlicher Transportmittel* in Betracht kommen. Zu den letzteren gehören weite Überschwemmungen und Fluten, Wirbelwinde, welche Fische und Pflanzen und deren Keime von einem Flußgebiete in das andere übertragen. Hiermit steht die Tatsache im Einklang, daß auf entgegengesetzten Seiten von Gebirgsketten, welche schon seit früher Zeit die Wasserscheide gebildet haben, verschiedene Fische angetroffen werden“ (*Claus-Grobbe*). Dazu kommt endlich noch, daß manche Wassertiere auch zu aktiven Wanderungen über Land befähigt sind, und für die Verbreitung der Süßwasserinsekten kommt vor allem in Betracht, daß die meisten von ihnen im geschlechtsreifen Zustande Flugfähigkeit besitzen.

Von besonderem phylogenetischen und biogeographischen Interesse ist das Studium der Fauna und Flora von Inselgebieten; denn die Isolation auf einer Insel kann unter Umständen in verhältnismäßig kurzer Zeit zur Entstehung neuer Formen führen. „Ein Beispiel hierfür ist das Porto-Santo-Kaninchen, welches sich aus auf Porto Santo, einer Insel bei Madeira, ausgesetzten Kaninchen zu einer von der Stammart artlich verschiedenen, mit ihr sich nicht einmal mehr kreuzenden Form umgebildet hat.“ (*Puschnig*, 1910.)

Für die Zusammensetzung und Herkunft einer Inselbevölkerung wird es vor allem von größter Bedeutung sein, ob das betreffende Eiland schon als abgetrennte Insel entstanden ist (sogenannte ozeanische Inseln, besonders Koralleninseln) oder früher in Verbindung mit dem Festlande stand (kontinentale Inseln). Die ersteren werden nur Formen aufweisen können, für die das Meer kein absolutes Verbreitungshindernis darstellt. Die kontinentalen Inseln dagegen haben naturgemäß das Gros ihrer Lebewelt von jenem Festlande bezogen, mit dem sie früher in Verbindung standen. Für die Geschichte ihrer Fauna und Flora wird es von allergrößter Bedeutung sein, wann jene Landverbindung bestand und wann sie unterbrochen wurde. So zeigen beispiels-

weise England und Japan im Verhältnis zu ihrer großen Entfernung doch relativ geringe Unterschiede in der Zusammensetzung ihrer Lebewelt, weil sie bis in die jüngste geologische Vergangenheit mit dem großen eurasiatischen Kontinent verbunden waren. Dagegen weichen Madagaskar und Neuseeland von der ihnen zunächst liegenden Festlandküste viel stärker ab, weil hier die Verbindung schon in viel älterer Zeit unterbrochen wurde. Ein besonders lehrreiches Beispiel bietet uns in dieser Hinsicht der zwischen Indien und Australien gelegene Archipel. Nach der gegenwärtigen geographischen Gliederung sollten wir erwarten, hier einen allmählichen Übergang von Insel zu Insel von der indischen zur australischen Lebewelt vorzufinden, um so mehr, da ja die klimatischen Verhältnisse hier überall ziemlich dieselben sind. Diese Erwartung bestätigt sich aber keineswegs. Vielmehr finden wir hier eine ziemlich scharfe Grenze in der sogenannten *Wallaceschen Linie*. Westlich derselben hat die Fauna indischen, östlich australischen Charakter. Diese Tatsache wird uns aber sofort verständlich, wenn wir bedenken, daß jedenfalls entlang dieser Linie zuerst die Trennung zwischen Indien und Australien erfolgte und erst viel später dann auch die einzelnen Inseln sich voneinander sonderten.

Kontinentale Inseln können aber unter Umständen auch nachträglich den biologischen Charakter ozeanischer Inseln annehmen, wenn nämlich durch besondere geologische Vorgänge die Fauna und Flora gänzlich zerstört wurde. Wenn wir auch in solchen Fällen wohl nie mit absoluter Sicherheit annehmen können, daß wirklich alle Lebewesen der alten Bevölkerung zugrunde gegangen sind, so wird doch jedenfalls das Großteil der gegenwärtigen Lebewelt auf Neubesiedlung von auswärts zurückzuführen sein. Das faunistische und floristische Studium einer solchen Insel ist daher von größtem phylogenetischem und biogeographischem Interesse. Ein besonders lehrreiches Beispiel liefert uns hierfür die Neubesiedlung von Krakatau (*Docters van Leeuwen, Dammerman*).

Um die Phylogenese der einzelnen heute lebenden Species zu erschließen, ist es von größter Wichtigkeit, daß wir uns klar machen, welchen Veränderungen die rezente Lebewelt unterworfen ist. Alle die kleinen und kleinsten Änderungen am Pflanzen- und Tierbilde einer Gegend sind die kleinen und kleinsten Schritte eines Wanderprozesses. Diese müssen wir verstehen und deuten lernen, wenn wir umfassend das Wanderproblem, das Werden der Lebewelt eines Gebietes verstehen wollen. So setzen wir heute der bisherigen statischen Biogeographie eine dynamische zur Seite, deren Aufgabe es ist, die Ursachen und das Wesen der Zusammensetzung unserer heutigen Lebewelt zu erforschen (*Handschin*).

Die Vorgänge, die für die Veränderung einer Fauna — und dieselben Gesetze gelten natürlich auch für die Flora — maßgebend sind, hat in übersichtlicher und klarer Weise *Holdhaus* (1908) zusammengestellt. Ich folge hier seinen Darlegungen. Die Veränderungen können in zwei einander entgegengesetzten Richtungen erfolgen. Entweder zerfällt ein Gebiet mit einheitlicher Fauna im Laufe der Zeit in zwei oder mehrere Areale mit voneinander abweichender Lebewelt (Differenzierung) oder zwei Gebiete mit verschiedener Fauna schließen sich zu einem einzigen Areal mit einheitlicher Fauna zusammen (Egalisierung). Differenzierung kann natürlich nur eintreten, wenn Bedingungen entstanden sind, welche den Bewohnern des einen Teilgebietes die Einwanderung in das andere Areal unmöglich machen (Separation). Diese Separation wird herbeigeführt entweder durch das Vorhandensein einer unüberschreitbaren Verbreitungsschranke (geographische Isolation), wie solche bereits im vorausgehenden besprochen wurden; oder durch Verschiedenheiten in den biologischen Verhältnissen, „also beispielsweise durch Klimadifferenzen, Gesteinsunterschiede, Vegetationsdifferenzen usw. Die Grenzlinie zwischen den beiden in abweichende Facies gekleideten oder ein differentes Klima besitzenden Arealen (Faciesgrenze, Klimagrenze) übernimmt die topographische Rolle einer Barriere“. Tritt in der einen oder anderen Weise Separation innerhalb eines bis dahin zusammenhängenden und biologisch einheitlichen Gebietes auf, so kann auf eine der folgenden Arten Faundifferenzierung entstehen:

a) Die ursprünglich beiden Teilgebieten gemeinsamen Arten werden sich in jedem derselben in anderer Richtung weiter entwickeln und führen so zur Entstehung verschiedener, einander ganz nahe verwandter, sich gegenseitig vertretender und geographisch ausschließender Formen, die wir dann je nach dem Grade ihrer Verschiedenheit als Lokalrassen oder Subspecies eines Formenkreises oder als vikariierende Arten bezeichnen (Entstehung durch Allopathese, *Holdhaus*). Handelt es sich hierbei um Isolation (z. B. bei Inselgebieten), so werden die Formen scharf gegeneinander abgetrennt sein. Ist aber die Allopathese in einem geographisch zusammenhängenden Gebiete lediglich auf Grund verschiedener biologischer Verhältnisse eingetreten, so kann wohl auch eine solche scharfe Grenze bestehen, oft aber werden wir sehen, daß die Veränderung der Lebensbedingungen allmählich und kontinuierlich von dem einen Teilgebiete zum anderen übergeht, und dann werden wir in dieser Zwischenregion naturgemäß auch morphologische Übergänge zwischen den beiden Lokalformen finden. Dies trifft nicht bloß bei horizontaler, sondern auch bei vertikaler Aufeinanderfolge der Areale zu und wird bei letzterer besonders deutlich.

b) Von der ursprünglich einheitlichen Lebewelt können in dem einen der beiden Teilgebiete die einen, im anderen die anderen Formen aussterben, wodurch eine Verarmung und gleichzeitig damit eine Differenzierung der Fauna und Flora entsteht (durch Allothanie, *Holdhaus*). Dabei können natürlich einzelne gemeinsame Arten am Leben bleiben, so daß die Differenzierung dann nur eine partielle ist. Als Beispiel hierfür führt *Holdhaus* die Pselaphidenfauna von Elba und Korsika an. Der genannte Autor hat mit Recht nachdrücklich darauf hingewiesen, daß die Bedeutung der Allothanie vielfach unterschätzt wird und daß durch sie unter Umständen in kürzester Zeit ein Grad der Faunendifferenzierung hervorgerufen werden kann, an dessen Hervorbringung Allogenese durch sehr lange Zeiträume arbeiten müßte.

c) Endlich kann in das eine oder in beide Teilgebiete nach ihrer Trennung eine Einwanderung fremder Formen von auswärts erfolgen und so die Differenzierung durch „Allembanie“ entstehen. „Ein sehr klares Beispiel liefert die Fauna des Aspromonte in Calabrien und der Mti Peloritani in Sizilien. . . beides altkristallinische Schollen, die bis in postmiocäne Zeit, d. i. bis zum Einbruch der Straße von Messina in Landverbindung standen. In postpliocäner Zeit (also nach Einbruch der Straße von Messina . . .) wurde der Aspromonte an den übrigen Apennin angegliedert, von dem er bisher durch einen Arm des Neogenmeeres getrennt war. Gleichfalls erst in postpliocäner Zeit nahm Sizilien seine heutige Konfiguration an, indem die Gebirge am Nordrand der Insel und die Miocäntafel Südostsiziliens sich an einander schlossen. Zur Diluvialzeit scheint auch zeitweise eine Verbindung Siziliens mit Nordafrika bestanden zu haben. Es kam also nach Einbruch der Straße von Messina zu einer Faunendifferenzierung zwischen Aspromonte und Mti Peloritani, indem in das Aspromonte-Massiv zahlreiche alpin-apenninische Arten einwanderten, während die Mti Peloritani der Immigration aus dem westlichen und südlichen Sizilien (und zeitweise vermutlich aus Nordafrika) offen standen.“

In den meisten Fällen von Faunendifferenzierung wird natürlich nicht nur ein einziger der aufgezählten Faktoren am Werke sein, sondern man wird ein Zusammenwirken von zweien oder allen dreien nachweisen können, in der Regel wohl mit Prävalenz des einen oder anderen dieser Faktoren.

Das direkte Gegenteil der Differenzierung bildet die Egalisierung, die natürlich nur dann eintreten kann, wenn beiderseits gleiche Lebensbedingungen herrschen. Sie kann auch bei geographisch getrennten Gebieten durch Verarmung (Dezimierung) erfolgen, wenn die in beiden Gebieten bis dahin vorhandenen verschiedenen Arten aussterben und nur die gemeinsamen Arten übrigbleiben. „Die monotone Fauna der mitteleuropäischen Ge-

birge — im Gegensatz zu der faunistischen Mannigfaltigkeit der südeuropäischen Montanfauna — ist auf weitgehende Faunendezimierung durch die Eiszeit zurückzuführen.“ Wenn zwischen den beiden Arealen kein Verbreitungshindernis besteht bzw. ein bis dahin bestehendes beseitigt wurde, so kann auch durch Wanderung (Migration) eine Egalisierung eintreten, wobei die beiden bis dahin verschiedenen und voneinander getrennten Faunen entweder miteinander verschmelzen (Fusion) oder die eine von der anderen zum Aussterben gebracht wird (Verdrängung). In der Geschichte der Säugetierwelt Südamerikas haben wir bereits ein gutes Beispiel für eine derartige Egalisierung durch Entstehung der pliocänen Landverbindung mit Nordamerika kennengelernt.

Halten wir uns all die bisherigen Erwägungen stets vor Augen, so können wir aus der gegenwärtigen geographischen Verbreitung weitgehende Rückschlüsse auf die Phylogenie der rezenten Arten machen. Dies hat allerdings zur Voraussetzung, daß wir auch die geologische Vergangenheit des betreffenden Gebietes genau kennen, wie dies beispielsweise für Europa und Nordamerika zutrifft, deren tertiäre Lebewelt recht gut bekannt ist, und für welche die Phänomene der posttertiären Eiszeit eine biologisch wichtige Abgrenzung der jüngsten Entwicklungsepoche bilden. Wir wissen, in welchen Gegenden die Lebewelt der Tertiärzeit sich während der Eiszeit erhalten konnte, wir wissen, welche klimatischen Verhältnisse während der einzelnen Abschnitte der Eiszeit und nach derselben eintraten. Es läßt sich daher fast in jedem Falle mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit angeben, ob eine Form als ein überlebender Rest (Relikt) der tertiären Lebewelt desselben Gebietes anzusehen ist oder woher und zu welcher Zeit ihre Einwanderung erfolgt sein kann oder ob sie endlich an Ort und Stelle neu entstand (*Wettstein*, 1898.)

Wenn wir uns die Verbreitungsgebiete der Arten eines Genus oder einer Speciesgruppe in eine Karte eintragen, so gelangen wir zunächst meist zu einem chaotischen Bilde, in welchem sich die Grenzl意思ien der einzelnen Verbreitungsbezirke in wirrem Durcheinander vielfach überkreuzen. *Wettstein* hat uns aber gezeigt, in welcher Weise eine sorgfältig durchgeführte Analyse eines solchen Kartenbildes zu sehr wichtigen Aufschlüssen über die Phylogenie der Arten Verwendung finden kann. Als Beispiel wählte er die endotrichen Gentianen und die Arten der Gattung *Euphrasia*, Sectio *Eneuphrasia*, Subsectio *Semicalcaratae*. *Wettstein* hat nun zunächst die Verbreitungsgebiete einer Formengruppe in der Weise auf mehrere Karten verteilt, daß er in jede Karte nur solche Artgebiete eintrug, welche aneinander grenzen, sich aber nicht teilweise decken. Auf diese Weise mußten naturgemäß vikariierende Arten (oder Formen) auf dieselbe Karte kommen, da wir ja oben

gesehen haben, daß deren Verbreitungsgebiete den eben angeführten Bedingungen entsprechen. Und tatsächlich zeigte sich nun auch, daß die auf diese Weise auf einer Karte vereinigten Arten miteinander auch morphologisch näher verwandt waren, als mit den Arten der übrigen Kartten. So zeigte sich, daß gewisse Formen der Gattung *Gentiana* einander noch so nahe stehen, daß *Wettstein* sich genötigt sah, sie unter dem Namen *G. polymorpha* zu vereinigen (*G. calycina*, *pilosa*, *Sturmiana* s. l., *Wettsteinii* s. l., *Rhaetica* s. l., *Austriaca* s. l., *praecox* s. l., *Murbeckii*, *Bulgarica*). „Bei der hier angenommenen Art der Ausgliederung der Formen erscheint *G. Wettsteinii* s. l. einerseits als nordwestliches, *G. praecox* s. l. als nordöstliches Endglied der ganzen Entwicklungsreihe, sie sind in bezug auf die verwandtschaftlichen Beziehungen sich am entferntesten. Sie verhalten sich nun in einer Hinsicht außerordentlich instruktiv. Daß in Anpassung an benachbarte, klimatisch verschiedene Gebiete aus derselben Grundform entstandene Formen sich geographisch ausschließen, ist uns bekannt; ebenso, daß sich phylogenetisch weniger nahestehende Formen ganz oder teilweise im gleichen Gebiete vorkommen können. Und so sehen wir denn auch bei den hier in Rede stehenden Sippen die zunächst verwandten sich geographisch streng ausschließen, nur bei den verwandtschaftlich am weitesten voneinander entfernten Sippen *G. Wettsteinii* und *G. praecox* ein teilweises Übereinandergreifen der Areale. *G. Wettsteinii* bei ihrer Wanderung von West nach Ost, *G. praecox* bei ihrer Wanderung von Ost nach West haben im nördlichen Böhmen und in den angrenzenden Ländern zum Teil dasselbe Areal okkupiert.“ (*Wettstein*, 1898.)

Ähnlich interessante Aufschlüsse über die Phylogenie der Species hat die biogeographische Methode auch bei der Gattung *Euphrasia* geliefert. Ich führe hier nur eine Artengruppe davon als Beispiel an. „Hierher zählen *E. pectinata*, *E. Tatarica*, *E. stricta*, *E. borealis* und *E. pumila*; fünf Sippen, die durch graduelle Merkmale voneinander geschieden sind, zwischen denen nichthybride Zwischenformen existieren. Spricht schon dieser Umstand für sehr nahe genetische Beziehungen zwischen den Sippen, so werden letztere evident bei Betrachtung der sich streng ausschließenden Areale. Wenn letzteres bezüglich der *E. pumila* und *E. stricta* aus der Karte nicht zu entnehmen ist, so liegt die Ursache darin, daß hier das Ausschließen in vertikaler Richtung erfolgt. Wir können hier nicht daran zweifeln, daß wir es hier mit Arten zu tun haben, die aus gemeinsamer Stammart in jüngster Zeit in Anpassung an klimatisch verschiedene Gebiete entstanden sind. Sogar die Ursachen der Artbildung sind dem Verständnis näher gerückt, wenn wir in Betracht ziehen, daß

E. pectinata dem mediterranen, *E. Tataica* dem pontischen, *E. stricta* dem baltischen, *E. pumila* dem alpinen Florengebiere angehört, während *E. borealis* sich unter den eigentümlichen klimatischen Verhältnissen des Nordens von Großbritannien ausbildete.“ (*Wettstein* 1898.)

Natürlich hat sich die biogeographische Methode auch für die Speciesphylogenie der Tiere als ebenso fruchtbar erwiesen. Ich will hier der Kürze wegen nur auf ein einziges Beispiel verweisen, das uns zeigen mag, wie viele wertvolle Aufschlüsse wir von dieser Forschungsrichtung noch erwarten dürfen. *Kolbe* hat (1917) die Arten der Laufkäfergattung *Carabus* in dieser Hinsicht einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Er gelangt auf Grund der gegenwärtigen geographischen Verbreitung unter Berücksichtigung der geologisch-klimatologischen Vorgeschichte der Invasionsgebiete zu dem Resultat, daß die Urheimat der Gattung *Carabus* in Zentral- und Ostasien gelegen war. Von hier wanderten in der Juraperiode Angehörige dieses Verwandtschaftskreises bis nach Australien, wo sie heute noch durch die abweichende Gattung *Pamborus* vertreten sind. Während der Kreidezeit muß eine Wanderung von Zentralasien bis nach Kleinasien und der Balkanhalbinsel stattgefunden haben und ungefähr um dieselbe Zeit verbreiteten sich auch ostasiatische Formen bis nach Nordamerika, denn die westchinesische Untergattung *Archaeocarabus* ist mit dem nordamerikanischen *Tanaocarabus* sehr nahe verwandt. Auch später wurde diese Landbrücke noch des öfteren benutzt; denn nur so ist es zu erklären, daß Nordamerika und Sibirien eine Anzahl gemeinsamer Arten aufweisen, nämlich *Carabus vietinghovi*, *humeli*, *truncaticollis* und *maeander*. Inzwischen haben sich die Formen auch in den einzelnen Teilen von Asien selbständig weiterentwickelt und wir können hier deutlich verschiedene Entstehungs-herde von Artengruppen erkennen. „Schon die großen Unterschiede zwischen dem turkestanischen und dem chinesischen Bezirk zeigen uns, daß wir es hier mit zwei voneinander recht verschiedenen Verbreitungsbezirken zu tun haben, die hauptsächlich auf zwei getrennte sekundäre Entstehungszentren zurückzuführen sind. Ein besonderes Zentrum ist auch der ostsibirische Bezirk mit der Amurfauna. Und wie groß sind die Unterschiede zwischen dem turkestanischen Bezirk und der Kaukasusfauna!... Ferner bemerken wir den großen Gegensatz zwischen den *Carabus*-Formen Kleinasiens und denjenigen der Kaukasusländer.“ (*Kolbe*.)

Während der Tertiärzeit breiteten sich dann die aus Westasien eindringenden Formen über die Balkanhalbinsel bis nach Mittel- und Südeuropa weiter aus und gelangten so schließlich bis nach Südfrankreich und Spanien. Dies ist noch heute aus der Ver-

breitung einzelner Arten deutlich ersichtlich. *Carabus caelatus*, der in mehreren Rassen Dalmatien, Kroatien, Krain, Bosnien, die Herzegowina und Montenegro bewohnt, ist nach *Kolbe* ein Abkömmling des nordpersischen *C. stroganovi*. Ähnlich ist *procerus* von Nordpersien und den südlichen Abhängen des Kaukasus bis Krain und Istrien, von der Krim bis zum Libanon und nach Morea verbreitet. „Auch *Carabus Ullrichi* Germ. (*Goniocarabus*) Mittel- und Südeuropas (*italicus* Dej. und *vagans* Oliv.) steckt mit seiner Wurzel im Kaukasus (*cumanus* Fisch.-W.). Ebenso ist die Artengruppe *Xystrocarabus* mit *catenatus* Panz. und *Parreyssi* Pallrd. des nordwestlichen Teiles der Balkanhalbinsel und der Illyrischen Provinz aus dem fernerer Osten (*C. Stscheglovi* Mnnh., Ural und Südrußland) herzuleiten. *Platycarabus* des Alpengebietes und der Karpathen ist auf *Tribax* und *Plectes* mit ihren vielen den Kaukasus bewohnenden Arten zurückzuführen; denn die Gruppen mit plurisetosen Labialpalpen sind von solchen mit bisetosen Labialpalpen abzuleiten.“ (*Kolbe*.) Dasselbe zeigt uns auch die *Cechenus*-gruppe, welche im Kaukasus durch *boeberi* und *fischeri*, im nordwestlichen Balkan, Ungarn und den Bergländern Mitteleuropas durch *irregularis*, in den Pyrenäen und Asturien endlich durch *pyrenaicus* und *auriculatus* vertreten ist.

Im Südwesten des ganzen Verbreitungsgebietes, d. h. also auf dem damals Nordwestafrika, Spanien, Südfrankreich und die atlantischen Inseln umfassenden Kontinent bildeten sich dann die Caraben selbständig weiter. Hier entstanden zahlreiche neue Artengruppen, die zum großen Teil in diesem Gebiete verblieben, während einige von ihnen später wieder nach Norden und Osten zurückwanderten und sich über einen größeren oder kleineren Teil Europas ausbreiteten. „Sie machten halt in den östlichen Grenzländern Mitteleuropas (*catenulatus*, *auronitens*) oder reichten noch bis Westrußland (*intricatus*) oder erreichten nicht die Ostgrenzen Deutschlands und Österreichs (*auratus*).“ (*Kolbe*.) *C. intricatus* besiedelte zunächst die Alpenländer, verbreitete sich dann über Deutschland, erreichte aber nicht mehr England, da dieses im Plistocän vom Festland bereits abgetrennt wurde. Weiterhin gelangte die Species nach Jütland, hat aber Skandinavien und die dänischen Inseln nicht mehr erreicht, wohl aber Bornholm, da diese Insel noch nach der Eiszeit mit der Südküste der Ostsee verbunden war. Während *intricatus* während der Eiszeit in den Alpenländern wahrscheinlich durch die Gletscherbedeckung größtenteils verdrängt wurde, besiedelte die Art die Südalpen und einen großen Teil der nördlich und östlich von den Alpen gelegenen Niederungen, wo sich zahlreiche Lokalrassen ausbildeten. Weiter drang die Art über Jugoslawien bis nach Morea vor. Nach einander folgen hier die Rassen: *liburnicus*, *montenegrinus*, *krüperi*, *borni*,

adonis und merlini. Griechenland wurde sicher zuletzt besiedelt, „denn auf den Jonischen Inseln, welche erst während der Glacialzeit vom Festland abgetrennt wurden, fehlt ein Angehöriger der *Intricatus*-Gruppe.“ Auch auf der Ostseite der Balkanhalbinsel fehlt diese Gruppe vollständig, was deutlich für ihren westeuropäischen Ursprung spricht. In diesem Gebiete macht sich vielmehr ein kräftiges kleinasiatisches Element anderer Arten geltend. Endlich wurde Italien auch von der Balkanhalbinsel her besiedelt. „Daraus erklärt sich die Tatsache, daß die *Intricatus*-Formen Südtaliens nebst Sizilien (*Bayardi*, *Leonii*, *silaensis*, *Lefeburei*) sich an die thessalisch-griechische Rasse anlehnen und von den norditalienischen *Intricatus*-Rassen der Südalpen sich erheblich unterscheiden.“

Nach dem Dargelegten erklärt sich die weitgehende phylogenetische Verschiedenheit der europäischen *Carabus*-Arten, da sie zum Teil einer ostwestlichen Einwanderung aus Asien, zum Teil einer westöstlichen Rückwanderung aus Südfrankreich ihren Ursprung verdanken. „Zentralasien nebst dem Altaigebiet bis zum Amur sandte uns die Arten *granulatus*, *clathratus*, *arvensis* (durch *conciliator*), *nitens*. Dazu kommt die *Silvestris*-Gruppe nebst Verwandten. Aus Artengruppen des Kaukasus sind abzuleiten *irregularis* (von *Cechenus*-Arten), *convexus*, *Ullrichi* (von *cumanus*) und *Platycarabus* (von *Tribax*, *Plectes*). Kleinasien gab die Ausläufer der *Coriaceus*- und der *Graecus-hungaricus*-Gruppe. Von dem *C. Stroganovi* Nordpersiens ist die *Caelatus*-Gruppe abzuleiten. Dazu treten dann die Ausläufer aus dem südwesteuropäischen Verbreitungszentrum: *Carabus catenulatus*, *nemoralis*, *auronitens*, *intricatus*, *auratus*. Uralte Elemente Mitteleuropas aus dem mesozoischen Zeitalter scheinen *C. glabratus*, *nodulosus* und *marginalis* zu sein, die recht isoliert stehen.“ (Kolbe.)

So hat uns die biogeographische Forschung sehr wichtige Aufschlüsse über die stammesgeschichtliche Herkunft verschiedener Arten und Artengruppen im Tier- und Pflanzenreiche geliefert und durch Anwendung dieser Methode hat die Phylogenie auch von der Zukunft noch sehr wertvolle Ergebnisse zu erwarten. Freilich darf dabei niemals außer acht gelassen werden, daß die Benutzung der biogeographischen Methode niemals zur Schablone ausarten darf, sondern stets jeder Einzelfall mit größter Objektivität und unter Beachtung aller Faktoren beurteilt werden muß, wie dies Wettstein (1898) mit ganz besonderem Nachdruck hervorhebt.

Ich könnte nun die Besprechung dieser Methode, soweit sie uns für die phylogenetische Forschung positive Resultate zu liefern vermag, füglich abschließen, müßte ich nicht noch zweier Theorien gedenken, die auf diesem Gebiete in der jüngsten Zeit aufgestellt

worden sind und eine Zeitlang die Aufmerksamkeit der Gelehrten in Anspruch nahmen.

Was zunächst die *Simrothsche Pendulationstheorie* anlangt, so brauche ich auf dieselbe hier wohl nur ganz kurz hinzuweisen, da sie einerseits gegenwärtig wohl schon in allen wissenschaftlichen Kreisen als endgültig abgetan gilt und andererseits auch keine direkten phylogenetischen Aufschlüsse zu geben versprach, sondern nur gewisse Auffälligkeiten in der geographischen Verbreitung und Verteilung der Arten zu erklären versuchte. Eine ausführliche Kritik dieser Theorie hat *Holdhaus* (1909) gegeben, wo auch die nötige einschlägige Literatur angegeben ist.

Etwas ausführlicher muß ich dagegen auf die „*Age-and Area*“-Theorie von *Willis* eingehen, einerseits weil dieselbe gegenwärtig noch im Mittelpunkt der Diskussion steht und andererseits weil sie versucht, direkte Schlüsse von größter phylogenetischer Bedeutung zu ziehen. *Willis* ging bei seinen Betrachtungen von der Flora von Ceylon aus und hat später auch die Flora von Neu-seeland auf dieselben Gesichtspunkte hin untersucht. Er weist zunächst auf die Erfahrungstatsache hin, daß viele Arten mit beschränkter Verbreitung Gebiete bewohnen, die nicht knapp aneinander grenzen und sich gegenseitig ausschließen, sondern die einander teilweise überdecken. Daraus schließt er, daß es sich hierbei nicht um Formen handeln kann, die an ganz bestimmte lokale Bedingungen angepaßt sind, noch auch um „aussterbende“ Formen, da sich diese hierbei nicht auf so regelmäßig begrenzte, kleine Areale zurückziehen würden. Vielmehr glaubt er die einzig mögliche Erklärung für diese Art der Verbreitung darin zu finden, daß es sich dabei um neu entstandene Formen handelt, die bisher noch nicht Zeit gehabt haben, sich weiter auszubreiten. Diese Erklärung stützt er weiterhin durch die Beobachtung, daß Arten, die auf die betreffende Insel beschränkt sind, auf dieser auch das kleinste Areal inne haben, Arten, die auch auf dem nächst gelegenen Festland noch vorkommen, auf der Insel schon weiter verbreitet sind, und endlich Arten, die auch sonst eine weitere Verbreitung haben, auch auf der Insel das größte Areal einnehmen. Erstere wären somit nach seiner Ansicht die jüngsten, letztere die ältesten Arten, so daß das phylogenetische Alter einer Species der Größe des von ihr bewohnten Areals direkt proportional wäre (daher der Name der Theorie). Es ist klar, daß wir es hier mit einer Schlußfolgerung zu tun haben, die die allerweitgehendste stammesgeschichtliche Bedeutung hätte, vorausgesetzt, daß sie richtig wäre.

Seine Ableitung geht aber noch weiter. Je älter eine Gattung oder Gruppe ist, ein desto größeres Verbreitungsgebiet konnte sie — immer nach *Willis* — bisher schon besiedeln, aber nicht nur das: um so länger hatte sie auch schon Zeit, sich in zahlreiche

neue Formen und Arten zu spalten, um so artenreicher wird sie also sein. Wir könnten darnach also rein mechanisch-statistisch das relative Alter jeder beliebigen systematischen Kategorie einfach nach ihrer Artenzahl feststellen. Es ist wohl selten in der Literatur eine Theorie von solcher Tragweite aufgestellt worden. Wir müssen sie daher samt ihren Voraussetzungen einer eingehenden kritischen Betrachtung würdigen.

Der Hauptfehler von *Willis* ist, daß er von Anfang an rein mechanische, schablonenhafte Verbreitungsstatistik treibt, ohne die einzelnen Fälle kritisch zu sondern, wie dies *Wettstein* doch schon 1898 in den oben zitierten Fällen in klassischer Weise getan hat. Freilich hätte eine solche Sonderung für die von *Willis* studierten Gebiete auch auf sehr große, vielleicht unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen müssen, weil wir über die geologisch-klimatologische Vorgeschichte dieser Gebiete nur recht mangelhaft orientiert sind, während ja — wie oben dargelegt — gerade eine solche möglichst eingehende Kenntnis die erste Voraussetzung für eine stammesgeschichtliche Verwertung der biogeographischen Resultate bildet. Immerhin läßt sich aber schon theoretisch feststellen, daß die Erklärung der von *Willis* angeführten Verbreitungsphänomene durchaus nicht so einfach und eindeutig ist, wie der Autor sie sich vorstellt. Solche Fälle, in denen sich die Verbreitungsgebiete verschiedener Arten desselben Genus teilweise decken, können in jedem einzelnen Falle eine sehr verschiedene Ursache haben. Zunächst ist es möglich, daß Arten, die ursprünglich als Vikarianten desselben Formenkreises entstanden sind, sich biologisch so weit voneinander entfernen, daß sie sekundär in dasselbe gemeinsame Grenzgebiet einwandern und dort nebeneinander vorkommen können. (Vgl. den oben angeführten Fall von *Gentiana Wettsteinii* und *praecox*.) Oder es kann die Gliederung vikariierender Formen eine vertikale sein, was dann natürlich in der Karte nicht zum Ausdruck kommt, sondern ein gemeinsames Verbreitungsgebiet vortäuscht. (Vgl. den oben angeführten Fall von *Euphrasia stricta* und *pumila*.) Oder zwei vikariierende Formen bewohnen z. B. verschiedenes Gestein, oder die eine nur trockene, die andere nur feuchte Stellen; dann kann natürlich unter Umständen ein Grenzgebiet vorhanden sein, in welchem beiderlei Lebensbedingungen gemischt nebeneinander vorkommen, was dann auch wieder zu einer teilweisen Deckung der Verbreitungsareale führt. Schließlich ist es auch möglich, daß die Gebiete allmählich ineinander übergehen und sich in den Grenzgebieten nichthybride Zwischenformen vorfinden, die dann vielleicht in der Literatur bald als die eine, bald als die andere Species angegeben wurden, so daß auch hier wieder ein teilweise gemeinsames Verbreitungsgebiet vorgetäuscht wird. Schließlich kann es sich in sehr vielen

Fällen zwar um Arten derselben Gattung, aber um nichtvikariierende Arten handeln, wodurch dann natürlich alle weiteren, darauf aufgebauten Schlüsse hinfällig werden. *Wettstein* hat gezeigt, daß die Verbreitungskarte der Arten eines Genus zunächst ein ganz chaotisches Bild liefert und daß erst eine Analyse in die einzelnen Vikariantengruppen weitere Schlüsse ermöglicht. *Willis* hat diese Analyse aber nirgends vorgenommen, sondern geht stets von jenem chaotischen Kartenbild aus, um seine Schlüsse daraus zu ziehen. Ja er hat dies sogar später geradezu zur notwendigen Voraussetzung seiner Ableitungen gemacht, indem er ausdrücklich betont, seine Theorie „must never be applied to single species, but only to groups of at least ten allied forms, in order to cancel out the effects of differences among them in degree of local adaption, of luck in transportation in the earlier rarer stages, and other more or less chance effects“. Damit ist aber gerade eine kritische Verwertung der biogeographischen Resultate unmöglich gemacht, denn es wird wohl nirgends in einem begrenzten Gebiet zehn Vikarianten desselben Formenkreises geben; im Moment, wo man die Betrachtung aber auch auf nichtvikariierende Arten ausdehnt, ist jedwede logische Schlußfolgerung unmöglich gemacht. Nur nebenbei sei hier übrigens auch bemerkt, daß die eben angeführte, von *Willis* gemachte Einschränkung logisch ganz widersinnig ist; denn sie würde besagen, daß die Theorie, wenn man nur neun Arten in Betracht zieht, nicht zutrifft, daß also dann beispielsweise die mit dem größten Verbreitungsareal auch die jüngste sein könnte; sie wird aber dann plötzlich automatisch zur ältesten, wenn man nun auch noch die zehnte Species dazu nimmt, denn nun muß die Theorie ja stimmen!

Tatsächlich stimmt sie aber auch bei mehr als zehn Arten nicht. *Wettstein* hat in dem früher angeführten Fall 14 Arten der Gattung *Gentiana* studiert. Unter ihnen hat *G. Wettsteinii* ein verhältnismäßig recht großes Areal inne (das größte der Polymorpha-Gruppe), sie ist aber doch die jüngste Species dieser Gruppe, auf jeden Fall bedeutend jünger als *G. calycina*, die ein verhältnismäßig kleines Gebiet besiedelt. *Wettstein* sagt auf Grund seiner eingehenden monographischen Studien über diese Artengruppe ausdrücklich, „daß diejenige Art der ganzen Gruppe, welche morphologisch am ehesten intermediär zwischen allen anderen genannt werden kann und infolgedessen der mutmaßlichen Stammart am ähnlichsten sein könnte ... *calycina* ... ist“. Daß *calycina* sehr alt ist, geht deutlich auch aus ihrer diskontinuierlichen Verbreitung hervor; sie hat zweifellos in früherer Zeit einmal ein viel größeres, zusammenhängendes Verbreitungsgebiet bewohnt, ist aber in den zwischenliegenden Gebieten seither ausgestorben und erweist sich somit klar und deutlich als ein typischer Reliktendemismus.

Und damit kommen wir zu einem anderen, schwerwiegenden Einwand gegen die *Willissche* Theorie. Die Hauptstütze findet diese nämlich in dem Studium der Verbreitung von Arten, die nur ein kleines Areal bewohnen, also sogenannte endemische Arten sind. *Willis* sagt nun ausdrücklich: „endemic species usually occupy continuous areas“. Das ist aber einfach unrichtig; es sind sehr zahlreiche Fälle bekannt, nämlich fast alle Reliktendemiten, welche durch eine diskontinuierliche Verbreitung ausgezeichnet sind. Dies gilt namentlich für die europäischen und nordamerikanischen Eiszeitrelikte. Von den von *Wettstein* studierten Arten haben beispielsweise folgende eine diskontinuierliche Verbreitung: *Gentiana campestris* (Alpen und Norden), *G. Rhaetica*, *G. calycina*, *G. Carpathica* (Karpathen und dinarische Alpen); *Euphrasia picta* (östliche Sudeten und Nordkarpathen; nördliche und südliche Kalkalpen, dagegen nicht in den Zentralalpen). Einer der größten Fehler von *Willis* war, daß er zwischen Reliktendemismen und jungen Adaptationsformen nicht unterschieden hat. Denn es ist klar, daß seine Theorie für die ersteren niemals zutreffen kann. Haben dieselben doch in früherer Zeit ein größeres Areal bewohnt als gegenwärtig, müßten also nach der *Willisschen* Theorie im Laufe der Zeit jünger geworden sein! Ganz mit Unrecht bezeichnet *Willis* die Reliktendemiten stets als „moribund species“. Eine Species kann sehr wohl in einem Gebiete aus irgendwelchen Ursachen ausgestorben sein und trotzdem in einem anderen sich noch dauernd erhalten (z. B. die Glacialrelikte).

Ein weiteres, schlagend gegen *Willis* sprechendes Beispiel führt auch *Arber* an, obwohl sie trotzdem ausdrücklich seiner Theorie zustimmt. Ich meine die Verdrängung von *Primula elatior* durch *vulgaris*; hierdurch wird das Verbreitungsgebiet von *elatior* im Laufe der Zeit sichtlich immer mehr und mehr eingeengt, was nach *Willis* die widersinnige Folgerung ergäbe, daß diese Art immer jünger und jünger wird — denn das Alter ist doch der Größe des Verbreitungsgebietes angeblich proportional! Ganz mit Recht hat *Berry* (nach einem Zitat bei *Arber*) gegen *Willis* darauf hingewiesen, „that the genus *Nelumbo*, which is now represented by two species only, occurring respectively in Asia and America, had formerly a cosmopolitan range, including Greenland, Europe and Africa“. Auch diese Tatsache steht in schroffem Widerspruch mit „Age and Area“ — aus denselben Gründen wie in den früher angeführten Fällen. So steht die *Willissche* Ansicht über das Aussterben von Species in vollständigem Gegensatz zu den tatsächlichen Beobachtungen. Freilich meint dazu *Arber*, „that *Willis's* position, in regard to the extinction of Angiospermic plants, was untenable... they may be discarded without in any way affecting the truth of the law“. Ich kann dieser letzteren Behauptung durchaus nicht

zustimmen. Ich finde im Gegenteil, mit seinem Standpunkt in bezug auf das Aussterben der Arten steht und fällt auch seine Age and Area-Theorie.

Willis hat offenbar anfangs die längst bekannte Tatsache der Reliktendemismen überhaupt übersehen oder als unrichtig betrachtet; später gibt er freilich ihre Existenz zu und verweist dabei z. B. auch sehr richtig auf die *Gingkoaceen*. Er sagt sogar ausdrücklich: „I have been working at the endemic genera of N. temperate America, and I find, as I shall show in a later paper, that the misunderstanding between Prof. *Sinnott* and myself is due to the fact that there are many relics there.“ Freilich glaubt er dadurch anscheinend seine Theorie nicht entkräftet. Aber ich habe schon gezeigt, daß die Reliktendemismen in absolutem Widerspruch mit der *Willisschen* Theorie stehen und daher würde schon die sicher erwiesene Existenz auch nur eines einzigen Reliktes hinreichen, um die Allgemeingültigkeit der Theorie endgültig zu widerlegen. Damit ist sie aber gleichzeitig auch als Arbeitshypothese unbrauchbar gemacht; denn selbst wenn wir mit *Willis* annehmen wollten, daß die Theorie sonst im allgemeinen gilt, wüßten wir doch nie, ob sie auch gerade auf einen speziellen, eben dem Studium unterzogenen Fall Anwendung finden darf, könnten daher also auch niemals aus ihr sichere Schlüsse ziehen.

Namentlich *Sinnott* hat sich das Verdienst erworben, die *Willissche* Theorie einer eingehenden Kritik zu unterziehen. Er gelangt dabei auf Grund scharfer Analysen der gegebenen Tatsachen zu den folgenden Resultaten: „a) Many effective factors other than age determine the area occupied by a species, notably physical and climatic barriers, the adaptability of species under different environments, the rapidity with which they may become dispersed, and the growth form to which they belong. b) An analysis of various floras shows that the hypothesis necessarily implies that trees and shrubs are producing new species much faster than are herbs, a conclusion against which there is much evidence. c) The fact that herbaceous species have a much wider average range than woody ones necessarily implies that the herbaceous element in the vegetation of the world is more ancient than the woody element, a conclusion against which there is also much evidence. d) ‚Dying out‘ of species is apparently taking place in many cases, both by actual extermination, which causes the last survivors to appear as ‚relict‘ endemics; and by the ‚swamping‘ of isolated members of old species by crossing with newly developed forms.“

Tatsächlich scheinen mir diese Einwände ganz unwiderleglich. *Willis* hat auf Grund der Einwürfe seiner Gegner sein Gesetz später folgendermaßen formuliert: „The area occupied at any

given time, in any given country, by any group of allied species at least ten in number, depends chiefly, so long as conditions remain reasonably constant, upon the ages of the species of that group in that country, but may be enormously modified by the presence of barriers such as seas, rivers, mountains, changes of climate from one region to the next or other ecological boundaries, and the like, also by the action of man, and by other causes."

Eine solche Gleichartigkeit der Bedingungen, wie sie *Willis* hier zur Voraussetzung der Richtigkeit seiner Theorie macht, dürfte aber vermutlich niemals vorhanden sein und wir haben Grund anzunehmen, daß es — wenn sie tatsächlich vorhanden wäre — überhaupt zu keiner Speciesdifferenzierung kommen könnte. Aber wollen wir selbst die letztere Möglichkeit von dem extrem mutationistischen Standpunkte aus, auf dem *Willis* steht, zugeben, so ist es doch klar, daß mit dem Auftreten einer neuen Species — gleichgültig, ob sie an Ort und Stelle entstanden oder von außen her neu eingedrungen ist — durchgreifende Veränderungen in den Lebensbedingungen aller anderen in diesem Gebiete vorhandenen Arten eintreten, weil sie ja eben jetzt auch mit dieser neuen Species in Konkurrenzkampf treten müssen, was früher nicht der Fall war. Die Geschichte der Fauna Südamerikas gibt uns hierfür ein klassisches Beispiel, ebenso auch die vielen Fälle, wo durch den Menschen nach einem fernen Gebiet verpflanzte Lebewesen die dort herrschende Fauna oder Flora in weitgehendem Maße verdrängten. *Willis* hat aber überhaupt nicht den Versuch gemacht, zu beweisen, daß die Voraussetzung seiner Theorie — das vollständige Gleichbleiben der Lebensbedingungen — auch nur irgendwo zutrifft, obwohl doch schon *Sinnott* ausdrücklich betont, daß sicherlich „no region of any considerable area“ von verschiedenen, die Ausbreitung beschränkenden Faktoren frei ist. Wenn dem aber so ist — und *Willis* hat diese Behauptung nicht widerlegt — so sagt das nach der letzten Formulierung des „Gesetzes“ durch *Willis*, daß die Theorie eben nirgends gilt.

Willis verspottete die Erklärung zahlreicher Endemismen als Reliktformen oder, wie er sagt, „moribund species“ mit den Worten: „Had one perhaps arrived in Ceylon just in time to see the dying out of a considerable flora?“ Man müßte darnach erwarten, daß er im Gegensatz hierzu für seine Theorie den empirischen Beweis erbringt, daß die Endemismen noch in Ausbreitung begriffen sind. Denn wie uns zahlreiche Fälle gezeigt haben, so z. B. die Verbreitung der durch den Menschen importierten Kaninchen in Australien oder die rapide Ausbreitung von eingeführten Unkräutern in Ceylon oder Neuseeland, gibt es zumindest viele Arten, bei denen die Ausbreitung so rasch vor sich geht, daß wir sie sozusagen von Jahr zu Jahr verfolgen könnten. Es müßte sich dies

also wenigstens bei einem Teil der Endemismen gleichfalls erweisen lassen, falls die Age and Area-Theorie richtig wäre. Aber nichts von alledem. Vielmehr betont *Willis* in seiner Polemik gegen *Ridley* ausdrücklich: „But with all the additions since Thwaites's time, the range in Ceylon of the various species has been comparatively little extended.“ Und: „I have already shown how little difference Trimen's work made in Thwaites's results. My own made still less in Trimen's, and the differences will decrease as time goes on.“ Freilich hat *Willis* diese Behauptungen vorgebracht, um die Ansicht *Ridleys* zu widerlegen, daß seine Theorie auf unzureichendem Material aufgebaut ist und sich daher mit Bekanntwerden weiteren Materials nicht wird halten können. So ist bei *Willis* auch deutlich der Gedanke zu merken, daß die Veränderung im Areal nicht auf tatsächliche Ausbreitung der betreffenden Species zurückzuführen ist, sondern auf vorherige unzulängliche Kenntnis. Er hätte aber bedenken müssen, daß — wenn seine Theorie richtig wäre — gerade das Umgekehrte der Fall sein müßte, daß nämlich mit immer weiter fortschreitender Zeit die Größe der Areale immer mehr zunehmen müßte, da er ja doch die Species als in progressiver Ausbreitung begriffen voraussetzt.

Kurz gesagt, würde die *Willis*sche Theorie einer Bevölkerungsstatistik entsprechen, die das Alter der Bewohner nach der Größe des von ihnen eingenommenen Wohnraumes berechnen wollte oder aus der Zahl der Mitglieder einer Familie das Alter des Hausvaters! Tatsächlich hat *Willis* nirgends — vielleicht mit einziger Ausnahme des von ihm angeführten Falles der Trichostichaceen und Podostemaceen — ernstlich den Versuch unternommen, auch wirklich zu beweisen, daß die am weitesten verbreiteten und durch die größte Artenzahl vertretenen Kategorien auch tatsächlich die ältesten sind. Er beruft sich vielmehr immer wieder auf seine zahlreichen Listen und Diagramme, die aber nichts weiter zeigen, als daß Endemiten ein kleineres Gebiet bewohnen als Arten, die auch außerhalb des untersuchten Gebietes noch verbreitet sind. Daß aber die Ursache hierfür ihr Alter ist, ist damit noch nicht erwiesen. Es können ebenso gut ganz andere Faktoren dabei in Betracht kommen, so z. B. besonders rasche Ausbreitungsmöglichkeit, oder eine Anpassungsfähigkeit, die dem Organismus ermöglicht, unter verschiedenen Lebensbedingungen unverändert weiter zu existieren, während andere Formen vielleicht durch den Wechsel der Bedingungen weitgehende Umänderungen erfahren und dadurch zu neuen Species werden usw. Ganz mit Recht sagte schon *Ridley*: „The obvious reason why wide range... involves greater commonness is that for some reason the plant has advantages which enable it to spread.“ Der Grund hierfür ist eben in jedem einzelnen Falle durch gewissenhaftes Studium zu er-

forschen, und da ist mit Tabellen, die Hunderte oder Tausende von Arten in sich schließen, nicht das mindeste getan. Insofern hat *Willis* allerdings recht, daß mit *Ridleys* Einwand noch nichts erklärt ist, solange der Grund für die Ausbreitungsmöglichkeit nicht eruiert ist. Hätte sich *Willis* nun der Mühe unterzogen, diesen durch gewissenhafte Analyse in einigen Einzelfällen festzustellen, so hätte er durch solche Detailarbeit die Wissenschaft zweifellos weit mehr gefördert als durch Aufstellung seiner Theorie, die alle Fälle unter sich subsumieren will, aber in Wirklichkeit über keinen einzigen etwas positiv Erwiesenes aussagt. Vielmehr sucht er seine Theorie hauptsächlich nur dadurch zu verteidigen, daß er ihre Umkehrung widerlegt, nämlich die Annahme, daß die jüngsten Formen die am weitesten verbreiteten sein könnten. Er übersieht dabei aber, daß die meisten der von ihm gegen „Youth and Area“ gemachten Einwände sich ebensogut gegen „Age and Area“ ins Treffen führen lassen, und bedenkt gar nicht die Möglichkeit, daß eben das Alter für die Verbreitung überhaupt keine ausschlaggebende Rolle spielen könne, sondern daß in dieser Hinsicht ganz andere Faktoren von viel größerer Bedeutung sind.

Ich glaube hier gezeigt zu haben, daß die Voraussetzungen der *Willisschen* Theorie ganz unzureichend und seine Schlußfolgerungen voll logischer Fehler sind. Es ist daher nur zu erwarten, daß auch seine Ergebnisse mit den Tatsachen in vollstem Widerspruch stehen. Müßten doch nach „Age and Area“ beispielsweise die Gingkoaceen die allerjüngste Pflanzenfamilie sein, da sie doch nur durch eine einzige Species vertreten sind, während andererseits die Compositen, Orchideen usw. auf Grund ihres Artenreichtums uralte Formen darstellen müßten. Das gleiche läßt sich natürlich auch im Tierreich beobachten. So hätten wir da in den Dipneusten eine ganz junge Formengruppe, in den Equiden die ältesten Mesaxonier, in den Ruminantiern uralte Typen vor uns. Diese Beispiele allein genügen meiner Ansicht nach, „Age and Area“ vollständig ad absurdum zu führen.

In einzelnen Fällen mag die Theorie ja vielleicht zutreffen, aber das sind und bleiben stets Ausnahmen; irgendwelche auch nur einigermaßen verlässliche Anhaltspunkte für phylogenetische Erkenntnisse bietet uns die *Willissche* Theorie nirgends. Ihre Anwendung wäre daher einer der schwersten methodischen Fehler, der die stammesgeschichtliche Forschung nur auf Irrwege führen würde.

III. Die ontogenetische Methode.

Wenn das biogenetische Gesetz *Haeckels* absolut und ohne jede Einschränkung Geltung hätte, so ist es klar, daß wir durch Verfolgung der Entwicklung des Individuums (der Ontogenie) allein schon alle phylogenetischen Vorstadien der betreffenden

Species feststellen könnten. Tatsächlich hat uns auch die Ontogenie (namentlich die Embryologie) in dieser Hinsicht sehr wichtige Anhaltspunkte geliefert; wo sie aber für sich allein ganz ohne jede Berücksichtigung der anderen Methoden angewandt wurde, hat sie vielfach in die Irre geleitet. Dies hat seinen Grund darin, daß das genannte Gesetz eben nicht uneingeschränkt gilt, sondern daß wir vielmehr zahlreiche Ausnahmen in Betracht ziehen müssen, deren Existenz uns biologisch leicht verständlich ist.

Es ist klar, daß die Merkmale der Ahnen sich nur dann bei der Jugendform erhalten konnten, wenn sie nicht eine Gefahr für ihre Existenz bilden. Nur in solchen Fällen, wo ein bestimmtes Merkmal den Lebensbedingungen der Jugendform entspricht oder unter diesen Bedingungen mindestens nicht schädlich wirkt, können wir das Vorhandensein von Merkmalen der Ahnen — ich vermeide hier absichtlich aus den im folgenden Abschnitt zu erläuternden Gründen den vielfach gebrauchten Ausdruck: atavistische Merkmale — bei dem jugendlichen Individuum erwarten. Solche Merkmale hat *Haeckel* als „palingenetische“ bezeichnet. Aber überall dort, wo an den Bau der Jugendform vom Leben weite gehende Ansprüche gestellt werden, mußte sich dieselbe ihren tatsächlichen Lebensbedingungen natürlich anpassen und zeigt in Zusammenhang damit auch zahlreiche Merkmale, welche Ausdruck dieser Anpassung sind und den Ahnen nicht zukamen. Diese bei der Jugendform neu auftretenden Merkmale nennt *Haeckel* cänogenetisch (er schreibt zwar meist cenogenetisch, was ebenso unrichtig ist wie *Puschnigs* Schreibung könogenetisch; denn das Wort kommt von *καινος* = neu, nicht von *κενος* = leer, noch auch von *κοινος* = gemeinsam). Die wichtigste Aufgabe der ontogenetischen Methode ist daher, immer eine scharfe Unterscheidung zwischen palingenetischen und cänogenetischen Merkmalen durchzuführen, was oft sehr schwierig und mitunter ohne Berücksichtigung der übrigen Methoden überhaupt unmöglich ist. Ich muß daher im folgenden diese Unterscheidung etwas ausführlicher besprechen.

1. Palingenetische Merkmale. Wie erwähnt, finden wir solche Merkmale am besten und deutlichsten erhalten bei Formen, bei denen an den jugendlichen Organismus vom Leben nicht schon Ansprüche gestellt werden, denen diese alt ererbten Merkmale nicht Genüge leisten können. Dies wird daher vor allem bei Typen zutreffen, bei denen das Junge nicht in direktem Kontakt mit der Außenwelt steht, sondern eine lange Spanne seiner Entwicklung im Mutterleibe durchmacht und erst in einem verhältnismäßig hoch organisierten Zustand geboren wird — also besonders bei den Säugetieren. Hier läßt sich tatsächlich eine sehr weitgehende Übereinstimmung zwischen Ontogenie und Phylogenie feststellen.

Die einzige sekundäre Anpassung des Embryo, die also keine Wiederholung früherer phyletischer Stadien bedeutet, ist in jenem Organkomplex zu suchen, der der Ernährung vom Muttertier her dient.

Schon die Eizelle weist uns deutlich auf das ursprünglichste stammesgeschichtliche Stadium aller Tiere und Pflanzen hin, wie wir es heute noch in den einzelligen Lebewesen (z. B. Protozoen) vertreten sehen. Die Entwicklung zur Blastula (einer Hohlkugel, die von einer einzigen Zellschicht gebildet wird) hat auch wieder bei niederen Organismen ihre Parallele, z. B. bei gewissen in Zellverbänden lebenden Protozoen oder unter den Algen bei Volvox. Sodann wird durch Einstülpung die Hohlkugel zweischichtig und ihr innerer Hohlraum steht nunmehr an der Einstülpungsstelle durch den „Urmund“ mit der Außenwelt in Verbindung (Gastrula). Auf dieses Stadium, das bei allen vielzelligen Tieren wiederkehrt, hat *Haeckel* mit Recht seine *Gastraea theorie* begründet, nach welcher alle diese Tierformen von einem primitiven Typus (Gastraea) abstammen sollen, der ähnlich wie die Gastrula gebaut war. Tatsächlich sehen wir auch heute noch in den Coelenteraten einen Formenkreis vor uns, der in seinem anatomischen Aufbau im wesentlichen der Gastrula entspricht, wenn auch die äußere Form durch Ausbildung der Tentakel, Septen usw. stark modifiziert erscheint. Der Urmund der Gastrula, der also der Ein- und Ausfuhröffnung der Coelenteraten entspricht, wird im Laufe der Weiterentwicklung bei den Wirbeltieren zur Afteröffnung, während die definitive Mundöffnung sich sekundär neubildet (Deuterostomier). Die Stützachse des Körpers wird zuerst von Chordagewebe gebildet, das dann durch Knorpel und schließlich durch Knochen ersetzt wird. Wir sehen hier deutlich die drei Hauptetappen der stammesgeschichtlichen Entwicklung wiederholt: erst Formen mit persistierender Chorda, sodann mit Knorpel- und schließlich mit Knochenskelett. Bei allen Säugerembryonen bilden sich ferner auch Kiemenspalten aus (Fig. 16), die hier niemals funktionell werden, aber bereits den ältesten uns bekannten Wirbeltieren, den Placodermen und Arthrodiren (s. paläontologische Methode), zukamen. Auch die weitere Entwicklung zeigt bei den verschiedenen Formen gewisse Einzelheiten, denen phylogenetische Bedeutung zukommt. So weisen die Embryonen der Bartenwale, Schuppentiere und Schnabeltiere (Monotremen) in den Kiefern deutliche Zahnanlagen auf, die niemals funktionell werden und lediglich als Wiederholung eines früheren phyletischen Stadiums erklärt werden können. Speziell bei den Monotremen verdient die Ähnlichkeit der Zähne mit denen der Multituberkulaten (s. paläontologische Methode) besondere Beachtung, weil sie uns die begründete Vermutung nahelegt, daß die in vieler Hinsicht primitiven, aber

einseitig spezialisierten Schnabeltiere aus der Verwandtschaft jener alten, mesozoischen Gruppe abzuleiten sind. Bei den Bartenwal-embryonen erinnert die Schädelform ganz auffallend an *Protocetus* — ein deutlicher Beweis für die Abstammung der Mysticoceten von Archaeoceten. Bei den Embryonen der Zahnwale wird noch als Erinnerung an ein früheres vierbeiniges Stadium eine Hinterflosse angelegt, die aber niemals funktionell, sondern später abgeschnürt und abgestoßen wird. Von der Sirenengattung *Manatus* hat *Kükenthal* einen Embryo mit deutlichem Rüssel beschrieben (*M. köllikeri*); es handelt sich hier um eine aberrante Variation, die uns klar beweist, daß die Seekühe mit den Rüsseltieren nahe

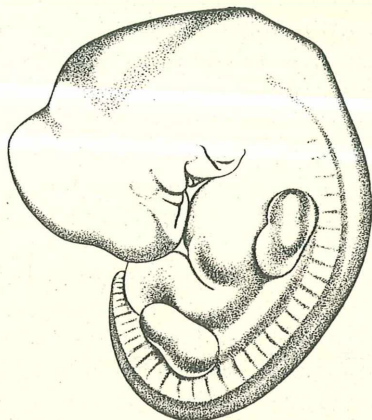


Fig. 16. 8 mm langer menschlicher Embryo.
(Nach Keibel-Elze aus *Broman.*)

verwandt sind. Der menschliche Embryo (Fig. 16) zeigt noch deutlich einen langen Schwanz und ist vom fünften Monat an auf der ganzen Oberfläche mit Ausnahme der Handflächen und Fußsohlen von wolligen, feinen Härchen bedeckt (*Lanugo*), wodurch uns deutlich gezeigt wird, daß der Mensch von geschwänzten und am ganzen Körper behaarten Säugetieren abstammt.

Außer den Wirbeltieren sind nach den Ergebnissen der ontogenetischen Forschung auch noch die Echinodermen und Tunicaten zu den Deuterostomiern zu zählen. Bei beiden Gruppen finden wir freilebende Jugendformen (Larven), die manche interessante Eigenheiten bewahrt haben. Bei den Manteltieren zeigt die Embryonalentwicklung große Übereinstimmung mit der der Wirbeltiere. Immer ist eine Chorda vorhanden, die dem Hinterkörper angehört und später rückgebildet wird. Sicherlich stammen also auch die Tunicaten von Formen mit persistierender Chorda ab. Die im erwachsenen Zustand fünfstrahlig gebauten Echinodermen zeigen

uns durch ihre bilateral-symmetrischen Larven (*Auricularia*, *Bipinnaria* usw.) deutlich, daß ihr radiärer Bau nichts Primitives ist, sondern sie vielmehr von bilateral-symmetrischen Ahnenformen abstammen.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Gruppen gehören viele andere zu den Protostomiern, d. h. bei ihnen wird der Urmund zur definitiven Mundöffnung. Hierher gehören beispielsweise die Gliederwürmer, die in ihrer Entwicklung sämtlich das bekannte Trochophorastadium durchmachen, welches uns zeigt, daß sie alle von einer gemeinsamen, der Trochophora ähnlichen Ahnenform herzuleiten sind (Trochophoratheorie, *Hatschek*). Tatsächlich wiederholen die Rädertiere im wesentlichen die Organisationsverhältnisse der Trochophoralarve, mit welcher die philippinische *Trochosphaera aequatorialis* auch in der Gestaltung des Körpers nahezu übereinstimmt.

Bei den gleichfalls zu den Protostomiern gehörigen Insekten zeigen die Larven zwar im allgemeinen weitgehende caenogenetische Anpassungen. Immerhin lassen sich aber auch hier zahlreiche Beispiele für palingenetische Merkmale feststellen. Wir sind auf Grund der paläontologischen Methode zu dem Ergebnis gekommen, daß die Insekten von trilobitenähnlichen Vorfahren abzuleiten sind. Bei den Trilobiten trugen die Hinterleibssegmente Beine, die einen Kiemenfortsatz hatten. Solche Extremitätenkiemen waren nun nicht nur den Larven der Palaeodictyopteren eigen, sondern finden sich auch in einigen relativ ursprünglichen rezenten Gruppen wieder, so z. B. bei den Larven der Eintagsfliegen (*Agnatha*) und gewisser Netzflügler (*Sialidae*, *Sisyra* usw.). Auch finden wir noch bei manchen anderen Formen die Ausbildung embryonaler Extremitätenhöcker an Segmenten, die im reifen Zustand keine Gliedmaßen besitzen.

Auch auf die Entwicklung der Flugorgane hat die Ontogenie neues Licht geworfen. *Bugnion* hat darauf aufmerksam gemacht, daß bei ganz jungen Termitenlarven (Fig. 17 *b, c*) kleine flügelartige Anhänge am Prothorax vorhanden sind, die deutlich zeigen, daß die Ahnenform der Insekten solche Prothorakalflügel besessen haben muß. Tatsächlich haben wir schon früher (im paläontologischen Teil) gesehen, daß viele Arten der carbonischen Palaeodictyopteren durch solche Anhänge ausgezeichnet waren (Fig. 17 *a*). Ferner haben *Comstock* und *Needham* durch Untersuchung des Tracheenverlaufes in den Flügelscheiden bei Nymphen und Puppen bewiesen, daß das Flügelgeäder bei allen Insekten auf einen und denselben Typus zurückzuführen ist, und haben auf Grund ihrer ontogenetischen Studien das Flügelgeäder der mutmaßlichen Stammform rekonstruiert; dieses stimmt tatsächlich in allen wesentlichen Merkmalen mit dem der Palaeodictyopteren überein.

In jüngster Zeit hat *Gennerich* die Putzsporne an den Beinen der Hautflügler einem eingehenden Studium unterzogen. Es hat sich gezeigt, daß solche an den Vorder- und Hinterbeinen vieler Arten zu finden sind. Bei der Honigbiene fehlen die Hinterbeinsporne durchwegs, sind dagegen bei der Puppe noch deutlich ausgebildet (*Buttel-Reepen, Gennerich, S. 58*). Dies beweist klar, daß auch die Honigbiene von Formen abstammen muß, bei denen die Hinterbeinsporne vorhanden waren; bei der Puppe sind diese Sporne

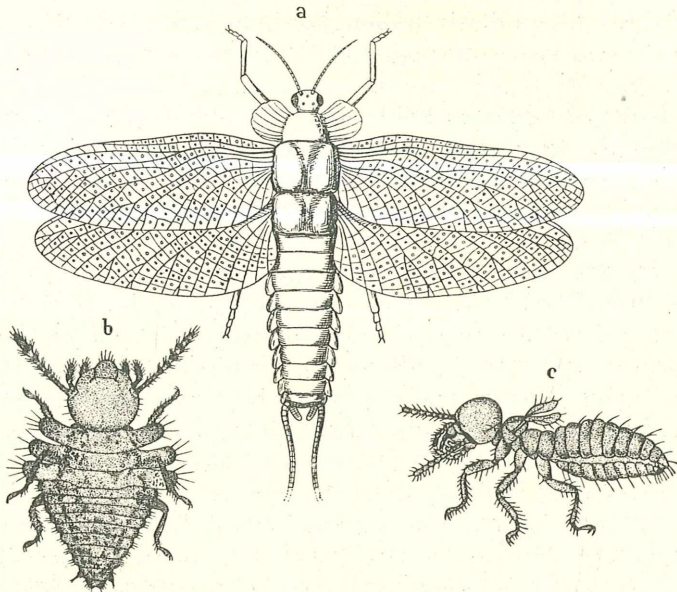


Fig. 17. *a* = die carbonische Palaeodictyoptere *Homoioptera woodwardi* (nach *Handlirsch*); *b* = 1·5 mm lange Larve von *Calotermes dilatatus*, von oben; *c* = 2·5 mm lange Larve von *Arrhinotermes flavus*, von der Seite. (*b* und *c* nach *Bugnion*.)

natürlich niemals funktionell und müssen daher unbedingt als palingenetisches Merkmal aufgefaßt werden.

Anders als bei den Tieren liegt die Sache zumeist bei den Pflanzen. Das pflanzliche Individuum tritt im allgemeinen schon sehr früh in den Kampf ums Dasein ein und muß demgemäß den Lebensbedingungen schon in der ersten Jugend weitgehend angepaßt sein. Aus diesem Grunde überwiegen hier meist die caenogenetischen Merkmale gegenüber den palingenetischen. Aber doch lassen sich auch für letztere zahlreiche Beispiele aus dem Pflanzenreich anführen. Bei den Laubmoosen entwickeln sich aus der ungeschlechtlichen Fortpflanzungszelle (Spore) zunächst chlorophyllhaltige Fäden, die aus je einer einzigen Zellreihe bestehen („*Protonema*“); erst später kommt auch die beblätterte grüne Moospflanze

(geschlechtliche Generation) zur Entwicklung. Ähnlich entsteht auch bei vielen Farnen aus der Spore erst ein derartiger Faden (z. B. bei *Aspidium filix mas*), der sich dann weiterhin distalwärts zu einem flachen grünen Plättchen („Prothallium“) verbreitert, welches die Geschlechtsorgane (Antheridien und Archegonien) trägt. Bei gewissen Farnen (*Trichomanes*) besteht überhaupt die ganze Geschlechtsgeneration nur aus solchen Fäden, welche ganz kleine Archegonienträger ausbilden. Überall erinnert uns hier dieses erste ontogenetische Stadium deutlich an den Bau der Fadenalgen (*Chlorophyceen*), und wir haben ja allen Grund, anzunehmen, daß die Moose und Farne phylogenetisch von derartigen Algen herzu-leiten sind.

Bei der Moosgattung *Fissidens* ist die Geschlechtsgeneration (Gametophyt) durch ihre charakteristischen Blätter ausgezeichnet, die dorsal einen Flügelfortsatz besitzen. Die ersten an der jungen Pflanze entstehenden Blätter (Primärblätter) haben dagegen die Form gewöhnlicher Moosblätter und weisen keinen Flügel auf (*Goebel*), was uns deutlich zeigt, daß *Fissidens* von Moosen mit gewöhnlicher Blattform abstammt. Auch bei den Blütenpflanzen bietet uns das Studium der Jugendblätter vielfach phylogenetisch interessante Aufschlüsse. Bei *Cupressaceen* mit rückgebildeten, schuppenförmigen Laubblättern (z. B. *Callitris*, *Chamaecyparis*) hat die Jugendform nadelförmige Blätter, die uns ganz und gar an die Nadeln der übrigen Coniferen erinnern. Bei gewissen Leguminosen sind die Blätter bei der erwachsenen Pflanze durch Reduktion vollständig verloren gegangen und die flächig verbreiterten Stengel (*Phyllocladien*, z. B. bei *Carmichaelia*) oder Blattstiele (*Phyllodien*, z. B. bei verschiedenen *Acacia*-arten) haben die Assimilationsfunktion übernommen. Trotzdem zeigt uns die junge Pflanze als palingenetischen Charakter Primärblätter von der typischen, gefiederten Form, wie sie für die Leguminosen überhaupt charakteristisch ist. Bei der Leguminosengattung *Lathyrus* sind die gefiederten Blätter der anderen Genera durch Rückbildung verloren gegangen und werden funktionell durch die Nebenblätter vertreten; auch hier zeigt die Jugendform wieder die typischen, palingenetischen Primärblätter. Ebenso finden wir schließlich auch bei *Berberis* Jugendblätter von ganz normaler, flächig verbreiteter Laubblattform, während die Blätter der erwachsenen Pflanze zum Schutze gegen Tierfraß in Dornen umgewandelt sind. (Vgl. *Wettstein*, 1901, S. 27, Abb. 5.) Bei der australischen *Proteaceengattung* *Hakea* ist das Jugendblatt ungeteilt, „länglich spatelig, umgekehrt eiförmig, am Rande stachelspitzig und bilateral gebaut. Es zeigt in diesen Merkmalen einen Bautypus, der einen bei anderen Gattungen der Familie, wie bei *Banksia*, *Dryandra* usw., dauernd erhaltenen Normalzustand darstellt. Die flächige Aus-

breitung der Blattspreite hat beim Übertritt in heißere, trockenere Lebensbedingungen einem Blattbau weichen müssen, der bei entsprechender Assimilationsfläche weniger transpirierte als jener des Jugendblattes. Die Pflanze erreichte, wie das spätere Laubblatt zeigt, dieses Ziel dadurch, daß sie die früher ungeteilte Blattfläche in mehrere zylindrische, nadelförmige, fiederige Abschnitte auflöste, die bei ihrem radiären, walzlichen Bau auch einer gesteigerten Transpirationsgefahr gewachsen waren“ (*Porsch*, 1905). Demgemäß konnte *Schäffer* geradezu folgende Regel formulieren: „Wenn die Primärblätter von den Normalblättern abweichen, dann gibt die Blattreihe des Hauptsprosses bis zur Erzeugung des Normalblattes ein Abbild der phyletischen Entwicklung der betreffenden Laubblattform. Hierbei sind ausgenommen diejenigen Fälle, in denen die Primärblätter besonderen Funktionen angepaßt, resp. durch äußere Einflüsse in ihrer Entwicklung auf einem ganz unausgebildeten Stadium zurückgehalten sind.“ (*Porsch*: l. c., S. 91.)

Aber nicht nur die grob-morphologische Untersuchung hat bei Pflanzen derartige palingenetische Charaktere ans Licht gebracht, sondern sogar durch das mikroskopisch-anatomische und histologische Studium einzelner Organe wurden verschiedene phylogenetisch wichtige Merkmale entdeckt. *Porsch* hat in seiner glänzenden Monographie den Spaltöffnungsapparat verschiedener Blütenpflanzen vergleichend untersucht und auf die dabei zutage tretenden stammesgeschichtlich bedeutsamen Tatsachen hingewiesen. Ich will hier aus seinem Buche einige Beispiele anführen. Es hat sich gezeigt, daß die Keimblätter von *Casuarina* (Fig. 18b) und der meisten anderen Angiospermen Spaltöffnungen haben, wie wir sie bei den Vorläufern der Gymnospermen, nämlich bei gewissen Moosen und den Pteridophyten, annehmen müssen, von denen ja eben auch alle Anigospermen abzuleiten sind. Freilich betont *Porsch* dabei mit Recht, daß dieser Spaltöffnungstypus sich nur darum finden kann, weil er eben den gegenwärtigen biologischen Bedingungen des Keimblattes genüge leistet. Die später zur Entwicklung kommenden Spaltöffnungen sind dagegen oft schon in weitgehendem Maße spezialisiert und besonderen Bedingungen angepaßt (namentlich an Trockenheit), wie z. B. der Vergleich der Keimblattspaltöffnungen mit denen des Stammes von *Casuarina* (Fig. 18c) zeigt.

Interessant ist auch das Verhalten der Liliaceengattung *Dasylium* (Fig. 18d), bei welcher die Laubblätter der entwickelten Pflanze durch Bildung einer durch eine vorspringende Leiste in zwei Etagen geteilten äußeren Atemhöhle und durch Reduktion der Hinterhofleiste weitgehend gegen Austrocknung geschützt sind, also eine extrem xerophytische Anpassung darstellen. Ich

werde auf das Wesen dieser Anpassungen noch im morphologischen Teile zurückkommen müssen. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß auch die in dem Samen eingeschlossene Keimblattspreite als Erbstück einer einstigen assimilatorischen Tätigkeit noch verzelte Spaltöffnungen besitzt. Diese Keimblattspaltöffnungen zeigen uns aber deutlich durch ihre Einsenkung und die Rückbildung der Hinterhofleiste ein Stadium, das auch der so hoch komplizierte Apparat des Laubblattes der entwickelten Pflanze phylogenetisch durchlaufen hat, bevor er die Organisationsstufe erreichte, die er gegenwärtig einnimmt (*Porsch*, S. 96).

Etwas Ähnliches zeigt uns auch der Spaltöffnungsapparat der schon vorhin erwähnten Gattung *Hakea* (Fig. 18 f). Die zylindrische

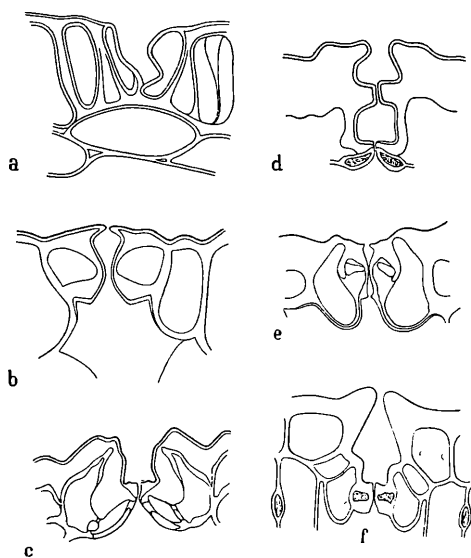


Fig. 18. Medianer Querschnitt durch Spaltöffnungen.

a = *Sphagnum*; *b* = *Casuarina* Keimblatt; *c* = *Casuarina* Stamm; *d* = *Dasylirion*; *e* = *Juncus* Stamm; *f* = *Hakea*.

(*a*, *b*, *c*, *e* aus *Porsch*; *d*, *f* aus *Haberlandt*.)

radiär gebaute Fieder des späteren Blattes besitzt ebenso wie *Dasylirion* Spaltöffnungen, die extrem xerophytisch angepaßt sind. Die früher beschriebenen Jugendblätter hätten hier naturgemäß infolge ihrer flächigen Blattspreite noch in viel höherem Grade einen derartigen Transpirationsschutz nötig. Trotzdem bleibt bei ihnen der Spaltöffnungsapparat auf einer viel primitiveren Anpassungsstufe stehen, offenbar weil es sich hier eben um die Wiederholung eines früheren phylogenetischen Stadiums handelt. „Es offenbart sich hier in dem unscheinbaren Schließzellenquerschnitt der Ausdruck eines Naturgesetzes, das, wenn auch nicht

in demselben Umfang, so doch in derselben Richtung, Tier- und Pflanzenreich beherrscht.“ (*Porsch*, S. 128.)

Die Leguminose *Cytisus scoparius* zeigt im Spaltöffnungsapparat ihres Stammes (Fig. 19 d) gleichfalls wieder eine ausgeprägte Anpassung an Trockenheit. Bei dieser Pflanze wiederholt uns das Laubblatt ein primitiveres phylogenetisches Stadium, das zwar auch schon in dieser Richtung — aber noch bei weitem nicht so hoch — spezialisiert ist. Darum verstehen wir auch, daß die Pflanze unter exquisit sonnigen und trockenen Verhältnissen die Ausbildung von Laubblättern überhaupt aufgibt, und dann stellt der Stamm jenes Organ dar, in welches die Assimilationstätigkeit ausschließlich verlegt ist. Bei ihrem Übergang aus den feuchteren Lebensbedingungen früherer Perioden in die trockeneren und heißeren einer späteren Zeit hat die Pflanze offenbar eine weitergehende Anpassung gebraucht, die das in seiner Organisation diesen früheren Epochen angehörige Laubblatt nicht mehr hat leisten können. Hier war der Bau des Spaltöffnungsapparates offenbar durch Vererbung schon so weit fixiert, daß das Blatt über dieses Stadium nicht mehr hinaus konnte. „Es erscheint daher begreiflich, daß die Pflanze die Anpassung in ein anderes Organ, die Achse, verlegt hat, die, der Hauptsache nach ganz anderen Funktionen dienend, gerade in puncto Spaltöffnungen noch keine Vorgeschichte hinter sich hatte, die auf die Richtungsqualität und -quantität dieses Apparates so hochgradig bestimmend hätte einwirken können.“ (*Porsch*, S. 104.) Und so verstehen wir auch, warum uns hier das Laubblatt ein palingenetisches Merkmal erhalten hat, das zweifellos als der phylogenetische Vorläufer des am Stamme ausgebildeten Spaltöffnungstypus betrachtet werden muß.

Ich werde später im morphologischen Teil noch darauf zurückkommen, daß der sogenannte Gramineentypus (Fig. 18 e) der Spaltöffnungen eine wiederum in anderer Richtung erfolgte xerophytische Anpassung darstellt und phylogenetisch zweifellos auf den primitiveren Liliaceentypus zurückzuführen ist. Hier sei jetzt nur darauf hingewiesen, daß *Porsch* den Nachweis erbracht hat, daß die Spaltöffnungen der Keimblattscheide von *Zea Mays* uns diese stammesgeschichtliche Ableitung deutlich vor Augen führen. Das Lumen der Schließzellen, das schon am ersten Laubblatt so deutlich reduziert ist (wie dies für den Gramineentypus charakteristisch ist), ist an der Keimblattscheide noch verhältnismäßig gut ausgebildet und steht in dieser Hinsicht dem Liliaceentypus noch näher als dem Gramineentypus. Letzterer ist ferner noch durch die Heranziehung der Nebenzellen zur Dienstleistung der Schließzellen besonders ausgezeichnet, und auch in dieser Richtung ist bei der Keimblattscheide erst der allererste Entwicklungsschritt getan. „Wir haben also im Spaltöffnungsapparat der Keimblattscheide

„ganz zweifellos einen phylogenetischen Vorläufer des schon am ersten Laubblatt vollendet vorliegenden *Gramineen*-Typus vor uns, ein ursprüngliches Stadium, das für uns um so wertvoller ist, als es uns gerade einen der ersten Schritte der Abzweigung vom Ausgangspunkte und des Überganges zum Endstadium dauernd erhalten hat.“ (*Porsch*, S. 126.)

Ich dürfte den Abschnitt über die palingenetischen Merkmale nicht schließen, ohne auch noch auf die große phylogenetische Bedeutung der Zellteilungsvorgänge in den Fortpflanzungszellen der höheren Pflanzen hinzuweisen, durch die uns ihre Ableitung aus dem Generationswechsel der Moose und Farne klar gemacht wird. Ich muß diese Besprechung aber für den Abschnitt reservieren, in welchem über Generationswechsel überhaupt ausführlicher zu

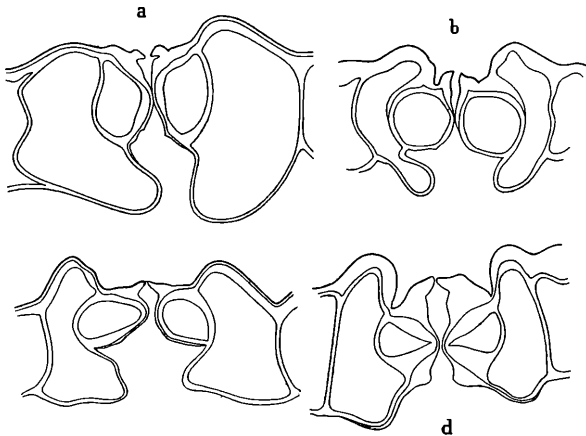


Fig. 19. Medianer Querschnitt durch Spaltöffnungen.

a bis *c* = *Opuntia lasiacantha*: *a* = Keimblatt, *b* = Epicotyl, *c* = reduziertes Blatt; *d* = *Cytisus* Stamm.

(Nach *Porsch*.)

sprechen sein wird, da mir andernfalls hier die nötigen Voraussetzungen für die Ableitung fehlen würden.

2. Caenogenetische Merkmale. Ich habe schon vorhin betont, daß das junge Individuum der Anpassung an die Lebensbedingungen seines Milieus natürlich keineswegs entzogen ist und daher sehr oft Adaptationsmerkmale zeigen muß, die keineswegs als Wiederholung früherer phylogenetischer Stadien gedeutet werden dürfen. Ein ganz besonders lehrreiches Beispiel bietet uns der von *Porsch* studierte Spaltöffnungsapparat der Cactuspflanze *Opuntia lasiacantha*. Die verkümmerten Laubblätter zeigen hier zahlreiche Spaltöffnungen (Fig. 19 *c*), die durch die mächtige Förderung der Vorhofleisten und die starke Rückbildung der Hinterhofleisten an den von *Haberlandt* beschriebenen „Schwimtblatttypus“

(Fig. 21 *b*) erinnern, der sich nicht nur bei Schwimmpflanzen, sondern auch bei den dem ewig nassen Klima des tropischen Regenwaldes angepaßten Formen der verschiedensten Gruppen findet. Diese Übereinstimmung erscheint uns zunächst um so merkwürdiger, als doch die Cactaceen gerade extremer Trockenheit weitgehend angepaßt sind. Von einer solchen Anpassung ist aber beim reduzierten Laubblatt nichts zu bemerken. Betrachten wir dagegen den Spaltöffnungsapparat des Keimblattes, so zeigt er uns schon deutlich eine xerophytische Anpassung. Im Gegensatz zur Spaltöffnung des Laubblattes geschieht hier der Verschuß nicht durch die Vorhofleiste, sondern durch die Zentralspalte, wie aus Vergleich der beiden Fig. 19 *a* und 19 *c* deutlich ersichtlich ist. Den stark verdickten und vortretenden Vorhofleisten fällt hier jetzt die Funktion zu, den Vorhof zu einem „windstillen Hohlraum“ zu machen, der die Transpiration herabsetzt. Da der Hinterhof durch Rückbildung der Hinterhofleisten kaum mehr angedeutet ist, wird seine Funktion durch einen darunter gelegenen Luftraum übernommen, der durch die sehr starke Vorwölbung der Nebenzellen gebildet wird. Alle diese Eigentümlichkeiten der Keimblattspaltöffnung sind deutlich xerophytische Anpassungen. Untersuchen wir nun den Spaltöffnungsapparat des Epicotyls (Fig. 19 *b*), so sehen wir hier die Anpassung an Trockenheit noch viel weiter gediehen. Der Apparat erinnert in seinem ganzen Aufbau ziemlich stark an die ausgesprochen xerophytische Spaltöffnung von *Cytisus* (Fig. 19 *d*). Die Vorhofleisten sind wie bei dieser Leguminose sehr stark verdickt und vorspringend, noch stärker als beim Keimblatt von *Opuntia*, die Nebenzellen springen noch weiter nach innen vor. Außerdem ist die ganze Spaltöffnung wie bei *Cytisus* deutlich eingesenkt, wodurch noch vor dem Vorhof eine gleichfalls als „windstillter Raum“ funktionierende äußere Atemhöhle gebildet wird.

Wollten wir in dem Falle von *Opuntia* das biogenetische Gesetz rein mechanisch in Anwendung bringen, so wäre das einer der größten methodischen Fehler, den wir begehen könnten. Wir kämen dann nämlich zu dem widersinnigen Resultat, daß die erste (dem Keimblatt entsprechende) phylogenetische Etappe sich deutlich in der Richtung einer xerophytischen Anpassung bewegte, daß diese Anpassung im nächsten Stadium (entsprechend dem Epicotyl) noch weiter gegangen ist, und daß dann schließlich das Laubblatt der entwickelten Pflanze als letztes Stadium plötzlich eine Anpassung des Spaltöffnungsapparates an extrem feuchte Lebensbedingungen darstellt, obwohl wir doch wissen, daß die Pflanzen nur in sehr trockenem, heißem Klima gedeihen. Wie haben wir uns nun diesen scheinbaren Widerspruch zu erklären? Die Pflanzen sind zweifellos von Formen des tropischen Regen-

waldes, die also extremer Feuchtigkeit angepaßt waren, abzuleiten. Dem entspricht auch heute noch der Bau des Spaltöffnungsapparates im Laubblatt, und er konnte hier beibehalten werden, weil hier eine Reduktion zu winzigen, spitzen, rasch abfallenden Kegelchen eingetreten ist, die deutlich den Charakter weitgehend rückgebildeter, nur mehr mitvererbter Organe an sich tragen, in der Gegenwart aber für das Leben der Pflanze jede Bedeutung verloren haben. Dem gegenüber mußten sich Keimblatt und Epicotyl den tatsächlichen heutigen Lebensverhältnissen anpassen und diese Anpassung ist gemäß dem biogenetischen Gesetze im Epicotyl weiter gediehen als im Keimblatt. Wir verstehen also jetzt, warum uns hier die aufeinanderfolgenden stammesgeschichtlichen Stadien in der Reihenfolge: Laubblatt → Keimblatt → → Epicotyl entgegentreten, und nicht, wie wir eigentlich nach dem biogenetischen Gesetz zunächst erwarten würden, in der Reihenfolge: Keimblatt → Epicotyl → Laubblatt. Es handelt sich hier eben beim Keimblatt und Epicotyl um caenogenetische Anpassungen gegenüber dem stammesgeschichtlich viel älteren Bau beim Laubblatt.

Auch im Tierreich finden wir eine große Zahl derartiger Neuanpassungen der Jugendform an ihre Lebensbedingungen. Ich habe schon bei Besprechung der palingenetischen Merkmale auf einige solche caenogenetische Charaktere bei den Embryonen der Wirbeltiere hingewiesen. Es wäre zwecklos, hier alle solchen Merkmale aus dem ganzen Tierreiche anzuführen; vielmehr muß ich mich darauf beschränken, nur auf jene hinzuweisen, denen eine besondere methodische Bedeutung zukommt. Spezielles Interesse verdienen in dieser Hinsicht namentlich die Jugendformen der Insekten (vgl. hierzu *Karny*, 1921). Hier sind die Larven bei den primitivsten Gruppen dem ausgebildeten Tier (Imago) im allgemeinen sehr ähnlich, werden aber durch sekundäre Neuanpassungen ihm immer unähnlicher, je höher die betreffende Form in stammesgeschichtlicher Hinsicht steht. So haben gewisse Netzflügler, die meisten Schmetterlinge und auch die relativ ursprünglichsten Hautflügler (Tenthredinidae) wurmförmige Larven mit zahlreichen Beinen am Hinterleib, die sich schon dadurch als Neuerwerbungen darstellen, daß sie warzen- oder wulstförmige Vorsprünge der Bauchringe bilden und keinerlei Gliederung nach Art der Brustbeine erkennen lassen. In derselben Gruppe der Hautflügler wurde dagegen bei gewissen schmarotzenden Formen ein erstes Larvenstadium nachgewiesen, das in der Körperform an gewisse niedrige Krebstiere (Cyclops usw.) erinnert und deswegen „larva ciclopi-forme“ genannt wurde. *Berlese* war der Meinung, in diesen cyclopi-formen Larven ein besonders primitives Stadium wiederholt zu sehen. Dem gegenüber hat *Degeener* mit Recht betont, daß dieser

Erscheinung keine stammesgeschichtliche Bedeutung zukommt und es falsch wäre, aus der Ähnlichkeit dieser Larven mit Krebstieren auf die Verwandtschaft der beiden Gruppen zu schließen „oder aus der Ähnlichkeit der Tenthredinidenlarven mit Polypoden auf ihre nähere Verwandtschaft mit diesen, woraus sich dann der Nonsens ergeben würde, daß die Hymenopteren zum Teil von Krebsen, zum Teil von den Myriopoden ähnlichen Vorfahren abstammen“. Im Gegenteil haben wir es in allen diesen Larvenformen der holometabolen Insekten (Raupen, Maden usw.) mit späteren Neuerwerbungen zu tun, die demgemäß viel höher (wenn auch oft im Sinne einer Rückbildung) spezialisiert sind als die der Imago schon recht ähnlichen Jugendformen der primitiven Insekten, bei denen diese Ähnlichkeit noch im Laufe der ganzen postembryonalen Entwicklung erhalten ist. Bei den Holometabolen ist sie dagegen durch sekundäre Neuanpassungen verloren gegangen und tritt erst im letzten Stadium (Puppe) auf. Es entsprechen also diese hoch spezialisierten Larven den Jugendformen der primitiven Insekten, nur stellen sie ihnen gegenüber ein höheres Anpassungsstadium dar. Es war darum ein grober methodischer Fehler, wenn *Berlese* die gesamten postembryonalen Stadien der ursprünglichen Insekten erst mit der sich verpuppenden Larve der höheren Insekten gleichsetzen will, während er fälschlich meint, daß Raupe oder Made den embryonalen Entwicklungsstadien der ursprünglichen Insekten entsprächen. Abgesehen von den hier angeführten logischen Gründen spricht dagegen schon ganz deutlich die Häutungszahl.

Es wäre also ganz verfehlt, caenogenetische Jugendformen als Repräsentanten eines früheren phyletischen Stadiums anzusprechen. Aber trotzdem kommt auch ihnen eine weitgehende phylogenetische Bedeutung zu. Wurde nämlich eine solche caenogenetische Jugendform einmal erworben, so zeigt sich, daß sie dann oft bei allen Deszendenten mit großer Zähigkeit weiterhin beibehalten wird. Sie kann darum zumeist als ein deutliches Zeichen stammesgeschichtlicher Zusammengehörigkeit betrachtet werden. So spricht beispielsweise alles dafür, daß das Naupliusstadium der Crustaceen keineswegs als Wiederholung eines früheren phyletischen Zustandes angesehen werden kann, sondern als caenogenetische Larvenform betrachtet werden muß. Dieses Stadium ermöglicht uns aber, alle Formen, in deren Entwicklung es sich findet, als Angehörige des Crustaceenstammes zu erkennen. Etwas ähnliches gilt für die Zoöa, für die Amnion- und Serosabildung der Amnioten, für die Anlage einer einfachen Placenta bei gewissen Beuteltieren (*Perameles*, *Phascolarctos*). Von diesem Gesichtspunkte aus würde auch das Afterraupenstadium der Blattwespen für die Stammesverwandtschaft der Hautflügler mit Netzflüglern und Schmetter-

lingen sprechen; wenn *Handlirsch* trotzdem die erstgenannte Gruppe mit dem Blattoidenstamm in Verbindung setzt, so sagt er damit, daß seiner Ansicht nach die erwähnte Larvenform als gleichsinnige Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen bei verschiedenen Gruppen unabhängig entstanden sei.

Wir haben also gemäß dem biogenetischen Gesetze die individuelle Entwicklung — von den caenogenetischen Neuerwerbungen abgesehen — als eine verkürzte Wiederholung der stammesgeschichtlichen Entwicklung zu betrachten. Demgemäß erscheinen in der Ontogenie eines Tieres nur wenige Stadien mit größerer Konstanz im Vergleich mit der voraussetzenden großen Vorfahrenreihe. Eine Erklärung dafür gibt uns die Tatsache, die sowohl durch Beobachtungen an rezenten Formen wie auch durch paläontologisches Material belegt ist, daß in der Entwicklung der Arten Perioden relativer Konstanz mit solchen rascherer Variation gewechselt haben. „Die Formzustände, in denen die Stammformen lange Zeit hindurch als geschlechtsreife Formen bestanden haben, spiegeln sich gemäß der Vererbung noch in der Ontogenie ab, während die phylogenetischen Formzustände aus der Zeit rascherer Variation sich in der Ontogenie nicht ausgeprägt finden und abgekürzt durchlaufen werden.“ (*Claus-Grobbe*.)

Es ist ferner klar, daß die Verkürzung der stammesgeschichtlichen Rekapitulation um so weiter getrieben sein muß, je höher die betreffende Form entwickelt ist. Reduktionen in der ontogenetischen Entwicklung sind also Anzeichen höherer Spezialisierung. Damit steht freilich die oben widerlegte Auffassung der Jugendformen der holometabolen Insekten durch *Berlese* in direktem Widerspruch. Denn bei primitiven Insekten ist die Häutungszahl eine relativ große und bei Eintagsfliegenartigen (Agnathen) häutet sich sogar das geflügelte Insekt (Subimago) nochmals (zur Imago). Im Laufe der phylogenetischen Weiterentwicklung wird die Häutungszahl immer mehr und mehr reduziert. Zunächst kommt die Häutung des geflügelten Insektes in Wegfall. Das Subimaginalstadium ist demgemäß etwas sehr ursprüngliches, was im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung sehr bald verloren ging; die Imago aller übrigen Insekten entspricht somit der Subimago + Imago der Eintagsfliegenartigen. Die Puppe der Holometabolen entspricht dem letzten Larvenstadium der Hemimetabolen und keineswegs der Subimago, wie *Heymons* meint.

Eine ähnliche Erscheinung sehen wir auch in der Reduktion des Zahnwechsels bei Wirbeltieren. Bei Fischen vollzieht sich der Zahnersatz noch sehr häufig. Bei den Haifischen geschieht die Erneuerung des Gebisses in der Weise, „daß sich die hintereinander stehenden Zähne aus dem Racheninnern langsam in die Fangreihe

einschieben, und wir könnten also von einer sehr großen Zahl von Dentitionen“ (Zahnsystemen) „sprechen, die zwar n a c h einander in Funktion treten, aber n e b e n einander angelegt werden“ (Abel, 1912). Bei Fischen mit Pflasterzähnen entsteht dagegen nach Zahnausfall a n d e r s e l b e n S t e l l e ein neuer Zahn. Auch bei Reptilien sehen wir noch eine große Anzahl von Dentitionen, deren Zähne nacheinander in die Kaufläche einrücken. Zweifellos ist auch bei den Vorfahren der Säugetiere „ein wiederholter Zahnersatz eingetreten und die heutigen Zustände des Zahnwechsels bei den Säugetieren entsprechen einer höheren Stufe der Spezialisierung des Gebisses. . . Neuere Untersuchungen haben ... in klarer Weise ergeben, daß bei den Säugetieren ursprünglich mindestens v i e r Dentitionen vorhanden waren, da bei verschiedenen Gruppen Zahnanlagen sowohl vor dem Milchgebiß als nach dem Dauergebiß auftreten, so daß wir z. B. beim Igel vier Dentitionen zu unterscheiden haben, die aufeinanderfolgen, und zwar sind dies I. die prälakteale, II. die lakteale, III. die permanente und IV die postpermanente Dentition“ (Abel, 1912). So liegen also die Verhältnisse noch bei den relativ ursprünglichsten Placentalsäugern, den Insektenfressern. Bei den rezenten Beuteltieren ist die Reduktion des Zahnwechsels unvergleichlich weiter vorgeschritten — ein deutlicher Beweis dafür, daß die Placentaler nicht von den heute lebenden Beuteltieren abgeleitet werden können, sondern mit ihnen bloß auf gemeinsame Ahnenformen, die viel primitiveren mesozoischen Säuger (die freilich auch meist zu den Beuteltieren gerechnet werden) zurückgehen. Im Laufe der phylogenetischen Weiterentwicklung wird aber die Dentitionszahl auch bei den Placentaliern — ganz ähnlich wie die Häutungszahl der Insekten — immer mehr reduziert. Gleichzeitig tritt ein Unterschied gegenüber den Reptilien dadurch zutage, daß die Dentitionen der Säugetiere verschieden hohe Spezialisierungsgrade aufweisen. Das Milchgebiß ist hier fast immer vom Ersatzgebiß total verschieden. Bei den meisten Säugetieren findet nur ein einmaliger Zahnwechsel statt, „wobei die drei letzten Zähne des Milchgebisses (die Mahlzähne oder Molaren) mit den Zähnen des Ersatzgebisses zusammen das bleibende Gebiß repräsentieren“, so z. B. auch beim Menschen. Bei den Rüsseltieren geht die Reduktion des Zahnwechsels noch weiter, wie ich bereits im paläontologischen Teil besprochen habe.

IV. Die morphologische Methode.

Wir haben schon in der Einleitung gesehen, daß die Vergleichung des Körperbaues verschiedener Lebewesen seit jeher schon die Grundlage des Systems gebildet hat und daß speziell der im „natürlichen“ System gelegene Fortschritt im wesentlichen

darin bestand, daß man sich bei dieser Vergleichung nicht mehr auf einzelne Organe beschränkte, sondern die Gesamtorganisation heranzog. Ich habe ferner dargelegt, daß die Übereinstimmung in der Organisation zwischen verschiedenen Formen nur durch gemeinsame Abstammung entsprechend der Deszendenzlehre eine vernunftgemäße Erklärung finden kann. Derartige morphologische Übereinstimmungen geben uns also die Möglichkeit an die Hand, die nähere oder entferntere Verwandtschaft verschiedener Formen festzustellen. Natürlich darf sich die morphologische Vergleichung nicht nur auf die erwachsenen Lebewesen erstrecken, sondern auch auf ihre Jugendformen, nicht nur auf die gegenwärtig lebenden, sondern auch auf die fossilen. Schon aus diesem Grunde muß speziell die paläontologische Methode mit der morphologischen ständig Hand in Hand gehen und so wird die letztere zu einer der wichtigsten Methoden der stammesgeschichtlichen Forschung überhaupt.

1. Homologie und Analogie. Wenn wir die morphologische Ähnlichkeit in der Körperform oder im Bau einzelner Organe als Ausdruck verwandtschaftlicher Beziehungen betrachten, müssen wir dabei allerdings sofort eine Einschränkung machen. Ein Beispiel wird dies ohne weiteres klarmachen. Vergleichen wir den Flügel einer Fledermaus etwa mit der Hand des Menschen oder mit dem Flügel einer Fliege. In beiden Fällen können wir gewisse Ähnlichkeiten konstatieren. Sowohl der Fledermausflügel wie der der Fliege ist ein großer, flächenförmiger Anhang des Körpers, der im oberen Teil der Körperseiten entspringt; beide bestehen aus einer verhältnismäßig dünnen Haut oder Membran, die durch feste Spreizen gestützt und ausgebreitet erhalten wird. Beide dienen zur Fortbewegung durch die Luft. Eine ganz andere Funktion hat die Greifhand des Menschen. Und doch weist auch sie sehr weitgehende Übereinstimmungen mit dem Fledermausflügel auf. Der gewebliche Aufbau (Haut, Muskeln, Knochen usw.) ist in beiden Fällen der gleiche. Die Form und Anordnung der Knochen ist ganz ähnlich, ebenso auch ihre histologische Beschaffenheit. Der einzige auffallende Unterschied besteht im wesentlichen nur darin, daß die Fingerknochen bei der Fledermaus bedeutend verlängert und bis zu ihren Enden durch die Flughaut miteinander und mit dem Körper verbunden sind, während sich eine solche Zwischenfingerhaut beim Menschen nur an der äußersten Basis der Finger vorfindet. Als Resultat unserer Vergleichung ergibt sich also, daß Fledermaus- und Fliegenflügel die gleiche Funktion haben und miteinander nur in solchen Merkmalen übereinstimmen, die mit dieser Funktion zusammenhängen, im feineren anatomischen Bau dagegen durchaus verschieden sind. Menschenhand und Fledermausflügel weisen dagegen trotz ganz verschiedener Funktion

und der damit zusammenhängenden äußeren Form in ihrem anatomischen Aufbau sehr weitgehende Übereinstimmungen auf. Diese Übereinstimmungen können wir uns nur erklären, wenn wir annehmen, daß Mensch und Fledermaus von gemeinsamen Vorfahren abstammen, wie dies das natürliche System durch die Einreihung beider unter den Säugetieren zum Ausdruck bringt. Eine andere Erklärung läßt sich nicht geben, da ja gerade die hier konstatierten Übereinstimmungen von der Flugfunktion ganz unabhängig sind, wie der anatomisch ganz anders gebaute Fliegenflügel deutlich zeigt, der trotzdem sehr wohl dieselbe Funktion ausüben kann. Wir müssen also annehmen, daß sowohl Menschenhand wie Fledermausflügel aus einem und demselben Organ ihrer gemeinsamen Stammformen durch Anpassung an verschiedene Funktionen hervorgegangen sind, während der Fliegenflügel phylogenetisch ein ganz andersartiges Organ ist. Menschenhand und Fledermausflügel entsprechen zweifellos dem Vorderbein ihrer gemeinsamen Säugetierahnen. Der Fliegenflügel kann aber überhaupt keinem Bein entsprechen, denn die Fliege hat noch außer ihren Flügeln genau so viel Beine, nämlich 6, wie alle anderen, auch die flügellosen Insekten.

Organe, die stammesgeschichtlich aus demselben Organ hervorgegangen sind, wie z. B. Menschenhand und Fledermausflügel, nennen wir homologe Organe; solche haben sehr oft in Anpassung an verschiedene Funktion eine ganz verschiedene äußere Gestalt angenommen. Demgegenüber stehen Organe, die trotz phylogenetisch verschiedener Herkunft in Anpassung an dieselbe Lebensweise in ihrer äußeren Form bis zu einem gewissen Grade ähnlich geworden sind, wie z. B. Fledermausflügel und Fliegenflügel; in solchen Fällen sprechen wir von analogen Organen. Wir sehen gleichzeitig, daß bei oberflächlicher Betrachtung analoge Organe einander oft viel ähnlicher sein können als homologe, während letztere oft nur im feineren anatomischen Aufbau miteinander übereinstimmen. Da uns nur die Homologie über phylogenetische Beziehungen etwas aussagt, die Analogie dagegen nicht, ist es eine der Grundforderungen der phylogenetischen Methodik, zwischen diesen beiden Begriffen immer scharf zu unterscheiden. Aus diesem Grunde können daher auffällige Ähnlichkeiten, die nur auf Analogie beruhen, phylogenetisch ganz belanglos sein, während unscheinbare Merkmale als Zeichen einer Homologie oft die allergrößte stammesgeschichtliche Bedeutung haben.

Ich will zur Erläuterung dieser wichtigen Unterscheidung noch einige weitere Beispiele kurz anführen. So sind im Pflanzenreich miteinander homolog (phylogenetisch gleichwertig): Laubblätter, Nadeln (der Nadelhölzer), zu Schüppchen u. dgl. rückgebildete Blätter (z. B. bei gewissen Cupressaceen), Klimmblätter, Blatt-

ranken, Blattdornen (z. B. bei Berberis), die kannenförmigen Fangapparate von Nepenthes usw. Für viele solcher Organe wird uns schon durch die Ontogenie die stammesgeschichtliche Gleichwertigkeit erwiesen, wie wir im vorigen Abschnitt beispielsweise bei Cupressaceen und Berberis gesehen haben.

Homolog sind ferner trotz recht verschiedener äußerer Form: Fledermausflügel, Menschenhand, Brustflosse der Wale, Vorderpfote (von Raubtieren, Nagetieren usw.), Grabbein (Maulwurf, Beutelmaulwurf, Gürteltiere), Vorderbein von Pferd, Rind usw. usw. Sie alle sind nur in Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen umgeformte Vorderextremitäten der Säugetiere. Dagegen sind ihnen die Insektenbeine keineswegs homolog, sondern analog, d. h. lediglich infolge Anpassung an dieselbe Funktion bis zu einem gewissen Grad äußerlich ähnlich. Ebenso ist auch der Insektenkopf mit allen seinen Organen dem der Wirbeltiere analog, nicht homolog; denn wir haben im ontogenetischen Teil gesehen, daß der Kopf der Insekten (als Protostomier) dem Hinterende der Wirbeltiere entwicklungsgeschichtlich entspricht. So haben wir also auch hier nur Ähnlichkeit infolge gleicher Funktionen. Dasselbe finden wir natürlich auch im Pflanzenreiche vielfach wieder. Dem Schutz gegen Tierfraß dienen mannigfache, äußerlich recht ähnliche Bildungen, die aber stammesgeschichtlich durchaus nicht gleichwertig sind, wie die Stacheln, die reine Epidermisgebilde darstellen, und Dornen, die durch Umbildung ganzer Organe (z. B. Blätter usw.) entstanden sind. Auch die Funktion der Nahrungsaufnahme führt zu Bildungen, die in der Form ähnlich, entwicklungsgeschichtlich aber ganz heterogener Herkunft sind, wie Rhizoide, Wurzeln, wurzelähnliche Wasserblätter (z. B. bei *Salvinia*) usw.

Oftmals sind gleich gebaute und aus ähnlicher Anlage entstandene Organe in größerer Zahl am Körper vorhanden; wir sprechen dann von meristischen Organen. Sind sie zueinander symmetrisch gelegen, so nennen wir sie antimer (z. B. rechte und linke Hand); liegen sie — in der Richtung der Körperachse — hintereinander, so heißen sie metamer (z. B. Hand und Fuß). Ursprünglich können wir natürlich solche Organe direkt miteinander homologisieren. Im Laufe der Phylogenie können sie aber durch Anpassung an verschiedene Funktionen einander sehr unähnlich werden, wie z. B. Keimblätter, Primärblätter, Laubblätter, Nebenblätter, Hochblätter, Kelchblätter, Blumenkronblätter, Staubblätter (Antheren) und Fruchtblätter. In Fällen soweit gehender Spezialisierung hat natürlich eine phylogenetische Vergleichung keinen Sinn mehr. Wenn wir über die Verwandtschaft zweier Pflanzen näheres wissen wollen, so werden wir gewiß nicht die Anthere der einen mit dem Laubblatt der anderen vergleichen,

sondern Antheren mit Antheren, Laubblätter mit Laubblättern. So selbstverständlich dieses methodische Prinzip scheinen mag, so ist es doch von Wichtigkeit, darauf ausdrücklich hinzuweisen. Derartige Vergleiche sind nämlich tatsächlich schon gemacht worden. Bei den Käfern sind beispielsweise schon seit den ältesten Zeiten die Vorderflügel zu Decken umgewandelt; sie haben die Schutzfunktion für die Hinterflügel übernommen und dienen meist nicht mehr dem Flug; bei Neuropteren sind noch sowohl Vorder- wie Hinterflügel im Dienste der Flugfunktion geblieben und demgemäß sind die Vorderflügel bei Neuropteren und Käfern ganz verschieden ausgebildet. Dies spricht schon recht deutlich dafür, daß die phylogenetische Trennung dieser beiden Gruppen recht weit zurückliegen muß. Es ist daher ein grober methodischer Fehler von *Crampton*, wenn er einen Käferhinterflügel mit dem Vorderflügel eines Neuropteren vergleicht und daraus auf ihre nähere Verwandtschaft schließt; denn die beiden hier verglichenen Organe sind zwar ursprünglich metamer, aber infolge ganz verschiedener Ausbildung einander längst nicht mehr gleichwertig. Und nur die Vergleichung gleichwertiger Organe kann uns über nähere stammesgeschichtliche Beziehungen Aufschluß geben.

Konvergenz und Divergenz. Nach dem bisher Gesagten ist es also von allergrößter Wichtigkeit für jedwede phylogenetische Untersuchung, sich stets den Unterschied zwischen homologen und analogen Organen vor Augen zu halten. Den Schlüssel für diese Unterscheidung bildet die Überlegung, daß die homologen Organe sehr oft durch Anpassung an verschiedene Funktionen einander sehr unähnlich werden können, während analoge, also stammesgeschichtlich ungleichwertige oder heterogene Organe infolge gleicher Funktion oft sehr weitgehende Ähnlichkeiten miteinander aufweisen. Im letzteren Falle sprechen wir von Konvergenzerscheinungen oder von konvergenter Anpassung. Was bisher von einzelnen Organen ausgesagt wurde, gilt natürlich in derselben Weise auch von der Gesamtorganisation. So können bei gleicher Lebensweise ganz verschiedene Organismen eine ähnliche Körperform annehmen. Wir sehen beispielsweise bei den bodenbewohnenden Wassertieren der verschiedensten Gruppen, daß ihr Körper auffallend flach geworden ist — bedeutend flacher als bei verwandten Formen, die eine andere Lebensweise führen. Fig. 20 zeigt eine Auswahl derartiger Fälle. Wir sehen da einen Vertreter der Trilobiten (Fig. 20 a), der niederen Krebse (Fig. 20 b), per Schwertschwänze (*Xiphosura*; 20 c), eine Insektenlarve (d); ferner von Wirbeltieren einen Placodermen (e), einen Knorpelfisch (f) und einen Knochenfisch (g). Schließlich könnte man auch noch gewisse flache Stachelhäuter (*Echinodermen*) hier anführen, so besonders die flach-fünfeckigen Seesterne aus den

Familien der Pentagonasteriden, Asteriniden und Pterasteriden. Bei den in *a* bis *f* dargestellten Fällen ist stets die Rückenfläche nach oben, die Bauchseite nach unten gekehrt, der Körper also depreß (flachgedrückt). Dabei ist allerdings zu beachten, daß wir schon von früher her wissen, daß bei den Protostomiern (*a* bis *d*) die Rückenseite der Bauchseite der Wirbeltiere (*e*, *f*) entspricht. Schon dies allein zeigt uns deutlich, daß es sich hier nicht um Homologien handeln kann (wie *Steinmann* meint), sondern um typische Fälle

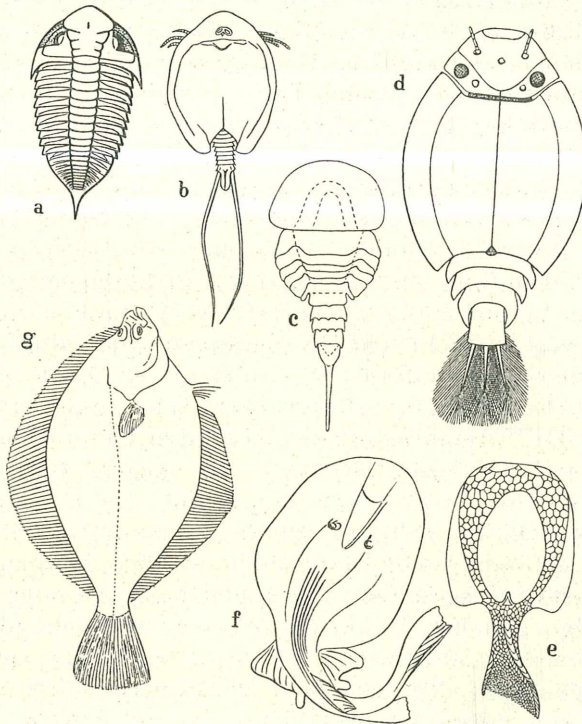


Fig. 20. Konvergente Umformung des Körpers bei bodenbewohnenden Wassertieren.

a = Dalmanites; *b* = Lepidurus; *c* = Bunodes; *d* = Prosopistoma-Larve; *e* = Drepanaspis; *f* = Benthobatis; *g* = Pleuronectes.

(*a*, *c*, *e*, *f* aus *Dollo*; *b* nach *Keilhack*; *d* nach *Vayssiére*; *g* aus *Abel*. *c*, *e*, *f* auf die Hälfte des Originales verkleinert. Bei *c*, *d*, *f* die Schattierung des Originals weggelassen.)

konvergenter Anpassung. Besonders instruktiv ist in dieser Hinsicht der Fall *g*. Die Anatomie zeigt uns nämlich, daß es sich hier nicht um einen depressen Körperbau handelt, sondern daß das Tier auf der linken Seite liegt und die rechte Seite nach oben kehrt; der Körper ist also hier seitlich zusammengedrückt und auch das linke Auge auf die rechte Seite hinübergerückt (kompressiform-asy-

metrischer Typus). So wird hier funktionell ganz dasselbe erreicht wie bei den depressen Formen, morphologisch handelt es sich aber um etwas total anderes.

Ich habe bisher immer davon gesprochen, daß Konvergenzerscheinungen bei stammesgeschichtlich ungleichwertigen Organen durch Anpassung an die gleiche Funktion zustande kommen. Das Resultat ist dabei stets ein äußerlich ähnlicher Bau des betreffenden Organs, während durch die heterogene Herkunft naturgemäß bedingt ist, daß der genauere morphologisch-anatomische Aufbau verschieden ist und ebenso auch die bis zur Erreichung dieser Anpassung durchlaufenen Entwicklungsstufen verschieden sein müssen. Dies ist für alle Konvergenzerscheinungen das Wesentliche und stets zu konstatieren. *Abel*, dem wir eine genaue Analyse des in Rede stehenden Begriffes verdanken, formuliert das folgendermaßen: Umformungsergebnis ähnlich, morphologischer Bau verschieden, durchlaufene Entwicklungsstufen verschieden.

Zunächst werden wir nach dem bisher Gesagten konvergente Entwicklung natürlich am häufigsten bei gleicher Lebensweise antreffen, z. B. bei der Anpassung an das aktive Schwimmen (viele Fische, Ichthyosaurier, Wale). Hier ist natürlich die Funktion der umgeformten Organe dieselbe, desgleichen die Umformungsursache (Reiz). Es kann aber auch die Funktion (und somit die Umformungsursache) bei verschiedener Lebensweise die gleiche sein. So finden wir beispielsweise Stridulationsorgane bei den verschiedensten Tieren mit ganz verschiedener Lebensweise (z. B. Heuschrecken, Cicaden, Wanzen, Käfer und Schildkröten). Ebenso kann auch eine konvergente Rückbildung eines Organs infolge von Nichtgebrauch bei ganz verschiedener Lebensweise eintreten. So werden die Augen bei Tiefseetieren, grabenden Formen, Höhlentieren und Schlammbewohnern reduziert.

Abel hat aber auch darauf aufmerksam gemacht, daß nicht nur die Lebensweise des Tieres, sondern mitunter sogar auch die Funktion des umgeformten Organs verschieden sein und doch zu konvergenter Anpassung führen kann. So kann ein fester Panzer entweder dem Schutz gegen Wellenschlag (bei Litoralformen) oder gegen Raubtiere usw. dienen und findet sich in den verschiedensten Gruppen bei ganz verschiedener Lebensweise (z. B. Weichtiere, Krebse, Insekten, Stachelhäuter, Placodermen, Arthrodiren, Kofferrisch, Schildkröten, Krokodile, *Archaeoceti*, Gürteltiere, Schuppentiere).

Demgemäß sieht *Abel* das Wesen der konvergenten Anpassung in einer *h o m o d y n a m e n F u n k t i o n h e t e r o g e n e r O r g a n e*. Diese Definition trifft auch auf das letzte Beispiel zu. Denn wenn hier auch die Funktion des Panzers eine verschiedene sein kann, so haben wir es doch stets mit einer mechanisch gleich-

wertigen Funktion zu tun — hier speziell mit Ausbildung eines harten Schutzpanzers, wenn es sich dabei auch in den einzelnen Fällen um Schutz gegen verschiedene äußere Faktoren handelt und somit auch die Umformungsursachen verschiedene waren.

Den Fällen von konvergenter Anpassung steht als vollständiges Gegenteil die Spezialisierung homologer Organe nach verschiedenen Richtungen gegenüber, durch die es eben kommt, daß solche Organe trotz ihrer stammesgeschichtlichen Gleichwertigkeit ein ganz verschiedenes Aussehen bekommen können. In diesen Fällen sprechen wir von *Divergenz*. Es ist klar, daß divergente Entwicklung vor allem dann eintreten wird, wenn es sich um Anpassung an ganz verschiedene Lebensbedingungen handelt. Ich habe oben als Beispiel für homologe Organe die sehr verschieden ausgebildeten Vorderextremitäten der Säugetiere angeführt. Ihre so verschiedene Ausbildung verdanken sie eben divergenter Anpassung an ganz verschiedene Funktionen (Fliegen, Greifen, Schwimmen, Laufen, Graben).

Nun ist aber besonders zu betonen, daß es auch bei Anpassung an dieselbe Lebensweise zu divergenter Entwicklung kommen kann. Wir haben früher gesehen, daß bodenbewohnende (benthonische) Wassertiere sehr häufig durch ihre depressive Körperform ausgezeichnet sind. Dies muß aber nicht immer der Fall sein. Denn es gibt auch andere Anpassungstypen an die benthonische Lebensweise. So führt *Abel* (1912) außer dem schon erwähnten depressen und kompressiform-asymmetrischen Typus auch noch den macruriformen (mit großem Kopf und nach hinten verjüngtem, spitz zulaufenden Körper), den anguilliformen (aalförmigen) und den asterolepiformen Typus (mit erhöhtem, gepanzertem Vorderkörper, abgeflachtem Bauch und kräftiger Schwanzflosse) als Anpassungen an die benthonische Lebensweise an. Unter den Fischen finden wir nun tatsächlich alle diese verschiedenen Typen wieder und hier handelt es sich somit um divergente Anpassung bei gleicher Lebensweise.

Ähnlich haben wir auch schon früher (im palaeontologischen Teile) gesehen, daß die freischwimmenden (nektonischen) Meeresreptilien sich in recht verschiedener Weise fortbewegten, in Zusammenhang damit eine verschiedene Körperform aufwiesen und somit auch wieder einen typischen Fall divergenter Anpassung darstellen. So gehören die Ichthyosaurier dem spindelförmigen (fusiformen) Typus an, die Plesiosaurier dem cheloniformen (schildkrötenförmigen), die Pythonomorphen dem mosasauriformen und die (oben noch nicht erwähnten) Thalattosuchier dem tritoniiformen (molchförmigen) Typus an. Dazu kämen dann unter den Fischen noch der Band-, Pfeil- und Segeltypus (taenioform, sagittiform, veliform). So bilden Ichthyosaurier und Wale ein Beispiel

für konvergente, Ichthyosaurier, Plesiosaurier und Pythonomorphen ein Beispiel für divergente Anpassung. Im letzteren Falle haben wir also trotz phylogenetischer Verwandtschaft und gleicher Lebensweise ein verschiedenes Umformungsergebnis.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß es sich bei divergenten Anpassungen um einen im wesentlichen ähnlichen morphologisch-anatomischen Aufbau des betreffenden Organs handeln muß (da wir es ja mit homologen Organen zu tun haben); die Funktion und damit die Umformungsursache ist aber stets — nicht nur bei verschiedener, sondern auch bei gleicher Lebensweise — verschieden und führt demgemäß über verschiedenartige durchlaufene Entwicklungsstadien auch zu einem verschiedenen Umformungsergebnis. Wir können somit das Wesen der divergenten Entwicklung in einer *heterodynamen Funktion homologer Organe* erblicken.

Nun kann es aber auch bei verwandten Formen eintreten, daß sie sich an die gleichen Lebensbedingungen in gleicher Weise anpassen. Wir haben dann mehrere Stammesreihen, die auf verwandte Ahnenformen zurückgehen und sich gleichsinnig an die gleichen Lebensverhältnisse adaptieren. In solchen Fällen sprechen wir von *paralleler Entwicklung*. Wir werden also dann in mehreren homologen Abstammungslinien infolge gleicher Umformungsursache das gleiche Umformungsergebnis erhalten, wobei natürlich auch der morphologische Bau und die durchlaufenen Entwicklungsstufen gleich sein müssen. Als sehr gutes Beispiel gibt *Abel* hier die Spezialisierung des Fußskelettes bei *Equus* und *Thoatherium* (Fig. 29 b). Beide Formen sind Huftiere, stammen also von gemeinsamen fünfzehigen Ahnen ab. Im Laufe der Weiterentwicklung haben sich in Anpassung an den schnellen Lauf die Seitenzehen rückgebildet (Fig. 29 a), bis schließlich nur mehr die mächtig verstärkte Mittelzehe übrig blieb. Diese beiden Anpassungsreihen führten somit zu ganz demselben Resultat, waren aber voneinander ganz unabhängig, denn die Equiden bildeten sich auf dem europäisch-nordamerikanischen Kontinent aus, während *Thoatherium* der Fauna Südamerikas angehörte, das — wie wir schon wissen — zu jener Zeit von Nordamerika vollständig abgetrennt war. Übrigens ist etwas Ähnliches auch die parallele Entwicklung von *Equus* (in Europa) und *Neohippus* (in Nordamerika), von der schon oben (im paläontologischen Teile) die Rede war. Natürlich braucht die Verwandtschaft der sich parallel entwickelnden Formen durchaus nicht immer eine so weitgehende zu sein wie in diesen Fällen. Voraussetzung ist nur, daß die umgeformten Organe noch homolog sind. So können wir beispielsweise auch die Rückbildung des Beckens bei den Walen (z. B. *Balaenoptera*) und den Seekühen (z. B. *Halitherium*) mit *Abel* als parallele Entwicklung betrachten.

Wie bei der Konvergenz braucht aber auch bei der parallelen Entwicklung die Lebensweise nicht die gleiche zu sein. Wir finden beispielsweise eine Vergrößerung der Zwischenfingerhaut bei schwimmenden (*Rana*, *Chironectes*), fliegenden (*Racophorus*, *Galeopithecus*) und grabenden Formen (*Palmatogeco*). Hier ist die Lebensweise ganz verschieden, auch der Reiz verschieden (Widerstand des Wassers oder der Luft oder des Erdbodens), aber in mechanischer Hinsicht doch gleich. Demgemäß sieht *Abel* das Wesen der parallelen Entwicklung in der *homodynamen Funktion homologer Organe*.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, nochmals zu betonen, daß die Lebensweise für die Unterscheidung von konvergenter, paralleler und divergenter Entwicklung keinen prinzipiellen Unterschied ausmacht. Wenn wir auch gesehen haben, daß konvergente und parallele Entwicklung im allgemeinen bei gleicher, divergente bei verschiedener Lebensweise eintritt, so haben wir doch auch eine ganze Anzahl Ausnahmen von dieser Regel kennen gelernt. Darauf kommt es also nicht an. Das Wesentliche ist — um es nochmals zu betonen — daß wir es bei paralleler und divergenter Entwicklung mit homologen, bei konvergenter mit heterogenen (analogen) Organen zu tun haben und daß ferner bei konvergenter und paralleler Entwicklung eine homodyname Funktion derselben, bei divergenter eine heterodyname Funktion vorliegt.

Weitere Beispiele. Bei der grundlegenden Wichtigkeit, die der Unterscheidung von konvergenter, paralleler und divergenter Entwicklung für die morphologische Methode zukommt, muß ich diesen Unterschied hier noch durch Anführung einiger weiterer Beispiele klar machen. Zunächst sei ein Fall aus dem Pflanzenreiche angeführt, wo wir es mit konvergenter Entwicklung bei verschiedener Lebensweise zu tun haben. Bei Pflanzen heißer, trockener Standorte wird die ungestörte Funktion der Assimilationsorgane durch die Ausbildung eines wasserspeichernden Gewebes sichergestellt, des sogenannten Wassergewebes. Ein solches finden wir vor allem bei Bromeliaceen, Peperomien, Begonien, Tradescantien, manchen Orchideen usw. Es verleiht den Pflanzen eine eigentümlich fleischige, sogenannte succulente Beschaffenheit. Aber auch bei Tropenpflanzen, welche feuchtere Standorte bevorzugen, stellt sich oft das Bedürfnis nach Ausbildung eines Wassergewebes ein, wenn sie große, dünne Laubflächen besitzen, die unter dem Einfluß der Tropen Sonne stark transpirieren. „Hierher sind beispielsweise die Gattung *Canna*, *Maranta* und andere Scitamineen, *Ficus elastica*, *Conocephalus ovatus*, *Euphorbia thymifolia* und viele Palmen zu rechnen. Bei vielen Bewohnern des Meeresstrandes, ja selbst Mangrovepflanzen, die eine halb aquatische Lebensweise führen, kommt es gleichfalls zu reichlicher Ausbildung von Wasser-

gewebe“ (*Haberlandt*). Hier kann nicht die Trockenheit die Ursache dafür sein, sondern der vorhandene hohe Salzgehalt, der offenbar in gleicher Weise einen weitgehenden Transpirationsschutz notwendig macht. Besonders bemerkenswert ist hier die Familie der *Chenopodiaceen*, die zahlreiche Steppen- und Wüstenbewohner mit xerophilen Anpassungen (Behaarung, Succulenz, Reduktion der Blätter usw.) umfaßt. Viele Arten dieser Familie haben aber auch eine ausgesprochene Vorliebe für salzreichen Boden und manche, wie z. B. *Suaeda maritima*, sind geradezu Bewohner von Meeresküsten und Salzsteppen. So sehen wir deutlich, wie dieselbe Anpassungseinrichtung das Leben unter zweierlei ganz verschiedenen Verhältnissen in gleicher Weise ermöglicht.

Bei Beurteilung derartiger Fälle darf man freilich nie vor- eilig generalisieren, sondern muß jeden Einzelfall genau studieren. Die Untersuchungen von *v. Faber* haben beispielsweise gezeigt, daß die Einrichtungen der Mangrovepflanzen keineswegs im Sinne einer xerophytischen Anpassung gedeutet werden dürfen. Es handelt sich hier um fakultative Halophyten, die eine starke Transpiration aufweisen. Viele Arten haben durch die Ausbildung salzspeichernder und salzsezernierender Organe die Möglichkeit, sich des überflüssigen Salzgehaltes zu entledigen. Jene Merkmale, die bei ihnen als xerophytische Anpassungen aufgefaßt werden könnten, haben sie mit vielen Pflanzen der Regenwälder gemein. Diese Charaktere sind also nicht als direkte Anpassung an das Leben auf einem extremen Standort anzusehen, sondern müssen „wie die der nahen Verwandten der Regenwälder als eine alte Anpassung (phylogenetische Induktion) an das eigentümliche Klima der Tropen (plötzliche starke Schwankungen im Sättigungsdefizit der Luft, starke Insolation etc.) gelten. Diese Struktur wird auch bei den dauernd in süßem Wasser stehenden Mangroven wiedergefunden.... Die stärkere ‚Sukkulenz‘, also die Zunahme des Hypoderms, die ‚halophile Paravariante‘ *Detton*, stellt eine Erscheinung dar, die zu den ‚Osmomorphosen‘ (*Küster*) gerechnet werden kann..... Die Beobachtungen.... machen es wahrscheinlich, daß die ‚Sukkulenz‘ der in Salzwasser stehenden Mangroven eine durch den hohen Turgordruck der Zellen bedingte, hypertrophische Wachstumserscheinung darstellt. Die jeweilige starke osmotische Leistung der Wurzeln bei Flut führt, besonders bei etwas gehemmter Transpiration, zu einer stets wiederkehrenden Überbilanz der Blätter und zur Bildung hyperhydrischer Gewebe.... Bezeichnend ist es, daß die starke Bildung hyperhydrischer Gewebe, also stärkere ‚Sukkulenz‘, nur bei den nicht-sezernierenden Mangroven gefunden wird. Die Sekretion bei den salzspeichernden Arten verhindert den Wasserüberschuß und infolge dessen auch die stärkere Ausbildung des Hypoderms zu einem

hyperhydrischen Gewebe. Bei starken Konzentrationsänderungen der Außenlösung infolge nicht genügend schnell eintretender Regulation der Wurzeln bei den nicht salzspeichernden Arten kann in den stark transpirierenden Assimilationsblättern zeitweilig eine geringe Unterbilanz eintreten, die durch die Lieferung von Wasser durch die Speicherblätter bald behoben wird. Diese Tatsache läßt uns das hyperhydrische Gewebe der Mangroven zwar als ‚kataplastische Hypertrophien‘, aber gleichzeitig als eine zweckmäßige Variante der ursprünglichen, typischen Struktur betrachten“ (v. Faber).

Nach diesem kleinen Exkurs kehre ich nun zur Besprechung der Xerophyten zurück. Im allgemeinen ist das charakteristische Merkmal der xerophytischen Anpassung Reduktion der Blattspreite und Umbildung des Spaltöffnungsapparates. Erstere finden wir in verschiedener Weise bei Gymnospermen, Leguminosen (Carmichaelia, Acacia, Genisteen), Gramineen usw. durchgeführt. Es wäre methodisch ganz verfehlt, hier nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu vermuten, da es sich lediglich um konvergente Anpassungen an die gleichen Lebensbedingungen handelt. Die phylogenetische Stufenfolge liegt hier besonders bei den Gymnospermen sehr klar. „Wenn wir die Metamorphose des Blattes von den *Cycadeen* nach aufwärts vergleichend überblicken, so finden wir als herrschenden Grundzug eine möglichst weitgehende Verkleinerung, Konzentration der transpirierenden Fläche“ (Porsch, 1905), die bei den höher stehenden Formen immer mehr zunimmt und über die Coniferennadeln schließlich bis zu den schuppenförmigen reduzierten Blättern gewisser Cupressaceen führt (vgl. ontogenetische Methode).

Daß es sich bei den verschiedenen Gruppen hier tatsächlich nur um konvergente Anpassungen handelt, zeigt uns sehr deutlich der feinere Bau des Spaltöffnungsapparates, der bei ihnen allen in weitgehendem Maße der Trockenheit angepaßt ist, aber bei den einzelnen Familien in sehr verschiedener Weise, mithin ein typisches Beispiel divergenter Anpassung bei gleichen Lebensbedingungen zeigt. Um dies darzulegen, muß ich hier Aufgabe und Bau des Spaltöffnungsapparates näher besprechen, wobei wir dann gleichzeitig auch noch Gelegenheit haben werden, auf andere Fälle konvergenter oder divergenter Entwicklung dabei hinzuweisen. Die Spaltöffnungen dienen dem Gasaustausch, vor allem der Abgabe von Wasserdampf, seitens der Pflanzen; um diesen zu regulieren, haben sie die Fähigkeit, sich zu erweitern, zu verengern oder ganz zu schließen. Dieser Verschluß wird durch Aneinanderlegen der sogenannten Schließzellen zustande gebracht, oft sind aber außerdem auch noch die an die Schließzellen seitlich angrenzenden Epidermiszellen, die „Nebenzellen“, in den Dienst

des Spaltöffnungsmechanismus gestellt, wie z. B. bei den Gramineen (vgl. ontogenetische Methode). Der Spaltöffnungsapparat gehört bei den Moosen und Farnen ausschließlich der ungeschlechtlichen Generation, dem Sporophyten, an (Fig. 18a). Aber naturgemäß hatte auch die Geschlechtsgeneration, der Gametophyt, das Bedürfnis, Organe für die gleiche Funktion zur Ausbildung zu bringen. Da die beiden Generationen einander morphologisch durchaus nicht gleichwertig sind, so können wir es dabei natürlich nur mit Ausbildung analoger Organe zu tun haben. Demgemäß zeigt auch die Atemöffnung der Geschlechtsgeneration bei Lebermoosen (Fig. 21a) einen durchaus anderen morphologischen Bau als eine Spaltöffnung und ist derselben nur bei ganz oberflächlicher Betrachtung bis zu einem gewissen Grade äußerlich ähnlich, wie es ihrer gleichen Funktion entspricht. Wir haben es also hier mit konvergenter Bildung ganz verschiedener Organe zu tun. Ebenso wie der Gametophyt ist auch die Wurzel niemals imstande, echte Spaltöffnungen zu bilden, und wo sie (als Assimilationswurzel) solcher zur Transpirationsregulation bedürfte, muß sie auch wieder zur Ausbildung eines anderen, derselben Funktion dienenden, aber morphologisch verschiedenen Organs schreiten, nämlich der Pneumathoden.

Das Öffnen des Spaltöffnungsapparates geschieht (beim gewöhnlichen Typus, Fig. 18b) dadurch, daß sich die Schließzellen krümmen, das Schließen durch ihre Streckung. Ausgelöst werden diese Formveränderungen durch Turgorschwankungen. Die der Spalte zugekehrte „Bauchwand“ der Schließzelle ist in der Mitte am meisten vorgewölbt und bildet hier beim Schließen an der „Zentralspalte“ den Verschuß. Der außen von der Zentralspalte gelegene Raum heißt Vorhof und wird gegen die äußere Luft durch die mehr oder weniger vorspringenden „Vorhofleisten“ abgegrenzt; der innen befindliche Raum ist der Hinterhof und reicht bis zu den „Hinterhofleisten“, wo er mit einem größeren, unter dem Spaltöffnungsapparat gelegenen Intercellularraum, der inneren Atemhöhle kommuniziert.

Das Wesen der Anpassung an trockene, heiße Lebensbedingungen liegt nun darin, daß das Öffnen der Spaltöffnungen bedeutend erschwert wird; dies ist immer wieder bei xerophytischen Pflanzen zu konstatieren, wird aber bei den einzelnen Gruppen in sehr verschiedener Weise durchgeführt, so daß wir hier von divergenter Anpassung unter gleichen Lebensbedingungen sprechen können. Wir haben da zunächst eine so starke Membranverdickung im mittleren Teile der Schließzellen, daß dieser überhaupt nicht mehr aktiv beweglich ist, sondern nur noch durch die Volumenveränderungen der Enden der Schließzellen passiv mitgenommen wird, wodurch natürlich die Beweglichkeit des Apparates auf ein

Minimum reduziert ist. Die dadurch mechanisch überflüssig gewordene Hinterhofleiste wird Hand in Hand damit allmählich rückgebildet (Gramineentypus, Fig. 18 *e*). Eine Erschwerung des Gasaustausches kann auch dadurch erzielt werden, daß die Bauchwand der Schließzellen (z. B. bei *Nipa fruticans*) mit einer ganzen Anzahl größerer und kleinerer Leisten versehen ist, die so ineinandergreifen, daß auf dem Querschnitt eine sehr genaue Verzahnung zu sehen ist. Hier ist die Membranverdickung in erster Linie an den Bauchwänden lokalisiert. Sie kann sich aber auch hauptsächlich auf die Vorhofleisten erstrecken (Fig. 19 *d*), was zur Folge hat, daß der Vorhof mehr oder weniger vergrößert und nach außen besser abgeschlossen wird; auf diese Weise wird er zu einem vor der Zentralspalte gelegenen, mit Wasserdampf erfüllten Hohlraum, in dem sozusagen Windstille herrscht, wenn über die Blattoberfläche ein Luftstrom hinstreicht. Auch hierdurch wird natürlich die Transpiration bedeutend herabgesetzt. Ein solcher windstiller Raum kann aber auch dadurch zustande kommen, daß die ganze Spaltöffnung in die Oberhaut eingesenkt wird, wodurch dann die sogenannte „äußere Atemhöhle“ entsteht, die hier dieselbe Funktion hat wie im vorigen Falle der Vorhof. Wir sehen dies beispielsweise schon bei *Cytisus* (Fig. 19 *d*) und *Opuntia* (Fig. 19 *b*) bis zu einem gewissen Grade durchgeführt, noch stärker beim Gymnospermentypus (und *Casuarina*, Fig. 18 *c*). Besonders auffallend ist die Bildung einer äußeren Atemhöhle bei *Hakea sueveolens* (Fig. 18 *f*), wo sie sehr groß ist und durch eine verhältnismäßig kleine Öffnung mit der Außenwelt kommuniziert. Noch extremer ist die Bildung bei *Dasyliirion* (Fig. 18 *d*), wo die äußere Atemhöhle zum Zwecke besseren Transpirationsschutzes durch beiderseits vorspringende Leisten sogar in zwei Etagen geteilt ist. Dagegen ist bei *Euphorbia Tirukalli* die Spaltöffnung nur ganz schwach eingesenkt; die äußere Atemhöhle kommt aber hier durch Ausbildung eines breiten Wachsrings zustande.

Zusammenfassend sehen wir also, daß der Transpirationsschutz bei Xerophyten zu divergenten Anpassungen führt, die sich zunächst in zwei Hauptrichtungen bewegen: entweder in der Richtung der Ausbildung eng aneinanderschließender, schwer beweglicher Schließzellen (Gramineen, *Nipa*) oder durch Schaffung eines windstillen Raumes, der entweder durch den vergrößerten und gut abgeschlossenen Vorhof gebildet wird oder durch Einsenkung des ganzen Apparates zustande kommt oder endlich von einem Wachsring abgegrenzt wird.

Haben wir schon bei Anpassung an dieselben Lebensbedingungen divergente Entwicklung des Spaltöffnungsapparates konstatieren können, so wird es uns nicht Wunder nehmen, solche auch bei verschiedener Funktion zu finden. Hier ist als extremer

Gegensatz zu den xerophytischen Typen vor allem der Schwimmblatttypus (Fig. 21 *b*) zu nennen. *Haberlandt* hat darauf hingewiesen, daß bei diesem nur die Vorhofleisten mächtig entwickelt sind, während die Ausbildung von Zentralspalte und Hinterhofleiste unterbleibt. Dieser Typus findet sich einerseits bei den auf der Wasseroberfläche schwimmenden Blättern vieler Wasserpflanzen und außerdem bei verschiedenen Pflanzen des tropischen Regenwaldes. Es ist klar, daß unter solchen Lebensverhältnissen ein Transpirationsschutz kaum nötig ist, während andererseits die Gefahr capillarer Verstopfung der Spalten durch Wasser besteht, der durch die hier beschriebene Ausbildung vorgebeugt wird.

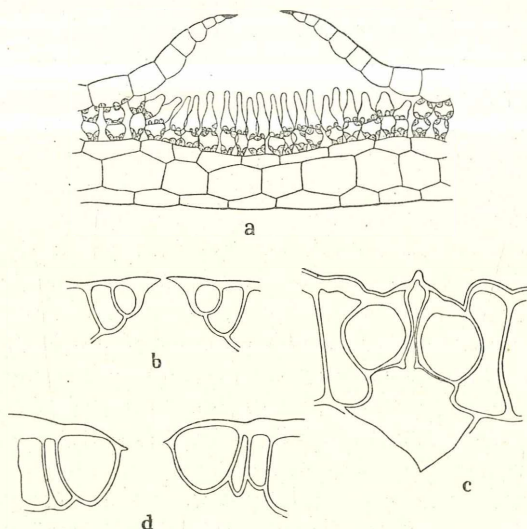


Fig. 21. *a* = Atemöffnung der Geschlechtsgeneration eines Lebermooses (*Fegatella*); *b* = Spaltöffnung von *Triaena* (Schwimmblatttypus); *c* = Spaltöffnung von *Potamogeton* am submersen Schwimmblattstiel (rückgebildet); *d* = Wasserspalte von der Spitze des Scheidenblattes von *Secale*.

(*a, b, d* nach *Haberlandt*, *c* nach *Porsch.*)

„Zwischen den scharfen Kanten der die Spalte begrenzenden Cuticularleisten kann nämlich das Wasser bloß in Form eines sehr wenig widerstandsfähigen Häutchens festgehalten werden. Dieses wird sehr leicht platzen oder auch bald durch Verdunstung verschwinden.“ (*Haberlandt*.)

Bei vielen Pflanzen finden sich auch aus Spaltöffnungen entstandene Gebilde, die nicht mehr der Transpiration, sondern der Abgabe flüssigen Wassers dienen, die sogenannten Wasserspalten (Fig. 21 *d*). Diese zeigen noch deutlich den wesentlichen Bau von Spaltöffnungen, haben sich aber in Zusammenhang mit der geänderten Funktion auch morphologisch umgestaltet. Es ist

hier nur noch eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Vorhofleiste erhalten geblieben, während Zentralspalte und Hinterhofleisten vollständig rückgebildet wurden. In dieser Hinsicht erinnern die Wasserspalten vor allem an den Schwimmblatttypus, unterscheiden sich von demselben aber wesentlich durch ihre unbeweglichen „Schließzellen“, die stets weit geöffnet stehen und die Fähigkeit des Verschlusses vollständig verloren haben.

Ein weiterer Fall von Anpassung an eine gleiche Funktion findet sich in der Ausbildung von Nektarien, die bei entomophilen Pflanzen zuckerhaltige Flüssigkeiten zum Zweck der Anlockung von Insekten ausscheiden. Wie *Porsch* gezeigt hat, wird bei *Ephedra* der Bestäubungstropfen der übrigen Gymnospermen zu einem Insekten anlockenden Nektartropfen. Bei der Hauptmasse der Dicotylen finden wir typische Achsennektarien, während bei vielen Polycarpicae, einigen ihnen nahe stehenden Dicotylengruppen und den vermutlich von ihnen abzuleitenden Monocotylen Blattnektarien (an Staubblättern, Hüllblättern und Fruchtblättern) ausgebildet sind. Bei *Gentiana*arten wurden sowohl Achsen- wie auch Blattnektarien nachgewiesen (*Porsch* 1914).

Wenden wir uns nun noch einigen Fällen aus dem Tierreiche zu. In der Phylogenie der Arthropoden haben eine Zeit lang die Peripatiden eine große Rolle gespielt, da man sie als „eine interessante, die Anneliden und Arthropoden verbindende Übergangsgruppe“ (*Claus-Grobbe*) betrachtete. In der allgemeinen Körperform nehmen sie tatsächlich eine Zwischenstellung zwischen Gliederwürmern und Tausendfüßern ein. Wie die letzteren haben sie auch ein Tracheensystem ausgebildet. Doch ist man durch genauere Untersuchung zu der Überzeugung gekommen, daß die zahllosen winzigen, über die Haut verteilten Luftlöcher mit ihren eigentümlichen Luftröhren eine selbständige Bildung sind, von der sich das Tracheensystem der Tausendfüßer, Insekten usw. nicht ableiten läßt. Man drückt dies jetzt auch in der Systematik aus, indem man die Peripatiden als „Protracheata“ den „Eutracheaten“ gegenüberstellt. *Handlirsch* hat jüngst sogar gezeigt, daß die Gesamtorganisation der Peripatiden ausschließlich zu den Anneliden hinweist und daß alle Ähnlichkeiten mit höheren Arthropoden lediglich auf konvergente Entwicklung zurückzuführen sind. Also auch hier hat sich wieder die Unterlassung der Unterscheidung zwischen konvergenten und homologen Bildungen als ein methodischer Fehler erwiesen, der zu den weittragendsten Konsequenzen geführt hat.

Der gleiche Fehler eignet uns in den phylogenetischen Darlegungen *Cramptons* immer wieder und wieder. Er spricht immer nur von „relationships“, sagt aber in keinem Falle, ob er Homologien oder Konvergenzerscheinungen meint. Durch den

Mangel dieser Unterscheidung verlieren seine stammesgeschichtlichen Darlegungen jede reale Basis. So kommt er dazu, auf Grund ganz oberflächlicher Ähnlichkeit in der Form des Vorderflügelumrisses zu behaupten, „the Thysanoptera were apparently descended from ancestors.... descendant of the Protorthoptera“, stellt aber gleich darnach fest, „the relationship between Psocids and Thysanoptera is more direct than through the mediation of their mutual relationship to the Protorthoptera“ und ferner „the Thysanoptera are more closely related to the Hemipteroid insects than to the Psocids“ — lauter Behauptungen, die sich mit einander überhaupt nicht in Einklang bringen lassen, wollte man nicht bei konsequenter Durchführung der ausgesprochenen Gedanken zu dem Schluß kommen, die Hemipteren von Thysanopteren, diese von Psociden und diese wieder von Protorthopteren abzuleiten, eine Ansicht, die sowohl durch die Palaeontologie wie auch durch die vergleichende Morphologie aufs schlagendste widerlegt wird. Wir haben hier eben in all den von *Crampton* konstatierten „relationships“ lediglich Konvergenzerscheinungen vor uns, die uns über die stammesgeschichtliche Verwandtschaft nicht das mindeste aussagen. Ferner konstatiert er eine Übereinstimmung zwischen Mallophagen, Pediculiden, Hemimeriden und Platypsylliden und meint, diese durch gemeinsame Abstammung erklären zu können, oder „if this view is inadmissible, the resemblance.... must be regarded as a result of convergent development“. Beide Alternativen sind aber unrichtig; denn tatsächlich gehören alle genannten Formen in einen Verwandtschaftskreis (Orthopteroidea s. l.), aber trotzdem ist ihre weitgehende Ähnlichkeit nur die Folge von Anpassung an dieselben Lebensbedingungen, während *Crampton* das letztere nur dann zugestehen will, wenn sie nicht miteinander verwandt wären. Es wird demgemäß nicht Wunder nehmen, daß *Crampton* auch Beziehungen der Psociden zu den Homopteren, Hymenopteren und Neuropteren oder der Coleopteren zu den Dermapteren, Orthopteren, Neuropteren und Hymenopteren herausfindet. Überall handelt es sich aber nur um ganz oberflächliche Ähnlichkeiten, die unter Außerachtlassung der Grundforderungen phylogenetischer Methodik als wichtige Homologien gedeutet werden. Über die Unmöglichkeit, mit *Crampton* die Cicaden mit den Blattoiden in Zusammenhang zu bringen, war bereits im palaeontologischen Teile die Rede. Desgleichen habe ich auch schon darauf hingewiesen, daß die Übereinstimmung von Coleopteren und Neuropteren durch die methodisch ganz unmögliche Vergleichung des Hinterflügels der ersteren mit dem Vorderflügel der letzteren bewerkstelligt wird. Zusammenfassend kann man sagen, daß *Crampton* überhaupt zwischen allen Insektengruppen gegenseitige Beziehungen feststellt, was freilich

nicht Wunder nehmen darf, da er eben zwischen Konvergenz und Homologie nicht unterscheidet.

Gennereich hat gezeigt, daß auch der Form und Ausbildung der Putzapparate bei Hymenopteren keine weitergehende phylogenetisch-systematische Bedeutung zukommt, wie *Canestrini* und *Berlese* gemeint haben, da es sich auch hier vielfach um konvergente und parallele Anpassungen handelt, die in verschiedenen Gruppen in ganz ähnlicher Weise wiederkehren.

Ich habe (1922) auf Grund der in der Literatur vorliegenden Angaben das Femoralorgan der Thysanopteren mit dem der Pediculiden und mit den Gehörorganen der Orthopteren verglichen, wie letzteres auch schon früher durch *Trybom* geschehen war. Nun machte mich *Priesner* brieflich darauf aufmerksam, daß nach seiner (seither auch schon veröffentlichten) Meinung das *Trybomsche* Organ bei Thysanopteren ein Drüsenaggregat zu sein scheint, dessen „Sekret mutmaßlich zur Verminderung der Reibung zwischen Schenkel und Thorax dient“. Hier haben wir einen Fall, wo die eingehendere vergleichende Nachuntersuchung des fraglichen Organs bei verschiedenen Gruppen noch wertvolle phylogenetische Aufschlüsse bieten kann. Wenn *Priesner* mit seiner Deutung gegenüber *Trybom* recht behält, so ist jeder Vergleich mit Tympanalorganen sinnlos. Es wäre aber möglich, daß dann auch die *Grabersche* Deutung bei Pediculiden hinfällig würde und dies würde uns dann die nähere Verwandtschaft der letzteren mit den Thysanopteren auf Grund gemeinsamer Vorfahren wahrscheinlich machen. Zu diesem Zwecke müßten daher notwendigerweise auch die Zorapteren auf Anwesenheit oder Mangel des *Trybomschen* Organs untersucht werden. Wir sehen hier deutlich, wie viele ungelöste Probleme sich uns noch bieten, die bisher noch gar nicht methodisch in Angriff genommen worden sind.

Eine der auffallendsten Konvergenzerscheinungen bei Insekten liegt in der schützenden Ähnlichkeit. Ich habe schon (1914) darauf hingewiesen, daß grasbewohnende Orthopteren im allgemeinen eine Tendenz zur Streckung in der Richtung der Körperachse zeigen, wodurch sie eine gewisse Ähnlichkeit mit Grashalmen erlangen. Die Streckung erfolgt bei verschiedenen Gattungen in ganz verschiedener Weise, was uns deutlich zeigt, daß es sich hier nicht um nähere Verwandtschaft, sondern lediglich um konvergente Anpassung handelt. Ähnlich finden wir auch Blattnachahmer in den verschiedensten Gruppen. So wird das frische, grüne Blatt nachgeahmt durch die Gattungen: *Phyllium*, *Rhombodera*, *Hexacentrus*, *Systella*, sowie verschiedene *Pseudophyllinen*, *Phanopterinen* und *Phyllophorinen*. Das trockene Blatt finden wir imitiert durch *Phyllium*, *Deroplatys*, *Eumegalodon*, *Callima*, *Systella* und *Hymenotus*. Die *Pseudophyllinengattung* *Ptero-*

chroza zeigt sogar in ihren einzelnen Arten alle möglichen Übergänge vom grünen bis zum vergilbten Blatt. Besonders interessant sind aber jene Fälle, wo es sich um „transformative“ Schutzanpassung handelt, d. h. wo die Jugendstadien ganz ein anderes Vorbild nachahmen als die erwachsenen Tiere, so z. B. bei den Gattungen *Eurycorypha* und *Leptoderes*, die beide im erwachsenen Zustande Blattnachahmer sind, während die Larven der einen ameisenähnlich gestaltet sind und die der anderen dem räuberischen Käfer *Collyris* gleichen. In allen diesen und ähnlichen Fällen handelt es sich natürlich lediglich um Konvergenzerscheinungen und es wäre daher methodisch ganz verfehlt, alle Blattnachahmer miteinander in nähere stammesgeschichtliche Beziehungen bringen zu wollen. Das gleiche gilt natürlich auch für die Zweignachahmer wie die *Phasmoiden* und die Mantoidengattung *Toxodera*. Auch die Flechtennachahmer sind Angehörige ganz verschiedener Gruppen (z. B. die Raupe von *Suana concolor*, ferner *Sathrophyllia* eine *Pseudophylline*, *Trachyzulpha* eine *Phaneropterine*, *Lithinus nigrocristatus* ein Käfer).

2. Monophylie und Polyphylie. Wir haben bei Besprechung der parallelen Entwicklung (und schon früher im palaeontologischen Teile) an dem Beispiel von *Equus* gesehen, daß Formen, die wir auf Grund ihrer morphologischen Merkmale zu einer einheitlichen systematischen Kategorie zusammenfassen würden, phylogenetisch aus ganz verschiedenen Entwicklungslinien entstanden sein können. Die alte Systematik trug dieser Tatsache in der Weise Rechnung, daß sie dann solche auf verschiedenen Wegen entstandene Kategorien, wie z. B. das Genus *Equus* (im alten Sinne, also + *Neohippus*) als „polyphyletisch“ bezeichnete, im Gegensatz zu „monophyletischen“ Kategorien, die ihre Entstehung nur einer einzigen stammesgeschichtlichen Linie verdanken. Es ist klar, daß einer derartigen Unterscheidung die allergrößte methodische Wichtigkeit für die phylogenetische Forschung zukommt. Wir müssen daher zunächst versuchen, die beiden Begriffe „polyphyletisch“ und „monophyletisch“ gegeneinander abzugrenzen, was sich bei genauerem Eingehen auf diesen Problemenkomplex als durchaus nicht so einfach erweist, wie es im ersten Augenblicke scheinen möchte.

Beim Falle *Equus* (s. l.) liegt die Sache ganz klar: hier sind, wie bereits erwähnt, die echten *Equus*-arten einerseits und die *Neohippus*-arten andererseits phylogenetisch aus ganz verschiedenen Gattungen hervorgegangen. Somit war *Equus* (im alten Sinne) zweifellos polyphyletisch. In der in der zoologisch-botanischen Gesellschaft zu Wien veranstalteten Diskussion über monophyletische und polyphyletische Abstammung (*Abel*, 1909) wurden aber noch einige andere sehr instruktive Beispiele gebracht, die sich in dieser

Hinsicht anders verhalten. Auch die Arten der Gattung *Cervus* sind auf verschiedenen Wegen aus ihren Vorfahren entstanden und *Abel* brachte als Beleg dafür folgende zwei Reihen:

Palaeomeryx annectens → *Dicroceros elegans* → *Cervavus owenii* → *Cervus nestii*

und

Palaeomeryx spec. → *Dicroceros furcatus* → *Cervavus spec.* →
→ *Cervus australis*.

Auch hier haben wir es, wie bei *Equus* (s. l.), mit parallelen Reihen zu tun, die unabhängig voneinander mehrere Entwicklungsstufen durchlaufen und zu einem ganz ähnlichen Endresultat führen. Der Unterschied gegenüber dem Falle von *Equus* besteht aber hier darin, daß die von beiden Reihen durchlaufenen Stadien auf Grund ihrer morphologischen Merkmale jeweils als generisch gleich zu bezeichnen sind, was bei *Equus* nicht der Fall war.

Ein anderes sehr lehrreiches Beispiel hat in derselben Diskussion *Wettstein* vorgebracht: „*Euphrasia stricta* und *E. brevipila* sind zwei scharf geschiedene Arten. Wie auch sonst bei Euphrasien sind durch Saisondimorphismus bei beiden Arten Frühjahrsformen entstanden; aus *E. stricta* ging *E. borealis*, aus *E. brevipila* ging *E. Suecica* hervor. Diese Frühjahrsformen sind zwar einander sehr ähnlich, aber durch dieselben Merkmale wie die Stammformen zu unterscheiden. Aus *E. Suecica* sind nun zwei Rassen hervorgegangen, eine normal behaarte und eine unbehaarte, für welche ich die neue Bezeichnung *glabra* vorschlage. — In morphologischer Hinsicht ist *E. glabra* von *E. borealis* absolut nicht zu unterscheiden und doch sind es zwei Formen von zweifellos verschiedener Herkunft. Systematisch wurden die beiden Formen aus praktischen Gründen unter einem Namen zusammengefaßt, obwohl sie von verschiedenen Eltern stammen; wenn wir diese Formen als eine Art bezeichnen würden, so wäre diese Art polyphyletisch.“

Ein weiteres Beispiel führte noch *Abel* aus der Gruppe der Seekühe an. Aus der im Oligocän Mitteleuropas weit verbreiteten Art *Halitherium schinzi* gingen in verschiedenen Gebieten verschiedene höher spezialisierte Formen hervor, die wir als scharf getrennte Arten auffassen und auf Grund gemeinsamer morphologischer Charaktere in der Gattung *Metaxytherium* vereinigen. Die einzelnen *Metaxytherium*-Arten gehen also keineswegs auf eine gemeinsame Vorfahrenspecies derselben Gattung zurück, sondern haben sich parallel und unabhängig voneinander an verschiedenen Orten aus der Gattung *Halitherium* entwickelt. *Abel* vertrat daher früher den Standpunkt, *Metaxytherium* als eine polyphyletische Gattung aufzufassen, hat ihn aber 1909 ausdrücklich aufgegeben, indem er sich dabei an den Grundsatz hielt: „Artengruppen, die

zu einer Gattung zusammengefaßt werden können und die nachweisbar von einer einzigen Stammart, wenngleich an verschiedenen Stellen des Verbreitungsgebietes und aus verschiedenen Elternpaaren entstanden sind, dürfen nicht als polyphyletisch, sondern müssen als monophyletisch bezeichnet werden.“

Eine ähnliche Entwicklung wie bei *Metaxytherium* dürfte sich in der Stammesgeschichte sehr vieler Gattungen und Arten abgespielt haben. Es ist klar, daß im Laufe der Erdgeschichte durch geologische oder klimatologische Veränderungen in sehr weit ausgedehnten Gebieten die Lebensbedingungen sich oft ganz gleichsinnig haben ändern können. Man denke nur an die Eiszeit, die ähnliche Wirkungen auf alle Länder der nördlichen gemäßigten Zone ausgeübt hat. Wenn nun in dieser Zeit eine Art A über ein sehr weites Areal, z. B. über den ganzen nordamerikanisch-eurasiatischen Kontinent, verbreitet war und diese Art zufolge ihrer Organisation auf die Klimaverschlechterung so reagierte, daß sie sich unter dem Einfluß derselben in die Art B umwandelte, so muß diese Umwandlung natürlich in ihrem ganzen Verbreitungsgebiete erfolgt sein. Wir dürfen aber dann keinesfalls B als polyphyletische Art bezeichnen, denn sie stammt ja von derselben Ahnenform (A) ab, wenn auch ihre Entstehung an ganz verschiedenen Punkten der Erdoberfläche unabhängig von einander vor sich gegangen ist. Natürlich könnten statt einer einheitlichen Art B auch mehrere verschiedene Arten B', B'' usw. auf diese Weise entstanden sein, wie dies bei *Metaxytherium* der Fall war. *Hajek* hat (in der zitierten Diskussion) darauf hingewiesen, „daß in der Botanik die Entstehung verschiedener Arten aus einer Stammart an verschiedenen Orten als „polytope“ Entstehung bezeichnet wird. Die Entstehung der verschiedenen *Metaxytherium*-Arten aus *Halitherium Schinzi* wäre somit auch ein Fall polytoper Entstehung.“

Was hier für die Entstehung bei räumlicher Trennung gesagt wurde, muß analog auch für die Entstehung bei zeitlicher Trennung Gültigkeit haben. Nehmen wir z. B. theoretisch den Fall an, daß in einem bestimmten Teile des Verbreitungsgebietes der Art A zu einer bestimmten Zeit geänderte Lebensbedingungen eintreten, welche die Umbildung der Art A in die Art B zur Folge haben. So wird im übrigen Verbreitungsgebiet die Species A unverändert weiter bestehen. Nun könnten aber in einer späteren Epoche auch in einem anderen Teile des Verbreitungsgebietes von A, in derselben Weise wie früher, neue Lebensbedingungen geschaffen werden, die zur Entstehung von B führen. Oder nehmen wir an, A wäre ein benthonischer Meeresbewohner und ein Teil seiner Nachkommenschaft hätte sich in einer bestimmten Periode an die nektonische Lebensweise angepaßt und wäre dadurch zu B geworden. Die übrigen Nachkommen von A würden unverändert

weiterbestehen. In einer viel späteren Epoche würden sich dann aber wieder Nachkommen der unverändert gebliebenen Species A an das nektonische Leben anpassen und dadurch wiederum zu B werden. Für solche Fälle mehrmaliger, in zeitlich getrennten Zwischenräumen erfolgter Entstehung derselben neuen Art aus derselben Stammart wurde der Terminus „*iterative Artbildung*“ in Vorschlag gebracht¹⁾. Es ist klar, daß diese eine vollständige Parallele zur polytopen Entstehung darstellt und somit nicht als polyphyletische Abstammung aufgefaßt werden dürfte. Eine andere Frage ist freilich die, ob *iterative Artbildung*¹⁾ überhaupt vorkommt. Zunächst ist es äußerst unwahrscheinlich, daß derartige vollständig gleiche Veränderungen der Lebensbedingungen in getrennten Zeiträumen mehrmals zustande kommen würden. Dann ist aber eine zweite Frage, ob in dieser Zwischenzeit tatsächlich die Stammart A sich morphologisch unverändert erhalten hat; denn wenn sie sich inzwischen verändert hätte, so müßten diese Veränderungen dann natürlich auch in den Nachkommen B', B'' usw. zum Ausdruck kommen und somit zu verschiedenen neuen Arten führen. Eine dritte Frage ist aber endlich noch, ob A — auch vorausgesetzt, daß es in der Zwischenzeit morphologisch unverändert geblieben sei — auf die veränderten Bedingungen in den beiden ganz verschiedenen Zeitpunkten auch gleich reagieren würde. Nach dem *Rosaschen* Gesetze dürfen wir vielmehr annehmen, daß dies nicht der Fall wäre. Denn selbst wenn A die ganze Zeit hindurch morphologisch gleich geblieben wäre, so müßte doch nach dem angeführten Gesetz seine Variabilität abgenommen haben. Darnach ist es klar, daß A in dem ersten Fall der angenommenen Veränderung noch variabler war und daher viel lebhafter und deutlicher auf diese Veränderung hat reagieren müssen, als später in dem zweiten Zeitpunkt die inzwischen schon viel konstanter gewordene Species A dies vermochte. Tatsächlich haben sich auch alle Fälle, die man zuerst als Beispiele für *iterative Artbildung* anführen zu können glaubte, später bei eingehenderem Studium als unhaltbar erwiesen. Wir haben somit keinen Beweis dafür, daß *iterative Artbildung* tatsächlich vorkommt; nach den vorstehenden Überlegungen muß es uns sogar unwahrscheinlich erscheinen. Sollte aber *iterative Artbildung* tatsächlich einmal in irgendeinem Falle mit Sicherheit nachgewiesen werden können, so dürfen wir auch sie — ganz so wie die polytope Entstehung — nicht als polyphyletische Abstammung auffassen.

Wir sind also jetzt so weit, daß wir die Entstehung von *Equus* (+ *Neohippus*) als polyphyletisch, die polytope und *iterative*

¹⁾ Der Begriff der iterativen Artbildung wurde von mir hier enger gefaßt als ursprünglich von *Koken*.

Artbildung als monophyletisch ansehen müssen. Wie sollen wir uns aber in den anderen Fällen (*Cervus* usw.) verhalten und wo ist überhaupt die scharfe Grenze zwischen Monophylie und Polyphylie zu ziehen? Den Schlüssel zur Lösung dieses Problems hat (in der angeführten Diskussion) *Handlirsch* gefunden. Er betont, daß die systematischen Einheiten aus vielen, „durch gleiche äußere oder innere Ursachen umgeformten Individuen in einem einzelnen oder in mehreren geographisch getrennten Bezirken entstanden sind. Daher ist eine systematische Einheit (z. B. *Species*), die aus einer anderen systematischen Einheit gleichen Ranges (*Species*) hervorgegangen ist, als monophyletisch anzusehen (ohne Rücksicht auf die Zahl der umgewandelten Individuen). Logischerweise ist dieser Vorgang auch bei systematischen Kategorien höheren Ranges anzuwenden; ein Genus, das durch parallele Umformung verschiedener Arten eines Genus hervorging, ist auch als monophyletisch zu bezeichnen (z. B. *Cervus*). Der Ausdruck „polyphyletisch“ ist auf jene Fälle zu beschränken, in denen aus zwei oder mehreren differenzierten systematischen Einheiten durch konvergente Entwicklung wieder eine Einheit höheren Ranges hervorging. Beispiel: Entstehung einer *Species* aus zwei verschiedenen (*Euphrasia borealis* s. *glabra*) oder einer Gattung aus zwei verschiedenen (*Equus*)“.

Es entsteht nun sofort die Frage: Wie hat sich die Wissenschaft zu erwiesenermaßen polyphyletischen Kategorien zu stellen? Ich muß dies wieder erst durch ein Beispiel erläutern. Wir finden unter den Feldheuschrecken viele Formen, die die gleiche Anpassungsrichtung eingeschlagen haben, z. B. Längsstreckung und Verlängerung des Kopfes oder sekundäre Flugunfähigkeit. Die alte, künstliche Systematik hat solche Formen in einheitliche Genera zusammengefaßt, z. B. die ersteren unter dem Namen *Truxalis*, die letzteren als *Podisma*. Aber schon lange, noch bevor deszendenztheoretische Erwägungen in der Systematik ihre heutige Bedeutung erlangt hatten, sah man ein, daß derartige Zusammenfassungen dem natürlichen System durchaus nicht entsprechen, und hat demgemäß die angeführten Genera in zahlreiche verschiedene aufgelöst, die heute sogar teilweise in ganz verschiedenen Subfamilien stehen. Ebenso macht natürlich auch die Erkenntnis, daß sich die flugunfähigen Vögel von ganz verschiedenen Stammformen herleiten, heute die Auflösung der künstlichen Gruppe der „Ratiten“ zur unabweisbaren Notwendigkeit.

Bei Gattungen und höheren Kategorien stößt eine solche Auflösung meist auf keine besonderen Schwierigkeiten, da sich hier wohl immer morphologische Merkmale finden lassen, durch welche sich die durch die Aufteilung geschaffenen Kategorien

charakterisieren lassen. Es kommt hier nur darauf an, zu erkennen, daß die Bedeutung des früher verwendeten Merkmals überschätzt wurde und daß man eben andere Merkmale für die Zwecke der Einteilung heranziehen müsse — eine Erkenntnis, die ja eben den Fortschritt der „natürlichen“ Systematik gegenüber der früheren künstlichen ausmachte.

Bei polyphyletischen „Arten“ können aber die Schwierigkeiten schon viel erheblichere sein. Wir haben in dem Fall von *Euphrasia borealis* und *suecica glabra* gesehen, daß auf erwiesenermaßen polyphyletischem Wege Formen entstehen können, die wir morphologisch überhaupt nicht mehr unterscheiden können. Für solche Fälle hat nun *Schiffner* vorgeschlagen, jene morphologisch vollständig gleichen Formen zu einheitlichen „systematischen Arten“ zu vereinigen, bei denen ja bemerkt werden könne, daß es sich um polyphyletische Arten, also nicht um einheitliche „deszendenztheoretische Arten“ handle. Dieser Vorschlag widerspricht aber der Forderung, die wir an das natürliche System stellen, daß es nämlich so weit als möglich alle einwandfrei sichergestellten stammesgeschichtlichen Erkenntnisse zum Ausdruck bringen soll, und würde dazu führen, „daß sich Botanik und Zoologie ... ein neues System schaffen, das von der phylogenetischen Grundlage absieht und n u r d e m Z w e c k e der Ordnung in der Masse der Einzelercheinungen dient und die Deszendenzwissenschaft sich ihr eigenes System weiter ausbaut“. *Schiffner* gibt allerdings selbst zu: „Ersteres hieße aber die Systematik auf den *Linnéschen* Standpunkt zurückdrängen. Das ist aber weder ersprießlich noch auch möglich. Keine Wissenschaft k a n n einen früheren, überlebten Standpunkt wieder einnehmen, denn der F o r t s c h r i t t ist ein wesentliches Merkmal jeder Wissenschaft“.

Trotzdem hält aber *Schiffner* an seinem Vorschlage der Beibehaltung polyphyletischer Kategorien (oder wenigstens Arten) in der Systematik fest. Er begründet dies einerseits damit, daß die systematischen Einheiten (und somit auch die Arten) lediglich „Abstraktionen sind von Individuengruppen, die in bestimmter Weise untereinander übereinstimmen und die im Verhältnisse der natürlichen Verwandtschaft stehen (resp. von denen letzteres aus triftigen Gründen angenommen werden kann)“, und andererseits durch seine These: „Jedes systematische Unterscheidungsmerkmal muß ein morphologisches sein“. Diese beiden Prämissen sind aber meiner Ansicht nach unhaltbar. Gegenüber der erst angeführten Voraussetzung hat schon *Hatschek* (in der zitierten Diskussion) betont: „Man behauptet vielfach, daß eine ‚Art‘ nur als eine Abstraktion anzusehen ist; die ‚Art‘ wäre nach dieser Auffassung nur eine künstlich zusammengefaßte Summe von Individuen. Das ist

durchaus falsch; eine Art ist ebenso ein physiologischer Begriff wie das Individuum. Durch den physiologischen Vorgang der geschlechtlichen Vermischung verfließen die Individuen fortwährend miteinander und bilden auf diese Weise einen gemeinsamen Zeugungskreis, eine „Art“.

Was nun die zweite Prämisse *Schiffners* anlangt, so möchte ich hier nur darauf hinweisen, daß sich der Begriff eines „morphologischen Merkmals“ durchaus nicht scharf abgrenzen läßt. *Schiffner* sagt selbst: „Bei den chemischen Flechtenarten liegt allerdings kein morphologischer Unterschied vor, aber doch ein solcher, der sich durch Anwendung von Reagenzien in einen solchen verwandeln (sichtbar machen) läßt. Die Beantwortung der Frage, ob wir es hier mit Arten (oder niederen Gruppen) im systematischen Sinne zu tun haben, bleibt also unentschieden, denn sie hängt ab von der Ansicht, ob die Reaktion ein morphologisches Merkmal ist oder nicht“. Ebenso sei nach *Schiffner* auch die Unterscheidung der Bakterien nach ihrem tinktoriellen Verhalten zu betrachten. Dagegen sagt er von „Bacteriaceen, welche nur durch biologische Experimente (Verhalten in der Kultur) unterschieden werden können“, daß sie „für ein Handbuch der Botanik nicht als Arten (oder niedere Einheiten) existieren“ dürfen. Demgegenüber ist aber zu bemerken, daß eben das biologische Experiment genau so wie die Färbungsmethoden auch nur dazu dient, um gewisse Eigenschaften sichtbar zu machen. Während wir an einzelnen Bakterien vielleicht auch mit den schärfsten Mikroskopen keine morphologischen Unterschiede wahrnehmen können, gelingt uns dies bei Kolonien in Reinkultur sehr oft schon mit dem bloßen Auge. Es ist gar nicht einzusehen, warum solche Unterschiede — die doch auch morphologisch sind — für die Systematik nicht verwertet werden dürften. Derartige Merkmale für das System zu verwerten, gesteht *Schiffner* nun der Bakteriologie ausdrücklich zu, wie er ebenso auch der Ethnographie das Recht einräumt, ihr System nach anderen als rein morphologischen Gesichtspunkten auszuarbeiten. Warum soll aber dann gerade nur die Botanik und Zoologie auf ein solches Recht verzichten? Ich finde: Auch wo überhaupt keine morphologischen Charaktere mit unseren Mitteln nachweisbar sind, ist die zoologische und botanische Systematik verpflichtet, den Artbegriff gemäß der *Hatschekschen* Definition physiologisch zu fassen und demgemäß auch „biologische Rassen“ oder „Arten“ als solche zu unterscheiden und verschieden zu benennen. Nur so ist ein Fortschritt unserer Erkenntnis auf stammesgeschichtlichem und systematischem Gebiete möglich. Die Systematik darf eben nicht reine Morphologie sein, sondern muß als echte Naturwissenschaft vor allem den Lebensäußerungen ihrer Studienobjekte ihre Aufmerksamkeit zuwenden.

Ich gebe zu, daß diese Forderung die Systematik oft vor große Schwierigkeiten stellt. Der Systematiker ist eben sehr oft gezwungen, seine Studien lediglich an totem und noch dazu oftmals nicht einmal entsprechend gut konserviertem Material anzustellen. Solange nur solches Material vorliegt, wird es sehr häufig geschehen können, daß man heterogene Dinge in einheitliche Arten (oder sonstige Kategorien) zusammenfaßt. Im Moment aber, wo uns durch irgendwelche Forschungen einwandfrei bewiesen ist, daß es sich dabei um einen polyphyletischen Formenkreis handelt, muß derselbe eben in seine einheitlichen Bestandteile aufgelöst werden. Es schadet gar nichts, wenn dann der Systematiker an totem Material die Unterschiede nicht mehr feststellen kann. Es darf doch nicht als höchste Aufgabe der Systematik betrachtet werden, jedem vorgelegten Objekt stets einen binären Namen beizulegen; ihre Aufgabe ist es vielmehr, Heterogenes stets zu unterscheiden, wo es möglich ist, im Falle der Unmöglichkeit aber einfach ehrlich (eventuell unter Angabe der Gründe) einzugestehen, daß die Unterscheidung in diesem Falle nicht durchgeführt werden kann. So wenig auch der erfahrenste Systematiker imstande sein wird, nach irgendeinem Bruchstück, z. B. einem Blattfragment oder einem Fühlerglied usw., die Species zu determinieren, so wenig kann es ihm auch zum Vorwurf gemacht werden, wenn er nicht in allen Fällen auch nach dem toten Objekt — das ja gewissermaßen auch nur ein Fragment darstellt — eine sichere Unterscheidung durchzuführen vermag. Auch der Systematiker muß eben als echter Naturforscher stets mit der Natur in innigstem Kontakt bleiben und daher auch jene Merkmale berücksichtigen, die ihm lediglich das lebende Objekt bieten kann.

So wenig man aber nach dem bisher Gesagten erwiesenermaßen polyphyletische Kategorien als systematische Einheiten beibehalten darf, so muß doch andererseits stets der *Wettsteinsche* Grundsatz voll und ganz berücksichtigt werden, „daß descendenztheoretische Erfahrungen nur dann in der Systematik Verwertung finden sollen, wenn sie als hinlänglich begründet angesehen werden können“. Dieser Grundsatz muß namentlich in bezug auf die Auflösung vermutlich polyphyletischer Kategorien Anwendung finden. Wie oft wurden doch schon derartige Vermutungen ganz irrtümlich aufgestellt! Wir haben schon im paläontologischen Teil das eigenartige System *Steinmanns* kennen gelernt und wissen, daß seine phylogenetischen Verknüpfungen lediglich darauf beruhen, daß er Konvergenzerscheinungen als stammesgeschichtlich bedeutsame Merkmale wertet und auf diese Weise auch zur Auflösung seiner Meinung nach polyphyletischen Gruppen schreitet, z. B. bei der Trennung der Casuarinen und Cacteen von den übrigen Dicotylen oder bei der Auflösung der Säugetiere. Ein solches Vorgehen würde

natürlich nur den Fortschritt der Wissenschaft hemmen und hat darum auch bei keinem Fachmann Beachtung gefunden.

Ähnlich ist auch *Crampton* (1915) zu der Anschauung einer triphyletischen Entstehung der pterygoten Insekten gekommen, einfach weil er konvergenten Anpassungsmerkmalen stammesgeschichtliche Bedeutung beigemessen hat, so z. B. der Ausbildung dreier Analfäden oder zangenförmiger Cerci. Wie er mir brieflich mitteilt (und wie dies übrigens auch aus seinen späteren Publikationen hervorgeht), ist er von dieser Anschauung längst abgekommen und teilt gegenwärtig die Überzeugung der übrigen Forscher von der monophyletischen Abstammung der Pterygoten. Wäre seine Anschauung damals von der Wissenschaft angenommen und im System zum Ausdruck gebracht worden, so wären wir damit nicht vorwärts, sondern rückwärts gekommen und hätten später wieder zur früher herrschenden Ansicht von der Monophylie des Insektenstammes zurückkehren müssen. Es kann also vor derartigen, nicht hinreichend begründeten Spekulationen und ihrer Verwertung für die stammesgeschichtlich-systematische Forschung nicht genug gewarnt werden. Wo aber Polyphylye sicher erwiesen ist, muß daraus auch die letzte Konsequenz gezogen werden, wie *Abel* im Falle von *Equus* getan hat.

3. Zeichen höherer Spezialisierung. Wenn wir auf Grund morphologischen Vergleiches die stammesgeschichtliche Entwicklung einer Gruppe von Lebewesen verfolgen wollen, so ist die erste Vorbedingung dazu die Möglichkeit der Unterscheidung von relativ ursprünglichen und höher spezialisierten Formen. Es ist klar, daß eine solche Unterscheidung die Gültigkeit des *Dolloschen* Gesetzes zur unbedingt notwendigen Voraussetzung haben muß; denn wenn es entgegen dem Irreversibilitätsgesetz möglich wäre, daß eine höher spezialisierte Form im Laufe ihrer Weiterentwicklung wieder zu einem früheren phyletischen Stadium zurückkehrt und diesem morphologisch vollständig gleich wird, so wäre jede Unterscheidung zwischen niedrigeren (ursprünglicheren) und weiter entwickelten (abgeleiteten) Wesen vollkommen illusorisch. Damit würde aber dann auch jeder phylogenetischen Betrachtung der Boden entzogen und jedwede stammesgeschichtliche Forschung zur logischen Unmöglichkeit gemacht. Es haben daher auch jederzeit alle Phylogenetiker, die sich die Erforschung positiver Entwicklungsstatsachen zum Ziele setzten, die Unterscheidung zwischen höher und niedriger entwickelten Wesen zu ihrer Grundvoraussetzung gemacht. Damit ist aber implizite auch schon die Gültigkeit des *Dolloschen* Gesetzes anerkannt.

Welches sind nun die Zeichen höherer Spezialisierung? Sehr mit Recht bemerkt hierzu *Handlirsch* (1921): „Die Beantwortung dieser Frage gehört wohl zu den allerschwierigsten Aufgaben

phylogenetischer Forschung, denn es gibt hier keine allgemein gültige Regel. Die Entscheidung muß von Fall zu Fall selbständig und nach sorgfältiger Erwägung aller in Betracht kommenden Umstände erfolgen, erfordert vor allem große Erfahrung, ausgedehnte Formenkenntnis und vorhergegangene ehrliche systematische Aufarbeitung des betreffenden Materials. Trotzdem wird gerade in diesem Punkte am meisten gesündigt, und jeder grüne Anfänger oder selbst Dilettant glaubt nach Betrachtung einiger weniger aus einer eng begrenzten Tiergruppe und aus einem beschränkten Faunengebiet stammender Tiere, sofort das Ursprüngliche von dem Abgeleiteten unterscheiden zu können. Diesem Umstand verdanken wir die zahllosen rotal verfehlten Stammbäume und Systeme, welche unsere Literatur unnütz beschweren. Der eine geht von der Meinung aus, das Kleine müsse ursprünglicher sein als das Große, der andere will die größere Zahl — sagen wir von Gliedern bei einem Organ, von Flügelrippen oder dergl. — unbedingt aus seiner geringeren Zahl ableiten, der dritte meint, irgendein gekrümmter oder bewehrter Körperteil müsse unbedingt von einem geraden oder unbewehrten abstammen, usw. In vielen Fällen führte der falsch verstandene Evolutions- oder Selektionsgedanke dazu, das nach menschlichen Begriffen ‚Vollkommenere‘ oder ‚Kompliziertere‘ als das Höhere oder Abgeleitete zu betrachten, im Vergleiche mit ‚Unvollkommenem‘ oder ‚Einfachem‘. Manche Forscher vertreten zudem die Meinung, das ‚Häufigere‘ sei das Typische bzw. Normale, also auch Ursprünglichere, das ‚Seltene‘ dagegen das Abgeleitete. Manche suchen gar das Ursprüngliche gerade in der Fauna ihrer engeren Heimat oder unter den Lieblingsobjekten ihrer Untersuchung. Am allerhäufigsten jedoch finden wir eine vollkommene Verwechslung von ursprünglich einfach und sekundär vereinfacht.“

Immerhin fehlt es doch nicht an Versuchen, gewisse allgemein gültige Gesichtspunkte herauszuarbeiten. So sagt Williston: „The members of a dominant group are, *ceteris paribus*, more closely adapted to their environment, their characters less variable, their geographical distribution more restricted. That is, species of dominant groups may be safely based upon less distinctive characters than those of a crescent phylum.“ Da der zweite Satz hier deutlich nur eine zusammenfassende und verkürzte Wiederholung des ersten darstellt, sind uns hier drei Punkte angegeben, durch die ein höher entwickelter („dominant“) Formenkreis sich von einem relativ ursprünglicheren („crescent“) unterscheidet: die bessere Anpassung, geringere Variabilität und enger begrenzte geographische Verbreitung. Was gerade den letzten Punkt anbetrifft, so geht dabei — nach dem Zusammenhang mit den vorausgehenden Worten zu schließen — Williston zweifellos von der ganz

download unter www.zobodat.at

richtigen Überlegung aus, daß primitivere Formen infolge ihrer größeren Variabilität im allgemeinen auch leichter anpassungsfähig sind und sich daher leichter über größere Gebiete verbreiten können als spezialisierte Formen, die nur an ganz bestimmte Lebensbedingungen adaptiert sind, die sie dann gewöhnlich nur in einem eng begrenzten Gebiete finden werden. Der Satz von *Williston* steht hier in absolutem Gegensatz zu der Age-and-Area-Theorie von *Willis* und ich habe schon bei Besprechung dieser (im biogeographischen Teile) gezeigt, daß jene gegenteilige Behauptung sehr häufig zutrifft. Aber als immer und allgemein gültige Regel können wir freilich auch sie nicht betrachten und als solche war sie wohl auch von *Williston* gar nicht gemeint.

Gehen wir nun zu dem zweiten Punkte über, daß nämlich primitivere Formenkreise meist viel variabler sind als höher spezialisierte. Diese These ergibt sich als eine direkte Folgerung aus dem *Rosaschen* Gesetze. Tatsächlich finden wir auch Belege für die Richtigkeit dieses Gesichtspunktes in allen Gruppen von Lebewesen. So hat *Wettstein* ausdrücklich darauf hingewiesen, daß im Pflanzenreich eine erhöhte Gesetzmäßigkeit in der Ausgestaltung der einzelnen Organe ein Kennzeichen höherer Organisation bildet. „Speziell bei den Fortpflanzungsvorgängen finden wir als den Ausdruck höherer Organisation sehr häufig den allmählichen Verlust der Fähigkeit, Fortpflanzungsorgane in unbestimmter Zahl und verschiedener Form zu bilden und die Tendenz, solche Organe in beschränkter Zahl und bestimmter Form zu entwickeln.“ „Große Konstanz in den Stellungs- und Zahlenverhältnissen der Blütenorgane charakterisiert in der Regel abgeleitete Formen, während geringere Fixierung des Baues bei relativ ursprünglichen Formen sich findet.“

Ein besonders instruktives Beispiel liefert uns hier das vergleichende Studium des Flügelgeäders der Insekten. Ich habe (1921 und schon früher) darauf hingewiesen, daß die bis dahin zu den Tettigoniiden gestellten Stenopelmattinen und Gryllacriden nach ihrem Flügelgeäder zweifellos viel primitiver sind als alle übrigen Saltatorier und daher als eine selbständige Familie (Gryllacridae) betrachtet werden müssen, die übrigens mit den Grillen viel näher verwandt ist als mit den Laubheuschrecken. Der primitive Charakter des Gryllacridengeäders drückt sich unter anderem namentlich dadurch aus, daß hier die Zahl und der Verlauf der Hauptaderstämme noch keineswegs fixiert, sondern innerhalb ziemlich weiter Grenzen individuell variabel ist, was bei anderen Saltatoriern nirgends mehr vorkommt. Immerhin ist bei den übrigen Orthopteren doch auch noch oft eine gewisse Variabilität in der Ausbildung der Nebenäste und namentlich des Zwischengeäders zu konstatieren. Das letztere bildet zumeist ein

mehr oder weniger dichtes, recht unregelmäßiges Netzwerk. Da kann es aber dann freilich bei höher spezialisierten Formen dazu kommen, daß gewisse Äderchen dieses Netzwerkes eine ganz bestimmte Anordnung erlangen und auf diese Weise eine scheinbar neu entstandene Längsader vortäuschen. Der Systematik sind solche „Nebenadern“ (*Venae spuriae* oder *intercalatae*) längst bekannt und werden auch niemals mit den ursprünglichen Längsadern homologisiert, sondern stets als eine Neubildung betrachtet; wir finden sie beispielsweise bei gewissen Meconeminen, bei *Mecostethus*, *Aiolopus* usw. Auch bei den Odonaten ist eine solche *Vena spuria* zur Ausbildung gekommen, und zwar hier zugleich mit einer anderen höheren Spezialisierung, nämlich der von *Comstock* nachgewiesenen Adernüberkreuzung von Radii Sektor und Media, die sich in keiner anderen Gruppe wiederfindet.

Bei höherstehenden Insekten wird das Zwischengeäder immer mehr und mehr reduziert und es werden schließlich nur mehr ganz bestimmte Queradern ausgebildet, deren Vorhandensein zur Bildung von polygonalen „Zellen“ führt. Ich habe schon 1907 gezeigt, daß solche Zellenbildung als Abnormität auch schon bei Orthopteren auftreten kann. Besonders findet sich diese Spezialisierung aber bei den höheren Gruppen, namentlich bei den Hymenopteren. Hier sehen wir in jeder einzelnen Gruppe vom niedrigeren zum höheren aufsteigend — also beispielsweise unter den Hymenopteren von den Tenthrediniden zu den Aculeaten, unter den Dipteren von Nematoceren, Stratiomyiden, Tabaniden usw. bis zu den Musciden und Hippobosciden, unter den Schmetterlingen von den Hepialiden und Micropterygiden bis zu den Papilioniden — eine Fixierung und Verringerung der Zahl aller Queradern und Längsaderäste; Hand in Hand damit wird auch der Verlauf aller dieser Bestandteile des Geäders immer konstanter — eine Konstanz, die sich schließlich auf die minutiösesten Details erstreckt. Demgemäß sind die einzelnen Zellen hier schon von solcher Beständigkeit und systematischer Wichtigkeit, daß jede von ihnen ihren eigenen Namen erhalten hat und der Verlauf und die Zahl der Queradern ist schon so charakteristisch, daß sie meist nicht nur zur Abgrenzung von Spezies, sondern sogar von Gattungen und Familien verwendet werden können.

Hier wäre jetzt wohl auch wieder auf das am Ende des ontogenetischen Teiles über die Dentitionen der Wirbeltiere Gesagte hinzuweisen. — *Rosa* hat mit besonderem Nachdruck darauf hingewiesen, daß die Anzahl meristischer Organe im Laufe der Phylogenie fixiert wird und von einem gewissen Punkte ab wohl eine Reduktion, aber keine Vermehrung mehr erfahren kann. Besonders lehrreich sind hier solche Fälle, wo doch eine scheinbare Vermehrung wieder stattfindet. Es hat sich nämlich gezeigt, daß es sich hier

nirgends um eine tatsächliche Vermehrung der Organanlagen handelt, sondern daß diese sekundäre Vermehrung entweder mit weitgehendem Regenerationsvermögen oder mit Spaltung der vorhandenen Organe oder endlich mit Einbeziehung von solchen, die ursprünglich einem anderen Komplex angehörten, zusammenhängt. Das erstere ist wohl zweifellos der Fall bei der „Augmentation der Fünffzahl der Arme bei Seesternen, wo die Zahl (wie bei Labidiaster) bis zu 45 steigen kann. Diese Vermehrung, trotz ihrer Befestigung als Artmerkmal, weist aber einen ausgeprägt monströsen Charakter auf.“ *Rosa* analysiert außerdem noch folgende Fälle:

„a) Was die neun Halswirbel des *Bradypus tridactylus* betrifft, so haben sich hier den typischen sieben Halswirbeln zwei Thorakalwirbel zugesellt, die gewöhnlich bewegliche, das Sternum nicht erreichende Rippen tragen. Es hat also hier keine wirkliche Vermehrung stattgefunden.

b) Letzteres ist auch für die Zahl der Kreuzbeinwirbel gültig, welche nur auf Kosten der benachbarten Region zunimmt.

c) Polydactylie: morphologisch gesprochen ist sowohl bei Ichthysauriern als bei Cetaceen die Zahl der Finger nie über fünf gestiegen, nur einige Finger (oder Phalangenreihen) haben eine Längsspaltung erfahren, wie sie als Anomalie vielfach auch beim Menschen vorkommt.

d) Ebenso läßt sich die Hyperphalangie aus dem Unabhängigwerden der Phalangenepiphysen und ihrer Gliederung zu vollständigen Phalangen mit Epiphysen erklären (*Kükenthal*).

e) Auch die Zahnvermehrung, wie sie bei gewissen Cetaceen und Edentaten vorkommt, ist vielmehr (wie es scheint) als eine regressive Zersplitterung anzusehen. Der Fall von *Otocyon* (46—48 Zähne) bleibt unerklärt, steht aber auch vollkommen isoliert da.“

Hier ließe sich auch noch ein ganz analoges Beispiel aus der Botanik anführen, nämlich die Staubblätteranzahl bei den Rhoeadales. Die relativ ursprünglichsten Formen (unter den Papaveraceen) haben zahlreiche („ ∞ “) Staubblätter; dann tritt noch innerhalb der Papaveroideen eine Reduktion bis auf 6 ein. Die Hypecoideae haben nur noch 4. Die Cruciferen haben wiederum 6 Staubgefäße, von denen aber 4 durch Verdopplung (Spaltung) der beiden medianen entstanden sind. In gleicher Weise sind die 2 dreiteiligen Staubblätter der Fumaroiden zu erklären, nur daß hier wiederum eine teilweise sekundäre Verwachsung von je dreien eingetreten ist. Am weitesten geht die sekundäre Vermehrung bei den Capparidaceen. Hier finden sich ursprünglich gleichfalls „4 mit den Petalen alternierende Staubblätter... oder 6 Staubblätter, wobei 4 auf die Spaltung der beiden medianen zurück-

geführt werden können.... oder durch weitergehende Spaltung $8 - \infty$ “ (*Wettstein*). Es ist also hier scheinbar schließlich wieder derselbe Zustand wie bei den ursprünglichsten Papaveraceen erreicht worden, aber tatsächlich nicht die ursprüngliche, auch der Anlage nach vorhandene Vielzahl, sondern es bleibt vielmehr morphologisch die Vierzahl konstant, nur kann sie durch Spaltungsprozesse zu sehr weitgehender Vermehrung führen, die aber der ursprünglich bei den einstigen Ahnen vorhandenen Vielzahl keineswegs homolog ist. Wir haben hierin gleichzeitig auch einen glänzenden Beleg für das *Dollosche* Gesetz.

Jetzt bleibt uns schließlich noch zu näherer Besprechung die *Willistonsche* These übrig, daß nämlich höherstehende Formen besser angepaßt sind als primitivere. Diese Spezialisierung in bezug auf die Adaptation kann in recht verschiedener Weise zum Ausdrucke kommen. Zunächst ist es wohl klar, daß extreme Anpassung an ganz bestimmte Lebensbedingungen immer ein Zeichen höherer Entwicklung ist. Damit ist aber freilich nicht ausgeschlossen, daß solche Anpassungen mitunter natürlich auch schon sehr alt sein können. Namentlich spricht gerade eine sehr starke Umprägung des Gesamtbaues im Dienste einer solchen Anpassung für hohes Alter, wie z. B. bei den Cacteen und Balanophoraceen.

Spezielle Anpassung an ganz bestimmte Arten der Fortbewegung sind gleichfalls ein Zeichen höherer Spezialisierung. Dies gilt vor allem für die Ausbildung aller Arten von Schwebearraten sowohl bei planktonischen, wie auch bei luftbewohnenden Lebewesen. Unter ersteren hätten wir namentlich die Schwebevorrichtungen zahlreicher Peridineen, planktonischer Crustaceen, mancher Insektenlarven usw. zu nennen. Je weiter solche Anpassungen spezialisiert sind, als um so abgeleiteter muß die betreffende Form innerhalb ihrer Gruppe natürlich gelten. Das gleiche gilt auch für die Anpassungen an den passiven und aktiven Flug. Dabei brauche ich wohl nicht zu betonen, daß es sich in dem Vertragenwerden von Bakteriensporen usw. durch Luftströmungen natürlich noch nicht um Anpassungen handelt, denn hier sind ja noch keine speziellen Schwebevorrichtungen ausgebildet. Dagegen finden wir solche sehr deutlich im Pflanzenreiche bei vielen Früchten, die der Verbreitung durch den Wind angepaßt sind. Ich erinnere nur an die Flügelfrüchte (*Acer* usw.) oder an den Pappus der Kompositen. Auch die fliegenden Tiere sind durchweg als sekundäre Anpassungen aus schwimmenden (Flugfische!), laufenden oder kletternden Formen hervorgegangen. Wenn sich auch in gewissen Klassen (pterygote Insekten, Vögel) das Flugvermögen schon bei ihrer ersten Entstehung entwickelt hat und darum flugunfähige Formen hier stets durch

sekundären Verlust dieser Fähigkeit zu erklären sind, so charakterisiert doch der Flug auch diese Klassen als höher spezialisiert gegenüber ihren noch nicht fliegenden Ahnenformen. Sehr gut können wir bei den Insekten auch die spezielle Umformung der Flügel in Anpassung an bestimmte Arten des Fluges verfolgen. So sehen wir schon in früher Zeit bei den Protorthopteren und Protoblattoiden die Tendenz zur Ausbildung eines Analfächers an den Hinterflügeln zum Zweck der Vergrößerung der Flugfläche. Bei den Palaeodictyopteren (Fig. 17 a) ist noch kein Analfächer vorhanden. Auf einem verhältnismäßig primitiven Stadium ist er bei den Corydiiden stehen geblieben (Karny 1921), während er bei den Termiten sogar wieder sekundärer Rückbildung verfallen ist, wie wir dies bereits im palaeontologischen Teile gesehen haben.

In gleicher Weise ist natürlich auch die Anpassung der Extremitäten an verschiedene, spezielle Arten der Fortbewegung am Lande (z. B. Graben, Klettern, Springen usw.) als abgeleitet anzusehen. Niemand wird wohl daran zweifeln, daß beispielsweise das Grabbein der Maulwurfsgrille oder des Maulwurfes höher spezialisiert ist als das Laufbein der Grille oder Spitzmaus. Ich werde später noch darauf zu sprechen kommen, daß wir bei den Wirbeltieren aus dem Bau der Extremitäten noch sehr gut erkennen können, ob ihre Funktion noch die ursprüngliche geblieben oder als eine sekundär neu übernommene zu betrachten ist.

An ganz spezielle Lebensbedingungen sind unter den Pflanzen beispielsweise auch die Xerophyten angepaßt. Wir haben schon früher gesehen, in welcher Weise sie in ihrer Organisation durch diese Anpassung verändert worden sind, und daß damit namentlich eine weitgehende Rückbildung der Blattorgane Hand in Hand geht. Bei dieser Gelegenheit müssen wir nun gleich einen Blick auf die Bedeutung rückgebildeter Organe überhaupt werfen, obwohl ich später auf diese Frage noch eingehender zurückkomme. Das Vorhandensein zweifellos rückgebildeter, „funktionsloser Organe charakterisiert abgeleitete Formen. Ein Organ tritt niemals funktionslos in Erscheinung“ (Wettstein). Formen, die ein reduziertes Organ besitzen, sind in dieser Hinsicht stets weiter entwickelt als solche, bei denen dieses Organ noch funktionell war. Denn zweifellos hängt die Rückbildung stets nur mit einer speziellen Anpassung an Lebensbedingungen zusammen, unter denen das Organ eben nicht mehr benötigt wurde. Auch hierfür gibt es zahllose Beispiele. Die Botanik hat uns Pflanzen kennen gelehrt, die rückgebildete Staubblätter oder rückgebildete Samenanlagen besitzen. Auch in der Zoologie lassen sich außerordentlich viele Fälle namhaft machen, wo uns ein reduziertes Organ zeigt, daß wir es mit abgeleiteten Formen zu tun haben. Wie schon früher erwähnt, sind

die pterygoten Insekten seit ihrer ersten Entstehung geflügelt. Die Rückbildung oder der gänzliche Verlust der Flugorgane ist hier somit ein deutliches Zeichen sekundärer Spezialisierung; in dieser Beziehung ist beispielsweise auch *Grylloblatta* als abgeleitete Form zu betrachten. Auch die Rückbildung des Flügelgeädters muß stets als Zeichen höherer Spezialisierung gelten. So kann kein Zweifel darüber bestehen, daß mein Geädertypus III von *Gryllacris* aus Typus I, mein Typus V (a) aus Typus IV abzuleiten ist. In ähnlicher Weise zeigt auch das Geäder der höheren Schmetterlinge durchwegs eine weitgehende Spezialisierung, indem hier der Basalteil der Media durch Rückbildung verloren gegangen ist, so daß der distale Teil aus einer Querader entspringt — ein durchaus abgeleitetes und bei keiner primitiven Form vorkommendes Verhalten. Am weitesten geht die Rückbildung des Geädters bei ganz hoch spezialisierten Formen, so daß schließlich von den Adern überhaupt so gut wie nichts mehr übrig bleibt, z. B. Thysanopteren, Chalcididen, Cecidomyiden usw.

Gleiche Erscheinungen können wir auch an den Genitalien und ihren Hilfsorganen nachweisen. *Walkers* mustergültige Untersuchungen haben beispielsweise gezeigt, daß sich die (echten) Tettigoniiden im ♂ Geschlechte durch Rückbildung oder vollständigen Verlust des Pseudosternits als viel spezialisierter erweisen als die Gryllacriden (s. l., z. B. *Ceuthophilus*), bei denen noch ein gut entwickeltes Pseudosternit vorhanden ist, genau wie auch bei den übrigen Saltatoriergruppen. Ähnliches gilt hier auch für den Bau der Legeröhre: „The female genitalia of *Ceuthophilus* may be regarded as somewhat more primitive than those of *Conocephalus* in the following characters: The distinct basivalvulae, the less compressed ovipositor and the less complete cohesion of the valvulae due to the absence of the tongue-and-groove joint between the dorsal and ventral valvulae.“ So sieht sich *Walker* genötigt, obwohl er *Ceuthophilus* zu den Tettigoniiden rechnet, doch für diesen einen eigenen, von den übrigen Tettigoniiden abweichenden Typus aufzustellen, der in beiden Geschlechtern mehr Ähnlichkeit mit den anderen Saltatoriern als mit den Tettigoniiden aufweist und zweifellos der primitivste Saltatoriertypus ist, — eine schöne Bestätigung meines auf Grund des Flügelgeädters aufgestellten Systems, das *Walker* damals noch nicht bekannt sein konnte. Auch das Verhalten der Cerci wäre hier noch anzuführen. Diese waren bekanntlich bei den Palaeodictyopteren lang und vielgliedrig, wie sie auch bei den Blattoiden und Mantoiden geblieben sind. Unter allen Saltatoriern finden wir mehrgliedrige Cerci einzig und allein nur in der Gruppe der Gryllacriden (s. l.), nämlich bei der Gattung *Pristoceuthophilus*. Es besteht für mich kein Zweifel, daß es sich hier um ein ursprüngliches Merkmal handelt und auch

Walker erwähnt „it is of interest in connection with the other primitive characters met with in the subfamily Rhaphidophorinae“; diesen Satz schwächt er allerdings sehr ab durch den Zusatz, daß es sich hier in den segmentierten Cerci vermutlich doch um eine Neuerwerbung handle, eine Ansicht, die ich keinesfalls teilen kann. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang ferner auch, daß bei *Grylloblatta* die Cerci noch lang, vielgliedrig und homonom sind und sich diese Gattung gleichzeitig auch noch von den Mantoiden und Blattoiden durch den Besitz einer langen Legeröhre unterscheidet, wodurch sie sich ihnen gegenüber gleichfalls als viel primitiver erweist. *Walkers* gründliche Studien haben dargetan, daß die ♀ Genitalien von *Grylloblatta* am meisten mit *Ceuthophilus*, die ♂ mit denen der Blattoiden usw. übereinstimmen (und nicht mit *Zorotypus* oder den Embien, wie *Crampton* erwartet hatte). Auch die Fünfgliedrigkeit des Tarsus bei *Grylloblatta* ist zweifellos ein primitives Merkmal gegenüber der zu vier oder drei Gliedern reduzierten Anzahl bei den Saltatoriern.

Eine Rückbildung von Organen finden wir vor allem bei Parasiten und hier zeigt es sich besonders deutlich, daß die Reduktion eine Anpassung an besondere, spezielle Lebensverhältnisse darstellt. Hier kann sie oft so weit gehen, daß wir geradezu von einer Rückbildung der Gesamtorganisation sprechen können. Eine solche ist stets als sekundäres, abgeleitetes Merkmal zu betrachten und ja nicht mit ursprünglicher Einfachheit zu verwechseln! Hier hätten wir zunächst die sekundäre Flügellosigkeit der meisten parasitischen Insekten als derartige Rückbildungserscheinung anzuführen. Die Reduktion kann aber auch noch viel weiter gehen und Beispiele hierfür lassen sich in sehr vielen verschiedenen Gruppen nachweisen. Ich erinnere hier nur an die Strepsipteren-♀♀, an Ascodipteron, an Taenien, Linguatuliden, parasitische Copepoden (Fig. 22) usw. Rückbildung der Gesamtorganisation kann aber auch bei nicht schmarotzender Lebensweise eintreten, aber doch stets als Zeichen einer weitgehenden Anpassung an ganz bestimmte, und zwar meist sehr günstige Lebensverhältnisse. So finden wir sie bei den Insektenmaden (nicht nur bei den verhältnismäßig weniger zahlreichen parasitischen Formen), die mitten in einer nährstoffreichen Flüssigkeit ihre ganze Entwicklung durchmachen (z. B. Wespen- und Bienenlarven, Fliegenmaden usw.). In Anpassung an eine wiederum ganz andersartige Lebensweise, nämlich an das Leben im Wasser, ist eine weitgehende Rückbildung bei der Wasserlinse (*Lemna*) zustande gekommen.

Als ein weiteres Kennzeichen besonders vorgeschrittener Anpassung haben wir stets die weitgehendste Sicherung des Erfolges und die größtmögliche Leistung bei geringstem Aufwande an Material und Arbeit zu betrachten. In dieses

Kapitel gehört ja gleichfalls auch die soeben besprochene Rückbildung überflüssig gewordener Organe. Ferner ist auch bei der Abhängigkeit der Ortsveränderung der Fortpflanzungszellen (Sporen, Pollen usw.) von der Gegenwart flüssigen Wassers oder von der Bewegung der Luft der Erfolg noch keineswegs als gesichert zu betrachten und demgemäß kann sie als Zeichen wenig weitgehender Spezialisierung und somit relativ ursprünglicher Organisation gelten. Demgegenüber muß die Anpassung an die Übertragung der Fortpflanzungszellen durch Tiere als Anzeichen höherer Entwicklung aufgefaßt werden. Bei der ganzen weiteren Entwicklung der insektenblütigen Pflanzen sehen wir stets als

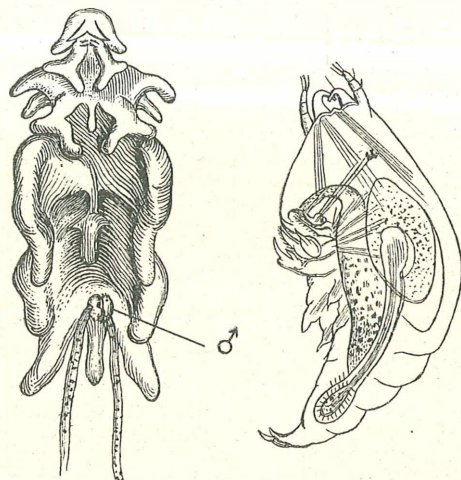


Fig. 22. *Chondracanthus gibbosus*.

Links: ♀ mit anhaftendem ♂; rechts: ♂, noch stärker vergrößert.
(Nach Claus-Grobbe.)

Leitmotiv: weitergehende Sicherung des Erfolges, Steigerung der Leistung und gleichzeitige Einschränkung des Aufwandes. Nach diesem Grundsatz können wir daher hier die Organisationshöhe stets beurteilen. Zunächst wurde den angelockten Insekten Pollen als Nahrung geboten. Dies bedeutet aber für die Pflanze eine außerordentliche Materialverschwendung und daher sehen wir als höhere Anpassungsstufe die Ausbildung spezieller, Zuckersaft absondernder Organe (Nektarien). Auch die Form der Blüte paßt sich immer mehr dem Insektenbesuch an und demgemäß sind zygomorphe (seitlich-symmetrische) Blüten zweifellos höher spezialisiert als aktinomorphe (radiäre). Auch die Konzentration der Blütenteile ist von diesem Gesichtspunkte aus zu beurteilen und darum ist schraubige Anordnung meist ursprünglicher als zyklische. Schließlich tritt sogar als höchste Anpassungsstufe die

Vereinigung zahlreicher Einzelblüten zu vielblütigen Inflorescenzen ein, in denen eine Arbeitsteilung zwischen den Blüten durchgeführt ist (Compositen, Umbelliferen). Ein in gewissem Sinne analoges Entwicklungsprinzip können wir auch bei den Fortpflanzungsvorgängen der Wirbeltiere verfolgen. Bei den Fischen geschieht die Befruchtung noch ohne Begattung, indem hier einfach beiderlei Fortpflanzungszellen ins Wasser abgelegt werden und es dem Zufall überlassen bleibt, ob sie dort auch zusammentreffen. Einen Schritt vorwärts in der Richtung der Sicherung des Erfolges bedeutet schon die äußere Begattung, wie wir sie beispielsweise bei den Fröschen antreffen. Den Höhepunkt in dieser Hinsicht stellt aber die innere Begattung bei den höheren Wirbeltieren dar.

Endlich ist als deutliches Merkmal höherer Spezialisierung auch eine weitergehende *Arbeits- und Hand in Hand* damit eine fortschreitende *Differenzierung* zu betrachten, besonders deutlich bei meristischen Organen. Bei Antimeren hat eine solche Differenzierung zur naturgemäßen Folge, daß durch sie die ursprüngliche Symmetrie des Körpers gestört wird, z. B. bei der verschiedenen Ausbildung von rechter und linker Krebssehne oder bei den asymmetrischen Kieferbildungen mancher Insekten, so bei den ♂♂ gewisser südamerikanischer Listroscelinen. Andererseits führt diese Tendenz bei Organen, die in der Medianebene liegen und daher ursprünglich bilateral gebaut waren, durch Differenzierung ihrer beiden Hälften zur asymmetrischen Ausbildung eines solchen Organs. Auf jeden Fall können wir somit asymmetrische Bildungen als Zeichen höherer Spezialisierung betrachten. Ich erinnere hier an die asymmetrische Ausbildung der ♂ Genitalien bei Embien und Grylloblatta, an den Bau des Hinterleibes vieler Corixaarten, die Asymmetrie bei Amphioxus (Branchiostoma), die unsymmetrische Lagerung der Innenorgane bei den höheren Wirbeltieren usw.

In gleicher Weise wie die Antimeren differenzieren sich auch die Metameren im Laufe der Phylogenie. Demgemäß ist homonome Segmentierung primitiver als heteronome und so stehen beispielsweise die Anneliden in dieser Hinsicht deutlich auf tieferer Stufe als die Arthropoden. Desgleichen sind homonome Insektenfühler ursprünglicher als heteronome und wir treffen letztere auch ausnahmslos nur in relativ hochstehenden Gruppen (z. B. Rüsselkäfer, Fliegen, Tagfalter usw.). Ebenso ist auch gleiche Ausbildung der Vorder- und Hinterflügel bei Insekten ein Zeichen geringer Spezialisierung, verschiedenartige Ausbildung ein Zeichen weitergehender Differenzierung. Letztere kann entweder bei gleicher Beschaffenheit bloß in der Form und dem Geäder zum Ausdruck kommen (Hymenopteren, Singzikaden usw.) oder auch geradezu in verschiedener Beschaffenheit der Flügel, indem z. B. die vorderen

als Decken entwickelt sind (Käfer, Wanzen usw.). Ähnliches gilt auch für die Beine der verschiedenen Paare, die ursprünglich gleich gestaltet sind, aber im Laufe der stammesgeschichtlichen Weiterentwicklung dann im Dienste einer speziellen Funktion verschiedene Ausbildung erlangen können (Grabbeine, Springbeine, Schwimmbeine usw.).

Dasselbe Prinzip sehen wir auch bei den an den Beinen (unterhalb der Knie) gelegenen Gehörorganen verwirklicht. Es ist bekannt, daß bei vielen primitiven Insekten an allen Beinen unter der Cuticula gelegene Subgenualorgane nachgewiesen sind. Aber nur die der Vorderbeine haben sich weiter spezialisiert. Wir finden bei den springenden Orthopteren alle Stadien der Weiterbildung. Zunächst ist äußerlich noch gar nichts von einem Gehörorgan zu bemerken („Tympana nulla“; z. B. *Gryllacris*). Später wird die über dem Subgenualorgan liegende Chitinschicht verdünnt und bildet so ein zartes, spielglattes Trommelfell zur Aufnahme der Schallwellen („Tympana aperta“; z. B. Grillen, *Mecopoda*, *Meconema*). Zum Schutze dieser dünnen Membran bildet sich dann im Laufe der Weiterentwicklung von der benachbarten Chitincuticula aus ein Wall, der das Trommelfell muschelförmig überwölbt („Tympana conchata“; z. B. bei vielen *Pseudophyllinen*). Während bisher noch der Zugang zum Trommelfell weit offen war, wächst dieser (unbewegliche) Deckel immer weiter über das Gehörorgan darüber, bis schließlich der Zugang zu diesem nur mehr durch einen ganz engen Spalt gebildet wird und damit das zarte Trommelfell in weitgehendem Maße vor Verletzungen geschützt ist („Tympana rimata“; z. B. bei *Tettigonia*, *Decticus* usw.). Da alle diese Veränderungen nur an den Gehörorganen der Vorderbeine vor sich gehen, hat diese fortschreitende Spezialisierung auch gleichzeitig zu einer Differenzierung des vorderen Beinpaars gegenüber dem mittleren und hinteren geführt.

Was hier für die äußeren Organe besprochen wurde, gilt natürlich ebenso auch für die inneren. Das Strickleiternnervensystem der Anneliden und primitiven Arthropoden stellt jenen Typus dar, aus dem sich dann allmählich im Laufe der Stammesgeschichte das auf einige wenige Ganglienmassen konzentrierte Nervensystem der höheren Insekten und namentlich der Mollusken entwickelt hat. Hier tritt nicht nur eine Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Nervenzentren und damit eine weitgehende Differenzierung derselben ein, sondern gleichzeitig sehen wir an diesem Beispiel auch noch ein anderes Merkmal höherer Spezialisierung, nämlich die zunehmende *K o n z e n t r a t i o n* von Organen, die schließlich sogar bis zu deren völliger Verwachsung führen kann. Der ursprünglich frei in der Mitte der Blüte gelegene (oberständige) Fruchtknoten verwächst im Laufe der Weiterentwicklung immer

mehr und mehr mit dem Blütengrunde und wird schließlich vollständig in denselben eingesenkt (unterständig). „Getrenntes Auftreten von Blütenteilen (Perianthblätter, Staubblätter, Fruchtblätter) ist ein ursprünglicheres Merkmal als Vereinigung derselben (Synsepalie, Synpetalie, syncarpes Gynoeceum etc.); auch auf die Teile eines Organs erstreckt sich dies, so sind syncarpe Gynoeceen mit freien Griffeln meist ursprünglicher als solche mit vereinigten Griffeln.“ (Wettstein.)

Besonders schön können wir diese Erscheinung auch am Flügelgeäder der Insekten überall verfolgen. Ursprünglich waren alle Hauptadern frei und von einander ungefähr gleich weit entfernt (Fig. 17 a). Dies ist auch noch bei Geädertypus I von *Gryllacris* deutlich; von ihm leitet sich durch Vereinigung der Media mit dem Radius der Typus IV als höhere Spezialisierung ab und es kann sogar auch noch der Cubitus in diesen gemeinsamen Stamm einbezogen werden (*Gr. lineolata*). Ebenso ist es ein Zeichen höherer Spezialisierung, wenn die Media des Vorderflügels sich bei den Tettigoniiden mit dem Cubitus, bei den Acridiern mit dem Radius allmählich vereinigt. Am Hinterflügel der Orthopteren — und beim *Gryllacristypus* II auch am Vorderflügel — tritt der Radii Sektor mit der Media in innigste Verbindung und bildet schließlich nur noch einen Seitenast derselben.

Ganz ähnliche Erscheinungen können wir auch an den Skeletteilen der Wirbeltiere feststellen; so ist beispielsweise die Vereinigung der Kreuzwirbel („Kreuzbein“), das „Schulterbecken“ Notarium von *Pteranodon* (s. *Ornithostoma*), das „Kanonenbein“ der Wiederkäuer ein Zeichen vorgeschrittener phylogenetischer Entwicklung.

Es ist klar, daß solche, in der Entwicklungstendenz eines Stammes gelegene Vereinigungen — so wertvoll sie als Zeichen höherer Entwicklung für die stammesgeschichtliche Forschung sind — doch nicht immer als Beweis für nähere Zusammengehörigkeit angesehen werden dürfen. Denn es kann sich natürlich diese Vereinigung von den primitiven Ahnenformen aus, bei denen die studierten Organe noch getrennt waren, sehr wohl auf verschiedenen Wegen und in ganz verschiedenen Stammeslinien herausgebildet haben. Wir haben allen Grund anzunehmen, daß sympetale Blüten auf verschiedenen Wegen aus choripetalen entstanden sind und daß somit die „Sympetalen“ polyphyletischen Ursprunges sind und daher keine natürliche Verwandtschaftsgruppe darstellen. Ein Gleiches gilt auch für die innigere Vereinigung der Thoraxsegmente bei den Insekten. Die Trennung in „Schistothoraca“ und „Zygothoraca“ darf keineswegs als eine Teilung der Insekten in zwei Hauptstämme angesehen werden, sondern sie legt durch alle Stämme eine horizontale Trennungslinie, indem sie die primitiveren

Formen aller Stammeslinien als Schistothoraca den höher entwickelten derselben Reihen, den Zygothoraca, gegenüberstellt. In neuerer Zeit hat *Crampton* wieder den Versuch gemacht, auf Grund derartiger Merkmale zu einem natürlichen System der Insekten zu kommen, da er glaubte, daß „the neck and cervical structures furnish far more definite characters for grouping these insects than the terminal abdominal structures of the female do“. Sehr mit Recht bemerkt dagegen *Walker*: „It should be kept in mind that such characters as were present in the common ancestors of all insects may be inherited by some of the members of any of the orders, and that they may therefore be of little phylogenetic value except in determining the primitive form of the structure concerned or in deciding which forms in a particular group are its most primitive members.“

Es ist also festzuhalten, daß innigere Vereinigung ein Zeichen höherer Spezialisierung ist, aber keineswegs ein Zeichen näherer Verwandtschaft sein muß. Was hier bisher von einzelnen Organen besprochen wurde, gilt ebenso auch für ganze Organismen. Zweifellos sind die einzelligen Wesen die primitivsten von allen; sie haben sich später zunächst zu Zellverbänden (Coenobien, Syncytien) zusammengeschlossen. Diese Vereinigung wurde mit der Zeit eine ganz innige und untrennbare und gleichzeitig trat dann innerhalb des so entstandenen Organismus eine weitgehende Arbeitsteilung und Differenzierung ein. So entstanden aus Protisten die höheren Pflanzen und die Metazoen. Jeder vielzellige Organismus ist demgemäß gewissermaßen als ein „Zellenstaat“ zu betrachten.

Aber diese Tendenz zur Vereinigung kann noch weiter gehen. Es können sich mehrere Individuen, von denen also selbst schon jedes einen Zellenstaat darstellt, zu „Stockbildungen“ verbinden. Wir finden dies im Tierreich z. B. bei den Coelenteraten und Tunicaten; hierher gehört auch die von der Begattung an erfolgende dauernde Verwachsung zweier Individuen bei *Diplozoon paradoxum*. Es ist klar, daß stockbildende Formen höher spezialisiert sind als jene ihrer Verwandten, die auf dem Stadium des freilebenden Einzelindividuums stehen geblieben sind. In dieses Kapitel gehört auch die im Laufe der Stammesgeschichte immer weiter fortschreitende und immer inniger werdende Vereinigung zwischen der ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Generation bei den höheren Pflanzen; davon wird später noch die Rede sein. Eine somatische Vereinigung kann aber sogar auch zwischen Individuen ganz verschiedener Arten oder Gruppen zustande kommen: ein typisches Beispiel hierfür sind die Flechten.

Wenn Organismen aber schon eine sehr hohe Spezialisierungsstufe erreicht haben, so wird infolgedessen eine somatische Ver-

einigung mehrerer Individuen bei ihnen nicht mehr möglich sein. Es kann somit nicht mehr zur Stockbildung, sondern nur noch zur Staatenbildung kommen, wo die Individuen zwar miteinander in innigster Gemeinschaft leben, aber nicht miteinander verwachsen sind. Demgemäß stellt in dieser Hinsicht die Staatenbildung die höchste Organisationsstufe dar, denn sie steht einerseits höher als das Einzelleben von Individuen und andererseits auch höher als die Stockbildung, weil sie bei Organismen entsteht, bei denen infolge ihrer weit spezialisierten Organisation körperliche Vereinigung nicht mehr möglich ist (Termiten, Hymenopteren, Mensch). Wenn auch die Staatenbildung eigentlich mehr ins ethologische Kapitel gehört und darum dort ausführlicher zu besprechen sein wird, so sei doch hier darauf hingewiesen, daß sie auch zur Ausbildung morphologischer Charaktere führt, indem nämlich im Staat (bei Insekten) Kasten entstehen können, die überhaupt nicht mehr zur Fortpflanzung geeignet sind (Arbeiter, Krieger) und daher nur in Staaten, niemals bei einzeln lebenden Formen sich finden.

Man hat in früherer Zeit öfters von dem sogenannten „Prinzip der ♂ Präponderanz“ gesprochen. Man wollte damit sagen, daß das ♂ in der phylogenetischen Entwicklung dem ♀ gewissermaßen vorausseilt. Es ist klar, daß wir es hier mit einer Theorie zu tun haben, die von der weittragendsten Bedeutung für die stammesgeschichtliche Forschung ist. Denn würde es sich hier wirklich um ein allgemein gültiges Gesetz handeln, so hätten wir in den ♀♀ überall ein früheres phyletisches Stadium der ♂♂ vor uns und könnten daraus weitgehende phylogenetische Schlußfolgerungen ziehen. Schon *Darwin* hat in seiner Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl darauf hingewiesen, daß (besonders bei Wirbeltieren) die ♂♂ in ihren sekundären Geschlechtscharakteren weitgehender von der Jugendform abweichen als die ♀♀ und demgemäß bedeutender umgestaltet erscheinen. In allen diesen Fällen müssen wir also nach dem biogenetischen Gesetz die ♀♀ als den relativ ursprünglicheren Formtypus betrachten. Auch die ♂ Geschlechtsorgane zeigen bei den Wirbeltieren eine weitgehendere Umbildung und höhere Spezialisierung als die der Weibchen. Auch bei den Insekten können wir viele Fälle namhaft machen, die dem Prinzip der ♂ Präponderanz entsprechen. Ich erinnere nur beispielsweise an die höher spezialisierten männlichen Fühler bei Spinnern und Stechmücken, an die Ausbildung von Duftschuppen bei ♂ Tagfaltern, an die „Turbanaugen“ der Eintagsfliegen-♂♂ usw. usw. Schließlich sei darauf hingewiesen, daß das ♀ Sporophyll von *Cycas* ursprünglicher ist als das ♂ und seine Abstammung von farnähnlichen Vorfahren noch deutlich zu erkennen gibt.

Gerade umgekehrt verhalten sich aber die fossilen Pteridospermen. „Die männlichen Organe von *Lyginodendron* (*Crossothea*) sind unzweideutig viel weniger hoch entwickelt als die weiblichen (*Lagenostoma*). Erstere sind im wesentlichen eine einfache farnähnliche Fruktifikation, letztere ein hoch entwickelter Samen. Auch bei den Bennettiten, den mesozoischen Abkömmlingen der Pteridospermen, sind die Mikrosporophylle der Hauptsache nach noch farnwedelähnliche Blätter, während die Megasporophylle einen extrem vorgeschrittenen Typus aufweisen“ (*Arber* und *Parkin*). Auch bei den Insekten können wir zahlreiche Beispiele als Beleg dafür anführen, daß das „Gesetz der ♂ Präponderanz“ nicht stimmt. Habe ich vorhin die Fühlerbildung der ♂ Stechmücken als höhere Spezialisierung gegenüber dem ♀ Fühler hervorgehoben, so muß ich jetzt darauf hinweisen, daß in bezug auf die Ernährung die blutsaugenden ♀♀ weiter entwickelt sind als die von Pflanzensäften lebenden ♂♂. Auch finden wir bei Insekten die Rückbildung der Flugorgane in sehr vielen Fällen bei den ♀♀ viel weiter vorgeschritten als bei den ♂♂. Auch die im Dienste der Eiablage zu komplizierten Legeapparaten umgebildeten Gonopoden weiblicher Insekten stehen auf einer viel höheren Stufe der Spezialisierung als die bei den ♂♂ primitiver Gruppen vorhandenen Styli, die noch ganz das Aussehen reduzierter Stummelbeine haben. Ganz besonders auffällig ist aber diese Umkehrung der „♂ Präponderanz“ bei gewissen Zwergmännchen. Die in die Würmergruppe der Echiuroideen gehörige *Bonellia viridis* hat im ♀ Geschlechte einen mächtigen, am Ende gabelig geteilten Kopflappen und weist so in der ganzen Körpergestalt schon einen sehr aberranten und hoch spezialisierten Typus auf. Demgegenüber haben die winzigen, im Eileiter des ♀ lebenden ♂♂ noch ganz den Bau und die Bewimperung der primitivsten Würmergruppe, der Turbellarien, beibehalten. Ähnlich finden wir bei vielen niederen Krebsen (Copepoden) noch normal gestaltete, cyclopsförmige ♂♂, während die parasitischen ♀♀ infolge ihrer Lebensweise zu unförmig großen, der Sinnes- und Bewegungsorgane, ja selbst der Gliederung des Körpers verlustig gewordenen Monstren heranwachsen. Bei den Lernaeeen sind die begattungsfähigen ♀♀ den ♂♂ noch ganz ähnlich, machen aber nach der Begattung eine Umwandlung durch, durch die sie zu großen, wurmförmigen, ungliederten Schmarotzern werden. Ebenso sind die an gewissen Fischen parasitierenden ♀♀ von *Chondracanthus* (Fig. 22) durch ihre undeutlich gewordene Körpergliederung und die zipfelförmigen Auswüchse als einseitig hoch spezialisierte Typen gekennzeichnet. Dagegen haben die zwergartig kleinen ♂♂, die oft zu zweien in der Nähe der Geschlechtsöffnung am weiblichen Körper angeklammert festsitzen, die ursprüngliche Copepodenform noch beibehalten.

Wir sehen also, daß es mit einer Allgemeingültigkeit des Prinzips von der ♂ Präponderanz durchaus nichts ist und daß wir daher keine weitergehenden phylogenetischen Schlußfolgerungen darauf aufbauen dürfen. Vielmehr ist die einzig richtige Betrachtungsweise dieser Erscheinung die folgende: Entweder sind die Lebensbedingungen beider Geschlechter ganz gleich und dann wird überhaupt kein Geschlechtsdimorphismus zur Ausbildung kommen; oder es sind die Lebensbedingungen in irgendeiner Hinsicht verschieden, dann werden wir sexuellen Dimorphismus antreffen können und dann wird jenes Geschlecht weiter spezialisiert sein, dessen Lebensbedingungen die höheren Anforderungen an die Anpassung stellen. So läßt sich in dieser Beziehung von vornherein gar kein allgemeines Gesetz aufstellen, wenn auch zugegeben werden muß, daß neue Merkmale sehr oft zuerst bei dem einen Geschlecht auftreten und dann erst später im Laufe der Phylogenie auch auf das andere Geschlecht übergehen können, was aber nicht unbedingt der Fall sein muß. Demgemäß sagt auch *Williston*: „Secondary sexual characters are transmitted to the opposite sex, unless of positive disadvantage. Varietal and specific characters, in the natural course of events, are more or less unisexual at their inception, and the constant tendency is for the characters of one parent to be transmitted to offspring of both sexes, even when such characters are apparently useless, as seen in the rudimentary mammae of the human male, which, indeed, sometimes become of functional use.“ Immerhin kann man mit dem genannten Autor wohl als oft bestätigte Regel annehmen, daß „Secondary sexual characters are more numerous and less stable in the male than in the female; that is, female sexual characters, whether primary or secondary, may be of generic or even family value in groups wherein like characters in the male are merely specific or even individual“. Aber a priori, ohne genaue Prüfung des speziellen Falles, läßt sich niemals sagen, ob bei Geschlechtsdimorphismus das ♂ oder das ♀ weiter in der Entwicklung vorgeschritten ist.

4. Endpunkte der stammesgeschichtlichen Entwicklung. Wenn wir in der im vorausgehenden besprochenen Weise die Spezialisationshöhe verschiedener Formen miteinander vergleichen, so werden wir dabei auch jene Formen herausfinden, welche die höchste Spezialisierung erreicht haben und somit Endpunkte der stammesgeschichtlichen Entwicklung darstellen, von denen als Ausgangspunkten wir daher gemäß dem *Copeschen* Gesetz nicht mehr neue Stammeslinien ableiten können. Es ist daher von größter methodischer Wichtigkeit für die phylogenetische Forschung, derartige Endpunkte als solche festzustellen, um ihnen den richtigen Platz an den letzten Enden der Verzweigungen des Stammbaumes zuzuweisen. Wie wir bereits in der Einleitung gesehen haben,

handelt es sich hier um Formen, die ganz bestimmten Lebensbedingungen weitgehend angepaßt und gemäß der Reduktion der Variabilität nicht mehr imstande sind, sich anderen Bedingungen zu adaptieren. Sie können nämlich auf Veränderungen der Lebensverhältnisse nicht mehr zweckmäßig reagieren; wohl wird der Organismus unter dem Einfluß dieser Änderungen auffallende, oft sprungweise Variationen zeigen, aber wegen der Reduktion der Variabilität (im Sinne *Rosas*) werden diese Variationen — so auffällig und bedeutend sie oft scheinen mögen — niemals im Sinne einer Adaption gerichtet sein und niemals zu phylogenetischen Fortschritten führen. Daher sehen wir bei solchen im Aussterben begriffenen Gruppen oft eine auffallende Inkonstanz der Merkmale im Vergleich zu den unter den ihnen zusagenden Lebensbedingungen natürlich ganz konstanten herrschenden Gruppen. Dies hat auch schon *Williston* ausgesprochen: „The decadent phylum may present as unstable saltations, generic or even higher characters of allied dominant groups; that is, a character of generic or even family value in a dominant group may be merely an individual variation in a decadent one.“

Aber diesen Veränderungen kommt eben keine phylogenetische Bedeutung zu, sie führen zu nichts neuem, zu keiner Umprägung des Typus mehr, deren ja der dekadente Stamm nicht mehr fähig ist: der Endpunkt der Entwicklung ist eben erreicht. Dies kann in verschiedener Weise zum Ausdruck kommen. Entweder ist infolge der vollständig reduzierten Variabilität eine einzige Entwicklungsrichtung eindeutig vorgeschrieben, in der nun der Stamm dauernd verharret, auch wenn es dabei zu zwecklosen Übertreibungen dieser Richtung, z. B. zu Hypertrophien irgendeines Organs, kommt, die gar nicht mehr im Sinne einer Anpassung gelegen sind. Oder die Spezialisierung schreitet deshalb nicht mehr weiter, weil der Organismus an seine Lebensbedingungen vollständig angepaßt ist, so daß eine Steigerung dieser Anpassung nicht mehr möglich ist (idealer Anpassungstypus) und natürlich auch keine Anpassung an andere Bedingungen mehr eintreten kann. Oder schließlich ist auch noch der Fall möglich, daß die eingeschlagene Anpassungsrichtung einer weiteren Vervollkommenung nicht mehr fähig ist, obwohl noch lange nicht das Ideal einer Anpassung erreicht wurde.

In den zuletzt erwähnten Fällen sprechen wir (mit *Abel*) von *fehlgeschlagener Anpassung*. *Porsch* hat darauf hingewiesen, daß die höchst entwickelten Gymnospermen (*Ephedra*, *Gnetum*, *Welwitschia*) bereits an die Bestäubung durch Insekten angepaßt sind, allerdings in einer recht unvollkommenen Weise, indem hier der Mikropylartropfen, der ursprünglich den aus dem Pollenkern ausgetretenen Spermatozoiden als flüssiges Medium

diente, in welchem sie schwimmend die Eizelle erreichen, durch Zuckerreichtum zu einem die Insekten anlockenden Nektar geworden ist. „Diese Lösung der Nektarienfrage schließt keine weitergehenden Entwicklungsmöglichkeiten in sich. Sie bedeutet morphologisch gewissermaßen eine Sackgasse.“ (*Porsch*, 1914.) „Der bei den zwitterblütigen *Gnetales* unternommene Versuch, auf dem Umwege der Inflouescenz unter Verwertung des Bestäubungstropfens zu entomophilen Anpassungen zu gelangen, schließt bei der Unsicherheit der Bestäubungsgarantie eine Weiterentwicklung in derselben Richtung aus.“ (*Porsch*, 1916.)

In den meisten Fällen wird eine solche fehlgeschlagene Anpassung, bei der sich eine Stammeslinie in eine „Sackgasse der

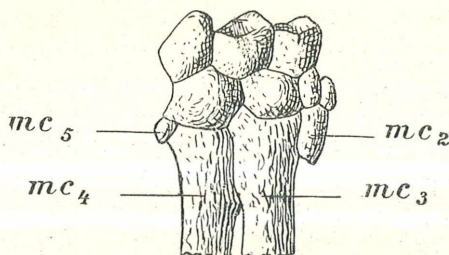


Fig. 23. Handwurzel von Anoplotherium.
(Nach Kowalewsky aus Abel.)

Entwicklung“ verrannt hat, dazu führen, daß solche Formen die Konkurrenz mit anderen, zweckmäßiger angepaßten Formen nicht aufnehmen können und daher im Kampfe ums Dasein in verhältnismäßig kurzer Zeit unterliegen. Wir haben daher vor allem unter den ausgestorbenen Arten Fälle von fehlgeschlagener Anpassung in größerer Zahl zu erwarten als unter den lebenden, und tatsächlich liefert uns auch die Palaeontologie mehrere Beispiele hierfür. Schon *Kowalewsky* hat (1874) darauf hingewiesen, daß die Reduktion der Seitenzehen bei den Anoplotheriiden in ganz anderer Weise vor sich ging als bei den heute lebenden Zweihufern. Bei den letzteren wurden — ebenso wie bei den Equiden — die Seitenzehen zu schwachen Griffeln rückgebildet, die infolge der bedeutenden Verstärkung der proximalen Enden der mittleren Metapodien ganz von der Artikulation mit dem Mittelfuß abgedrängt sind (Fig. 29c) und oft nur locker in der Haut stecken. Im Gegensatz zu dieser griffelförmigen Reduktion steht die Rückbildung der Seitenzehen bei den Anoplotheriiden zu knötchenförmigen Gebilden (Fig. 23), die nicht von der Artikulation mit dem Carpus und Tarsus ausgeschlossen sind, sondern ihre ursprüngliche Lage und gelenkige Verbindung hartnäckig beibehalten haben. Die Folge davon war, daß sich die Hauptträger der Glied-

maßen, also das dritte und vierte Metapodium, am oberen Ende nicht verbreitern konnten, wie es für eine solide und fest gebaute Paarhuferextremität unerlässlich ist; und ferner, daß die knotenförmigen Rudimente die Sehnen am Gleiten hinderten. Daher ist es aus mechanischen Gründen sehr klar zu verstehen, daß die Art der Anordnung und die Form der Seitenzehenrudimente bei Anoplotherium, Xiphodon usw. eine Weiterbildung dieser Reduktion unmöglich machte (Abel, 1912). Tatsächlich sind auch alle Paarhufer, die diesen Weg der Entwicklung betreten haben, noch im Tertiär vollständig und ohne Nachkommen erloschen.

Auch in der Umbildung des Gebisses können wir mehrfach fehlgeschlagene Anpassungen feststellen. Bei den Huftieren waren die Backenzähne ursprünglich niedrig („brachyodont“); doch hat sich im Laufe der Stammesgeschichte „beim Übergang von weicher zu harter Pflanzenkost eine Erhöhung der Zahnkronen und Verlängerung der Wurzeln eingestellt, so daß die Backenzähne hochkronig („hypsodont“ oder „hypsodont“) wurden. Dieser Prozeß hat sich in den verschiedenen Stämmen ganz unabhängig von den anderen vollzogen und schließlich zur Ausbildung von säulenförmigen Zähnen geführt“ (Abel, 1914). Gleichzeitig ist eine Verfestigung der Kronen durch Auftreten von Kämme, Sekundärhöckern, Querjochen, Schmelzfalten usw. (Fig. 24 a, b) zu beobachten, so daß die Zähne nunmehr einer raschen Abkautung längeren und erfolgreicherem Widerstand entgegensetzen konnten als die kurzkrönigen und weniger kompliziert gebauten Molaren der älteren Huftiere. Auch bei den Titanotheriiden trat eine Reaktion des Gebisses auf die Veränderung der Nahrung ein. Die Zahnkronen wurden zwar auch hier höher; aber es wuchs nicht die ganze Krone in die Höhe, sondern nur das Außenjoch der oberen Backenzähne, während es weder zur Erhöhung des inneren Kronenabschnittes, noch zur Bildung von quergestellten Schmelzkämmen (wie z. B. bei den Nashörnern) kam. Diese Titanotherienmolaren waren somit an der Außenseite hypsodont, an der Innenseite brachyodont, oder mit anderen Worten, es waren kurzkrönige Zähne, die eine hohe, **W**-förmige Außenwand besaßen (Fig. 24 d), „an die sich nach innen zu zwei sehr niedere Höcker anschlossen. Wenn der Zahn in Abkautung genommen wurde, so traten die niederen Höcker, die die Höhe der Außenwand nicht erreichten, zuerst nicht in Funktion und die **W**-förmige Außenwand arbeitete allein. Erst in einem vorgeschrittenen Abnutzungsstadium der Backenzähne rückten auch die Innenhöcker in die Kaufläche ein“. „Da aber diese Unterstützung der Außenwand durch die niederen, inneren Höcker erst in einem Zeitpunkte eintrat, in dem die sehr niedrig gebliebene Krone nicht mehr viel Material zur weiteren Abnutzung zur Verfügung stellen konnte, so konnte der Zeitraum,

in dem die **W**-förmige Außenwand gemeinsam mit den Innenhöckern funktionierte, nur sehr kurz gewesen sein. Die Tiere verloren also durch die unökonomische Verteilung des Materials der

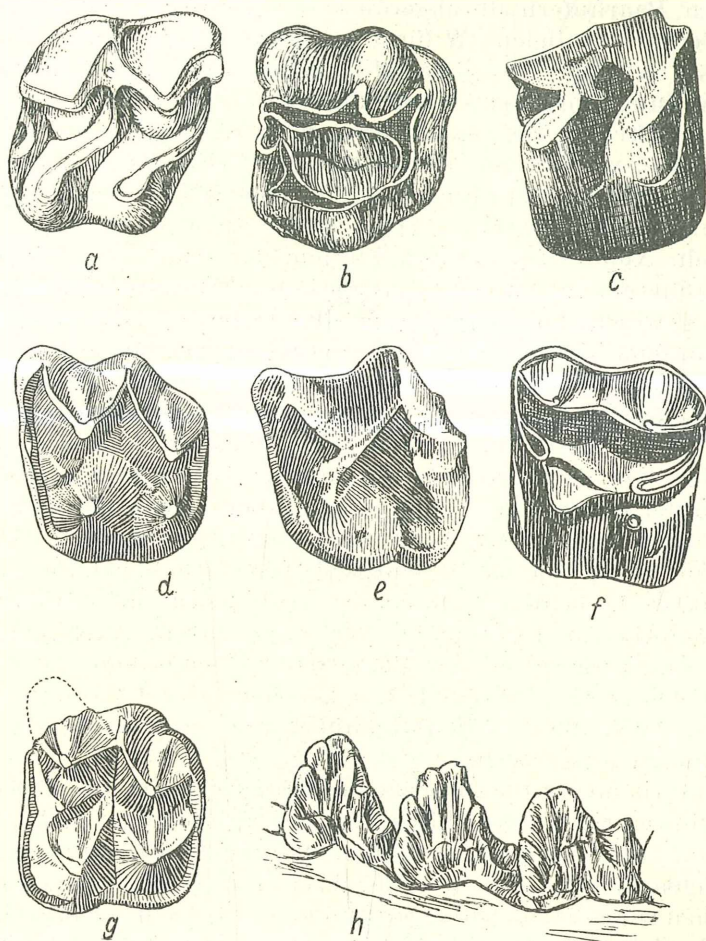


Fig. 24. Prämolaren und Molaren von Huftieren.

a = Anchitherium (Equide); *b* = Palaeomeryx (Cervide); *c* = Ceratorhinus (Rhinocerotide); *d* = Palaeosyops (Titanotheriide); *e* = Chalicotherium (Chalicotheriide); *f* = Diplobune (Anoplotheriide); *g* = Anthracotherium (Anthracotheriide); *h* = Gelasmodon (Anthracotheriide, von der Zungenseite gesehen).

(*f* aus Zittel, die übrigen aus Abel; zum Teil vergrößert und schematisiert.)

Zahnkronen sehr rasch die Außenwand der Backenzähne und der Abkautungsprozeß konnte durch das Hinzutreten der später in Funktion tretenden Innenhöcker nicht mehr wirksam aufgehalten werden.“ (Abel, 1922.) So mußte diese verfehlte Anpassung unbedingt zum Aussterben der Familie führen, „weil sich diese infolge

vorschneller Abnützung der Backenzähne im Existenzkampfe nicht erfolgreich behaupten konnte. Wenn die inneren Höcker der Mahlzähne in derselben Weise, wie es bei den heute in Blüte stehenden Paarhufern durchgeführt worden ist, zu einer inneren, der äußeren parallelen **W**-förmigen Wand umgestaltet worden wären, so daß zwei parallele **W**-förmige Wände als Widerstände der Abkautung entgegenwirken können“ (Fig. 24b) „oder wenn die Innenhälfte der Backenzahnkronen durch Querleisten verstärkt worden wäre, wie bei den Rhinocerotiden“ (Fig. 24c), „oder wenn die innere Hälfte der Backenzähne eine Umformung erfahren hätte, wie bei den Pferden“ (Fig. 24a), „so wäre in den Backenzähnen ein Apparat geschaffen worden, der seiner physiologischen Bestimmung genügt hätte und es wäre den Titanotheriiden leichter möglich gewesen, sich den durch die Änderung des allgemeinen Vegetationscharakters bedingten Verhältnissen vorteilhaft anzupassen“ (Abel, 1922). Ganz ähnlich wie bei den Titanotherien waren die Backenzähne auch bei den Chalicotheriiden (Fig. 24e) gebaut; diese Tiere hatten gewaltige Scharrkrallen und lebten vermutlich von unterirdischen Knollen und Zwiebeln, die sie mit ihren Vorderbeinen aus dem Boden gruben. Auch sie sind heute gänzlich erloschen. Dieser sogenannte „bunosenodont“ Zahnbau findet sich endlich auch bei einer Gruppe der Paarhufer wieder, welche durch die beiden Familien der Anthracotheriidae (Fig. 24g, h) und Anoplotheriidae (Fig. 24f) vertreten waren. Auch bei ihnen war nur die Außenwand der Backenzähne bedeutender verstärkt, während sich an der Innenseite nur kegelige oder **V**-förmige Höcker befanden. Auch diese beiden Familien sind noch im Tertiär ohne Nachkommen ausgestorben.

In gewissem Sinne Ähnliches finden wir schon bei den orthopoden Dinosauriern (Ornithischiern) der unteren Kreide, z. B. bei Iguanodon. Bei ihnen wurde der allzu raschen Abkautung dadurch entgegengearbeitet, daß die gleichzeitig in Funktion stehenden Zahnreihen eine Vermehrung erfuhren, so daß ein „Zahnpflaster“ entstand. Während das Wesen der Anpassung bei den pflanzenfressenden Säugetieren darin bestand, daß — wie wir eben gesehen haben — die Struktur und der Bau der Zahnkronen in dem Sinne verändert wurde, daß sie der Abkautung einen stärkeren Widerstand entgegensetzte, suchten diese riesigen Reptilien den nachteiligen Folgen einer allzu raschen Zahnabnutzung dadurch zu begegnen, daß der Zahnschmelz einseitig reduziert und der Ausfall an **Z a h n w i d e r s t a n d** durch rascheren **Z a h n e r s a t z**, also durch Bildung neuer Ersatzzahnreihen, ausgeglichen wurde. Dies ist aber vom mechanischen Standpunkte aus entschieden als unvorteilhafte Spezialisierung, als fehlgeschlagene Anpassung zu bezeichnen (Abel, 1922).

Ebenso wie bei Pflanzenfressern können wir aber auch bei Fleischfressern unvorteilhafte und vorteilhafte Umformungen des

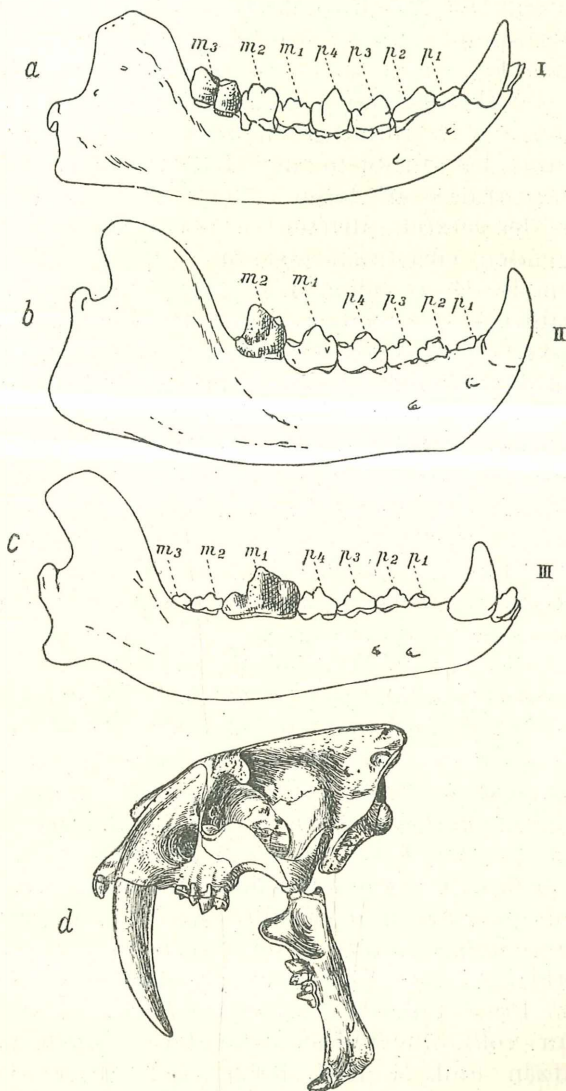


Fig. 25. Brechschereapparat von Raubtieren.
 a = Unterkiefer von Hyaenodon; b = von Oxyaena; c = vom Wolf; d =
 Schädel von Smilodon.
 (Aus Abel.)

Gebisses unterscheiden. Diese Tiere haben kräftige Eckzähne, die zum Zerreißen der Beute dienen und daher als „Reißzähne“ bezeichnet werden sollten, während die in der Regel so genannten

„Reißzähne“ in Wirklichkeit zum Zerbrechen der Knochen des Beutetieres dienen und daher von *Abel* sehr treffend „Brezhähne“ genannt wurden. Der Brezhahn des Oberkiefers bildet mit dem ihm gegenüberliegenden des Unterkiefers eine Art Brechscherenapparat, dessen Lage rein mechanisch bedingt ist. Er muß nach den Gesetzen der Hebelwirkung im Kieferwinkel liegen. Es wurden nun im Laufe der Stammesgeschichte verschiedene Wege eingeschlagen, um das Problem der Konstruktion eines solchen Brechscherenapparates zu lösen. Das Naheliegendste wäre die Vergrößerung des letzten (dritten) unteren Molaren und des ihm gegenüberliegenden vorletzten (zweiten) oberen. Diesen Lösungsversuch haben die Hyaenodontiden (Fig. 25 a) gewählt. Aber dies stellte sich bald als eine Sackgasse der Entwicklung heraus. Denn für die zur Ausbildung des Brechscherenapparates nötige Vergrößerung der betreffenden Zähne stand im Unterkiefer nur der kleine, bis zum steil aufsteigenden Unterkieferast reichende Raum zur Verfügung, während sich der Brezhahn des Oberkiefers nur noch über den Raum des dritten (letzten) Molaren ausbreiten konnte. Nach vorn ist keine Vergrößerung möglich, da die vorderen Zähne ja früher durchbrechen und der letzte (bzw. vorletzte) mit dem Platz vorlieb nehmen muß, den ihm die vorderen Zähne, die in dichter Reihe stehen, übriggelassen haben. So kamen die Hyaenodontiden sehr rasch an die Grenze der für sie erreichbaren Möglichkeit der Vergrößerung des Brechscherenapparates; dann war eine weitere Spezialisierung unmöglich. Günstiger standen die Verhältnisse schon für die Oxyaeniden (Fig. 25 b), bei denen der untere zweite und der obere erste Molar zu Brezhähnen umgeformt wurden; hier konnte nun eine Vergrößerung auf Kosten des unteren letzten bzw. des oberen zweiten und dritten Molaren eintreten. Aber auch dies erwies sich noch als unzulänglich und demgemäß sind heute sowohl die Hyaenodontiden wie auch die Oxyaeniden vollständig ausgestorben und bei allen lebenden Carnivoren finden wir den Brechscherenapparat in ein noch weiter vorn gelegenes Zahnpaar verlegt, nämlich in den ersten unteren Molaren und den letzten oberen Prämolaren (Fig. 25 c, d). Jetzt stand für die Vergrößerung ein vollkommen ausreichender Raum zur Verfügung und die Katzen und Hyänen haben den Brechscherenapparat durch enorme Vergrößerung der beiden genannten Zähne bei Unterdrückung aller hinteren Zähne zu einer hohen Stufe der Vervollendung gebracht.

Und so kommen wir auch zu dem Begriff des idealen Anpassungstypus als der vom mechanischen Standpunkte aus vorteilhaftesten Lösung eines dem Organismus gestellten mechanischen Problems und werden nach unseren bisherigen Untersuchungen sagen dürfen, daß bei den Katzen und Hyänen

der Ausbildungsgrad des Brechscherenapparates sich dem idealen Anpassungstypus, das ist der idealen Lösung des Problems, am meisten genähert hat (*Abel*, 1922). Ähnlich können wir auch den anderen vorhin aufgezählten Beispielen von fehlgeschlagener Anpassung ideale Anpassungstypen gegenüberstellen. So unter den Pflanzen die Anpassung zahlreicher Angiospermen an die Entomophilie, die in vielen extremen Fällen so weit geht, daß die Blüte an ganz bestimmte Insektenarten angepaßt sein kann. Dem bunose-lenodonten Zahnbau können wir die Mahlzähne der Pferde und Wiederkäuer gegenüberstellen, der „inadaptiven“ Reduktion der Seitenzehen bei den Anoplotheriiden den Gliedmaßenbau des Pferdes oder der Gazelle, welche Beispiele eines idealen Anpassungstypus an die schnellfüßige Bewegungsart in Grassteppen darstellen. „Die Körperform eines Meeradlers ist in der hochgradigen Abplattung des Körpers ein Beispiel für einen idealen Anpassungstypus unter den bodenbewohnenden Fischen, *Psettus sebae* ein idealer Anpassungstyp hochkörperiger Planktonfische. Unter den vielen Anpassungen, die wir bei lebenden und bei fossilen Formen auf einen hohen Grad der Spezialisierung gebracht finden, gibt es eine größere Anzahl, die wir als ideale Anpassungstypen bezeichnen können, weil sie den durch Aufenthaltsort und Bewegungsart bedingten mechanischen Anforderungen in weitestem Maße entsprechen und uns zeigen, wie das Ende einer Anpassungsreihe beschaffen sein muß, um allen Anforderungen des Lebens in einem bestimmten Milieu zu genügen. Viele lebende und viele fossile Formen aus den verschiedensten Stämmen haben auf getrennten Wegen ein und denselben idealen Anpassungstyp erreicht und ich brauche nur ein Beispiel herauszugreifen, um diesen konvergenten Weg zu kennzeichnen: Delphin—Haifisch—Ichthyosaurus. Die Torpedogestalt des Körpers in Verbindung mit der Stellung des Lokomotionsorgans am hinteren Körperende, die Ausbildung richtungshaltender Kielflossen und balancierender Brustflossen nebst einer Reihe weiterer durch gleichsinnige Anpassung bedingter Übereinstimmungen der Körperform findet sich bei allen drei Typen aus den Stämmen der Fische, Reptilien und Säugetiere wieder und wir können diesen Typ, der in mechanischer Hinsicht allen Anforderungen für einen zum schnellen Schwimmen bestimmten Körper entspricht, als einen idealen Anpassungstyp bezeichnen. Um weitere Beispiele zu nennen, verweise ich auf *Machairodus* und *Smilodon* (Fig. 25 d), den Idealtyp eines Raubtieres mit hoch spezialisiertem Reiß- und Brechgebiß, auf die Kegelschnauze von *Notoryctes*, ein Idealtyp der Schädelform eines maulwurfartigen Grabtieres.“ (*Abel*, 1912.)

Die Feststellung derartiger idealer Anpassungstypen ist methodisch von größter Bedeutung, da wir ja nach dem *Copeschen*

Gesetz wissen, daß von ihnen nicht mehr neue, an andere Lebensbedingungen angepaßte Stämme hervorgehen können, sondern sie vielmehr Endpunkte der stammesgeschichtlichen Entwicklung darstellen. Aber auch noch in anderer Beziehung ist die Erfassung dieses Begriffes von Wichtigkeit. Wir haben hier bisher nur von fehlgeschlagener und idealer Anpassung gesprochen. Es gibt aber auch zahlreiche Formen, die keiner dieser beiden Kategorien eingeordnet werden können, sondern die vielmehr auf dem Wege zu einer idealen Anpassung begriffen sind, ohne sie aber noch erreicht zu haben. Solche unfertige Anpassungen können wir durch den Vergleich mit dem idealen Anpassungstypus nicht nur als solche erkennen, sondern wir können von ihnen auch besser angepaßte Formen ableiten, ja sogar voraussagen, in welcher Richtung sie sich unter gleich bleibenden Lebensbedingungen in Hinkunft stammesgeschichtlich weiter entwickeln werden. Ein sehr schönes Beispiel hierfür bieten die Anpassungen des Fußskelettes bei den springenden bipeden Nagetieren. Bei *Alactaga* sind noch fünf Zehen vorhanden, jedoch die erste und fünfte schon reduziert, die Mittelfußknochen der zweiten bis vierten Zehe zu einem sogenannten Kanonenbein verschmolzen. Bei *Dipus* (Fig. 29 f) fehlt die erste Zehe schon vollständig, während von der fünften Zehe noch ein winziges Rudiment knapp unter dem Tarsus übriggeblieben ist. Die mittlere (dritte) Zehe ist nur halb so stark wie die beiden Seitenzehen (zweite und vierte) und nur wenig länger als diese. „Wir müssen daher die beiden Seitenzehen als die eigentlichen Sprungzehen betrachten.... Der Fuß von *Dipus* bildet keine abgeschlossene oder fertige Anpassung wie so viele andere. Bei weiterem Fortschreiten der Spezialisierung wird sich ein Anpassungstyp herausbilden, bei dem die Mittelzehe reduziert und die Funktion der Springzehen ausschließlich von der zweiten und vierten Zehe übernommen werden wird. Es klingt vielleicht merkwürdig, eine derartige Prophezeiung auszusprechen. Wir sind aber heute, wo wir die Geschichte der Anpassungen so vieler verschiedener Stämme kennen, imstande, einzelne Formen und Typen, die bestimmten älteren Stufen einer Anpassungsreihe entsprechen, als unfertige Typen anzusehen.“ (*Abel*, 1912.) Dies ist uns eben durch den Vergleich mit dem idealen Anpassungstypus ermöglicht. Ein ähnliches Beispiel führt *Abel* auch noch von den Greifzangenfüßen baumbewohnender Säugetiere an. „Wenn wir die noch wenig angepaßten Kletterfüße der arboricolen Beuteltaschen mit den hochspezialisierten Greifzangen von *Tarsipes* vergleichen, so zeigen uns die letzteren die Richtung der Anpassungssteigerung an und wenn wir nach dem idealen Greifzangentypus suchen, der das Ende dieser Entwicklung bilden könnte, so finden wir ihn in der Hand des Halbaffen *Perodicticus calaberensis*, in

welcher der zweite und dritte Finger in noch höherem Grade verkümmert sind als bei irgend einem lebenden Beutler mit Greifzangenfüßen.“

Aus derartigen Voraussagungen über die künftige Weiterentwicklung unfertiger Anpassungen erhellt schon klar und deutlich, daß die Entwicklung in ganz bestimmter Richtung vor sich geht. Man hat diese Tatsache vielfach als *Orthogenese* bezeichnet; ich halte es aber für zweckmäßig, diesen Begriff einzuschränken und schärfer zu präzisieren. In den beiden bisher besprochenen Fällen war ausdrücklich betont, die Voraussage würde dann eintreffen, wenn die Lebensbedingungen gleich bleiben. Dies ist ja gerade das Wesen der Anpassung, daß sie von bestimmten Lebensbedingungen abhängt und sich nach ihnen richtet. Wir haben es hier eben mit einer zweckmäßigen Reaktion auf die äußeren

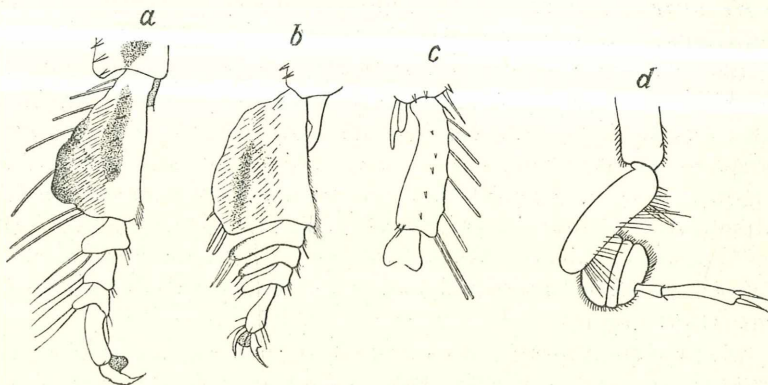


Fig. 26 a bis c = Vordertarsen von *Bembex*.

a = *vespiformis* ♂; b = *palmata* ♂; c = *integra* ♀ (nur erstes Glied); d = Vordertibie und Tarsus von *Dytiscus dimidiatus* ♂.

(a, b, c nach *Handlirsch*, d nach *Kolbe*.)

Faktoren zu tun. Es kann aber auch der Fall eintreten, daß die äußeren Faktoren zwar eine bestimmte Reaktion hervorrufen, die jedoch für den Bestand des Lebewesens ganz gleichgültig ist. Hier kann also von Zweckmäßigkeit nicht mehr die Rede sein, wohl aber von rein kausaler Auslösung durch äußere Ursachen.

Für diese Fälle hat *Handlirsch* (1915) den Begriff der *Atelie* eingeführt. Er betont dabei ausdrücklich, daß er „unter *Atelie* keineswegs etwas verstanden haben will, was keine Ursache hat, sondern nur, was keinen bestimmten Zweck hat“ und führt dafür zahlreiche Beispiele in bezug auf Form, Skulptur und Körperbau von den Insekten an. Ich will einige der von ihm vorgebrachten Fälle hier zitieren: „Wenn ich mitteile, daß die in Fig. 26 a, b abgebildeten Vorderbeine einer Insektengruppe angehören, welche im Sande gräbt, in dessen Tiefe sie ihre Nester anlegt, so wird

mancher sofort sagen, die prächtigen, oft schaufelförmigen Verbreiterungen der Tarsen seien Belege für „Anpassung“. Boshafterweise sind aber alle diese Bildungen nur bei den männlichen Individuen ausgebildet, welche sich an dem Nestbaue nicht beteiligen, während die fleißig grabenden Weibchen aller dieser Arten viel einfachere Vordertarsen besitzen, etwa wie sie in „Fig. 26 c“ dargestellt sind“. *Handlirsch* betrachtet also diesen Bau der Vorderbeine als zwecklos, weil sie nicht zum Graben verwendet werden. Er kann ja damit Recht haben; vielleicht wären hier aber noch eingehendere biologische Untersuchungen nötig, um festzustellen, ob diese Form der Beine nicht irgendeinem anderen Zweck angepaßt ist, z. B. zum Festhalten der Weibchen bei der Begattung, wie dies erwiesenermaßen beim Schwimmkäfer *Dytiscus* (Fig. 26 d) der Fall ist.

Handlirsch weist ferner darauf hin, daß die männlichen Kopulationsorgane vieler Insekten eine unglaubliche Mannigfaltigkeit der Form und Beborstung zeigen. „Der ‚Zweck‘ all dieser Unterschiede wird von den meisten Biologen wohl in einem Schutze gegen Bastardierung gesucht werden. Wenn wir aber die geographische Verbreitung und Lebensweise der Arten berücksichtigen, so zeigt sich, daß von den einzelnen natürlichen Verwandtschaftsgruppen, bei denen eine Kreuzung überhaupt möglich wäre, fast ausnahmslos nur je eine Art an einem Orte vorkommt, und wenn es deren je einmal zwei oder drei sind, so haben sie fast gleiche Genitalien.“

Er bespricht dann Formen und Farben, die vielfach als Schutzanpassung und Mimikry gedeutet wurden, es aber oft erwiesenermaßen gar nicht sind. „So finden wir z. B. unter den Wanzen die stabförmigen Berytiden, von denen die extremste Form (*tipularius*), welche in bezug auf Stabförmigkeit alle die berühmten Stabheuschrecken übertrifft, unter den grundständigen großen Blättern von *Verbascum* lebt, während eine der stabförmigen Raubwanzen (Emesiden) an den Wänden alter Häuser herumläuft, eine eminent stabförmige Hydrometride auf dem Spiegel ruhiger Wässer und eine stabförmige Nepide am Grunde dieser Wässer ihr Wesen treibt, letztere mitten unter ihren nicht stabförmigen nächsten Verwandten, die noch die ursprünglichere Form beibehalten haben.... Nach solchen trüben Erfahrungen werden wir auch kaum mehr an Mimikry denken, wenn uns irgendeine dieser Fulgoriden an einen bestimmten, eventuell sogar in derselben Gegend lebenden Schmetterling erinnert, weil uns die Untersuchung großer Sammlungen lehrt, daß gewisse Farbentöne und Zeichnungselemente oder gewisse Gestalten in bestimmten Gegenden besonders häufig sind oder selbst ausschließlich in einer Gegend auftreten, so daß wir geradezu von indischen, australischen, süd-

afrikanischen „Mustern“ sprechen können. Wir schließen in solchen Fällen auf eine in der Gegend liegende, vielleicht hochkomplizierte, vielleicht höchst einfache physikalische oder chemische Ursache, die uns noch unbekannt ist und daher vorläufig noch mit dem Namen „Genius loci Abel“ bezeichnet werden kann.“

Es mag sein, daß *Handlirsch* in der Verfechtung der Atelie etwas zu weit geht, und daß manche der von ihm als atelisch betrachteten Erscheinungen sich doch noch mit der Zeit bei genauerer Kenntnis der Lebensweise als zweckmäßige Anpassungen erweisen werden. Aber jedenfalls hat er damit Recht, daß er besonders betont hat, daß nicht jede Reaktion auf äußere Bedingungen auch einem besonderen Zweck dienen müsse und für solche Fälle ist an dem Begriff der Atelie festzuhalten.

Mit der Atelie hat *Handlirsch* noch einen anderen Begriff konfundiert, der sich allerdings damit berührt, den ich aber doch lieber getrennt halten möchte. Ich meine die *Hypertelie*. Diesen Begriff hat *Brunner* (1873) in die Literatur eingeführt und bringt dafür als erstes Beispiel die Eigenschaften der menschlichen Seele; diese sind nach ihm „zunächst Neugierde, dann philosophisches Denken und Handeln und schließlich jene edle Regung, welche *Plato* mit *Kalokagathie* bezeichnete. Man kann die ersten Anfänge dieser Erscheinung als vom Kampf ums Dasein ausgehend betrachten, allein die Encyklopädie des menschlichen Wissens und die gesamte Kunst schießen weit über dieses Ziel hinaus und wenn man hierin ein Naturgesetz erkennt, so muß man dasselbe als *Hypertelie* bezeichnen“. *Brunner* führt dann zahlreiche Beispiele aus der Tierwelt an, die aber zum Teil in das Gebiet der Atelie fallen, d. h. nicht mehr ein Übers-Ziel-Hinausschießen der ursprünglichen Zweckmäßigkeit darstellen, sondern überhaupt zwecklos sind. Besonders bezeichnend für den Begriff der *Hypertelie* scheinen mir aber die Beispiele, die *Brunner* zehn Jahre später gebracht hat. Er verweist dort auf die Blattähnlichkeit der Vorderflügel zahlreicher Heuschrecken, die vom Standpunkt der Schutzanpassungstheorie entschieden als zweckmäßig zu betrachten sind. Diese Ähnlichkeit geht aber bei gewissen Arten (z. B. *Pterochroza*) in allen feinsten Details viel weiter als im Dienste der Schutzanpassung nötig wäre, indem nicht nur das Geäder der Blätter, sondern sogar teilweise Vergilbung, Rostflecken und Raupenminen darauf nachgeahmt werden. Als zweites Beispiel bringt er die Larve der Gattung *Eurycorypha* (*Myrmecophana*), die bis in alle Details eine Ameise so täuschend nachahmt, daß das im Dienste der Schutzanpassung Notwendige bei weitem übertroffen wird. Es kann nun freilich die Frage aufgeworfen werden, ob nicht eine weitgehende Anpassung, die dem menschlichen Auge überflüssig erscheint, gegenüber den Feinden der Tiere, die vielleicht mit viel

besseren Sehorganen ausgestattet sind als der Mensch (Vögel!), nicht doch notwendig ist; „um die zu täuschen, bedarf es einer viel genaueren Nachahmung des Blattes in Farbe und Form, die bis ins allerkleinste Detail geht“ (*Karny*, 1914). Darüber hat also wohl noch die Beobachtung zu entscheiden. Aber jedenfalls wird durch die gewählten Beispiele klargelegt, was *Brunner* mit dem Begriff der Hypertelie bezeichnen wollte: er betonte, daß darunter „eine Überschwenglichkeit, ein weit über die Notwendigkeit hinausgehender Kraftaufwand zu verstehen ist“, indem „die Nachahmung anderer Formen auf eine Weise ausgebildet ist, welche durch die dabei auftretende Minutiösität weit über das Notwendige hinausgeht“.

Wir haben also nach dem bisher Gesagten folgende Begriffe auseinanderzuhalten: Wenn die Einwirkungen der äußeren Bedingungen irgendwelche Merkmale hervorrufen, die für den Bestand der Art gleichgültig sind, so sprechen wir von Atelie; sind sie unter den gegebenen Lebensbedingungen nützlich und zweckentsprechend, so haben wir es mit Anpassung (Eutelie) zu tun. Geht aber diese Anpassung weiter als notwendig wäre, so müssen wir das als Hypertelie bezeichnen. Das Wesen der Hypertelie (wenn es überhaupt eine gibt) ist also, daß der Bau zwar zweckentsprechend ist, aber über das für den angestrebten Zweck Nötige noch hinausgeht. Alle diese drei Fälle sind aber als Reaktionen des Organismus auf äußere Faktoren zu betrachten. Wenn sich diese äußeren Faktoren nicht ändern, sondern dauernd gleich bleiben, so wird demgemäß die Entwicklung in gerader Linie weiter verlaufen und dies können wir als Orthogenese im weiteren Sinne bezeichnen.

Ich möchte aber den Begriff der Orthogenese im engeren Sinne auf jene Fälle einschränken, in denen die Entwicklung nachweisbar durch die äußeren Faktoren nicht mehr beeinflusst wird, sondern lediglich nur auf Grund einer in inneren Faktoren gelegenen Notwendigkeit geradlinig weiterschreitet. Diese Art Orthogenese fällt dann aus dem Begriff der Anpassung vollständig heraus; sie wird oft Zweckloses, oft sogar direkt Zweckwidriges schaffen. Geht die Zweckwidrigkeit zu weit, so muß die betreffende Form aussterben und wir haben demgemäß in diesen Fällen von Orthogenese wieder deutliche Endpunkte der Entwicklung vor uns.

Die Tatsache der Orthogenese ergibt sich mit Selbstverständlichkeit aus dem Gesetz der progressiven Reduktion der Variabilität. Wenn eine Form lange Zeit hindurch an dieselben Lebensbedingungen angepaßt ist, so verliert sie allmählich ihre Variabilität, d. h. die Möglichkeit, Neues aus sich hervorzubringen. Sie wird sich daher in einer bestimmten Richtung immer weiter entwickeln und nament-

lich Organe, die ursprünglich im Dienste einer bestimmten Anpassung besonders ausgebildet worden waren, immer weiter ausbilden, bis deren Hypertrophie schließlich unzweckmäßig wird. Es ist freilich oft schwer, solche Fälle von Orthogenese tatsächlich als solche, d. h. als zwecklos oder zweckwidrig zu erweisen.

Betrachten wir beispielsweise das Gebiß gewisser Beuteltiere (vor allem der Multituberculaten, aber auch mancher Diprotodontier) (Fig. 27 *a, b*), so fällt uns auf, daß hier der letzte Prämolare des Unterkiefers außerordentlich stark entwickelt ist, während die vorausgehenden Zähne verkümmert zu sein pflegen. Man könnte sich leicht versucht fühlen, hierin eine zwecklose, rein orthogenetische

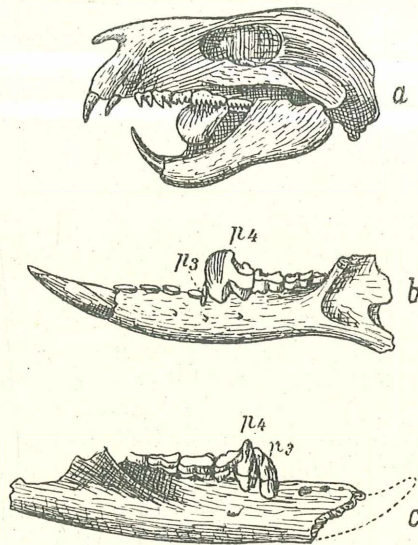


Fig. 27. Beutlergebisse.

a = Schädel von Ptilodus; *b* = Unterkiefer von Abderites; *c* = von Parabderites.

(Aus Abel.)

Hypertrophie zu erblicken. Dagegen spricht aber das Gebiß von Parabderites (Fig. 27 *c*), weil hier der dritte und vierte Prämolare zusammen vergrößert sind, was uns also zweifellos eine andere Spezialisationsrichtung, aber dasselbe mechanische Ergebnis darstellt. Hier kann also von Orthogenese (im engeren Sinne) nicht mehr die Rede sein, weil doch hier P_3 gleichfalls vergrößert ist, während er bei den anderen Formen der Rückbildung verfällt. Vielmehr haben wir es hier tatsächlich mit einem idealen Anpasstypus zu tun. „Eine Erklärung, die ... die Funktion des Ptilodusgebisses in durchaus befriedigender Weise enträtselt,

hat *J. W. Gidley* gegeben. Nach ihm war der große Prämolare des Unterkiefers von *Ptilodus* in vorzüglicher Weise geeignet, dickrindige Früchte zu zerschneiden oder das Fleisch von Steinfrüchten abzuschälen. Die freistehenden oberen Zähne waren bei dieser Freßart insofern von Wichtigkeit, als ihre Stellung sie dazu befähigen mußte, eine größere Frucht festzuhalten und ihr Entgleiten aus den Kiefern zu verhindern. Außerdem hält *Gidley* es für wahrscheinlich, daß die vorspringenden oberen Zähne dazu geeignet waren, kleinere Früchte oder Beeren von Zweigen abzureißen. Die Mahlzähne — im ganzen acht — übernahmen dann das weitere Zerkleinern und Zermahlen der Nahrung“ (*Abel*, 1912). Für *Abderites* gibt *Abel* (1914) an, daß der große Unterkieferzahn „die Aufgabe hat, Wurzeln zu zersägen, welche mit den fast horizontal vorstehenden unteren Schneidezähnen aufgehoben werden (*R. Lohr*, 1913)“.

Die riesigen Eckzähne von *Smilodon* (Fig. 25 d) könnten leicht die Meinung erwecken, daß die Kiefer überhaupt nicht so weit geöffnet werden konnten, daß diese Zähne normal hätten funktionieren können, und daß es sich in ihnen also um eine orthogenetische Hypertrophie handle, die zur Gebrauchsunfähigkeit dieser mächtigen Zähne geführt hätte. Darnach hätte das Tier von der fleischfressenden Lebensweise zum bloßen Blutsaugen übergehen müssen. Eine genaue Untersuchung der Muskelansätze und Gelenkflächen hat jedoch ergeben, daß der Unterkiefer so weit geöffnet werden konnte, daß er ungefähr senkrecht zur Längsachse des Kopfes stand. Wir haben also hier — wie bereits früher betont — einen idealen Anpassungstypus vor uns. Das Gebiß funktionierte hier derart, „daß der Unterkiefer zuerst weit nach unten und hinten aufgerissen wurde, worauf der Oberkiefer nach unten herabgeschlagen und dadurch die mächtigen oberen Hauer mit ihren messerscharfen Rändern tief in das Opfer eingeschlagen wurden“ (*Abel*, 1922).

Diese beiden Beispiele zeigen uns schon zur Genüge, wie vorsichtig wir bei der Analyse derartiger Fälle sein müssen. Trotzdem finden wir aber wohl auch Beispiele, in denen wir es sicherlich mit rein orthogenetischer, zweckwidriger Ausbildung gewisser Organe zu tun haben. Die Stoßzähne der ältesten Elefanten haben ihnen zweifellos zum Aufwühlen des Bodens bei der Nahrungssuche und später auch als Waffe im Kampfe gegen Feinde gute Dienste geleistet. Es kommt aber schließlich zu einer Hypertrophie, die sie zu all diesen Funktionen unfähig macht. „Beim Mammut sind die Zähne so stark gekrümmt, daß daraus mit Sicherheit hervorgeht, daß sie nicht mehr als Waffe gedient haben können. Besonders deutlich zeigt dies das Kolumbusmammut aus dem Plistocän Nordamerikas, bei dem sich die stark eingerollten riesigen

Zähne mit ihren Enden kreuzen“ (*Abel*, 1912). Ähnliches gilt wohl auch für die Hauer von *Babirusa*. Vielleicht haben wir eine ähnliche orthogenetische Hypertrophie auch in dem mächtigen, fast 4 m spannenden Geweih von *Megaceros* vor uns. Bei *Mesoplonodon layardi* waren die Unterkieferzähne so weit ausgebildet, daß sie sich über dem Oberkiefer kreuzten und die Schnauze daher höchstens 2 bis 3 cm weit maximal geöffnet werden konnte.

Bei grasbewohnenden Orthopteren (besonders Acridiern) können wir sehr häufig eine extreme Streckung des Körpers im Dienste der Schutzanpassung feststellen; an dieser nehmen aber auch die männlichen Genitalien teil, obwohl das für den Zweck der schützenden Ähnlichkeit ganz belanglos ist, da sie ja ohnehin von den Flugorganen bedeckt und daher in der Ruhelage nicht sichtbar sind. — *Salfeld* hat ferner darauf aufmerksam gemacht, daß gewisse Spezialisierungen im Laufe der Phylogenese der Ammonitenschalen nicht durch äußere Ursachen erklärt werden können, sondern auf eine innere Entwicklungstendenz zurückgeführt werden müssen, wodurch sie dann also auch ins Gebiet der Orthogenese fallen. „Theoretisch könnte die Ammonoideenschale noch ganz andere Abänderungen erfahren. Für die Formbeschränkung und Formmöglichkeit, sowie für die sich immer wiederholende Herausbildung der gleichen Charaktere (Iteration und Konvergenz) müssen wir bestimmte endogene Faktoren verantwortlich machen. Durch den Einfluß der Umwelt sind sie nicht erklärbar. Des weiteren habe ich nachgewiesen“, fährt *Salfeld* fort, „daß im Jura und der Kreide der Innenlobus zwar der Sitz der primitivsten Charaktere ist, aber in den verschiedensten Entwicklungsreihen der Ammonoideen zu den verschiedensten Zeiten von der ursprünglichen Zweispitzigkeit zur Dreispitzigkeit übergeht. Auch hierfür ist ein allen Ammonoideen zukommender bestimmter, endogener Anlagenkomplex verantwortlich zu machen, der bei der Weiterentwicklung nur eine ganz bestimmte Formmöglichkeit zuläßt.“

Die angeführten Beispiele werden genügen, um zu zeigen, was ich unter Orthogenese verstanden wissen will: die Entwicklung, die lediglich durch innere Faktoren bedingt und von den äußeren unabhängig ist. Sie tritt im allgemeinen nur bei alternden Stämmen auf, die ihre phylogenetischen Entwicklungsmöglichkeiten erschöpft haben und nicht mehr anpassungsfähig sind.

Nachdem wir nun die Endpunkte der stammesgeschichtlichen Entwicklung kennen gelernt haben, ist es uns möglich, auch an die Hauptaufgabe der phylogenetischen Methodik, an die

5. Ermittlung der Entwicklungslinien zu schreiten, die schließlich zu diesen Endpunkten führen. Wenn wir an dieses Problem

herantreten, ist es zweckmäßig, an das im palaeontologischen Teile über den Elefantenstammbaum Gesagte anzuknüpfen. Ich habe dort darauf hingewiesen, daß wir über den tatsächlichen Verlauf der Stammeslinien überhaupt nichts wüßten, wenn uns beispielsweise nur *Palaeomastodon*, *Tetrabelodon productum*, *Mastodon borsoni* und *Elephas primigenius* bekannt wären. Tatsächlich können wir keine der genannten Arten von einer der anderen ableiten. Bei *Palaeomastodon* sind die Stoßzähne des Unterkiefers ganz flachgedrückt, was sicher kein ursprüngliches Merkmal, sondern eine höhere Spezialisierung bedeutet; bei *Tetrabelodon* sind sie dagegen in dieser Hinsicht ursprünglicher, da sie noch einen ovalen bis runden Querschnitt besitzen, während die bedeutendere Länge der Stoßzähne hier eine Weiterentwicklung gegenüber *Palaeomastodon* darstellt. Andererseits zeigen die Backenzähne der vier genannten Formen ganz verschiedene Typen, die sich nicht aufeinander, sondern nur auf eine gemeinsame Stammform zurückführen lassen. Wir haben also hier den Fall vor uns, daß bei verschiedenen Formen Spezialisierungen in verschiedener Richtung festzustellen sind. Wir dürfen dann solche Formen nicht in direkte genetische Verbindung miteinander setzen, sondern sind genötigt, andere Verbindungsglieder zwischen ihnen anzunehmen. Besonders deutlich ist dies in dem Falle *Palaeomastodon-Tetrabelodon*, wo das einmal die Stoßzahnform (im Querschnitt) spezialisiert, die Länge primitiv, das andere Mal umgekehrt die Form primitiv, die Länge spezialisiert ist. In allen solchen Fällen, wo bei der einen Species das eine Merkmal ursprünglich, das andere hochentwickelt ist, während bei der anderen Species das Umgekehrte der Fall ist, sprechen wir von

Spezialisationskreuzungen. Wann immer wir zwischen zwei Formen Spezialisationskreuzungen feststellen können, ist es damit stets sicher erwiesen, daß die beiden Formen miteinander nicht in direkten genetischen Zusammenhang gebracht werden dürfen. Wir müssen vielmehr dann stets annehmen, daß beide Formen voneinander unabhängig aus einer gemeinsamen Stammform hervorgegangen sind, welche sich noch in bezug auf beide Merkmale primitiv verhalten hat. Besonders wertvoll für die phylogenetische Forschung sind jene Fälle, in denen es uns möglich ist, die Existenz der Spezialisationskreuzungen auch causal zu erklären. Sehr oft verhält sich die Sache nämlich so, daß die ursprünglichen Ahnenformen, die sich in jeder Hinsicht primitiv verhielten, noch nicht gut an ihre Lebensbedingungen angepaßt waren und daß eine Vervollkommenung der Anpassung dann eine Spezialisierung entweder in der einen oder in der anderen Richtung naturnotwendig herbeiführte. Die Viviparität der Säugetiere war sicherlich ein Fortschritt gegenüber ihren oviparen Reptilahn.

Aber bei den ältesten Säugetieren wurden die Jungen immerhin noch in einem sehr primitiven Zustand geboren und waren damit zweifellos vielen Gefahren ausgesetzt. Eine Vervollkommnung der Anpassung konnte nun entweder in der Weise vor sich gehen, daß die hilflosen Jungen vom Muttertier in einer Hautduplikatur geborgen wurden, oder daß sie länger im Mutterleib verblieben. Der eine Weg wurde von den Beuteltieren eingeschlagen und führte zur Ausbildung des Beutels und der Beutelknochen; der andere Weg war den Placentalsäugetern nur durch weitere¹⁾ Ausbildung der Placenta und Erweiterung des Beckenausganges ermöglicht. So begreifen wir also, daß die Ausbildung des Beutels einerseits, die der Placenta unter gleichzeitiger Erweiterung des Beckenausganges andererseits zwei divergierende Spezialisationsrichtungen darstellen, von denen entweder die eine oder die andere weiter ausgebildet wurde. Während die in beiderlei Hinsicht primitiven Ahnen frühzeitig ausstarben, treffen wir bei den Deszendenten die zwischen Beutlern und Placentaliern herrschende Spezialisationskreuzung: bei den einen Spezialisierung in bezug auf die Ausbildung des Beutels bei gleichzeitig primitiv bleibendem Beckenausgang, bei den anderen das Umgekehrte.

Auf einen analogen, sehr instruktiven Fall hat *Martini* hingewiesen. Nach ihm sind die Flöhe (Puliciden) von staphylinidenartigen Käfern, also Insekten mit verhältnismäßig langen Fühlern, abzuleiten. Bei den Flöhen sind die Fühler „vollständig in den Fühlergruben verborgen und sehr gekürzt, zweifellos eine unmittelbare Anpassung an die Bewegungsnotwendigkeit im Pelz oder Gefieder; ähnliche Vorgänge finden sich auch bei Läusen und Mallophagen“. Nun gibt es Flöhe, die ein sogenanntes „Caput fractum“, d. h. eine Kopfkapsel mit einem Gelenk auf der Rückseite in der Nähe des Fühlergrundes, besitzen und sich dadurch von ihrer hypothetischen Stammform, bei der zweifellos so ein Gelenk noch nicht vorhanden sein konnte, als wesentlich höher spezialisiert erweisen. Diejenigen Flöhe aber, die kein Caput fractum aufweisen, haben die Fühler in weitgehendstem Maße reduziert, also auch wieder eine vorgeschrittene Spezialisierung. Wir haben hier somit zwei divergierende Spezialisationsrichtungen: einerseits die Ausbildung eines Caput fractum, andererseits die Verkürzung der Fühler. In beiden Richtungen finden wir als Endresultat das vollkommene Verborgensein der Fühler, das — wie soeben dargelegt — eine Anpassung an die Lebensweise darstellt. Das Caput fractum „ist weiter nichts als das Extrem in der Anordnung von Fühlern und Fühlergruben. Die Fühler finden in

¹⁾ Wie schon im ontogenetischen Teile erwähnt, finden sich einfache placentaähnliche Bildungen auch bei gewissen Beutlern (*Phascolarctos*, *Perameles*).

den Fühlergruben dadurch Platz, daß ihr Ursprung gegen die Mittellinie oder was dasselbe ist, gegen den Rücken hin verschoben werden und gleichzeitig die Fühlergeißel verkürzt wird. Wo dieselbe ziemlich lang blieb, mußte der Verschiebungsprozeß am weitesten gehen, und die Folge war, daß sich die Fühlergruben von beiden Seiten in der Mittellinie berührten und ein *Caput fractum* erzeugten. Daß die nebenbei gewonnene Elastizität des Buges Vorteil bieten mag, läßt sich denken. Da aber die Verlagerung des Fühlergrundes gegen den Rücken in der Richtung der Entwicklung des Flohtypus überhaupt liegt, ist. . die wenigst entwickelte Fühlergrube als monophyletisch primitiv aufzufassen.

Dazu werden Formen, die es gerade in Rücksicht auf die Fühlerverkürzung besonders weit gebracht haben, also in dieser Richtung hoch spezialisiert sind, nicht zur Bildung eines *Caput fractum* neigen. Dieses gegenseitige Verhältnis zweier Spezialisierungsprozesse ist ein lehrreiches Beispiel für zweifellos weit verbreitete Dinge, die aber nicht immer so einfach zu übersehen sind.“

Derartige Erwägungen machen es uns begreiflich, daß wir in sehr vielen Fällen auf Spezialisationskreuzungen stoßen und die in jeder Hinsicht primitiven Ahnen meist erloschen sind, weil sie eben nicht so gut angepaßt waren wie ihre in der einen oder anderen Richtung spezialisierten Deszendenten. So erweisen sich denn auch alle heute lebenden Formen, die in der ersten Epoche der Deszendenzlehre als besonders primitiv an die Wurzel größerer Gruppen gestellt worden waren, bei näherem Zusehen doch wieder in mancher Hinsicht hoch spezialisiert, so daß sie keinesfalls als die direkten Ahnenformen betrachtet werden dürfen. Der berühmte *Amphioxus* (*Branchiostoma*) ist tatsächlich durch viele Merkmale als relativ ursprüngliche Form unter den Chordoniern ausgezeichnet, kann aber trotzdem keinesfalls die direkte Ahnenform der Wirbeltiere darstellen, da namentlich die weitgehende Asymmetrie der Körpersegmentierung und die asymmetrische Lage gewisser Organe (Riechgrube usw.) sicherlich eine sekundäre Spezialisierung darstellen. Dagegen sind die persistierende Chorda, die mangelnde Kopfbildung, der Bau des Blutgefäßsystems und entsprechend der *Ptychopterygiumtheorie* auch der Mangel von paarigen Extremitäten, an deren statt eine Metapleuralfalte vorhanden ist, als primitive Merkmale aufzufassen.

Ebenso sind auch die sogenannten „Urinsekten“ in mancher Hinsicht weitgehend spezialisiert: die Proturen vor allem durch den Verlust der Fühler, die Apterygoten durch den Bau der Mundteile usw. Unter den Pterygoten erweist sich als eine der primitivsten rezenten Formen die eigenartige Gattung *Grylloblatta*; aber auch bei ihr finden wir vorgeschrittene sekundäre Spezialisierungen, namentlich in dem Verlust der Flügel und in der Asymmetrie der

♂ Genitalien. Die Heuschreckengattung *Tympanophora* ist zweifellos die relativ ursprünglichste rezente Laubheuschrecke und schließt sich im Bau des Geäders direkt an die carbonischen *Caloneuriden* an; doch ist die Ausbildung eines mächtigen Zirpapparates beim ♂ und die Reduktion der Flugorgane beim ♀ eine weitgehende einseitige Spezialisierung.

Besonders interessant sind in dieser Hinsicht die Monotremen, die am Anfang des Systems der rezenten Säugetiere stehen und sich im Bau des Gebisses an die mesozoischen Multituberkulaten anschließen. Sie weisen zahlreiche primitive Merkmale auf, nämlich außer der Form der Zähne noch die folgenden: Besitz eines Eizahnes bei *Echidna*, freies Coracoid, Scapula ohne Crista (bei *Ornithorhynchus*), sehr primitiver Bau der Weichteile der Vorderextremität, Lage von Radius und Ulna, Anatomie des Herzens, Anordnung der einzelnen Abschnitte des furchenlosen Gehirnes, das Venensystem, der außerordentlich primitive, noch ganz an Reptilien erinnernde Bau der Vorderarmarterie, Beschaffenheit des Kehlkopfes, Geschlechtsapparat, das ringförmige Tympanicum und der noch auffallend an die Columella der Reptilien erinnernde Stapes, der Bau des äußeren Gehörganges, Bau der Milchdrüsen, die Oviparität, das primitive Marsupium, die niedrige Körpertemperatur, das Vorhandensein von Parietale mediale und laterale, die Form des Opisthoticums, die auffallend lange Symphyse zwischen Ischium und Pubis. Diesen primitiven Merkmalen stehen aber auch wieder zahlreiche sekundäre Spezialisierungen gegenüber, nämlich: Verlust des Gebisses, Reduktion der Kiefer, enge Mundspalte, Ausbildung eines Hornschnabels, Hornzähne im hinteren Drittel der Zunge bei *Ornithorhynchus*, Bau der Zunge bei *Echidna*, Ausbildung von zahlreichen feinen Tastorganen am Schnabel von *Ornithorhynchus*, die vom Trigeminus innerviert werden, Verlust der Magendrüsen, Mehrschichtigkeit des Magenepithels, die Größe des Gehirnes, Vorhandensein von Schenkel (Knie)drüsen, Ausbildung eines tibialen Sesambeines, Besitz von Grabkrallen, ferner speziell bei *Ornithorhynchus* eine Anzahl von Merkmalen, die als Anpassung an die aquatische Lebensweise zu deuten sind, wie die Ausbildung von Schwimmhäuten, Rückbildung des äußeren Ohres, des Geruchsorgans und des Marsupiums. Die Gegenüberstellung aller dieser Merkmale zeigt uns deutlich, daß die Monotremen keineswegs die Ahnen der übrigen Säuger darstellen, sondern daß sie vielmehr als weitgehend spezialisierte Abkömmlinge der ältesten Säugerahnen anzusehen sind.

Ebenso können auch die *Crossopterygier* — wie bereits im palaeontologischen Teile erwähnt — nicht als die direkten Ahnen der Landwirbeltiere angesehen werden; denn ihre Familie der *Holoptychiden*, die hinsichtlich des Flossenbaues am primitivsten sind, be-

sitzen schon sehr komplizierte (dendrodonte) Zähne, wie wir sie erst bei den jüngeren Stegocephalen antreffen; bei den Osteolepiden sind die Zähne dagegen nur an der Basis gefaltet, die Flossen aber höher spezialisiert. Demgemäß können wir auch keine dieser beiden Familien von der anderen ableiten, sondern nur beide von gemeinsamen Vorfahren.

Ähnliche Beispiele treffen wir immer wieder in allen möglichen Gruppen. Es sei hier nur noch auf die orthopoden Dinosaurier (Ornithischier) verwiesen. Wir haben hier bipede bodenbewohnende Formen wie *Iguanodon* und andererseits sekundär arborikole wie *Hypsilophodon*. Aus dem Vergleich beider Typen ergibt sich aber „mit voller Klarheit, daß *Hypsilophodon* einer von *Iguanodon* vollkommen verschiedenen Entwicklungsreihe der Ornithischier angehört; es kann nicht sein Vorfahre sein, da ja bei ihm der vierte und fünfte Finger rudimentär geworden sind, und es kann auch nicht sein Nachkomme sein, da die drei funktionellen Finger viel einfacher und primitiver als bei *Iguanodon* gebaut sind“ (*Abel*, 1922).

Wir sehen eben immer und immer wieder, daß die eine Form oder Gruppe in der einen, eine andere in der anderen Richtung höher spezialisiert ist, daß bei der einen das eine Organ, bei der andern ein anderes auf höherer Entwicklungsstufe steht. Wenn wir die Entwicklungsstadien studieren, die von den verschiedenen Organen zu irgendeiner Zeitepoche erreicht werden, so werden wir demgemäß „finden, daß dieselben verschiedenwertig sind. Einige sind unverkennbar weiter vorgeschritten als die andern. Korrespondierende Entwicklungsstadien der verschiedenen Organe..

fallen keineswegs auch in der Zeit zusammen. Umgekehrt werden wir finden, daß in jeder beliebigen geologischen Epoche ein Organ oder eine Organgruppe eine viel höhere Entwicklungsstufe erreicht hat als andere“ (*Arber* und *Parkin*). Dies ergibt sich mit Selbstverständlichkeit aus der Tatsache der Spezialisationskreuzungen. Daraus ein besonderes „Gesetz korrespondierender Entwicklungsstadien“ zu machen, erscheint mir überflüssig.

A h n e n r e i h e n, S t u f e n r e i h e n, A n p a s s u n g s r e i h e n. Nur in wenigen Fällen ist unsere Kenntnis schon so weit vorgeschritten, daß wir die uns bekannten Formen in direkten Ahnenreihen miteinander verbinden können, wie z. B. beim Elefantenstammbaum (Fig. 15), beim Pferdestammbaum usw. Überall dort, wo sich aber Spezialisationskreuzungen konstatieren lassen, dürfen wir dagegen keine direkte genetische Verbindung annehmen, wie aus dem vorstehenden hervorgeht. *Abel* hat in dieser Richtung das Gebiß der alttertiären Nashörner Europas einer eingehenden kritischen Studie unterworfen. Es hat sich dabei gezeigt, daß das mitteleocäne *Prohyracodon orientale* in bezug

auf alle untersuchten Merkmale die primitivste Form darstellt; der gleichfalls mitteleocäne *Hyrachyus agrarius* ist demgegenüber in bezug auf die Crista der Molaren höher spezialisiert. Verfolgen wir nun die oligocänen Formen, so ist hier *Meninatherium telleri* in bezug auf den Kronenumriß des vierten Prämolaren, *Epiaceratherium bolcense* in bezug auf das Antecrochet der Molaren, *Praeaceratherium filholi* in bezug auf die Richtung des Protoloph und Metaloph im vierten Prämolaren höher spezialisiert, in den übrigen Merkmalen primitiv. Nun folgt *Praeaceratherium minus*, das außer dem bei *Pr. filholi* höher entwickelten Merkmal auch noch in bezug auf den Kronenumriß des vierten Prämolaren und in bezug auf das Basalband an der Innenwand der Molaren eine höhere Entwicklungsstufe darstellt. *Protaceratherium cadibonense* verhält sich nur mehr in bezug auf die Neigung des Ectolophs nach innen und in bezug auf das Basalband an der Innenwand der Prämolaren primitiv, in allen anderen verglichenen Merkmalen dagegen spezialisiert. *Protaceratherium minutum* und *Aceratherium lemanense* sind dagegen schon in allen der Untersuchung unterzogenen Charakteren höher entwickelt. Daraus ergibt sich, daß wir hier eine direkte Ahnenreihe nur von *Prohyracodon* über *Praeaceratherium* und *Protaceratherium* zu *Aceratherium* ziehen dürfen, während *Hyrachyus*, *Meninatherium* und *Epiaceratherium* dieser Reihe gegenüber deutliche Spezialisationskreuzungen aufweisen. Diese Gattungen stellen also zwar primitivere Stufen der Nashornentwicklung dar, liegen aber nicht in der Ahnenreihe selbst, sondern müssen als Seitenzweige derselben betrachtet werden.

Wären uns nur die Seitenzweige bekannt, so dürften wir sie nicht zu einer Ahnenreihe verbinden, sondern könnten die gemeinsame Stammform (*Prohyracodon*) nur theoretisch erschließen. Wir dürften demgemäß nur von einer Stufenreihe sprechen, nicht von einer Ahnenreihe. Diese Begriffe müssen stets streng auseinandergehalten werden, wir müssen uns aber gleichzeitig stets vor Augen halten, daß die Stufenreihen der phylogenetischen Forschung sehr wichtige Anhaltspunkte zur Ermittlung der wirklichen Ahnenreihen liefern. Wir müssen dabei stets daran festhalten, „relativ ursprüngliche“ und „relativ hochstehende“ Formen zu unterscheiden. Obwohl *Hyrachyus*, *Meninatherium* und *Epiaceratherium* nicht als die direkten Vorfahren von *Protaceratherium* und *Aceratherium* in Betracht kommen können, weil sie in anderen Merkmalen höher entwickelt sind, müssen sie doch ihnen gegenüber als relativ ursprünglich betrachtet werden, weil bei ihnen die Spezialisierung nur in je einem Merkmal eingetreten ist, bei jenen hochstehenden Formen dagegen in allen oder den meisten.

Wenn wir versuchen, über die stammesgeschichtliche Ableitung der Fledermäuse ins klare zu kommen, so drängt sich uns

vor allem die Frage auf, wie der Fledermausflügel entstanden sein mag. Die uns bekannten Fledermäuse geben uns darüber keinen Aufschluß, weil sie alle ausnahmslos in dieser Richtung schon hoch entwickelt sind. Aber eines ist uns von vornherein klar, daß nämlich der Fledermausflügel zweifellos als eine Anpassung an die Fortbewegung in der Luft entstanden sein muß. Wir werden nun alle Säugetiere, bei denen sich die Weiterentwicklung in der Richtung einer derartigen Anpassung bewegte, einer vergleichenden Betrachtung unterziehen. So erhalten wir dann eine Kette von Anpassungsstufen an die Fallschirmbewegung, „die mit dem Eichhörnchen beginnt, über einen Halbaffen (*Propithecus*) zu dem Satansaffen (*Pithecia*) fortschreitet, zu den Fallschirmbentlern (*Acrobates*, *Petauroides*, *Petaurus*) hinüberführt, sich in den Nagetieren (*Pteromys*, *Sciuropterus*, *Anomalurus*) fortsetzt und mit *Galeopithecus* endet. Diese Reihe kann keineswegs als Stammesreihe betrachtet werden, da wir ja sehen, daß Angehörige der verschiedensten Säugetierordnungen, ja selbst Unterklassen (Beutler; Placentalier: Nager, Halbaffen, Affen, *Galeopitheciden*) auf verschiedenen Stufen dieser Reihe stehen“ (*Abel*, 1912). Wir haben also lediglich eine Reihe vor uns, in der die Ausbildung eines einzelnen Organs auf verschieden hohen Stufen der Anpassung steht. Wir können kein Glied der Reihe phylogenetisch von den vorausgehenden ableiten, wohl aber müssen wir annehmen, daß jedes Glied in seiner Stammesgeschichte Stadien durchgemacht hat, die in bezug auf die Ausbildung dieses einen Organs den vorausgehenden Gliedern ähnlich waren, während es sich natürlich in bezug auf alle übrigen Merkmale (die Gruppencharaktere usw.) davon wesentlich unterscheiden mußte. Eine ähnliche Reihe müssen auch Fledermäuse durchgemacht haben, nur mit dem Unterschied, daß bei ihnen gleichzeitig auch eine allmähliche Verlängerung der Finger und Mitbeteiligung des *Chiropatagium*s an der Flugfunktion eintrat. In phylogenetischer Hinsicht haben wir also das Ergebnis zu verzeichnen, daß wir zwar die wirklichen Ahnen der Fledermäuse damit noch nicht kennen gelernt haben, daß wir aber eine Vorstellung davon bekommen haben, wie sich der Fledermausflügel allmählich aus dem normalen Vorderbein der übrigen Säugetiere zunächst durch Ausbildung einer Hautfalte und dann eines Fallschirmes herausgebildet hat.

So hat sich das Studium der Phylogenie einzelner Organe an der Hand von Anpassungsreihen für die stammesgeschichtliche Forschung als sehr fruchtbar erwiesen, wobei aber allerdings immer daran festzuhalten ist, daß die dabei in Betracht kommenden Formen nicht wirklich durch direkte Abstammung miteinander verknüpft sind, sondern daß sie uns nur darüber Aufschluß geben, wie sich das eine betreffende Organ im Laufe der Phylogenie all-

mählich weitergebildet hat. Einige Beispiele mögen das hier noch näher erläutern.

Besonders das Studium des Spaltöffnungsapparates durch *Porsch* (1905) hat in dieser Hinsicht glänzende Ergebnisse geliefert. Es drängt sich ja unwillkürlich die Frage auf, wie der so regelmäßig und kompliziert gebaute Apparat der höheren Blütenpflanzen stammesgeschichtlich aus einfachen, gleichwertigen Epidermiszellen entstanden sein mag. Zur Lösung dieses Problems stehen uns natürlich nirgends wirkliche Ahnenreihen, sondern stets nur Anpassungsreihen zur Verfügung. Nach *Porsch* „haben wir als ältesten Schritt zur Ausbildung des Spaltöffnungsapparates das Auftreten von zwischen beliebig vielen, unmittelbar aneinander grenzenden Epidermiszellen eingeschalteten und diese zunächst nicht vollständig trennenden Intercellularräumen aufzufassen“. Solche, allerdings schon immer von zwei Schließzellen begrenzte Intercellularräume finden wir bei *Sphagnum* (Fig. 18 a), die nach *Porsch* einen auf einem ursprünglichen Zustand stehen gebliebenen Apparat darstellen¹⁾. Der Autor betont dabei ausdrücklich, daß er „mit der Auffassung des Spaltöffnungsapparates von *Sphagnum* als eines ursprünglichen Zustandes keineswegs dasselbe von der systematischen Stellung der Familie gesagt haben wollte“. „Bei den feuchten Existenzbedingungen, unter denen die Torfmoose vegetieren, erscheint es begreiflich, daß der Sporophyt mit einem auf einer ursprünglichen Stufe stehenden Spaltöffnungsapparat als Transspirationsregulator sein Auskommen finden konnte. Die Zweizelligkeit des Apparates wurde hierbei noch vor Trennung der ‚Urschließzellen‘ erworben.“ So konnte also dieser Apparat gerade bei den Sphagnaceen auf einer relativ ursprünglichen Stufe stehen bleiben, während die Familie in anderen Merkmalen sich weiter spezialisiert hat. *Porsch* nimmt mit seiner Auffassung ausdrücklich gegen *Haberlandt* Stellung, der mit großem Nachdruck die Annahme verfochten hat, daß es sich hier um reduzierte Spaltöffnungen handle¹⁾. Innerhalb der Moose können wir dann die ganze Anpassungsreihe bis zu einer Stufe verfolgen, die bei den Pteridophyten ausgebildet ist und in weiterer Vervollendung bei den durch sekundäre Anpassungen nicht veränderten Spaltöffnungen der Angiospermen herrschend wurde. So „besitzt das Sporogon von *Anthoceros* nicht nur echte zweizellige Stomata, sondern der feinere Bau derselben stellt auch den Höhepunkt der Organisation des Spaltöffnungsapparates im Gesamtgebiete der Bryophyten dar“. Selbst unter den Angiospermen, die weitgehend durch sekundäre Anpassungen verändert wurden, finden wir einen

¹⁾ Neuerdings betrachtet *Kuhlbrodt* diese von *Porsch* als primitiv aufgefaßten Typen allerdings wieder als „regressive Fehlbildungen“.

entsprechenden Typus wenigstens noch ontogenetisch ausgeprägt (Fig. 18 b). Dieser „Pteridophytentypus“ bedeutet eine Vorstufe zu den beiden Extremen: Gymnospermentypus und Normaltypus der höheren Pflanzen. „Die Abänderung des Normaltypus bewegt sich extrem nach zwei Richtungen und zwar im Sinne weitgehender xerophytischer und hygrophiler Anpassung.“ Schon bei xerophytisch angepaßten Pteridophyten tritt nicht nur im histologischen Gesamtbau, sondern auch in der Ausbildung des Lignins der direkte Vorläufer des Gymnospermentypus auf. Dieser ist als Umformungsprodukt des Pteridophytentypus im Sinne einer Anpassung an Trockenheit aufzufassen. Auch der Spaltöffnungstypus der relativ ursprünglichsten Angiospermen (*Casuarina* Fig. 18 c) „zeigt in vollem Einklange mit der aus dem sonstigen Bau dieser Gattung folgenden Verwandtschaft derselben mit den *Gymnospermen* in seinem gesamten morphologischen Grundplan alle charakteristischen Merkmale des *Gymnospermentypus*, unterscheidet sich jedoch von diesem durch zwei Merkmale, welche in der speziellen Art ihrer Ausbildung und Kombination mit den übrigen Merkmalen nur ihn charakterisieren, ist also der klare Ausdruck sowohl der ehemaligen Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung mit den *Gymnospermen*, als ihrer gegenwärtigen selbständigen Stellung innerhalb der *Angiospermen*“. Auch über die Entwicklung der weiteren Anpassungstypen innerhalb der Angiospermen sind wir vielfach durch Anpassungsreihen gut unterrichtet. So ist beispielsweise bei *Acacia* der Sprung von der Laubblattspreite zum Phyllodium auffallend groß und fehlt uns hier jedes vermittelnde Zwischenstadium im Laufe der Ontogenie. Dagegen können wir ohne weiteres die im Bau der Stomata der Achse bei *Cytisus* (Fig. 19 d), *Spartium* und *Genista* „verwirklichten Bautypen als phylogenetische Vorläufer des im Phyllodium von *Acacia* fertig vorliegenden Endstadiums betrachten. Wir können dies um so mehr, als auch bei *Acacia* der gesamte Querschnittsumriß der Schließzellen sowohl in der Gestalt und der Richtung der mächtig geförderten Vorhofleisten als in der starken Verkürzung der Innenwand eine Wiederholung und Steigerung des Bautypus der früheren Arten darstellt“. Auch hier handelt es sich natürlich wiederum nur um eine Anpassungsreihe, nicht um eine direkte Ahnenreihe. Aber doch sind die daraus gewonnenen Resultate phylogenetisch sehr wertvoll.

In ähnlicher Weise hat *Porsch* (1914) auch die Entstehung der typischen Septalnektarien der Monocotylen an der Hand einer derartigen Anpassungsreihe erläutert. Wir finden bei der Dicotylen-gattung *Caltha* unter den Polycarpicae (*Ranales*) Honigdrüsen in Form zweier flacher Vertiefungen zu beiden Seiten jedes aus einem Fruchtblatte bestehenden Fruchtknotens. „Das Nektarium von

Caltha palustris ist bis heute dauernd auf dem Stadium stehen geblieben, das bei den Monokotylen durch Verwachsung mehrerer einblättriger Fruchtknoten zum Septalnektarium führen müßte. Stellen wir uns die freien Fruchtknoten der *Caltha*-Blüte mit ihren seitlichen Oberflächennektarien miteinander verwachsen vor, so haben wir eine Dicotyle mit Septalnektarien vor uns.“ Das Verständnis dieser Weiterentwicklung „erschließt uns die Gattung *Tofieldia*. *Tofieldia palustris* stellt uns das phylogenetisch ältere Stadium dar. Hier scheidet nämlich noch die ganze Oberfläche des Fruchtknotens Honig ab. Bei *Tofieldia calyculata* hingegen erscheint die Honigabscheidung schon auf die hier meist noch vollkommen freien Wandfurchen beschränkt. Ausnahmsweise tritt schon hier gelegentlich teilweise Verwachsung zweier benachbarter Fruchtblätter auf. Und dieser so unscheinbare Vorgang bedeutet den ersten Entscheidungsschritt vom ursprünglich außen gelegenen Nektarium zum inneren Septalnektarium“. Dieses finden wir dann in typischer Ausbildung im Gesamtbereiche der Liliifloren, aber auch bei den Musaceen und anderen Scitamineen, wo der Honig bekanntlich in den durch Verwachsung der Fruchtblätter gebildeten Scheidewänden, den Septen, des Fruchtknotens ausgeschieden wird. Damit ist also ein wichtiger Schritt zur Erkenntnis der phylogenetischen Herkunft der Monocotylen aus einem den Polycarpicae nahestehenden Verwandtschaftskreise getan, wenn uns auch die wirklichen Ahnenformen damit noch nicht gegeben sind.

Namentlich bei der Erforschung der Phylogenie der höheren Kategorien ist eine derartige Zusammenstellung von Anpassungsreihen meist der einzig mögliche Weg, der uns überhaupt zu einem Ergebnis führen kann. Ordnen wir beispielsweise all die verschiedenen Sehorgane im Tierreich vom einfachen Pigmentfleck der niedersten Typen bis zum inversen Blasenauge einerseits und zum Facettenauge andererseits in Form solcher Anpassungsreihen an, so erhalten wir zwar bunt zusammengewürfelte Reihen, in denen Vertreter der verschiedensten Kreise und Klassen miteinander abwechseln. Diese Reihen sagen uns demgemäß noch gar nichts über die wirklichen Ahnen der höheren Wirbeltiere einerseits und der Insekten andererseits; aber sie erschließen uns das Verständnis, auf welchem Wege bei diesen hochstehenden Formen der so außerordentlich komplizierte Sehapparat aus verhältnismäßig einfachen Anlagen der primitiven Ahnen entstanden sein muß.

Bei der Ableitung der Fortbewegungsorgane der Wirbeltiere knüpfen wir am besten an *Amphioxus* an, der in dieser Hinsicht ganz primitive Charaktere beibehalten hat. Auch hier handelt es sich natürlich nur um eine Anpassungsreihe, denn wir haben bereits früher gesehen, daß *Amphioxus* nicht als die direkte Ahnenform der Wirbeltiere in Betracht kommen kann. *Amphioxus*

besitzt einen medianen Hautsaum (die diphycerke Schwanzflosse) und je einen lateralen Hautsaum (die Metapleuralfalte). Im Laufe der phylogenetischen Weiterentwicklung wird der mediane Hautsaum zunächst in einzelne Flossen (Caudalis, Dorsales, Anales) aufgelöst und später die Schwanzflosse selber durch Einbeziehung der zweiten Anals heterocerk (Selachier usw.), sodann weiterhin bei den Knochenfischen homocerk. Diese homocerke Schwanzflosse kann auch dreilappig ausgebildet sein, z. B. bei *Actinistia*, *Eusthenopteron*, *Undina*. Bei den Dipneusten gelangen wir schließlich zu einem Stadium, das dem der diphycerken *Amphioxus*flosse voll-

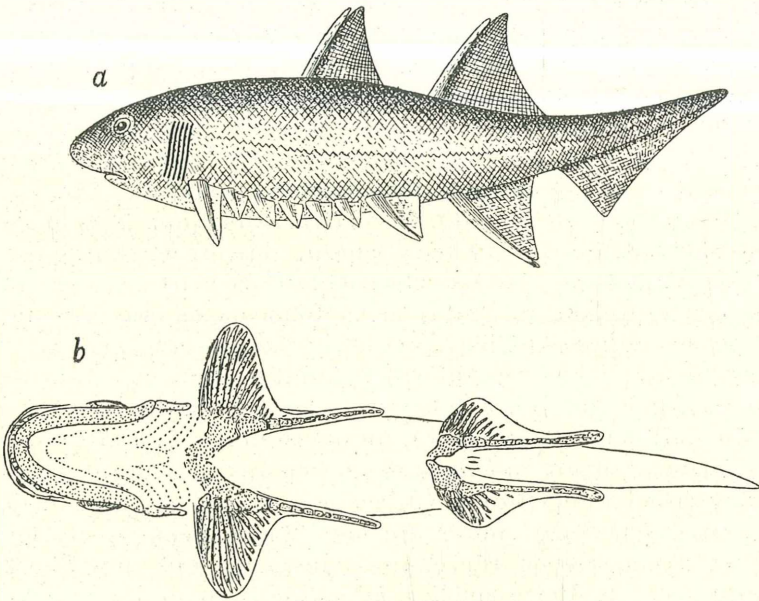


Fig. 28. Primitive Fische.
a = *Climacodus*; b = *Cladoselache*.
(Aus *Abel*.)

kommen gleicht. Aber diese Ähnlichkeit ist nur eine scheinbare, keine morphologische Gleichwertigkeit. Denn diese „gephyrocerke“ Schwanzflosse der Dipneusten ist durch Einbeziehung der zweiten Dorsalis und Anals entstanden, wie uns sowohl die Embryonalentwicklung wie auch die palaeontologische Geschichte des Dipneustenstammes deutlich zeigt.

In bezug auf die Entwicklung der paarigen Extremitäten der Landwirbeltiere war man in früherer Zeit der Meinung, sie seien aus den paarigen Fischflossen hervorgegangen (*Archipterygiumtheorie*, *Gegenbaur*). Als Zwischenstadium nahm man

einen Typus an, wie er uns etwa in der Ichthyosaurusflosse vorliegt. Neuere Forschungen haben gezeigt, daß diese Theorie jedoch unhaltbar ist und durch die *Ptychopterygiumtheorie* ersetzt werden muß. Nach dieser ist sowohl die Fischflosse einerseits, wie auch die Landwirbeltierextremität andererseits aus einem ursprünglichen lateralen Hautsaum entstanden, wie er uns noch heute in der Metapleuralfalte von *Amphioxus* vorliegt. Dieser Hautsaum hat sich später zunächst in eine Längsreihe von Flossen aufgelöst, wie sie uns der devonische *Acanthodier Climatius* (Fig. 28 a) zeigt. Da die dem Vorder- und Hinterrand der Metapleuralfalte entsprechenden Teile mechanisch am stärksten in Anspruch genommen wurden, wurden die hier stehenden Flossen vergrößert, die dazwischen liegenden im Laufe der Phylogenie rückgebildet. Auch der oberdevonische Elasmobranchier *Cladodus* (*Cladoselache*; Fig. 28 b) bildet durch den Bau seiner paarigen Flossen eine wichtige Stütze der *Ptychopterygiumtheorie*. Die großen dreieckigen Brustflossen und die kleinen Bauchflossen sitzen nämlich hier mit sehr breiter Basis dem Körper an, wie das der Entstehung aus einer Hautfalte vollständig entspricht. Und so ist aus der lateralen Hautfalte einerseits die paarige Fischflosse, andererseits die Extremität der Landwirbeltiere entstanden. Die beiden genannten Zwischenformen (*Climatius*, *Cladoselache*) haben uns den Beweis für die Richtigkeit dieser Theorie geliefert, sind aber natürlich deswegen noch keineswegs als die Ahnen aller übrigen Wirbeltiere zu betrachten, sondern stellen Seitenzweige des Stammbaumes dar, die eben in dieser einen Hinsicht primitiv geblieben sind.

Die Schwimmblase funktionierte ursprünglich als statisches Organ und dient diesem Zwecke auch noch gegenwärtig bei den meisten Fischen. Trotzdem können wir in mehreren Fällen unabhängig voneinander verfolgen, daß sie der Luftatmung dienstbar gemacht wird. Dies ist der Fall bei *Ophiocephalus* und bei den *Dipneusten*. In beiden Fällen ersticken die Tiere im Wasser, wenn sie keine Möglichkeit haben, an die Oberfläche zu kommen und Luft zu schnappen. Nebenbei sei hier erwähnt, daß demgegenüber *Anabas*, der gleichfalls lange Zeit am Lande aushalten kann, kein Lungenatmer ist, sondern nur die Kiemen während des Aufenthaltes am Lande so fest abschließt, daß sie vor Austrocknung bewahrt bleiben. Dieselbe Anpassung wie bei den beiden erstgenannten Fällen ist aber auch bei den Ahnen der Landwirbeltiere eingetreten. Bei ihnen ist durchweg die ursprüngliche Schwimmblase zur Lunge geworden. Wenn wir diese Umbildung in ihren verschiedenen Stadien untersuchen wollen, so werden wir natürlich auch die *Dipneusten* zum Vergleich heranziehen. Es war aber ein grober methodischer Fehler der älteren Zoologie, deswegen die *Dipneusten* für die Ahnen der Landwirbeltiere zu

halten. Wir haben es eben auch hier wieder mit einer Anpassungsreihe, nicht mit einer Ahnenreihe zu tun. Die Dipneusten sind eine einseitig spezialisierte Gruppe, die — gemäß dem *Copeschen* Gesetz — nicht als Stammgruppe anderer Klassen betrachtet werden darf.

Funktionswechsel. In dem letzten Beispiel haben wir schon gesehen, daß die Umformung eines Organs dadurch bedingt war, daß dieses eine andere Funktion übernommen hat. In allen solchen Fällen sprechen wir von Funktionswechsel und dies ist ein für die phylogenetische Methodik sehr wichtiger Begriff, der darum hier näher besprochen werden muß. Wir können ja all die Veränderungen im Laufe der Phylogenie, deren Feststellung und Erforschung eben die Aufgabe der Stammesgeschichte ist, in sehr vielen Fällen überhaupt nur dann verstehen, wenn wir sehen, daß sie durch einen Funktionswechsel bedingt waren. Besonders deutlich ist dies bei allen jenen Umbildungen, die die Wirbeltierextremität im Laufe der Phylogenie erfahren hat, wie dies oben bereits kurz angedeutet wurde. Je nach der Art der Fortbewegung wurde der Bau der Gliedmaßen vollständig umgebildet; ein gleiches läßt sich natürlich auch bei den Gliederfüßern feststellen. Aber nicht nur verschiedene Arten der Fortbewegung kommen hier in Betracht, sondern mitunter können die Extremitäten sogar Funktionen übernehmen, die mit der Fortbewegung überhaupt nichts zu tun haben. So treffen wir z. B. bei einigen Schlangen (Riesenschlangen) zu den Seiten des Afters kleine, mit je einer Klaue versehene Hervorragungen, die Afterklauen, an. Dieselben entsprechen rückgebildeten Extremitätenstummeln, die aber nicht zur Unterstützung der Lokomotion, sondern wenigstens im ♂ Geschlechte als Hilfswerkzeuge der Begattung dienen. Besonders interessant sind aber die Fälle von Funktionswechsel, die wir bei den Flossen der Fische finden. Bei weitaus den meisten Formen dienen ja die Flossen zur schwimmenden Fortbewegung im Wasser; gelegentlich können sie aber auch eine andere Funktion übernehmen, und zwar gilt dies sowohl für die paarigen wie auch für die unpaarigen Flossen. Ein merkwürdiger Fall liegt uns hier schon bei dem veliformen Anpassungstypus (z. B. *Histiophorus*, *Plagyodus*) vor. Diese Fische sind Oberflächenschwimmer und besitzen eine außerordentlich mächtige vordere Rückenflosse, die weit aus dem Wasser emporragt und als Segel dient, indem sich die Fische damit vom Winde treiben lassen. Bei den Flugfischen, die wir in ganz verschiedenen Gruppen antreffen (*Exocoetus*, *Dactylopterus*, *Pantodon* usw.) sind die mächtig entwickelten Brustflossen in den Dienst der Fortbewegung durch die Luft gestellt. Manche Fische vermögen sich mit Hilfe ihrer Flossen auf dem Boden vorwärtszuschieben und einige von ihnen kriechen damit sogar ans Land.

Es ist begreiflich, daß bei solcher Funktion auch der Bau der Flossen in einzelnen Fällen merklich umgebildet wird. *Anabas* klettert sehr geschickt mit Hilfe der Brustflossen. Bei *Malthe* scheinen die Flossen zu vier regelrechten Gliedmaßen umgebildet und sind merkwürdigerweise sogar — wie bei den Landwirbeltieren — fünfstrahlig. Bei *Periophthalmus* sind die Brustflossen in zwei Abschnitte gegliedert. Beide Fälle machen zunächst bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck, als könnten sie zum Beweis der Richtigkeit der Archipterygiumtheorie herangezogen werden. Dem ist aber nicht so; vielmehr handelt es sich in beiden Fällen lediglich um Konvergenz mit den Landwirbeltieren, eine wirkliche Homologie der einzelnen Abschnitte bzw. Strahlen besteht natürlich nicht. Bei *Trigla* sind die vorderen Strahlen der Brustflossen gesondert und fingerförmig entwickelt; das Tier bewegt sich damit auf dem Boden vorwärts und kann sie außerdem auch als Tastorgane benutzen. Die extreme Umbildung der vorderen Brustflossenstrahlen zu Tastorganen finden wir aber bei dem Tiefseefisch *Bathypterois*. Bei *Antennarius*, einem Verwandten von *Malthe*, sind die Vorderflossen zu einem eigentümlichen Armapparat umgebildet, mit dem sich dieser Bewohner der Korallenriffgebiete an Tangen festhält und mit ihnen durch die Strömung sehr weit verschleppt wird. Eine noch weitere Umbildung im Dienste des Festhaltens haben die Flossen aber bei einigen anderen Fischen erfahren. Bei *Echeneis* ist die vordere Rückenflosse zu einer Haftscheibe umgestaltet. Bei dem *Gobiesociden* *Sicyases* sind die Ventralflossen zu einer großen Saugscheibe umgewandelt. Dieselbe Anpassung finden wir — natürlich ganz unabhängig — in einer ganz anderen Gruppe wieder: der Cyprinide *Gastromyzon* lebt in Nordborneo in reißenden Wildbächen und klammert sich dort mit einer mächtigen Haftscheibe, die durch Verwachsung der beiden Bauchflossen entstanden ist, an Steinen an, um von der Strömung nicht mitgerissen zu werden. Hier verdient auch eine sehr interessante Konvergenzerscheinung Erwähnung; nämlich auch *Pseudecheneis* (im Himalayagebiet) hält sich in ähnlicher Weise mit Hilfe einer Saugscheibe fest. Aber bei ihm ist diese Saugscheibe nicht aus den Ventralen hervorgegangen, sondern liegt zwischen ihnen. — Ferner kommt es bei den verschiedensten Fischgruppen vor, daß die Flossenstrahlen als Schutzwaffen dienen und demgemäß zu Stacheln umgebildet sind. Dies ist namentlich bei etlichen Elasmobranchiern der Fall, so bei Haifischen (*Spinacidae*, *Cestracionidae*), bei *Holocephalen* (*Chimaeridae*) und „bei den Rochen aus der Familie der *Trygoniden* und *Myliobatiden*; der peitschenartig bewegliche, sehr dünne Schwanz trägt ein bis zwei sehr lange spitze Rückenflossenstacheln, deren Seitenränder tief gezackt oder gezähnt sind. Der die Stacheln überziehende

Schleim ist giftig, aber Giftdrüsen sind bei den Rochen noch nicht beobachtet worden“ (Abel, 1912). Auch bei manchen Knochenfischen sind die Flossenstacheln zu Schutzwaffen umgewandelt, so z. B. bei den Gasterosteiden (Stichlingen), bei den Loricariiden und Asprediniden sowie bei einzelnen Formen der gepanzerten Welse (Siluridae). Letztere besitzen kräftige, oft gesägte Rücken- und Bruststacheln und bei manchen findet sich ein sackförmiges Organ, das an der Basis der Pektoralen mündet und möglicherweise deren Strahlen mit Gift versieht. Unter den Panzerwangen sind namentlich die Gattungen *Scorpaena*, *Pterois*, *Pelor* und *Synancia* wegen der Stiche ihrer mit Giftdrüsen versehenen Rückenstacheln gefürchtet; der Endteil derselben ist beiderseits tief gefurcht und am Beginn jeder Furche liegt eine birnförmige Giftblase. Auch bei der Kehlflussergattung *Trachinus* (*T. draco* und *vipera*) sind die Rückenstacheln gefurcht und am Grunde mit kleinen Giftdrüsen versehen. Die höchste Entwicklung hat diese Anpassung aber bei der Familie der Batrachiden erreicht, bei deren Gattung *Thalassophryne* die beiden ersten Dorsalstacheln (und der Operkularstachel) ganz wie die Zähne von Giftschlangen gebaut sind: hier sind die Stacheln nicht mehr — wie bei den bisher angeführten Formen — gefurcht, sondern von einem durchlaufenden Kanal durchsetzt, der das Gift aus Drüsen an der Basis aufnimmt und an der Stachelspitze mit einer feinen Öffnung mündet, aus welcher das Gift in die Wunde gelangt. — Endlich verdient noch die Umbildung der Analflossen bei dem südamerikanischen *Anableps* Erwähnung; hier entsteht beim ♂ aus der Flosse ein Sack, der der Brutpflege dient. Endlich haben auch bei *Ostracion* die Brustflossen eine neue Funktion übernommen, indem sie hier nicht mehr bei der Fortbewegung Verwendung finden. Letztere geschieht nämlich durch eine eigenartige, halbrotierende Bewegung der Dorsalis und Analis; der Vorderkörper des Tieres ist in einen festen Panzer eingeschlossen, so daß die Kiemendeckel nicht bewegt werden können. Hier haben nun die Pectorales die Funktion übernommen, den Kiemen das Atemwasser zuzuleiten.

Aber auch an inneren Organen können wir gelegentlich Funktionswechsel feststellen. Der Harnblase der Amphibien entspricht beim Embryo der höheren Wirbeltiere (Amnioten) die Allantois, die vom hintersten Teile des Enddarmes aus entsteht. Sie entwickelt sich durch ihren Reichtum an Blutgefäßen zum embryonalen Atmungs- und Ernährungsorgan. Bei den höheren Säugetieren (z. B. beim Menschen) ist der Allantoisgang nur noch als Leitgebilde für die Blutgefäße des Nabelstranges von Bedeutung und seine Rolle ist daher schon in sehr frühen Embryonalstadien ausgespielt. Anfang des zweiten Embryonalmonates beginnt sein Lumen streckenweise zu verschwinden und bei 14 mm langen

menschlichen Embryonen kommen schon Unterbrechungen der Kontinuität des Allantoisepithels vor. Nachher geht die Allantois ganz allmählich zugrunde. — Das der Riech- oder Flimmergrube von Amphioxus entsprechende Organ wird bei den Wirbeltieren im Laufe der Phylogenie durch bedeutende Größenzunahme des Gehirnes schließlich tief ins Innere des Schädels verlagert und hat hier als Hypophyse die Funktion einer Drüse ohne Ausführungsgang übernommen, deren Störungen im Krankheitsbilde der Akromegalie deutlich zum Ausdrucke kommen. — Die Tränendrüse hat bei den Landsäugetieren die Aufgabe, das Auge ständig mit wässriger Flüssigkeit zu befeuchten und dadurch vor dem Vertrocknen zu schützen. Bei den Seesäugetieren (Cetaceen, Sirenen, Robben) ist sie in eine Fettdrüse umgewandelt, die das Auge einfettet und dadurch vor Befeuchtung mit Seewasser bewahrt.

Einige Fälle von Funktionswechsel bei den Arthropoden hat *Handlirsch* (1907) zusammengestellt. Er hat gezeigt, daß das einfache Bein der Tracheaten auf den Spaltfuß der Krebse zurückzuführen ist und „daß in jenen Fällen, in denen das Gehen zur Hauptaufgabe wurde, also vorwiegend bei den Landbewohnern, der eine Ruderast des Beines zur Reduktion gelangte. Bei Larven tiefstehender Insekten (z. B. Ephemeriden) wurde eine Anzahl Extremitäten des Abdomens ausschließlich in den Dienst der Atmung gestellt und zu Kiemen umgewandelt“. — Die ältesten Arthropoden, die Trilobiten, sind durch das allgemeine Vorkommen der sogenannten „Pleuren“ ausgezeichnet, über deren Funktion sich vorläufig nur Vermutungen aufstellen lassen. „Vielleicht wirkten sie bei der Fortbewegung im Wasser als horizontales Steuer oder als schiefe Ebene. Es erscheint mir nun ganz gut möglich, daß gewisse Trilobiten zeitweise das Wasser verließen, auf steile Ufer oder Pflanzen kletterten und dann ihre erweiterten Pleuren als Aeroplan benutzten, um bequemer und rascher in ihr Element zurückkehren zu können. Funktionelle Anpassung mag dann ihr Teil beigetragen haben, um die ‚Pleuren‘ einiger Segmente besonders zu vergrößern und in vertikaler Richtung beweglich zu machen, wodurch aus dem Aeroplan ein echter Flügel entstand.“ Demgemäß waren bei den ältesten Formen solche flügelartige Fortsätze nicht nur auf dem zweiten und dritten, sondern auch auf dem ersten Brustsegment vorhanden (Fig. 17a). Bei der Hauptmasse der Insekten dienen diese Fortsätze auch heute noch zur Fortbewegung durch die Luft. Bei gewissen Gruppen (z. B. Coleopteren) hat das vordere Paar aber die Funktion übernommen, die zarten Hinterflügel und den weichhäutigen Hinterleib schützend zu bedecken und ist dann meist am Fliegen überhaupt nicht mehr beteiligt. Demgemäß haben diese „Decken“ (Elytren) denn auch eine entsprechend derbe Beschaffenheit angenommen. Bei Grillen

und Heuschrecken sind sie in den Dienst der Lauterzeugung getreten; besonders interessant sind hier jene Fälle, die uns zeigen, daß die Elytren hier überhaupt keine andere Funktion mehr haben. Bei Pholidoptera und vielen Odonturen, bei denen nur das ♂ zu zirpen vermag, sind sie in diesem Geschlecht bis auf das Zirpfeld vollständig verkümmert, während sie bei den ♀♀ nur noch als winzige, unter dem Halsschild verborgene Rudimente erhalten sind. Bei den Ephippigerinen dagegen, bei denen beide Geschlechter zirpen, sind auch die Elytren in beiden Geschlechtern gleich ausgebildet, nämlich auf das Zirpfeld beschränkt.

Sehr interessante Beispiele von Funktionswechsel liefert uns auch die Botanik. Auf die Umbildung gewisser Organe, z. B. der Blätter, im Dienste verschiedener Funktionen, wurde schon früher hingewiesen; ich brauche darauf also hier nicht mehr näher einzugehen. Desgleichen habe ich schon die Umbildung der Spaltöffnungen zu Wasserspalten (Fig. 21 d) erwähnt. Aber auch noch andere Funktionen wurden von den Spaltöffnungen übernommen. Bei *Sphagnum* (Fig. 18 a) sind die Spaltöffnungen nach *Nawaschin* sekundär in den Dienst der Sporenausbreitung gestellt worden. Ferner dienen sie zur Wachsausscheidung bei Früchten (z. B. *Cydonia japonica*, *Rosa glandulosa*). Sodann zählen hierher auch die als Saftventile fungierenden Spalten der extranuptialen Nektarien von *Pteridium aquilinum*. Endlich finden wir sie auch bei gewissen Kompositen als Saftventile verschiedener Nektarien im Dienste der Nektarsekretion wieder. Hier handelt es sich um eine ausgesprochene Anpassung an die Insektenblütigkeit (Entomophilie) der Pflanzen und damit kommen wir auf ein Gebiet, das uns eine reiche Fülle von Beispielen von Funktionswechsel liefert. Bei den primitivsten Gymnospermen (Cycadinen und Gingkoaceen) wird vom Mikropylenteile der Samenanlage der sogenannte Bestäubungstropfen ausgeschieden, in welchem die Spermatozoiden schwimmend zu den Eizellen gelangen. Auch bei den (windblütigen) Coniferen, bei denen die Befruchtung schon mittels des Pollenschlauches erfolgt, ist der Bestäubungstropfen noch nicht zuckerhältig oder wenigstens nicht zuckerreich. Dies tritt aber dann bei den entomophilen Gymnospermen (*Tumboa*, *Gnetum*, *Ephedra*) ein und dadurch wird hier der Bestäubungstropfen zum Insekten anlockenden Nektar. Den höchsten Grad dieser Anpassung hat *Ephedra campylopoda* erreicht, bei der die weiblichen Blüten der zwitterigen Blütenstände ihre Fruchtbarkeit vollkommen eingebüßt haben und bereits ausschließlich zu Nektarien geworden sind (*Porsch*, 1916).

Aber auch bei den Angiospermen finden wir immer wieder Fälle von Funktionswechsel, die auf die Anpassung an blütenbesuchende Insekten zurückzuführen sind. Schon die zum Zweck der Anlockung von Insekten bunt gefärbte Blumenkrone (Corolle)

muß aus einem Organ der windblütigen Vorfahren hervorgegangen sein, das natürlich noch nicht dieser Funktion gedient haben kann — gleichgültig, ob wir die Blumenkronblätter von steril gewordenen Staubblättern (*Wettstein*) oder von anthokyanreich gewordenen Hochblättern (*Porsch*) ableiten. Im Laufe der phylogenetischen Weiterentwicklung sehen wir immer wieder neue Organe diese Funktion übernehmen. Bei Reduktion der Einzelblüte treten zunächst Hochblätter in den Dienst der Insektenanlockung. Weiterhin werden dann die unscheinbar gewordenen Einzelblüten zu dicht gedrängten Blütenständen vereinigt. Bei der relativ ursprünglichen Aroideengattung *Acorus* dient noch das Perianth der Einzelblüte als Schauapparat. Diese Funktion wird dann späterhin von dem den kolbigen Blütenstand mehr oder weniger umgebenden Hochblatt (*Spatha*) übernommen, welches zunächst ein einfaches Schutzorgan für die Inflorescenz und Assimilationsorgan war, sodann zum Schauapparat wird und schließlich den Blütenstand röhrenförmig umgibt und den Insektenbesuch regelt. In dem letzteren Falle bildet die *Spatha*, oft im Verein mit sterilen Blüten, Fallen für Insekten, besonders Dipteren, deren Anlockung durch Farben und Duftstoffe erfolgt, deren Träger der obere Teil der *Spatha* oder der Kolbenappendix oder beide sein können. Bei den Kompositen sehen wir die kleinen Einzelblüten zu einem dichten Blütenstand (Körbchen) vereinigt, welcher einer Einzelblüte durch Differenzierung biologisch vergleichbar wird. Die Hüllblätter übernehmen die Funktionen des Kelches der Einzelblüten, die Randblüten („Strahlenblüten“) werden steril und liefern den Schauapparat, während die zentralen Blüten („Scheibenblüten“) die Fortpflanzungsorgane produzieren.

So wird im Laufe der Stammesgeschichte durch wiederholten Funktionswechsel der Insektenbesuch der Blüte geregelt und damit die Befruchtung und Samenentwicklung gesichert. Aber auch weiterhin, bei der Samenbildung selbst, sehen wir wiederum Fälle von Funktionswechsel. Dies wurde uns durch die von *Porsch* (1907) bezüglich dieser Vorgänge durchgeführten phylogenetischen Untersuchungen klar gemacht. Nach ihm entspricht der Eiapparat einem Archegon, seine Eizelle der Eizelle des Archegons und die Synergiden den Halszellen. Der Antipodenkomplex ist als ein zweites, steril gewordenes Archegon anzusehen, während die beiden Polkerne aus den zentralwärts gerückten Bauchkanalkernen der beiden Archegonien hervorgegangen sind. Daß die Antipoden wirklich einem ursprünglich sexuell gewesenen Archegon zu homologisieren sind, wird uns durch die Chalazogamie von *Casuarina* bestätigt. Hier dringt nämlich der Pollenschlauch durch den Antipodenkomplex und nicht vom Eiapparat aus in den Embryosack ein, was deutlich zeigt, daß die Antipoden auf das Pollen-

schlauchende noch einen sexuellen Reiz ausüben. „Denn in der physiologischen Unselbständigkeit allein resp. dem Unvermögen desselben, durch die Luft zu wachsen, findet diese Erscheinung nicht ihre Erklärung, da in allen übrigen Fällen chalazogamen Pollenschlauchwachstums der letztere von der Chalaza an den Antipoden vorüber bis zum Eiapparat vordringt und sich von dort aus erst in den Embryosack begibt“ (*Porsch*, 1907). Im Laufe der weiteren phylogenetischen Entwicklung wurde dieses untere Archegon sexuell degeneriert und dadurch rein vegetativ und beteiligt sich später nur noch durch seinen Bauchkanalkern (den unteren Polkern) an der Bildung des sekundären Endosperms. Schon bei den Gymnospermen (*Thuja*) zeigt sich, daß der Bauchkanalkern zur Bildung eines vielzelligen, embryoähnlichen Gewebes befähigt ist. Tatsächlich ist das sekundäre Endosperm nichts anderes als ein nicht weiter entwicklungsfähiger Embryo, der nur die Aufgabe hat, der Ernährung des aus dem Eiapparat hervorgegangenen Embryos zu dienen, also gewissermaßen einen „Nährembryo“ darstellt. Auch hierin haben wir somit wieder einen deutlichen Fall von Funktionswechsel.

Obwohl der Funktionswechsel im allgemeinen ein rein biologischer Vorgang ist, so prägt er sich weiterhin dann doch fast immer auch in der Morphologie aus, indem durch die neu übernommene Funktion auch neue morphologische Charaktere erworben werden. So entstehen also durch Anpassung an eine andere Lebensweise, zumeist Hand in Hand mit einem Funktionswechsel, neue erworbene Eigenschaften.

Erworbene und erblich gefestigte Merkmale.
Wir wissen, daß erworbene Eigenschaften (Anpassungsmerkmale, *Wettstein*) durch Anpassung an dieselbe Lebensweise in verschiedenen Gruppen konvergent zur Ausbildung gelangen können und daß sie daher zunächst für die Systematik und Phylogenie nicht von weittragenderer Bedeutung sind. Ihnen stellt *Wettstein* die sogenannten Organisationsmerkmale gegenüber, welche für phylogenetisch einheitliche Gruppen charakteristisch sind und allen ihren Angehörigen ganz unabhängig von der Lebensweise zukommen. Dieses sind die echten Homologien, von denen wir uns in der phylogenetischen Methodik stets leiten lassen müssen. *Wettstein* betont aber selbst, daß zwischen Anpassungs- und Organisationsmerkmalen keine scharfe Grenze, kein prinzipieller Unterschied besteht, daß die letzteren vielmehr sehr oft — soweit sie nicht zufällig (als Mutationen) entstanden sind — erblich gefestigte Anpassungsmerkmale darstellen. Wenn ein durch Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse erworbenes Merkmal durch Vererbung hinlänglich gefestigt ist, so wird es weiterhin auf alle Deszendenten vererbt und bleibt bei diesen auch dann erhalten,

wenn sie zu einer anderen Lebensweise übergehen, für die jenes Merkmal gar keinen Zweck mehr hat. Ich möchte daher an Stelle der beiden *Wettsteinschen* Ausdrücke, welche diese Übergangsmöglichkeit nicht so klar aussprechen, lieber „erworbene“ und „erblich gefestigte“ Merkmale setzen, weil es wohl ohne weiteres klar ist, daß ein erworbener Charakter mit der Zeit erblich gefestigt werden kann.

Am deutlichsten wird diese erbliche Festigung in jenen Fällen, wo die späteren Deszendenten wieder zur Lebensweise ihrer früheren Ahnen zurückkehren. Vom rein teleologischen Standpunkt könnte man da vielleicht erwarten, daß sie auch im morphologischen Bau jenen wieder gleich werden. Dies ist aber durchaus nicht der Fall — ganz in Übereinstimmung mit dem *Dolloschen* Gesetze. Die Erklärung für diese Erfahrungstatsache gibt uns der Umstand, daß die in den Zwischenstadien mit andersartiger Lebensweise erworbenen Anpassungsmerkmale inzwischen erblich gefestigt wurden und daher später bei Rückkehr zur früheren Lebensweise nicht mehr ausgeschaltet werden konnten.

Die Erklärung dieser interessanten Tatsache hat uns vom Standpunkt der Vererbungslehre *Dürken* geliefert. Er verweist wohl mit Recht auf den wesentlichen Unterschied zwischen plasmogenen und karyogenen Vererbungsträgern. Erstere sind verhältnismäßig leicht durch äußere Faktoren beeinflussbar und sind demgemäß die Vererbungsträger für erworbene Eigenschaften. Die karyogenen Faktoren dagegen erweisen sich als sehr stabil und vererben demgemäß die erblich gefestigten Eigenschaften; sie können nur durch ständige, durch viele Generationen akkumulierte Einwirkung von seiten der plasmogenen Faktoren endlich auch umgeprägt werden. Dadurch tritt dann endlich ein solcher plasmogener Erbträger in den karyogenen Komplex über und macht damit das Anpassungsmerkmal zu einem konstanten Organisationsmerkmal. Sobald dies eingetreten ist, ist eine Rückkehr zum früheren Zustand nicht mehr möglich. Je mehr nun die einzelnen Merkmale und Organe durch eigentliche (karyogene) Gene vererbt werden, welche jeder Änderung ihre große Bestandsfestigkeit entgegensetzen, um so mehr wird die Zahl der dem Organismus noch möglichen Abänderungen eingeschränkt (entsprechend dem *Rosaschen* Gesetz) und schließlich bekommen wir starre, für die weitere Stammesgeschichte nicht mehr wertvolle Exzessivformen, die entweder in der Stammesentwicklung stehen bleiben oder zugrunde gehen (Orthogenese).

So haben wir es also in dem allmählichen Übergang von erworbenen in erblich gefestigte Merkmale nicht nur mit einer durch alle bisherigen Erfahrungen bestätigten Tatsache zu tun, sondern ihre Notwendigkeit ist zugleich auch durch vererbungs-

theoretische Überlegungen einwandfrei erwiesen. Diese Behauptung, daß erworbene Eigenschaften mit der Zeit erblich gefestigt werden, ist aber nichts anderes als ein anderer Ausdruck für das *Dollosche* Gesetz. So einleuchtend dieses nun auch jedem, der weiß, worum es sich dabei handelt, erscheinen mag, stößt es merkwürdigerweise doch noch immer bei manchen Forschern auf Widerspruch. Verfolgt man die bezügliche Polemik in der Literatur, so gewinnt man allerdings den Eindruck, daß bei den Gegnern des *Dolloschen* Gesetzes insofern ein Mißverständnis vorliegt, als sie anscheinend nicht wissen, worauf es bei dieser ganzen Fragestellung überhaupt ankommt. Bei der grundlegenden Bedeutung, die dem *Dolloschen* Gesetz für die ganze phylogenetische Methodik zukommt, muß ich daher an dieser Stelle näher darauf eingehen, seine Richtigkeit durch eine Anzahl Beispiele belegen und die Einwände der Gegner entkräften.

Das *Dollosche* Gesetz besagt ganz allgemein, daß die stammesgeschichtliche Entwicklung — genau so wie die individuelle — nicht umkehrbar ist, daß also eine Rückkehr zu einem vergangenen phyletischen Stadium unmöglich ist, daß vielmehr die durchgemachte phylogenetische Entwicklung jedem Organismus einen unauslöschlichen Stempel aufprägt oder mit anderen Worten: daß die einmal durch Anpassung erworbenen Merkmale im Laufe der Weiterentwicklung durch erbliche Festigung zu Organisationsmerkmalen (im Sinne *Wettsteins*) werden. Die Fälle, welche uns die Richtigkeit dieser These beweisen, lassen sich zunächst in zwei Hauptgruppen anordnen. Die 1. Gruppe umfaßt jene Beispiele, in denen durch die Lebensweise der Ahnen Charaktere erworben wurden, die bei der Lebensweise der Deszendenten jeden biologischen Wert verloren haben, aber trotzdem immer noch mitvererbt werden. Das zeigt sich besonders klar dort, wo die Anpassung an eine bestimmte Lebensweise von ganz verschiedenen Gruppen aus erreicht wurde und dabei die früher von den Ahnen durchgemachte Entwicklung noch deutlich in der Organisation der Deszendenten zum Ausdruck kommt. Vielleicht noch schlagendere Beweise liefern aber die Fälle, die ich als 2. Gruppe betrachten möchte, wo nämlich die Deszendenten zu einer Lebensweise weit zurückliegender Vorfahren zurückgekehrt sind, aber trotzdem diesen morphologisch nicht gleich wurden, sondern sich Charaktere bewahrt haben, die durch die durchgemachte Stammesentwicklung bedingt sind und die Deszendenten dadurch von ihren alten Ahnen unterscheiden. Hierher zählen auch die Fälle, in denen die einstige Funktion rückgebildeter Organe wieder biologisch notwendig und dann durch andere Organe übernommen wurde, weil eben die reduzierten Organe nicht wieder zu ihrer einstigen leistungsfähigen Ausbildung zurückkehren konnten. Diese Beispiele,

die gewissermaßen nur einen Spezialfall der 2. Gruppe darstellen, will ich aber erst in einem späteren Abschnitt, bei Besprechung der rückgebildeten Organe überhaupt, näher erörtern.

Ich wende mich also zunächst zu Beispielen aus der Gruppe 1, muß aber dabei schon jetzt betonen, daß sich diese beiden Gruppen nicht absolut scharf gegeneinander abgrenzen lassen, so daß wir auch schon bei dieser Gruppe mehrfach sehen werden, daß uns gewisse Beispiele schon deutlich zur Gruppe 2 hinweisen. Es ist ja auch ganz klar, daß Anpassungsmerkmale der Ahnen, die zähe festgehalten werden, unter neuen Lebensbedingungen gelegentlich direkt schädlich sein können und daher durch andere, erst später neu erworbene Charaktere paralysiert werden müssen. Dies zeigt uns aber deutlich — wie die Beispiele der Gruppe 2 — daß eine Rückkehr zu dem noch weiter zurückliegenden Stadium früherer Ahnen, wo jenes Merkmal noch nicht einseitig entwickelt war, nicht möglich ist.

Wir haben schon früher, bei Besprechung der konvergenten xerophytischen Anpassungen gesehen, daß der Gymnospermentypus des Spaltöffnungsapparates aus dem der Pteridophyten durch Anpassung an extreme Trockenheit abzuleiten ist. Es handelt sich also hier ursprünglich um ein reines Anpassungsmerkmal, das aber später auch bei jenen Formen, die gar nicht mehr unter derart trockenen Verhältnissen leben, so zähe vererbt wird, daß es geradezu als durchgehender Charakter der systematischen Kategorie betrachtet werden muß, also zu einem Organisationsmerkmal (im Sinne *Wettsteins*) geworden ist. Genau dasselbe gilt auch für die Ableitung des Gramineentypus aus dem der Liliaceen. Umgekehrt hat uns das Studium des Spaltöffnungsapparates von *Opuntia* an Hand der Ontogenie (im Abschnitt über caenogenetische Merkmale) klar und deutlich erwiesen, daß wir ihn phylogenetisch vom „Schwimmblatttypus“ der Pflanzen des tropischen Regenwaldes ableiten müssen. Eine derartige Anpassung ist natürlich bei den extrem xerophilen Lebensbedingungen der heutigen *Opuntien* ganz unzweckmäßig. Trotzdem konnte aber die beim Schwimmblatttypus rückgebildete Hinterhofleiste nicht wieder zur Ausbildung gelangen, sondern ihre nun wieder notwendig gewordene Funktion mußte vielmehr durch die sehr stark vorgewölbten Nebenzellen übernommen werden. Ebenso haben wir auch bei *Cytisus*, *Acacia* usw. gesehen, daß die Blätter mit ihren einseitig spezialisierten Spaltöffnungsapparaten vielfach nicht mehr imstande waren, sich xerophytischen Verhältnissen anzupassen, sondern rückgebildet und in ihrer Funktion durch verbreiterte Blattstiele oder Stammteile ersetzt werden mußten.

Besonders lehrreiche Beispiele liefern uns die Anpassungen der Säugetierextremitäten. Im Interesse der raschen Fortbewegung,

gleichgültig ob sie laufend oder springend erfolgt, ist es unbedingt notwendig, daß die Unterstützungsfläche, d. h. also die Fläche, mit der das Bein den Boden berührt, möglichst klein wird. In Anpassung an raschen Lauf werden also Sohlengänger¹⁾ zunächst

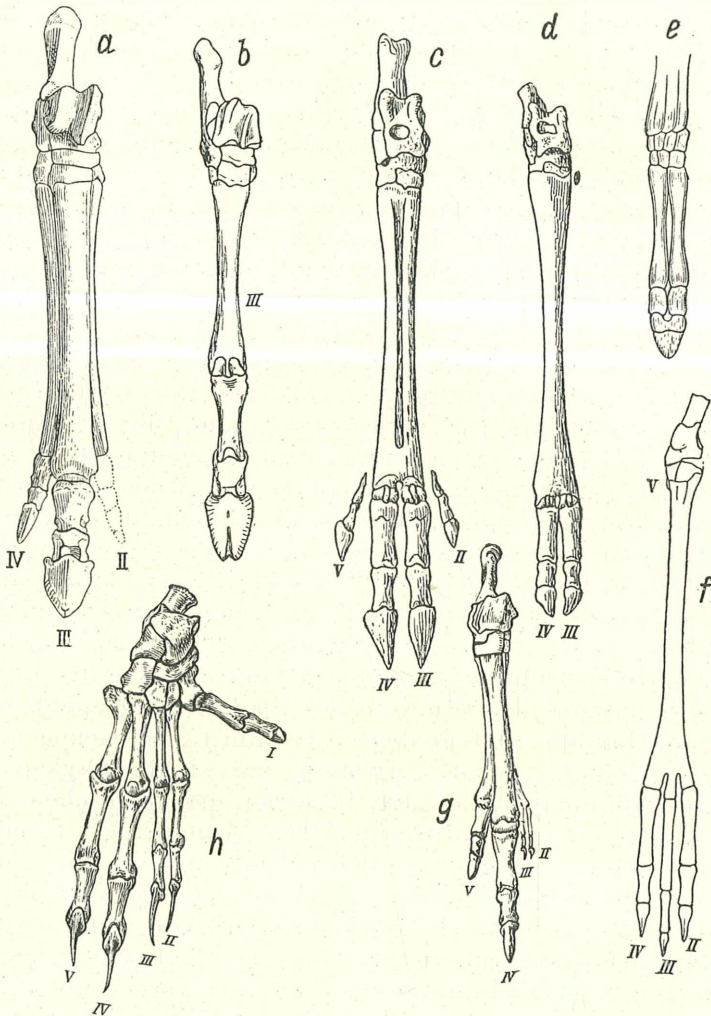


Fig. 29. Fußskelett von Säugetieren.

a = Meshippus; *b* = Thoatherium; *c* = Cervus alces; *d* = Camelopardalis;
e = Einhuferschwein; *f* = Dipus; *g* = Macropus; *h* = Phalanger.

(*a*, *g*, *h* aus Weber; *b*, *c*, *d*, *f* aus Abel; *e* nach v. Dabrowa aus Goldschmidt. Einige der Figuren sind dem Original gegenüber spiegelbildlich wiedergegeben, um den Vergleich mit den anderen zu erleichtern.)

¹⁾ Das einzige Beispiel einer primären Plantigradie unter den Placentaliern bilden die Bären.

zu Zehengängern: auch der Mensch, ein typischer Sohlengänger, bewegt sich ja beim Laufen unwillkürlich auf den Zehen fort. Aber damit ist die Anpassungsreihe erst in ihrem Anfangsstadium und noch keineswegs an ihrem Ende — beim idealen Anpassungstypus — angelangt. Vielmehr wird die Unterstützungsfläche bei Zehengängern weiterhin dadurch verkleinert, daß die Zehenzahl reduziert wird. Dies kann so weit gehen, daß schließlich nur eine einzige Zehe noch funktionell bleibt und der Fortbewegung dient, unter Reduktion aller übrigen. Besonders schön können wir diese Anpassungsreihe am Pferdestammbaum verfolgen. Wir gelangen dort zunächst von den fünfzehigen Ahnen ausgehend zu einem dreizehigen Typus (Fig. 29 a), bei dem aber die beiden Seitenzehen (zweite und vierte) bald ihre Funktion gänzlich verlieren, während die dritte die eigentliche Laufzehe darstellt. Demgemäß verfallen zweite und vierte Zehe ganz der Rückbildung unter gleichzeitiger weiterer Vergrößerung der Laufzehe. So gelangen wir zum Einhufer-typus, den zwei verschiedene Stämme der Huftiere unabhängig voneinander auf gleichen Wegen erreicht haben, nämlich einerseits die Equiden und andererseits die Litopterna (Thoatherium; Fig. 29 b). Da wir hier den idealen Anpassungstypus an diese Fortbewegungs-art vor uns haben, könnte man vielleicht meinen, daß dieser in derselben Weise auch bei allen anderen schnell laufenden oder springenden Säugetieren durchgeführt wäre. Das ist aber keineswegs der Fall; es wird vielmehr auch bei anderen Gruppen funktionell dasselbe erreicht, aber morphologisch in durchaus anderer Weise. Auch bei den Zweihufern finden wir eine weitgehende Reduktion der Seitenzehen und gute Ausbildung der Mittelzehen. Hier ist aber die erste Zehe schon frühzeitig verloren gegangen, zweite und fünfte Zehe halten miteinander in der Rückbildung gleichen Schritt (Fig. 29 c), während die dritte und vierte stets gleich gut entwickelt bleiben. Zuletzt leisten diese beiden Mittelzehen funktionell dasselbe wie die dritte Zehe der Pferde und ihre innige Vereinigung spricht sich besonders dadurch aus, daß ihre beiden Metatarsalien miteinander vollständig zu einem Kanonenbein verschmolzen sind; auch hier wurde also durch vollständigen Verlust der Seitenzehen schließlich der ideale Anpassungstypus erreicht (Fig. 29 d). In diesem Zusammenhang ist es wohl auch von Interesse, darauf hinzuweisen, daß beim Hausschwein — wie schon seit *Aristoteles* bekannt ist — gelegentlich sprunghafte Variationen auftreten, die sich dadurch auszeichnen, daß die beiden Zehen distal miteinander verwachsen sind (Fig. 29 e), während die Metatarsalien im Gegensatz zu den Zweihufern frei bleiben. Diese Variation, die vielleicht als Pseudoprogression im Sinne von *Dürken* und *Salfeld* zu deuten wäre, züchtet rein weiter. Eine Zeitlang wurden solche „Einhufer-schweine“ lebhaft gezüchtet, weil sie sich erfahrungsgemäß als

bessere Wanderer erwiesen als die normalen Schweine; dies war vor der Einführung der Eisenbahnen von besonderer Wichtigkeit, weil damals große Herden oft sehr weit weggetrieben werden mußten. So sehen wir also bei den Paarhufern wiederholt den Anpassungstypus der Einhufer funktionell erreicht, aber auf einem morphologisch ganz anderen Wege, somit als reine Konvergenzerscheinung. Wenn wir uns nun fragen, warum die Unpaarhufer einerseits und die Paarhufer andererseits zu einem funktionell gleichen Anpassungstypus auf ganz verschiedenen Wegen gelangt sind, so kann uns einen Erklärungsgrund dafür nur die Erkenntnis bieten, daß schon die alten Ahnen dieser beiden Gruppen in ihrem Fußbau in verschiedener Richtung spezialisiert waren. Wir haben im palaeontologischen Teile gesehen, daß die Huftiere von Protungulaten abstammen, die aber damals noch den Ahnen unserer Raubtiere, den Creodontiern, so nahe standen, daß es kaum möglich sein dürfte, eine scharfe Grenze zu ziehen. Die Hauptmasse der Protungulaten, besonders die Familie der Phenacodontiden, war ausgesprochen mesaxonisch, d. h. bei ihnen lief die Drucklinie durch die Mittelzehe. Von ihnen sind die Unpaarhufer abzuleiten. Zu den Protungulaten wird aber auch die Familie der Mioclaenidae gestellt, die im Gebißbau schon eine Annäherung an die Paarhufer zeigen, deren Gliedmaßen aber leider noch nicht bekannt geworden sind. Ihnen standen anscheinend die zu den Creodontiern gerechneten Mesonychiden sehr nahe, die hufartige Krallen und deutlich paraxonischen Fußbau aufwiesen, d. h. bei ihnen lief die Drucklinie zwischen der dritten und vierten Zehe. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir die Paarhufer von Formen ableiten, die zwischen den Mesonychiden und den Mioclaeniden die Mitte hielten, also ungefähr an der Grenze zwischen Creodontiern und Protungulaten standen. Jedenfalls ist bemerkenswert, daß alle heutigen Raubtiere und ein Großteil der Creodontier Paraxonier waren, während nur die Pseudocreodi und ein Teil der Acreodi mesaxonischen Fußbau hatten. Aus diesem verschiedenen Fußbau der alten Ahnenformen erklärt sich uns ohne Schwierigkeit die Weiterentwicklung der Anpassungsreihe, die einerseits vom mesaxonischen Typus ausgehend zu Einhufern, andererseits vom paraxonischen aus zu Zweihufern führte. Ein Abweichen von der einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung war eben späterhin nicht mehr möglich. Mit Recht betont *Rosa*, daß „die zweifingerige Extremität eines Wirbeltieres nie wieder zu einer fünffingerigen werden könnte, um von da eine Entwicklung anzunehmen, die eine Extremität mit drei Fingern zum Endziele hätte“. Wir haben früher, bei Besprechung der unfertigen Anpassungen, in *Dipus* (Fig. 29 f) eine Form kennengelernt, die bei Beibehaltung ihrer jetzigen Fortbewegungsart mit der Zeit gleichfalls zu einem Zweizeher führen müßte; aber jenes künftige Ent-

wicklungsendglied hätte nicht wie die Wiederkäufer die dritte und vierte, sondern die zweite und vierte Zehe zur Weiterentwicklung gebracht. Dies sehen wir schon deutlich aus dem gegenwärtigen Fußbau von *Dipus*, da hier die mittlere (dritte) Zehe schon sichtlich in Reduktion begriffen ist. Andererseits finden wir unter den Beuteltieren bei *Macropus* (Fig. 29 g) einen Fußbau, der funktionell ganz und gar dem von *Meshippus* entspricht. Aber morphologisch ist es etwas ganz anderes: der dritten Zehe von *Meshippus* entspricht die vierte von *Macropus*, der vierten von *Meshippus* die fünfte von *Macropus*, der zweiten von *Meshippus* die zweite + dritte von *Macropus*. Funktionell haben wir hier eine vollständige Parallele, die uns zeigt, daß es sich in beiden Fällen um Anpassung an die gleiche Lebensweise (die schnelle Fortbewegung) handelt. Ein Rätsel bleibt vorläufig nur, warum nicht auch bei *Macropus* die dritte Zehe als Sprungzehe entwickelt ist, sondern diese Funktion durch die vierte übernommen wurde. Dieses Rätsel hat uns *Dollo* gelöst. Er hat uns gezeigt, daß die Beuteltiere von baumbewohnenden Vorfahren abstammen, welche Greifkletterer waren. Dieses Stadium repräsentiert uns heute noch z. B. *Phalanger* (Fig. 29 h). Die erste Zehe ist hier den übrigen opponierbar; beim Umgreifen der Äste wirkt sie zusammen mit der vierten wie eine Zange. Daher wurde die vierte Zehe besser entwickelt, während die zweite und dritte, die beim Umgreifen nicht nur nicht notwendig, sondern eher sogar hinderlich waren, allmählich der Rückbildung verfielen. Darum konnte die schon bei den kletternden Ahnen ziemlich reduzierte dritte Zehe bei den Springern nicht wieder verstärkt werden, sondern wurde weiter rückgebildet, während die bei den Ahnen am besten entwickelte vierte Zehe die Funktion als Springzehe übernahm. So beweist uns dieser Fall einerseits deutlich, daß die springenden Beuteltiere von Greifkletterern abstammen, und gibt uns andererseits gleichzeitig einen Beweis für das *Dollosche* Gesetz, indem er uns zeigt, daß die einmal eingeschlagene Entwicklungsrichtung nicht wieder rückgängig gemacht und die einmal in Reduktion begriffene dritte Zehe nicht wieder funktionell werden konnte.

Andere Beuteltiere sind von der ursprünglichen kletternden Lebensweise der Vorfahren ausgehend zu Sohlengängern geworden, wie wir dies besonders deutlich bei *Diprotodon* sehen. Diese Form hat ihren Fußbau nicht in der Weise verändern können, wie es sonst für plantigrade Schreiter charakteristisch ist, sondern hat die wichtigsten Anpassungsmerkmale an das arborikole Leben im Fußbau bewahrt und nur jene Partien verstärkt, welche während der baumbewohnenden Lebensweise nicht reduziert worden sind. So sehen wir noch deutlich, daß die große Zehe weit absteht, was bei der Fortbewegungsart von *Diprotodon* gar keinen Zweck mehr

hat, aber einen klaren Beweis dafür bietet, daß seine Vorfahren eine opponierbare erste Zehe besaßen. Die Hauptzehe ist nicht die erste wie beim Menschen, sondern die mächtig entwickelte fünfte, die bei den Ahnen eben noch nicht weiter durch Anpassung verändert worden und daher weiterbildungsfähig geblieben war. Demgemäß ruhte die Hauptlast auf der Außenseite von Hand und Fuß, im Gegensatz zum Menschen, bei dem der Hauptdruck durch den Innenrand läuft (*Abel*, 1912).

Ähnlich tragen die Extremitäten der Xenarthren die unverkennbaren Zeichen der Abstammung von grabenden Vorfahren und sind nirgends zu einem normal gebauten Schreitfuß umgeformt worden. Schon frühzeitig teilten sich die Xenarthren in zwei Gruppen, die Anicanodonta und die Hicanodonta. Bei der erstgenannten Gruppe arbeitet die Hand beim Graben von außen nach innen. Im Zusammenhang damit werden die Metacarpalien der äußeren (ulnaren) Finger verlängert, die der inneren (radialen) verkürzt (Fig. 30 a). Der Hauptgrabfinger ist der dritte, der sehr stark ist und auch die stärkste Kralle trägt. In Zusammenhang mit der Scharrbewegung der Hand steht auch ihre Haltung beim Schreiten: sie wird mit der Außenseite aufgestützt, wobei die Krallen zurückgeschlagen werden. Im Gegensatz dazu steht der Anpassungstypus der Hicanodonta. Ihre Hand arbeitet beim Graben von innen nach außen. Der Hauptgrabfinger ist auch hier der dritte, die Umbildung der übrigen aber entsprechend der entgegengesetzten Grabbewegung gerade umgekehrt wie bei den Anicanodonten. Die äußeren (ulnaren) Metacarpalien werden stark verkürzt, die inneren (radialen) sind zunächst noch etwas kürzer als das dritte (*Dasypus*), werden aber im Laufe der Weiterentwicklung schlank und länger (z. B. *Chlamydophorus*, Fig. 30 b; *Priodon*, Fig. 30 f). Die ulnaren Finger besitzen zunächst noch mächtige Krallenphalangen (Fig. 30 b), treten aber im Laufe der Weiterentwicklung immer mehr zurück, bis der fünfte Finger schließlich ganz reduziert ist (Fig. 30 f). Beim Schreiten wird Hand und Fuß, solange die Grabanpassung noch wenig weit fortgeschritten ist, mit der ganzen Fläche auf den Boden aufgesetzt (z. B. *Tatusia*); bei hochspezialisierter Anpassung ist der Gang sehr unbeholfen, maulwurfartig (z. B. *Chlamydophorus*). Eine Anzahl von Formen haben die grabende Lebensweise gänzlich aufgegeben und eine rein oberirdische angenommen. Sie zeigen aber doch deutlich im Hand- und Fußbau noch die für das Graben charakteristischen Umformungen. Die Fortbewegung geschieht bei ihnen semiplantigrad (z. B. *Glyptodontidae*) oder sie wird zu einem schnellen Laufen auf den Krallenspitzen des zweiten und dritten Fingers (*Tolypeutes*). Noch interessanter sind aber die Umformungen, die Hand und Fuß bei den Anicanodonten in An-

passung an eine andere Lebensweise erfahren haben. Mehrere Angehörige dieser Gruppe sind zu Baumbewohnern geworden. Sie konnten sich wegen der bei ihren grabenden Vorfahren ein-

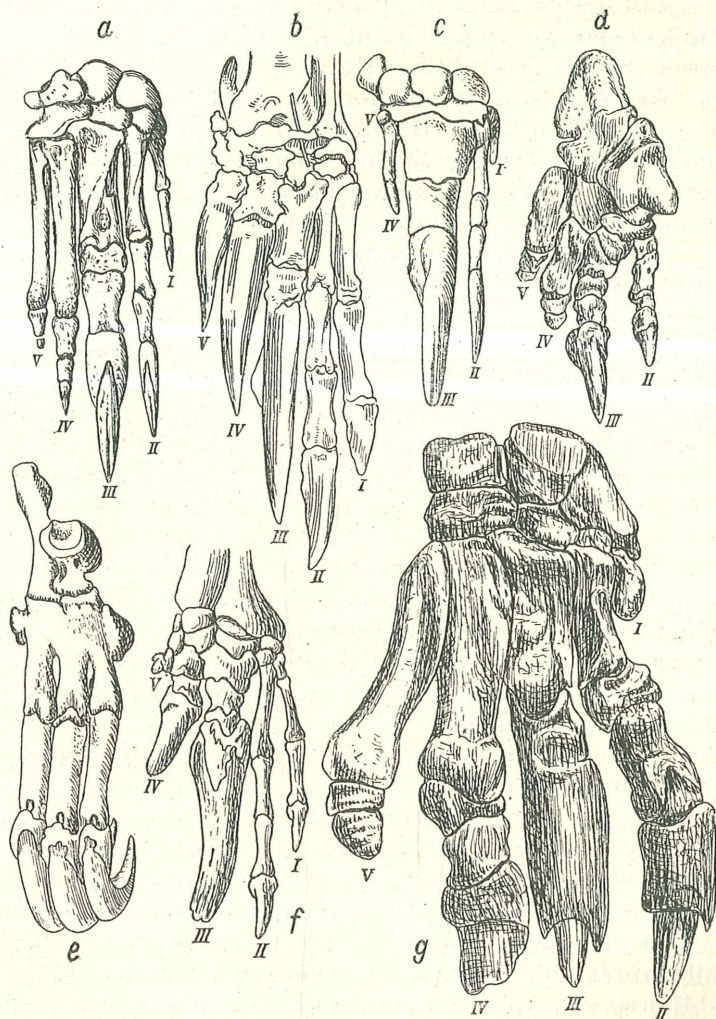


Fig. 30. Hand- (a, b, c, f, g) und Fußskelette (d, e) von Xenarthren.
 a = Myrmecophaga; b = Chlamyphorus; c = Cycloturus; d = Mylodon;
 e = Bradypus; f = Priodon; g = Megatherium.
 (a, b, c, e nach Weber; d, f, g aus Abel.)

getretenen Reduktion des ersten Fingers aber nicht zu Greifkletterern umbilden, sondern benutzen ihre langen Grabkrallen zum Festhalten an Zweigen und Ästen (Hängekletterer). Dabei treten gleichzeitig Knochenverschmelzungen im Gebiet der distalen Carpalia (Fig. 30 c) oder der Metatarsalia (Fig. 30 e) ein. Die

schon bei den grabenden Vorfahren eingeleitete Reduktion der Seitenzehen schreitet weiter. Bei *Cycloturus* (Fig. 30 c) ist der fünfte Finger bis auf sein Metacarpale schon vollständig geschwunden, der erste und vierte stark in Rückbildung begriffen, so daß die Hand funktionell nur mehr zweifingerig ist. Bei den Faultieren wird durch weitere Reduktion Hand und Fuß drei- (*Bradypus*, Fig. 30 e) oder zweizehig (*Choloepus*). Auch die Gravigraden haben die grabende Lebensweise ihrer Vorfahren gänzlich aufgegeben und sind zu rein terrestrischen, oberirdisch lebenden Formen geworden. Aber in Zusammenhang mit der grabenden Lebensweise ihrer Vorfahren wird Hand und Fuß nicht mit der Fläche, sondern mit der Außenkante dem Boden aufgesetzt; die höher spezialisierten Formen sind dann zur bipeden Fortbewegungsweise übergegangen. Diesen Übergang zeigt uns *Megatherium* (Fig. 30 g); hier ist die Hand durch Rückbildung des Daumens vierfingerig geworden, der Fuß durch Rückbildung der ersten und zweiten Zehe dreizehig; das vierte und fünfte Metacarpale und Metatarsale ist deutlich länger als die übrigen, ganz wie bei den grabenden Vorfahren. Genau dasselbe ist auch bei dem schon vollständig bipeden *Myiodon* (Fig. 30 d) der Fall, der im übrigen allerdings eine andere Spezialisationsstufe aufweist als *Megatherium*: die Hand ist hier fünf-fingerig, der Fuß vierzehig. Die Phalangen des vierten und fünften Strahles in Hand und Fuß sind stark rückgebildet, die Metacarpalia und Metatarsalia derselben dagegen länger als an allen übrigen. Am mächtigsten ist — ganz wie bei den grabenden Vorfahren — der dritte Strahl entwickelt, der stark komprimiert und mit einer mächtigen Krallen versehen ist. So können wir bei sämtlichen Xenarthren aus dem Hand- und Fußbau einwandfrei nachweisen, daß sie von grabenden Vorfahren abstammen. Diese Lebensweise ihrer Ahnen hat ihrer Extremitätenorganisation einen unauslöschlichen Stempel aufgeprägt, der auch bei Übergang zu einer anderen Lebensweise nicht mehr verwischt werden konnte. Aber auch in anderen Merkmalen zeigt sich noch immer deutlich die einstige Grabanpassung. Wir wissen schon von der Phylogenie der Schildkröten her, daß die grabende Lebensweise sehr häufig zur Ausbildung eines Knochenpanzers in der Haut führt und dieser hat sich auch bei den oberirdisch lebenden Glyptodonten dauernd erhalten und sogar bei den Gravigraden sind seine Reste noch in Form von in der Haut eingelagerten Knochenkernen erkennbar (*Grypoterium*). Eine ausgesprochene Grabanpassung ist ferner auch die Ausbildung der die Grabschnauze stützenden *Praenasalia*, die sich auch bei den Faultieren noch erhalten haben, obwohl sie für die Lebensweise derselben ganz belanglos sind.

Auch im Gebißbau können wir dieselbe Gesetzmäßigkeit konstatieren, daß nämlich die bei den Vorfahren auf Grund ihrer

Lebensweise durchgemachte Entwicklung auch später an den längst anderen Verhältnissen angepaßten Nachkommen noch immer deutlich zu erkennen ist. Die heute lebenden Dipneusten besitzen große Zahnplatten, die für ihre gegenwärtige Ernährungsweise gänzlich belanglos sind. Lepidosiren und Protopterus sind heute karnivor, Neoceratodus pflanzenfressend. Das Gebiß der letzteren Art stimmt noch vollständig mit dem des triadischen Ceratodus sturi überein und hat sich seither nicht im geringsten verändert. Wir wissen, daß derartige große Zahnplatten bei durophager Ernährung zur Ausbildung kommen, d. h. bei Tieren, die von Schnecken und Muscheln leben, deren harte Schalen sie zerbrechen müssen. Darnach können wir mit Sicherheit erschließen, daß die Ahnen der heutigen Dipneusten eine durophage Lebensweise führten. Ihre Zahnplatten sind durch Verschmelzung von Einzelzähnen entstanden, sind also den Zahnplatten der alten Arthrodiren, die gleichfalls conchifrag waren, keineswegs homolog. Genau dasselbe gilt auch für die sekundären Zahnplatten der durophagen Haie und Rochen. Wir sehen hier deutlich, daß die Deszendenten, die zur Ernährungsweise der einstigen Ahnen zurückgekehrt sind, zwar ähnliche (konvergente) Bildungen aufweisen wie jene, daß aber eine Rückkehr zu genau demselben morphologischen Stadium nicht mehr möglich war. Und damit führt uns dieses Beispiel auch schon zu jenen Fällen, die ich als Gruppe 2 bezeichnet habe und die uns mit besonders schlagender Beweiskraft die Richtigkeit des *Dolloschen* Gesetzes bezeugen.

Ich habe schon früher (bei Besprechung der Anpassungsreihen) darauf hingewiesen, daß die *gephyrocere* (*oxycere*) Schwanzflosse der heute lebenden Dipneusten der *diphyceren* von *Amphioxus* äußerlich ganz gleich zu sein scheint, daß uns aber die ontogenetische Entwicklung und die palaeontologische Überlieferung übereinstimmend beweisen, daß es sich dabei morphologisch um etwas ganz anderes, nämlich um eine sekundäre Verschmelzung, handelt. Auch von den paarigen Flossen der sekundären Meeresbewohner unter den Reptilien und Säugetieren war schon früher (bei den Zeichen höherer Spezialisierung) die Rede. Ich habe dort angeführt, daß *Rosa* einwandfrei gezeigt hat, daß es sich hier um sekundäre Spezialisierungen handelt. Merkwürdigerweise sieht *Oudemans* in diesen Tatsachen einen Beweis gegen die Richtigkeit des *Dolloschen* Gesetzes oder wie er sich ausdrückt, „die Wiederkehr gänzlich verschwundener Organe“, einen „Fall von Reversibilität“. Es ist schwer zu begreifen, wie ein morphologisch geschulter Schriftsteller eine derartige Behauptung aufstellen kann. Läßt sich doch vor allem nicht der Schatten eines Beweises dafür anführen, daß die Ahnen der Landwirbeltiere jemals mehr als fünf Extremitätenstrahlen besessen haben. Wir wissen ja gegenwärtig

mit Sicherheit, daß die Gliedmaßen der Tetrapoden den paarigen Fischflossen nicht homolog sind, sondern daß beide unabhängig voneinander aus einer der Metapleuralfalte von *Amphioxus* ähnlichen Bildung durch Verstärkung ihres Vorder- und Hinterrandes hervorgegangen sind. Ich habe darüber schon früher bei Erörterung der *Ptychopterygiumtheorie* gesprochen. Trotzdem stellt *Oudemans* die gegenteilige Behauptung auf, „daß die Knochen des Antopodiums (der Hand und des Fußes) mit den Radii der Flossen verglichen werden können resp. aus ihnen hervorgegangen sind. . . . Jedenfalls ist die 5-Zahl schon eine Reduktion der größeren Zahl der Radii der Fischflossen; die übrigen Radii wurden rudimentär und verschwanden vollständig“. Und all dies behauptet *Oudemans*, ohne auch nur zu versuchen, irgend einen Beweis für diese absonderliche Ansicht zu erbringen! Aber wollte man selbst einen Augenblick annehmen, die Anschauungen von *Oudemans* wären in dieser Hinsicht richtig — obwohl sie doch in striktem Widerspruch sowohl mit der ontogenetischen wie auch mit der palaeontologischen Forschung stehen — so scheitert dieser Einwand gegen das *Dollosche* Gesetz noch immer an der Tatsache, daß der *Prachallux* der Frösche und die überzähligen Strahlen der Ichthyosaurierflossen eben ganz und gar nicht den angeblich einst vorhandenen und später vollständig verlorengegangenen Strahlen homolog sind, sondern eine davon morphologisch ganz verschiedene Neubildung darstellen. Die Behauptung von *Oudemans*, „daß wir mit einer Wiederholung des alten Zustandes zu tun haben“ schlägt somit auch allen morphologisch einwandfrei sichergestellten Tatsachen geradezu ins Gesicht.

Über die scheinbare Vermehrung der Halswirbel bei *Bradypus* wurde auch schon früher (in dem Zitat aus *Rosa*) das Nötige gesagt. Dieser Fall gibt wiederum ein deutliches Zeugnis für die Richtigkeit des Irreversibilitätsgesetzes. Ebenso verhält es sich auch mit der sekundären Segmentierung bei Insekten. Ich habe schon oben (bei Besprechung der Spezialisationskreuzungen) darauf hingewiesen, daß *Martini* in glänzender Weise dargelegt hat, daß das „*Caput fractum*“ bei den Flöhen eine Neuerwerbung darstellt, die durch Zusammenrücken der Fühlergruben entstanden und in der Lebensweise begründet ist. Sehr mit Recht wendet er sich dabei gegen *Oudemans*, der „in diesem Gelenk einen Rest ursprünglicher metamerer Segmentierung des Insektenkopfes sieht, so fragt man ihn doch, von welchen Arthropoden er denn die Flöhe ableiten will. Da bereits die ursprünglichsten Insekten eine einheitliche Kopfkapsel haben und *Oudemans* uns den Nachweis einer Flohlarve mit gegliedertem Kopfe schuldiggeblieben ist, erscheint es ausgeschlossen, das *Caput fractum* als primäre Bildung anzusehen. Es hat sicher mit der ursprünglichen Segmentierung des Kopfes

nichts zu tun“. Darum ist auch die Ansicht von *Oudemans* (1914), wonach die Flöhe von primär flügellosen Insekten abzuleiten wären, als durchaus verfehlt zu betrachten.

So sehen wir immer wieder, daß bei sekundärer Vermehrung von Segmenten diese der ursprünglich höheren Segmentzahl keineswegs homolog sind, sondern sich vielmehr stets als davon verschiedene Neubildungen erweisen und somit einen schlagenden Beweis für das *Dollosche* Gesetz liefern. Aber auch das Umgekehrte ist der Fall, wenn nämlich eine bei den Ahnen vorhandene Gliederung sekundär wieder rückgängig gemacht wird. Man hat in der älteren Systematik die Lebermoose an die Wurzel der Bryophyten gestellt und in ihnen gewissermaßen Bindeglieder zwischen den Thallophyten und den Laubmoosen zu sehen vermeint. Tatsächlich fehlt bei den Thallophyten eine Gliederung in Wurzel, Stamm und Blatt noch gänzlich, während sie bei den Laubmoosen sehr gut ausgeprägt ist. Die frondösen Lebermoose zeigen nun gleichfalls thallusähnliche Bildungen; doch läßt sich leicht zeigen, daß dies bei ihnen keineswegs als primärer Mangel der besagten Gliederung aufgefaßt werden darf, sondern vielmehr als sekundäre Reduktion derselben. Ihre Natur als abgeleitete Formen ist an dem häufigen Vorkommen reduzierter Blätter und an der oft weitgehenden anatomischen Gliederung kenntlich. Auch in ihren anderen Merkmalen erweisen sich ja die Lebermoose als höher spezialisiert gegenüber den Laubmoosen — wenn auch freilich meist im Sinne einer Rückbildung — und *Wettstein* hat daher sehr mit Recht die Laubmoose als die relativ ursprünglicheren Formen bezeichnet und die Lebermoose an das Ende des Systems der Bryophyten gestellt. Also auch hier haben wir keineswegs eine Rückkehr zur primitiven, primär ungegliederten Ahnenform.

Haben wir im bisherigen gesehen, daß die phylogenetischen Umbildungen von Metameren stets dem *Dolloschen* Gesetze folgen, so gilt dasselbe auch für die Antimeren. *Plate* hat in seiner Polemik gegen *Rosa* darauf hingewiesen, daß die Paguriden zweifellos von symmetrischen Decapoden abstammen und erst durch Benutzung einer schützenden Schneckenschale einen gedrehten Hinterleib erhalten haben. Jüngere Formen seien aber durch Gebrauch einer geraden Hülse wieder symmetrisch geworden. Demgegenüber weist *Rosa* darauf hin, daß beispielsweise bei dem ♀ von *Lithodes* (eine freilebende Form, die aus stark unsymmetrischen schalenbewohnenden Eupaguren abstammt) noch immer die (eiertragenden) Hinterleibsfüße nur auf der linken Seite vorhanden sind.

Besonders schön sehen wir die Gültigkeit des *Dolloschen* Gesetzes bei den mit den Anpassungen an verschiedene Fortbewegungsarten zusammenhängenden Umformungen. Ich habe

schon früher (Fig. 20) darauf hingewiesen, daß bodenbewohnende Wassertiere in sehr vielen Fällen durch einen flachen, breiten Körper ausgezeichnet sind. Als typisches Beispiel hierfür können wir die Rochen (Fig. 20 f) betrachten. Es kann kein Zweifel sein, daß diese von spindelförmigen Fischtypen abstammen, die eine nektonische Lebensweise führten. Andererseits leiten sich aber auch von den Rochen wieder Formen ab, die Pristiden, die sekundär zu der freischwimmenden Lebensweise zurückgekehrt sind. Plate hat dies als einen Beweis gegen das Irreversibilitätsgesetz angeführt; wenn dieses Gesetz nicht Geltung hätte, so müßte man tatsächlich erwarten, daß die Pristiden wieder ganz den Körperbau der primär nektonischen Rochenvorfahren angenommen hätten. Daß dies aber nicht der Fall ist, darauf stützte sich ja gerade die Beweisführung Jaeckels für die sekundär nektonische Lebensweise dieser Formen. Er sagt: „Es wäre durchaus kein Grund dafür geltend zu machen, daß die Brustflossen von *Pristis* nicht den Typus bewahrt hätten, den die unter den gleichen Bedingungen lebenden Haie ausnahmslos besitzen, sondern daß dieselben sich nach vorne ausgebreitet haben, wo sie durch Antorbitalknorpel mit dem Kopf in Verbindung treten. So mannigfach auch bei den Haien die Brustflossen gebaut sind, so zeigt doch kein Hai im geringsten eine Annäherung an das Verhalten, wie es uns bei *Pristis* entgegentritt. Dieses kann nur verständlich werden durch eine Lebensweise auf dem Boden, wie sie eben die anderen Rochen haben. Die ventrale Lage der Kiemenspalten ist. eine Folgeerscheinung jener Ausbreitung der Brustflossen nach vorne und unterliegt also derselben Beurteilung wie diese. Ähnlich liegt der Fall hinsichtlich des Mangels der äußeren Kiemenbögen und der Verschmelzung der vorderen Wirbel. Diese Verhältnisse bleiben unverständlich, so lange wir annehmen, daß die Vorfahren der Pristiden immer die Spindelform der Haie hatten, sie erklären sich aber in der natürlichsten Weise, sobald wir annehmen, daß die Vorfahren der Pristiden auf dem Boden lebten wie die anderen Rochen.“ „Auch in bezug auf die Kiefermuskulatur erweist sich *Pristiophorus* als reiner Hai, *Pristis* durchaus als Roche.“ „Die Übereinstimmung im Bau der vom Trigemini innervierten Muskulatur bei den Rhinobatiden und den neuerdings wiederholt zu dieser Familie gerechneten Pristiden ist eine so große, daß eine nahe Verwandtschaft nicht bezweifelt werden kann.“ So lassen sich zahlreiche Merkmale anführen, die einen deutlichen Unterschied gegenüber den primär nektonischen Ahnen zeigen. In den Dipneusten haben wir Formen kennen gelernt, bei denen die Anpassung an die grundbewohnende Lebensweise zur Ausbildung einer gephyrocerken Schwanzflosse geführt hat. Auch bei gewissen Formen von Rochen ist dies eingetreten. *Dollo* hat darauf hinge-

wiesen, daß *Pristis* von den Rochen noch vor Erwerbung der Gephyrocerkie abgezweigt ist; dagegen ist *Ceratoptera* erst nachher zur nektonischen Lebensweise übergegangen und hat daher auch die gephyrocerke Schwanzflosse seiner benthonischen Ahnen bewahrt, obwohl bei der freischwimmenden Lebensweise eine haiartige Schwanzflosse, wie sie die primär nektonischen Ahnen besaßen, viel zweckentsprechender wäre. Die einmal eingetretene Gephyrocerkie konnte aber eben nicht mehr rückgängig gemacht werden. Wenn also *Plate* behauptet: „Die *Pristiden* leiten sich von den am Boden lebenden Rochen ab, sind aber wieder freischwimmend geworden und haben damit die ursprüngliche Form der Haie wieder angenommen“, so ist der Schlußsatz davon vom morphologischen Standpunkte aus ganz unrichtig. Mit Recht sagt darum *Dollo* (1922): „Mais, de même que les *Baleines* ne sont pas redevenues des *Poissons*, — de même les *Scies* ne sont pas redevenues des *Requins*...les *Scies* ne sont pas des *Requins*, — mais des *Raies squaliformes*.“

Etwas Ähnliches zeigt uns auch die Stammesgeschichte der tetrabranchiaten Cephalopoden. *Plate* hatte behauptet: „Die Ammoniten beginnen mit geraden *Orthoceras*-formen, rollen sich dann spiralig ein, um zur Zeit des Erlöschens wieder in verschiedenen Gattungen eine mehr oder weniger gestreckte Schale (*Baculites*) anzunehmen.“ Aber auch hier konnte *Dollo* einerseits zeigen, daß diese Schalenformen in engstem Zusammenhang mit der Fortbewegungsart stehen, und andererseits, daß die sekundär gestreckten („aufgerollten“) Formen keineswegs den primär geraden gleich gebaut sind, sondern sich von ihnen im Bau der Suturen, der Anfangskammer usw. unterscheiden, durch Merkmale, die wir nur auf Grund der durchgemachten stammesgeschichtlichen Entwicklung erklären können. Die ursprünglichen Mollusken (Fig. 31a) führten eine benthonische Lebensweise und hatten eine einfache, mehr oder weniger flache oder kegelige Schale. Sodann gingen die Cephalopoden zur schwebenden Lebensweise mit nach unten gerichtetem Mund und Tentakeln über („*Vie hypso-planctique hypostome*“). Die Schalen wurden dabei in Anpassung an das Schweben hoch und gekammert (Fig. 31b). Von solchen Formen leiten sich wieder Bodenbewohner ab (Fig. 31c), die also dieselbe Lebensweise führten wie die primär benthonischen Urmollusken, aber denselben doch im Bau nicht wieder gleich werden konnten. Allerdings war die hohe Schale für diese Lebensweise sehr unpraktisch, konnte aber nicht wieder zu dem einstigen, einfachen Typus zurückkehren. Vielmehr sehen wir, daß sie sich zunächst hornförmig krümmt (*Cyrtoceras*), dann noch stärker einrollt (*Gyroceras*), wobei aber noch immer die Windungen einander nicht berühren, bis schließlich auch dieses eintritt und die typische

Schneckenform der Schale fertig ist (Fig. 31*c*). Die Nachkommen dieser typischen, eingerollten Ammoniten gingen wieder zur planktonischen Lebensweise über. Aber auch diese sekundär planktonischen Formen (Fig. 31*d*) sind den primär schwebenden keineswegs wieder gleich geworden. Wohl tritt auch hier wieder in Zusammenhang mit der neuen Lebensweise eine neuerliche Streckung der Schale ein, aber nur im Distalteile, während die Anfangswindungen eingerollt bleiben. Auch war die Haltung des Tieres bei dieser sekundär planktonischen Lebensweise umgekehrt wie früher, nämlich mit Mund und Tentakeln nach oben („*Vie hypsoplanctique épistome*“). Also auch hier kommt uns wieder

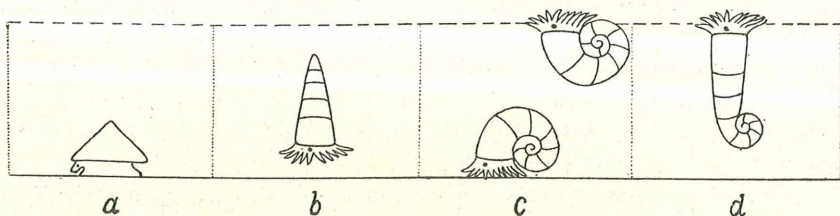


Fig. 31. Phylogenie der aufgerollten Ammonitenformen.

a = Urmolluske (primär benthonisch); *b* = gerade Cephalopode (primär planktonisch); *c* = eingerollte Cephalopode (sekundär benthonisch); *d* = aufgerollte Cephalopode (sekundär planktonisch).

(Nach *Dollo*.)

die Nichtumkehrbarkeit der stammesgeschichtlichen Entwicklung klar und deutlich zum Bewußtsein.

Einen ähnlichen Wechsel der Lebensweise konnte *Dollo* auch bei den Trilobiten feststellen. Die Hauptmasse der Trilobiten führte eine bodenbewohnende Lebensweise (Fig. 20 *a*). Sie hatten einen flachen Körper und die Augen lagen bei ihnen, ganz so wie bei den Rochen, auf der Rückenfläche des Kopfes, und zwar seitlich vom Mittelstück (Glabella) des Kopfschildes; lateral von den Augen befanden sich bewegliche Wangenplatten (in der Figur punktiert). Die Ontogenie der Trilobiten, die uns durch fossiles Material genau bekannt geworden ist, lehrt uns aber, daß diese benthonische Lebensweise nicht die ursprüngliche der Gruppe war, sondern daß sie von freischwimmenden Formen abstammen. Das sogenannte Protaspisstadium zeigt nämlich randständige Augen, die v o r der Glabella lagen und daher nach vorn gerichtet waren; die Wangenplatten fehlten diesem Stadium noch vollständig. Nach dem biogenetischen Gesetz müssen wir gleiches auch für die primär nektonischen Vorfahren der Trilobiten annehmen. In Anpassung an die benthonische Lebensweise rückten dann die Augen auf die Kopffläche hinauf, also nach hinten, und kamen so seitlich von der Glabella zu liegen; gleichzeitig bildeten

sich die Wangenplatten aus. Von diesen benthonischen Formen kehrten aber einige (z. B. *Deiphon*, *Aeglina*) wieder zur nektonischen Lebensweise zurück. Sie brauchten nun wieder randständige Augen; dies geschah aber nicht in der Weise, daß die Augen wieder an die ursprüngliche Stelle nach vorn rückten, sondern dadurch, daß sie an ihrer Stelle seitlich von der Glabella verbleibend durch Rückbildung der Wangenplatten wiederum randständig wurden. Dabei trat bei *Aeglina* eine enorme Hypertrophie der Augen ein, was uns beweist, daß die Tiere unter ungünstigen Lichtverhältnissen, nämlich in stark schlammigem Wasser, lebten; aus dem Umstande, daß die Hypertrophie der Augen auf der Ventralseite bedeutend weiter vorgeschritten war als auf der Dorsalseite, schloß *Dollo* mit Recht, daß es sich hier um Rückenschwimmer handelte. Auf jeden Fall sehen wir aber, daß den sekundär nektonischen Formen eine Rückkehr zum morphologischen Stadium der primären Freischwimmer unmöglich war, indem die Augen nicht wieder an die Stelle vor der Glabella zurückkehren konnten, sondern wie bei den Grundbewohnern seitlich davon stehen blieben.

Besonders schön sehen wir die Gültigkeit des *Dolloschen* Gesetzes auch bei den Umformungen, die die orthopoden Dinosaurier (*Ornithischier*) in Anpassung an verschiedene Arten der Fortbewegung erfahren haben. Bei den sauropoden Dinosauriern, die eine quadrupede Gangart besaßen, zeigt das Schambein (*Pubis*; Fig. 32 a: p) einen einzigen, großen, nach vorn und unten gerichteten Fortsatz. Diese Beckenform finden wir auch bei den durch bipede Fortbewegung ausgezeichneten theropoden Dinosauriern im wesentlichen in derselben Weise wieder (*Saurischier*). Wir müssen annehmen, daß auch die Ahnen der *Ornithischier* ein ähnlich gebautes Becken hatten. Bei dieser Gruppe führte aber der Übergang zur bipeden Gangart zu einer auffallenden Umformung des Beckens (Fig. 32 b). Am Schambein sind nun zwei Fortsätze ausgebildet, von denen der eine (*Processus pseudopectinealis*) nach vorn, der andere (*Postpubis*) nach hinten gerichtet ist und hier parallel unter dem Ischium verläuft, demselben aber nicht anliegt. So ist das Becken hier vierstrahlig geworden. Dieser auffallende Unterschied in der Beckenform zwischen Theropoden und Orthopoden erklärt sich nach *Abel* dadurch, daß die ersteren bei der Fortbewegung den Schwanz mit als Stütze benützten, während die letzteren ihn hochoberhalb als Balanzierorgan trugen. Daß die Fortbewegung der beiden Gruppen wirklich in dieser Weise stattfand, ist durch Fährten einwandfrei bewiesen. Daß damit die Beckenumformung zusammenhängt, sehen wir auch an jetzt lebenden Wirbeltieren. Auch der Springmaus dient der Schwanz als Stützorgan bei der Lokomotion, und so auch dem Känguruh bei langsamer Fortbewegung. Bei beiden ist keinerlei Beckenumformung

eingetreten, die der der Ornithischier analog wäre. Dagegen haben wir in den Vögeln jetzt lebende bipede Formen, die keinen stützenden Schwanz besitzen. Bei ihnen (Fig. 32 c) ist nun gleichfalls eine

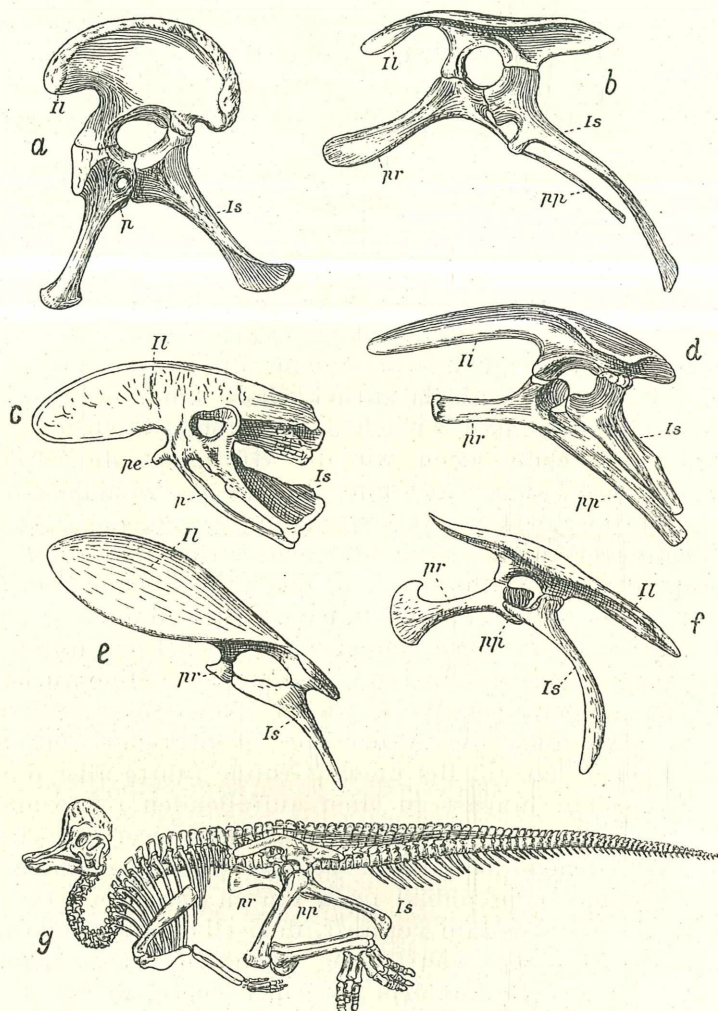


Fig. 32. Becken von a = Diplodocus; b = Iguanodon; c = Aptyx; d = Stegosaurus; e = Ankylosaurus; f = Triceratops; g = Skelett von Corythosaurus.

(Nach Abel.)

Beckenumformung eingetreten, die auffallend der der Orthopoden gleicht. Auch hier ist das Becken vierstrahlig geworden, doch läßt sich leicht nachweisen, daß es sich hier nur um Konvergenz mit den Ornithischiern handelt, nicht um morphologische Gleich-

wertigkeit. Das Schambein der Vögel steht im Embryonalleben meist senkrecht nach unten, mitunter sogar schräg nach vorn. Erst im Laufe der ontogenetischen Entwicklung biegt es sich mehr nach hinten; endlich legt es sich so weit unter das Ischium, daß es ganz dieselbe Lage einnimmt, wie das Postpubis der Ornithischier. Auch an der Stelle, wo sich bei den letzteren der Processus pseudopectinealis befindet, besitzen die Vögel einen Fortsatz nach vorn (Processus pectinealis; Fig. 32 *c*, *pe*); dieser ist aber hier kein Bestandteil des Pubis, sondern gehört dem Ilium an. Funktionell ist also hier ganz dasselbe erreicht wie bei den Ornithischiern, morphologisch handelt es sich aber um ganz etwas anderes, indem bei den Vögeln das ganze Pubis nach hinten gerichtet ist, bei den Orthopoden dagegen nur der eine Fortsatz, während der andere nach vorn absteht, bei den Vögeln aber durch einen Fortsatz des Iliums funktionell ersetzt wird. Ein solcher Beckenbau ist aber lediglich für die bipede Fortbewegung zweckentsprechend und wurde daher bei den Ornithischiern wieder rückgängig gemacht, sobald sie diese Gangart aufgaben. Und nun sehen wir wiederum — ganz entsprechend dem Irreversibilitätsgesetz — daß der Beckenbau nirgends wieder zum ursprünglichen Saurischiertypus zurückkehrte, sondern daß die durchgemachte Entwicklung ihm einen unauslöschlichen Stempel aufgeprägt hat, der sich auch nach Rückkehr zur tetrapoden Fortbewegung noch deutlich erkennen läßt. Diese Rückkehr erfolgte bei verschiedenen Typen in ganz verschiedener Weise. Bei *Stegosaurus* (Fig. 32 *d*) wurde das Postpubis verstärkt und legte sich der ganzen Länge nach eng an das Ischium an, so daß es mit diesem zusammen funktionell nur einen Strahl bildete. Somit ist das Becken hier zwar morphologisch noch vierstrahlig, funktionell aber wieder dreistrahlig geworden. Eine andere Umbildung machte *Ankylosaurus* (Fig. 32 *e*) durch. Bei ihm verfiel das ganze Pubis einer starken Rückbildung, das Postpubis verschwand gänzlich und vom Processus pseudopectinealis blieb nur ein kleiner Fortsatz übrig. Auch hier ist die Form also ganz anders geworden als sie beim Saurischierbecken war. Noch einen anderen Weg hat *Triceratops* (Fig. 32 *f*) in der Entwicklung eingeschlagen, der gleichfalls wieder zur vierbeinigen Fortbewegungsart zurückgekehrt ist. Hier verfiel das Postpubis allein der Rückbildung; der Processus pseudopectinealis ist aber seiner stammesgeschichtlichen Herkunft entsprechend nach wie vor stärker nach vorn gerichtet als das Pubis der Saurischier und vom Postpubis blieb noch immer ein deutliches Rudiment erhalten. Andere Ornithischier sind von der bipeden zur aquatischen Lebensweise übergegangen. Während schon *Trachodon annectens*, von dem in den letzten Jahren eine Anzahl trefflich erhaltener Skelette mit Abdrücken der ganzen Hautbekleidung

gefunden worden sind, in der Ausbildung von Schwimmhäuten zwischen den Fingern und an den Rändern der Hand zweifellose Anpassungen an das Wasserleben erkennen läßt, sind diese Adaptationen bei einer anderen Gattung, *Corythosaurus* (Fig. 32 g), noch weiter vorgeschritten, so daß wir zu der Annahme geführt werden, daß sich dieses Reptil fast ausschließlich im Wasser aufgehalten zu haben scheint (*Abel*, 1922). Schon bei *Trachodon* ist das Postpubis kürzer als bei *Iguanodon* und bei *Corythosaurus* ist es noch stärker verkürzt und auch nicht so schlank, ohne freilich einen so hohen Grad der Rückbildung wie bei *Triceratops* erreicht zu haben.

Wie sehr sich die frühere Art der Fortbewegung in der Umformung der Extremitäten selbst auch nach Annahme einer anderen Fortbewegungsart noch ausprägt, dafür habe ich schon früher bei Gruppe 1 einige Beispiele angeführt. Einen weiteren schönen Fall von Irreversibilität der stammesgeschichtlichen Entwicklung zeigt uns auch die Verlagerung, die die Bauchflossen (Ventrals) bei vielen Fischen erfahren haben. Sie wurden zunächst aus ihrer ursprünglichen, abdominalen Stellung nach vorn unter den Thorax verlegt, und zwar zeigt sich diese Erscheinung vorwiegend bei jenen Fischen, bei denen die Körperhöhe jene der fusiformen Fischtypen übersteigt. *Dollo* „hat das Verdienst, den Nachweis erbracht zu haben, daß bei zahlreichen *Acanthopterygiern* mit abdominalen Ventralen dieselben sekundär in die abdominale Lage verschoben worden sind, nachdem sie früher eine thorakale oder jugulare Stellung besessen haben. Der Nachweis einer sekundär erfolgten Verschiebung der thorakal oder jugular gestellten Ventralen in die Abdominalregion beruht auf dem Vorhandensein eines langgestreckten Ligamentes, das die abdominal stehende Ventralis mit dem Schultergürtel, und zwar mit der Clavicularsymphyse verbindet. Eine Verbindung mit der Clavicularsymphyse ist aber nur zu der Zeit möglich gewesen, da die Ventralen tatsächlich vorn am Schultergürtel standen, denn es ist ganz ausgeschlossen, daß von einer primär abdominalen Ventralis ein Ligament nach vorne zum Schultergürtel entsendet wurde. Das Ligament beweist mit voller Klarheit, daß früher eine enge Verbindung zwischen Ventralen und Schultergürtel bestand, die durch das Rückwandern der Ventralen in die Abdominalregion gelockert, rudimentär und ligamentös wurde. So können wir mit voller Sicherheit Fische mit primär abdominalen Ventralen und solche mit sekundär abdominalen Ventralen unterscheiden. Ein Beispiel für die erste Kategorie sind die *Elopidae* mit echten, primären Abdominalen, für die zweite Kategorie die *Atherinidae* mit sekundären Abdominalen“ (*Abel*, 1912). Man sollte meinen, daß gegen einen so unzweifelhaften Fall von Irreversibilität nichts

einzuwenden wäre. Trotzdem sagt dazu aber *Oudemans*: „Von einem gewissen Standpunkte gesehen, ist das kein Fall von Reversibilität, sondern von einfacher Stellveränderung. Aber von einem anderen Standpunkte kann man es bestimmt als einen Fall von Reversibilität betrachten, denn wenn Ventrals nach vorne verschoben sind, sind sie in der Regel rudimentär geworden, verkümmert.“ Dieser Einwand berührt sehr merkwürdig, weil er das Problem überhaupt nicht trifft. *Oudemans* wird sich doch wohl nicht vorstellen, daß die Ventrals deswegen nach vorn rücken, um dort rudimentär zu werden: das könnten sie doch an Ort und Stelle auch! Das Rudimentärwerden ist also ein ganz sekundärer Vorgang, der hier gar nichts zu tun hat, weil doch die Formen mit sekundär abdominalen, funktionellen Ventrals keinesfalls von solchen mit rudimentären Bauchflossen abstammen können. Was hat aber das Rudimentärwerden hier überhaupt mit Reversibilität oder Irreversibilität zu tun? Es handelt sich hier doch gerade um die Stellungsveränderung, die *Oudemans* — seinem Aussprache nach zu urteilen — für etwas ganz Belangloses zu halten scheint. Wären die Ventrals in ihre frühere Stellung zurückgekehrt und hätten sie dabei wieder ganz den ursprünglichen Bau angenommen, ohne irgendwelche Anzeichen der einstigen thorakalen Stellung zu bewahren, so hätten wir es ja mit einem Fall von Reversibilität zu tun. Das ist aber gerade nicht der Fall, indem das Ligament die frühere thorakale Stellung erweist und damit einen wesentlichen morphologischen Unterschied gegenüber den primär abdominalen Ventrals ergibt. *Oudemans* hat also bei diesem Beispiel anscheinend überhaupt nicht erkannt, worauf es hier ankommt.

Auch der Bau der Fortbewegungsorgane der dibranchiaten Cephalopoden liefert uns ein gutes Beispiel von Irreversibilität. Darauf hat *Abel* (1916) hingewiesen. Bei den Cranchiiden treffen wir im erwachsenen Zustande Terminalflossen an, die noch in der Mittellinie untereinander verbunden sind und in ihrer Gesamtform an einen Schmetterling mit gespreizten Flügeln erinnern (Fig. 33 a). Bei einer Anzahl hochspezialisierter Arten, welche ausnahmslos Bewohner großer Meerestiefen sind, ist eine Spaltung der sonst in der Regel vereinigten Terminalflossen zu beobachten (Fig. 33 b), wie dies fast bei allen bisher bekannten Jugendformen der Oegopsiden (Fig. 33 c) der Fall ist. Man könnte meinen, es hier mit einer Wiederholung des Larvenzustandes und somit mit einem Fall von Umkehrbarkeit der Entwicklung zu tun zu haben. „Bei einer genaueren Prüfung des anatomischen Baues jener Tiefseedibranchiaten, welche in mancher Hinsicht larvenähnlich erscheinen, ergibt sich jedoch, daß diese Ähnlichkeiten nur äußerlich sind und daß . . . in der Art des Flossenansatzes tiefgreifende

Verschiedenheiten zwischen den Larvenstadien der Dibranchiaten und den larvenähnlichen, aber erwachsenen Tiefseeformen bestehen. Für gewöhnlich liegt bei den Oegopsiden das hinterste Ende des Eingeweidetasches im Conus des Gladius. Die Mantelachse, die bei den Oegopsiden vom geradlinig verlaufenden Gladius gebildet zu werden pflegt, verläuft bei Cranchia. . nur bis zum vorderen Flossenansatz parallel mit dem Gladius; von dieser Stelle an wendet sich jedoch der Conus ventralwärts, um an der Ventralseite des Mantels als kleine Spitze wieder hervorzutreten.

Es bedarf nach dieser.... Darstellung wohl kaum mehr eines ausdrücklichen Hinweises darauf, daß hier keine primitiven oder ‚Larvenzustände‘ vorliegen, sondern im Gegenteil hochspezialisierte Merkmale. Die eigentümliche Spezialisierung des Gladius von Cranchia.... hat aber bei.... Bathothauma eine weitere Steigerung erfahren. Die Achse des Gladius ist auch.... nicht geknickt, aber die Lanceola endet weit vor dem Mantelende, das breit abgerundet abschließt. Ferner ist das Ende des Gladius — die Lanceola — sehr stark verkürzt, so daß sein nach unten abgeknicktes Ende nicht mehr die Ventralseite des Mantels durchbricht, sondern im Inneren des Mantels eingeschlossen bleibt.... Könnte etwa noch ein Zweifel an dem hohen Spezialisierungsgrade von Bathothauma aufgeworfen werden, so mag darauf hingewiesen werden, daß bei dieser Gattung ein neuer Stützapparat für die beiden getrennten Terminalflossen ausgebildet worden ist, der in einer gebogenen Querstange mit schaufelförmigen Enden besteht, an denen die Flossen angeheftet sind und der mittels dreier nach vorne gegen das Gladiusende konvergierender Stäbchen mit dem Gladius in Verbindung tritt. Hier liegt doch wohl ohne Zweifel eine Neubildung vor, die jede Deutung der Spezialisierung von Bathothauma als die eines ‚Larvenzustandes‘ endgültig ausschließt“. Ähnlich sehen wir bei der genannten Gattung und vielen anderen Tiefseecephalopoden eine Reduktion des Armapparates, die eine auffallende Ähnlichkeit mit Larven nektopelagischer Dibranchiaten bietet. Der Armapparat solcher Larven ist aber fast immer dadurch gekennzeichnet, daß die Arme kurz sind und nur eine geringe Zahl von Saugnäpfen tragen; niemals sind bei Larven Fanghaken ausgebildet. „Die sogenannten ‚larvalen‘ Zustände des Armapparates vieler erwachsener Tiefseeoegopsiden sind. nicht etwa in der Weise zustande gekommen, daß der Armapparat dieser Formen auf der Larvenstufe in Gestalt einer Entwicklungshemmung stehen blieb; sondern diese Ähnlichkeiten sind sekundär und bedingt durch die Rückkehr zur mikrophagen Lebensweise nach Durchlaufung einer makrophagen phylogenetischen Vorstufe.“ Daß eine solche Vorstufe von verschiedenen Gattungen,

z. B. *Cranchia* (Fig. 33 *a*), durchlaufen wurde, beweist in schlagender Weise das Vorhandensein von Tentakeln bei diesen „Gattungen, die sich jedoch in der Reduktion der Keule und der Ausbildung zahlreicher, aber sehr kleiner Saugnäpfe sehr bestimmt von den typischen Tentakelformen der makrophagen Hochseeoegopsiden

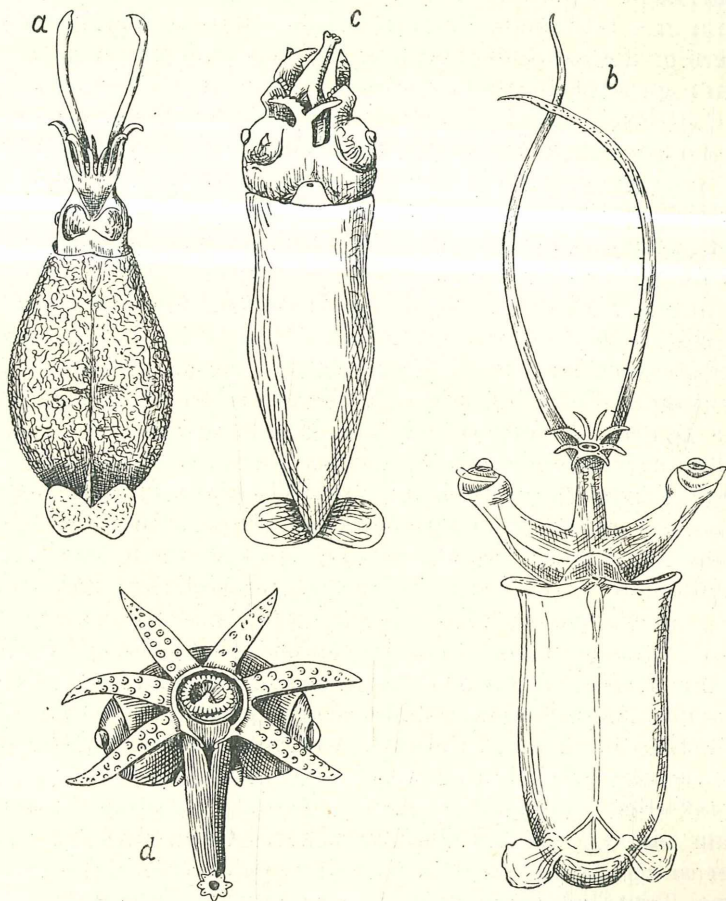


Fig. 33. Cephalopoden.

a = *Cranchia scabra*; *b* = *Bathothauma lyromma*; *c* = Jugendform von *Stenoteuthis*; *d* = Kopf und Armapparat einer Ommatostreptidenlarve.
(Aus Abel.)

unterscheiden. Derartige fadenförmige Tentakel finden sich niemals bei den Larven makrophager, nektopelagischer Oegopsiden und sind daher ein zwingender Beweis für die Abstammung von makrophagen Vorfahren, die sekundär mikrophag geworden sind.“ „Liegt also bei den besprochenen Typen keine Über-

einstimmung mit Larvenzuständen, sondern nur eine auffallende äußere Ähnlichkeit mit solchen vor, so können wir dies wohl nur dadurch erklären, daß die larvenähnlichen Cranchiiden nicht eine einfache phylogenetische Fortsetzung des in der Jugend von fast allen Oegopsiden durchlaufenen Larvenstadiums bilden, sondern daß sie nach Durchlaufung des vom jetzigen verschiedenen Anpassungsstadiums ihrer Vorfahren wieder zur Lebensweise der Larven zurückgekehrt sind, ohne daß aber dabei die in früheren stammesgeschichtlichen Stufen durchlaufenen Anpassungen und Organisationsänderungen gänzlich verwischt werden konnten. Die larvenähnlichen Cranchiiden bilden somit.. eine neue Bestätigung der Richtigkeit des Dollo'schen Gesetzes“ (Abel 1916).

Interessant sind in dieser Beziehung auch die Umformungen der Tentakel, die bei gewissen Jugendformen, dem sogenannten Rhynchoteuthion-Stadium (Fig. 33 c, d) zu beobachten sind. Hier sind die beiden Tentakel zunächst „der ganzen Länge nach miteinander zu einem Rüssel verschmolzen, der fleischig und sehr kontraktile ist.... Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung tritt an der Basis des Rüssels eine Spaltung ein, die sich nach oben erweitert und schließlich wieder zu einer Trennung der beiden Tentakel führt.... Die wieder sekundär frei gewordenen Tentakeln des erwachsenen Tieres unterscheiden sich jedoch von den primär freien Tentakeln anderer Dibranchiaten durch eine weitgehende Asymmetrie der Keulenabschnitte.... — ein weiteres Beispiel für die Irreversibilität der Entwicklung“ (Abel, 1916). Daran vermag auch die Tatsache gar nichts zu ändern, daß Oudemans dies „gelindest gesagt, doch etwas stark“ nennt und hier von einer „schiefen Logik“ redet. Ganz und gar verfehlt ist aber seine Argumentation: „Solange der Rüssel bestand, gab es keine Tentakel mehr; die waren verschwunden, hatten sich jedenfalls gänzlich umgeändert, konnten daher, dem Dollo'schen Gesetz gemäß, niemals wieder zu der Tentakelform zurückkehren und wieder als Tentakel funktionieren.“ Eine solche Beweisführung aus dem Irreversibilitätsgesetz ableiten zu wollen, nenne ich „etwas stark!“ Dollo hat doch niemals behauptet, daß ein Organ nie wieder seine frühere Funktion übernehmen kann, sondern im Gegenteil ausdrücklich diese funktionelle Reversibilität stets betont. „C'est qu'il faut toujours distinguer avec soin la Réversibilité fonctionnelle (ou physiologique, presque toujours possible) et la Réversibilité de structure (ou morphologique, qui est tout autre

chose). Nous avons donc affaire, ici, à un cas de *Réversibilité physiologique*, — et non à un cas de *Réversibilité morphologique*. . . Il y a donc encore une fois, ici, *confusion* entre la *Réversibilité physiologique* (presque toujours possible) et la *Réversibilité morphologique* (qui est tout autre chose)“ (*Dollo* 1922). Aber nicht nur, daß das *Dollosche* Gesetz die Möglichkeit einer funktionellen Reversibilität gar nicht in Abrede stellt, setzt es diese geradezu als notwendige Vorbedingung für seine Beweisführung voraus! Denn es wäre ja gar nicht möglich, an der Hand von Beispielen zu erweisen, daß es keine morphologische Reversibilität gibt, wenn nicht durch eine funktionelle Rückkehr zu denselben Lebensbedingungen auch eine morphologische Rückkehr zum früheren Bautypus zweckmäßig gemacht wäre. Auf unseren Fall angewandt, besagt also das Irreversibilitätsgesetz keineswegs, daß ein Organ, das einmal als Tentakel funktioniert hat und diese Funktion später aufgab, nie wieder die frühere Funktion übernehmen kann, sondern vielmehr nur, daß diese sekundären Tentakel in ihrem morphologischen Bau Verschiedenheiten gegenüber den primären aufweisen müssen, die auf Grund der durchgemachten Entwicklung zu erklären sind. Wenn also *Oudemans* verwundert fragt: „Was hat die Asymmetrie mit der Irreversibilität zu schaffen?“ so kann man ihm darauf nur antworten: sie beweist uns eben, daß ein morphologischer Unterschied zwischen den primär freien und den sekundär frei gewordenen Tentakeln besteht — ganz in Übereinstimmung mit dem *Dolloschen* Gesetz.

Auch bei den Umformungen, die die Extremitäten der Insekten in Anpassung an verschiedene Funktionen erfahren haben, dürften sich sicherlich zahlreiche schöne Beispiele für die Richtigkeit des Irreversibilitätsgesetzes feststellen lassen. Leider ist dieses Gebiet aber bisher noch so gut wie gar nicht von der Forschung in Angriff genommen worden. Immerhin scheint beispielsweise der Bau der Vorderbeine der blumenbesuchenden *Lamellicornier* (*Cetoniiden* usw.) wohl recht deutlich darauf hinzuweisen, daß sie von grabenden Formen abzuleiten sind. Gewisse Funktionen der Wirbeltierextremitäten wurden bei den Insekten von anderen Organen übernommen, nämlich die Funktion der Fortbewegung durch die Luft von den Flügeln, die Tastfunktion von den Fühlern (die zugleich auch Sitz des Geruchsinnes sind). Wir müssen darum hier im Anschluß an die Extremitäten auch die genannten Organe einer Betrachtung unterziehen.

Ich habe schon 1912 darauf hingewiesen, daß die sekundär makropteren Orthopteren einen guten Beleg für die Richtigkeit des *Dolloschen* Gesetzes liefern. Ich konnte dort zeigen, daß die Reduktion der Flugorgane bei der genannten Gruppe in der Weise vor sich geht, daß der distale Teil viel stärker reduziert wird als

der proximale, so daß also der Abgang des Radii Sektor bei brachypteren Formen (Fig. 34 *b*) ausgesprochen weiter distal liegt als bei primär makropteren (Fig. 34 *a*). Dieser Unterschied bleibt aber auch bei sekundär makropteren Formen (Fig. 34 *c*) erhalten. Ich wählte damals als Beispiel die mitteleuropäischen Xiphidien und habe dabei ausdrücklich betont, daß die beiden Arten sich zwar auch in der Form der Legeröhre unterscheiden, daß wir aber doch voll berechtigt sind, für die Ahnen des *X. dorsale*

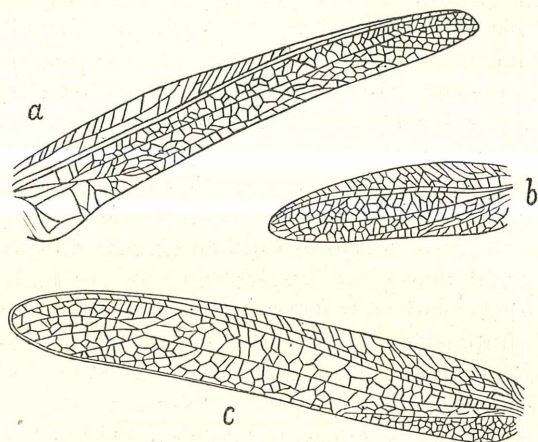


Fig. 34. Vorderflügel von Xiphidion.

a = fuscum (primär makropter); *b* = dorsale (brachypter); *c* = dorsale burri (sekundär makropter).

(Nach Karny.)

denselben Geädertypus anzunehmen, den wir heute noch bei *X. fuscum* antreffen. 1913 habe ich dem als neues Beispiel noch *Stauroderus sauleyi* und *pullus* hinzugefügt, die sich (abgesehen von einem geringen Färbungsunterschied der Hinterbeine, der keinesfalls als Speciesmerkmal angesehen werden kann) einzig und allein dadurch voneinander unterscheiden, daß *sauleyi* primär makropter ist, *pullus* dagegen brachypter oder sekundär makropter. Dieser Geäderunterschied wurde schon vom Erstbeschreiber des *sauleyi*, *Krauss*, hervorgehoben. Ist die Reduktion noch weiter gegangen, z. B. bei *Podisma pedestris*, so zeigt die sekundär makroptere Form noch auffallendere Unterschiede: „hier sind Radii Sektor und Media nicht oder wenig verzweigt, und die von ihnen gebildeten Längsäste sind weit voneinander entfernt: die übrigbleibenden Zwischenräume sind von Venae intercalatae und von regellosem Quergeäder erfüllt. Also auch hier wiederum keine Rückkehr zum ursprünglichen makropteren Typus, sondern die im Laufe der Phylogenie durchgemachte Reduktion hat auch

der sekundär langflügeligen Form ein charakteristisches Gepräge verliehen.“ Bezüglich der eingehenden Erörterung dieses Themas verweise ich auf die Diskussion, die sich 1914 zwischen *Puschnig* und mir darüber entsponnen hat. Ich will daraus nur hervorheben, daß *Puschnig* zunächst die Frage aufgeworfen hat, ob „denn nicht der Umstand, daß in einer zur fortschreitenden Rückbildung der Flugorgane führenden Entwicklungsreihe plötzlich wieder Langflügler, also „Reversionsformen“, auftauchen, nicht schon an und für sich dem *Dolloschen* Gesetze“ widersprechen. Dazu ist natürlich zu bemerken, daß der Einschub „also Reversionsformen“ ganz ungerechtfertigt ist. Er ließe sich nur vertreten, wenn die „Reversionsformen“ wirklich dem ursprünglichen Ahnentypus vollständig gleich wären, was nachzuweisen aber noch bei keiner einzigen Formenreihe gelungen ist. Wenn *Puschnig* in seinen Schlußbemerkungen die Meinung ausspricht, unsere divergierende Auffassung sei darauf zurückzuführen, daß jeder von uns die betreffenden Unterschiede verschieden bewerte, so muß ich demgegenüber betonen, daß es für das *Dollosche* Gesetz nicht von Belang ist, wie man die Verschiedenheiten bewertet, sondern lediglich ob konstante Unterschiede vorhanden sind oder nicht. Die Richtigkeit dieser meiner vierten These gibt aber auch *Puschnig* zu, d. h. auch er hält es für möglich, „nach Merkmalen im Bau und Geäder der Flügel primär langflügelige Formen von solchen, die erst sekundär wieder makropter geworden sind, mit Sicherheit zu unterscheiden“; trotzdem glaubt er aber merkwürdigerweise nicht, „daß in der sekundären Makropterie der Orthopteren Beispiele für das *Dollosche* Gesetz der Irreversibilität gegeben sind.“ Ich finde aber, daß sich die Richtigkeit dieses Gesetzes direkt aus der der vierten These mit logischer Notwendigkeit ergibt.

Ein weiteres Beispiel für die Irreversibilität hat mir 1922 der Flügelbau der Thysanopteren ergeben. Ich habe dort zu beweisen versucht, daß wir die genannte Gruppe auf Zorapteren-ähnliche Vorfahren zurückführen müssen. Nun wissen wir aber, daß die geflügelten Zorapteren (Fig. 35 a) ihre Flugorgane später abwerfen und zu diesem Zwecke an der Basis eine präformierte, schwach chitinierte Abbruchsstelle besitzen. „Bei den Thysanopteren werden die Flügel nicht mehr abgeworfen; es mußte daher die präformierte Abbruchsstelle der Zorapteren versteift werden. Nach *Dollos Irreversibilitätsgesetz* dürfen wir wohl annehmen, daß eine einfache Rückkehr zum primitiveren Typus nicht mehr möglich war. Tatsächlich finden wir auch bei zahlreichen Terebrantiern hinter der fast immer gebräunten, stark chitinierten Vorderflügelbasis eine helle, offenbar schwächer chitinierte borstenlose Stelle ganz wie bei den Zorapteren. Um nun an dieser Stelle das Abbrechen der Flügel.. zu ver-

hindern, mußte vor allem eine Verstärkung des Hinterrandes in dieser Gegend eintreten. Der Hinterrandteil hat sich hier daher allmählich verbreitern müssen und dieses Stadium sehen wir durch *Stomatothrips* repräsentiert. Aus dieser Verbreiterung hat sich dann im Laufe der Weiterentwicklung die Schuppe herausgebildet.“ Sie ist bei den primitivsten Formen (Fig. 35 *b*) noch schwach entwickelt und zeigt gerade bei hochspezialisierten (z. B. *Retithrips*, Fig. 35 *c*) eine exzessive Ausbildung. Ihren Zweck können wir überhaupt nicht anders verstehen, als wenn wir annehmen, daß

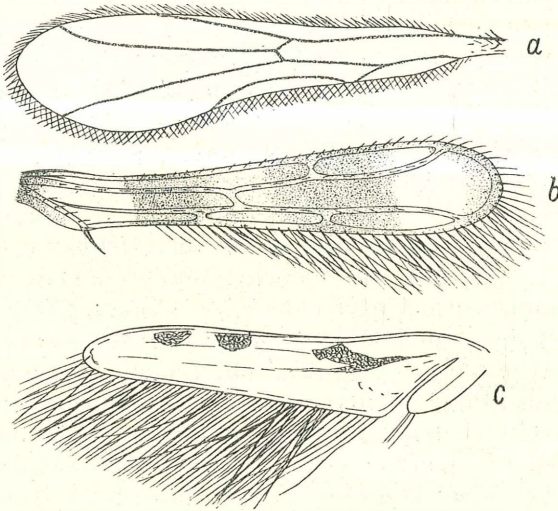


Fig. 35. Vorderflügel von *a* = Zorotypus; *b* = *Stomatothrips*; *c* = *Retithrips* (*a*, *c* nach Karny, *b* nach Hood.)

entsprechend dem Dolloschen Gesetze eine Rückkehr zum ursprünglichen Typus ohne präformierte Abbruchsstelle unmöglich war und daher die Wirkung derselben durch diese Ausbildung sekundär paralysiert werden mußte.

Auch die Fühler liefern in ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung ein deutliches Beispiel für Irreversibilität. Ich wähle hier als besonders instruktiven Fall die Fühler der Dipteren. Ich brauche dabei wohl nicht erst zu betonen, daß es sich bei den im folgenden angeführten Beispielen natürlich nicht um eine Ahnenreihe, sondern um eine Anpassungsreihe handelt. Die primitivsten Zweiflügler sind Formen, die hauptsächlich im Dunklen oder im Dämmerlicht leben und bei denen daher naturgemäß die Augen gegenüber den Fühlern an Bedeutung für die Orientierung sehr zurücktreten. Sie haben — von einer geringen Differenzierung der Grundglieder und eventuell des Endgliedes abgesehen — homonom vielgliedrige Fühler, die oft nahezu Körperlänge erreichen (Fig. 36 *a*). Dabei

kann durch lange, fiederartige Beborstung oft eine weitgehende Spezialisierung eintreten, namentlich bei den ♂♂ der Culiciden (Fig. 36 b). Im Laufe der Weiterentwicklung konstatieren wir aber dann eine Reduktion der Fühler, die in verschiedener Weise vor

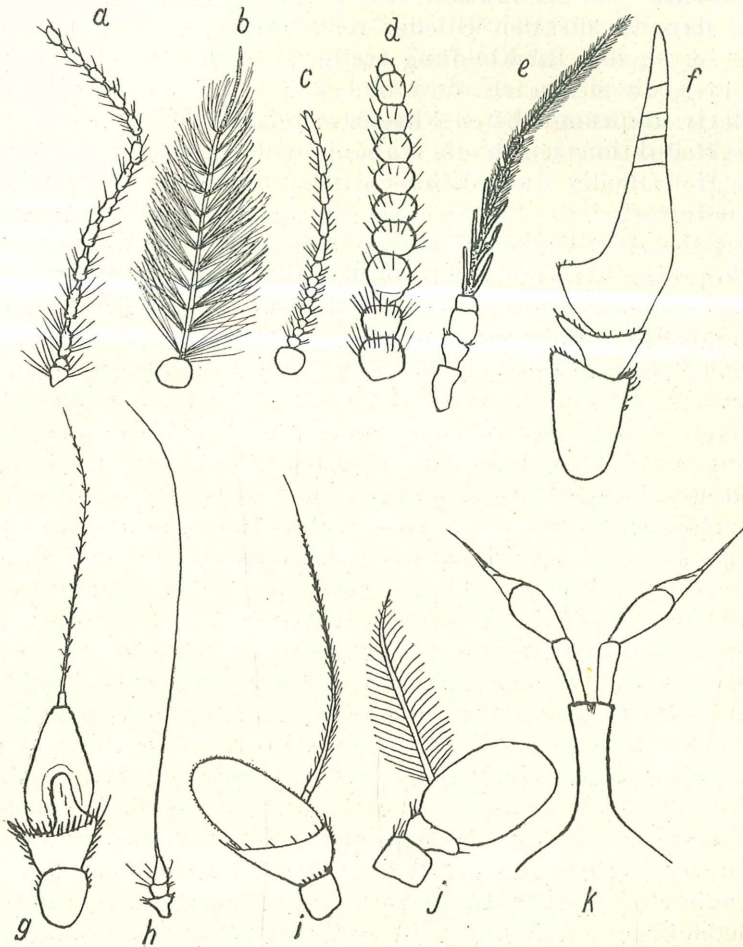


Fig. 36. Dipterenfühler.

a = Mycetophilidae spec.; *b* = Anophelinae spec. ♂; *c* = Ceratopogon stimulans; *d* = Plecia fulvicollis; *e* = Ptilocera quadridenteata; *f* = Tabanus spec.; *g* = Neriis lineolatus; *h* = Chrysosoma (albopilosum?); *i* = Calobata nigripes; *j* = Megaspis chrysopygus; *k* = Kopffortsatz mit beiden Fühlern von Ceria javana.

sich gehen kann. So werden z. B. die Glieder der basalen Hälfte stark verkürzt, während die distalen lang bleiben (Fig. 36 e); oder es werden alle Glieder stark verkürzt (Fig. 36 d), so daß die Fühler dann kaum mehr so lang wie der Kopf sind. Diese Fälle finden wir

noch bei Mücken, und zwar bei Formen, die ein Tagleben führen und sich daher vermutlich in erster Linie mit Hilfe der Augen orientieren, die meist auch viel besser entwickelt sind als bei den relativ ursprünglichen Dipteren. Auch bei sämtlichen Fliegen ist ausnahmslos eine Reduktion eingetreten, und zwar stets in der Weise, daß die distalen Glieder reduziert werden. Das erste Anfangsstadium der Rückbildung treffen wir bei den Stratiomyiden (Fig. 36e), die sich auch sonst in bezug auf Flügelgeäder usw. als die relativ ursprünglichsten Fliegen erweisen. Den nächsten Schritt in der Reduktion zeigen die Tabaniden (Fig. 36f), bei denen die ersten drei Glieder stark differenziert sind, während alle folgenden stark reduziert sind und nur noch einen gegliederten griffelförmigen Anhang des dritten Gliedes bilden. Die Fühler sind nun nur noch etwa kopflang. Auch hier tritt die Reduktion wieder Hand in Hand mit weitgehender Spezialisierung und Differenzierung der Augen ein, die gerade bei den Tabaniden einen hohen Grad der Entwicklung erreichen. Namentlich bei den Männchen nehmen die Augen fast die ganze Kopfoberfläche ein und stoßen in der Mitte des Scheitels in langer Berührungslinie aneinander. Noch weiter geht die Reduktion bei den Asiliden, die durch ihre großen, stark kugelig vortretenden Augen ausgezeichnet sind; hier ist der aus den distalen Fühlergliedern hervorgegangene Endgriffel meist noch zweigliedrig; schließlich wird er überhaupt ungegliedert und ganz kurz (z. B. *Conops*). Von nun ab sehen wir bei verschiedenen Gruppen wieder eine Tendenz zur sekundären Verlängerung der Fühler eintreten, die aber nie und nirgends dazu führen konnte, daß die Fühler wieder zu dem ursprünglichen homonom vielgliedrigen Typus zurückkehren. Die sekundäre Verlängerung geht bei den verschiedenen Gruppen in sehr verschiedener Weise vor sich und findet sich in irgendeiner Art bei fast allen höherstehenden Fliegen. Dies ist uns auch biologisch verständlich, denn die Versuche von *Forel*, die er an Fleischfliegen mit abgeschnittenen Fühlern angestellt hat, haben gezeigt, daß sich die höheren Fliegen in erster Linie mit Hilfe der Fühler orientieren, denen gegenüber die Augen an Bedeutung ganz und gar zurücktreten. Die sekundäre Verlängerung kann nun zunächst in der Weise zustande kommen, daß die reduzierten Glieder wieder verlängert werden: so wird aus dem Endgriffel eine lange Endborste, die oft noch — wenn sie aus zweigliedrigem Griffel hervorgegangen ist — ein deutliches Grundglied erkennen läßt und kurz behaart sein kann (Fig. 36g). Die Borste kann sich schließlich so exzessiv verlängern, daß die Fühler (einschließlich der Borste) wieder körperlang werden (Fig. 36h). Oft ist dann die Borste selbst in verschiedener Weise differenziert, indem sie beispielsweise am Ende oder in der Mitte blattförmig erweitert ist usw. Nirgends kann sie aber wieder die

Gestalt der ursprünglichen Fühlerglieder annehmen, aus denen sie hervorgegangen ist. Die Verlängerung kann aber auch am dritten Fühlergliede vor sich gehen. Dieses wächst dann in seinem Distalteil unterhalb des Ansatzes der Borste weiter und wird dadurch sekundär verlängert. Dadurch rückt die Borste, die bisher endständig war, auf die Rückenfläche des dritten Gliedes hinauf und wird so rückenständig (Fig. 36*i*). Diese Verlängerung des dritten Gliedes kann so weit gehen, daß es ausgesprochen stabförmig und deutlich länger wird als die Borste selbst, z. B. bei *Loxocera*. Gleichzeitig kann auch die Borste eine weitere Spezialisierung erfahren, indem sie lange Fiederhärchen bekommt (Fig. 36*j*; noch stärker z. B. bei *Volucella*). Damit ist nun allem Anschein nach funktionell wieder dasselbe erreicht, was uns der Culicidentypus (Fig. 36*b*) repräsentiert hat; aber morphologisch handelt es sich um etwas total Verschiedenes. Auch solche sekundär verlängerte Fühler können nachträglich wieder rückgebildet werden, wie wir dies besonders schön bei den Pipunculiden sehen. Hier sind die Augen enorm groß, in der Mittellinie des Kopfes zusammenstoßend, die Fühler sehr stark reduziert; aber die rückenständige Borste beweist uns, daß diese Formen von Typen abzuleiten sind, die schon eine sekundäre Verlängerung des dritten Gliedes durchgemacht haben. Die merkwürdigste Art der sekundären Verlängerung der Fühler treffen wir aber bei gewissen Syrphiden (Fig. 36*k*). Hier zeigen die Fühler selbst so gut wie gar kein Anzeichen sekundärer Verlängerung: die drei Grundglieder sind mäßig groß und enden in einen spitzen Endgriffel. Aber die sekundäre Verlängerung kommt hier dadurch zustande, daß sich vom Kopfe aus ein langer, stielförmiger Fortsatz ausbildet, der die beiden Fühler trägt und auf diese Weise einen funktionellen Ersatz für die ausgebliebene Verlängerung der Fühler selbst darstellt.

In der Botanik finden wir schöne Beispiele für die Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung vor allem im Bau der Fortpflanzungsorgane. *Porsch* hat (1916) darauf aufmerksam gemacht, daß sich unter den gegenwärtig windblütigen *Ephedra*- und *Gnetum*-arten einige finden, deren Windblütigkeit stammesgeschichtlich sekundär ist. Dafür spricht zunächst „das gelegentliche Auftreten zwitterblütiger Inflorescenzen bei sonst typisch diözischen Arten ohne Gesetzmäßigkeit der Lage des anderen Geschlechtes.“ „Der kürzlich von *Berridge* für *Gnetum gnemon* erbrachte Nachweis von Gefäßbündelresten männlicher Blüten im Umkreise der weiblichen Blüten rein weiblicher Infloreszenzstände steht mit dieser Auffassung in vollem Einklange“. Ferner spricht dafür noch „vor allem die Skulpturierung der Exine im Pollen heute windblütiger Arten.. Schließlich sei noch an die auffallende quantitative

Reduktion des Androezeums erinnert, welche in krassem Gegensatz zum leitenden Bauprinzip der Windblütigen steht, das sich in Massenproduktion ausspricht“.

Einen geradezu klassischen Beleg für die Gültigkeit des *Dolloschen* Gesetzes bilden ferner die Podostemonaceen, „die in der Anpassung ihrer vegetativen Organe an das Leben im fließenden Wasser den höchsten Grad der adaptiven Umbildung angiospermer Pflanzen erreichten, eine Höhe der Umbildung, die man innerhalb dieses Verwandtschaftskreises kaum für möglich hielte. Und trotz alledem ist es derselben Familie ganz unmöglich, auch die Blüte rücksichtlich der Art ihrer Bestäubung in den Bereich der Anpassung unter Wasser zu ziehen. Sie muß im Gegenteil alle möglichen Anstrengungen machen, um sich durch Ausbildung eigener, sekundärer Einrichtungen die durch lange phylogenetische

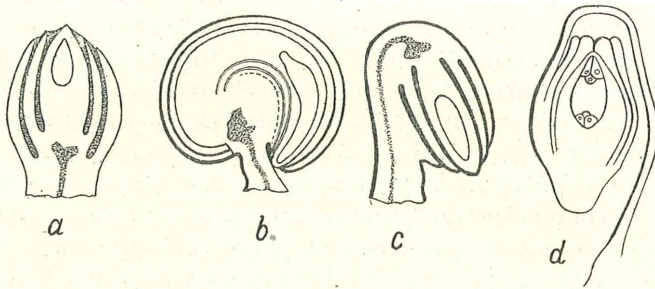


Fig. 37. Samenanlagen.

a = atrop (primär orthotrop); *b* = campylotrop; *c* = anatrope; *d* = sekundär orthotrop.

(*a, b, c* nach Baillon aus Wettstein; *d* nach Engler und Prantl.)

Zeiträume hindurch von ihren Vorfahren gepflogene und nicht mehr abschüttelbare Insektenbestäubung zu sichern“ (*Porsch*, 1905).

Ein anderes Beispiel bietet uns die Entwicklung der Samenanlagen. Den relativ ursprünglichsten Typus stellt uns jene Form dar, bei der der stielartige Teil (Funiculus), der die Samenanlage mit der Placenta verbindet, seine direkte Fortsetzung in der Achse der Samenanlage findet: atrope (primär orthotrope) Samenanlage (Fig. 37 *a*). Bei weiterer Spezialisierung kann sich nun die Samenanlage krümmen und so „campylotrop“ werden (Fig. 37 *b*) oder sie wendet sich unter gleichzeitiger Verlängerung des Funiculus ganz um, so daß sie mit der Mikropyle nach unten (gegen den Funiculus zu) gekehrt ist: anatrophe Samenanlage (Fig. 37 *c*). Nun finden wir bei den Plumbaginaceen eine Samenanlage, die aufrecht steht, funktionell also orthotrop ist. Es handelt sich hier aber morphologisch nicht um den atropen Typus, sondern vielmehr um einen mit sehr langem, um die Samenanlage ganz herumgewachsenen Funiculus, also offenbar um eine sekundär orthotrope Samen-

anlage (Fig. 37 d). Diese Erscheinung ist uns auch phylogenetisch ganz verständlich, wenn wir bedenken, daß die Plumbaginaceen Beziehungen zu den Centrospermen aufweisen, die meist schon eine campylotrope Samenanlage besitzen. Diese bei den Vorfahren durchgemachte Veränderung ließ sich nicht mehr rückgängig machen und es war daher den Plumbaginaceen unmöglich, wieder zum primären, atropen Typus zurückzukehren. Vielmehr konnte hier eine funktionell orthotrope Samenanlage nur dadurch erreicht werden, daß der schon früher in Verlängerung begriffene Funiculus noch weiter wuchs und so schließlich zu dem in Fig. 37 d abgebildeten Typus führte.

Bei der grundlegenden Bedeutung, die dem *Dolloschen* Gesetz für die phylogenetische Methodik zukommt, kann ich es mir nicht versagen, auch noch auf einige Einwände der Gegner zu sprechen zu kommen, soweit dieselben nicht schon oben an der Hand der erläuterten Beispiele widerlegt wurden. *Oudemans* glaubt einen Einwand unter anderem darin gefunden zu haben, daß die Vogelfedern, die er von hornigen Oberhautschuppen der Reptilanhäuten ableitet, bei den Pinguinen wieder zu „Schuppen“ werden. „Parallel dem *Dolloschen* Gesetze sollte man meinen: niemals kann solch ein vollständig morphologisch und physiologisch umgeformtes Organ wieder eine Schuppe werden.“ Aber will denn *Oudemans* wirklich allen Ernstes behaupten, daß die Federn hier wieder zu dem geworden sind, was sie früher waren, nämlich zu einer Reptilschuppe? Oder mit anderen Worten: daß die schuppenähnlichen Federn vom Pinguin sich durch nichts von einer Reptilschuppe unterscheiden lassen?

Ein anderes ähnliches Beispiel: „Die primitivsten Säugetiere waren multituberkulat. Ihre Zähne wurden allmählich einfacher oder, wenn man will, rudimentär. Aber bei den aus den einfacheren Zähne tragenden *Mammalia* hervorgegangenen Elefanten sind die Zähne wieder in gewissem Sinne multituberkulat geworden.“ Aus dem zweiten dieser Sätze ergibt sich, daß *Oudemans* das Gebiß von *Machairodus* oder *Smilodon* als rudimentär betrachtet! Mit dieser Auffassung dürfte er wohl gänzlich allein stehen! Aus der Behauptung, daß die Elefantenzähne wieder multituberkulat geworden sind, würde folgen, daß man nach einem Backenzahn allein einen Elefanten von einem Multituberkulaten nicht unterscheiden könnte! Darnach wäre also „hyperlophodont“ nur ein Synonym von „multituberkulat“. Tatsächlich handelt es sich aber um einen ganz anderen Zahntypus. Überhaupt ist die Grundlage der Einwände von *Oudemans* in den meisten Fällen — wie wir auch schon bei Besprechung des Cephalopoden-Beispiels gesehen haben — nur die, daß er irgendwelche entfernte Ähnlichkeit zwischen zwei Organen herausfindet oder daß zufällig zweierlei Bildungen mit

demselben Worte bezeichnet werden („Schuppe“ von Aptenodytes), was ihn dann sofort veranlaßt, zu behaupten, es läge hier eine Rückkehr zum früheren Stadium vor. Man wird durch diese Art der Argumentation unwillkürlich an das Wort aus dem Milinda-Panho erinnert: „All dies ist, an Worte sich klammernd, ein bloßer Name, aber eine gleich bleibende Realität steckt nicht dahinter.“

Oudemans widerlegt sich übrigens selbst, indem er sich ausdrücklich auf den „wellenförmigen oder sinusoidalen Entwicklungsgang“ beruft. Aber gerade dieser beweist die Richtigkeit des *Dolloschen* Gesetzes. Ein wellenförmiger Verlauf der Entwicklung schließt — wo er wirklich vorhanden ist — lediglich das orthogenetische Prinzip aus, gibt aber ein sehr gutes Bild der dem Irreversibilitätsgesetz gemäßen Entwicklung. Denn die Sinuslinie kehrt doch — genau so wie die stammesgeschichtliche Entwicklung — niemals wieder zu einem ihrer früheren Punkte zurück. Hätte *Oudemans* mit seiner Behauptung von der gelegentlichen Reversibilität der Entwicklung recht, so könnte uns eine solche zweifellos nur durch eine in sich selbst geschlossene Kurve, also beispielsweise durch einen Kreis oder eine Ellipse, veranschaulicht werden, aber niemals durch eine Sinuslinie.

Darum fehlt auch den weiteren Beispielen von *Oudemans* jedwede Beweiskraft. So legt er langatmig dar, daß die ursprünglichen Wirbeltiere einen kurzen Schädel hatten, der sich dann im Laufe der Phylogenie verlängerte. Aber von solchen langschädelligen Formen stammen dann auch wieder andere mit (sekundär) kurzem Schädel ab; „von den langköpfigen *Cetacea* stammen, nach Reduktion der Dentition manche wieder kurzköpfige Formen ab (wie *Mesoplonodon*), ohne daß sie einen Schädel anderen Ursprunges bekamen.“ Wie *Oudemans* auf diesen letzten kuriosen Einfall gekommen ist, ist mir ganz unerfindlich. Er hätte lieber beweisen sollen, daß der kurze Schädel von *Mesoplonodon* dem kurzen der Vorfahren der Cetaceen morphologisch vollständig gleich ist; dann hätte er damit ein Beispiel von Reversibilität erbracht. Davon kann aber natürlich gar keine Rede sein! *Oudemans* schließt diese Erörterung wieder mit dem Zusatz: „Das sind so viele Beispiele von sinusoidalem Entwicklungsgang oder von Reversibilität.“ Mit der ersten Behauptung hat er zweifellos recht; aber gerade darum hätte er sagen müssen: „von sinusoidalem Entwicklungsgang und daher nicht von Reversibilität.“ Denn wir haben ja gesehen, daß diese beiden Begriffe sich ausschließen und daß das mathematische Symbol eine in sich geschlossene Linie sein müßte, weil sonst eine Rückkehr zu einem früheren Punkte unmöglich ist!

Man hat vielfach gegen das *Dollosche* Gesetz auch geltend gemacht, daß ein Organ, das funktionslos wird, verkümmert und damit eine Rückkehr zu jenem Stadium gegeben wäre, in welchem

dieses Organ überhaupt noch nicht vorhanden war. Das ist ganz falsch. Schon *Rosa* hat darauf hingewiesen, daß dies keineswegs als Reversion betrachtet werden dürfe, weil zuerst die Ausbildung des Organs möglich war; wenn dieses einmal verkümmert ist, kann es aber nie wieder ausgebildet werden, sondern muß durch ein anderes Ersatz finden. Auf diese Probleme werde ich später noch bei Besprechung der rudimentären Organe zurückkommen müssen. Hier sei vorläufig nur darauf hingewiesen, daß wir tatsächlich genug Beispiele kennen, wo scheinbar eine solche Rückkehr vorgetäuscht wird, z. B. bei den sekundär flügellosen Insekten. Daher kann auch das diesbezügliche Beispiel von *Plate* nicht als Einwand gegen das *Dollosche* Gesetz betrachtet werden: „Bei den Hydroidpolypen sind die Medusen vielfach zu Sporosacs rückgebildet und dieser Prozeß kann so weit gehen, daß die Geschlechtsorgane im wesentlichen wieder auf dem Ausgangsstadium angekommen sind und einfache Ektodermverdickungen darstellen.“

Ein sehr interessantes Beispiel in dieser Hinsicht hat *Abel* (1922) angeführt: „*O. Antonius* hat.... darauf hingewiesen, daß das kleine Hipparion von Samos.... sich durch eine einfachere Schmelzfältelung der Backenzähne von dem in Pikermi dominierenden Hipparion mediterraneum unterscheidet und in dieser Hinsicht an die Backenzähne der lebenden Esel erinnert.... Zu erwähnen ist noch, daß auch die Backenzähne der lebenden Pferde in frischem und wenig abgekauem Zustande eine reichere Schmelzfältelung aufweisen als in stark abgekauem, so daß sich also auch hier dasselbe Bild wie im Laufe des Abkautungsprozesses der Hipparionzähne darbietet. Mit diesen Feststellungen ist die stammesgeschichtliche Beziehung von Hipparion zu Equus aufgeklärt und es wäre nur noch notwendig, darauf hinzuweisen, daß hier ein Fall vorliegt, der keineswegs gegen die Richtigkeit des *Dolloschen* Prinzips von der Nichtumkehrbarkeit oder Irreversibilität der Entwicklung spricht, da infolge eines Wechsels der Lebensweise nur der Verlust von früher erworbenen Spezialisierungen eingetreten ist, nicht aber die W i e d e r e n t s t e h u n g eines durch eine längere Reihe von Generationen verloren gewesenen Organs.“

Ich werde, wie gesagt, später noch ausführlicher auf die Bedeutung der rudimentären Organe für das *Dollosche* Gesetz zurückkommen. Jetzt muß ich mich aber zunächst noch einem anderen Problem zuwenden, aus welchem gleichfalls häufig Einwände gegen das Irreversibilitätsgesetz erhoben werden, nämlich dem

Atavismusproblem. In der ersten Periode der Deszendenzlehre — als noch die Tatsache der Deszendenz im Mittelpunkt der Diskussion stand — hat der Atavismus eine bedeutende Rolle gespielt und wurde vielfach als Argument für

die Richtigkeit der neuen Anschauung ins Treffen geführt. Damals waren weite Kreise der biologischen Forscher überhaupt noch nicht davon überzeugt, daß die Arten so weit umbildungsfähig seien, daß wir eine letzten Endes gemeinsame Abstammung für das ganze Tier- und Pflanzenreich annehmen dürfen. Wenn nun die Gegner der Abstammungslehre beispielsweise behaupteten, es sei unmöglich, die einhufigen Pferde von dreizehigen Ahnen abzuleiten, weil kein Organismus einer so tiefgreifenden Umbildung fähig sei, so war natürlich eine Widerlegung dadurch leicht möglich, daß sich zeigen ließ, daß gelegentlich auch jetzt noch dreizehige Pferde auftreten, die von ganz normalen Einhufern abstammen. Der gegnerische Einwand war damit abgetan, denn es war so tatsächlich erwiesen, daß wir eine so weitgehende Umformung im Laufe der Stammesgeschichte annehmen dürfen. Man hat einen solchen Fall dann als Atavismus bezeichnet und behauptet, er stelle eine Wiederholung eines früheren phyletischen Zustandes dar. Die Richtigkeit dieser Behauptung war aber solange nicht erwiesen, solange nicht die vollständige morphologische Übereinstimmung eines solchen Atavismus mit den tatsächlichen Ahnenformen erbracht war. Dies ist aber gerade d a s Problem, das heute im Vordergrund steht und das nun — wo die Deszendenz als Tatsache längst erwiesen ist — im Streite um die Ermittlung der Entwicklungslinien eine wichtige Rolle spielt. Denn einerseits ist es klar, daß uns derartige Atavismen, wenn sie wirklich ein getreues Spiegelbild der früheren phyletischen Zustände gäben, in dieser Hinsicht sehr wichtige Aufschlüsse bieten würden und andererseits sagt *Abel* (1914) mit Recht: „Wenn es sich bewahrheiten würde, daß es R ü c k s c h l ä g e n a c h l ä n g s t v e r s c h w u n d e n e n V o r s t u f e n d e r E n t w i c k l u n g g i b t, . . . so wäre damit ein entscheidender Beweis gegen die allgemeine Geltung des *Dollo*schen Gesetzes geliefert.“

Es ist daher von prinzipieller Wichtigkeit, hier im Anschluß an das Irreversibilitätsgesetz auch das Atavismusproblem einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen und dabei ist hier zu allererst eine kritische Sichtung aller der als Atavismus bezeichneten Fälle notwendig. „Unter den vielen Bezeichnungen gewisser phylogenetischer Begriffe gibt es wohl wenige, die in ihrer Umgrenzung und in ihrer Anwendung so schwankend sind wie die Bezeichnung ‚Atavismen‘ auf dem Gebiete der Vererbungslehre. Ja, man kann sogar sagen, daß mit der Bezeichnung von Erscheinungen als ‚Atavismen‘ manchmal geradezu Mißbrauch getrieben wird und daß namentlich in letzter Zeit sehr häufig ganz heterogene Dinge von den verschiedenen Autoren als Atavismen bezeichnet werden. . . . Wenn wir irgendeine zusammenfassende Darstellung deszendenztheoretischer Probleme zur Hand nehmen,

so werden wir kaum eine Erörterung atavistischer Erscheinungen oder doch wenigstens eine kurze Erwähnung des Atavismus vermissen. Wenn wir aber aus der überaus häufigen Anwendung dieser Bezeichnung den Schluß ziehen wollten, daß ‚Atavismus‘ ein feststehender, unverrückbarer Begriff für einen Komplex gleichartiger Erscheinungen sei, so werden wir bei einem Vergleiche der verschiedenen Abhandlungen und Lehrbücher sehr bald eines besseren belehrt werden.

Im ganzen und großen begegnet man in fast allen Beantwortungen dieser Frage der Auffassung, daß der Atavismus ein Rückschlag auf einen früheren phyletischen Zustand sei“ (Abel 1914).

Abel hat (l. c.) einige der Standardbeispiele für Atavismus einer eingehenden Analyse unterzogen. Zunächst bespricht er einen Fall von Hyperdaktylie bei einem Schweinsembryo. Emery betrachtete hier den überzähligen Finger als wiedergekehrten Daumen. Davon kann aber nicht die Rede sein, da er drei Phalangen besitzt. Somit handelt es sich zweifellos um eine Verdopplung des zweiten Fingers (*Ercolani*), also keineswegs um eine Rückkehr zu einem früheren phyletischen Stadium. „Ebensowenig dürfen wir den bei *Pedetes caffer* neu aufgetretenen ‚Daumen‘ als Rückkehr zu der Vorstufe mit funktionellem Daumen betrachten. Hier ist der alte Daumen noch vorhanden, aber er ist rudimentär; der wohlausgebildete ‚Daumen‘ ist bei *Pedetes* zweifellos eine Neuerwerbung und nicht ein altererbter Bestandteil der Hand, wie Max Weber... meint.“ Ähnlich wie bei der Hyperdaktylie des Schweines steht es auch mit der beim Pferd. „Das Auftreten überzähliger Zehen beim Pferde ist von den meisten Forschern als ein atavistischer Rückschlag zum dreizehigen *Hipparion*-Stadium angesehen worden. Unter der überaus großen Zahl beobachteter Fälle pleiodaktyler Pferde ist jedoch kein einziger, der vollkommen einwandfrei als morphologischer Atavismus anzusehen wäre, d. h. bei dem die Finger oder Zehen des *Hipparion*-Stadiums in genau demselben Längenverhältnis oder auch nur annähernd in ähnlicher Ausbildung oder in ähnlicher Verbindung mit dem Carpus oder Tarsus auftreten würden. Ja, nicht einmal die Zahl der Finger und Zehen stimmt überein. Nur ein einziges Mal ist ein Fall beschrieben worden, in welchem die beiden sonst rudimentären Griffelbeine (zweiter und vierter Finger resp. Zehe) auftraten; bei diesem von Wehenkel 1872 beschriebenen Falle war zwar äußerlich die *Hipparion*-Form der Finger und Zehen zu beobachten, d. h. die Griffelbeine waren an allen vier Gliedmaßen des untersuchten Objektes als phalangenträgende Finger resp. Zehen entwickelt, aber die dritten Finger- und Zehenmetapodien waren entweder stark verkümmert oder fehlten

ganz. Es kann also auch in diesem von *R. Reinhardt* als ‚sicher atavistisch‘ gedeuteten Falle von einer morphologischen Identität mit dem *Hipparion*-Stadium keine Rede sein, da gerade die Hauptträger (dritte Metapodien) verkümmert waren oder gänzlich fehlten... Der *Wehenkelsche* Fall ist offenbar teratologischer und nicht atavistischer Natur; zum mindesten unterscheiden sich diese dreifingerigen Extremitäten durch die Verkümmernng oder Schwund des dritten Metapodiums fundamental vom *Hipparion*-Stadium der Vorfahrenreihe des Pferdes.“ Ein anderer Fall ist von *Pütz* beschrieben worden. Da war Mc III normal, Mc II rudimentär, aber fingertragend, Mc I, IV und V rudimentär. „Auch hier kann von einer morphologischen Identität mit irgendeiner der von den Vorfahren des Pferdes durchlaufenen Entwicklungsstufen keine Rede sein, da eine derartige asymmetrische Bildung niemals auftrat, sondern die Seitenzehen 2 und 4 stets symmetrisch ausgebildet und in gleich hohem Maße reduziert waren.“ Hier wäre auch noch ein von *Marsh* veröffentlichter Fall zu erwähnen, bei dem es den Eindruck macht, als ob eine zweite Zehe und das Rudiment einer ersten vorhanden wäre. In Wirklichkeit handelt es sich aber nur um Spaltung der dritten und das Rudiment entspricht der zweiten. Aber auch nach der ersteren Deutung könnte man diesen Fall nicht als Atavismus bezeichnen, denn in der phylogenetischen Entwicklung ist die erste Zehe früher verlorengegangen als die fünfte, während sie hier noch als Rest erhalten wäre, die fünfte aber nicht. Somit handelt es sich hier deutlich um eine monströse Neubildung, die mit dem primitiven Verhalten der dreizehigen Ahnen nichts zu tun hat. Ein von *Gaudry* beschriebener Fall bleibt vorläufig zweifelhaft und wäre eine neuerliche Überprüfung nötig. „Bei den übrigen von verschiedenen Autoren beschriebenen Fällen von Pleiodaktylie hat *R. Reinhardt* in überzeugender Weise nachgewiesen, daß es sich um Bildungen handelt, die durch Teilung des Mittelfingers oder der Mittelzehe entstanden sind, und zwar sind seine Untersuchungen sowie die von ihm mitgeteilten Abbildungen so klar, daß ein Einwand gegen seine Deutung vollkommen ausgeschlossen erscheint.“ Es handelt sich hier also immer wieder nur um oberflächliche Ähnlichkeiten mit Vorfahrenstadien, die sich in erster Linie auf die Zahl der Zehen erstrecken, nicht aber auf ihren Bau und ihre Lagebeziehungen im Hand- und Fußskelett und die somit als „Pseudo-Atavismus“ bezeichnet werden müssen; eine wirklich identische Struktur in morphologischer Hinsicht liegt nirgends vor. „Morphologisch einwandfreie Rückschlüsse auf weit zurückliegende Vorfahrenstufen der geologischen Vergangenheit sind bis jetzt überhaupt noch nicht nach-

gewiesen.“ Demgemäß betont auch *Dollo* (1922) ausdrücklich: „L'Atavisme est toujours *partiel*. De façon que, si l'un ou l'autre cas venait à se fixer, il ne reproduirait pas exactement un état ancestral. Et c'est justement en cela que consiste l'Irréversibilité. Ainsi, pas un seul *Cheval polydactyle* (dont, pourtant, tant de spécimens, et si variés, ont été décrits) ne reproduit, même en tenant compte des variations individuelles, une seule des étapes de la *Phylogénie du Cheval*, qui nous est si bien connue aujourd'hui.“

Das gleiche gilt natürlich auch für Gebißanomalien. *Oudemans* hat von einem Pferdeschädel mit acht Incisiven Mitteilung gemacht und knüpft daran die Bemerkung: „Vermutlich haben wir hier mit einem typischen Fall von weitgehender Atavismus zu tun. Bekanntlich zählen placentale Säuger höchstens sechs Incisivi, während bei den Beuteltieren oft acht Incisivi im Unterkiefer vorkommen.“ Selbstverständlich handelt es sich auch hier nur

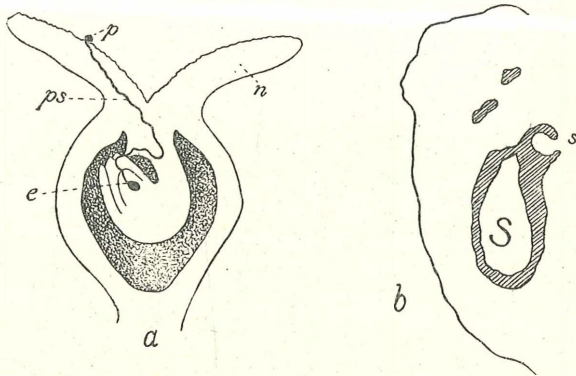


Fig. 38. a) Verlauf des Pollenschlauches bei *Ulmus*. e = Embryosack; n = Narbe; p = Pollenkorn; ps = Pollenschlauch. (Aus *Weitstein*). b) Teil eines Längsschnitts durch den Fruchtknoten von *Aralia edulis*; S = fertile, s = sterile Samenanlage. (Nach *Cammerloher*.)

um eine zufällige Monstrosität, die mit Atavismus nicht das mindeste zu tun hat. *Oudemans* hat auch nicht einmal versucht, einen Beweis für seine Anschauung zu erbringen, während eine genaue morphologische Analyse doch für die Beurteilung jedes Falles geradezu unerlässlich ist.

Oft können nämlich Ähnlichkeiten mit relativ ursprünglichen Formen durch morphologisch total andersartige Bildungen vorgetäuscht werden. Bei primitiveren Angiospermen besitzt der Pollenschlauch noch nicht die Fähigkeit, frei durch die Fruchtknotenhöhlung zu wachsen. Bei *Ulmus* (Fig. 38 a) bildet das äußere Integument auf der Seite des Funiculus eine Brücke, „welche die Überleitung des Pollenschlauches aus dem Funiculus zur Micropyle vermittelt. In analoger Weise ermöglicht bzw. erleichtert diese

Überleitung bei *Celtis* eine schlauchförmige Verlängerung des Integumentes, welche sich der Fruchtknotenwand anlegt, bei den Santalaceen die schlauchförmige Verlängerung des Embryosackes, bei den Euphorbiaceen die Ausbildung des Gewebes, das üblicherweise als Obturator bezeichnet wird“ (*Wettstein*). An Schnitten durch die Samenanlagen von Araliaceen (Fig. 38 b) kann man nun oft ähnliche Bildungen beobachten und es läge der Gedanke nahe, hier an eine Art von Atavismus zu denken. *Cammerloher* hat aber gezeigt, daß es sich hier morphologisch um etwas total anderes handelt, nämlich um eine zweite, rudimentäre und steril bleibende Samenanlage. Dieser Fall illustriert recht deutlich, wie vorsichtig man bei der Beurteilung sogenannter Atavismen sein muß.

Ähnlich wird von jenen Autoren, die noch immer an der alten Anschauung von der relativen Ursprünglichkeit der Monocotylen festhalten und die Dicotylen von ihnen ableiten möchten, mitunter das gelegentliche Auftreten von Monocotylie bei Dicotylen als Atavismus gedeutet. Davon kann natürlich schon deswegen nicht die Rede sein, weil wir ja gegenwärtig wissen, daß die Dicotylen die relativ ursprünglichere Gruppe darstellen und die Monocotylen von primitiven Dicotylen (Polycarpicae) abzuleiten sind. Demnach könnte es sich in diesem Falle höchstens um eine Pseudoprogression handeln. Aber auch davon kann nicht die Rede sein, da solche monocotyle Keimblätter bei Dicotylen stets deutlich durch Verwachsung entstanden sind, während nach der herrschenden Anschauung die Monocotylie der Einkeimblättrigen dadurch zustande gekommen ist, daß das eine der beiden Keimblätter zu einem Saugorgan umgewandelt wurde. Demgegenüber vertritt allerdings *Sargent* die Meinung, daß auch das eine Keimblatt der Monocotylen durch Verschmelzung von zweien entstanden sei.

Janchen hat (in der oben zitierten Diskussion) die Ansicht vertreten, daß es sich in dem gelegentlichen Auftreten stärker gelappter Blätter bei *Ginkgo* und in dem Vorkommen tubulöser Formen an ligulifloren Kompositen um Fälle von echtem Atavismus handle. Demgegenüber betonte aber *Wettstein*: „Es gibt bei *Ginkgo* zweifellos gelappte Blätter. Fossile Formen mit gelappten Blättern wurden als *Ginkgo* beschrieben, aber es hat noch niemand einwandfrei bewiesen, daß diese fossilen Blätter wirklich zu *Ginkgo* in unserem Sinne gehören. Auch hat noch niemand untersucht, ob diese Lappen genau ebendort auftreten, wie bei den angeblichen Vorfahren und auf dieselben morphogenetischen Vorgänge zurückzuführen sind. Es handelt sich hier um eine ähnliche äußere Erscheinung, die deshalb noch nicht dasselbe zu sein braucht. Dasselbe gilt für die Röhrenblüten der ligulifloren Kompositen; der Typus der Zungenblüten kann auf sehr verschiedene Art entstehen und ist auch in sehr verschiedener Weise zustande gekommen;

download unter www.zobodat.at

deshalb kann nicht ohne weiteres eine Röhrenblüte bei einer ligulifloren Komposite als atavistische Form aufgefaßt werden.“ *Wettstein* kommt zu dem Schlusse, daß ein echter Atavismus, also ein Rückschlag auf weit zurückliegende Vorfahrenstadien im Pflanzenreiche bisher noch nicht bekannt ist. Dasselbe Resultat stellte auch *Abel* von zoologischer Seite fest. Ebenso hat auch schon früher *Plate* betont, daß es sich in den Fällen von sogenanntem Atavismus nicht um Identität mit einem früheren Stadium, sondern nur um sinnfällige Ähnlichkeit handle.

Für diese Fälle wollte *Plate* dann auch weiterhin den Ausdruck Atavismus anwenden, und zwar entspricht ihnen speziell jene Kategorie, die *Plate* als „progressiven Spontan-Atavismus“ bezeichnet hat. Nimmt man aber die Sache vom morphologischen Standpunkt genau — wie es ja für die phylogenetische Forschung unerlässlich ist, um nicht zu falschen Schlüssen zu kommen — so muß man zweifellos mit *Abel* alle diese Fälle als bloßen „Pseudo-Atavismus“ betrachten. In dieses Gebiet gehört zweifellos auch der bei Regenerationen auftretende „Atavismus“. Es handelt sich bei diesem um nichts anderes als um eine unvollständige Ausbildung des regenerierten Organs oder um eine Überproduktion, wobei man dann — je nach den angenommenen phyletischen Vorstadien — entweder in dem einen oder in dem anderen Falle von Atavismus sprechen zu dürfen glaubte. In Wirklichkeit ist aber hier noch nirgends der Beweis für eine vollständige morphologische Übereinstimmung mit irgendwelchen Ahnenformen erbracht worden, vielmehr haben wir es bloß mit oberflächlicher Ähnlichkeit zu tun, also mit Pseudoatavismus im wahrsten Sinne des Wortes.

Es wurden aber in der Literatur auch noch viele andere Dinge mit dem Ausdruck „Atavismus“ bezeichnet. So liest man z. B. oft von „atavistischen“ Jugendblättern bei Pflanzen usw. Hier handelt es sich um das, was ich im ontogenetischen Teil mit dem Ausdrucke *Haeckels* als „palingenetische Merkmale“ bezeichnet habe. Die Bezeichnung Atavismus ist hier deswegen unrichtig, weil es sich dabei nicht um Rückschläge im Sinne eines Wiederauftretens eines verlorengegangenen Ahnenmerkmals handelt, sondern lediglich darum, daß ein Merkmal der erwachsenen Vorfahren sich bei den Jugendstadien der Deszendenten erhalten hat, im Laufe der ontogenetischen Weiterentwicklung bei ihnen aber normalerweise verloren geht. Mit Recht betonte darum auch schon *Plate*, es „dürfen nicht Jugendstadien, wenn sie entsprechend der biogenetischen Regel ein früheres Stadium rekapitulieren, als atavistisch bezeichnet werden“. An diesem Grundsatz muß aber auch dann festgehalten werden, wenn diese palingenetischen Charaktere auch im erwachsenen Zustande zufällig einmal persistieren, wie dies bei allen „Hemmungsbildungen“ der Fall ist, die

Plate in seinen „Spontan-Atavismus“ einreicht. Auch hier handelt es sich ja nicht um das Neuauftreten eines verlorengegangenen Ahnenmerkmals, sondern nur um das Erhaltenbleiben eines solchen, das normalerweise nur in früheren ontogenetischen Stadien vorhanden ist. Es wurde schon im ontogenetischen Teile darauf hingewiesen, daß der menschliche Embryo in einem bestimmten Entwicklungsstadium am ganzen Körper mit einem Haarkleid (*Lanugo*) bedeckt ist. Abnormalerweise kann nun dieses Haarkleid zeitlebens auch beim Erwachsenen vorhanden bleiben (Fig. 39),

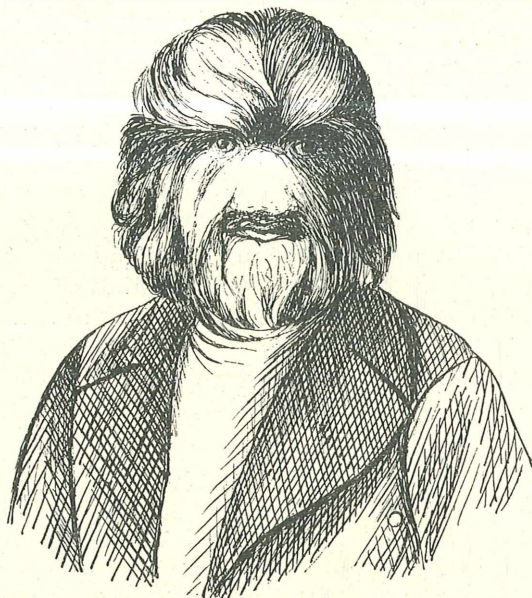


Fig. 39. Der russische Haarmensch Andrian Jeftichew.

ein Umstand, dem die „Haarmenschen“ ihr abweichendes Aussehen verdanken. Obwohl es sich hier um ein Merkmal früherer Ahnenformen handelt, kann doch von Atavismus nicht die Rede sein; denn dieses Merkmal ist nicht neuerlich aufgetreten, nachdem es verlorengegangen war, sondern hat sich bloß aus dem Embryonalzustand noch weiterhin erhalten, während es sonst normalerweise verloren wird. *Storch* hat (l. c.) geradezu ausgesprochen: „Die weitaus größte Mehrzahl der sogenannten Atavismen sind auf nichts anderes als auf Entwicklungshemmungen zurückzuführen.“ Als Beispiele erwähnte er „Vermehrung der Mammdrüsen, Opponierbarkeit des Hallux, das Haarkleid des Menschen, Vergrößerung des Platysma, Halskiemenfisteln, gespitzte Ohren, geschwänzte Menschen etc.“ Er schlug vor, für diese Fälle die Bezeichnung Atavismus beizubehalten. Demgegenüber betonte

Abel, „daß die genannten Fälle wohl als nichts anderes wie als Entwicklungshemmungen zu bezeichnen sind.“ Prinzipiell ist es ja gleichgültig, ob infolge einer Entwicklungshemmung ein palingenetisches oder ein caenogenetisches Merkmal persistiert. Im letzteren Falle verlieren aber diese Hemmungsbildungen sofort ihr atavistisches Gepräge. Besonders scharf hat *Kohlbrugge* dies formuliert, wenn er sagt: „Da Entwicklungshemmungen auch bei den embryonalen Prozessen auftreten können, die in keiner Weise zur Palingenese gerechnet werden können (z. B. Bauchspalte, Atresia ani usw.) und wir diese durch einfache (meist nicht näher definierbare) Störungen der Entwicklung erklären müssen, so liegt kein Grund vor dort, wo eine sonst sich zurückbildende palingenetische Form erhalten bleibt, einer unbekannten Kraft Schuld zu geben; auch für diese genügt dann der Gedanke an irgendeine Störung. Doch wurde hier früher der Atavismus zur Erklärung herangezogen. . . . So imponierte eine Schwanzbildung beim Menschen, besonders wenn man Wirbel und Muskelfasern in derselben konstatierte, als Atavismus, seitdem man aber weiß, daß der Mensch als Embryo stets einen Schwanz besitzt, mit Wirbel- und Muskelanlagen, rückten die Schwanzbildungen aus dem Reich des Atavismus in das der Entwicklungshemmungen hinüber.“

Vielleicht gehören in die Kategorie der Hemmungsbildungen auch die „Pelorien“, d. h. die aktinomorphen Blüten von normalerweise zygomorph blühenden Pflanzen. Daß es sich hier nicht um echten Atavismus handelt, darüber sind sich wohl alle Forscher einig. Sogar *Janchen*, der für die Existenz wirklicher Atavismen lebhaft eingetreten ist, betont, daß Pelorien „gewiß nicht mit Atavismen zu verwechseln sind“. Dafür spricht auch schon der Umstand, daß ebenso auch das umgekehrte Verhalten gelegentlich vorkommt, nämlich das Auftreten zygomorpher Blüten bei normal aktinomorph blühenden Pflanzen (*Geomorphie Velenovsky*). Terminalblüten von zygomorphblütigen Infloreszenzen pflegen zumeist pelorisch entwickelt zu sein. Dies legt den Gedanken nahe, daß mechanische Einflüsse während der Entwicklung dafür maßgebend sind, ob die Blüte die eine oder die andere Form erhält. Somit würde es sich also auch hier gewissermaßen um eine Art von Entwicklungshemmungen handeln. Andererseits sind auch Fälle beobachtet, in denen auch Seitenblüten zygomorph blühender Arten aktinomorph werden, z. B. bei *Antirrhinum*, *Linaria* usw. Die Versuche von *Baur* haben gezeigt, daß es sich in solchen Fällen um Populationen handelt, in denen auch pelorische „reine Linien“ enthalten sind, die dann bei Weiterzucht entsprechend der *Mendel*-schen Regel herauspalten. In manchen Fällen von Pelorien kann es sich aber vielleicht doch um Merkmale handeln, deren Ausbildung von äußeren Umständen abhängig ist. Es wird ja auch niemand

von Atavismus sprechen, wenn z. B. die Hochgebirgsmodifikation einer Pflanze ins Tiefland versetzt wird und sich nun zur Tieflandform umbildet oder umgekehrt. Desgleichen wenn eine amphibische Pflanze durch noch so viele Generationen im Wasser gezogen und dadurch stets nur zur Ausbildung von Wasserblättern veranlaßt wurde, können dann die bei einer späteren, unter trockeneren Verhältnissen gezüchteten Generation auftretenden normalen Laubblätter doch keineswegs als atavistischer Rückschlag bezeichnet werden. Mit Recht hat *Baur* nachdrücklich betont, daß in solchen Fällen die Pflanze nicht durch dieses oder jenes äußerlich sichtbare Merkmal charakterisiert ist, sondern vielmehr durch die Fähigkeit, unter diesen Umständen das eine, unter anderen das andere Merkmal auszubilden. Außerdem handelt es sich ja in solchen Fällen auch immer nur um Ähnlichkeiten mit nicht sehr weit zurückliegenden Vorfahren, die naturgemäß eine ganz andere Beurteilung finden müssen.

Ganz ähnlich sind in dieser Hinsicht auch die sogenannten Hybrid-Atavismen zu bewerten, die einen beträchtlichen Teil der als Atavismus beschriebenen Fälle ausmachen. *De Vries* hat schon ausdrücklich betont, „daß vieles, worauf bis jetzt unsere Überzeugung vom Atavismus beruht, in einfacherer Weise durch Kreuzung erklärt werden kann“. Zahllose derartige Fälle sind bis jetzt schon bekannt und sollen später im experimentellen Teile noch näher besprochen werden. Im Prinzip handelt es sich überall darum, daß eine latente Anlage durch Kreuzung plötzlich wieder sichtbar wird. Diese Erscheinung wird uns durch unsere gegenwärtige Einsicht in die Vererbungsgesetze vollkommen klar verständlich. Um einen Widerspruch gegen das *Dollo'sche* Gesetz handelt es sich hier keineswegs, weil wir es ja dabei nicht mit Rückschlägen nach weit zurückliegenden Ahnenstufen zu tun haben und weil das betreffende wieder sichtbar werdende Merkmal noch nicht verlorengegangen, sondern der Anlage nach eben noch (latent) vorhanden war.

Ganz ebenso liegt der Fall bei den Merkmalen verhältnismäßig junger Formen oder Rassen. Denn darüber kann kein Zweifel bestehen, daß es bei solchen Rückschläge nach ihrer Stammart gibt, weil da eben die neuen Merkmale noch nicht genügend gefestigt und die früheren immer noch — wenigstens latent — vorhanden sind. Den Kernpunkt dieser Frage hat *Maidl* herausgearbeitet, wenn er (l. c.) sagt: „Merkmale gehen auf Anlagen zurück. Diese Anlagen können nun aber entweder 1. v o l l k o m m e n v o r h a n d e n s e i n, entwickeln sich aber a) nicht vollkommen, oder b) gar nicht; oder 2. es kann sich die ganze Anlage ä n d e r n, ja sogar ganz v e r s c h w i n d e n. Im Falle 1 a) sprechen wir

von einem Rudiment, im Falle 1 b) von latenter Anlage. Im Falle 1 b) können wir, wenn ein Merkmal nach einigen Generationen wieder auftritt, streng genommen nicht von Atavismus sprechen, da es in der Anlage noch vorhanden war. . . . Im Falle 2 ist das Wiedererscheinen eines verlorengegangenen Merkmales kaum möglich, aber gerade das wäre dann ein wahrer Atavismus.“ Zum Falle 1 a) gehört auch die bekannte Variabilität von Organen, die in Reduktion begriffen sind. „Sie können in einem Individuum weniger reduziert sein als bei seinen unmittelbaren Vorfahren, . . . trotzdem die phylogenetische Entwicklung jenes Organs der Rückbildung entgegengeht“ (*Rosa*). In solchen Fällen handelt es sich also einfach um eine etwas größere Variationsbreite als sonst, aber keineswegs um Rückschläge nach einem primitiven Ahnentypus. Hierher gehören jene Fälle, die *Plate* als „degressiven Spontan-Atavismus“ bezeichnet hat, z. B. „Die hornlosen Rinderrassen haben zuweilen Kälber mit kleinen, lose in der Haut hängenden Hörnern. — Am Hinterfuß von Hunden und Katzen tritt bei Rassen, denen die Daumenkrallen für gewöhnlich fehlt, eine Krallen auf“ (*Abel* 1914). Ferner fallen in diese Kategorie: Schollen, die auf der blinden Seite pigmentiert sind, sowie das gelegentliche Auftreten von Eckzähnen beim Reh, die Variabilität der Hüftbeine bei *Halitherium* und *Cetaceen* usw. Immer handelt es sich bloß um ein Schwanken in der Stärke der Ausbildung einer vorhandenen Anlage. Ein Merkmal kann eben nur so lange auftreten, solange es wenigstens der Anlage nach vorhanden ist. Ist es einmal vollständig, d. h. auch der Anlage nach, verloren gegangen, so ist ein Wiederauftreten unmöglich. Damit wird aber der Atavismus als ein Wiederauftreten verloren gegangener Merkmale zu einer logischen Unmöglichkeit. Demgemäß hat *Wettstein* (in der erwähnten Diskussion) ausdrücklich betont: „Unserer Erfahrung nach erfolgt . . . ein solches Wiederauftreten nur dann, wenn diese Eigenschaft noch als latente Anlage vorhanden, d. h. noch nicht völlig geschwunden ist. Daher ist ein Rückschlag auf nahe Ahnen häufiger als auf entfernte.“ Aber gerade solche Rückschläge auf nicht weit zurückliegende Vorfahren als Atavismus zu bezeichnen, erscheint durchaus unangebracht, „weil dann das Mendeln in der F_2 - und F_3 -Generation schon unter den Begriff des Atavismus fallen würde“ (*Abel*, l. c.). Dementsprechend hat auch *Plate* schon ausdrücklich betont: „Man darf nicht von Atavismus reden, wenn ein Merkmal nach einigen wenigen Generationen wieder auftritt.“ Auch *Kohlbrugge* hat mit Nachdruck darauf hingewiesen, „daß man den Atavismus der Tierzüchter gar nicht damit vergleichen kann, was die Morphologen im Sinne der Deszendenzlehre Atavismus nennen oder genannt haben.“

Freilich stand *Darwin*, der ja zuerst die Frage von den Atavismen aufgerollt hat, in dieser Hinsicht noch auf einem von unseren jetzigen Anschauungen abweichenden Standpunkte. Er bezeichnet als Atavismus ausdrücklich „die Neigung im Kinde, seinen Großeltern oder noch entfernteren Vorfahren anstatt seinen unmittelbaren Eltern ähnlich zu werden.“ Diese Definition deckt sich aber keineswegs mehr mit dem, was man heute unter Atavismus versteht. Wir müßten dann nicht nur die Hybrid-Atavismen und die *Mendelschen* Vererbungsfälle zum Atavismus zählen, sondern sogar auch den

Generationswechsel. Darunter versteht man bekanntlich den regelmäßigen Wechsel zwischen zwei morphologisch verschiedenen Generationen, die sich auf verschiedene Art fortpflanzen. Dieser Erscheinungskomplex ist im Tier- und Pflanzenreich sehr verbreitet und findet sich schon bei vielen Einzelligen. Der Wechsel scheint dabei bei primitiveren Formen durch äußere Verhältnisse bedingt zu sein. So pflanzen sich viele Algen während der günstigen Vegetationsperiode ungeschlechtlich fort, um dann bei Eintritt von ungünstigeren Bedingungen durch Kopulation Dauerzellen zu bilden. Bei parasitischen Protozoen pflegt der Generationswechsel Hand in Hand mit einem Wirtswechsel zu gehen: die geschlechtliche Generation entwickelt sich im „Hauptwirt“ (bei Malaria z. B. *Anopheles*), die ungeschlechtliche im „Zwischenwirt“ (z. B. bei Malaria der Mensch). Im Tierreich braucht wohl nur an den Generationswechsel der *Cnidaria* und der Salpen erinnert zu werden. Auch bei Insekten finden sich ähnliche Erscheinungen. In dieses Gebiet gehört wohl auch die Pädogenese gewisser Mückenlarven und vor allem der Generationswechsel der Pflanzenläuse. Hier wechselt eine parthenogenetische mit einer bisexualen Generation ab. Besonders deutlich ist die Abhängigkeit des Generationswechsels von äußeren Faktoren, wo je nach den Umständen eine verschiedene Anzahl von Generationen der einen Form mit solchen der anderen alterniert. Wir werden diese Erscheinungen wohl in die im vorigen Abschnitt erläuterte Gruppe der „modifizierbaren Merkmale“ einreihen müssen, können aber auch dort nicht von Atavismus und Umkehr der Entwicklung sprechen, wo der Wechsel schon ganz regelmäßig und erblich fixiert ist. Einen dem unregelmäßigen Wechsel verschiedener Generationen entsprechenden Fall haben wir wohl zweifellos auch bei jenen Insekten vor uns, die normalerweise ungeflügelt sind, bei denen aber gelegentlich vollständig geflügelte Exemplare auftreten. Hier handelt es sich keineswegs um sekundäre Makropterie, sondern um Fälle, wie wir sie beispielsweise in den „*Feminae disseminantes*“ der Thysanopteren feststellen können. Der Unterschied gegenüber dem gewöhnlichen Generationswechsel

besteht hier nur einzig und allein darin, daß die ungeflügelte Form an Zahl der Generationen und der Individuen anscheinend bedeutend reichlicher vertreten ist als die geflügelte. Sonst ist es aber im Prinzip genau dasselbe und wir können daher auch diesen Fall nicht als eine mit dem *Dolloschen* Gesetz in Widerspruch stehende Tatsache betrachten. Hierher gehört meiner Überzeugung nach auch das gelegentliche Auftreten von makropteren *Pyrhocoris*-Exemplaren, auf die *Handlirsch* in der Atavismuskussion hingewiesen hat.

Von ganz besonderem phylogenetischen Interesse ist aber der Generationswechsel im Pflanzenreiche. Bei den niedrigsten Formen sind hier die beiden Zellen, aus deren Kopulation ein neues Individuum hervorgeht, noch nicht voneinander verschieden (Isogameten) und wir können weiterhin die Differenzierung der Geschlechtszellen in kleine männliche (Mikrogameten) und große weibliche (Makrogameten) schrittweise verfolgen. Da die Mikrogameten (Spermatozoiden) schwimmend zum Makrogameten (Eizelle) gelangen, ist die geschlechtliche Generation der Pflanzen (der Gametophyt) in ihrer Fortpflanzungsfähigkeit von der Anwesenheit flüssigen Wassers abhängig. Dies gilt aber nicht für die ungeschlechtliche Generation (den Sporophyten), der ja davon ganz verschieden ist. Diese Verschiedenheit kommt nicht nur morphologisch und physiologisch zum Ausdruck, sondern sogar auch cytologisch, indem der Sporophyt (2 x-Generation *Lotsy*) doppelt so viele Chromosomen in seinen Zellen besitzt als der Gametophyt (x-Generation *Lotsy*). Es wäre daher methodisch ganz unrichtig, Organe des Sporophyten mit denen des Gametophyten homologisieren zu wollen; wir haben ja beispielsweise schon früher gesehen, daß der letztere nicht zur Ausbildung wirklicher Spaltöffnungen befähigt ist, sondern daß seine „Atemöffnungen“ (Fig. 21 a) morphologisch ganz und gar von den echten Spaltöffnungen des Sporophyten (Fig. 18 a, b usw.) verschieden sind, obwohl sie doch derselben Funktion dienen.

Die Abhängigkeit des Gametophyten von der Anwesenheit flüssigen Wassers bringt es mit sich, daß die Emanzipation der Pflanzen vom Wasser nur unter gleichzeitiger Reduktion des Gametophyten vor sich gehen konnte. Schon bei den Pilzen können wir feststellen, daß die bei den Ascomyceten noch vorherrschende x-Generation bei den Basidiomyceten zugunsten der 2 x-Generation zurücktritt. Die Pilze stellen somit eine Abteilung des Pflanzenreiches dar, welche unter Verlust der autotrophen Ernährung aus wasserbewohnenden Algen auf dem Wege eines Generationswechsels zu landbewohnenden Organismen führte. Auf ähnlichem Wege ging auch die Entwicklung der Cormophyten aus Algen vor sich, nur mit dem Unterschied, daß es diesen gelang, dabei die

autotrophe Ernährung beizubehalten. In dieser ganzen Anpassungsreihe können wir die Reduktion des Gametophyten schrittweise verfolgen. Bei den Bryophyten ist der Generationswechsel stets deutlich ausgeprägt: auf den zumeist reich gegliederten Gametophyten mit seinen sexuellen Fortpflanzungsorganen folgt der Sporophyt mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung, welcher mit dem ersteren in Verbindung bleibt und in bezug auf Größe und Organgliederung in der Regel hinter ihm zurücksteht. Der Gametophyt lebt unter äußeren Verhältnissen, unter denen der ganzen Pflanze liquides Wasser wenigstens zeitweise zur Verfügung steht. Der Sporophyt ist in viel höherem Grade an das Luftleben angepaßt, er bezieht das nötige Wasser durch den Gametophyten, die an ihm entstehenden Sporen werden in weitaus den meisten Fällen durch die Luft verbreitet. Bei den isosporen Pteridophyten tritt die von der Gegenwart des Wassers abhängige Geschlechts-generation an Größe und Reichtum der Gliederung zurück, der Sporophyt erlangt in bezug auf beide Eigenschaften das Übergewicht: die Pflanze ist in viel höherem Maße Landpflanze als das Moos. Die Folge davon ist die an der ungeschlechtlichen Generation auftretende Gliederung in Stamm, Blatt und Wurzel und die Ausbildung von Leitbündeln. Bei den heterosporen Pteridophyten geht die Umwandlung in eine Landpflanze noch einen Schritt weiter. Die geschlechtliche Generation ist so weit reduziert, daß sie gerade noch zur Ausbildung der Geschlechtsorgane hinreicht, welche infolge der erblich festgehaltenen Art der Befruchtung durch schwimmende Spermatozoiden von der Gegenwart flüssigen Wassers abhängig ist. Die Notwendigkeit der tunlichsten Abkürzung der Geschlechtsgeneration bewirkt, daß dieselbe vielfach ganz oder wenigstens zum Teil in der Spore, aus der sie hervorgegangen ist, eingeschlossen bleibt und demgemäß einen großen Teil ihrer Entwicklung im Sporangium des Sporophyten durchmacht. Daher läßt auch dieses nun schon den geschlechtlichen Dimorphismus erkennen: aus den sogenannten Makrosporen gehen reduzierte weibliche Prothallien (mit Archegonien), aus den Mikrosporen solche mit Antheridien (σ) hervor. Bei den Gymnospermen hat sich der sexuelle Dimorphismus der den Sporangien entsprechenden Organe so weit verstärkt, daß diese selbst zu Geschlechtsorganen werden und damit die der ungeschlechtlichen Generation homologe Pflanze sich geschlechtlich fortpflanzt. Die sexuelle Fortpflanzungsart des Gametophyten ist hier dadurch auf den Sporophyten übertragen, indem jene Entwicklungsstadien, welche sich mit dem Gametophyten der Pteridophyten homologisieren lassen, ihre Selbständigkeit verloren haben. Die geschlechtliche Differenzierung kommt nun auch schon im Bau der Blätter zum Ausdruck, welche die den Sporangien homologen Teile tragen.

Die die Mikrosporangien tragenden Blätter sind zu Staubblättern, die die Makrosporangien tragenden zu Fruchtblättern geworden. Aber auch jetzt lassen sich noch immer die durch die der Befruchtung vorangehenden Teilungen entstandenen Zellen bzw. Kerne mit den entsprechenden Zellen der Farnprothallien homologisieren. Ja, bei den relativ ursprünglichsten Gymnospermen, den Cycadeen und Gingkoaceen, erfolgt noch jetzt die Befruchtung durch Spermatozoiden, die in einer vom weiblichen Organ ausgeschiedenen Flüssigkeit (dem Bestäubungstropfen) schwimmend die Eizelle erreichen. Zu diesem Zwecke heften sich die Pollenkörner in der Pollenkammer (einer im oberen Teile des Nucellus befindlichen Aushöhlung) mit Hilfe der stark in die Länge wachsenden vegetativen Zelle an; dieser in das Nucellargewebe eindringende „Pollenschlauch“ dient zunächst nur zur Befestigung und Ernährung des Pollenkorns. Bei den höheren Formen tritt da aber dann ein Funktionswechsel ein, indem nun die Spermatozoiden (bzw. Spermakerne) durch den Pollenschlauch zu den Eizellen gelangen. Gemäß seiner Herkunft als Befestigungsorgan hat der Pollenschlauch zunächst nur die Fähigkeit, durch Gewebe, aber nicht frei durch die Luft zu wachsen. *Wettstein*, dem ich in der ganzen vorstehenden Darlegung gefolgt bin, hat gezeigt, wie auf Grund dieser Verhältnisse zunächst bei den niedrigsten Angiospermen der Pollenschlauch einen großen Umweg machen muß, um zur Eizelle zu gelangen. Er wächst durch das Fruchtblatt und den Funiculus zur Samenanlage, um durch die Chalaza in dieselbe einzudringen (Chalazogamie). Später wird der Weg durch Ausbildung einer Gewebebrücke vom Funiculus zur Mikropyle (Fig. 38 a) abgekürzt und schließlich erwirbt der Pollenschlauch endlich sogar die Fähigkeit, den Hohlraum des Fruchtknotens frei zu durchwachsen (Porogamie). Auch die weiblichen Organe lassen sich durchwegs mit denen der Pteridophyten homologisieren. Das in der Samenanlage der Gymnospermen ausgebildete vegetative Gewebe, das primäre Endosperm, entspricht einem reduzierten Prothallium mit Archegonien. Daß auch die Kerne des Embryosackes der Angiospermen auf Archegonien zurückzuführen sind, und daß wir namentlich nur dadurch zu einem Verständnis der sogenannten „doppelten Befruchtung“ und der Ausbildung des sekundären Endosperms gelangen können (*Porsch*), davon war schon früher bei Erörterung des Funktionswechsels die Rede. So war es also möglich, auf Grund von Anpassungsreihen zu einem vollständigen Verständnis der Phylogenie der höheren Pflanzen zu gelangen, wobei sich die Berücksichtigung der Lebensverhältnisse als Erklärungsprinzip besonders fruchtbar erwies.

R ü c k g e b i l d e t e O r g a n e. Wir sind im Laufe unserer bisherigen Darlegungen schon wiederholt auf rückgebildete oder

reduzierte Organe zu sprechen gekommen. Die grundlegende Bedeutung derselben für die phylogenetische Methodik erfordert aber noch eine zusammenfassende Besprechung dieses Themas. Leider herrscht auch auf diesem Gebiete — ganz wie wir es schon früher beim Begriff des Atavismus konstatieren mußten — eine ziemliche Verwirrung, die oft folgenschwere Fehlschlüsse nach sich zieht. Diese Verwirrung ist vor allem dadurch zustande gekommen, daß in der Zoologie die rückgebildeten Organe herkömmlicherweise zumeist als „Rudimente“ oder „rudimentäre Organe“ bezeichnet werden, während man in der botanischen Nomenklatur mit diesem Ausdruck in der Regel die ersten Anlagen von Organen bezeichnet. Da es sich in beiden Fällen um relativ wenig entwickelte Organe handelt, kommt es dann bei kritiklosen Autoren oft dazu, daß beiderlei Begriffe, die einander doch geradezu entgegengesetzt sind, wahllos als „Rudimente“ bezeichnet werden, während gerade ihre scharfe Auseinanderhaltung für die phylogenetische Forschung von allergrößter methodischer Bedeutung ist. Wenn z. B. *Gravely* bei den einseitig spezialisierten Blattoiden der *Cardax*-Gruppe mit ihrem stark reduzierten Geäder gewisse Aderreste als „rudimentary veins“ bezeichnet, so hat er damit zweifellos recht. Wenn er aber dann aus diesen Resten die Sekundäradern entstehen lassen will („The secondary veins may perhaps have arisen in this way, and becoming functional as strengthening organs have been fixed by the action of natural selection“), so liegt hier eine bedauerliche Begriffsverwirrung vor, die nur auf die Verwechslung der beiden gänzlich verschiedenen, aber gelegentlich mit demselben Ausdruck („rudimentär“) bezeichneten Bildungen zurückgeführt werden kann. Denn da gibt es eben nur die Alternative: entweder sind jene schwach entwickelten Adern wirklich rückgebildet, dann können aber aus ihnen nie wieder funktionelle Adern entstehen, oder sie stellen die ersten Anfänge funktioneller Adern dar, dann sind sie aber nicht „rudimentary“. Die letztere Auffassung läßt sich aber allerdings mit der Feststellung „that these . . . cockroaches are degenerate rather than primitive“ schwer in Einklang bringen.

Um derartigen Verwechslungen, die nur zu Fehlschlüssen führen, ein für allemal vorzubeugen, wäre es meiner Ansicht nach am besten, den Ausdruck „rudimentär“ überhaupt möglichst zu vermeiden und lieber die unzweideutige Bezeichnung „rückgebildet“ oder „reduziert“ anzuwenden. Für jene Organe, die die erste Anlage eines in Zukunft (phylogenetisch oder ontogenetisch) zur Entwicklung kommenden Organs darstellen, hat aber *Abel* schon den recht treffenden Terminus „Orimente“ oder „orimentäre Organe“ eingeführt. Es wäre im Interesse der besseren Verständigung unbedingt zu wünschen, daß sich der Gebrauch dieser Bezeichnung allgemein in der phylogenetischen Literatur

einbürgern würde. Freilich ist damit aber eine andere Schwierigkeit noch nicht beseitigt, nämlich die Feststellung, ob es sich in irgendeinem speziellen Falle um ein orimentäres oder um ein reduziertes Organ handelt. Diese Feststellung ist gewiß durchaus nicht leicht — da es sich ja in beiden Fällen um wenig entwickelte Organe handelt — und oft überhaupt nur durch Studium der vorausgegangenen Umbildungen oder der künftigen Weiterentwicklung möglich. Trotz dieser Schwierigkeiten muß aber stets daran festgehalten werden, daß diese Feststellung immer zu allererst unerläßlich ist, wenn es sich darum handelt, an das Vorhandensein rückgebildeter Organe irgendwelche weitere phylogenetische Schlüsse zu knüpfen.

Es mögen daher hier für diese methodisch so wichtige Unterscheidung einige Gesichtspunkte noch Erörterung finden. Für diese Unterscheidung kann zunächst die Feststellung der Funktion — wo sie überhaupt möglich ist — eine einwandfreie Deutung liefern. Ein Organ tritt in der Phylogenie niemals funktionslos in Erscheinung. Ein Oriment muß daher immer irgendeine Funktion haben. Umgekehrt wird ein Organ nur dann reduziert, wenn die von ihm ausgeübte Funktion für die Lebenserhaltung nicht mehr von Belang oder geradezu schädlich ist. „Manche Vögel und Insekten haben auf stürmischen Inseln eine Reduktion ihrer Flügel erfahren, sei es, daß die guten Flieger durch die Winde auf die hohe See geworfen wurden und zugrunde gingen, sei es, daß die Tiere wegen der Winde auf einen Gebrauch der Flügel verzichteten und sich nur am Boden fortbewegten.“ (*Plate.*) Allerdings kann aber die Reduktion eines Organs unter Aufgabe seiner Funktion bei ganz verschiedenen Lebensbedingungen eintreten. *Porsch* hat beispielsweise gezeigt, daß Spaltöffnungen überall dort reduziert werden, wo die Assimilationstätigkeit aufgegeben wurde (also bei Parasiten, an Blumenblättern und Antheren oder an den im Samen eingeschlossenen Cotyledonen) oder dort, wo die Abgabe von Wasserdampf wegen Anwesenheit flüssigen Wassers nicht möglich ist (an submersen Blättern von Wasserpflanzen; Fig. 21 c). Die Reduktion kann dabei in verschiedener Weise vor sich gehen, entweder indem die Schließzellen kollabieren und durch Teile der Zellwände miteinander verwachsen, so daß die Spaltöffnung dauernd geschlossen bleibt, oder indem beide Zellen unbeweglich geworden sind und sich überhaupt nicht berühren, so daß der Verschluß unmöglich wird.

Was immer aber die Lebensbedingungen sein mögen, die die Rückbildung eines Organs herbeigeführt haben, und in welcher Weise auch immer diese vor sich gehen mag, jedenfalls läßt sich ausnahmslos feststellen, daß reduzierte Organe immer funktionslos sind. Dies gilt auch für alle Fälle von Funktionswechsel. Denn bei Übernahme einer anderen Funktion können zwar gewisse Teile

des Organs, die der neuen Funktion nicht dienen, vollständig rückgebildet werden, niemals aber das ganze Organ, wenn es auch durch Rückbildung jener Teile reduziert erscheinen mag. Der Teil, der der neuen Funktion dient, wird aber stets dementsprechend gut ausgebildet sein. Ein gutes Beispiel hierfür bietet uns die Umformung der Elytren bei jenen Orthopteren, bei denen sie nur noch der Zirpfunktion dienen und demgemäß mit Ausnahme des nach wie vor gut entwickelten Zirpfeldes vollständig rückgebildet sind. Trotzdem wäre es unberechtigt, solche Elytren als Ganzes als reduziert zu bezeichnen, da von der Rückbildung ja jener Teil, der noch immer eine Funktion hat, verschont geblieben ist. Es ist oft wichtig, solche scheinbar, d. h. nur in gewissen Teilen reduzierte Organe von wirklich ganz rückgebildeten und funktionslosen zu unterscheiden. So hat schon *Rosa* in seiner Polemik gegen *Plate* darauf hingewiesen, daß wir in der Schwanzwirbelsäule der Vögel nicht ein wirklich vollständig rückgebildetes Organ zu erblicken haben, sondern vielmehr ein solches, das in einem seiner Teile, unter Zurückbildung der übrigen, sich weiterbildet.

Die Feststellung der Funktion wird uns meist bei der Unterscheidung von orimentären und reduzierten Bildungen eine einwandfreie Deutung ermöglichen. Oft wird diese aber auch schon auf Grund des morphologischen Baues möglich sein, wenn wir die stammesgeschichtliche Entwicklung des betreffenden Organs bereits kennen und demgemäß schon morphologische Unterschiede zwischen der einen und der anderen Art der Ausbildung festgestellt haben. Dann wird es bei jedem neuen, noch nicht untersuchten Falle einer geringen Ausbildung desselben Organs schon rein morphologisch kenntlich sein, ob es sich um ein Oriment oder eine Rückbildung handelt. Schon *Rosa* hat ja betont: „Auch die Rückbildungen, die man bei Degenerationserscheinungen und beim Schwund der Organe beobachten kann, sind keineswegs als Rückkehr zu einem indifferenten, ursprünglichen Zustande aufzufassen. Schon früher ist nachdrücklich die Tatsache betont worden, daß ein Organ, welches eine gegebene Differenzierung augenscheinlich eingebüßt hat, nicht zu dem Zustande des Organs zurückgekehrt ist, das dieselbe Differenzierung noch nicht besaß.“ Freilich lassen sich aber rein morphologische Unterscheidungen nur dort durchführen, wo bereits eine genaue Analyse der phylogenetischen Entwicklung durchgeführt ist. Wir wissen heute auf Grund der Untersuchungen von *Porsch*, wie eine orimentäre (Fig. 18 a) und wie eine rückgebildete Spaltöffnung (Fig. 21 c) aussieht. Wenn wir also jetzt bei einer bisher daraufhin noch nicht untersuchten Pflanze einen schlecht entwickelten Spaltöffnungsapparat konstatieren, so werden wir durch den Vergleich mit den

bisher bekannten Bildungen leicht feststellen können, ob wir es mit einem Oriment oder mit einer Reduktionserscheinung zu tun haben.

Wir können im Laufe der Entwicklung wohl des öfteren Orimente feststellen, wenn auch viel seltener als Rückbildungen. So ist die Chorda als Oriment der Wirbelsäule zu betrachten, oder die Borsten der Flügelfläche bei Trichopteren als die Orimente der Schmetterlingsschuppen. Ebenso haben wir durch die Palaeontologie beispielsweise auch die Orimente von Hornbildungen kennen gelernt. Namentlich bei den Titanotheriiden läßt sich die allmähliche Entwicklung des „Nashorn“-Typus (Titanotherium) aus unbewehrten Formen (Palaeosyops) über Manteoceras und Diplacodon schön verfolgen. (Vgl. *Abel*, 1922, S. 264.)

Besonders instruktiv scheinen mir aber jene Fälle, wo sich — wie bei dem früher angeführten Beispiele des Spaltöffnungsapparates — die Ausbildung eines Organs von seinen orimentären Anfängen aus verfolgen läßt und dann später im Laufe der Weiterentwicklung wieder eine Rückbildung eintritt. So wurden die Borsten des Flügelrandes der Zorapteren (Fig. 35 a) zu den langen Wimpern („Fransen“) der Thysanopteren (Fig. 35 b, c), von denen am Vorderflügelhinterrand zunächst zwei sich überkreuzende Scharen vorhanden sind (Terebrantia); bei den Tubuliferen wird die eine Schar derselben aber dann bis auf einige „Schaltwimpern“ rückgebildet und schließlich können auch diese noch verlorengehen (z. B. *Leeuwenia*). Eine ähnliche Entwicklung können wir an den Mundteilen der Schmetterlinge im Laufe der Phylogenie verfolgen. Aus dem orimentären Rüssel der Eriocephaliden und Micropterygiden ist der normale Schmetterlingsrüssel hervorgegangen, der aber dann bei manchen höher spezialisierten Formen, z. B. beim Seidenspinner, wieder einer ziemlich weitgehenden Rückbildung verfiel.

Oft kann in zweifelhaften Fällen auch der Vergleich der phylogenetischen Entwicklung mit der ontogenetischen wertvolle Aufschlüsse liefern. Denn auch in der Ontogenie können wir immer wieder einerseits orimentäre, andererseits reduzierte Bildungen feststellen. So sind beispielsweise in der Ontogenie der Insekten die Imaginalscheiben als Orimente, die Kiemen der erwachsenen Perliden als Reduktionserscheinungen anzusprechen, oder in der Entwicklung des Menschen die Extremitätenanlagen als Orimente, das Steißbein des Erwachsenen als ein rückgebildetes Organ. Überhaupt liefert ja die Ontogenie jedes einzelnen Lebewesens so viele Beispiele für diese beiden differenten Begriffe, daß unter Berücksichtigung der individuellen Entwicklung wohl auch die prinzipielle Unterscheidung für die Stammesgeschichte nicht schwer fällt.

Haben wir von einem schlecht entwickelten Organ einmal zweifellos sichergestellt, daß es sich nicht um ein Oriment, sondern bestimmt um eine Reduktionserscheinung handelt, so gibt uns diese Feststellung in zweierlei Hinsicht wichtige Anhaltspunkte für die phylogenetische Methodik. Wir haben ja schon früher das Vorhandensein eines rückgebildeten Organs als „Zeichen höherer Spezialisierung“ gegenüber dem funktionell ausgebildeten Organ kennen gelernt. Damit ist uns aber durch die Feststellung eines sicheren reduzierten Organs sowohl über die Aszendenten der betreffenden Form wie auch über ihre Deszendenten eine wichtige Tatsache gegeben: bei den Aszendenten muß dieses Organ einmal funktionell gewesen sein, bei den Deszendenten kann es nie wieder funktionell werden; oder mit anderen Worten: eine Form mit einem reduzierten Organ muß bei Verfolgung ihrer Aszendenz (früher oder später) auf eine Ahnenform zurückgeführt werden können, bei der dieses Organ noch funktionell entwickelt war, und andererseits kann keine Form mit funktionellem Organ von einer anderen abstammen, bei der dasselbe rückgebildet ist.

Für diese beiden methodisch so wichtigen Sätze sollen hier einige Beispiele als Belege vorgebracht werden. An dem ersteren Satz ist wohl während der ganzen historischen Entwicklung des Deszendenzgedankens niemals ernstlich gezweifelt worden; ich kann mich daher hier etwas kürzer fassen. Schon *Darwin* hat darauf hingewiesen, daß die Existenz verschiedener beim Menschen festgestellter rückgebildeter Organe (Blinddarm, Ohrmuskulatur, Form der Ohrmuschel usw.) als Beweis für die Abstammung des Menschen von einer niedrigeren Form, bei der diese Organe noch funktionell waren, ins Treffen geführt werden kann. Es kann kein Zweifel sein, daß die „halbmondförmige Falte“ des Auges auf eine einst bei weiter zurückliegenden Vorfahren funktionelle Nickhaut zurückgeht. Ebenso ist die Epiphyse des Gehirnes auf ein bei primitiven Wirbeltieren (Placodermen, Stegocephalen, manche Reptilien) funktionelle Scheitelauge (Pinealorgan, Parietalauge) zurückzuführen. In der ontogenetischen Entwicklung der Placentalsäuger werden noch immer nacheinander zwei provisorische Harnorgane angelegt, die niemals funktionell werden, da die Exkretionsprodukte des Embryos offenbar ausschließlich durch die Nieren der Mutter ausgeschieden werden. Zuerst läßt sich eine rückgebildete Vorniere (Pronephros), sodann die Urnieren (Mesonephros, *Wolffsches Organ*) feststellen und dann erst wird die definitive Niere, die Nachnieren (Metanephros) ausgebildet. Diesen merkwürdigen Entwicklungsprozeß können wir nur phylogenetisch verstehen. Bei *Amphioxus* und vielleicht auch bei den *Myxinoiden* stellt nämlich die Vorniere das bleibende Harnorgan dar. Bei Fischen und Amphibien atrophiert die Vorniere und wird durch

die besser organisierte Urniere als bleibendes Harnorgan ersetzt. Erst bei den Amnioten wird auch die Urniere rückgebildet, um durch die Nachniere ersetzt zu werden. — Formen mit rückgebildeten Augen stammen zweifellos von Formen mit funktionellen Sehorganen ab. Ursache der Rückbildung ist ein Leben im Dunkeln, also in Höhlen (z. B. Grottenolm), in der Tiefsee (viele Tiefseefische), in stark schlammigem Wasser (blinde Trilobiten) oder unter der Erde (Maulwurf usw.). Formen mit rückgebildetem Becken (z. B. Schlangen, Sirenen usw.) gehen auf solche mit gut ausgebildetem Becken zurück. Formen mit reduzierten Zehen sind von solchen mit vollständig entwickelten Phalangen herzuleiten, wie uns dies namentlich der Pferdestammbaum, aber auch die übrigen Reihen der Huftiere, besonders deutlich vor Augen führt. Das gleiche gilt auch für die Rückbildung der Tarsen bei Insekten (z. B. *Tri-dactylus*). So sind auch rückgebildete Mundteile (z. B. Eintagsfliegen) von funktionellen Fraßwerkzeugen abzuleiten. Wenn die in den Seitenlappen des zweiten und dritten Thorakalsegmentes bei *Lepisma* verlaufenden Tracheen wirklich Rückbildungen von Flügeladertracheen darstellen, so wäre damit der Beweis erbracht, daß auch die Apterygoten von geflügelten Insekten abstammen (*Handlirsch*). Ähnliche Beispiele liefert uns auch die Botanik in reichem Maße. Die Überreste von blattähnlichen Gebilden am Gametophyten der Lebermoose und an Farnprothallien beweisen uns, daß diese phylogenetisch auf laubmoosähnliche Vorfahren zurückzuführen sind. Formen mit rückgebildeten Blättern (z. B. *Opuntia*, Ranken von *Vitis* usw.) sind auf solche zurückzuführen, bei denen diese Blätter noch gut entwickelt waren. So beweist uns auch das reduzierte Staubblatt der *Scropulariaceen*, daß sie von einer Gruppe abstammen, bei der noch alle fünf Staubblätter funktionell waren. Rückgebildete Fruchtknotenfächer bzw. Samenanlagen (z. B. *Tilia*, *Araliaceen*, *Umbelliferen* usw.) sind nur durch Ableitung von entwicklungsfähigen Samenanlagen zu verstehen. Diese wenigen Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, welche Wege hier der phylogenetischen Methodik durch das Vorhandensein reduzierter Organe gewiesen werden.

Wenden wir uns aber jetzt zu dem zweiten der oben festgestellten Sätze, daß nämlich Formen, bei denen irgendein Organ funktionell entwickelt ist, niemals auf solche zurückgeführt werden können, bei denen dieses Organ bereits rückgebildet ist. So sagt auch *Williston* ausdrücklich: „An organ once functionally lost is never permanently regained by natural selection or any of its hypothetical substitutes.“ Es ist klar, daß auch dieser Satz von grundlegender Bedeutung für die phylogenetische Methodik ist und demgemäß wurde er auch früher von allen Phylogenetikern als selbstverständlich vorausgesetzt. Erst in neuerer Zeit haben

die Gegner des *Dollo*schen Gesetzes auch diesen Satz aus prinzipiellen Gründen zu widerlegen gesucht. Ich muß daher hier auf dieses Problem näher eingehen. Einen schlagenden Beweis dafür, daß ein einmal rückgebildetes Organ im Laufe der Stammesgeschichte nie wieder funktionell werden kann, liefern uns jene Formen, die von Vorfahren abstammen, bei denen im Zusammenhange mit der Lebensweise ein Organ reduziert wurde, dessen Funktion aber bei den Deszendenten dann wieder lebensnotwendig geworden ist; in diesen Fällen sehen wir nämlich immer, daß nicht das reduzierte Organ wieder zu neuer Ausbildung gelangt, sondern daß es durch ein anderes Organ ersetzt wird. Schon *Rosa* hat dies deutlich ausgesprochen und beruft sich dabei auf das *Kleinenbergsche* Prinzip der „Substitution der Organe“: „Während gewisse Teile der Variabilitätsrichtungen schon eine solche Beschränkung erfahren haben, daß sie an veränderte Existenzbedingungen sich anzupassen nicht mehr fähig sind, entfalten sich andere Teile, die in dieser Beziehung noch zurückstehen, indem sie sich mit den älteren verbinden und dieselben eventuell ersetzen (Substitution), so daß eine weitergehende Entwicklung des Organismus noch möglich ist.“ *Plate*, der auch hier wieder die Gültigkeit des *Dollo*schen Gesetzes in Abrede stellt, sucht hier einen Ausweg durch die Behauptung: „In der Zeit, welche von der Rückbildung eines Organs bis zu dem neu erwachenden Bedürfnis nach demselben verflossen ist, hat sich der Organismus sehr verändert, so daß das neue Organ notwendig anders ausfallen muß als das frühere.“ Demgegenüber hat aber *Rosa* klar und deutlich betont, w o r a u f es hier ankommt: „Die Frage ist: Kann das neue Organ dem früheren homolog sein oder nicht? Das ist nun niemals der Fall.“

Die Gültigkeit dieses Satzes erstreckt sich auf alle Organsysteme und läßt sich sogar auch auf cytologischem Gebiete nachweisen. So haben beispielsweise die Arthropoden die Fähigkeit zur Ausbildung von Cilien für immer verloren, während dieselbe noch bei ihren Annelidenvorfahren vorhanden war. Sogar *Plate* gibt zu, daß hier ein Fall vorliegt, wo die Neubildung infolge der durchlaufenen Entwicklung schon aus mechanischen Gründen zur Unmöglichkeit geworden ist. Die Algengruppe der Siphoneen ist durch den Besitz vielkerniger „Zellen“ ausgezeichnet, die morphologisch durch Verschmelzung von zahlreichen einkernigen, wirklichen Zellen zu erklären sind bzw. dadurch, daß diese letzteren die Fähigkeit zur Ausbildung eigener Zellmembranen verloren haben. Bei manchen Formen kommt es nun zur Ausbildung von Stützwänden, die die große vielkernige Zelle quer durchsetzen; diese entstehen aber nicht etwa dadurch, daß einfach die ursprünglichen Membranen der Einzelzellen wiederhergestellt würden, sondern durch Wucherung von der gemeinsamen Wand der vielkernigen

Zellen aus. Daraus ist ersichtlich, daß die dieselben zusammensetzenden einkernigen Zellen die Fähigkeit zur Membranbildung endgültig verloren haben. Ein besonders lehrreiches Beispiel liefert uns das Pollenkorn der Gymnospermen. Wir haben früher bei Besprechung des Generationswechsels schon gesehen, daß dessen Inhalt einem männlichen Gametophyten der niederen Cormophyten homolog ist. Dort besaß derselbe natürlich ein Befestigungsorgan (Rhizoid) und wir können noch am Pollenkorn der Gymnospermen (Fig. 40) feststellen, welcher Kern desselben (*rh*) diesem nunmehr vollständig rückgebildeten Rhizoid homolog ist. Wie wir oben gesehen haben, hat nun auch das Pollenkorn ein Befestigungsorgan notwendig, um sich damit in der Pollenkammer anzuheften. Dieses neue Befestigungsorgan konnte aber nun keineswegs mehr aus dem ursprünglichen Rhizoid hervorgehen, sondern wurde an der gegenüberliegenden Seite aus der vegetativen

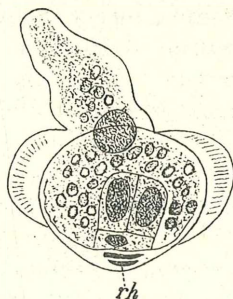


Fig. 40. Austreibendes Pollenkorn von *Picea excelsa*; *rh* = rudimentäres Rhizoid.
(Nach Strasburger aus Wettstein.)

Zelle ausgebildet; das rückgebildete Rhizoid hat die Fähigkeit hierzu endgültig verloren.

Wenn wir nun dazu übergehen, die Richtigkeit des in Rede stehenden Satzes oder mit anderen Worten die Gültigkeit des *Dolloschen* Gesetzes für reduzierte Bildungen auch an Beispielen aus den verschiedenen Organsystemen nachzuweisen, so bieten sich schon in der Botanik hierfür zahlreiche Beispiele. Ich erinnere nur an den Ersatz rückgebildeter Blätter durch Phyllodien, Phyllocladien usw. oder an die Substitution reduzierter Schauapparate von Einzelblüten durch lebhaft gefärbte Hochblätter u. dgl.

Recht lehrreich sind namentlich die Beispiele, die uns die Zoologie liefert. Wenden wir uns da zunächst zu den Formen der Körperbedeckung. *Dollo* hat darauf hingewiesen, daß die der ursprünglichen Schale verlustig gegangenen Cephalopoden nicht mehr imstande sind, dieselbe wieder auszubilden, sondern daß entweder (wie bei *Argonauta*) eine sekundäre, von dem flächenhaft

entwickelten Armpaar abgeschiedene Schale gebildet wird, die von der ursprünglichen Mantelschale total verschieden ist oder daß die Tiere zu ihrem Schutz eine Lamellibranchiatenschale verwenden und dadurch eine biologische Parallele zu den Einsiedlerkrebsen darstellen: „Beaux exemples d'Irréversibilité de l'Evolution, puisque les Octopodes en question ne peuvent récupérer la Coquille ancestrale, quand une Coquille redevient indispensable, mais la remplacent, — l'un, Argonauta, par une Coquille pédiéuse — l'autre, Octopus Digueti, véritable Pieuvre-Hermite, par une Coquille de Lamellibranche (Peigne ou Cythérée), à la façon des Pagures.“ — Ähnlich hat auch Rosa in seiner Polemik gegen Plate darauf hingewiesen, daß bei den „Lithodinen die wiedererworbenen Skelettstücke des Hinterleibes den vor der Rückbildung vorhandenen nicht mehr homolog sind (*Bouvier*), sondern Neubildungen darstellen.“ — Besonders instruktiv ist in dieser Hinsicht die Geschichte des Schildkrötenpanzers (*Dollo*, 1901, *Abel*, 1912). Die ältesten Schildkröten waren Landbewohner und hatten einen geschlossenen Knochenpanzer. Im Jura gingen die Schildkröten aber dann zur marinen Lebensweise über. Eine Folgeerscheinung des Hochseelebens ist die Reduktion des Knochenpanzers; das ethologische Prinzip dieser Rückbildungserscheinung ist die Verringerung des Körpergewichtes. Schon bei der jurassischen *Thalassemys* können wir den Beginn einer Fontanellenbildung im Rücken- und Bauchpanzer feststellen. Bei den marinen Kreideschildkröten können wir Schritt für Schritt verfolgen, wie die Reduktion in Anpassung an das Hochseeleben weiterschreitet. Schließlich verlieren die Costalplatten die Verbindung mit den Randplatten und der knöcherne Brustschild wird zu einem aus vier Elementen bestehenden Ring reduziert; stark bleibt nur die knöcherne Nackenplatte. Im Tertiär sind aber die Hochseeschildkröten zum Teil wieder in das Litoralgebiet zurückgekehrt. Hier war zum Schutze gegen Wellenschlag ein gut entwickelter Panzer notwendig. Der bereits reduzierte Panzer konnte aber nicht wieder zu seiner ursprünglichen Entwicklungshöhe gebracht werden, sondern es wurde über seinem Rest ein neuer Knochenpanzer ausgebildet. Wir sehen da bei *Psephophorus* einen neuen knöchernen Rücken- und Bauchschild, der aus mosaikartigen Platten besteht; unter ihm liegen die letzten Überreste des bei den Hochseeschildkröten der Kreide zur Rückbildung gebrachten ursprünglichen Knochenpanzers: oben die Nackenplatte, unten der Knochenring. Die heute lebende Lederschildkröte (*Dermochelys*) ist eine Hochseeschildkröte; zum zweiten Male während der Stammesgeschichte ist diese Gruppe zum Hochseeleben übergegangen. Und wiederum wurde jetzt auch der zweite Panzer rückgebildet. Als Überreste

des (sekundären) Mosaikpanzers finden wir jetzt bei *Dermochelys* einen aus dünnen Hautplatten bestehenden, mosaikartig gefelderten Rückenschild und zahlreiche, unregelmäßig in der Haut des Bauchschildes verstreute knöcherne Höckerchen. Aber unter diesem rückgebildeten Sekundärpanzer liegt auch bei *Dermochelys* noch auf der Rückenseite eine knöcherne Nackenplatte, auf der Bauchseite ein knöcherner Ring: die Überreste des primären Knochenpanzers. — *Oudemans* glaubt einen „glänzenden Beweis der Reversibilität“ in der Körperbedeckung der Vögel gefunden zu haben: „Es gibt aber einige Vögel, welche größtenteils befiedert sind; das sind die *Ratitae*. ... Man würde geneigt sein, diese Vögel oder besser ihre Befiederung, als primitiv anzunehmen. Das ist aber nicht der Fall; denn die Embryologie dieser Vögel lehrt uns, daß sie einen Zustand durchlaufen, worin die Befiederung in Fluren und Rainen über den Körper verteilt ist.“ Demgegenüber ist aber zu betonen, daß auch schon die Morphologie dieser Federn gegen ihren primitiven Charakter spricht. Eine Dunenbekleidung wie

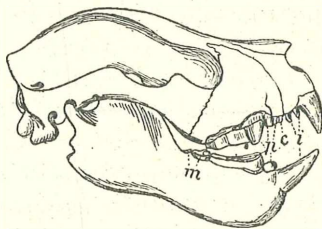


Fig. 41. Schädel von *Thylacoleo carnifex*.
(Nach *Smith-Woodward* aus *Abel*.)

bei den anderen Vögeln fehlt hier nämlich; dagegen zeigen die Lichtfedern durch ihren biegsamen Schaft und die weiche, zer-schlissene Fahne einen dunenartigen Habitus oder sie sind haar-artig, stachelförmig oder borstenstrahlig. Von einer Rückkehr zu einem dem früheren morphologisch vollständig gleichen Stadium kann also hier gar keine Rede sein!

Ebenso gilt das *Dollo*sche Gesetz auch in bezug auf die Rück-bildungen im Bereich des Gebisses. Wir haben schon früher bei Behandlung des Reiß- und Brechgebisses der Raubtiere gesehen, daß bei ihnen den Eckzähnen die Funktion als wirkliche Reißzähne zufällt, während die gewöhnlich so genannten „Reißzähne“ in Wirklichkeit als Brechzähne fungieren. Wenn wir in anderen Gruppen der Säugetiere nach einem Reiß-Brech-Gebiß Umschau halten, so finden wir nur noch bei den Beuteltieren in *Thylacoleo carnifex* (Fig. 41) aus dem Plistozän Australiens ein Analogon. Im Ober- und Unterkiefer ist nur je ein großer Prämolare zu einem

langgestreckten, scharf schneidenden Kamm ausgebildet. Alle übrigen Zähne sind reduziert und nur der erste Schneidezahn ist mächtig entwickelt und hat die Funktion des Eckzahnes der Carnivoren übernommen. Schon *Owen* hatte für dieses Tier eine fleischfressende Lebensweise angenommen. Später vertraten mehrere Forscher die Meinung, daß *Thylacoleo* eine gemischte Nahrung zu sich nahm oder rein herbivor war, da die sonst bei Raubtieren stark entwickelten Eckzähne hier reduziert sind. Tatsächlich geht aber aus dem Gesamtcharakter des Gebisses mit voller Klarheit hervor, daß dieser Beutler ein Fleischfresser war. Daß er sich aber in morphologischer Hinsicht den diprotodonten, herbivoren Beuteltieren anschließt, beruht eben darauf, daß er von herbivoren, nagenden Formen abstammt und sekundär zu einem Raubtier geworden ist. Die bei seinen Vorfahren verkümmerten Eckzähne konnten nicht wieder funktionell und zu Reißzähnen entwickelt werden, sondern diese Funktion mußten die Schneidezähne übernehmen (*Abel*, 1912). — Wo das ganze Gebiß im Laufe der Stammesgeschichte einmal verlorengegangen ist, kann es nie wieder zur Entwicklung kommen. Bei den Vögeln sind die Zähne schon in der Kreidezeit verlorengegangen; darum mußte für sie später (z. B. bei *Odontopteryx*) ein Ersatz dadurch geschaffen werden, daß hier Kiefer und Schnabel zahlreiche Zacken tragen, die wie Zähne funktionieren. Beim Schnabeltier sind die rückgebildeten Zähne beim Embryo sogar noch vorhanden, können aber nicht wieder zu funktioneller Ausbildung gelangen, sondern müssen durch Hornzähne des Schnabels ersetzt werden.

Sehr interessant ist hier auch das Verhalten der sekundär aquatischen Tiere in bezug auf ihre Atmung. Nirgends konnten die ursprünglichen Kiemen der primär wasserbewohnenden Vorfahren wiederhergestellt werden. Viele sekundäre Wasserbewohner mußten sogar bei der Lungenatmung verbleiben (z. B. sämtliche Seesäugetiere), obwohl dieselbe doch für eine rein aquatische Lebensweise äußerst unpraktisch ist. Andere haben sekundäre Kiemen zur Ausbildung gebracht, die aber den primären der einstigen Vorfahren nicht homolog sind. Das gibt sogar *Plate* zu: „So hat die hypothetische Stammform der Gastropoden, das sogenannte *Prorhipidoglossum*, zweifellos zwei echte Kiemen (Ctenidien) in der Mantelhöhle besessen. Bei den Chitonon und manchen Docoglossen (*Scurria*, *Patella*) sind diese später verlorengegangen und durch zahlreiche ‚adaptive Kiemen‘ ersetzt worden.“ Dasselbe können wir auch bei den Insekten feststellen. Die Tracheenkiemen der Phryganoiden und gewisser Dipteren sind nicht den ursprünglichen primären Kiemen der Ephemeriden, Sialiden und Sisyriden homolog und „beweisen uns..., daß ein einmal verlorengegangenes Organ nicht wieder in derselben ur-

sprünglichen Weise neu gebildet wird“ (*Handlirsch*, 1910). „An dieser Stelle müssen auch die Perennibranchiata unter den Urodelen erwähnt werden, so z. B. Proteus und Siren, welche zeitlebens die Kiemen beibehalten.“ Sie sind „nicht als ursprüngliche Branchiata, sondern im Gegenteil als neotenische Formen zu betrachten, . . . in denen sich die Neotenie . . . vollzogen hat, wie sie unter ganz bestimmten Umständen bei Triton alpestris und Amblystoma eintritt“ (*Rosa*). „Die Kiemen der Perennibranchiaten sind den Kiemen der Fische nicht homolog, sondern sie sind als Neubildungen in derselben Körperregion entstanden und üben dieselbe Funktion aus.“ (*Plate*.) Auch die aquatischen Schildkröten konnten niemals die primären Kiemen ihrer einstigen fischartigen Vorfahren wieder zur Ausbildung bringen, sondern auch hier handelt es sich ausschließlich um Neuerwerbungen: „Certains *Chéloniens*, — également adaptés à la *Vie Aquatique Secondaire*, — ont gardé, de même, la *Respiration atmosphérique* de leurs *Ancêtres terrestres*, — mais l'ont complétée par une *Respiration aquatique secondaire*, — et cela de deux manières différentes: 1. Par des Villosités pharyngiennes. *Trionyx*. 2. Par des Sacs anaux, tapissés de Villosités. *Batagur*. Ainsi, — dans l'un, ni dans l'autre cas, — ils n'ont repris la *Respiration branchiale* des *Poissons* dont ils proviennent, — malgré la *Récapitulation* ontogénique des *Arcs branchiaux* de ces Poissons.“ (*Dollo*, 1922).

Dieselbe Gesetzmäßigkeit können wir auch hinsichtlich der Fortbewegungsorgane feststellen. Wir haben bei Erörterung der Anpassungstypen gesehen, daß die spindelförmigen Fische, ferner die Ichthyosaurier, Wale usw. durch eine kräftige Schwanzflosse ausgezeichnet sind, die bei diesen freischwimmenden Formen als Fortbewegungsorgan dient. Bei den Krabben wurde in Zusammenhang mit ihrer bodenbewohnenden Lebensweise der Schwanz reduziert und bauchwärts eingeschlagen. Bei sekundär nektonischen Formen dieser Gruppe konnte er nun nicht wieder zum Fortbewegungsorgan werden. Als solches dienen vielmehr Borsten (z. B. bei *Planes*) oder das blattförmig verbreiterte Endglied des hinteren Brustfußes (*Portunidae*). — Ganz dasselbe zeigt uns auch der Tiefseefisch *Cyema atrum*; bei seinen Vorfahren „ist die ursprünglich vorhanden gewesene Caudalis und ebenso die hintere Analis. . . verlorengegangen. Der Fisch ist aber zum Schnellschwimmen und Stoßrauben übergegangen und sagittiform geworden; an Stelle der verlorenen Schwanzflosse hat sich eine neue Schwanzflosse gebildet, die aus der Dorsalis und der vorderen Analis besteht und in physiologischer, also funktioneller Hinsicht durchaus der früher vorhanden gewesenen Schwanzflosse entspricht“ (*Abel*, 1912). — Bei den Seehunden wird der rückgebildete Schwanz funktionell durch die beiden Hinterflossen ersetzt, die

hier als Fortbewegungsorgan dienen. Dies wird uns nur verständlich, wenn wir bedenken, daß schon bei ihren landbewohnenden, bärenartigen Vorfahren der Schwanz verkümmert war. Darum konnte er nicht wieder zur alten Stärke aufleben, um eine Schwanzflosse zu stützen. Es ist darum ganz widersinnig und vom ethologischen Standpunkt unverständlich, wenn *Oudemans* behauptet, daß der Schwanz erst verkümmerte, als sie schon eine amphibiotische Lebensweise führten. Wenn er dabei zum Beweis auf *Megophias* hinweist, also auf eine Form, die kein Naturforscher untersucht hat und über deren Phylogenie nichts bekannt ist, so sagt das gar nichts, als höchstens, daß eine solche langgeschwänzte Form gewiß nicht monophyletisch mit den Robben auf gemeinsame landbewohnende Vorfahren zurückgeführt werden kann. Wenn *Oudemans* dann weiter behauptet, *Megophias* lehre uns, „daß es nicht unbedingt nötig ist, daß der Schwanz der *Pinnipedia*, wenn er nicht verkümmert, eine Schwanzflosse bekommt. Auch die bis über 30 m langen *Pythonomorpha* hatten keine Schwanzflosse“, so liegt hier eine offensichtliche Verwechslung der Anpassungstypen vor. Der mosasauriforme Anpassungstypus bewegt sich eben in ganz anderer Weise fort als der fusiforme, der für seine Art der Lokomotion unbedingt eine funktionelle Schwanzflosse oder einen physiologischen Ersatz einer solchen notwendig hat. — Auch bei der Fortbewegung am Lande und in der Luft ist natürlich dieselbe Gesetzmäßigkeit zu beobachten. „Bei den Fasanhähnen sind die Schwanzfedern sehr lang und dienen als Steuerapparat beim Drachenflug während des ‚Abstreichens‘. Die Funktion ist also dieselbe wie sie der lange, zweizeilig befiederte Schwanz der *Archaeopteryx* hatte, aber der Schwanz der Fasane blieb verkümmert und an seine Stelle wurde ein Ersatz durch lange Schwanzfedern geschaffen.“ (*Abel*, 1912.)

Auch im Bereich der Fortpflanzungsorgane sehen wir die Richtigkeit des Irreversibilitätsgesetzes in bezug auf rückgebildete Organe bestätigt. Die ältesten Insekten besaßen im ♀ Geschlechte eine aus paarigen Anhängen des achten und neunten Hinterleibssegmentes (*Gonapophysen*) gebildete Legeröhre, die sich auch gegenwärtig noch bei Geradflüglern und Hautflüglern findet. Im Laufe der Phylogenie verfiel dieselbe aber der Rückbildung und darum konnten später jüngere Formenkreise nicht wieder diese primäre Legeröhre zur Ausbildung bringen, sondern mußten einen funktionellen Ersatz dafür schaffen. Demgemäß ist die Legeröhre der Käfer und Zweiflügler nicht auf *Gonapophysen* zurückzuführen, sondern besteht aus den eingestülpten und vorstreckbaren letzten Hinterleibssegmenten.

Man sollte meinen, daß durch eine solche Fülle von Belegen, die sich auch noch vermehren ließe, die Gültigkeit des *Dolloschen*

Gesetzes hinreichend erwiesen wäre. Wenn von mancher Seite hieran immer noch gezweifelt wird, so liegt dies zum Teil daran, daß Gebilde, die infolge von Funktionswechsel in gewissen Teilen reduziert wurden, in anderen aber weiter fortbildungsfähig blieben, mit wirklich rückgebildeten Organen verwechselt wurden, zum Teil daran, daß man die erfahrungsgemäß sehr große Variabilität von in Rückbildung begriffenen Organen nicht hinreichend berücksichtigte. Auf dieses Faktum wurde schon oben bei Erörterung des Atavismusproblems hingewiesen. So sind z. B. auch die Flügel von Insekten, bei denen sie in Reduktion begriffen sind (z. B. *Decicus*), äußerst variabel. Da ist es nun immerhin möglich, daß einem solchen, wohl in Rückbildung begriffenen, aber noch nicht vollständig reduzierten Organ infolge dieser Variabilität noch ein gewisses Anpassungsvermögen zukommen kann. Dies ist z. B. für den *Processus coracoideus* der Fledermäuse und Faultiere der Fall (*Rosa* gegen *Plate*).

Nach all dem bisher Gesagten können wir also trotz aller gegenteiligen Einwände an der hohen Bedeutung der reduzierten Organe sowie auch des *Dolloschen* Gesetzes für die morphologische Methode festhalten und auf diesen sicheren Grundlagen den weiteren Ausbau der stammesgeschichtlichen Forschung vornehmen.

V. Die ethologische Methode.

Wir haben schon bei Besprechung der morphologischen Methode immer und immer wieder auf die Lebensweise der in Rede stehenden Formen Bezug nehmen müssen, weil nur diese uns den morphologischen Bau verständlich macht und wir andererseits aus dem letzteren auch wieder auf die Lebensverhältnisse zurückschließen können. So müssen die beiden Methoden miteinander stets Hand in Hand gehen, um zu ersprießlichen Resultaten zu führen. Oft kann uns aber die Ethologie auch direkte Aufschlüsse über die Stammesgeschichte geben, besonders in Fällen, wo die neue Lebensweise noch nicht zu einer Umprägung des morphologischen Baues geführt hat, oder wo derselbe bisher noch nicht so genau studiert ist, um die durch die Lebensweise bedingten Veränderungen feststellen zu können. In solchen Fällen wird uns das Studium der Lebensverhältnisse oft phylogenetisch wertvolle Richtlinien liefern; „denn die Lebensgewohnheiten selbst haben ebenso ihre Geschichte wie der Körperbau. Auch hier können wir wie dort Ursprüngliches und Abgeleitetes unterscheiden, auch hier finden wir zahlreiche Parallelismen und Konvergenzen, Allgemeines und höchst Spezielles. Brutpflege oder gar Staatenbildung, Kunsttriebe, Gebrauch von Werkzeugen u. dgl. gelten selbstverständlich als Zeichen höherer ökologischer Spezialisie-

rung“ (*Handlirsch*, 1921). Ich habe schon im morphologischen Teile darauf hingewiesen, daß Anpassung an ganz bestimmte Lebensbedingungen ein deutliches Zeichen höherer Spezialisierung ist. Dabei ist nun freilich zunächst im Auge zu behalten, daß der auf dem Gebiete des morphologischen Baues ausnahmslos geltenden Irreversibilität eine sehr weitgehende Reversibilität in bezug auf das ethologische Verhalten gegenübersteht, wie auch *Dollo* stets ausdrücklich betont hat. Rein ethologisch betrachtet werden wir in den allermeisten Fällen nicht feststellen können, ob die betreffende Lebensweise bei einer Form primär oder sekundär erworben ist. Dies zu entscheiden ermöglicht uns nur der morphologische Bau. Aber freilich ist auch in ethologischer Hinsicht die Reversibilität nicht unbegrenzt, da es die immer weiter gehenden Spezialisierungen des Körperbaues notwendig mit sich bringen, daß eine Form schließlich bei allzu einseitiger Spezialisierung nicht mehr imstande ist, sich neuen Verhältnissen anzupassen. Namentlich die Rückbildung der Gesamtorganisation, wie wir sie oft bei Parasiten finden, wird zumeist dazu führen, daß es sich da auch in ethologischer Hinsicht um Endglieder handelt, die einer Neuanpassung nicht mehr fähig sind. Aber eine ausnahmslos gültige Regel braucht auch dies nicht zu sein. Wir können ganz gut auch einmal Parasiten antreffen, bei denen die Anpassung des Körperbaues noch so wenig weit gediehen ist, daß sehr wohl der Weg zu Neuanpassungen an andere Lebensbedingungen noch offen bleibt. Nach diesen kurzen, allgemeinen Vorbemerkungen will ich die wesentlichsten Anpassungen in ethologischer Hinsicht durchgehen, um daran zu zeigen, was dabei im allgemeinen als relativ ursprünglich und was als höher spezialisiert zu gelten hat.

Anpassungen an den Aufenthaltsort. Wir wissen heute, daß die Urheimat des Lebens das Wasser ist und daß von hier aus mit der Zeit das Land und schließlich auch die Luft erobert wurde. Wir haben schon im vorigen Abschnitt bei Erörterung des Generationswechsels gesehen, in welcher Weise dies den Pflanzen gelungen ist: unter Benutzung des Generationswechsels durch Ausgestaltung der ungeschlechtlichen Generation. So wurde es zunächst den Pilzen möglich, sich unter Verzicht auf die autotrophe Ernährung des Festlandes zu bemächtigen. Durch Eingehen einer Symbiose (Flechten) mit ihnen gelang es auch den Algen, sich am Festland anzusiedeln; den Pilzen wurde hierdurch der Vorteil der autotrophen Ernährung wiedergegeben. Demgemäß haben wir selbstverständlich die Flechten als höher spezialisierte Formen gegenüber ihren Komponenten, den betreffenden Algen und Pilzen, anzusehen. — Daß auch die Cormophyten auf ähnlichem Wege von Algen abzuleiten sind, haben wir schon früher besprochen. *Goebel* hat einen großen, kompakten

Polster von grünen Fäden, die sich als Moosprotonemen erwiesen, aus einem wasserführenden Graben erhalten und dadurch wird es wahrscheinlich, daß die grüne, beblätterte Moospflanze ursprünglich nur als Träger der Geschlechtsorgane bei Eintritt ungünstiger, d. h. also trockener Vegetationsverhältnisse entstanden ist, also unter Bedingungen, die auch bei Algen zur geschlechtlichen Fortpflanzung anregen. Er führte aus, „daß eine zwar rein hypothetische, aber doch einigermaßen plausible Ableitung der Moose von Thallophyten sich gewinnen lasse, wenn man das Protonema als den ursprünglichen Vegetationskörper, die beblätterten Stämmchen dagegen als weiter entwickelte Träger der Sexualorgane ansieht, eine Stufe, über die sie bei Buxbaumia auch nicht hinausgelangen. Ist diese Anschauung begründet, so kann es um so weniger überraschen, wenn die Bildung der Stämmchen an ähnliche Bedingungen, wie die der Geschlechtsorgane, geknüpft ist“ (Goebel, 1896). Wie sich im Laufe der Weiterentwicklung bei den Pflanzen dann die ungeschlechtliche Generation immer mehr ausgestaltete und schließlich sogar die Geschlechtsfunktionen übernahm, haben wir schon früher gesehen.

Auch von allen möglichen Tiergruppen wurde das Land besiedelt. So sind beispielsweise die Landmollusken auf ursprüngliche Wasserbewohner, die Insekten auf Trilobiten, die Asseln auf aquatische Crustaceen, die Landwirbeltiere auf die sogenannten „Panzerfische“ (Placodermen, Arthrodiren) zurückzuführen und sogar die Fische selbst haben einige schüchterne Versuche gemacht, ans Land zu gehen (Anabas, Ophiocephalus, Dipneusten usw.). Freilich finden wir dann auch wieder in den verschiedensten dieser Gruppen neuerlich Wasserbewohner, von denen uns die Morphologie den sekundären Charakter dieser Lebensweise klarlegt. Dasselbe ist ja auch bei den Pflanzen vor sich gegangen (Lemna, Nymphaea, Nelumbo usw.). Bei den Insekten erweist sich der sekundäre Charakter dieser Wasserbewohner durch Ausbildung neuer Kiemen oder durch Beibehaltung der Luftatmung; desgleichen sind hier auch die der Fortbewegung im Wasser dienenden Organe umgewandelte Landextremitäten (Schwimmbaine der Wasserwanzen, Schwimmkäfer usw.); übrigens erweisen sich die Wasserwanzen auch schon durch ihre stark reduzierten Fühler als abgeleitete Formen. Über die sekundären Wasserbewohner unter den Wirbeltieren war schon im morphologischen Teile ausreichend die Rede. Auch hier zeigt uns durchweg die Art der Atmung deutlich den sekundären Charakter dieser Anpassung (neotenische Amphibien, Schildkröten, Ichthyosaurier, Pinguine, Cetaceen, Pinnipedier usw.).

Die ältesten Landtiere lebten wohl auf und zwischen dem abgefallenen Laub der Sumpfwälder. Speziell die ersten Insekten

dürften in erster Linie Detritusbewohner gewesen sein, wie es die Blattoiden bis heute geblieben sind. Die Gewohnheit, sich zwischen abgestorbenen Pflanzenteilen aufzuhalten, hat dann wohl auch zum Übergang zur grabenden Lebensweise geführt. Auch grabende Wirbeltiere treffen wir schon im Palaeozoikum an (*Diadectes* usw.). Speziell bei den Insekten zeigt sich, daß die grabende und die holzbohrende Lebensweise vielfach zu ganz ähnlichen Anpassungserscheinungen führt. Demgemäß sehen wir diese beiden Arten des ethologischen Verhaltens oft zwischen ganz nahe verwandten Insekten wechseln, z. B. *Gryllotalpa* — *Cylindracheta*; umgekehrt können auch bohrende Formen sekundär zur grabenden Lebensweise übergehen. Trotz der weiten Verbreitung dieses Anpassungstypus dürfen wir aber doch keineswegs annehmen, daß alle holometabolen Formen von grabenden oder bohrenden Formen abzuleiten sind (*Lameere*). — Auch das Leben in Höhlen und Grotten, zu dem sowohl Land- wie auch Wasserbewohner übergegangen sind, ist zweifellos ein Zeichen höher spezialisierter Anpassung an den Aufenthaltsort. — Ein weiterer Schritt vorwärts in der ethologischen Anpassung führt von den Detritusbewohnern zu jenen Formen, die zwischen zusammengeschlagenen trockenen Blättern auf den Bäumen und Sträuchern leben, wie dies namentlich in den Tropen bei Vertretern aller möglichen Gruppen der Fall ist. So werden zunächst Blätter, die in der Natur zufällig aneinandergelegt oder gefaltet sind, als Versteck benutzt. Vertreter dieser Biocönose haben wir beispielsweise unter den Orthopteren bei gewissen Blattoiden (besonders *Epilamprinen*), bei verschiedenen Grillen (*Eneopterinae*) und gewissen Laubheuschrecken (*Promeca*, *Pyrgocorypha*, *Cecidophaga*) vor uns. Die beiden letztgenannten Gattungen sind allerdings vom Leben an grünen, frischen Blättern sekundär auf dürre übergegangen, wie ihre grüne Färbung noch deutlich anzeigt. Als weitere ethologische Vervollkommenung wird dann schließlich das Vermögen erworben, selbst aktiv Blätter zusammenzuspinnen und sich so daraus ein künstliches Versteck herzustellen (*Gryllacris*); eine Vorstufe zu diesem Spinnvermögen sehen wir schon bei der australischen *Stenopelmatine* *Penthoplophora*, die in selbstgegrabenen, aus zusammengekitteten Sandkörnchen hergestellten Erdlöchern lebt. — Andere geeignete Verstecke finden viele Insekten in den Nestern von Warmblütern, wo man häufig Käfer, Blattoiden (z. B. *Diploptera*), *Copeognathen* usw. antrifft, die aber keine schmarotzende Lebensweise führen, sondern lediglich als Raumparasiten betrachtet werden müssen. Von hier führt aber dann allerdings der Weg der Weiterentwicklung zu echten Schmarotzern.

Anpassungen an die Klimaverhältnisse. Schon in der Gegenwart können wir zahlreiche ethologische An-

passungen an den Jahreszeitenwechsel feststellen. Hierher gehört vor allem der herbstliche Laubfall der höheren Pflanzen und der Winterschlaf vieler Wirbeltiere in der gemäßigten Zone, dem in den Tropen ein Sommerschlaf in der Trockenzeit gegenübersteht. Bei den Insekten entspricht dem die Puppenruhe der Holometabolen, die sicherlich nicht als Anpassung an grabende oder holzbohrende Lebensweise aufzufassen ist (*Lameere*), sondern zweifellos als Adaptation an den Jahreszeitenwechsel. *Handlirsch* hat darauf aufmerksam gemacht, daß wir im Palaeozoicum noch keine einzige holometabole Gruppe vertreten haben, während dieselben dann im Mesozoicum alle auftreten. *Handlirsch* schließt daraus wohl zweifellos mit Recht, daß die durch die permische Eiszeit bedingte Klimaverschlechterung zur Erwerbung der Holometabolie den Anstoß gegeben hat, indem es nun nötig wurde, die ungünstige Vegetationsperiode des Winters in einem Dauerstadium zu verbringen. *Handlirsch* hat ferner darauf hingewiesen, daß damit auch die Insektenstatistik vollständig übereinstimmt. Die Hemimetabolen sind nämlich in den Tropen viel reichlicher vertreten, als in der gemäßigten Zone, während in letzterer die Holometabolen weitaus in den Vordergrund treten. Außerdem zeigt eine eingehendere Statistik der einzelnen Gruppen, daß von den Hemimetabolen gerade die höher spezialisierten in der gemäßigten Zone besser vertreten sind, die relativ ursprünglichen dagegen gar nicht oder sehr spärlich. Bei den Holometabolen ist dies gerade umgekehrt. Hier sind gerade die primitiveren Formen ausgesprochene Bewohner der gemäßigten Gebiete, während die Tropen in erster Linie durch besonders hoch entwickelte Arten ausgezeichnet sind. Dies zeigt mit einwandfreier Deutlichkeit, daß die Hemimetabolen seit ihrer Entstehung an ein der heutigen Tropenzone entsprechendes Klima angepaßt sind, während die Holometabolen zweifellos einem gemäßigten Klima ihren Ursprung verdanken und sich erst in ihren höheren Formen sekundär auch dem heißen Klima angepaßt haben.

Im Mesozoicum hatten wir dann zweifellos sehr günstige Klimaverhältnisse, die zum Teil auch noch bis ins Tertiär anhielten. Allmählich trat aber im Tertiär schon eine Verschlechterung des Klimas ein, die sich vor allem darin geltend machte, daß die ausgedehnten Urwälder des Mesozoicums nach und nach in immer stärkerem Maße durch Savannen und Grassteppen ersetzt wurden. Demgemäß mußten auch die bisherigen Urwaldbewohner unter den Tieren entweder nach wärmeren Gegenden auswandern oder sich den neuen Verhältnissen adaptieren. Wir haben bereits im morphologischen Teile gesehen, daß dies besonders deutlich im Huftierstamme hervortritt, wo wir einerseits die Anpassung des Gebisses an die harte Grasnahrung und andererseits die Anpassung

der Fortbewegungsorgane an den schnellen Lauf in der Grassteppe schrittweise verfolgen können. Auch bei den Insekten hat zweifellos ein gleicher Anpassungsvorgang stattgefunden: auch hier müssen wir die Urwaldbewohner im allgemeinen als primitiver, die der Grassteppe als höher spezialisiert betrachten. Ich erinnere nur beispielsweise an die primitiven Gryllacriden, die typische Urwaldbewohner sind, denen die Copiphorinen als ausgesprochene Grasheuschrecken gegenüberstehen; ebenso können wir auch sonst in den einzelnen Untergruppen der Laubheuschrecken vielfach primitivere Urwaldbewohner — die dann freilich zum Teil durch weitgehende Schutzanpassung eine sehr einseitige höhere Spezialisierung erfahren haben — und höher entwickelte Grasformen unterscheiden. Besonders deutlich ist dies auch bei den Feldheuschrecken. Die Pneumoriden, die sich nur noch in den sumpfigen Urwäldern von Südafrika erhalten haben, erweisen sich auch in ihrem Flügelgeäder als recht primitiv, während fast alle anderen Subfamilien durch Anpassung an das Leben in Grasgebieten einseitige höhere Spezialisierungen erfahren haben. Freilich können Grasbewohner auch sekundär wieder in den Urwald einwandern. Dies ist meiner Ansicht nach z. B. bei der Pyrgomorphinen-Gattung *Systema* der Fall gewesen, die sich durch ihre breiten, blattförmigen Vorderflügel entschieden als Urwaldbewohner erweist, während der hochspezialisierte, langgestreckte Kopf für ein einstiges Savannenleben ihrer Vorfahren zu sprechen scheint.

Nach dem Tertiär wurde die Fauna und Flora der gemäßigten Zone vor allem durch die Eiszeit umformend beeinflusst. Die Säugetiere bekommen in den verschiedensten Gruppen einen dichten wolligen Pelz — ich erinnere nur an das Mammut und das wollhaarige Nashorn — um auf diese Weise dem Klima Trotz bieten zu können. Welche weiteren Folgen die Eiszeit für die „Egalisierung“ der borealen mit der hochalpinen Fauna und Flora nach sich zog und wie die heutige Verbreitung sehr vieler Arten der gemäßigten Zone noch ganz und gar die Folgen der Eiszeit erkennen läßt, davon war schon im biogeographischen Teile ausreichend die Rede.

Anpassungen an die Ernährungsweise. Im Pflanzenreich haben wir zweifellos die autotrophen Formen in bezug auf ihre Ernährung als die relativ ursprünglichsten zu betrachten. Von ihnen leiten sich schon unter den Thallophyten zahlreiche Formen ab, die die Fähigkeit zu dieser Ernährungsart verloren haben und Saprophyten oder Parasiten geworden sind. Das zeigt uns einerseits, daß die Pilze den Algen gegenüber in bezug auf die Ernährungsweise als die höher spezialisierten Formen angesehen werden müssen, und andererseits, daß sie nicht als eine phylogenetisch einheitliche Gruppe zu betrachten sind; denn der

Verlust der autotrophen Ernährung kann natürlich in den verschiedensten Entwicklungsreihen parallel erfolgt sein. Auch unter den höheren Pflanzen treffen wir vielfach Saprophyten und Parasiten an. Der Weg zu den letzteren führt aber keineswegs immer über die Saprophyten, sondern in sehr vielen Fällen über Epiphyten, die ursprünglich reine Raumparasiten waren und sich zunächst noch ihre volle Selbständigkeit in bezug auf die Ernährung bewahrt hatten. Von hier geht die Anpassungsreihe dann weiter über die halbparasitischen Pflanzen. „Einer der ersten Schritte in der Geschichte ihres Parasitismus dürfte der gelegentliche Bezug fremder Nahrungsstoffe aus einer Wirtspflanze gewesen sein, bei gleichzeitiger noch ausgiebiger eigener Ernährung, und zwar zu einer Zeit, wo die Vorfahren derselben noch über normale, grüne Laubblätter verfügten. Wir haben ein Stadium vor uns, das als *Hemiparasitismus* in dem Formenkreise der *Rhinanthoideae* unter den *Scrophulariaceen* noch seine rezenten Vertreter findet. Einer der nächsten Schritte in der Rückbildung der eigenen Ernährungstätigkeit dürfte die Reduktion der eigentlichen Assimilationsorgane, der Blätter, gewesen sein. Zu dieser Zeit war der Stamm noch mit Assimilationsorgan, dessen assimilierende Tätigkeit jedoch mit der allmählichen Zunahme des Parasitismus eine immer untergeordnetere Rolle spielte. . . Dieses Stadium findet unter den rezenten Parasiten annähernd in der *Lauraceen*-Gattung *Cassytha* seine Vertreter. Je mehr der Parasitismus die Oberhand bekam und die ausschlaggebende Ernährungsart wurde, desto mehr trat die eigene Assimilationstätigkeit zurück. . . Da nun der Chlorophyllapparat ebensowenig mit einem Schlage erworben als mit einem Schlage aufgegeben werden kann, so ist zu erwarten, daß sich bei Holoparasiten, bei denen der Holoparasitismus historisch noch nicht sehr weit zurückreicht, noch deutliche Spuren ihrer grünen Vergangenheit finden. Je mehr der Parasitismus die ausschließliche Ernährungsart wurde, desto farbloser und bleicher wurden die Parasiten (*Lathraea*).“ (*Porsch*, 1905.) — Ganz vereinzelt werden dann schließlich auch tierische Stoffe zur Nahrung verwendet, wie wir dies bei den insektenfressenden Pflanzen finden. Es handelt sich hier um weitgehende, einseitige Anpassungen in der Ernährung, die in ganz verschiedenen Gruppen unabhängig in verschiedener Weise durchgeführt wurden.

Die Tiere sind ausnahmslos darauf angewiesen, ihre Nährstoffe aus anderen organischen Substanzen zu beziehen. Als die ursprünglichste Stufe haben wir hier wohl jene zu betrachten, wo alle möglichen tierischen und pflanzlichen Stoffe verwertet werden: die Omnivorie. Von hier aus setzte dann die Spezialisierung nach verschiedenen Richtungen ein. Wir haben Formen, die sich von in Zersetzung begriffenen tierischen oder pflanzlichen Stoffen

ernähren, von Exkrementen usw.; vor allem beginnt aber schon frühzeitig die Scheidung in Tier- und Pflanzenfresser. Bei diesen beiden Ernährungsweisen läßt sich aber keine bestimmte phylogenetische Stufenfolge aufstellen; denn Pflanzenfresser können sekundär zu tierischer Ernährung übergehen und umgekehrt, auch können Tierfresser wieder Aasfresser werden usw. Dagegen können wir bei jeder einzelnen dieser Ernährungsarten doch einige Anhaltspunkte für die phylogenetische Beurteilung gewinnen. Polyphagie ist überall ursprünglicher als Monophagie, und namentlich die Anpassung an ganz bestimmte, besondere Ernährungsarten muß als Zeichen höherer Spezialisierung angesehen werden; „wir werden . . . eine Raupe, die einfach Laub frißt, für ursprünglicher halten als eine, die sich just auf die Waben der Honigbiene kapriziert oder auf den Wachsflaum auf dem Hinterleib der Fulgoriden“ (*Handlirsch*). Dazu kommt, daß eine spezielle Anpassung in der Ernährungsweise natürlich erst dann möglich ist, wenn das betreffende Nährobjekt bereits vorhanden ist¹⁾. Monophage Pflanzenfresser müssen als solche demgemäß jünger sein als ihre Nährpflanze, monophage Tierfresser jünger als das ihnen Nahrung bietende Tier; Käfer, die in den Exkrementen einer ganz bestimmten Tierart leben, können diese Anpassungsstufe naturgemäß erst erreicht haben, nachdem dieses Tier schon vorhanden war. Wir können demgemäß sehr oft feststellen, daß in einer Gruppe von monophagen Pflanzenfressern die relativ ursprünglicheren Formen an primitivere Pflanzen angepaßt sind (z. B. Gymnospermen), die spezialisierten auch an höherstehende Pflanzen (z. B. Monocotyledonen). Die Raupen vieler Mikrolepidopteren leben nur von Flechten, Moosen u. dgl., die vieler Tagfalter von Gräsern. So spricht beispielsweise auch das ausschließliche Vorkommen der Chirothripinen (Chirothrips, Limothrips) an Gräsern für ihren abgeleiteten Charakter, was gut mit ihren morphologischen Spezialisierungen (Flügellosigkeit der Männchen, aberranter Fühlerbau usw.) zusammenstimmt. Andererseits zeigt das Vorkommen der Pygothripiden an Casuarina, daß wir es hier mit relativ ursprünglichen Formen zu tun haben, was auch wieder vollständig dem morphologischen Bau entspricht. — Die primitivsten Dipteren (Mycetophilidae) leben in Pilzen!

Interessant ist auch der Wechsel zwischen Tier- und Pflanzennahrung im Laufe der Phylogenie. Wir haben einen Fall davon schon in Thylacoleo kennengelernt, der zweifellos ein Fleischfresser war, aber von pflanzenfressenden Vorfahren stammte. Etwas Ähnliches haben wir auch in den Stechmücken vor uns.

¹⁾ Für die gallenbildenden Insekten und die gallenhervorbringenden Pflanzen wurde dieser Gedanke näher ausgeführt und ins einzelne verfolgt in: *Karny 1925*.

Ihre Ahnen lebten zweifellos von Pflanzensäften und die Männchen aller Arten haben diese Lebensweise noch immer beibehalten. Von der Pflanzennahrung gingen die Stechmücken dann, wie *Göldi* gezeigt hat, zum Schweißsaugen über und erst über diese Stufe kamen dann die Weibchen der meisten Arten zum Blutsaugen. Umgekehrt war es bei den Thysanopteren: ihre Vorfahren, die Zorapteren, ernähren sich von Milben und auch die relativ ursprünglichsten Thysanopteren leben heute noch von Milben (*Scolothrips*) und Mikroinsekten (*Aeolothripidae*). Erst die höheren Formen gingen dann zur Aufnahme von Pflanzensäften über.

Als spezialisiert haben wir auch jene Fälle zu betrachten, wo Jugendformen und erwachsene Tiere eine verschiedene Ernährungsart haben (z. B. Frösche). Besonders schön läßt sich derartige auch bei der Brutpflege der Hymenopteren verfolgen. Die primitiveren Aculeaten waren offenbar Insektenfresser und versorgten auch ihre Larven mit ähnlichem Futter. Hierbei ist es oft noch nicht zur Ausbildung einer Monophagie gekommen so z. B. bei der Raubwespengattung *Monedula*. „Diese Art legt, gleich den Faltenwespen, ihr Ei in die leere Zelle und versieht dann die Larve ohne Wahl mit verschiedenen Ordnungen angehörigen Insekten aller Art.“ Die Imagines selbst gehen aber weiterhin zu pflanzlicher Nahrung über und schließlich werden dann auch die Larven damit versorgt, so daß es dann in diesem Falle zu einer sekundären Übereinstimmung zwischen Larven- und Imaginalernährung kommt, die dann natürlich als höhere Spezialisierung gegenüber der vorausgegangenen Verschiedenheit zu betrachten ist. „Schon bei den Raubwespen kann man beobachten, daß sie als Imagines, wenn sie nicht mit dem Bau und der Verproviantierung ihres Nestes beschäftigt sind, ein sehr lebhaftes Verlangen nach süßen Flüssigkeiten zeigen und gern den Nektar der Blüten saugen. Obwohl sie ihre Larven mit animalischer Kost aufziehen, bildet diese doch nur in Ausnahmefällen ihre eigene Nahrung. Dies ist auch mit den Faltenwespen der Fall, welche als Imagines zum größten Teil von Blütennektar u. dgl. leben, und von denen ein Teil, sowohl der solitären als der sozialen Arten, die Vorliebe für süße Flüssigkeiten so weit getrieben hat, daß sie, gleich den Bienen, selbst ihre Nester mit Nektar statt mit animalischer Nahrung versehen.“ (*Reuter*.) Besonders komplizierte Instinkte sind bei Hymenopteren oft zur Ausbildung gelangt, um das für die Larven eingesammelte Futter frisch zu erhalten. Die eingesammelten Insekten werden durch einen Stich gelähmt, aber nicht getötet und können so oft noch mehrere Monate am Leben bleiben. Es ist schon wiederholt darauf hingewiesen worden, daß zwischen derartigen Raubinsekten und Insektenparasiten keine scharfe Grenze besteht, sondern daß sie durch vermittelnde Übergangs-

formen miteinander verbunden sind. „Dies ist z. B. mit den sogenannten Schmarotzerfliegen und Schmarotzerwespen der Fall. Streng genommen sind diese, wenngleich sie der Sprachgebrauch als Schmarotzer bezeichnet, Raubinsekten, nur daß der Raub hier von den Larven allein verzehrt wird und dieses langsam und allmählich geschieht. Wenn man das Verhältnis, in welchem sie zu ihren Opfern stehen, als Schmarotzertum bezeichnen wollte, so müßten folgerichtig auch die sogenannten Raubwespen und die solitären Wespen Schmarotzer genannt werden. Der einzige Unterschied liegt nämlich darin, daß diese Gruppen ihre Opfer einen . . Lähmungsprozeß durchmachen lassen, der sie in den meisten Fällen der Fähigkeit beraubt, weitere Nahrung aufzunehmen, während die von Schlupfwespen heimgesuchten Insektenlarven anfangs ganz unberührt erscheinen und sogar einen Teil der gewöhnlichen Umwandlung durchmachen können.“ (*Reuter.*)

Überhaupt ist der Parasitismus eine Spezialisationsstufe, die auf den verschiedensten Wegen erreicht werden kann. Harmlose Raumparasiten können im Laufe der Phylogenie zu Schmarotzern werden, z. B. die Bewohner von Vogel- und Säugetiernestern. In solchen treffen wir oft Copeognathen an und von diesen sind die Mallophagen abzuleiten, die schon echte Parasiten sind, wenn sie sich auch zunächst nur von Epidermoidalgebilden (Hautschuppen, Flaum usw.) ernähren; hier geht aber der Weg weiter zu echten Blutsaugern, den Pediculiden und als vermittelnde ethologische Zwischenstufe haben wir dann jene Mallophagen zu betrachten, von denen nachgewiesen worden ist, daß sie gelegentlich auch Blut saugen. Auf demselben Wege leitet *Martini* auch die Flöhe von parasitisch gewordenen Staphyliniden ab: „Die Möglichkeit, sich vorzustellen, daß Staphyliniden zum Blutsaugen und stationären Ektoparasitismus übergehen könnten, liegt auf der Hand. Einmal haben Tiere, deren Larven in allem möglichen Detritus, wie Baummoder, aber auch im Kote leben, die beste Möglichkeit, in der Nähe eines Wirtes aufzuwachsen. Was die Flöhe als Ektoparasiten vor manchen anderen auszeichnet, ist, daß sie bis auf wenige, offenbar neue Formen typische Nestparasiten sind, deren Brut im Lager oder Nest des Wirtes . . lebt und daß sie daher im allgemeinen Tieren nicht zukommen, die kein Heim haben. Diese Eigentümlichkeiten lassen sich gerade aus der koprophagen Lebensweise vieler Staphylinidenlarven wohl erklären. Dann haben wir auch Beispiele von Parasitieren bei den Staphyliniden selbst im Felle von Säugetieren, der beste Beweis, daß bei ihnen ein Übergang zum Schmarotzertum leicht möglich ist. Auch dürften die schmarotzenden Familien der *Platypsyllidae* und *Leptinidae* sich aus demselben Verwandtschaftskreis entwickelt haben.“ *Martini* hat dann weiter

gezeigt, daß alle abweichenden Merkmale der Flöhe sich durch ihre Lebensweise erklären lassen (über Fühlerbau und Caput fractum war schon im morphologischen Teil die Rede) und daß wir ihren Bau bei Ableitung von Dipteren überhaupt nicht verstehen könnten. „Außerdem besteht ein großer Unterschied zwischen den Mundwerkzeugen im langen Hypopharynx der Stechmücken, der den Flöhen fehlt. Auch alle anderen stechenden Dipteren besitzen denselben. Daß die Flöhe ihn verloren haben und zu dem viel schlechteren Verfahren der Speichelleitung zwischen den Mandibeln übergegangen sein sollten, kann schlechterdings als ausgeschlossen gelten. Auch der Darm macht einige Schwierigkeit. Der Saugmagen müßte den Flöhen verlorengegangen sein, obgleich die blutsaugenden Dipteren ihn sich bewahren; und eine Einrichtung, welche diese nie entwickelt haben, offenbar weil bei der Blutaufnahme überflüssig, ein Kaumagen, ist bei den Flöhen vorhanden. Er kann daher wohl nicht als Neuerwerbung bei einem blutsaugenden Dipter, sondern bloß als Rest der Organisation ganz abweichend sich ernährenden Vorfahren gedeutet werden.“ „Bei vielen Käfern. kommt eine sogenannte extraintestinale Verdauung vor, bei der der Magensaft dem Beutetier eingespritzt und es vor den Mundwerkzeugen des Angreifers größtenteils verflüssigt wird. Diese, bei niederen Käfern häufige Einrichtung, ist ermöglicht durch die Einrichtungen am hinteren Teile des Vorderdarmes, welche die größeren Nahrungsteile im Magen zurückhalten. Es liegt also nahe, daß die Flöhe die alte Gewohnheit der Käfer beibehielten, Magensaft beim Stechen in die Wunde zu entleeren. Daß dann bei der Kleinheit der Blutkörperchen ein außerordentlich enger Filterapparat notwendig war, wie er auch tatsächlich geschaffen ist, wird verständlich. Ist auch die Frage, wie der Pestbacillus in die Wunde kommt, an sich eine solche der tatsächlichen Beobachtung, so befriedigt es doch, einen phylogenetischen Zusammenhang zu sehen, der den ganz verschiedenen Infektionsmöglichkeiten durch einen Floh und einen Zweiflügler zugrunde liegen kann.“ (*Martini.*)

In anderen Fällen können die Parasiten von räuberischen Tieren herzuleiten sein, wie uns die blutsaugenden Wanzen (z. B. Bettwanze) zeigen, die zweifellos von Raubwanzen abstammen. Auch fliegende Blutsauger können zu Parasiten werden, die schließlich ihre Flügel verlieren und dauernd am Wirtstier verbleiben; Melophagus unter den Pupiparen ist ein Beispiel hierfür; ebenso die Nycteribiiden, die wohl von streblidenähnlichen Vorfahren herzuleiten sind. Was früher über die Ernährungsweise im allgemeinen gesagt wurde, gilt natürlich speziell auch für die Parasiten: sie müssen als solche zweifellos phylogenetisch jünger sein als ihre Wirtstiere.

Vielfach können wir bei Schmarotzern auch den Übergang vom Ektoparasitismus zum Entoparasitismus im Laufe der Phylogenie feststellen. Dies gilt vor allem von den Strepsipteren, die zweifellos auf meloidenähnliche Vorfahren zurückgehen. Ähnlich haben wir wohl auch die Phylogenie der aberranten entoparasitischen Phoridengattung *Ascodipteron* zu beurteilen. Das gleiche zeigt uns auch der Übergang bei der sogenannten Fliegenkrankheit (*Myiasis*) von der *Myiasis externa* in *Myiasis interna* (*Oestriden*, *Lucilia* usw.).

Haben wir bisher nur die Anpassungen an die eigene Ernährungsweise in Betracht gezogen, so müssen wir doch wohl auch noch der Adaption an die Ernährung der anderen gedenken, d. h. jener Anpassungen, die dem Schutz gegen das Gefressenwerden dienen. Hierher zählen wohl zunächst schon alle Arten von Schutzanpassung. Ferner fasse ich in diesem Sinne nach wie vor die Rhabdiden, Brennhaare, ätzende und giftige Stoffe bei Pflanzen, Stinkdrüsen, Brennhaare und ätzende Sekrete bei Tieren auf. Wenn auch in neuerer Zeit mehrfach die Meinung vertreten wurde, daß diese Schutzmittel keineswegs gegen die eigentlichen Feinde einen Schutz gewähren können, und wenn dies sogar durch Experimente einwandfrei bewiesen wurde (*Heikertinger*), so ist meiner Überzeugung nach damit doch noch nicht erwiesen, daß diese Einrichtungen nicht ursprünglich im Dienste der Schutzanpassung entstanden sind. Nachträglich können sich freilich auch die Feinde wiederum an diese Schutzwaffen angepaßt haben, so daß sie sich durch sie gegenwärtig nicht mehr abschrecken lassen. Ja, manche Insektenfresser gehen da sogar in der Spezialisierung so weit, daß sie z. B. nur Raupen mit Brennhaaren verzehren oder übelriechende Wanzen jeder anderen Nahrung vorziehen. Hier handelt es sich meines Erachtens eben um sekundäre Anpassungen der räuberischen Tiere an die vorher im Dienste der Schutzanpassung entstandenen Einrichtungen.

Anpassungen an das Staatenleben. Ich habe schon im morphologischen Teile kurz darauf hingewiesen, daß das soziale Leben immer ein Zeichen höherer Spezialisierung gegenüber dem einzelnen oder paarweisen Leben darstellt. Eine besonders hohe Stufe hat diese Spezialisierung dort erreicht, wo es zu einer Gliederung in Kasten gekommen ist, von denen manche überhaupt nicht mehr fortpflanzungsfähig sind (Krieger, Arbeiter). Die höchste Ausbildung hat das Staatenleben bei den Termiten und Ameisen erreicht. An das Leben in solchen Staaten haben sich dann aber wieder andere Tierformen angepaßt, die also demgemäß phylogenetisch zweifellos jünger sein müssen, als jene Staaten selbst. In vielen Fällen handelt es sich hier sicher nur um reinen Raumparasitismus. Da aber Termiten sowohl wie Ameisen im

allgemeinen fremde Lebewesen in ihren Staaten nicht dulden, so mußten ihre Gäste durch verschiedene Mittel diese Duldung durchsetzen. Da haben wir zunächst den sogenannten *Trutztypus* (Fig. 42). Wir zählen hierher Formen mit flachem, schildförmigen

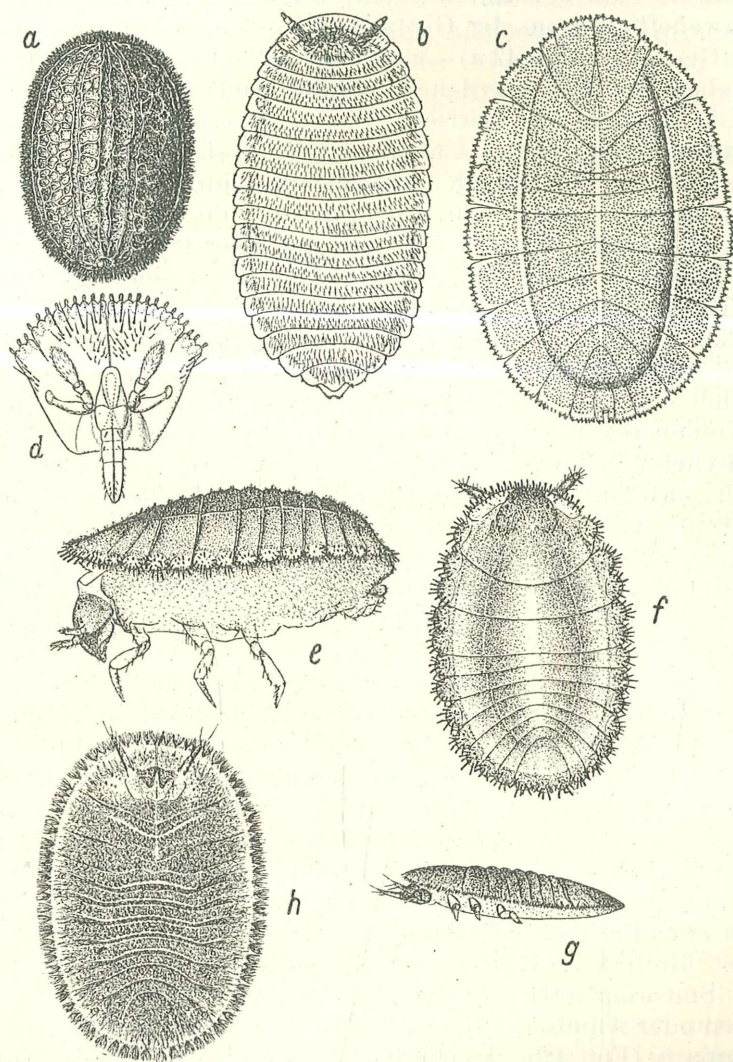


Fig. 42. Zur Phylogenie des „Trutztypus“.

a = Myrmekophile Larve von *Microdon*; *b* = Termitophiler Tausendfüßler (*Termitodesmus*); *c* = Termitophile Wanze (*Termitaphis*); *d* = Kopf derselben, mit den Mundteilen; *e*, *f* = Käferlarve aus Südsumatra; *e* = von der Seite; *f* = von oben; *g*, *h* = Pflanzenlaus aus Buitenzorg; *g* = von der Seite; *h* = von oben.

(*a*, *b* nach *Escherich*; *c*, *d* nach *Silvestri*; die übrigen Original).

Körper, dessen Hautpanzer die Extremitäten überdeckt und die Tiere so für Ameisen und Termiten unangreifbar macht. Diesen Typus finden wir in den verschiedensten Gruppen. Dazu kommt oft noch, daß die Tiere infolge ihrer Körperform vielfach vielleicht gar nicht als Tiere erkannt werden. So „die eigentümlichen Larven der Schwebefliegen aus der Gattung *Microdon*, die ihrer schneckenartigen Gestalt“ (Fig. 42 a) „wegen schon mehrfach als Schnecken beschrieben wurden, werden zweifellos von den Ameisen übersehen, d. h. nicht als tierische Wesen erkannt. Die Larve sitzt mit flacher Sohle auf der Unterlage auf, so daß nur der gewölbte Rücken in den Tastbereich der Ameisen kommt, dieser ist aber derart skulpiert, daß er den Ameisen wohl als ein Häufchen Erde oder ein Stückchen Rinde erscheinen mag, oder jedenfalls nicht ihre Aufmerksamkeit erregt“ (*Escherich*). Ähnlich ist auch der Tausendfüßler Termitodesmus (Fig. 42 b) durch seinen Panzer gut gegen feindliche Angriffe geschützt. Bei diesen genannten Formen wird uns die merkwürdige Körpergestalt nicht besonders viel Kopferbrechen machen, da sie sich in ganz ähnlicher Weise auch bei ihren freilebenden Verwandten findet. Merkwürdiger ist freilich eine Rhynchotenform (Fig. 42 c), die einen so aberranten Typus darstellt, daß sie zuerst als Pflanzenlaus beschrieben worden war, bis *Silvestri* zeigte, daß sie zu den Wanzen gehört, wie aus dem Bau ihrer Fühler und Mundteile (Fig. 42 d) zweifelsfrei erwiesen werden kann. Hier fragt man sich schon, wie eine so merkwürdige Gestalt, die doch eine deutliche Anpassung an das Leben im Termitenstaat zu sein scheint, zustande gekommen sein kann. Die naheliegendste Annahme wäre wohl die, daß die bereits in den Staat eingedrungenen Insekten diese Trutzform in Anpassung an ihre neue Lebensweise erst hier erworben haben. Aber die Überlegung, daß dann vermutlich alle Eindringlinge, noch bevor sie den Trutztypus erreicht, schon von ihren Wirten vernichtet worden wären, macht diesen Erklärungsversuch recht unwahrscheinlich. Wenn wir uns nun unter den Insekten nach einem ähnlichen Anpassungstypus bei anderer Lebensweise umsehen, so möchte ich hier zwei Beispiele anführen, die den besprochenen Trutztypen frappant ähnlich sind. Das eine ist eine Käferlarve (Fig. 42 e, f), die ich in Südsumatra unter morscher Rinde (jedoch nicht bei Termiten oder Ameisen) erbeutet habe. Der zweite Fall betrifft eine Pflanzenlaus (Fig. 42 g, h), die der Bodenfauna angehört und von *Dr. Dammerman* bei Buitenzorg mit Hilfe der Siebemethode entdeckt wurde. Bei letzterer handelt es sich also offenbar um eine grabende, bei ersterer um eine holzbohrende Form. Nun habe ich schon früher darauf hingewiesen, daß die Anpassungen an die grabende und an die holzbohrende Lebensweise bei Insekten zu ganz ähnlichen Umformungen führen. Bei den Wirbeltieren haben

wir wiederholt gesehen, daß die Entstehung eines ähnlich gestalteten Panzers oft auf grabende Lebensweise zurückzuführen ist (Schildkröten, Gürteltiere). Es liegt also meines Erachtens nahe, auch bei Insekten in diesem eine Anpassung an die grabende bzw. holzbohrende Lebensweise zu sehen, und es ist andererseits leicht verständlich, daß gerade grabende oder holzbohrende Formen leicht Gelegenheit haben, zu Termiten- oder Ameisengästen zu werden. Vielleicht wirft diese Überlegung einiges Licht auf die Entstehung des sogenannten Trutztypus der Gäste — soweit es sich dabei nicht um eine für die ganze betreffende Gruppe normale Körperform handelt (Asseln, gewisse Myriopoden usw.).

Eine sehr interessante Form des Gastverhältnisses hat *Kemner* jüngst aus Java beschrieben und als *Hyphaenosymphilie* bezeichnet. Hier handelt es sich um Ameisengäste, die ihren Wirten beim Spinnen der Nester behilflich sind und ihnen sonst nichts anderes leisten. *Kemner* leitet diesen Anpassungstypus der Gäste wohl mit Recht von einer Art Trutztypus ab: „Als wohlgeschützte Sackträger sind sie wahrscheinlich in die Nester eingedrungen, um später, als ihr Spinnvermögen sich vorteilhaft zeigte, den Sack abzulegen und ganz frei unter den Ameisen zu leben. Vielleicht spiegeln die beiden *Wurthia*-Arten noch den Verlauf dieser Entwicklung ab, und repräsentiert die hier beschriebene Form des Zusammenlebens bei *Wurthia Aurivillii* *Kemner* eine Weiterentwicklung der Lebensform der *Wurthia myrmecophila* *Roepke*.“ (*Kemner*, 1923.)

Eine andere Form der Anpassung zeigen uns jene Gäste, die ihren Wirten (vielleicht nur zufällig?) ähnlich sind und von ihnen daher übersehen bzw. für ihresgleichen gehalten werden (Mimikrytypus, Fig. 43 a). Wieder andere werden von den Wirten geduldet, weil sie ihnen aus eigens hierzu bestimmten Drüsenorganen Genußmittel liefern, durch die die Wirte so sehr für sie eingenommen werden, daß sie sogar die Vertilgung ihrer Brut durch solche mit Exkretionsorganen ausgestattete Gäste zulassen. — Vielfach besitzen Gäste einen enorm aufgequollenen Hinterleib (Physogastrie, Fig. 43 b), der jedenfalls nur als eine direkte Folgeerscheinung der außerordentlich günstigen Lebensverhältnisse im Termiten- oder Ameisenstaat anzusehen ist. Besonders interessant sind jene Fälle, wo ein Typus sich im Laufe der individuellen Entwicklung in den anderen verwandelt. Fig. 43 zeigt ein solches, von *Silvestri* beschriebenes Beispiel: die Larve von *Termitopocinus* gehört dem Mimikrytypus an (Larva euterminalis), während die Imago durch ihre enorme Physogastrie auffällt.

Selbstverständlich muß auch hier wieder die Regel gelten, daß so weitgehend angepaßte Gäste, die außerhalb der Staaten

überhaupt nicht mehr lebensfähig sind und nur bei ganz bestimmten Wirten vorkommen, phylogenetisch jünger sein müssen als diese Wirte. Dabei ist aber immerhin zu bedenken, daß ein Wirtswechsel im Laufe der Stammesgeschichte wohl oft ohne große Schwierigkeiten vor sich gehen mag und vielleicht nicht einmal im morphologischen Bau zum Ausdruck kommen muß. *Wasmann* hat ja (1913) gezeigt, daß sich sogar Ameisengäste in Termitengäste umwandeln können.

Ganz besondere Beachtung verdienen vom deszendenz-theoretischen Standpunkte schließlich auch noch die gegenseitigen Anpassungen zwischen Pflanzen und staatenbildenden Insekten.

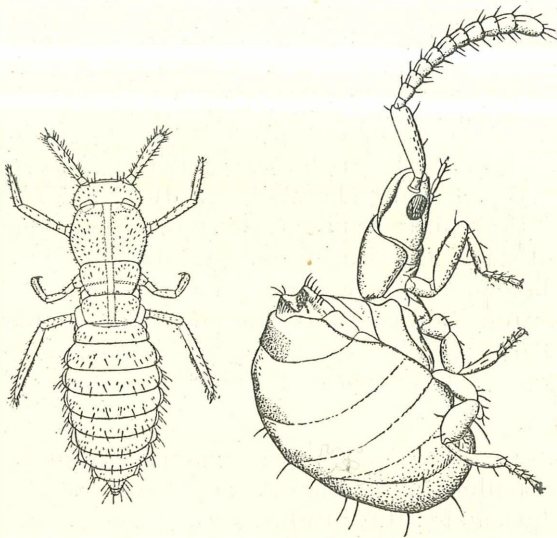


Fig. 43. Termitengäste (*Termitoptocinus australiensis*).

a = Larve von oben (*Mimikrytypus*); *b* = Imago von der Seite (*Physogastrie*).
(Nach *Silvestri*.)

Hier liegt, trotz allem, was wir bisher darüber schon wissen, noch ein reiches Feld für phylogenetische Forschungen der Zukunft offen, besonders in den Tropenländern. Natürlich muß auch die Anpassung der Pflanzen an Termiten oder Ameisen stets als hohe, einseitige Spezialisierung betrachtet werden.

Anpassungen im Dienste der Fortpflanzung. Ich habe schon im morphologischen Teile (bei den „Zeichen höherer Spezialisierung“) darauf hingewiesen, wie die landbewohnenden Lebewesen vor das Problem gestellt waren, sich in der Fortpflanzung von der Anwesenheit flüssigen Wassers unabhängig zu machen, und wie sie dieses gelöst haben: bei den Tieren durch die innere Begattung, bei den Pflanzen durch Verwertung des Generationswechsels (s. d.) unter völliger Zurückdrängung der sexuellen

Generation. Durch die innere Begattung ist die Fortpflanzung nicht nur ermöglicht, sondern auch gesichert. Durch die bisher besprochenen Anpassungen der Landpflanzen ist die Fortpflanzung ebenfalls ermöglicht; welche weiteren Adaptationen zu ihrer Sicherung nötig waren, soll nun hier noch kurz erörtert werden.

Die ursprünglichsten Landpflanzen waren zweifellos windblütig. Dies bedeutet nur eine geringe Sicherung der Pollenübertragung und erfordert hierzu eine bedeutende Überproduktion an Pollen, weil derselbe durch den Wind natürlich wahllos verstreut wird und nur ein geringer Teil davon gerade auf eine weibliche Anlage gelangt. Wir haben hier also eine sehr starke Materialverschwendung vor uns. Sobald aber nun Insekten die Blüten besuchten, wurde durch sie die Übertragung bedeutend mehr gesichert; es konnte also dafür der Überschuß an Pollen den Insekten als Nahrung abgegeben werden. Es kann kein Zweifel darüber sein, daß die ersten blütenbesuchenden Insekten Pollenfresser waren: noch heute sind beispielsweise unter den Schmetterlingen die relativ ursprünglichsten Formen (Mikropterygiden, Eriocephallen usw.) ausgesprochene Pollenfresser. Sobald nun die Insektenbestäubung gesichert war, konnte die Pflanze eine große Menge Pollen ersparen, wenn sie nur dafür den Besuchern ein anderes Nahrungsmittel bot. So kam es unter gegenseitiger Anpassung bei den Pflanzen zur Nektarausscheidung, bei den Insekten zur Ausbildung saugender Mundwerkzeuge. Dies bedeutet also in beiden Fällen eine höhere Spezialisierung gegenüber dem früheren Stadium. Den Höhepunkt dieser Anpassungsreihe erreichen dann jene Formen, wo bestimmte Pflanzen nur durch ganz bestimmte Insekten bestäubt werden und Blütenform und Rüsselbau so sehr aneinander angepaßt sind, daß andere Bestäuber gar nicht mehr in Frage kommen können. Dies sind Fälle ganz weitgehender, einseitiger Spezialisierung und stellen somit Endpunkte der Entwicklung dar (ideale Anpassungstypen).

Freilich braucht die Windbestäubung durchaus nicht immer primär zu sein. Vielmehr kennen wir eine Anzahl von Fällen, wo sie bestimmt sekundär aus der Entomophilie hervorgegangen ist (z. B. Gramineen) und *Porsch* hat gezeigt, daß wir sogar für einige Gymnospermen Ähnliches annehmen müssen. Dagegen dürfte es aber wohl nicht allgemeine Anerkennung finden, wenn *Werth* nun schon jede Anemophilie bei Angiospermen als sekundär betrachten und von einer ursprünglichen Entomophilie ableiten will.

Einen ganz besonderen Spezialfall von Entomophilie stellt uns die Bestäubung von *Ficus* (s. l.) dar. Hier sind die Blüten in das Innere einer krugförmigen Scheinfrucht verlagert und werden

durch winzige Hymenopteren (Agaoninae) bestäubt, die ihre ganze Entwicklung im Innern der Scheinfrucht in Blütengallen durchmachen. Außerdem finden wir in den Scheinfrüchten noch andere Hymenopteren, die Idarninen (Philotrypesis, Sycoryctes usw.), die als Parasiten der Agaoninen auftreten und für die Bestäubung keine Bedeutung haben. Es fragt sich nun für den Phylogenetiker: Was ist hier in diesem komplizierten ethologischen Wechselverhältnisse das Ursprünglichere, was das Abgeleitete? Darüber kann natürlich kein Zweifel sein, daß die Idarninen jünger sein müssen als die Agaoninen, in denen sie parasitieren. Wie steht es aber jetzt mit *Ficus* und den Agaoninen? Letztere kommen nur in *Ficus*früchten vor und die Feige ist wieder in ihrer Bestäubung vollständig auf die Agaoninen angewiesen. Beides ist zweifellos eine hohe, einseitige Spezialisierung; wo ist aber der Anfangspunkt dieses Kreises? Meiner Ansicht nach können wir einen Ausweg finden, wenn wir annehmen, daß die Vorfahren der Agaoninen schon an primitiveren Artocarpoideen, z. B. solchen mit flachen Blütenständen, Blütengallen bildeten und sich in diesen entwickelten. Wir hätten also hier weiter nichts als Gallenbildner vor uns, wie wir sie ja auch in zahlreichen anderen Insektengruppen antreffen, die für die Bestäubung noch von keiner Bedeutung waren. Vielleicht wird diese Deduktion in Zukunft noch durch die Entdeckung agaoninenähnlicher, aber primitiverer Formen in Blütengallen solcher Artocarpoideen bestätigt. Erst solche Gallenbildner konnte sich dann die Pflanze als Bestäuber zunutze machen und in diesem Zeitpunkte konnte erst die Krugform des Blütenstandes von *Ficus* entstehen. Denn diese Form setzt die Anwesenheit von gallenbildenden Bestäubern bereits als unerlässlich voraus. Nunmehr konnten sich endlich die Agaoninen wieder den neuen Verhältnissen weiter anpassen und so ihre heutige Stufe erreichen.

Die höchste Anpassungsstufe stellt die Vogelbestäubung dar. Daß diese im allgemeinen jünger ist, als die Insektenbestäubung, geht schon daraus mit Sicherheit hervor, daß wir schon zu einer Zeit blütenbesuchende Insekten (z. B. Schmetterlinge) feststellen können, in der die Vögel noch in den allerersten Anfängen ihrer Entwicklung standen. — Die Vogelblumen zeigen — entsprechend der physiologischen Konstitution ihrer Bestäuber — gewisse konvergent übereinstimmende Charaktere, z. B. rote Farbe, Geruchlosigkeit, dünnflüssigen Nektar usw. Das größere Körpergewicht des Vogels gegenüber dem der Insekten bringt es mit sich, daß die von ihm mechanisch in Anspruch genommenen Teile fester gebaut sein müssen; die Dünnflüssigkeit des Nektars wiederum führt zu gewissen Einrichtungen, die ihn durch Capillarität im Nektarbehälter halten und sein rasches Überfließen verhindern. Diese konvergenten Anpassungen finden sich nicht nur an ornithophilen

Einzelblüten, sondern auch bei ganzen Blütenständen. *Porsch* sagt hierüber (1923): „Die am Grund des Nektarbeckers als Drüsenepithel funktionierende Innenoberhaut wird am Saume desselben zu einem wirksamen Capillarapparat. Durch ihn wird der am Grund ausgeschiedene Nektar rasch von der Stätte der Ausscheidung fortgeleitet und dadurch eine fortgesetzte Ausscheidung begünstigt. Überdies erschwert er das Überfließen des Nektars über den Saum. Dieselbe Einrichtung, die ich bei dikotylen und monokotylen Vertretern verschiedenster Verwandtschaftskreise im Bereich der Blüte nachweisen konnte, kehrt hier bei gleichsinniger Verwendung an einem außerhalb der Einzelblüte an Hochblättern gelegenen Nektarium wieder. Auch die starke Verdickung und Cutinisierung der beim Bestäubungsakt durch den Vogel mechanisch beanspruchten Oberhautaußenwände findet sich hier. Verfolgen wir den Bau der Oberhaut weiter über den Saum hinaus an der Außenwand des Nektariums herunter bis zum Grunde desselben, so verliert sie wieder in demselben Maße, als sie sich vom Saum entfernt, ihre charakteristischen Merkmale als Kapillarapparat. Die Kuticularverdickungen werden schwächer, fehlen schließlich vollkommen, die Außenwände werden flach.“ (*Porsch*, 1923.)

Besonders interessant sind vom phylogenetischen Standpunkte jene Fälle, wo wir bei naheverwandten Arten einerseits Entomophilie, andererseits Ornithophilie feststellen und so die Entstehung der letzteren gewissermaßen stufenweise verfolgen können. Eine solche Stufenreihe hat jüngst *Porsch* bei neotropischen Euphorbien dargelegt. Bei *Euphorbia geniculata* sind die den Cyathienstand umgebenden Hochblätter groß, aber den übrigen Laubblättern gleich gefärbt. Die drei Nektardrüsen zeigen gelegentlich eine Verschmelzung zu einer einzigen und die Nektarausscheidung ist jedenfalls sehr bedeutend. Der den Becher füllende Nektar dürfte häufig als Tropfen über den Saum hinausragen. „Eine solche sichtbare Art der Honigausscheidung kommt der bekannten Gewohnheit vieler Baumvögel entgegen, das Wasser in Tropfenform von Blättern abzutrinken. Damit wäre allein schon ohne Farbaufwand eine gewisse Anlockung für Blumenvögel gegeben.“ Einen weiteren Schritt vorwärts bedeutet der Bau von *Euphorbia dentata*. Hier ist durch die starke Häufung der schwarz gefleckten Blätter um die an den Enden der Zweige stehenden Cyathienstände der erste Schritt zur Entwicklung eines Schauapparates getan. Bei *Euphorbia pulcherrima* endlich hat diese seinen Höhepunkt in dem brennenden Rot der mächtigen Hochblätter erreicht und auch die Fülle der Nektarausscheidung entspricht ganz und gar dem Anpassungstypus der Vogelblumen. Nach *Porsch*

ist *Euphorbia pulcherrima* wohl als der Endzustand einer Anpassungsreihe aufzufassen, von der die beiden früher genannten Arten heute noch als Entwicklungsstufen Zeugnis geben. „Die drei Hauptstufen auf dem Wege zur Vogelblume wären: 1. Steigerung der Nektarausscheidung, bewirkt durch den beim Abtrinken seitens des honiglüsternen Vogels ausgeübten Reiz; 2. Rückbildung bzw. teilweise Verschmelzung der übrigen Nektarien Hand in Hand mit der mächtigen Förderung eines einzigen als ernährungsphysiologische Korrelation; 3. Farbstoffablagerung in den Hochblättern infolge Assimilatenanhäufung.“

Ich sollte wohl die Besprechung der ethologischen Methode füglich nicht schließen, ohne auch über Instinkte und Geistesentwicklung einiges zu sagen. Einige Andeutungen darüber habe ich ja allerdings schon im vorstehenden gelegentlich beigebracht. Was im allgemeinen bei Instinkten als höhere Spezialisierung und was als primitiver angesehen werden muß, ist wohl nach allem bisher Gesagten recht klar. Eine eingehendere Besprechung im einzelnen würde aber hier viel zu weit führen und den vorgesetzten Rahmen bei weitem überschreiten, um so mehr, da es sich hier hauptsächlich um Speziesphylogenie handeln müßte und sogar Instinktvariationen bei spezifisch gleichen Formen, bei ethologischen Rassen usw. zur Sprache kommen müßten. Eine derartige Ausarbeitung ins Detail muß daher von jedem Forscher im Einzelfalle Schritt für Schritt durchgeführt werden. Wertvolle Anhaltspunkte über vieles, was davon bisher schon bekannt ist, findet man übrigens bei *Reuter*.

VI. Die teratologische Methode.

Die Morphologie beschäftigt sich mit den normalen Gestaltungen im Tier- und Pflanzenreich, d. h. mit den innerhalb der gewöhnlichen Variationsbreite einer Spezies liegenden Bildungen, und hat uns auf diese Weise schon wertvolle Einblicke in die phylogenetische Entwicklung geliefert, wovon ja im vierten Teile ausführlich die Rede war. Nun treffen wir aber außerdem bei den verschiedensten Organismen ausnahmsweise auch noch auf Bildungen, die ganz und gar außerhalb der normalen Entwicklung der betreffenden Spezies liegen. Die ältere Naturwissenschaft betrachtete diese teratologischen Bildungen oder Monstrositäten fast mit einer gewissen abergläubischen Scheu und hielt sie für unerklärliche Phänomene, für einen „*Lusus naturae*“. Erst nach Anerkennung des Deszendenzgedankens konnte sich die Überzeugung Bahn brechen, daß auch hier gesetzmäßige Bildungen vorliegen, die uns sogar sehr oft wichtige Anhaltspunkte für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Entwicklung liefern können. „Die Natur erlaubt sich nie den Luxus, zu spielen, d. h. will-

kürlich an einzelnen Individuen monströse Bildungen hervorzubringen, welche den allgemein gültigen morphologischen Gesetzen widersprechen; vielmehr sind nach der neueren Anschauungsweise alle .Anomalien, so bizarr sie auch bisweilen erscheinen mögen, an die gleichen morphologischen Regeln gebunden, welche die Gestaltung der normalen Gebilde bedingen“ (*Penzig*). Bevor wir aber daran gehen können, die teratologischen Tatsachen für die phylogenetische Forschung methodisch zu bewerten, müssen wir zunächst darnach trachten, den Begriff der Monstrosität möglichst genau zu bestimmen.

Definition der Monstrositäten. Es mag auf den ersten Blick erscheinen, als wäre eine scharfe Umgrenzung des Begriffes „Monstrosität“ ohne weiters leicht. Je tiefer man aber in den Gegenstand eindringt, um so mehr erkennt man die Schwierigkeiten, die sich da entgegenstellen. Darum hat sich auch ein Diskussionsabend der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien unter dem Vorsitz *Abels* mit diesem Problem ausführlicher beschäftigt. Ich will die wichtigsten Anhaltspunkte, die damals zur Sprache gebracht wurden, hier kurz zusammenfassend rekapitulieren.

Für die Abgrenzung des Begriffes „Monstrosität“ können verschiedene Gesichtspunkte herangezogen werden, nämlich die causale, die physiologische (funktionelle) und die morphologische Betrachtungsweise. In der erwähnten Diskussion wurde zunächst das ursächliche Moment in den Vordergrund gerückt. *Himmelbauer* sieht das Wesen der Monstrosität darin, daß es sich dabei um eine durch Einwirkung fremder Kräfte zustande gekommene Bildung handelt. Ähnlich betonte auch *Löwi*, daß eine Monstrosität mehr oder weniger durch äußere Kräfte hervorgeht, fügte dem aber als weiteres Kriterium noch den Zeitpunkt der Entstehung bei: „Eine Monstrosität entsteht während der Entwicklung“. Gegen diesen letzteren Zusatz nahm später *Przibram* Stellung: „Der Zeitpunkt der Erwerbung einer monströsen Bildung kann kein Kriterium abgeben, da wir nie feststellen können, ob etwas angeboren ist oder erst im Leben erworben wird. Auch durch Regeneration entstehen Monstrositäten“. Auch *Hayek* legte in seiner Definition das Hauptgewicht auf das ätiologische Moment, wenn er unter Monstrosität eine „durch Störung in der Entwicklung hervorgerufene Formveränderung“ oder „Mißbildung“ versteht.

Sodann hat *Maidl* einen anderen Weg zur Lösung gewiesen, indem er in recht glücklicher Weise das causale Moment mit dem morphologischen kombinierte: „Als monströs ist jene Bildung anzusehen, die außerhalb der Variationsbreite einer Art liegt und durch fremde

Kräfte hervorgerufen wird.“ Gegen die ätiologische Betrachtungsweise hat *Wettstein* das gewichtige Bedenken geäußert, daß wir ja sehr oft gar nicht wissen, was die Entstehungsursache einer Monstrosität ist; für alle derartigen Fälle wäre daher eine vom ursächlichen Moment abhängige Definition unbrauchbar. Darum sucht *Wettstein* die Definition rein morphologisch zu fassen. „Die Klärung dieser Frage ist vielleicht auf einem anderen Wege möglich. Wir verwenden zwei Bezeichnungen: ‚Abnormität‘ und ‚Monstrosität‘. Beide sind Bildungsabweichungen, aber sie sind voneinander verschieden. Abnorm ist eine Abweichung vom normalen Typus, die aber noch innerhalb der unserer Erforschung zugänglichen Variationsbreite liegt. Monströs ist eine Abweichung vom normalen Typus, die außer dieser Variationsbreite gelegen ist.“ Vielleicht noch prägnanter hat dann *Janchen* denselben Gedanken zum Ausdruck gebracht: „1. ‚Monströs‘ ist jede Abweichung von der normalen Variationsbreite. 2. ‚Abnorm‘ ist jede Abweichung vom normalen Typus. ‚Monströs‘ wäre also ein höherer Grad von ‚abnorm‘.“

Gegenüber einer rein morphologischen Definition versuchte *Porsch* ein physiologisches Moment mit zu verwerten. Schon *Darwin* hatte dies ja in gewissem Sinne getan, wenn er sagt: „Unter einer ‚Monstrosität‘ versteht man ... irgendeine beträchtliche Abweichung der Struktur, welche der Art meistens nachteilig oder doch nicht nützlich ist.“ Einen ähnlichen Gedanken führte nun auch *Porsch* in seiner Definition ein, wenn er sagt, daß Monstrositäten „Abweichungen vom normalen Typus sind, die außerhalb der Variationsweite liegen, wobei die Funktionen dieses Organkomplexes mindestens gestört, wenn nicht aufgehoben sind“. Dagegen führte *Herzfeld* den Fall von *Papaver somniferum polycephalum* ins Feld, wo man doch auch das zentrale Gynöceum nicht als funktionsunfähig bezeichnen kann. Ähnlich verhält es sich auch beim „Auftreten von Geschlechtsorganen an Stellen, wo dieselben normal nie zur Entwicklung gelangen, z. B. Entwicklung eines Staubgefäßes in der Achsel eines Laubblattes bei *Fuchsia*, Entwicklung von Staubgefäßen in Fruchtknoten an Stelle von Samenanlagen (bei *Boeckea*) und Entwicklung von Samenanlagen in Antheren statt Pollensäcken (bei *Sempervivum*) etc.“ (*Porsch*). An solche Fälle anknüpfend, hat dann *Wettstein*, der zuerst den von *Porsch* ergriffenen Gedankengang fortgeführt sehen wollte, sich doch dafür entschieden, „die Störung der Funktionsfähigkeit aus der Definition auszuschalten, und zwar aus folgenden Gründen:

Im Falle *Fuchsia* ist es ganz gut möglich, daß dieses eine Staubgefäß normal funktioniert, trotzdem bleibt es aber eine Monstrosität, und das gleiche gilt für den Fruchtknoten von *Papaver*. Zudem sind ja alle Fälle von Funktionsstörungen dieser Art Überschreitungen der Variationsbreite.“ *Porsch* erklärte sodann auch, „die Frage der Funktion aus dem Begriffe der Monstrositäten nunmehr ausschalten zu wollen“, nachdem er schon vorher betont hatte, „daß der in der Definition *Darwins* enthaltene Gesichtspunkt der Schädlichkeit oder Nützlichkeit für die Beurteilung einer Monstrosität irrelevant ist“.

So gelangte die Versammlung schließlich zu folgender zusammenfassender Definition: „Monstrosität ist eine gelegentlich auftretende, nicht pathologische Abweichung eines Organs, welche über die erfahrungsgemäß wahrscheinliche Variabilität des Organismus oder des Organs wesentlich hinausgeht.“ Das „gelegentliche Auftreten“ mußte hierbei in die Definition aufgenommen werden, um die Monstrosität gegenüber der Mutation abzugrenzen. Schon im Anfang der Diskussion hatte nämlich *Abel* darauf hingewiesen, daß verschiedene Bildungen meist als Monstrositäten bezeichnet werden, aber ebensogut auch als sprunghafte Abänderungen angesehen werden könnten. „Variation (respektive Mutation) und Monstrosität wären in diesem Falle durch keine scharfe Grenze getrennt.“ „Eine Definition ist immer der Natur in gewissem Sinne aufgezwungen. In der Tat dürften Monstrositäten und Variationen nicht durch eine scharfe Grenze zu scheiden sein.“ (*Maidl* l. c.) „Es wird schwer zu entscheiden sein, ob es sich von Fall zu Fall um eine Monstrosität oder um eine sprunghafte Abänderung handelt (z. B. Unterkieferknickung bei *Dinotherium* und *Equus*).“ (*Vetters* l. c.) Eine solche Unterscheidung können wir eben nur dadurch machen, daß wir das Kriterium darin suchen, ob die betreffende Bildung vererbt wird oder nicht. Allerdings ist hierbei gleich zu erwähnen, daß nach der Definition *Darwins* und der ursprünglichen von *Porsch* durch Heranziehung des physiologischen Faktors die Vererbung schon ausgeschlossen wäre, da ja dann derartige monströse Formen stets automatisch durch die natürliche Zuchtwahl ausgeschaltet würden. Jedenfalls ist aber ersichtlich, daß hier eine prinzipielle Grenze eigentlich nicht existiert, sondern daß theoretisch „Monstrositäten vererbt werden und somit solche Formen zum Ausgangspunkt neuer Stammesreihen werden können, bei welchen die einstige monströse Bildung nunmehr regelmäßig auftritt, gesteigert und zu einer normalen Erscheinung wird“ (*Vetters* l. c.). Nur sprechen wir dann eben in solchen Fällen herkömmlicherweise nicht mehr von Monstrosität, sondern von Muta-

tion. Ähnliche Fälle der Vererbung liegen ja auch bei der Pachyostose der Sirenen vor, bei den krummen Beinen der Dachshunde und gewisser Schafrassen usw. In diesen Fällen handelt es sich allerdings um pathologische Erscheinungen, die ja nach obiger Definition gleichfalls außerhalb des Begriffes der Monstrosität liegen. Aber auch hier wird die Grenze oft sehr schwer zu ziehen sein. *Abel* betonte: „Die Mißbildungen an den Geweihen der Cerviden würden, soweit sie pathologischer Natur sind, aus dem Komplex der Monstrositäten nach dieser Fassung der Definition auszuschalten sein.“ *Janchen* wollte „den Begriff ‚Monstrosität‘ möglichst weit fassen und auch das pathologische Moment nicht gänzlich ausgeschaltet sehen.“ Auch *Hammerschmid* hob ausdrücklich hervor: „Eine homologe Veränderung der Organe kann bei einer Art monströs, bei einer zweiten pathologisch sein“. Ja, *Hayek* hatte sogar eine Definition in Vorschlag gebracht, in welcher er die Monstrosität ausdrücklich „als pathologische Erscheinung, welche durch Entwicklungsstörung auftritt“, auffaßte. Demgegenüber vertrat aber *Löwi* den Standpunkt: „Pathologische Erscheinungen dürfen mit monströsen nicht verwechselt werden“.

So kann also wohl festgestellt werden, daß durch die oben angeführte Definition keineswegs eine unzweideutig scharfe Abgrenzung des Begriffes „Monstrosität“ gegeben ist, daß uns durch diesen Versuch vielmehr die Schwierigkeiten, die sich einer solchen Umgrenzung in den Weg stellen, erst so recht zum Bewußtsein gebracht wurden. Und gerade dies ist von besonderem Werte für unsere Erkenntnis und Einsicht in diesen Problemkomplex. Ließ sich schon eine theoretische Abgrenzung des Begriffes nicht mit voller Schärfe durchführen, so ist es noch viel schwerer, im einzelnen gegebenen Falle zu entscheiden, ob es sich um eine Monstrosität handelt oder nicht. *Darwin* hatte die Entwicklungshemmungen nicht in den Begriff der Monstrosität miteinbezogen. Den gerade entgegengesetzten Standpunkt nahm *Hammerschmid* ein, wenn er sagt: „Als Monstrositäten sind jene Erscheinungen zu bezeichnen, die auf Hemmungsbildungen zurückzuführen sind.“ Diese Definition ist zweifellos zu eng; aber sie hat das Verdienst, gerade auf die Wichtigkeit der Entwicklungshemmungen für die Entstehung von Monstrositäten hinzuweisen und zu betonen, daß auch die *Darwinsche* Fassung zu eng war.

In ähnlicher Weise bleibt auch die Beurteilung der Gallenbildungen unentschieden. Während *Himmelbaur* die Pflanzengallen geradezu als typischen Fall einer Monstrosität betrachtete, ist *Porsch* der ganz entgegengesetzten Meinung. „Er schließt alle jene Veränderungen des pflanzlichen Organismus aus,

welche eine direkte Reaktion des Organismus auf die Eingriffe eines anderen pflanzlichen oder tierischen Organismus darstellen (z. B. Hexenbesen, Pflanzengallen etc.).“ Wie dem auch sei und wie man solche Bildungen auch beurteilen möge, eines ist sicher, daß nämlich auch sie für die phylogenetische Methodik von ziemlicher Bedeutung sind. In derartigen Bildungen finden sich nämlich sehr oft Gewebe entwickelt, die normalerweise an solchen Stellen oder Organen bei der betreffenden Pflanze sonst nie zur Ausbildung kommen können, aber doch in anderen Organen dieser Pflanze vertreten sind. Wir sehen somit, welche Fähigkeiten in solchen Organen noch latent vorhanden sind und welche Bildungen dagegen die Pflanze nicht mehr hervorzubringen vermag. Eine solche Einsicht in außergewöhnliche Entwicklungsmöglichkeiten ist aber von größter Wichtigkeit für die deszendenztheoretische Forschung und für die Vererbungslehre, wie schon *de Vries* (1889) betont hat.

M o r p h o l o g i e d e r M o n s t r o s i t ä t e n . Um eine Gruppierung der teratologischen Bildungen nach ihrem morphologischen Bau zu erhalten, werden wir meiner Ansicht nach das ätiologische Moment mit heranziehen müssen. Wir haben da erstens einmal Bildungen, die normalerweise bei frühen Entwicklungsstadien auftreten, aber später verlorengehen, sich aber bei den Monstrositäten dauernd erhalten; das sind die Hemmungsbildungen. Den Gegensatz hierzu bildet das Auftreten von Organen des erwachsenen Individuums bei Jugendformen: die Fälle von vor-schneller Entwicklung oder Prothetelie. Dazu kommen dann Mißbildungen, die sich auf einzelne Organe erstrecken und normalerweise überhaupt keinem Entwicklungsstadium zukommen; es handelt sich dabei um monströse Vermehrung oder Verminderung oder Umgestaltung solcher Organe. Alle diese Mißbildungen sind für die phylogenetische Methodik von größter Bedeutung — auch schon deswegen, weil sie vielfach als Atavismen gedeutet wurden, was sich aber bei näherer Untersuchung als gänzlich unhaltbar erweist.

Was zunächst die Hemmungsbildungen anlangt (in der botanischen Teratologie als „Stasimorphien“ bezeichnet), so wären da — um nur einige Beispiele aus der menschlichen Teratologie anzuführen — etwa Hasenscharten, Wolfsrachen, schräge Gesichtspalte usw. zu nennen. Es ist klar, daß es sich bei solchen Hemmungsbildungen sehr oft um das Erhaltenbleiben von Charakteren der früheren Vorfahren handeln kann, nämlich dann, wenn sie sich auf palingenetische Merkmale erstrecken. Aber von Atavismus kann man trotzdem nicht reden, einerseits weil wir es da ja nicht mit dem Wiederauftreten eines verlorengegangenen Ahnencharakters zu tun haben, sondern mit dem Erhaltenbleiben eines solchen, der normalerweise im Laufe der Ontogenie stets vor-

handen ist; und andererseits weil das betreffende Merkmal ja gar nicht deswegen vorhanden ist, weil es im Laufe der Phylogenie, sondern deswegen, weil es im Laufe der Ontogenie durchgemacht wurde. Eine solche scheinbar atavistische Hemmungsbildung zeigen uns beispielsweise die Haarmenschen (Fig. 39), bei denen es sich ja um die Persistenz eines palingenetischen Charakters handelt. Ebensogut können aber auch cänogenetische Merkmale bei einer Hemmungsbildung erhalten bleiben und die zeigen uns dann klar und deutlich, daß es nicht statthaft ist, derartige Erscheinungen als Atavismus zu betrachten, da das betreffende Merkmal hier niemals im Laufe der Phylogenie beim erwachsenen Individuum vorhanden war. Ein besonders instruktiver Fall ist beispielsweise das gelegentliche Auftreten von Schmetterlingen mit Raupenköpfen (*Kolisko*, in der zitierten Diskussion). Es wird wohl niemandem einfallen können, hier von Atavismus zu sprechen.

Das gerade Gegenteil der Hemmungsbildungen stellt die vorschnelle Entwicklung oder Prothetelie dar, die besonders bei Insekten sehr augenfällig ist, weil hier die Jugendformen morphologisch von den erwachsenen sehr bedeutend abweichen. Einige hierher gehörige Fälle hat *Kolbe* zusammengestellt. Er berichtet da von einer *Dendrolimus*-Raupe mit Schmetterlingsfühlern und abnormen Beinen, von einer Seidenspinnerraupe, welche nach der vierten Häutung Fazettenaugen und Flügel bekam, von Mehlkäferlarven mit Flügelansätzen usw. Zweifellos sind alle derartigen Fälle vom morphologischen und entwicklungsmechanischen Standpunkt sehr interessant. Ganz verfehlt war es aber, daß *Kolbe* daraus weitgehende phylogenetische Schlüsse zog. Es kann keine Rede davon sein, derartige Fälle von vorschneller Entwicklung als Atavismen zu betrachten. Es wird uns ja beispielsweise nicht wundernehmen, daß der monströse Raupenfühler nicht vollständig dem normalen des erwachsenen Schmetterlings gleich ist, sondern aus einer geringeren Anzahl von Gliedern besteht. Ganz unrichtig ist es, wenn nun *Kolbe* daraus folgert: „Die Beschaffenheit der Antennen derselben Raupe läßt den Schluß zu, daß die Vorfahren der Lepidopteren aus wenigen Gliedern bestehende Antennen besaßen. Wenn wir die Insekten vom phylogenetischen Gesichtspunkte einteilen in *Haplocerata* (Insekten mit weniggliedrigen Antennen) und *Systocerata* (Insekten mit vielgliedrigen Antennen), so stammen die systoceraten Lepidopteren von haploceraten Insekten ab. Diese Abstammung kommt ontogenetisch bei den systoceraten Lepidopteren in der vorliegenden abnormen Raupe von *Dendrolimus pini* zum Ausdruck, deren Antennen nymphoidalen Charakters die Gliederung der Antennen der *Haplocerata* aufweisen.“ Es ist eine große Unvorsichtigkeit, aus einem einzigen teratologischen Fall, der ätiologisch nicht einmal geklärt ist, so

weitgehende phylogenetische Schlüsse zu ziehen. Tatsächlich steht auch die Auffassung *Kolbes* ganz und gar in Widerspruch mit allem, was wir heute über die Stammesgeschichte der Insekten wissen. Nicht nur, daß die alten fossilen Stammgruppen (vor allen die Palaeodictyopteren) reich gegliederte Fühler besaßen und daß alle relativ ursprünglichen Formen unter den heute lebenden Insekten über lange, vielgliedrige Antennen verfügen, sehen wir auch bei den Schmetterlingen selbst, daß die primitiveren unter ihnen (Mikrolepidopteren, besonders *Tineides aculeatae*) durch lange Fühler ausgezeichnet sind und daß erst bei den jüngeren Gruppen eine Reduktion eintritt. Genau dasselbe zeigt uns ja übrigens auch der Dipterenstamm, der mit den Lepidopteren aus gemeinsamer Wurzel hervorgegangen ist und bei dem gleichfalls im Laufe der Phylogenie eine weitgehende Reduktion der Fühler zu konstatieren ist (Fig. 36). Dieser Fall zeigt, wie vorsichtig man bei der Verwertung teratologischer Fälle für die stammesgeschichtliche Methodik sein muß, und wie leicht man hier auf Irrwege geraten kann. Es war eben ein schwerer Fehler der älteren deszendenztheoretischen Schule, jede Monstrosität sogleich als Atavismus zu deuten und die dazu erforderlichen Ahnenformen sodann ohne jeden sonstigen Beleg phantasievoll zu rekonstruieren.

Derselbe Fehler wurde auch — vielleicht noch in viel weitgehendem Maße — bei den an meristischen Organen beobachteten Mißbildungen begangen. Wohl ist es noch nie einem Forscher eingefallen, überzählige oder mangelnde Ausbildung an normalerweise in der Einzahl vorhandenen Organen, z. B. doppelköpfige, kopflose oder herzlose Monstra, als atavistische Erscheinungen zu deuten; im Moment aber, wo derartige Mißbildungen sich auf meristische Organe beziehen, ist man oft nur zu leicht geneigt, gleich von Atavismus zu reden. Das ist natürlich genau so wenig berechtigt. Bei oberflächlicher Untersuchung mag ja eine derartige Deutung in jenen Fällen naheliegen, wo die rezente Form nachweisbar eine geringere Anzahl, z. B. von Extremitätenstrahlen, besitzt als seine phylogenetischen Vorläufer. Von diesen Fällen war schon im morphologischen Teil die Rede und ich habe dort darauf hingewiesen, daß es ganz verfehlt wäre, sie als Atavismen zu deuten, weil wirkliche Übereinstimmung im morphologischen Bau tatsächlich nirgends vorliegt, sondern die überzähligen Strahlen erwiesenermaßen durch Spaltung entstanden sind. Ganz unsinnig wird aber eine solche Deutung, wo in der ganzen Vorfahrenreihe zurück nirgends ein Stadium anzutreffen ist, das eine höhere Zahl besaß, sondern wo die normale rezente Form sich noch immer die Höchstzahl gewahrt hat. Dies ist beispielsweise bei der Hyperdaktylie des Menschen der Fall, oder bei der des Haushuhns. *Abel* sagt darüber (1914): „Die bisher beschrie-

benen Fälle einer fünften Zehe bei Haushühnern (*Houdan-Huhn*) sind als Abschnürungen der ersten Zehe nachgewiesen, welcher sie dicht anliegen. Von einem ‚Rückschlag‘ kann auch hier keine Rede sein. *Plate* nannte dies einen ‚Pseudo-Atavismus‘ oder ‚falschen Atavismus‘, doch liegt hier absolut nichts vor, was an eine Vorfahrenstufe auch nur der Gestalt nach erinnern könnte und darf meines Erachtens nicht einmal ‚Pseudo-Atavismus‘ genannt werden. Ein ‚Pseudo-Atavismus‘ wäre die Pleiodaktylie des Pferdes und Schweines — aber nicht die bei Mensch und Huhn.“ Übrigens ist die Entstehung durch Spaltung beim Menschen einwandfrei nachgewiesen. „Von einer beginnenden Teilung des Nagelgliedes . . . zur vollständigen Verdoppelung eines Fingers . . . gibt es alle Übergänge. Die Randfinger sind am öftesten von überzähligen Gefährten begleitet. Die überzähligen Finger sind nicht selten verkümmert. . . . In anderen Fällen sind sie aber normal groß und artikulieren an dichotomisch geteilten . . . oder ganz doppelten Metacarpal bzw. Metatarsalknochen“ (*Broman*). Solche Mon-

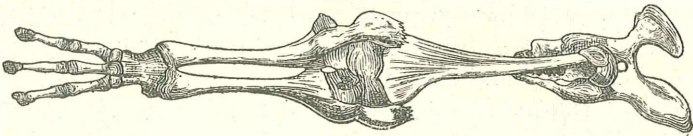


Fig. 44. Skelett der verschmolzenen Unterextremitäten einer menschlichen „Sirene“.

(Nach *Veit* aus *Broman*.)

strositäten können für die phylogenetische Weiterentwicklung keine Bedeutung erlangen und nicht etwa zur Bildung neuer Stammeslinien Anlaß geben. Mit Recht sagt *Williston*: „A hexadactyl species of *Homo* or *Felis* is impossible“. Ganz so ist Hyperphalangie zu deuten; sie findet sich am häufigsten am Daumen bzw. an der Großzehe, viel seltener an den übrigen Fingern. Daß hier von Atavismus keine Rede sein kann, zeigt uns (außer der ontogenetischen Untersuchung) schon die Tatsache, daß Hypophalangie viel häufiger als Hyperphalangie ist. Hier handelt es sich also bestimmt nur um zufällige Entwicklungsstörungen. Das wird uns auch noch durch jene teratologischen Fälle bewiesen, die sicherlich niemand als atavistisch wird deuten wollen, nämlich die von mangelhafter Ausbildung (Mikromelie, Phocomelie) oder von Verwachsung (Sympodia, Sirenenbildung) der Extremitäten. Hier wird der eifrigste Verfechter des Atavismusgedankens den rein monströsen Charakter zugeben und nicht etwa die Meinung vertreten, ein solcher Fall (Fig. 44) sei der Beweis dafür, daß die Hinterextremitäten bei den ersten Ahnenformen unpaar ausgebildet gewesen wären und erst später durch Spaltung den heutigen

Gliedmaßentypus ergeben hätten. Ganz ebenso sind aber auch die übrigen Fälle von „Atavismus“ aufzufassen.

Natürlich ist auch die Ausbildung überzähliger Hörner (Polykeratie), die gelegentlich bei Wiederkäuern vorkommt, eine reine Monstrosität und hat mit Atavismus nicht das mindeste zu tun. Das gleiche gilt für das Auftreten überzähliger Milchdrüsen (Hyperthelie), das merkwürdigerweise sogar noch von *Broman* als atavistische Erscheinung gedeutet wird. Allerdings sagt er selbst, es scheine, daß hypertheliale Bildungen beim menschlichen Embryo normal vorkommen; wenn dies aber so ist, dann haben wir es bestimmt nicht mit Atavismus, sondern mit einer Hemmungsbildung eines palingenetischen Charakters zu tun. Diese beiden Begriffe sind stets streng auseinanderzuhalten.

Ähnliche wie die hier besprochenen Fälle finden sich in großer Zahl auch in der Botanik. Hier können nicht nur Abweichungen von den normalen Zahlenverhältnissen vorkommen, sondern die weitgehende Differenzierung zwischen den einzelnen Kreisen der Blüte gibt hier auch die Möglichkeit, daß Organe des einen Kreises denen eines anderen in der Form ähnlich werden. Die einfachsten Fälle sind jene, wo es sich nur um ungleich große Ausbildung meristischer Organe handelt (Dystrophie). Dann kann es auch gelegentlich zu einer Verwachsung normal getrennter Blütenteile kommen (Gamomerie), die schon deshalb nicht als Atavismus aufgefaßt werden darf, weil die Sympetalen jünger als die Chori-petalen und von ihnen abzuleiten sind. Es könnte sich da also höchstens um eine Pseudoprogression handeln, wahrscheinlich aber überhaupt nur um eine phylogenetisch ganz belanglose Anomalie. Aber auch der ganze Habitus eines Organkreises kann verändert werden; gelegentlich wandeln sich Antheren („Antherophyllie“) oder Carpelle („Gynophyllie“) oder sogar alle Blütenorgane („Vireszenz“, „Vergrünung“) in laubblattartige Gebilde um, oder die männlichen und weiblichen Organe können eine petaloide Ausbildung erlangen (Petalomanie). Umgekehrt können auch wieder Blätter zu Carpellen („Pistillodie“) oder zu Staubgefäßen („Staminodie“) werden. Dieser gegenseitige Wechsel ist insofern von Bedeutung für die phylogenetische Methodik, als er uns die Vermutung nahelegt, daß die sich hier gegenseitig ersetzenden Organe einander gleichwertig (homolog-meristisch) sind, wie uns das auch auf Grund unserer sonstigen stammesgeschichtlichen Einsicht in die Entwicklung des Pflanzenreiches klar ist. Hier von Atavismus zu sprechen, hat aber gar keinen Sinn, denn auch der überzeugteste Anhänger der Atavismustheorie wird doch wohl nicht zu behaupten wagen, daß beispielsweise im Falle einer Antherophyllie das aus dem Staubgefäß entstandene Laubblatt in seinem morphologischen Bau wirklich mit

dem Mikrosporophyll der einstigen Pteridophyten-Ahnen vollständig übereinstimmt. So dürfen wir auch dann nicht von Atavismus reden, wenn bei einer Vermehrung der Anzahl unter verschiedenen anderen Fällen zufällig einmal auch dieselbe Zahl auftritt, die wir für die Vorfahren annehmen dürfen, wie dies bei den von *Heinricher* beschriebenen Anomalien der Fall war.

Von besonderem Interesse sind endlich jene Monstrositäten, die sich auf den Gesamtwuchs beziehen und die zu den beiden Extremen, Zwergwuchs und Riesenwuchs führen. Beide Anomalien können beim Menschen, wo diese Dinge eingehender untersucht sind, sowohl als pathologische wie auch als teratologische Bildungen auftreten. „Von dem pathologischen Zwergwuchse, welcher durch verschiedene Krankheiten (*Rhachitis*, *Osteomalacie*, *Kretinismus*, *Chondrodystrophie* und *Achondroplasie*) hervorgerufen werden kann, sind natürlich die teratologischen Formen des Zwergwuchses streng zu unterscheiden.“ (*Broman.*) Die Ursache der echten, teratologischen „Nanosomie“ ist entweder in einem Manko des Anlagematerials oder in einer Wachstumshemmung des Embryos oder des Kindes zu suchen; vielleicht spielen dabei auch Anomalien der inneren Sekretion und abnormer Stoffwechsel mit eine Rolle. — Der pathologische Riesenwuchs (*Akromegalie*) ist eine Folgeerscheinung von Vergrößerung oder Erkrankung der Gehirnhypophyse. Der teratologische Riesenwuchs hat seine Ursache entweder in einer zu großen Menge des Anlagematerials oder in einer Entwicklungshemmung, infolge deren die Epiphysenknorpel (der Extremitäten) unverknöchert bleiben und das Wachstum daher länger als normal fortschreitet. Daß aber die Persistenz der Epiphysenknorpel allein noch nicht zur Entstehung von Riesenwuchs genügt, zeigen die Fälle von alten Zwergen mit persistierenden Epiphysenknorpeln. Soweit bisher festgestellt, ist Riesen- und Zwergwuchs beim Menschen nicht erblich.

Uns interessieren diese Wuchsanomalien aber besonders deswegen, weil wir bei den verschiedensten Formen beobachten können, daß gegen das Ende der Stammeslinien gewissermaßen als Zeichen des bevorstehenden Unterganges sehr oft Riesen- oder Zwergformen auftreten. „Giantism in any group is an indication of approaching decadence; giants never give origin to dominant phyla of smaller average size.“ (*Williston.*) Riesenformen lassen sich am Ende der Stammesreihen bei allen möglichen Säugetiergruppen feststellen, besonders im *Plistocän*, außerdem aber auch schon früher bei den verschiedensten Reptilstämmen, bei *Stegocephalen*, *Ammoniten* und *Trilobiten*, und zwar liegen auch hier die Riesenformen stets am Ende der Stammesreihen. Bei den Vögeln ist Riesenwuchs namentlich bei *Insularformen* (*Dinornis*) eingetreten,

während bei den Säugetieren unter gleichen Verhältnissen Zwergformen zur Entwicklung gelangten. Es liegt daher nahe, in beiden Fällen auffallender Veränderung des Körperwuchses vor dem Aussterben eine Degenerationserscheinung zu sehen. *Antonius* hat darauf hingewiesen, daß Zwergformen nicht immer nur auf Inseln entstehen und daß andererseits Inselbewohner nicht immer zu Zwergen werden müssen. Die unmittelbare Ursache des Zwergwuchses ist also keineswegs das Leben auf Inseln, sondern die durch die Isolation bedingten, unausbleiblichen schädlichen Einflüsse der Inzucht. „Die Absonderung von den anderen Stammesgenossen muß nicht immer durch eine Isolation auf einer Insel geschehen, sie kann vielmehr auch durch geographische Lage (Gebirge, Flüsse etc.) bedingt sein; man denke an *Hippopotamus liberiensis* Mort. In letzter Zeit ist übrigens auch gezeigt worden, daß das Mammut vor seinem Erlöschen zu Zwergformen degenerierte.“ (*Abel*, 1914.)— Mit diesen hier erörterten Fällen kommen wir auch schon zur Besprechung der

Bedeutung der Monstrositäten für die phylogenetische Methodik. Wenn wir auch im bisherigen schon gesehen haben, daß die in früherer Zeit so beliebte Deutung als Atavismen in keinem einzigen Falle eingehenderer Kritik standhalten kann, so soll damit doch durchaus nicht gesagt sein, daß die Monstrositäten etwa überhaupt keine Bedeutung für die stammesgeschichtliche Forschung hätten. Freilich muß man sich dabei aber stets vor Augen halten, daß Mißbildungen auf alle Fälle eine sehr vorsichtige Verwertung verlangen, wie schon *Wettstein* betont hat.

Oft können uns teratologische Bildungen die richtige Beurteilung des morphologischen Wertes irgendeiner Bildung erleichtern oder ihre entwicklungsgeschichtliche Entstehung verständlich machen, letzteres freilich nicht im Sinne der atavistischen Auffassung, sondern „dadurch, daß frühzeitig die normale Fortentwicklung von Anlagen unterbrochen wird und diese Anlagen zu einer abnormen Ausgestaltung veranlaßt werden, entwicklungsgeschichtliche Eigentümlichkeiten deutlich wahrnehmbar hervortreten, die sonst durch die normale Weiterentwicklung der Anlagen verdeckt erscheinen. Es kann auf diese Weise z. B. die normale Zusammensetzung eines Organs aus mehreren einzeln angelegten Organen deutlich werden u. dgl. m.“ (*Wettstein*). So kann besonders bei Blüten durch Streckung der Achse und Trennung der Blütenwirtel und der einzelnen Wirtelglieder voneinander (Antholyse) die Zusammensetzung einer Blüte besonders deutlich werden. Auch die Durchwachsung (Prolifikation) von Blütenständen und Blüten ist in stammesgeschichtlicher Hinsicht sehr lehrreich.

Bei den Blütenständen („Anthesmolyse“) wird sie uns leicht verständlich, weil ja die ganze Inflorescenz phylogenetisch aus einer größeren Anzahl vegetativer Sprosse zusammengesetzt ist, so daß wir ganz gut begreifen können, wenn gelegentlich einmal einer dieser Sprosse sich monströs weiterentwickelt. Daß dieselbe Erscheinung auch bei Einzelblüten vorkommt („Diaphyse“, „Ekblastesis“) scheint mir sehr deutlich dafür zu sprechen, daß die Angiospermenblüte ursprünglich auch aus einer Inflorescenz hervorgegangen und somit als Pseudanthium (*Delpino*) zu betrachten ist, wie dies mit der *Wettsteinschen* Ableitung der Blüte vollständig übereinstimmt. Anhaltspunkte für die phylogenetische Forschung können uns ferner unter Umständen auch die „Epanodien“ geben, welche in einer einfacheren als der normalen Ausbildungsweise eines Organes bestehen. Ebenso wird der Blattcharakter eines reduzierten Phylloms in jenen Fällen besonders deutlich, wo es zu einem Laubblatt mit Spreite ausgebildet ist (Frondescenz). Wenn ein Organ in einer Form entwickelt ist, die normalerweise stets einem anderen zukommt, wie wir Beispiele davon schon oben in der Morphologie der Monstrositäten kennen gelernt haben, also etwa bei Antherophyllie, Gynophyllie usw., so sagt uns eine derartige Umbildung (Metamorphose) zumeist, daß diese beiden Organe einander morphologisch gleichwertig sind. Allerdings ist auch hier wieder die allergrößte Vorsicht in der Beurteilung geboten. Kennen wir doch auch Fälle von der Entwicklung eines Organs an einer Stelle, wo normal ein anderes zu stehen pflegt, das aber jenem durchaus nicht homolog zu sein braucht (Homotopie); Blüten können z. B. sehr gut homotopisch d. h. an der Stelle von Stamina auftreten, ohne daß diese beiden Gebilde natürlich einander homolog wären. Ähnlich verhält sich auch der Fall, wenn bei Krebsen durch Regeneration Augen statt Scheren entstehen usw. (*Przibram*).

Weiters sind teratologische Bildungen für uns deswegen von besonderer methodischer Bedeutung, weil sie uns deutlich vor Augen führen, wie stark ein Organ umwandlungsfähig sein kann. Diese Einsicht ist natürlich für die phylogenetische Forschung von größter Wichtigkeit, da wir uns ja zur Aufgabe stellen, die im Laufe der Stammesgeschichte stattfindende Umformung zu verfolgen; so ist es natürlich notwendig, zu studieren, bis zu welchem Grade solche Umformungen überhaupt möglich sind. In dieser Hinsicht ist es für den Phylogenetiker schon unerläßlich, die normale Variationsbreite der ihn beschäftigenden Formen kennen zu lernen. In den Monstrositäten sind uns dann aber noch darüber hinaus viel weitergehende Umbildungen gegeben, die für die Beurteilung der Stammesgeschichte oft bedeutsam sein können. Freilich haben wir ja schon gesehen, daß im allgemeinen Mon-

strositäten nicht zur Bildung neuer Stammesreihen führen und daß nach obiger Definition solche Neubildungen, die den Ausgangspunkt für neue Entwicklungslinien bilden, von dem Begriffe der Monstrosität ausdrücklich ausgeschlossen wurden. Das ändert aber nichts an der schon oben betonten Tatsache, daß Bildungen, die bei einer Form nur gelegentlich auftreten und daher als monströs bezeichnet werden, in einem anderen Formenkreis erblich und zu einem konstanten Gruppenmerkmal werden können, wie schon *Vetters* betont hat. Ich habe 1907 einen monströsen Hinterflügel von *Psophus stridulus* beschrieben, der eine ausgesprochene Tendenz zur Bildung polygonaler Zellen zeigt, wie sie sich sonst bei Orthopteren nicht findet; wir haben aber aus dem Orthopteroidenstamm auch einige Gruppen (z. B. Copeognathen) abzuleiten, die in ihrem Flügelgeäder gerade durch die Bildung derartiger Zellen gekennzeichnet sind. Ich habe freilich schon damals betont, daß die erwähnte Mißbildung natürlich nicht mit jenen Gruppen in genetischen Zusammenhang gebracht werden darf, daß sie uns aber zeigt, daß ähnliche Bildungen, wie sie bei manchen Formenkreisen zum charakteristischen Merkmale geworden sind, gelegentlich auch bei anderen als Monstrosität auftreten können. Dasselbe gilt auch für die Unterkieferknickung bei Säugetieren, die gelegentlich (z. B. bei *Equus*) als monströse Bildung auftreten kann, während sie bei den Dinotheriiden zum konstanten Familienmerkmal wurde. *Abel* hat darauf hingewiesen, daß gewisse Knochenveränderungen (Pachyostose), die beim Menschen und anderen Wirbeltieren gelegentlich als pathologische Erscheinung auftreten, bei Cetaceen (*Cetotherium*, *Pachyacanthus*), Sirenen (*Eotherium*, Protosiren, Eosiren, *Halitherium*, *Metaxytherium*, *Felsinotherium*) und Sauropterygiern (*Proneusticosaurus*) in Anpassung an die litorale Lebensweise zu einem erblichen Merkmal wurden. „Wenn Pachyostose in den meisten Fällen eine schwere Schädigung des Organismus bedeutet, so ist sie doch unter gewissen Lebensverhältnissen von Nutzen für das betreffende Individuum und für die Art, z. B. bei den Sirenen, deren pachyostotischer Thorax als Panzer und Schutz gegen Verletzungen in der Brandung dient. In der Pachyostose der Sirenenknochen hätten wir den Fall einer vererbten Krankheit, die für den Fortbestand der Art nützlich war“ (*Abel*, 1910). Die Botanik unterscheidet schon lange als Idioterie eine Art der Monstrosität, durch welche eine Pflanze sich von ihrem normalen Typus und dem aller ihrer Verwandten weit zu entfernen scheint. Bei derartigen für eine Form konstant gewordenen Abweichungen können aber dann wieder gelegentlich Anomalien auftreten, welche den Charakter des früheren normalen Typus zeigen (Taxiterie); hier wäre auch die Epistrophie zu erwähnen, welche einen Rückschlag einer ziemlich konstant ge-

wordenen Monstrosität zur normalen Form in einzelnen Organen darstellt, z. B. Ausbildung von Zweigen mit normalen Blättern an den Baumvarietäten mit zerschlitzter Blattspreite.

Diese Erscheinungen stimmen vollständig mit dem *Rosaschen* Gesetz überein. Zunächst wird nämlich bei einer Gruppe ein Merkmal überhaupt variabel sein; dann wird bei fortschreitender Reduktion der Variabilität die ursprüngliche Form desselben nur noch selten als Abnormität auftreten, schließlich so außerordentlich selten, daß wir von einer Monstrosität sprechen. Bei den Endgliedern ist dann schließlich die Variabilität schon so weitgehend reduziert, daß das Merkmal überhaupt konstant ist und einen verlässlichen Gruppencharakter bietet. Ein Beispiel hierfür bietet uns etwa die Stellung des Fruchtknotens bei verschiedenen Pflanzen. Wir haben schon im morphologischen Teile gesehen, daß der unterständige Fruchtknoten als eine höhere Spezialisierung gegenüber dem oberständigen gelten muß. Nun treffen wir bei Pflanzen mit unterständigem Fruchtknoten gelegentlich als teratologische Bildung auch halb- oder oberständige Fruchtknoten an. *Cammerloher* hat darauf aufmerksam gemacht, daß bei *Hedera Helix* der Fruchtknoten in der Regel unterständig ist, oft aber auch halb oder ganz oberständig sein kann. Hier ist das Merkmal also überhaupt noch variabel. Bei höheren Formenkreisen sehen wir demgegenüber, daß derselbe Charakter vollständig konstant und sogar zu einem Gruppenmerkmal geworden ist, wie z. B. bei den Liliaceen und Amaryllidaceen, die sich voneinander im wesentlichen ja nur durch die Stellung des Fruchtknotens unterscheiden.

So gewinnen wir also zahlreiche wertvolle Anhaltspunkte für das Studium der Phylogenie aus der Untersuchung der Monstrositäten. Wir können diese aber nur dann in einwandfreier Weise für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Entwicklung heranziehen, wenn wir uns dabei auch stets die

Ätiologie der Monstrositäten, soweit sie unserer Erkenntnis zugänglich ist, sorgfältig vor Augen halten. Die Ursachen teratologischer Bildungen können sehr verschiedener Art sein. Oft sind sie in Regenerationsvorgängen zu suchen, so einerseits bei unvollständiger, andererseits bei Hyperregeneration, ferner bei morphallaktischen Vorgängen, bei unvollständiger Autotomie des regenerierten Organs usw. Auf diese Weise sind ja z. B. die Doppelschwänze von Eidechsen, die Augmentation der Arme bei Seesternen usw. zu erklären. Ein Beispiel mag hier zeigen, wie wichtig das Studium von Regenerationsvorgängen für die phylogenetische und systematische Forschung ist. Die „Familie“ der Ceratothripidae unterscheidet sich von den Thripiden nur dadurch, daß ihre Fühler um ein Mittelglied weniger haben. Nun finden wir aber ganz ähnliche Erscheinungen oft auch nur an dem einem der

beiden Fühler und es liegt daher der Gedanke nahe, daß es sich in solchen Fällen um Regeneration handelt. Hier würde also die ätiologische Erforschung wichtige systematische Aufschlüsse liefern: entweder hat man es bei den „Ceratothripiden“ nur mit einzelnen Individuen zu tun, bei denen die infolge der Regeneration aufgetretene Abweichung zufällig an beiden Fühlern in gleicher Weise eingetreten ist, oder mit einer erblich gewordenen derartigen Mißbildung, oder es handelt sich nur um zufällige morphologische Übereinstimmung mit einer solchen. Für die erstere Auffassung spricht allerdings die Tatsache, daß die Ceratothripiden bisher immer nur in ganz vereinzelt Exemplaren bekannt geworden sind. Wichtig wäre es aber jedenfalls, dieser Frage experimentell zu Leibe zu rücken.

Einen Erklärungsversuch für das Entstehen teratologischer Bildungen, der sicherlich für viele Monstrositäten im wesentlichen das richtige treffen dürfte, hat *Penzig* gegeben. „Es ist wohl als sicher anzunehmen, daß die sogenannten plastischen Stoffe, welche in der Pflanze zum Aufbau neuer Organe verwendet werden, für jedes Organ eine bestimmte Zusammensetzung haben, daß z. B. die blütenbildende Substanz unter anderen Bedingungen erzeugt wird und wirklich materiell verschieden von der blattbildenden Substanz ist; und wir können wohl noch weiter gehen und mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit annehmen (der direkte Nachweis wird freilich schwierig sein), daß jede Kategorie von Phyllomen (z. B. Laubblatt, Sepala, Petala, Stamina, Carpiden) eine ganz bestimmte Zusammensetzung der zur Anlage erforderlichen Baustoffe beansprucht. Die Differenzen dieser Baustoffe aber, welche die verschiedene Ausbildung neu anzulegender Organe bestimmen, sind jedenfalls äußerst geringfügig; und es wird so leicht verständlich, wie eine geringe Veränderung in der Ernährung doch einen weitgehenden Einfluß auf die Organbildung des Gewächses hat und in demselben allerhand Veränderungen hervorbringen kann, die wir Monstrositäten nennen. Durch übergroße Produktion eines Spezialbaustoffes oder auch durch Mißleitung derselben innerhalb der Pflanze können ganz auffällige Mißbildungen zustande kommen. So entsteht z. B. Bracteomanie, Petalomanie oder Carpellomanie, wenn eine Pflanze, durch besondere Verhältnisse veranlaßt, eine übergroße Menge bracteenbildenden, petalenbildenden oder carpellbildenden Stoffes produziert; in anderen Fällen werden durch Mißleitung spezieller Baustoffe die so häufigen Metamorphosen hervorgerufen. Solche Mißleitung der Baustoffe findet natürlich am leichtesten zwischen benachbarten Organen statt, indem die für die Ausbildung des einen bestimmten Stoffe durch irgendwelche Ursache in die Anlage des anderen nächststehenden gelangen. Deswegen finden wir so

häufig Metamorphosen in den Blüten, wo im Anfang viele, später verschieden ausgebildete Organe dicht zusammengedrängt sind; und so erklärt sich auch, warum bei den Metamorphosen die abnorm ausgebildeten Organe meist die Form und Farbe der ihnen zunächststehenden Gebilde annehmen. Carpellförmige Verbildung tritt z. B. weit häufiger in den Stamina auf als in den entfernter stehenden Petalen und Sepalen; die von der Blütenregion entfernten Laubblätter zeigen weit seltener petaloide Ausbildung, als die den Blüten nahestehenden Hochblätter oder die Sepala. Selbst im kleinsten macht sich der Einfluß nahestehender Organe auf die Art der Verbildung geltend: z. B. bei der Füllung zygomorpher Blüten (Orchideen, Scrophulariaceen), in denen die einzelnen metamorphosierten Stamina fast stets in Form und Farbe den ihnen zunächst stehenden Petala gleichen. Es würde leicht sein, eine große Anzahl lehrreicher Beispiele dieser Art zusammenzustellen. Wir finden häufig in abnormen Blüten Mittelgebilde oder Übergangsgebilde, z. B. zwischen Stamina und Petalen oder zwischen Fruchtblättern und Stamina, oder gar Organe, welche zu gleicher Zeit die Charaktere von drei Blütenphyllomen (Carpell, Stamen, Petalum) vereinen: solche Gebilde sind eben durch das Eindringen heterogener Baustoffe in eine schon vorhandene, normal angelegte Blattanlage hervorgebracht und produzieren jene Mischformen als Resultat einer Art von Wettstreit oder Kampf zwischen dem für jenes Organ normalen und dem eingedrungenen Spezial-Baustoff.

Zur Annahme dieser Theorie leitet uns auch das Studium derjenigen Anomalien, welche durch den Einfluß lokaler, nachweisbarer Reize entstehen. Es ist erwiesen, daß ganz bedeutende morphologische und histologische Änderungen in Organen oder ganzen Organkomplexen (Knospen, Blüten) dadurch bedingt werden, daß in ihr Gewebe fremde Körper... oder auch nur gewisse Substanzen eingeführt werden“ (Gallenbildungen). „Auf eine Art von Verirrung oder Mißleitung der plastischen Stoffe sind endlich auch die zahlreichen Anomalien zurückzuführen, welche ihren Anstoß in mechanischen Einflüssen haben. Wir wissen, daß durch außergewöhnlichen Druck auf junge, im ersten Stadium der Entwicklung befindliche Blüten oder Inflorescenzen verschiedene Mißbildungen auch künstlich hervorgerufen werden können; daß der infolge seitlicher Blattverwachsungen ausgeübte, einseitige Zug in vielen Gewächsen die Entstehung von Zwangsdrehungen zur Folge hat; und die so häufigen Fälle von Verdoppelung oder Vermehrung einzelner Blütenteile sind wohl auch durch einen einfachen mechanischen Grund zu erklären, d. h. durch eine geringe Formveränderung des Thalamus, infolge deren etwas mehr Raum zwischen den in der Knospe gedrängten Organ-Anlagen frei wird. Durch Untersuchungen ... ist festgestellt, daß die

Anlage neuer Appendiculär-Organen im Vegetationspunkt überall da stattfindet, wo zwischen schon vorgebildeten Organen Platz für neue Anlagen gelassen ist, und daß nur eine geringfügige Verbreiterung des Blütenbodens dazu gehört, um zu bewirken, daß der zu einer gewissen Region hingeleitete, spezielle Baustoff, z. B. der petalogene Stoff, ein oder mehrere Petala mehr als gewöhnlich hervorbringt, da eben der Platz für dieselben vorhanden war“ (*Penzig*). Trotzdem ist aber *Penzig* doch noch so weit im Gedankengang der Atavismustheorie befangen, daß er gewisse Fälle von Monstrositäten als Atavismen betrachtet wissen will, z. B. die Adesmie der gamopetalen Corollen, das Auftreten des fünften (hinteren) Stamens bei den Skrophulariaceen, die gelegentliche Ausbildung eines inneren Staminalkreises bei den Irideen, obwohl doch auch für diese Fälle die Mißleitung oder Überproduktion der von ihm angenommenen plastischen Stoffe vollständig ausreicht, und obwohl doch die Tatsache eines Atavismus, d. h. einer wirklich vollkommenen Übereinstimmung im morphologischen Bau jener Mißbildungen mit den einstigen Ahnenformen nirgends erwiesen, in vielen Fällen sogar äußerst unwahrscheinlich ist.

In exakter Weise kann man freilich der Frage nach der Ätiologie der Mißbildungen nur auf experimentellem Wege zuleiberücken. In dieser Hinsicht verdienen namentlich die von *Goebel* angeführten Versuche und Beobachtungen besondere Beachtung. Diesem Forscher ist es nämlich in einer Anzahl von Fällen gelungen, palingenetische Entwicklungsstufen nicht nur zur Persistenz zu bringen, sondern sie auch nachträglich wieder an Pflanzen hervorzu- bringen, die bereits an ihrer Stelle die normale Bildung der erwachsenen Pflanze hervorgebracht hatten. Die von ihm studierten Fälle beziehen sich auf australische *Veronica*- und *Melaleuca*-Arten mit schuppenförmigen, von den Primärblättern stark abweichenden Laubblättern, auf die Ausbildung doppelt gefiederter Laubblätter an Stelle von Phyllodien bei *Acacia verticillata* usw. *Goebel* konnte dabei feststellen, „daß zur Hervorrufung der Rückschlagsbildung hier zweierlei notwendig ist. 1. Eine „Abschwächung“ der Pflanze, hervorgerufen durch ungünstige Kulturbedingungen (im trockenen Zimmer bei spärlicher Wasserzufuhr). 2. Kultur im feuchten Raum. Auf 2 reagiert die Pflanze, soweit die Erfahrung bis jetzt reicht, nur, wenn 1 vorhergegangen ist.“ Es handelt sich somit hier lediglich um Auslösung verschiedenartiger Entwicklung durch verschiedene äußere Bedingungen, also um „modifizierbare Merkmale“, wie ich diese schon bei Erörterung des Atavismusproblems (im morphologischen Teile) besprochen habe, nicht um wirklichen Atavismus. In Übereinstimmung mit dieser Auffassung kommt auch *Goebel* zu dem Schlusse, „daß nur die Primärblattform auf die Nachkommen vererbt wird, und daß erst im Verlaufe

der Entwicklung diejenigen stofflichen Veränderungen sich ergeben, welche zum Auftreten einer anderen Blattform führen.“

Ähnliche Ergebnisse hatte auch *Beijerinck* bezüglich des Wiederauftretens der palingenetischen Jugendform der durch schuppenförmige Folgeblätter ausgezeichneten Coniferen. „Die Ursache dieser Verschiedenheit hängt mit einer besseren oder schlechteren Ernährung direkt zusammen, und zwar in der Weise, daß alle Umstände, welche die Ernährung beeinträchtigen, die Erhaltung der Jugendcharaktere begünstigen.“ „Die verschiedenartigsten Pflanzenkrankheiten, wie z. B. Frostscha den, Insektenfraß, Pflanzenparasiten, zufällige Wurzelverwundungen geben deshalb bei den Sämlingsconiferen Veranlassung zur Entstehung von Zweigen mit Jugendhabitus aus Knospen, welche schon so weit oberhalb der Cotyledonen hervorkommen, daß daraus bei gesunden Pflanzen normale Zweige hervorgegangen sein würden. Sowohl die Verwundung des Holzzylinders wie die der Rinde der Hauptwurzel sind in dieser Beziehung wirksam.“ Wir sehen aus diesen Angaben auch besonders deutlich, wie nahe Beziehungen pathologische und teratologische Erscheinungen zueinander aufweisen und wie wichtig letztere für die phylogenetische Methodik besonders dann sind, wenn es sich um Hemmungsbildungen palingenetischer Merkmale handelt. Über diese selbst wurde ja alles Nötige schon im ontogenetischen Teile gesagt.

VII. Die experimentelle Methode.

Auf die Wichtigkeit des Experimentes für die phylogenetische Forschung sind wir schon im letzten Abschnitt des vorigen Teiles aufmerksam geworden. Aber nicht nur bei der Erforschung der Ursachen teratologischer Bildungen ist uns die experimentelle Methode nötig, sondern sie leistet uns auch sonst wichtige Dienste beim Studium der Phylogenie. Freilich habe ich ja schon in der Einleitung betont, daß die experimentelle Biologie vor allem für die causale Erforschung der Deszendenzprobleme, also für die Genetik, von größter Wichtigkeit ist, nicht so sehr für die Phylogenetik, d. h. für die formale Verfolgung der Stammeslinien. So ist ja das Hauptgebiet der Experimentalbiologie die Feststellung der Vererbungsstatsachen, das ätiologische Studium neu auftretender bzw. erworbener Eigenschaften und schließlich die Vereinigung beider Probleme: das vielumstrittene Gebiet der Vererbung erworbener Eigenschaften. Aber wenn auch die experimentelle Forschung in erster Linie auf diese Probleme eingestellt ist, so wäre es doch ganz verfehlt, zu glauben, daß nicht auch die Phylogenetik, also die formale Erforschung der Deszendenzprobleme, wichtige Erkenntnisse aus der Experimentalbiologie zu schöpfen hat.

Da haben wir zunächst das Studium der R e g e n e r a t i o n s - v o r g ä n g e. Wir haben ja schon im vorigen Abschnitt gesehen, daß durch Regeneration öfters teratologische Bildungen zustande kommen und das diese unter Umständen auch für die Phylogenetik wertvolle Anhaltspunkte liefern können. Das ist aber nicht das einzige, was die stammesgeschichtliche Forschung aus den Regenerationserscheinungen lernen kann. Vor allem kommt hier vielmehr der Grad des Regenerationsvermögens in Betracht; denn dieser kann uns über die Entwicklungshöhe einer Formengruppe oft wichtige Aufschlüsse geben. Im allgemeinen zeigt sich nämlich, daß das Regenerationsvermögen — ganz ähnlich wie die Variabilität — bei niederen Gruppen viel stärker entwickelt ist, während es bei höher spezialisierten Formen immer mehr reduziert wird. So bietet uns das Studium des Regenerationsvermögens eine nicht zu unterschätzende Stütze für die auf Grund des morphologischen und ethologischen Verhaltens durchgeführte Feststellung der Spezialisationshöhe. Ich will dies an einem Beispiel erläutern. Wie ich schon früher gezeigt habe, erweisen sich die Gryllacriden (einschließlich Stenopelmatinen) auf Grund ihrer morphologischen Charaktere als die relativ ursprünglichsten unter den rezenten Saltatoriern. *Griffini* hat darauf hingewiesen, daß diese Tatsache durch das weitgehende Regenerationsvermögen dieser Gruppe voll und ganz bestätigt wird. Er sagt, „gli Stenopelmatidi vanno piuttosto uniti ai Grillacridi che sono le forme maggiormente primitive degli Ortotteri Saltatori, ed i Grillidi sono più prossimi a questi che non gli altri gruppi. Gli Acrididi infine costituiscono un gruppo relativamente evoluto e moderno.. Infatti negli Stenopelmatidi, che sono molto primitivi fra gli Ortotteri saltatori, la rigenerabilità delle zampe di qualsiasi paio non solo si verifica in seguito alla perdita di esse per amputazione, ma sussiste ancora quando la perdita si a avvenuta per autotomia. Nei Grillacridi veri, probabilmente le cose si verificheranno pure egualmente. Nei Grillidi, già più evoluti, appare che la rigenerabilità delle zampe di qualsiasi paio si verifica in seguito alla perdita di esse per amputazione, mentre per le zampe posteriori cessa di verificarsi quando la loro perdita sia dovuta ad autotomia. La facoltà rigenerativa ad ogni modo è molto spiccata. Nelle Phasgonouridae o Tettigonidae (olim Locustidae) che sono all' incirca all' equal grado di evoluzione dei Grillidi, probabilmente le cose si verificheranno in questo modo. Negli Acrididi, più in via di continua evoluzione fra tutti gli Ortotteri saltatori, la rigenerabilità delle zampe si verifica teoricamente come nei Grillidi, ma la facoltà rigenerativa è assai minore.“

Aber nicht allein der Grad des Regenerationsvermögens kann uns wertvolle Aufschlüsse geben, sondern auch die Art der Aus-

bildung der Regenerate selbst. Hier gilt dasselbe, was früher über teratologische Bildungen gesagt wurde, nur daß wir hier den Vorteil haben, die Ätiologie im Experiment genau verfolgen zu können, während die Monstrositäten uns im allgemeinen nur in der Natur gegeben sind und ihre künstliche Hervorbringung in sehr vielen Fällen bisher noch nicht gelungen ist. Wie die teratologischen Bildungen, so zeigen uns ja auch die Regenerate sehr oft eine Art der Ausbildung von Organen, wie sie im Laufe ganz normaler Entwicklung sonst nicht zustande kommt. Wir können also auch hier wieder die Organe in einer über die normale Variationsbreite hinausgehenden Form untersuchen und daraus lassen sich oft wertvolle Schlüsse für die Phylogenie des betreffenden Organs ziehen und sein morphologischer Wert mitunter besser beurteilen, als dies bei dem normalen Organ möglich ist. Im allgemeinen wird ja das Regenerat weniger gut ausgebildet sein als das normale Organ; es macht dann sehr oft den Eindruck einer primitiven Bildung und hat schon Anlaß gegeben, daß von „atavistischen Regenerationen“ gesprochen wurde. Aber auch hier ist natürlich — wie überhaupt beim sogenannten „Atavismus“ immer — größte Vorsicht am Platze. Wenn das Regenerat weniger gut entwickelt ist als das normale Organ, so ist ja damit natürlich noch immer nicht gesagt, daß es nun wirklich mit der Ausbildung jenes Organs auf einer früheren phylogenetischen Entwicklungsstufe übereinstimmt, wie dies ja der Begriff des Atavismus erfordern würde. Es kann sich ja vielmehr bloß um eine gewisse äußere Ähnlichkeit infolge der mangelhaften Entwicklung handeln. Aber selbst wenn diese Ähnlichkeit sehr weitgehend ist, wird sich wohl im allgemeinen kaum der Beweis erbringen lassen, daß wirklich ein Atavismus vorliegt. Denn auf jener vorausgesetzten phylogenetischen Vorstufe war das primitive Organ weiter entwicklungsfähig, also in gewissem Sinne ein Oriment; das Regenerat stellt aber eine unvollständige Bildung dar, die aus dem gut entwickelten Organ hervorgegangen und nicht mehr weiter entwicklungsfähig ist, verhält sich in dieser Hinsicht also eher wie eine Reduktionsbildung. Über die Wichtigkeit der Unterscheidung von orimentären und reduzierten Organen war schon früher im morphologischen Teile ausführlich die Rede. In ganz ähnlicher Weise sind aber auch die sogenannten „Regenerationsatavismen“ mit einer gewissen Skepsis zu beurteilen.

Hat man doch sogar schon geglaubt, auf Grund von Regenerationsvorgängen eine Umkehr (Reversibilität) der individuellen Entwicklung annehmen zu dürfen. *Driesch* hat nämlich gezeigt, daß bei der Ascidie *Clavelina* nach Isolierung der Kiemenkörbe keine eigentliche Regeneration, d. h. Neubildung von der Wundfläche aus erfolgt, sondern daß vielmehr zunächst eine Rückbildung stattfindet. „Kiemen und Siphonen werden am dritten

oder vierten Tage, erstere ganz, letztere entweder ganz oder bis auf Reste zurückgebildet, worauf die ganze Körpermasse, unter Abscheidung von reichlichem, weißen Pigment zu einem runden, weißen, äußerlich strukturlosen Klumpen erfolgt. Nach 10 bis 30 Tagen Ruhe beginnt Verjüngung mit einer Längsstreckung und Aufhellung der Masse, Siphonen und eine zunächst geringere Zahl von Kiementaschen werden restituiert und zum Schluß liegt eine neue kleine Ascidie vor, deren Gesamtgröße der Größe des isolierten Kiemenkorbes entspricht“ (*Haecker*). Es erweckt hier also zunächst den Eindruck, als ob zuerst eine Rückbildung der ganzen Differenzierung eingetreten wäre und dann aus dem hierdurch entstandenen „embryonalen“ Gewebe eine Neudifferenzierung. Dies ist aber nicht der Fall, wie *Schaxel* gezeigt hat. Er kam „zu dem Ergebnis, daß bei den Reduktionsvorgängen von *Clavelina* die aus histogenetisch differenzierten Geweben bestehende Organisation vollständig zerstört wird, indem alle typisch differenzierten Zellen histolysiert werden und meist der Phagocytose anheimfallen. Dabei werden die bei der typischen Ontogenese indifferent gebliebenen, als Reservematerial dienenden Zellkomplexe infolge Aufhebung hemmender „Nachbarschaftswirkungen“ (*Roux*) aktiviert und bilden unter Proliferation eine aus neugebildetem Ektoderm, Mesenchym und Entoderm bestehende dreischichtige Blase, von welchem Stadium aus dann in durchaus typischer Weise die Entwicklung der neuen *Clavelina* erfolgt. Also im ganzen nicht rückläufige Differenzierung und Wiederaufbau von verjüngtem Material aus, sondern vollkommene Destruktion aller Differenzierungen und Restitution von indifferenten Reservezellen aus“ (*Haecker*). So haben wir also hier durch die experimentelle Forschung eine wichtige Stütze des *Dolloschen* Gesetzes auf ontogenetischem Gebiete erhalten.

Aber auch auf phylogenetischem Gebiete hat uns die experimentelle Forschung wertvolle Anhaltspunkte für das Verständnis des Irreversibilitätsgesetzes geliefert, die für uns um so wichtiger sind, als wir schon im morphologischen Teil gesehen haben, daß dieses Gesetz eine der bedeutsamsten Stützen der ganzen morphologischen Methode und damit eine wichtige Grundlage der stammesgeschichtlichen Forschung überhaupt bildet. „Bemerkenswerte Versuche hat in dieser Hinsicht *Kammerer* beim Grottenolm (*Proteus anguineus*) angestellt. Das Auge des neugeborenen Proteus hat die Form der sekundären Augenblase und bleibt im allgemeinen, wenn auch unter anfänglich geringer Größenzunahme, auf diesem Stadium stehen. Neben einigen Differenzierungen (Chorioidea, Membrana limitans externa, Knorpelgewebe in der Sklera) kommt es auch zu Rückbildungsprozessen, nämlich zum Schwund der Linse, deren Platz durch das weiterwuchernde Stratum ciliare

retinae ausgefüllt wird. Setzt man aber die neugeborenen Olme rotem Licht aus, so entwickelt sich im Laufe von vier bis fünf Jahren ein wohlentwickeltes Lichtauge von beträchtlicher Größe und weitgehender Differenzierung (Entwicklung von Linsenfasern, vollkommene Ausbildung der Sehzellen, Differenzierung von Iris, Pupille, Cornea usw.). Auch ist das Auge funktionsfähig, wie das Schnappen des Olmes nach Regenwürmern, die außerhalb der Aquariumwandung vorgehalten werden, also nicht durch Erschütterung wirken können, beweist“. (*Haecker*.) Man könnte zunächst glauben, daß es sich hier um einen Fall handelt, der dem Irreversibilitätsgesetz widerspricht. Dem ist aber nicht so. Denn das Auge von *Proteus* ist ja noch nicht phylogenetisch verlorengegangen, d. h. noch nicht gänzlich aus der individuellen Entwicklung geschwunden, sondern geht erst im Laufe dieser (also ontogenetisch) verloren. Es liegt also hier genau derselbe Fall vor, wie beim Haarkleid des menschlichen Embryos, das ja auch ein palingenetisches Merkmal darstellt, welches normalerweise im Laufe der Ontogenie verschwindet, unter Umständen aber auch beim Erwachsenen bestehen bleiben kann (Fig. 39) oder wie bei den Primärblättern verschiedener Pflanzen, die *Goebel* ja auch dann wiederum zur Ausbildung bringen konnte, wenn die Pflanze schon zur Bildung der Folgeblätter übergegangen war, worüber ja schon im teratologischen Teile das Nötige mitgeteilt worden ist. Der neugeborene Grottenolm besitzt eben noch eine entwicklungsfähige Augenanlage, nur verfällt dieselbe unter normalen Verhältnissen, d. h. in der Dunkelheit, der Rückbildung; doch kann sie eben durch die Einwirkung von rotem Licht zur Weiterentwicklung veranlaßt werden. Schließlich wäre dieser Fall auch mit der Heterophyllie amphibischer Pflanzen bis zu einem gewissen Grade vergleichbar, wo die Blätter je nach den äußeren Faktoren entweder als Wasser- oder als Landblätter ausgebildet werden. Wir kommen also hier wiederum in das Gebiet der „modifizierbaren Merkmale“, deren Ausbildung ja eben von äußeren Faktoren abhängig ist, wie ich schon bei Besprechung des Atavismusproblems erörtert habe. *Haecker* hat uns das Wesen dieser Merkmale auch vom Standpunkt der Vererbungslehre aus verständlich gemacht. Er betont, daß alle derartigen Merkmale, wie ja z. B. auch die bekanntlich sehr veränderlichen Farbenmerkmale, in bezug auf ihre Entwicklung einfach-verursacht, bzw. was eng damit zusammenhängt, autonom sind, d. h. auf Selbstdifferenzierung beruhen. Sie dürfen also eigentlich nicht als konstant betrachtet werden, wenn sie auch oft so scheinen mögen, sondern sind durch äußere Einwirkungen veränderlich, haben also mit dem *Dolloschen* Gesetze nichts zu tun, das sich ja ausdrücklich auf erblich gefestigte Charaktere bezieht. Erblich gefestigt sind aber die Merkmale erst dann, wenn sie, wie

Haecker betont, komplex-verursacht sind; sie sind, wie wir ja schon im morphologischen Teile gesehen haben, erblich gewordene Anpassungsmerkmale und zeigen, soweit über ihre Übertragungsweise etwas bekannt ist, Erblichkeitsverhältnisse, die nicht ohne weiteres als *Mendelsche* Spaltungen aufgefaßt werden können.

Das experimentelle Studium aller derartigen modifizierbaren Merkmale ist von größter Bedeutung für die phylogenetische Forschung, denn sie geben uns oft die Möglichkeit, die Entstehung von geographischen oder biologischen Rassen zu verstehen. Ich erinnere hier beispielsweise nur an die Temperaturexperimente mit Schmetterlingen, durch die es gelungen ist, Wärme- und Kälteformen künstlich hervorzurufen, die uns oft auch in der Natur als Lokalformen in Gegenden mit dem entsprechenden Klima entgegentreten. Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung das von *Baur* angeführte Beispiel der *Primula sinensis*; es gibt bei dieser Pflanze eine rote und eine weiße Rasse, die unter normalen Verhältnissen vollkommen konstant sind. Wird aber die rote Rasse im Warmhaus bei 30 bis 35° gezogen, so bringt sie nur weiße Blüten hervor; die Nachkommen dieser weißblühenden Form werden aber bei gewöhnlicher Temperatur wieder rotblütig. Bei der weißen Rasse ist die Blütenfarbe dagegen erblich gefestigt, d. h. sie blüht immer, auch bei nur 20° weiß. — Auch von der Ernährung wurde experimentell nachgewiesen, daß sie modifizierend auf die Eigenschaften einwirkt; so erzielt man beispielsweise Farbenvarietäten bei gewissen Schmetterlingen, je nachdem mit welcher Pflanze man die Raupe füttert.

Alle derartigen experimentell hervorgerufenen Modifikationen sind von großer Wichtigkeit für die systematische und phylogenetische Beurteilung der einzelnen Merkmale. Sie geben uns ein Mittel an die Hand, einwandfrei festzustellen, welche Merkmale schon vollständig konstant, welche noch veränderlich sind, d. h. welche Charaktere phylogenetisch und systematisch bedeutsamer und welche weniger wichtig für die Unterscheidung sind. In der Entomologie wird im allgemeinen auf die Strukturmerkmale größeres Gewicht gelegt als auf die Färbungsunterschiede. Dies trifft im allgemeinen wohl das richtige, aber doch nicht ausnahmslos. Bei gewissen Orthopteren sind beispielsweise die Farbenrassen auffallend konstant, in manchen Fällen sogar schwerer experimentell zu beeinflussen als die zur Abgrenzung der Arten verwendeten Strukturmerkmale. Auch bei den Thysanopteren hat *Priesner* betont, daß die Strukturmerkmale individuell viel stärker variieren als die Färbungsunterschiede. Hier hat also die Experimentalbiologie noch ein weites Feld offen und es ist — wenn wir die Arten als phylogenetische Einheiten auffassen — auch für die stammesgeschichtliche Forschung von großer Wichtigkeit, zu wissen,

welche Merkmale in jedem einzelnen Falle als die konstanten Speziesunterschiede betrachtet werden müssen.

Jedenfalls haben wir im Experiment die Möglichkeit, der Variabilität viel weitere Grenzen zu stecken, als wir sie normalerweise in der Natur vorfinden, da wir eben auch Faktoren einwirken lassen können, denen die betreffende Form in der Natur unter ihren normalen Lebensbedingungen niemals ausgesetzt ist. Das Studium der Variationsbreite ist aber — wie wir schon im bisherigen mehrmals gesehen haben — von größter Wichtigkeit für die phylogenetische Forschung. Dabei hätte die Experimentalbiologie auch noch besonders darauf zu achten, welcher Grad der Variabilität bei verschiedenen Formen künstlich hervorgerufen werden kann. Wir haben ja schon im morphologischen Teile gesehen, wie wichtig das *Rosasche* Gesetz für die Methodik der Stammesgeschichte ist; hier böte sich nun Gelegenheit, seine Richtigkeit auch experimentell zu erweisen.

Von ganz besonderer Bedeutung sind für die stammesgeschichtliche Forschung schließlich auch die *Kreuzungsversuche*. In früherer Zeit (schon *Sprengel*, 1809) wurde ja die Artbildung durch Hybridisation als ziemlich allgemeine Erscheinung angenommen. Heute wissen wir, daß Bastardierung in der Natur im allgemeinen recht selten vorkommt, auch bei Formen, die sich künstlich oft ganz leicht kreuzen lassen. Außerdem ist die Fruchtbarkeit von Artbastarden meist recht beschränkt, und zwar um so mehr, je älter die Arten sind, d. h. in je früherer Zeit sie sich voneinander phylogenetisch getrennt haben. So sagt auch *Williston*: „The older the genus or allied group of species, the more restricted, apparently, is fertile hybridity. For example: The genus *Rhinoceros* is an old one that has been but little modified since early Miocene times; I have never learned of cases of hybridity between living species. *Equus* arose in early Pliocene times with all its essential modern characters; hybridization between all its living species is not difficult, but the hybrids are infertile. The genus *Bos*, while beginning in the Pliocene, did not attain full development till Pleistocene times, its numerous species are continuously fertile in all combinations. *Rhinoceros* is long past the zenith of its evolution; its highest specialization was in the Pliocene, or at most Pleistocene. *Equus*, too, is past the highest point of its development, perhaps, but not far. *Bos*, on the other hand, is a dominant or crescent type; its maximum specialization is in the present time.“ Dies finden wir auch in der Botanik bestätigt: bei den Orchideen, einer phylogenetisch sehr jungen Gruppe, sind beispielsweise eine ganze Anzahl von Gattungsbastarden bekannt. Demgemäß gibt uns die Möglichkeit der Bastardierung und der Grad der Fruchtbarkeit der Bastarde eine

Handhabe, um das relative Alter der zum Versuch verwendeten Spezies zu beurteilen, was natürlich für die stammesgeschichtliche Forschung sehr wichtig ist.

Man hat in früherer Zeit gemeint, daß sich Artbastarde („Hybride“) in bezug auf die Vererbung ihrer Eigenschaften wesentlich anders verhalten als Varietätsbastarde („Blendlinge“). Die Hybriden sollten in den folgenden Generationen konstant bleiben, während die Blendlinge Rückschläge nach ihren Eltern hervorbringen. Die neuere Vererbungslehre hat aber gezeigt, daß dieser Unterschied kein wesentlicher, sondern nur ein scheinbarer ist. Seit den Untersuchungen von *Johannsen* wissen wir, daß auch scheinbar ganz geschlossene systematische Einheiten nicht einheitlich sind, sondern zusammengesetzt aus einer Anzahl kleinerer Einheiten, den sogenannten „reinen Linien“. Jede dieser reinen Linien hat eine gewisse Variationsbreite und wenn wir alle zu einer Art („Population“) gehörigen reinen Linien zusammennehmen, so wird sich ihre Variationsbreite zum Teil überdecken und so eine einheitliche, durch kontinuierliche Übergänge verbundene, größere Variationsbreite der ganzen Art vortäuschen.

Kreuzen wir nun zwei Individuen verschiedener systematischer Einheiten, von denen jede für sich allein konstant und rein weiterzchtet, so werden wir finden, daß bezüglich der Vererbung des Unterscheidungsmerkmals der beiden (es sei hier der Einfachheit halber zunächst angenommen, daß sie sich nur durch ein Merkmal unterscheiden) ganz bestimmte Gesetzmäßigkeiten herrschen, die in der „*Mendelschen Regel*“ ihren Ausdruck finden. Beim Löwenmaul (*Antirrhinum majus*) gibt es beispielsweise zwei Rassen, die sich voneinander nur dadurch unterscheiden, daß die eine konstant rot, die andere konstant elfenbeinfarbig blüht. Kreuzen wir nun ein Individuum der einen mit einem der anderen Rasse, so erhalten wir zunächst eine Mischform mit blaßroten Blüten. Dieser Bastard hat eben nur von dem einen Elter her die Fähigkeit zur Bildung roter Blütenfarbe geerbt und dies äußert sich darin, daß er eine wesentlich blassere Farbe aufweist. Der Bastard ist eben durch die Vereinigung zweier verschiedenartiger Geschlechtszellen entstanden und wird darum als „heterozygotisches“ Individuum bezeichnet, im Gegensatz zu den konstanten Elterrassen, von denen jede aus gleichartigen Geschlechtszellen entstanden und somit „homozygotisch“ ist. Der Bastard bildet nun zweierlei Geschlechtszellen aus, nämlich zur Hälfte mit den Eigenschaften des Vaters, zur Hälfte mit denen der Mutter. Wenn wir nun gleiche Bastarde untereinander befruchten und so rein weiter züchten, so können vier Kombinationen dieser beiden Arten von Geschlechtszellen eintreten; ich will hier der Kürze halber die der roten Form

entsprechenden Geschlechtszellen als „rote“, die der elfenbeinfarbigenen entsprechenden als „elfenbeinfarbige“ bezeichnen. Es kann also dann bei der Befruchtung entweder eine rote männliche mit einer roten weiblichen Geschlechtszelle zusammentreffen oder eine rote männliche mit einer elfenbeinfarbigenen weiblichen oder umgekehrt eine elfenbeinfarbige männliche mit einer roten weiblichen, oder schließlich eine elfenbeinfarbige männliche mit einer elfenbeinfarbigenen weiblichen. Der erste Fall muß rote Blüten geben, da wir ja jetzt wieder eine homozygote Form vor uns haben; ebenso ergibt der letzte Fall homozygotisch elfenbeinfarbig. Der zweite und dritte Fall dagegen gibt die heterozygote Form und somit wieder blaßrote Blüten. Nach den Prinzipien der Wahrscheinlichkeitsrechnung muß die Hälfte der Nachkommen blaßrot, ein Viertel rot und ein Viertel elfenbeinfarbig sein, wie dies tatsächlich auch durch das Experiment bestätigt wird. Die beiden homozygoten züchten von nun ab natürlich rein weiter, während die heterozygote Form wieder genau so wie früher „aufspaltet“. Wenn wir den Begriff des Atavismus so weit fassen würden, wie dies *Darwin* getan hat, so müßten wir auch diese in der zweiten Bastardgeneration wieder auftretende rote und elfenbeinfarbige Form als Atavismen betrachten. Hier handelt es sich aber freilich um etwas ganz anderes als das, was man gegenwärtig herkömmlicherweise als Atavismus bezeichnet. Derartige Fälle sind schon von altersher bekannt, wenn man sie auch freilich damals noch nicht erklären konnte. So berichtet schon *Plinius*: „Indubitatum exemplum est Nicaei nobilis pyctae Byzantii geniti qui adulterio Aethiopis nata matre nihil a ceteris colore differente ipse avom regeneravit Aethiopem.“

Nun kann aber der Fall eintreten, daß die heterozygote Form äußerlich einer der beiden Elternformen völlig gleich zu sein scheint. Dies ist beispielsweise der Fall, wenn wir dunkle Säugetiere mit der albinotischen Form derselben Species kreuzen. Dann werden alle Heterozygoten ebenso dunkel sein wie die homozygote dunkle Rasse. Wir werden daher als erste Bastardgeneration durchweg dunkle Individuen erhalten, in der zweiten drei Viertel dunkle und ein Viertel weiße. Von diesen drei Vierteln bleibt aber nur eines weiterhin konstant, während die beiden anderen, die eben heterozygot sind, wiederum in eine weiße und dunkle Form aufspalten. Wir bezeichnen hier jenes Merkmal, das äußerlich sowohl der einen homozygoten wie der heterozygoten Form zukommt, als „dominant“, das andere, das bei den Heterozygoten vollständig verdeckt ist, als „rezessiv“. So ist also hier die dunkle Färbung dominant, die weiße Färbung rezessiv. Die weißen Individuen werden hier stets rein weiter züchten, während die heterozygoten Dominanten wieder aufspalten.

Es sind aber auch Fälle beobachtet worden, wo die Kreuzung zweier weißer Individuen auch dunkelfarbige Nachkommen ergibt. Es handelt sich da um zwei äußerlich gleiche, aber in bezug auf ihre Erbanlagen verschiedene weiße Rassen, von denen jede für sich rein weiterzchtet. Die Kreuzung ergibt aber dann die Färbung der einstigen Ahnenform, also anscheinend einen typischen Fall von Atavismus, da ja die ganze empirische Vorfahrenreihe zurück dieses einstige Ahnenmerkmal nicht aufgetreten war und die beiden nun gekreuzten Individuen sich voneinander äußerlich nicht unterscheiden. Wir haben also hier das erzielt, was man als „Hybridatavismus“ bezeichnet. Solche Fälle haben wir uns in folgender Weise zu erklären. Wir müssen annehmen, daß der Farbstoff dadurch entsteht, daß eine farblose Vorstufe desselben, sein „Leukokörper“, mit einem anderen Stoffe, etwa einem Enzym, in Verbindung tritt. Nun sind „Fähigkeit zur Bildung des Leukokörpers“ und „Fähigkeit zur Bildung des Enzyms“ zwei ganz verschiedene Dinge. Eine weiße Rasse kann nun die Fähigkeit zur Bildung des Leukokörpers besitzen, aber keine zur Enzymbildung. Eine andere weiße Rasse wird Enzym bilden können, aber nicht den Leukokörper. In keiner der beiden Rassen wird daher bei Reinzüchtung die Farbe auftreten können. Wenn man diese beiden, äußerlich gleichen Rassen miteinander kreuzt, dann vereinigt man dadurch in einem Individuum beide Fähigkeiten und der Bastard wird jetzt den Farbstoff der einstigen Ahnen wieder produzieren. Analoge Erscheinungen beobachtet man nun nicht bloß bei Kreuzung von Färbungsrassen, sondern auch sonst, bei allen möglichen anderen Eigenschaften. Es ist klar, daß durch solche Fälle leicht ein Spontanatavismus vorgetäuscht wird, obwohl es sich keineswegs um einen solchen handelt.

Immerhin scheinen auch bei Rassenunterschieden, die also phylogenetisch noch nicht sehr weit zurückreichen und daher vielleicht noch nicht genügend gefestigt sind, gelegentlich auch wirkliche Spontanatavismen aufzutreten, wie ich schon im morphologischen Teile erwähnt habe. „Um sicher zu sein, daß man es bei solchen Vorkommnissen wirklich mit Spontanatavismen zu tun hat, muß natürlich die Möglichkeit einer vorangegangenen Kreuzung vollkommen ausgeschlossen sein. In einzelnen Fällen dürfte dies auch tatsächlich zutreffen. Wenn z. B. in Pedigreestämmen des Hafers Individuen mit echter Wildhafer-Begrannung auftraten, so konnte *Nilsson-Ehle* die Möglichkeit eines Bastardatavismus hauptsächlich deswegen ausschließen, weil erstens Wildhafer in Svalöf vollkommen fehlt und vor allem, weil sich die Differenz nur auf ein einziges Merkmal bezieht, während bei Kreuzungen auch andere Merkmale aufgespalten werden“. (*Haecker*.) Immerhin ist eine einwandfreie Feststellung von Spontanatavismen sehr selten und

bezieht sich dann stets nur auf ganz junge, noch nicht hinlänglich gefestigte Rassencharaktere. Daher kann in solchen Fällen von einer wirklichen Umkehr der stammesgeschichtlichen Entwicklung keine Rede sein.

Die meisten beschriebenen Fälle von „Atavismus“ sind aber zweifellos sichere Hybridatavismen, die ganz nach demselben Prinzip zu erklären sind, wie das Auftreten gefärbter Individuen bei Kreuzung zweier erblich (aber nicht äußerlich) verschiedener weißer Rassen. Hierher gehört beispielsweise der schon von *Darwin* mitgeteilte Zuchtversuch, bei welchem ein schwarzer spanischer Hahn mit einer weißen indischen Seidenhenne gekreuzt wurde. Bei beiden Rassen treten niemals wildfarbige Individuen auf, wohl aber zeigt der Bastard Wildfarbe. Etwas Ähnliches liegt bei Auftreten von Bein- oder Schulterstreifen oder Rückenmähne bei Equidenbastarden vor. In allen diesen Fällen handelt es sich in gewissem Sinne um Atavismus, nämlich um das Wiederauftreten einstiger Ahnenmerkmale, die sonst (ohne die Kreuzung) nicht wieder zum Vorschein kommen. Aber doch haben wir es hier mit etwas ganz anderem zu tun, als bei jenen Fällen von angeblichem Atavismus, die wir im morphologischen Teil kennengelernt und analysiert haben. Mit Recht hat *Wettstein* betont, „daß derartige Hybridatavismen mit wirklichem Atavismus nicht verwechselt werden dürfen, da die bei den Hybriden wieder aufgetauchten Eigenschaften der Ursprungsformen noch latent, aber nicht verlorengegangen sind“.

Aus der außerordentlich großen Zahl von Beispielen des Hybridatavismus will ich hier nur noch eines herausgreifen, das auch deshalb besonders interessant ist, weil wir dabei gleichzeitig auch das Auftreten eines neuen äußeren Merkmales feststellen und aus der Kombination der Vererbungsfaktoren leicht erklären können. Es handelt sich da um Hühnerrassen, die sich voneinander in der Kammform unterscheiden. Die eine Rasse ist durch den sogenannten „Erbsenkamm“ (Fig. 45 a), die andere durch den „Rosenkamm“ (Fig. 45 b) ausgezeichnet. Wir haben also hier offenbar mit zweierlei Erbfaktoren zu tun, von denen der eine die Umwandlung des normalen Kammes in den Erbsenkamm, der andere die Umwandlung des normalen Kammes in den Rosenkamm auslöst. Bei den Erbsenkammhühnern ist der erstere Faktor „positiv“ entwickelt, d. h. so, daß diese Umwandlung zum Erbsenkamm zustande kommt, der Rosenkammfaktor dagegen „negativ“, d. h. so, daß die Umwandlung zum Rosenkamm hier nicht bewirkt wird. Ganz analog müssen die Rosenkammhühner einen positiven Rosenkammfaktor und einen negativen Erbsenkammfaktor besitzen. Jeder dieser beiden positiven Faktoren verhält sich seinem negativen gegenüber dominant. Jede der beiden Rassen züchtet

für sich allein rein weiter. Wird aber jetzt ein Erbsenkammhuhn mit einem Rosenkammhuhn gekreuzt, so hat die Bastardgeneration eine neue Kammform, die in der Natur bei den malayischen Hühnern vorkommt und wegen ihres Aussehens als Walnußkamm (Fig. 45 *d*) bezeichnet wird. In dieser Bastardgeneration ist natürlich sowohl der Erbsenkamm- wie der Rosenkammfaktor positiv und ihre Zusammenwirkung bringt die Form des „Walnußkamms“ hervor.

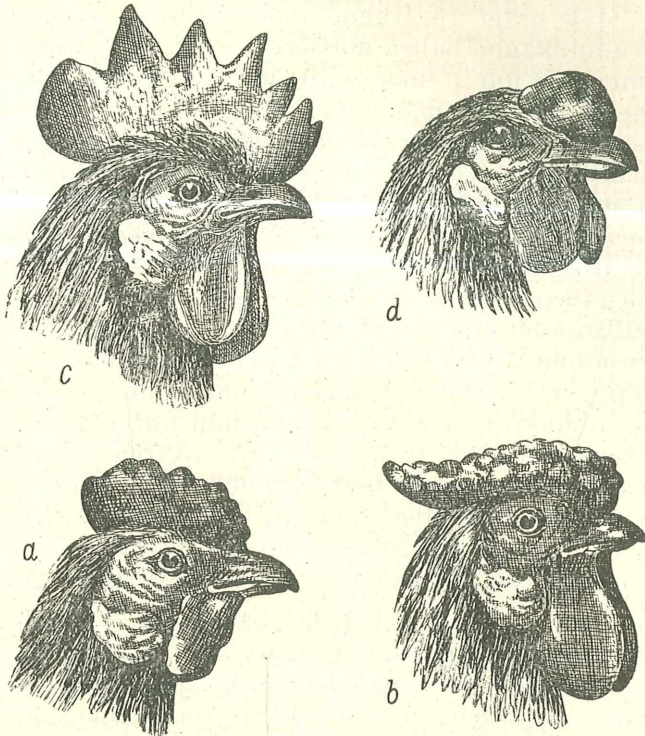


Fig. 45. Hühnerkämme.

a = Erbsenkamm; *b* = Rosenkamm; *c* = normaler Kamm; *d* = Walnußkamm.
(Nach Bateson aus Baur.)

Das Walnußkammhuhn enthält aber natürlich auch die beiden negativen Faktoren, nur haben dieselben hier keine Wirkung auf die äußere Erscheinung. Züchten wir aber die Walnußkammhühner weiter, so müssen sie nun nach der *Mendelschen* Regel aufspalten, indem in manchen Nachkommen die negativen Faktoren von den positiven wieder getrennt auftreten. Die möglichen Kombinationen sind:

Erbsenkammfaktor	+	Rosenkammfaktor	+	.. Walnußkammhuhn
„	+	„	—	.. Erbsenkammhuhn
„	—	„	+	.. Rosenkammhuhn
„	—	„	—	.. Huhn mit normalem Kamm.

Im letzten Falle tritt also wieder ein Bastardatavismus auf: die Kammform der einstigen Stammrasse. Denn da hier beide Faktoren negativ sind, so wird weder die Umbildung zum Erbsenkamm, noch die zum Rosenkamm bewirkt, es muß also der normale Kamm wieder zum Vorschein kommen.

Stellt man sich alle denkbaren Kombinationen der Vererbungsfaktoren zusammen, so ergibt die einfache mathematische Permutation, daß unter 16 Hühnern der zweiten Bastardgeneration 9 einen Walnußkamm haben müssen, 3 einen Erbsenkamm, 3 einen Rosenkamm und nur 1 einen normalen Kamm. Das letztere Merkmal erscheint also als ein seltener und gewissermaßen nur zufällig auftretender Atavismus, wenn man die ätiologischen Zusammenhänge nicht kennt. Tatsächlich wurden solche Fälle auch früher (*Darwin*) so gedeutet und die meisten als „Atavismus“ beschriebenen Fälle sind in derartiger Weise einfach nach den *Mendel*-schen Bastardierungsregeln zu erklären. Das Beispiel lehrt uns aber auch noch etwas anderes. In der zweiten Bastardgeneration sind die Walnußkammhühner in größerer Zahl vertreten als alle übrigen Formen zusammen. Dies kann den Anschein erwecken — namentlich bei zu geringer Anzahl von Versuchsmaterial — als würde das Walnußkammhuhn rein weiterzüchten und nur gelegentlich wieder ein Atavismus nach den früheren Ahnen auftreten, und zwar nach den näheren (Rosenkamm und Erbsenkamm) häufiger als nach den entfernteren (normaler Kamm). Alles macht also ganz den Eindruck, als hätten wir einen echten Atavismus vor uns, tatsächlich handelt es sich aber nur um *Mendelsche* Aufspaltung.

Eine einfache mathematische Überlegung¹⁾ ergibt, daß die Zahl der Bastardindividuen um so größer ist, je mehr Merkmale selbständig mendeln. Ihre Zahl steigt bei Vermehrung der Merkmale in Potenzen von 3. Die nächstgrößten Individuenzahlen ergeben dann jene Formen, die sich nur in einem einzigen Merkmal von der Bastardform unterscheiden und daher bei größerer Zahl der Merkmale leicht mit derselben verwechselt werden können. So kann bei zu geringem Versuchsmaterial sehr leicht der Eindruck entstehen, als würde die Bastardform rein weiterzüchten. Bastardieren wir verschiedene Arten miteinander, so werden wir fast immer den Fall vor uns haben, daß sehr viele Merkmale verschieden sind. Es wird also dann gerade bei Artbastarden der Anschein erweckt werden können, als würden dieselben rein weiterzüchten. Tatsächlich hat man dies früher (*de Vries*) auch angenommen und darin einen wesentlichen Unterschied zwischen Artbastarden

¹⁾ Auf die Durchführung dieser mathematischen Ableitung will ich hier nicht weiter eingehen. Sie ist derzeit ohnehin allgemein bekannt und übrigens in jedem Lehrbuch der Vererbungslehre nachzulesen.

(„Hybriden“) und Rassenbastarden („Blendlinge“) sehen zu müssen geglaubt. Dies ist aber nur eine Täuschung, die bei genauen Versuchen leicht nachzuweisen ist. *Baur* hat betont, daß bei 20 Unterscheidungsmerkmalen (bzw. Erblichkeitsfaktoren) in der zweiten Bastardgeneration über eine Billion Kombinationen möglich sind, von denen nur eine genau dem einen Elter gleichen würde.

In manchen Fällen hat man aber tatsächlich Speziesbastarde gefunden, die auch bei genauerer Untersuchung erblich konstant sind. Diese Konstanz kann verschiedene Ursachen haben, entweder die, daß die Bastarde sich nur parthenogenetisch vermehren (z. B. *Hieracium*-Bastarde) oder daß die Vermehrung zwar eines Anreizes durch Bestäubung bedarf, aber trotzdem nicht durch Befruchtung, sondern parthenogenetisch vor sich geht (Pseudogamie). Als Pseudogamie ist zweifellos auch die „Befruchtung“ von Seeeggeleiern durch Sperma der Miesmuscheln zu erklären. Endlich kann eine Konstanz der Bastarde auch noch dadurch vorgetäuscht werden, daß bei ihrer Fortpflanzung die homozygoten Kombinationen lebensunfähig sind, d. h. keinen entwicklungsfähigen Samen liefern (z. B. *Oenothera lamarckiana* = *velans* \times *gaudens* nach *Renner*), so daß nur aus den heterozygoten Kombinationen neue Individuen hervorgehen. Auf diese Weise wird dann eine Konstanz bei verminderter Fruchtbarkeit vorgetäuscht. — Bei vielen Artbastarden ist aber die Fruchtbarkeit überhaupt sehr stark herabgemindert oder gänzlich verlorengegangen, so daß sich dann die Frage nach einer eventuellen Konstanz nicht entscheiden läßt. Wegen der großen Zahl der zur Feststellung *Mendelscher* Spaltungen nötigen Individuen ist nämlich eine sehr starke Vermehrung unbedingt nötig.

Immerhin haben wir hier gesehen, daß durch Kreuzung Formen mit neuen äußeren Merkmalen (z. B. Walnußkammhuhn) oder Merkmalskombinationen entstehen können, die sich unter Umständen praktisch, d. h. für die rein morphologische Untersuchung ohne Heranziehung der experimentellen Erblichkeitsforschung, als konstant erweisen können. In der Natur scheint dies allerdings verhältnismäßig selten vorzukommen, häufiger dagegen im Zustande der Domestikation. Zweifellos ist die Entstehung mancher unserer Haustier-„Arten“ auf diese Weise zu erklären. Auch viele Kulturpflanzen sind auf Kreuzungen zurückzuführen, z. B. Petunien, Verbenen, Stiefmütterchen, Fuchsien, Begonien, Primeln, viele Getreide-, Rüben- und Obstsorten etc. Auch die Vielgestaltigkeit gewisser in der Natur vorkommender Gattungen (*Rubus*, *Mentha*, *Tulipa*, *Sempervivum* u. a.) dürften zum Teil dadurch ihre Erklärung finden (*Wettstein*). In allen solchen Fällen kann die experimentelle Forschung noch manche phylogenetisch wertvollen Ergebnisse ans Licht bringen.

VIII. Die chemisch-serologische Methode.

Schon mit den zuletzt erörterten Kreuzungsversuchen haben wir eigentlich das chemische Gebiet betreten. Wir haben gesehen, daß wir durch Kreuzung imstande sind, die früher getrennten Farbkomponenten, Leukokörper und Enzym, in einem Organismus zusammenzubringen und so ihre Reaktion herbeizuführen, die den Farbstoff ergibt — genau so wie wir in der Epruvette durch Vereinigung der farblosen Kaliumjodidlösung mit farbloser konzentrierter Sublimatlösung einen roten Quecksilberjodidniederschlag erhalten.

Tatsächlich dürfen wir heute annehmen, daß alle Unterschiede in der Organismenwelt letzten Endes auf chemischen Unterschieden in den Vererbungselementen beruhen, woraus sich auch wieder chemische Unterschiede der entwickelten Organismen ergeben. Wir könnten also — wenn die Biochemie schon so weit vorgeschritten wäre — jede systematische Kategorie der Organismenwelt durch chemische Unterschiede gewisser Moleküle oder Molekülgruppen zum Ausdruck bringen. Davon sind wir heute freilich noch himmelweit entfernt; aber doch ist dies der Grundgedanke, der der ganzen chemischen Methode der phylogenetischen Forschung als Leitprinzip dient und der uns gleichzeitig zeigt, daß wir hier erst ganz im Anfange einer aussichtsreichen und vielversprechenden Forschungsmethode der Zukunft stehen. So ist die Chemie berufen, „der Systematik der Zukunft noch zahlreiche wertvolle Aufschlüsse zu geben; schon heute kennt man eine ganze Reihe von entwicklungsgeschichtlich zusammenhängenden Pflanzengruppen, für welche das konstante Vorkommen gewisser chemischer Verbindungen charakteristisch ist; ich verweise hier nur beispielsweise auf das Vorkommen von Myrosin bei den meisten Familien der *Rhoeadales*, von Inulin bei den *Synandrae*, auf die Rolle, welche die Chemie in der Systematik der Flechten spielt u. dgl. m.“ (*Wettstein*). *Radlkofer* hat darauf hingewiesen, daß die bis dahin zu der Flacourtiaceengattung *Hydnocarpus* gestellten „Ignatiusbohnen“ durch ihren Gehalt an Strychnin sich als Angehörige der Loganiaceengattung *Strychnos* erweisen.

In der Bakteriologie wird schon seit langem mangels rein morphologischer Unterschiede ihr chemisches Verhalten mit großem Erfolg zur Unterscheidung der Rassen und Arten herangezogen. Aerobie, Gasbildung, Säureproduktion, Nitrifikation usw. mögen hier als Beispiel dienen. Dabei ist eine Umwandlung der einen in eine andere Form durch Änderung der äußeren Bedingungen meist ziemlich leicht zu erzielen, wie beispielsweise *Beijerinck* für das Nitratferment (*Nitrobacter*) nachgewiesen hat. „Die Umwandlung der nitratierenden oligotrophen, in die nicht nitratierende polytrophe Form, findet . . . statt bei besserer Ernährung, nicht nur bei

Impfung auf Platten, sondern auch in Nährlösungen.“ „Die beiden Formen müssen als physiologische Arten bezeichnet werden und verhalten sich zueinander als Modifikationen und nicht als Mutationen“ (*Beijerinck*, 1914). Derartige Fälle zeigen uns gleichzeitig auch, daß das *Rosasche* Gesetz auch in bezug auf das chemisch-physiologische Verhalten Geltung hat: eine so weitgehende Umstimmung des ganzen Stoffwechsels und Chemismus, wie sie hier bei den tiefstehenden Bakterien ohne weiteres möglich ist, wäre bei höheren Tieren oder Pflanzen vollständig ausgeschlossen! Immerhin ist aber auch bei diesen eine gewisse chemische Veränderung möglich. Es hat sich nämlich gezeigt, daß höhere Tiere auf das Eindringen von Giften, Bakterien usw. („Antigenen“) in der Weise reagieren, daß sie Gegengifte (Antikörper) zur Ausbildung bringen, welche jene Krankheitserreger unschädlich machen. Dadurch wird der Organismus gegen das betreffende organische Gift unempfindlich (immun). Da die Antikörper vorher nicht vorhanden waren, so haben wir also hier gleichfalls eine Veränderung des Chemismus durch äußere Faktoren vor uns.

Auf den Prinzipien der Antikörperbildung beruht im wesentlichen die ganze serodiagnostische Untersuchungsmethode der stammesgeschichtlichen und systematischen Forschung. Es mag vielleicht überflüssig erscheinen, hier die theoretische Grundlage dieser Untersuchungsmethode zu erörtern, dürfte aber doch wohl nötig sein, da diese Zusammenstellung in erster Linie für Systematiker und Phylogenetiker bestimmt ist, denen das Gebiet der Serologie etwas ferner liegt. Als Antikörper im weitesten Sinne wird sehr Verschiedenes bezeichnet. Da haben wir zunächst die *Antitoxine*, die die Fähigkeit haben, die schädigende Wirkung eingedrungener Giftstoffe zu beseitigen. Wenn zellige Elemente (Bakterien, fremde Blutkörperchen usw.) in den Körper gelangen, so werden sie durch „*Agglutinine*“ zusammengeballt (agglutiniert) und schließlich zur Abscheidung gebracht. Aber auch gelöstes tierisches und pflanzliches Eiweiß wird in ähnlicher Weise durch Antikörper der Leibessäfte angegriffen und unschädlich gemacht, indem es aus der Lösung ausgefällt (präzipitiert) wird; diese Antikörper nennen wir *Präzipitine*. Schließlich haben wir noch die *Lysine* zu unterscheiden, welche fremde Zellen (Bakterien, Blutkörperchen usw.) auflösen (*Cytolysine*, *Bakteriolysine*, *Hämolysine*). Die Entstehung aller dieser Antikörper können wir uns am besten durch molekular-chemische Vorgänge nach der *Ehrlichschen Seitenkettentheorie* veranschaulichen¹⁾. Darnach haben wir uns das Protoplasma der lebenden

¹⁾ Im Gegensatz zu dieser Theorie betrachtet jedoch *Mez* die Antikörper als Abbauprodukte der Antigene.

Zellen aus Molekülen zusammengesetzt zu denken, deren jedes aus einem „Kern“ und aus „Seitenketten“ besteht. Das Paradigma für dieses Bild war der Benzolkern mit seinen verschiedenen Seitenketten. Die Seitenketten oder Rezeptoren haben die Aufgabe, mit ihrer „haptophoren Gruppe“ Nährsubstanzen chemisch zu binden, damit sie dann weiterhin zerlegt und assimiliert werden können. In der gleichen Weise binden die Rezeptoren aber auch Gifte, die sich dadurch von Nährstoffen unterscheiden, daß sie nicht so rasch zersetzt werden können und außerdem eine bestimmte chemische Gruppe, die toxophore Gruppe, besitzen, welche durch ihre Einwirkung zu einer schweren Vergiftung der Zellen führt. „Wenn daher eine gewisse Grenze der Verankerung von toxophoren Gruppen an den Zellen überschritten ist, so stellt die Zelle ihre Funktion ein. Tritt eine Außerfunktionssetzung bei zu vielen Zellen eines oder mehrerer Organe, die vitale Funktionen haben, ein, so erfolgt der Tod des Organismus. Ist diese Grenze nicht erreicht, so wird . . . eine Neubildung zum Ersatz der außer Funktion gesetzten Teile der Zelle angeregt“ (*Kolle-Hetsch*). Dabei tritt — wie ja auch sonst sehr oft bei Regenerationsvorgängen — eine Hyperregeneration ein, so daß mehr Rezeptoren neugebildet werden, als ursprünglich vorhanden waren. Dieser Überschuß an Rezeptoren ist aber für die Funktion der Zellen unnötig und wird daher in das Serum abgestoßen. Sie müssen hier natürlich dieselben Fähigkeiten haben wie früher, nämlich die zu ihnen passenden Gifte, durch deren Einwirkung also ihre Hyperregeneration verursacht worden war, zu binden. Da aber die Rezeptoren jetzt frei sind, d. h. nicht mehr mit den lebenden Zellen in Verbindung stehen, so kann die toxophore Gruppe des gebundenen Giftes nun nicht mehr auf jene wirken: das Toxin ist neutralisiert.

Nach diesen Prinzipien erklärt sich uns auch die natürliche Immunität bei gewissen Tierformen, z. B. die der Schildkröten gegen Tetanusgift. *Metschnikoff* fand als Ursache dieser Erscheinung, daß die Schildkröte in keinem Organ Tetanusgift zu binden vermag; sie ist daher gegen dieses völlig unempfindlich, aber auch unfähig, Tetanusantitoxine zu erzeugen. Anders erklärt sich die natürliche Immunität von Hühnern gegen Tetanus. Das Huhn kann Tetanustoxin in seinem Zentralnervensystem binden, erkrankt aber nicht, weil die toxophore Gruppe für die Ganglienzellen des Huhnes nicht giftig ist; die haptophore Gruppe wird aber verankert und führt zur Antitoxinbildung.

Ehrlich unterscheidet dreierlei Arten von Rezeptoren. Die Rezeptoren erster Ordnung bestehen nur aus einer haptophoren Gruppe; hierher gehören die Antitoxine. Die Rezeptoren zweiter Ordnung besitzen außer der haptophoren auch noch eine zymophore Gruppe, an welche, die spezielle zusammenballende oder

ausfällende Wirkung dieser Rezeptoren gebunden ist; hierher gehören die Agglutinine und Präcipitine. Die Rezeptoren dritter Ordnung endlich haben zwei haptophore Gruppen; die eine derselben („cytophile“ Gruppe) dient zur Aufnahme bestimmter hochmolekularer Stoffe, die aber nur dann zersetzt werden können, wenn sich die zweite haptophore („komplementophile“) Gruppe mit gewissen, im Blutplasma vorhandenen, fermentartig wirkenden Stoffen (Komplementen) verbindet. Ist die cytophile Gruppe nicht gebunden, so tritt auch die Bindung des Komplementes nicht ein, sondern dieses bleibt frei in der Lösung. Wegen des Besitzes zweier haptophorer Gruppen heißen diese Rezeptoren auch Amboceptoren; sie umfassen die Lysine.

Auf der Anwesenheit von Hämolytinen (samt Komplement) beruht die Auflösung fremder Blutkörperchen, gegen die die betreffenden Hämolytine gebildet worden waren. Wird ein Kaninchen durch Injektionen mit Hammelblut vorbehandelt, so werden in seinem Blut spezifische Amboceptoren gegen Hammelblut entstehen. Da im Blut auch stets das nötige Komplement vorhanden ist, so wird derartiges Kaninchenserum ihm zugesetzte Hammelblutkörperchen in der Eprouvette auflösen, d. h. die Hämolyse tritt ein. Wollen wir also Blutkörperchen daraufhin untersuchen, ob sie von einem Hammel (oder von einer nahe verwandten Tier-species) stammen, so brauchen wir sie nur derart vorbehandeltem Kaninchenserum zuzusetzen. Die Hämolyse zeigt uns dann den positiven Ausfall der Reaktion an. Diese Art der Durchführung wäre aber nur für Blutkörperchen anwendbar. In der Praxis, wo es sich ja meist um andere organische Stoffe (Bakterienextrakte, Preßsäfte von Pflanzen, Blutserum usw.) handelt, ist die Methode daher in dieser Form nicht zu verwenden, sondern wurde hier nur angeführt, um das Folgende verständlicher zu machen. Es bilden sich nämlich nicht nur gegen Blutkörperchen, sondern auch gegen die verschiedensten gelösten Eiweißstoffe neben Präcipitinen auch komplementbindende Substanzen, also Amboceptoren, die aber dann freilich keine so augenfällige Wirkung haben wie die Hämolytine. Um den Eintritt einer Reaktion zu erkennen, muß man daher hier als Indikator ein hämolytisches System zusetzen. Die Untersuchung wird also dann nach folgendem Prinzip durchgeführt. Man bringt die zu untersuchende Eiweißlösung (Serum, Preßsaft usw.) mit einem entsprechenden Antiserum zusammen, nachdem man beide inaktiviert, d. h. durch halbstündiges Erwärmen auf 56° vom Komplement befreit hat. Will man also beispielsweise feststellen, ob das zu untersuchende Serum von Weizen oder einer nahe verwandten Art stammt, so wird man als Antiserum das Blutserum eines Kaninchens verwenden, das durch wiederholte Injektionen von Weizenextrakt zur Antikörperbildung

gegen Weizen angeregt worden war. Dann wird das Komplement zugesetzt, als welches man frisches Meerschweinchenserum verwendet. Durch Vorversuche muß zuerst festgestellt werden, welche Menge von Serum, Antiserum und Komplement notwendig ist, um die Reaktion vollständig und ohne Überschuß durchzuführen. Als Indikator verwendet man Hammelblutkörperchen, die gewonnen werden, indem man Hammelblut in einem mit Glasperlen beschickten, sterilen Kolben auffängt und durch kräftiges Schütteln defibriniert; die Blutkörperchen werden dann vom Serum durch Zentrifugieren getrennt, dreimal in physiologischer Kochsalzlösung gewaschen und in 5%iger Aufschwemmung zur Untersuchung verwendet. Das hämolytische Serum wird von einem Kaninchen gewonnen, das durch mehrmalige Injektionen von gewaschenen Hammelblutkörperchen vorbehandelt worden war. Dieses hämolytische Serum wird wieder (wie oben) inaktiviert, so daß es also kein Komplement mehr enthält. Die Mischung der Hammelblutkörperchen mit dem inaktivierten hämolytischen Serum („sensibilisierte Blutkörperchen“) muß naturgemäß bei Zusetzung von Komplement durch Lösung des Blutfarbstoffes „lackfarben“ werden. Darauf beruht die Verwendung als Indikator bei der Methode der „Komplementablenkung“. Ist nämlich das zu untersuchende Serum mit dem Antiserum in Reaktion getreten, so ist hierdurch das ganze Komplement gebunden und die Zusetzung von sensibilisierten Blutkörperchen kann keine Lackfärbung ergeben, weil ja kein freies Komplement vorhanden ist. Daher zeigt uns hier das Fehlen der Hämolyse den positiven Ausfall der Reaktion von Serum und Antiserum an. Ist dagegen diese Reaktion nicht eingetreten, so ist auch das Komplement frei geblieben und bei Zusetzung des hämolytischen Systems wird Hämolyse eintreten; ihr Eintritt ist also ein Zeichen für den negativen Ausfall der Reaktion zwischen Serum und Antiserum. Mit Hilfe dieses Verfahrens der Komplementablenkung glaubt *Bruck* auch das Eiweiß verschiedener Menschenrassen unterscheiden zu können. Seine Ergebnisse wurden aber von anderen Forschern nicht bestätigt. Das Verfahren enthält infolge seiner übergroßen Empfindlichkeit viele Fehlerquellen und dürfte deshalb weniger geeignet sein, Fragen der Systematik und Phylogenie zu lösen.

Wir haben also gesehen, daß durch Einführung organischer Fremdkörper eine Veränderung des physiologisch-chemischen Verhaltens eintritt. Dies wird in ganz allgemeinem Sinne als Allergie bezeichnet. Die Allergie braucht jedoch keineswegs immer sogleich mit Erhöhung der Widerstandsfähigkeit einzusetzen, sondern wird zumeist durch ein Stadium der Überempfindlichkeit, das man als „Anaphylaxie“ bezeichnet, eingeleitet. Auch diese kann man für die proteologische Untersuchung verwerten. Man verwendet hierzu

Meerschweinchen, die eine einmalige Injektion von 0·005 bis 0·5 cm^3 fremden Serums erhalten haben. Macht man 30 bis 50 Tage nach dieser „Sensibilisation“ eine neuerliche Injektion von 1 bis 2 cm^3 des gleichen oder eines nahe verwandten Serums, das man vorher inaktiviert und auf Körpertemperatur erwärmt, so treten beinahe sofort schwere Erscheinungen auf, Kollaps, Krämpfe und vor allem ein stets nachweisbares Sinken der Körpertemperatur. Auf diese Weise läßt sich dann leicht feststellen, ob das später injizierte, zu untersuchende Serum mit dem der ersten Injektion nahe verwandt ist oder nicht. Die hohe Spezifität der Anaphylaxie-reaktion läßt sie für die Vergleichung nahe verwandter Arten oder Rassen als geeignet erscheinen. So kam *Glock* auf diesem Wege zu Ergebnissen über die verwandtschaftliche Stellung verschiedener Hühnerrassen, *Lühning* gelang die systematische Einordnung von Schweinerassen. Andererseits dürfte die Bedeutung dieser Reaktion sich auf die Fälle naher Verwandtschaft beschränken, während die

P r ä c i p i t i n r e a k t i o n die klassische Methode für die Zwecke der Systematik und Phylogenie bleibt. Auf die rein technische Durchführung derartiger Untersuchungen brauche ich hier nicht einzugehen. Einerseits ist darüber schon in diesem Handbuche eine zusammenfassende Darstellung von *Mollison* veröffentlicht worden, und andererseits liegt diese außerhalb des Rahmens der phylogenetischen Methodik. Denn für die Phylogenie handelt es sich nicht darum, wie im einzelnen die experimentelle Prüfung vorgenommen werden muß, sondern darum, in welcher Weise die Ergebnisse der serologischen Untersuchung für die stammesgeschichtliche Forschung methodisch verwendet werden sollen. Diese Frage muß ich hier darum doch noch der Vollständigkeit wegen erörtern, da sie mit einem wesentlichen Bestandteil der phylogenetischen Methodik bildet; ich werde mich dabei allerdings möglichst kurz fassen. In bezug auf ihre Verwendung auf zoologischem Gebiete sei auf die erwähnte Arbeit von *Mollison* und die dort zitierte Literatur verwiesen; auf botanischem Gebiete kommen vor allem die Arbeiten von *Gohlke* sowie von *Mez* und seiner Schule¹⁾ (im botanischen Archiv, Königsberg) in Betracht; ein allerdings schon weiter zurückliegendes Sammelreferat über dieses Gebiet hat übrigens auch *Janchen* gegeben.

Das Wesen der Untersuchung besteht darin, daß sie uns zeigt, daß verwandten Arten bestimmte Eiweißstoffe gemeinsam sind, die sich nirgends wieder in der Tier- und Pflanzenwelt finden. Dies ist von größter phylogenetischer Wichtigkeit; denn „das Eiweiß, das ein Lebewesen von seinen Vorfahren geerbt hat, ist gewissermaßen ein Paß, auf dem die unendlich komplizierten Er-

¹⁾ *Alexnal, Hoeffgen, Kirstein, Kohz, Lange, Malligson und Worseck.*

innerungszeichen aller seiner Vorfahren eingetragen sind.... So steht die proteologische Untersuchung der gesamten morphologischen als mindestens gleichwertig gegenüber, und beide werden den größten Nutzen davon haben, daß sie ihre Ergebnisse gegenseitig kontrollieren. Darum wird der Biologe, der den verwandtschaftlichen Zusammenhängen der Tierwelt nachspürt, neben den morphologischen Methoden auch die proteologischen heranziehen“ (*Mollison*).

Es handelt sich also bei der Präcipitinreaktion darum, einen Niederschlag des zu untersuchenden Blutes mit einem durch entsprechende Vorbehandlung erhaltenen Antiserum festzustellen. Die Verwendbarkeit der Methode für die phylogenetische Forschung beruht darauf, daß die Präcipitation in hohem Grade spezifisch ist, d. h. sie tritt bei geeigneter Versuchsanordnung nur mit dem Blute der zur Vorbehandlung verwendeten Tierart ein. „Die Spezifität der Reaktion ist jedoch nicht absolut, sondern nur relativ, denn bei entsprechender Versuchsanordnung entsteht der Niederschlag nicht nur im Blute der zur Vorbehandlung verwendeten Tierart, sondern auch in dem Blute der mit ihr verwandten Arten, und zwar um so stärker, je näher die Verwandtschaft. Zum Beispiel liefert ein durch Vorbehandlung eines Kaninchens mit Menschenblut erzeugtes Antiserum, kurzweg Menschenantiserum genannt, einen Niederschlag nicht nur im Blute des Menschen, dem homologen Blute, sondern auch der übrigen Primaten, also heterologen Blutsorten, und zwar fällt dieser Niederschlag im Blute der Anthropomorphen (Menschenaffen) stärker aus, als in dem eines Cynomorphen (niederen Affen). Diese Erscheinung läßt sich zur Prüfung der systematischen Stellung einer Tierart verwenden“ (*Mollison*).

Bei Wirbeltieren wird man ja im allgemeinen Blutserum für die Untersuchung verwenden. Bei niederen Tieren und Pflanzen ist man aber auf Preßsäfte u. dgl. angewiesen und da handelte es sich zunächst darum, festzustellen, ob die Reaktion davon unabhängig ist, von welchen Organen der Preßsaft gewonnen wurde. Diesen Nachweis haben *Magnus* und *Friedenthal* (1907) erbracht. Sie stellten sich hierzu ein Roggensamenimmunserum und ein Roggenpollenimmunserum her und prüften mit diesen beiden Roggensamenextrakt, -Pollenextrakt, -Wurzelextrakt und -Sproßextrakt. Es konnte dabei der Nachweis erbracht werden, daß in allen Fällen der charakteristische Niederschlag eintrat, womit also die von den verwendeten Organen unabhängige Artspezifität der Reaktion erwiesen war. Samenextrakt von Weizen und Gerste gab nur mit dem Roggensamenimmunserum eine sehr deutliche Trübung, dagegen keine mit dem Roggenpollenimmunserum. Hafer-samenextrakt gab überhaupt keinen Niederschlag. Dadurch ist gezeigt, daß Weizen und Gerste mit Roggen nahe verwandt sind, Hafer aber nicht. Während nämlich bei derselben Species der

Niederschlag unabhängig vom verwendeten Organ eintritt, zeigte er sich bei den davon verschiedenen, aber doch noch nahe stehenden Arten nur mit dem Extrakt aus dem homologen Organe, bei dem phylogenetisch fernestehenden Hafer überhaupt nicht. — In ähnlicher Weise erbrachten die beiden genannten Forscher den Beweis für die nähere Verwandtschaft der Hefe mit den Ascomyceten (Tuber) durch den eintretenden Niederschlag, während Preßsaft aus Basidiomyceten (*Agaricus*) damit keinen Niederschlag ergab.

Von größter Wichtigkeit für die phylogenetische Methodik ist es aber nun, durch die Reaktion auch den Grad der Verwandtschaft zu ermitteln. Wir haben ja gesehen, daß ein um so reichlicherer Niederschlag entsteht, je näher die Verwandtschaft ist oder mit anderen Worten: die artspezifischen Eiweiße zweier Arten sind einander um so ähnlicher, je näher die beiden Species miteinander verwandt sind. „Da liegt der Gedanke nahe, daß mit jeder morphologischen oder physiologischen Änderung einer Art oder Rasse neue Einheiten der Eiweißstruktur auftreten, die wahrscheinlich auch die Ursachen jener äußeren Lebenserscheinungen sind. Um für solche Einheiten einen kurzen Namen zu haben, bezeichnen wir sie als Proteale. Wenn diese Proteale ganze Moleküle wären, so müßte es möglich sein, aus einem Serum die Einheiten der aufeinanderfolgenden stammesgeschichtlichen Stufen durch fraktionierte Präcipitation nacheinander auszufällen. Man könnte z. B. erwarten, aus dem Serum des Menschen durch ein gegen niedere Affen gerichtetes Antiserum das artspezifische Eiweiß jener auszufällen, so daß die spezifischen Proteale des Menschen und der höheren Affen übrig bleiben. Das gelingt jedoch nicht. Der Rest des Menschenserums nach Ausfällung mit Makakenantiserum ergibt auf Zusatz von Menschenantiserum keinen Niederschlag mehr. Es sind also durch das Makakenantiserum alle präcipitierbaren Moleküle zu Boden gerissen worden. Das läßt darauf schließen, daß die spezifischen Proteale des Menschen in den gleichen Molekülen liegen wie die des Makaken, daß sie Atomgruppen innerhalb eines Moleküles sind“ (*Mollison*). Durch Vorsättigung eines Serums mit heterologem Antiserum kommen wir also zu keinem Resultat bezüglich der Feststellung des Verwandtschaftsgrades. Inwieweit die umgekehrte Methode, die Vorsättigung eines Antiserums mit einem heterologen Serum und Nachsättigung mit dem homologen Serum für diesen Zweck Erfolg hat, bedarf noch der Nachprüfung. Vermutlich ist der bessere Weg, wo es sich um Unterscheidung und systematische Einordnung nahe verwandter Tiere handelt, als präcipitinlieferndes Versuchstier ein beiden näher verwandtes Tier zu wählen. So konnte *Glock* die Stellung verschiedener Hühnerrassen zueinander durch Immunisierung von Perlhühnern klären, *Lühning* die verwandtschaftlichen Beziehungen von Schweine-

rassen durch die von *Uhlenhuth* zuerst angewandte „gekreuzte“ Immunisierung (A gegen B, B gegen A). Überhaupt sind die von verschiedenen Versuchstieren gelieferten Antisera nicht gleichartig und daher ist die Wahl des Versuchstieres stets von größter Bedeutung. *Uhlenhuth* hat gezeigt, daß mit Hasenblut vorbehandelte Hühner ein ganz allgemeines Leporidenantiserum liefern, während das Antiserum ebenso vorbehandelter Kaninchen ganz speziell gegen Hasenblut gerichtet war. „Der Grund ist leicht einzusehen. Das Versuchstier kann Antiproteale nur gegen diejenigen Proteale bilden, die es in seinem eigenen Eiweiß nicht besitzt. Nun hat das Huhn mit dem Hasen nur diejenigen Proteale gemeinsam, die schon vor der Abspaltung der Vögel und Säugetiere von den Reptilien auftraten. Das Kaninchen dagegen enthält alle Proteale eines primitiven Leporiden; fremd sind ihm nur die speziellen Proteale des Hasen. Auf solche Weise erklärt sich auch, daß aus dem Kaninchen gewonnene Antisera die Unterscheidung sehr nahe verwandter Nagetiere, wie Maus und Ratte, ermöglichen.“ (*Mollison*.)

Abgesehen von der Wahl des Versuchstieres kommt es vor allem auf die Stärke der Reaktion an. Diese kann aus der Menge des Niederschlages bestimmt werden, die in einer gegebenen Menge von Serum entsteht; dabei bieten die absoluten Mengen der Niederschläge kein Interesse, sondern nur ihr Verhältnis zueinander. Die Niederschlagsmenge der homologen Reaktion wird gleich 100 gesetzt und die der heterologen Reaktionen somit in Prozenten der homologen ausgedrückt. — Man kann die Stärke der Reaktion auch dadurch bestimmen, daß man die stärkste Verdünnung feststellt, bei welcher die Trübung eben noch bemerkbar ist. Die homologe Reaktion wird natürlich noch in Verdünnungen bemerkbar bleiben, bei welchen die heterologen schon nicht mehr sichtbar sind.

Mit Hilfe der Präcipitinreaktion hat zuerst *Friedenthal* die nahe Verwandtschaft des Menschen mit den Menschenaffen nachgewiesen. Seine Ergebnisse sollen hier kurz besprochen werden, weil sie uns gleichzeitig zeigen, in welcher Weise diese Methode im speziellen Fall durchgeführt wird. Das Serum von Kaninchen, die mit Pavianserum vorbehandelt worden waren, ergab mit dem Blute verschiedener Pavianarten einen reichlichen Niederschlag und in gleicher Weise reagierte das Blut von Makaken und von *Colobus guereza*. Mit dem Blute des Menschen und der Menschenaffen ergab dieses Serum dagegen keine Fällung, wenn bei der Vorbehandlung die Einspritzungen von Pavianserum nicht allzu lange fortgesetzt worden waren. Injiziert man aber einem Kaninchen unaufhörlich in kurzen Intervallen Pavianserum, so kann — wenn das Versuchstier nicht früher zugrunde geht — auch mit Menschenblut eine Fällung erzielt werden. Auch in diesem Falle verhält sich das Blut der Menschenaffen genau wie Menschenblut, d. h. es

ergibt eine deutlich schwächere Reaktion als das Blut der cynomorphen Affenarten. Je länger man die Injektionen von artfremdem Blut bei der Vorbehandlung fortsetzt, um so stärker, allgemeiner und weniger spezifisch wird die Präcipitationskraft des Serums. Auf solche Weise lassen sich Gruppensera gewinnen, die schon auf recht weitgehende Verwandtschaft reagieren. *Nutall* hat in groß angelegten Versuchen diese Tatsache zur Ermittlung der phylogenetischen Verwandtschaft der verschiedensten Gruppen herangezogen. Er fand dabei beispielsweise — ganz in Übereinstimmung mit unseren stammesgeschichtlichen Erkenntnissen — daß Vogelantiserum von großer Fällungskraft auch noch mit Reptilienblut einen Niederschlag ergibt, nicht aber mit Säugerblut.

Besonders wertvolle Anhaltspunkte für die phylogenetische Forschung ergeben uns wechselseitige Reaktionen, da wir aus diesen nicht nur den Verwandtschaftsgrad der beiden zum Versuch verwendeten Arten entnehmen können, sondern gleichzeitig auch, welche von ihnen der gemeinsamen Stammform proteologisch noch nähersteht. „Versetzt man gleiche Mengen von Menschenserum einmal mit Menschenantiserum und einmal mit Makakenantiserum und andererseits gleiche Mengen von Makakenserum einmal mit Makakenantiserum und einmal mit Menschenantiserum (alles in isodetischen Mengen) und drückt die Niederschlagsmengen der heterologen Reaktionen in Prozenten der homologen aus, so zeigt sich, daß Menschenantiserum im Makakenserum einen im Verhältnis zur homologen Reaktion viel beträchtlicheren Niederschlag hervorbringt als umgekehrt das Makakenantiserum im Menschenserum. Die Tatsache erklärt sich offenbar dadurch, daß beim Menschen als der höher differenzierten Art durch das Auftreten neuer Proteale die primitiven Primatenproteale, die auch der Makak besitzt, an Menge zurückgetreten sind, während sie im Präcipitogen des Makaken noch einen größeren Raum einnehmen. Ähnlich verhalten sich wechselweise Reaktionen zwischen Schimpanse und Makak. Die dem gemeinsamen Stamme näherstehende Art von zweien besitzt demnach die beiden Arten gemeinsamen Proteale in größerer Menge.“ (*Mollison*.)

Die Tatsache, daß Mensch und Menschenaffe miteinander näher verwandt sind als mit den Cynomorphen, konnte weiters auch noch dadurch erwiesen werden, daß Menschenblut die Blutkörperchen der Menschenaffen nicht zur Lösung bringt, während die Blutkörperchen der Cynomorphen aufgelöst wurden. „Injiziert man ferner frisches defibriertes Menschenblut einer cynomorphen Affenart, so wird ein geringer Bruchteil des eingeführten Hämoglobins durch den Harn ausgeschieden, während größere Mengen defibrierten Menschenblutes von einem anthropomorphen Affen vertragen wurden. Diese Versuche zeigen, daß im Menschenblut-

serum blutkörperchenlösende Stoffe, wahrscheinlich Fermente, vorhanden sind, welche die Blutkörperchen der cynomorphen Affen in vielen Fällen angreifen, die der anthropoiden Affen dagegen nicht“ (*Friedenthal*). Endlich zeigte noch *Grünbaum*, daß bei Vorbehandlung von Kaninchen mit dem Blute von Gorilla, Orang-Utan und Schimpanse die mit dem Blut der Menschenaffen erzeugten Fällungen nicht von den mit Menschenblut erzeugten zu unterscheiden waren.

So verspricht die serologische Methode, die ja noch sehr jung ist und daher naturgemäß bis nun erst für vereinzelte Fälle in Anwendung gebracht wurde, sehr wertvolle Aufschlüsse in stammesgeschichtlicher Beziehung. Freilich muß dabei immer wieder betont werden, daß alle die verschiedenen, im vorausgehenden besprochenen Methoden der phylogenetischen Forschung stets in engster Zusammenwirkung angewendet werden müssen und daß nur unter gleichzeitiger Benützung aller dieser Methoden ein befriedigendes und gesichertes Ergebnis erzielt werden kann. Um darzulegen, in welcher Weise alle diese Methoden miteinander in Verbindung gebracht werden müssen, will ich dies für ein Beispiel näher durchführen. Ich wähle hierzu die Entwicklung des Menschen, da ja dieses Problem ganz besonders interessiert und eben darum auch eine besonders gründliche Durcharbeitung erfahren hat.

ANHANG.

Anwendung der besprochenen Methoden auf den Menschen.

Schon die o n t o g e n e t i s c h e Methode gibt uns über den Platz des Menschen im zoologischen System klaren Aufschluß. Die erste Anlage des Embryos beweist uns, daß wir es hier mit einem Deuterostomier zu tun haben, und zwar speziell mit einem Chordonier; denn zuerst wird eine elastische Körperachse aus Chordagewebe angelegt, die später durch Knorpel und schließlich durch Knochen ersetzt wird. Daß die ursprünglichen Wirbeltierahnen des Menschen wasserbewohnende, kiemenatmende Tiere gewesen sein müssen, zeigt uns die Anlage von Kiemenbögen und Kiemenspalten beim Embryo, die als solche niemals in Funktion treten. Durch die Amnionbildung wird der Mensch den Amnioten zugewiesen und wegen der Placentabildung muß er hier wiederum zu den höheren Säugetieren gestellt werden. Damit steht auch der Besitz eines gutentwickelten Schwanzes und eines Haarkleides (*Lanugo*) beim menschlichen Embryo in vollem Einklange. Bei Besprechung der teratologischen Bildungen haben wir gesehen, daß dieses palingenetische Merkmal des Haarkleides ausnahmsweise auch beim Erwachsenen als Hemmungsbildung erhalten

bleiben kann (Fig. 39). Andere teratologische Erscheinungen, die gelegentlich beim Menschen auftreten, wie Hyperdaktylie, Hyperphalangie, Sirenenbildung usw., haben keinerlei stammesgeschichtliche Bedeutung, wie bereits oben im teratologischen Abschnitte dargelegt wurde.

Innerhalb der höheren Säugetiere wird dem Menschen durch die *Blutreaktion* sein Platz bei den Anthropomorphen angewiesen. Damit stimmt auch die morphologische Untersuchung vollständig überein. Wenn wir die Altweltsaffen (Catarrhinen) in zwei Gruppen: Schwanzaffen (Cynomorphen), mit Backentaschen, äußerem Schwanz, großen Gesäßschwielen, Placenta bidiscoidalis und zwei Schwanzwirbeln, und Anthropomorphen (Menschenaffen), ohne Backentaschen, ohne äußeren Schwanz, mit Placenta monodiscoidalis und vier bis fünf Sacralwirbeln, einteilen, so müssen wir dem Menschen auch aus morphologischen Gründen seinen Platz bei den Anthropomorphen anweisen. „Mit dieser Einteilung erledigt sich für den zoologischen Systematiker die Frage, ob der Mensch vom Affen abstammt, ganz von selbst. Ebenso wenig wie für irgendein anderes Glied der Ordnung der Primaten oder Affen besitzt für die Gattung *Homo sapiens* die Frage nach der Abstammung von einem Affen einen Sinn, da der Mensch heute noch morphologisch zu den Affen gerechnet werden muß. In den meisten Fällen wird mit der Frage nach der Abstammung des Menschen vom Affen der Sinn verbunden, daß man wissen möchte, ob die Vorfahren der heutigen Menschen völlig das Aussehen einer der heute lebenden Affenarten — etwa das des Gorilla — besessen haben sollten und in diesem Sinne läßt sich die Frage freilich verneinen, da keine der heute lebenden Tierarten von einem mit den jetzt lebenden Tieren völlig identischen Wesen abstammen wird.“ (*Friedenthal*.)

Ganz dasselbe Resultat wie die serologische Methode liefert uns auch die *biologische*, und zwar durch Untersuchung der Parasiten. Während nämlich die niederen Affen nur Läuse aus den Gattungen *Pedicinus* und *Phthirpedicinus* beherbergen, ist für den Menschen die Gattung *Pediculus* charakteristisch, die sonst nur noch auf Menschenaffen (Orang-Utan und Gibbon) vorkommt und außerdem auch auf dem südamerikanischen Genus *Ateles*, was deswegen besonders erwähnenswert ist, weil *Friedenthal* schon vorher darauf hingewiesen hat, „daß nach den Befunden der Blut- und Haarvergleichung die Gattung *Ateles* systematisch in die Nähe der Menschenaffen gerückt werden müsse“ (*Fahrenholz*).

Den wesentlichsten *morphologischen* Unterschied zwischen Mensch und Menschenaffen bildet der Bau des Fußes. Während die Anthropomorphen einen Kletterfuß besitzen, ist der

Mensch seinem Fußbau nach ein typischer Sohlengänger. Wir haben bereits im morphologischen Teile einige Beispiele von Plantigradie unter den Säugetieren kennengelernt und haben dort gesehen, daß die Bären primär plantigrad geblieben sind, während uns der Fußbau von Diprotodon deutlich zeigte, daß dieses Tier von Vorfahren abstammen mußte, bei denen in Anpassung an die kletternde Lebensweise die Großzehe opponierbar wurde und in allmählicher Reduktion begriffen war. Auch der Hand- und Fußbau des Menschen gibt uns über die Bewegungsart seiner Vorfahren verlässliche Anhaltspunkte. Der Fuß des Menschen bildet ein Gewölbe und unterscheidet sich dadurch deutlich von dem Plattfuß des Bären. Auch der Handbau zeigt uns deutlich, daß die Vorfahren des Menschen arboricol waren. Die menschliche Hand erinnert in den Proportionen der Finger und in der Stellung derselben ungemein an den Hinterfuß einer Beutelratte und erweist sich in der Opponierbarkeit des Daumens als eine Greifhand. Kein Affe besitzt mehr eine so primitive Greifhand wie der Mensch. Am Fuß ist die Großzehe sehr mächtig entwickelt und weitaus die kräftigste von allen; dies zeigt uns, daß die Vorfahren des Menschen eine Kletteranpassung besessen haben müssen, bei der die Großzehe schon beträchtlich verstärkt war. Denn sonst hätte die Anpassung an das Schreiten zu einer Verstärkung der mittleren Zehen geführt, oder — wenn bei den Vorfahren schon eine opponierbare, aber in Rückbildung begriffene Großzehe vorhanden gewesen wäre — zu einem Fußbau wie bei Diprotodon. Die Ahnen des Menschen müssen somit einer Anpassungsstufe entsprochen haben, wie sie uns heute durch den Halbaffen Indris repräsentiert wird. Auch hier ist die Großzehe sehr lang und stark gebaut; außerdem ähneln die Indrisinen dem Menschen auch durch die Opponierbarkeit von Daumen und Großzehe, durch die relative Länge der Hinterextremitäten und durch die Reduktion des Schwanzes. Natürlich dürfen wir aber die Indrisinen durchaus nicht als die Stammgruppe des Menschen betrachten; aber diese Gruppe zeigt uns die Anpassungsstufe, welche die Ahnen des Menschen einst durchlaufen haben müssen. Keinesfalls kann der Hand- und Fußbau der heutigen Affen als Ausgangspunkt für die vom Menschen eingeschlagene Entwicklung angesehen werden. Die Affen sind ausnahmslos an das Schwingklettern angepaßt, nicht an das Greifklettern: sie umklammern die Äste nicht, sondern hängen sich daran an. Die Folge davon ist die sekundäre Reduktion des Daumens und der Großzehe und die gleichzeitige Verlängerung der Arme. Diese Anpassung ist besonders deutlich beim Schimpanse und Gibbon ausgeprägt und hat bei Colobus und Ateles den höchsten Grad erreicht. Auch treten die Menschenaffen, wenn sie sich ausnahmsweise auf dem Boden fortbewegen, niemals mit ganzer Sohle auf,

sondern stets auf dem äußeren Fußrande (in Varusstellung); nur der Gibbon bewegt sich auf dem Boden plantigrad weiter, wobei die Zehen sehr stark nach auswärts gedreht werden und die ziemlich reduzierte Großzehe fast senkrecht zur Achse der übrigen Zehen steht. Die Spezialisierung des Gibbonfußes ist so weit vorgeschritten, daß nicht daran gedacht werden darf, in einem gehenden Gibbon das Bild des Menschenaffen zu erblicken; keinesfalls kann die Reduktion der Großzehe bei den Vorfahren des Menschen schon so stark gewesen sein wie heute beim Gibbon. Daß die Großzehe beim Menschen auch jetzt noch immer in progressiver Entwicklung begriffen ist, zeigt der Umstand, daß nicht nur auf sehr alten Bildwerken, sondern auch auf solchen aus hellenistischer und spätrömischer Zeit die zweite Zehe noch länger als die erste und von ihr durch einen auffallend tiefen Einschnitt getrennt ist. Dieselbe Erscheinung findet sich nach *Abel* übrigens gelegentlich auch noch beim rezenten Menschen, so besonders bei siebenbürgischen Rumänen. Jedenfalls ist die größere Länge der zweiten Zehe und der tiefere Spalt zwischen den beiden ersten Zehen als primitives Merkmal gegenüber dem heutigen Menschen anzusehen. Damit allein schon ist die Anschauung von *Klaatsch* widerlegt, der die Verstärkung der Großzehe durch das Klettern auf großen, einzeln stehenden Bäumen erklären wollte. Vielmehr hat das einfache Schreiten auf ganzer Sohle diese Verstärkung herbeigeführt. Dies ist auch durch ein Experiment erwiesen; als nämlich einem Manne wegen Erkrankung der Großzehe dieselbe amputiert werden mußte, zeigte sich später, daß sich bei ihm mit der Zeit die zweite Zehe, die nun die Funktion der Großzehe übernommen hatte, progressiv weiterentwickelte und schließlich die Größe und Stärke einer normalen Großzehe annahm. Dieser Fall beweist uns aufs klarste, daß die Entwicklung der Großzehe durch direkte Bewirkung infolge des plantigraden Ganges verursacht sein muß.

Über den wirklichen Verlauf der Stammlinien kann uns aber natürlich nur die palaeontologische Forschung Aufschluß geben, und tatsächlich sind wir heute über die Abstammung des Menschen auf Grund fossilen Materials schon recht gut unterrichtet. Wir haben im palaeontologischen Teile gesehen, daß die Insektenfresser als die relativ ursprünglichsten unter den heute lebenden Placentalsäugetieren betrachtet werden müssen und daß sie durch die fossilen Pantotheriiden mit den Beuteltieren lückenlos verbunden sind. Von insektivoren Vorfahren sind die meisten übrigen Placentalgruppen, und so auch die Primaten, abzuleiten. Die ursprünglichsten Primaten haben sich noch so viele primitive Charaktere bewahrt, daß ihre Abgrenzung gegenüber den Insektenfressern Schwierigkeiten bereitet. So werden die Myxodontiden und Hyopsodontiden von manchen Forschern schon zu den Halb-

affen, von anderen (*Schlosser*) dagegen noch zu den Insektenfressern gerechnet. Die ältesten Halbaffen (*Mesodonta*, Fig. 46) sind durch ihre primitive Beschaffenheit der Schneide-, Eck- und Mahlzähne ausgezeichnet. Hierher gehören alle Primaten des nordamerikanischen Eocäns, sowie auch die rezente Gattung *Tarsius*. Die älteste Geschichte der Primaten fällt somit zweifellos auf nordamerikanischen Boden, da die Stammgruppe der Mesodonten in Europa nur spärlich vertreten war, während in Nordamerika relativ zahlreiche Reste aus dieser Gruppe vorliegen. Zweifellos waren jene alten Vorfahren des Menschen Nachttiere, wie auch heute noch *Tarsius* und viele andere Halbaffen. Auch hat sich der Mensch bis heute noch jenen Bau der Augenhöhlen bewahrt, wie er für nächtliche Säugetiere charakteristisch ist. Solche haben nämlich ausnahmslos große Augenhöhlen, welche nach vorn gerichtet sind, weil sie perspektivisch sehen müssen; die meisten Tagsäugetiere haben seitliche

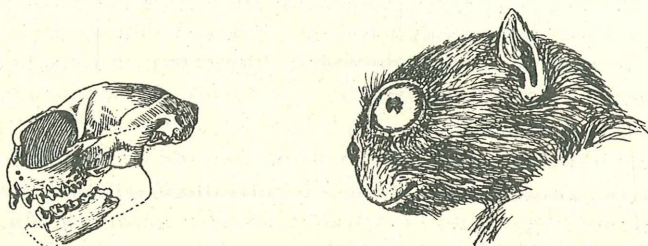


Fig. 46. *Tetonius homunculus*. Links Schädel, rechts Kopfrekonstruktion.
(Aus *Abel*.)

Augen und können nicht perspektivisch sehen. Die Primaten müssen somit ursprünglich Nachttiere gewesen sein (Fig. 46); die gleiche Anpassung an perspektivisches Sehen finden wir ja auch bei den Katzen und Eulen wieder. Auch hatten die ältesten fossil bekannt gewordenen Menschenarten noch viel größere Augenhöhlen als der rezente Mensch.

Von mesodontenähnlichen Vorfahren aus ist die Spezialisierung in zwei Hauptstämmen weitergeschritten. Bei den Lemuriden, die mit den Mesodonten durch *Adapis* (Fig. 47) und verwandte Formen verbunden sind, wurden die Schneide- und Eckzähne spezialisiert, während die Mahlzähne meist primitiv blieben. Im Gegensatz dazu stehen die Anthropoiden (oder Pithekoiden, Affen), bei denen die Schneide- und Eckzähne primitiv geblieben sind, während sich die Mahlzähne spezialisierten. Diesem Stamm gehört auch der Mensch an. Nach dem Untergang der Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika haben sich im letztgenannten Kontinent die Affen selbständig und unabhängig

weiterentwickelt, ganz wie wir dies früher schon für die Xenarthren und verschiedene Huftierstämme gesehen haben. Die verschiedenen von *Ameghino* aus Südamerika als Ahnen des Menschen beschriebenen Formen können also keinesfalls als solche in Betracht kommen, sondern gehören zum Teil den Halbaffen (z. B. *Tetraprothomo*), zum Teil den Neuweltaffen (*Platyrrhinen*; z. B. *Homunculus*) an. Die Weiterentwicklung des Hauptstammes verlegte sich dagegen um diese Zeit (Mittel- und Obereozän) zunächst nach

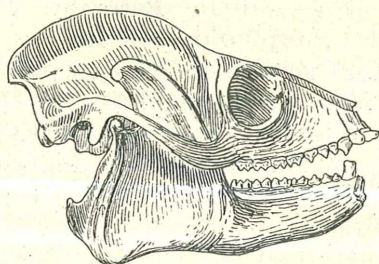


Fig. 47. Schädel von *Adapis parisiensis*.
(Nach *Filhol* aus *Abel*.)

Europa und griff später (bis zum Mittelmiozän) auch nach Afrika über. Hier hat sich der Stamm in die beiden Gruppen der Hundsaffen (*Cynomorphae*) und Menschenaffen (*Anthropomorphae*) geteilt. Zu den ersteren gehört der unterpliozäne *Mesopithecus pentelicus*, der schon 1838 entdeckt wurde und damals als der

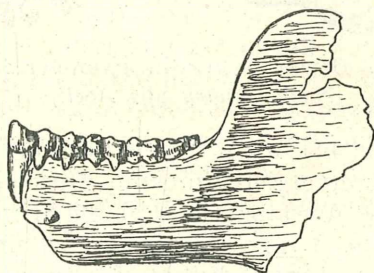


Fig. 48. Unterkiefer von *Propliopithecus haeckeli*.
(Nach *Schlosser* aus *Abel*.)

erste fossile Affe großes Aufsehen erregt hat. Er hat aber mit der Ahnenreihe des Menschen natürlich gar nichts zu tun.

Der älteste und primitivste Menschenaffe ist aus dem Unteroligozän von Ägypten bekannt geworden (*Propliopithecus haeckeli*, Fig. 48). Er ist wohl als die gemeinsame Stammform der Menschenaffen und des Menschen zu betrachten. Ihm stand der miozäne *Pliopithecus* noch sehr nahe, der in die Verwandtschaft der Gibbons (*Hylobates*) gehört und sich von ihnen durch die

bedeutendere Höhe des Unterkiefers unterscheidet. Ebenso wie *Pliopithecus* haben wohl auch *Palaeopithecus* und *Neopithecus* keine direkten verwandtschaftlichen Beziehungen zum Menschen. Allerdings besitzen die Molaren des ersteren eine gewisse Ähnlichkeit mit denen des Menschen; trotzdem scheint *Palaeopithecus* nicht der Ahnenreihe des Menschen, sondern der des Schimpansen anzugehören, während *Neopithecus* wahrscheinlich mit dem Gorilla verwandt ist. Am ehesten kommt für die Ableitung des Menschen *Dryopithecus* (Fig. 49) in Betracht. Diese Gattung ist aus dem Miozän und Unterpliozän von Europa und Ostindien in mehreren Arten bekannt geworden. Sie zeigt unter allen Anthropomorphen die größte Menschenähnlichkeit. Der Unterkiefer macht allerdings einen sehr tierischen Eindruck; aber es kann kein Zweifel sein, daß er erst postmortal deformiert und seitlich zusammengedrückt wurde. Denn bei ihm konvergieren die Zahnreihen nach

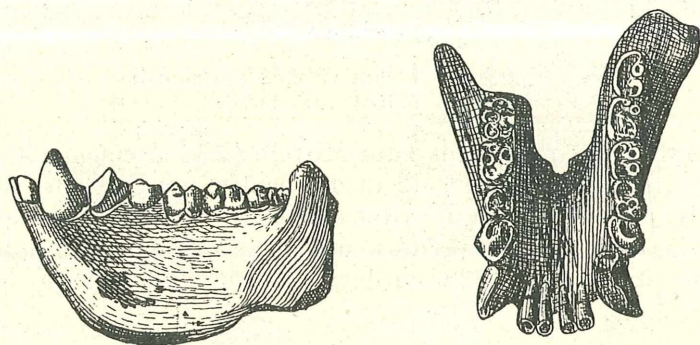


Fig. 49. Unterkiefer von *Dryopithecus*; links von der Seite, rechts von oben.
(Nach Gaudry aus Abel.)

hinten, während sie bei allen Tieren schon aus mechanischen Gründen nach vorn konvergieren müssen. Durch diese nachträgliche Deformation wird also eine allzu tierähnliche Schnauze vorgetäuscht. Wir dürfen daher die Länge der Schnauze und die Schmalheit des für die Zunge zu Gebote stehenden Raumes nicht als Argument gegen die Abstammung des Menschen von *dryopithecus*-artigen Vorfahren ansehen, da uns der Kiefer eben nicht in seiner natürlichen Form erhalten ist. Außerdem ist von *Dryopithecus* noch ein Oberarmknochen aus den Pyrenäen bekannt geworden und *Branco* und *Schlosser* haben nachgewiesen, daß derselbe nicht zum Klettern gedient haben kann wie bei den heutigen Menschenaffen; also liegt hier auch in dieser Beziehung ein Übergang zum Menschen vor. In die Verwandtschaft von *Dryopithecus* gehört wohl auch der als *Paidopithecus rhenanus* beschriebene Oberschenkelknochen, der zuerst von *Schleiermacher* einem zwölfjährigen Mädchen zugeschrieben worden war; erst *Kaup* stellte die Affennatur des

Restes außer Zweifel. Dieser Oberschenkel gehörte aber zweifellos einem Anthropomorphen an, der schon einen bis zu einem gewissen Grad aufrechten Gang besaß und stellt den Übergang zu der Oberschenkelform des Neandertalmenschen dar. Auch die Zähne von *Dryopithecus* sind außerordentlich menschenähnlich und wurden früher stets mit Menschenzähnen verwechselt, unterscheiden sich von denselben aber durch den Besitz eines Basalbandes und ihre kräftige Runzelung. Das Basalband fehlt Menschenzähnen stets (außer bei gewissen rhachitischen Zahnveränderungen); auch sind bei den höherstehenden Rassen die Zähne glatt, während sich bei den niedrigsten (Weddas und Australier) allerdings noch eine Runzelung angedeutet findet; am stärksten waren die Runzeln bei dem Menschen von Krapina. Unter allen *Dryopithecus*-Arten zeigt der Zahn von *D. darwini* die größte Menschenähnlichkeit; bei ihm war die Form der Runzeln ganz auffallend der der Krapina-rasse ähnlich. Eine Zwischenstellung zwischen *Dryopithecus*-Zähnen und denen des Menschen nimmt anscheinend der Zahn von *Griphopithecus* ein, der zwar noch ein Basalband, aber keine Runzeln mehr besaß. Auch der aus dem Unterpliozän stammende, als *Anthropodus brancoi* bezeichnete Zahn scheint schon sehr menschenähnlich gewesen zu sein.

Der vielfach als „Missing link“ betrachtete „*Pithecanthropus erectus*“ aus den pliozänen (wahrscheinlich mitteldiluvialen) Kendingsschichten von Java kann keinesfalls als Übergangsform zwischen Menschenaffen und Menschen in Betracht kommen, schon weil er jünger ist als die ältesten aus Europa bekanntgewordenen Menschenreste. Auch ist sein Oberschenkel viel höher spezialisiert als der des Neandertalers und die Zähne sind echte Menschenzähne. Die aus der Schädelkalotte berechnete Kapazität besagt gar nichts, da sie ganz davon abhängt, wie man die Kalotte orientiert und den Schnitt legt. Je nach der Orientierung ist diese Kalotte entweder einem Gibbonschädel oder auch einem Menschenschädel vollständig ähnlich. Wenn man von der äußerst problematischen geringen Kapazität absieht, unterscheiden sich die bekanntgewordenen „*Pithecanthropus*“-Reste fast gar nicht vom rezenten Australier. Wir haben also hier vermutlich nichts anderes als eine primitive Menschenrasse vor uns und jedenfalls eine höher entwickelte Form als sie uns die aus Europa bekanntgewordenen Menschenreste darstellen. Schon *Branco* und *Volz* haben die Ansicht ausgesprochen, daß die Zeit, in welcher sich der Mensch aus tierischen Vorfahren entwickelte, viel weiter zurückliegt als das Pliozän und daß somit die Zeit der Entstehung des Menschen in eine frühere Periode zu verlegen sei als jene, in welcher der „*Pithecanthropus*“ auf Java lebte. Ferner ist aller Wahrscheinlichkeit nach die Heimat der Vorfahren des Menschen im palaearktischen Gebiet, d. h. in

Europa oder Zentralasien, eventuell in Afrika zu suchen. Denn wir haben ja gesehen, daß sich die erste Entwicklung der Primaten in Nordamerika vollzog und von hier dann nach Europa und Nordafrika verlegte. Also auch die biogeographische Methode ergibt ein von der Auffassung *Dubois'* gänzlich abweichendes Resultat. Zu demselben Schlusse führen uns aber auch ethologische Überlegungen. Denn der wesentlichste Schritt zur Umformung der Affenaffen in menschliche Wesen war die Annahme des aufrechten Ganges; diese wäre uns aber in einem tropischen Urwaldgebiet ethologisch vollständig unbegreiflich und kann sich nur in der Grassteppe oder Savanne vollzogen haben. Wir haben gesehen, daß *Dryopithecus* im Begriffe war, diesen Entwicklungsschritt zu tun, wie dies ja bei den damaligen Vegetationsverhältnissen der Palaearktis vollkommen verständlich ist. Derselbe Faktor, nämlich die Verdrängung der Urwälder durch ausgedehnte Gramineenvegetation, der zur Höherentwicklung der verschiedenen Huftierstämme geführt hat, hat also auch den Anstoß zur Entstehung des Menschen gegeben. Zusammenfassend können wir sagen, daß die Auffassung des „*Pithecanthropus*“ als „missing link“ nicht nur durch die palaeontologisch-stratigraphischen Tatsachen und biogeographische Erwägungen widerlegt wird, sondern ebenso auch durch seinen morphologischen Bau (höhere Spezialisierung als der Neandertaler!) und die ethologischen Verhältnisse. Der „*Pithecanthropus*“ kann erst nach Erwerbung des aufrechten Ganges in die Tropen eingewandert sein, d. h. als er schon Mensch war.

Wir haben also gesehen, daß der wesentlichste Schritt in der Menschwerdung die Erwerbung des aufrechten Ganges war. Tatsächlich ist dies auch der wichtigste morphologische Unterschied gegenüber den Menschenaffen und aus ihm lassen sich alle anderen ohne Schwierigkeit ableiten. Durch den aufrechten Gang wurde die Hand, die bis dahin als Kletterwerkzeug der Fortbewegung diente, für andere Verrichtungen frei, vor allem für das Ergreifen und Zerkleinern der Nahrung. Dies bewirkte im Laufe der Weiterentwicklung des Menschenstammes eine Reduktion des Gebisses, also schwächere Entwicklung der Zähne und Zurücktreten der Kiefer. So konnte sich jetzt auf Kosten des Gesichtsschädels korrelativ der Gehirnschädel weiterentwickeln und führte so zu der außerordentlich starken Ausbildung des Gehirnes und damit zur Grundlage der menschlichen Intelligenz. Alle diese Faktoren wirkten weiterhin wieder gegenseitig aufeinander fördernd ein. Denn durch seine Intelligenz erlernte der Mensch die Benutzung von Steinwerkzeugen und Waffen, sowie den Gebrauch des Feuers. Dadurch wurde aber die Nahrung mürber und schmackhafter und das Gebiß weniger in Anspruch genommen, während anderer-

seits die Fertigkeit der Hände weitere Steigerung erfuhr. All diese Faktoren wirkten aber dann ihrerseits auch wiederum auf die noch weiter gehende Spezialisierung des Gehirnes. Vermutlich haben ganz besonders die schwierigen Lebensverhältnisse während der Eiszeit an die geistigen Fähigkeiten des Menschen sehr hohe Anforderungen gestellt und dadurch zu ihrer Höherentwicklung viel beigetragen.

Der älteste Menschenrest aus Europa¹⁾, den wir kennen (*Eoanthropus dawsoni*), stammt aus den Schottern von Sussex, die wahrscheinlich noch dem Pliozän angehören. Der Schädel ist noch deutlich kleiner als beim rezenten Menschen (Inhalt etwa 1200 cm³) und hat sehr dicke Knochen. Der Unterkiefer war noch auffallend schimpansenähnlich, ganz ohne Kinn. Diese Ähnlichkeit ist so weitgehend, daß von einigen Forschern die Reste für die eines Schimpansen gehalten wurden. Doch ist eine solche

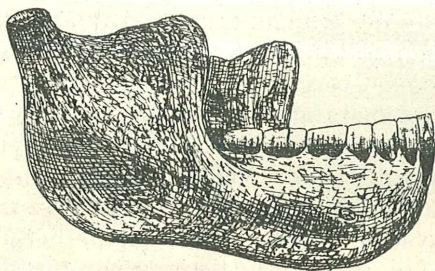


Fig. 50. Unterkiefer des *Homo*¹⁾ *heidelbergensis*.
(Nach Schoetensack aus Abel.)

Deutung nicht nur morphologisch, sondern auch ethologisch ausgeschlossen. „Sie beweist nur vollständige Unkenntnis der damaligen Vegetationsverhältnisse und des damaligen Klimas. Die Existenzmöglichkeit anthropoider Affen in Europa war schon im Oberpliocän vollkommen ausgeschlossen.“ (Zittel, 1923.)

Auf *Eoanthropus* folgt dann als nächste Stufe der Unterkiefer von Mauer bei Heidelberg, *Homo* (*Protanthropus*) *heidelbergensis* (Fig. 50). Er gehört spätestens der zweiten Zwischenzeit²⁾ an, also dem Alt-Plistozän. Einige altertümliche Typen der Säugetierfauna dieser Schichten, wie *Equus stenonis* und *Rhinoceros etruscus*, zeigen sogar noch pliozänen Charakter. Dieser

¹⁾ Die in allerjüngster Zeit in außereuropäischen Gebieten, besonders in Afrika, gefundenen Reste wurden in der hier gegebenen Zusammenstellung nicht mehr berücksichtigt, da sie zur Zeit der Abfassung des Manuskriptes noch zu wenig genau bekannt waren. Auf ihre Einfügung während der Drucklegung konnte um so eher verzichtet werden, als es sich ja hier nur um eine prinzipielle Darlegung der phylogenetischen Methoden und ihrer Anwendung handelt, nicht um möglichst vollständige und lückenlose Beibringung des Tatsachenmaterials.

²⁾ Ich folge hier der Zählung nach Penck und Obermaier.

Unterkiefer macht in seinem Gesamtaussehen einen durchaus pithekoiden Eindruck; doch sind die gut erhaltenen Zähne schon typische Menschenzähne. Der Eckzahn ist bedeutend schwächer entwickelt als bei *Dryopithecus* und die Zähne erscheinen überhaupt im Verhältnis zum Kiefer viel zu klein. Die plumpe, massige Form des Unterkiefers erklärt sich unschwer durch die Annahme, daß die Vorfahren des *heidelbergensis* ein kräftiges Gebiß besessen hatten, etwa so wie *Dryopithecus*. Infolge geringerer Inanspruchnahme fand dann eine Reduktion in der Ausbildung der Zähne statt, wodurch sie ihren typisch-menschlichen Charakter erhielten. Am Kiefer selbst fällt uns noch auf, daß zwischen seinem Kronen- und Gelenkfortsatz nur eine flache Ausbuchtung vorhanden ist, während sich hier beim rezenten Menschen ein tiefer Einschnitt befindet. Ganz besonders beachtenswert ist aber das vollständige Fehlen des Kinnvorsprunges; die Innenseite desselben dient nämlich zum Ansatz der Zungenmuskulatur und diese Ansatzfläche mußte bei Höherentwicklung der Zunge im Zusammenhang mit dem Sprachvermögen vergrößert werden, was durch das Vorspringen des Kinnes zustande kam. Auch sehen wir hier im Innern des Knochens beim rezenten Menschen stets eine sehr charakteristische Anordnung von Bälkchensystemen der *Spongiosa*, welche auf den Zug der Zungenmuskulatur zurückzuführen ist. Dieses Bälkchensystem fehlte dem *heidelbergensis* noch vollständig, während es weiterhin beim Neandertaltypus eben erst angedeutet ist. Aus diesen Tatsachen darf wohl mit ziemlicher Sicherheit erschlossen werden, daß beide Formen noch keine artikulierte Sprache besaßen.

An den Typus von Heidelberg schließt sich der Fund von Le Moustier an (*Homo moustériensis hauseri*). In dieser Form haben wir einen Typus von verhältnismäßig kleinem Wuchs vor uns (148 cm Höhe), an dem besonders die ungewöhnlich kurzen Gliedmaßen auffallen. Aus dem Bau des Kniegelenkes und des Oberschenkels geht unzweideutig hervor, daß dieser Mensch noch mit gebeugten Knien ging, etwa wie ein aufrechtgehender Menschenaffe; ähnlich dürfte es wohl auch noch beim Neandertaltypus gewesen sein. Die Stirn war flach und zurückfliehend, die Kiefer stark schnauzenartig vortretend, der Unterkiefer noch ganz ohne Kinnvorsprung, die Augenhöhlen noch auffallend groß — ganz im Einklange mit der Abstammung von Nachttieren — breit voneinander getrennt und nach oben von mächtigen Augenbrauenwülsten begrenzt; dazwischen die Nasenwurzel sehr breit, unter ihr riesige Nasenlöcher, die auf eine breite, flache Nase hindeuten. Der Gehirnschädel war viel kleiner als bei den primitivsten heute lebenden Rassen, was auf geringe Größe des Gehirnes und noch recht schwache Entwicklung der Intelligenz schließen läßt. Trotz-

dem hatte dieser Mensch schon eine gewisse Kultur, wie wir aus der Art der Bestattung und den Grabbeigaben ersehen können. Von den Händen wurde vermutlich hauptsächlich die linke benutzt; denn das aufgefundene Skelett hatte in der linken Hand ein Steinwerkzeug und auch sonst sind die Werkzeuge dieser Periode so gestaltet, daß sie sehr bequem in die linke Hand passen, in der rechten dagegen ganz unhandlich sind.

Eine etwas höhere Entwicklungsstufe nimmt das Skelett von La Chapelle aux Saints ein (Fig. 51), das von einem Manne von etwa 160 cm Höhe stammt. Es leitet schon ganz zum echten Neandertaltypus, *Homo* (*Archanthropus*) *primigenius*, über. Dieser hat den Namen von dem ersten, diesem Typus angehörenden

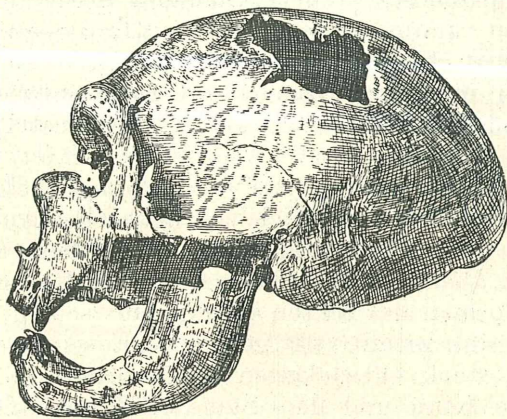


Fig. 51. Schädel aus La Chapelle aux Saints.
(Nach Boule aus Abel.)

Funde, der 1856 im Neandertal bei Düsseldorf entdeckt wurde. Es fand sich dort ein vollständiges Skelett, von dem aber nur die Schädeldecke geborgen werden konnte. Auf Grund der Autorität *Virchows* wurde dieser Fund lange nicht richtig gewürdigt, bis zahlreiche andere Reste aus verschiedenen Gegenden Europas, die zweifellos derselben Rasse angehörten, die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich lenkten. Hierher gehören nämlich außer dem ersten Funde auch noch die Reste von Spy in Belgien, von Krapina in Kroatien und endlich der noch vollständig kinnlose Unterkiefer aus der Schipkahöhle in Mähren. Der letztgenannte Kiefer fiel zuerst besonders dadurch auf, daß seine Zähne noch unentwickelt waren und tief im Kiefer staken, während der Kiefer selbst Dimensionen aufwies, wie sie heute dem erwachsenen Menschen zukommen. Dieser Widerspruch verleitete *Wankel* zur Annahme eines pliozänen Riesengeschlechtes, während *Virchow* auch hier wieder die Erklärung in einer pathologischen Anomalie (Zahn-

retention beim Erwachsenen) suchen wollte. *Walkhoff* hat aber dann gezeigt, daß dieser Unterkiefer einem etwa zehnjährigen Kinde angehörte, bei dem der Kiefer entsprechend seiner primitiven phylogenetischen Entwicklungsstufe sehr mächtig ausgebildet war, ganz wie wir dies ja auch beim Heidelberger Unterkiefer gesehen haben. Fassen wir die charakteristischen Merkmale all der Funde von verschiedenen Lokalitäten zusammen, so müssen wir feststellen, daß der *Homo primigenius* zwar schon weiter entwickelt war als der heidelbergensis, aber noch sehr viele primitive, pithekoide Merkmale aufweist, durch die er ganz und gar außerhalb der Variationsbreite des rezenten Menschen fällt. Sein Schädel war viel flacher als bei den primitivsten lebenden Menschenrassen und fällt durch die stark zurückfliehende Stirn und den gänzlich fehlenden oder kaum angedeuteten Kinnvorsprung auf. Die Schädelkapazität betrug etwa 1230 bis 1400 cm^3 , während sie beim rezenten Menschen bei entsprechend großen Dimensionen 1550 cm^3 ausmacht. Der Ansatz der Nackenmuskulatur entsprach ganz und gar dem des Gorilla. Die Extremitäten erinnern durch ihre relative Kürze eher an die mongoloiden Völker und unterscheiden sich dadurch wesentlich von denen der Australier, Negroiden und Europäer. Der Aktionsradius des Oberarmes war größer als beim Neger, aber kleiner als beim Europäer. Unter allen bekanntgewordenen Formen des echten *primigenius* scheint der Urmensch von Krapina der primitivste gewesen zu sein, namentlich was die besonders stark entwickelten Augenbrauenwülste, das stark zurücktretende Kinn und den Bau der Zähne anlangt. Letztere zeigen beim Krapinamenschen nämlich noch vielfach Schmelzfalten und Runzeln und erinnern ganz und gar an die von *Dryopithecus darwini*. Bei den übrigen Formen des *primigenius* fehlten dagegen die Runzeln schon und finden sich auch unter den heute noch lebenden Rassen nur bei den allerprimitivsten in ganz schwacher Andeutung, namentlich bei den Weddas und Australiern. Im allgemeinen können wir sagen, daß wir im *Homo primigenius* eine Form vor uns haben, die wohl schon mit aufrechter Körperhaltung, aber doch noch mit etwas gebeugten Knien ging, noch keine artikulierte Sprache besaß und am ganzen Körper behaart war. Letzteres wissen wir aus einer von *Piette* als „un singe anthropomorphe, avant des pieds faits pour la marche“ beschriebenen Darstellung dieses Urmenschen, die sich in Mas d'Azil vorfand. Es handelt sich da um das Bruchstück eines tierischen Schulterblattes, auf dem beiderseits eine menschliche Figur dargestellt war. „Die Figur hat Haare von dreierlei Länge, die durch quasiradiale oder schräge Randstricheln dargestellt sind: sehr lange auf dem Kopfe, etwas kürzere auf Brust und Bauch, sowie in der Mitte des Rückens bis über das Gesäß, und noch kürzere auf Hals

und Nacken, an den Genitalien und am rechten Oberschenkel. Diese Haare und ihre verschiedene Länge scheint der Zeichner als ebenso notwendige Elemente seiner Darstellung empfunden zu haben, wie die Zahl der Extremitäten, das männliche Glied und die annähernde Richtigkeit der Verhältnisse.“ (*Hoernes.*) An der Echtheit der Figur ist nach *Hoernes* nicht zu zweifeln. Der Mensch von Krapina kannte schon das Feuer und war Kannibale, wie die Erhaltung der Reste unzweideutig beweist. Denn es handelt sich hier zweifellos um die Überbleibsel einer Kannibalenmahlzeit. Es fanden sich Knochen von mindestens zehn Individuen verschiedenen Alters, die fast alle angebrannt waren, sowie zerbrochen, um das Mark herauszuholen. Der *Homo primigenius* ist die typische Menschenart des älteren Plistozäns, nämlich der dritten Zwischenzeit (*Chelléo-Moustérien*).

In der ältesten Nacheiszeit (*Aurignacien* und *Solutréen*) finden wir in Mitteleuropa die sogenannte *Brünner Rasse*, die besonders durch Skelettreste aus Brunn und Brux bekannt geworden ist. Auch das 1909 durch *Klaatsch* und *Hauser* entdeckte Skelett von Combe-Capelle im Perigord gehört wohl derselben Rasse an. Der Brüxer Schädel fand sich allerdings auf alluvialer, sekundärer Lagerstätte, aber seine Rassenzugehörigkeit zu dem Brünner Typus steht ganz außer Zweifel. Diese Rasse bildet morphologisch einen Übergang vom Neandertaltypus zu den rezenten Menschen, stand aber ersterem zweifellos noch näher als den primitivsten heute lebenden Rassen. Der Schädel war stark dolichocephal, seine Kurve deckt sich von der Nasenwurzel bis in die Nähe des Scheitels mit der des *H. primigenius*, verläuft aber dann von hier ab entschieden höher. Somit ist auch hier noch die niedere und rohe Stirnbildung auffällig, die in voller Übereinstimmung auch eine aus Elfenbein geschnitzte Figur von dieser Fundsätte zeigt. Die Augenbrauenwülste springen stärker vor als beim rezenten Menschen, aber doch schon weniger als beim Neandertaltypus. Gegenüber dem Gehirnschädel ist der untere Teil des Gesichtes (auch an der geschnitzten Figur) übermäßig lang, aber doch nicht mehr prognath. Die Kaufläche der Molaren zeigt noch eine gewisse Neigung zur Schmelzleistenbildung. Die Entwicklung des Kinnes ist gering und beschränkt sich auf einen dreieckigen Vorsprung; sie steht zwischen der Kinnform des *Homo primigenius* und der des rezenten Menschen. Im ganzen kann man sagen, daß man es hier mit einer Schädelform zu tun hat, die an den später allgemein auftretenden *Crô-Magnon*-Typus erinnert, aber im vorderen Teile noch neandertaloid geblieben war. Diese Zwischenstellung der Brünner Rasse könnte dafür sprechen, daß hier eine kontinuierliche Entwicklung vom Neandertaltypus über die Brünner Rasse zum *Crô-Magnon*-Typus vorliegt, wie die französischen

Autoren und *Walkhoff* angenommen haben. Demgegenüber ist *Schwalbe* der Ansicht, daß der *Homo primigenius* vollständig erloschen und im Blute der jüngeren Menschen kein Tropfen seines Wesens erhaltengeblieben sei. Auch *Klaatsch* nimmt an, daß die Aurignac-Rasse von Asien her nach Europa eingewandert und nicht in Europa selbst entstanden ist.

Eine solche Diskontinuität der Entwicklung haben wir aber auf jeden Fall für das südliche Westeuropa anzunehmen, wie uns die beiden Skelette aus der „Kindergrotte“ von Mentone beweisen, für die die Bezeichnung „Grimaldi-Typus“ in Vorschlag gebracht worden ist (*Verneau*). Es handelt sich da um einen Menschentyp von auffallend kleiner, wenn auch nicht gerade zwerghafter Statur, der durch seine gerade Stirn schon an die höheren Menschenrassen erinnert, während die breite Nase und die enorme subnasale Prognathie ein primitives Merkmal darstellen; die Prognathie war sogar stärker als beim *Homo primigenius*, das Kinn senkrecht und weniger vorspringend als bei den niedersten heute lebenden Rassen. Auffallend ist auch die längliche, schmale Gestalt der Kieferbögen und die Größe und Runzelung der Zähne. In all diesen Skelettmerkmalen erinnert der Grimaldi-Typus unter allen rezenten Rassen am ehesten noch an die Hottentotten und Buschmänner Südafrikas. Eine schöne Ergänzung findet der Skelettfund durch Steatitfigürchen aus den Grotten von Mentone und elfenbeinerne Schnitzfiguren aus dem älteren Solutréen von Brassempouy, die durchweg auf die heutigen primitiven Rassen Afrikas hinweisen. Diese Figuren sind auffallend plattnasig und prognath, mit fliehendem Kinn; die weiblichen zeigen sackförmige Brüste und starke Steatopygie, zum Teil sogar die Hyperplasie der kleinen Schamlippen wie eine hottentottische Venus. Damit muß natürlich nicht gesagt sein, daß es sich da um eine Einwanderung aus Afrika handeln muß, sondern nur, daß der Grimaldi-Typus — soweit er nicht durch Vermischung in späteren Einwanderern aufgegangen ist — sich nach Afrika zurückgezogen haben dürfte. Allerdings ist *Verneau* geneigt, den Grimaldi-Typus als Stammform des Crô-Magnon-Typus aufzufassen. Bessere Lebensbedingungen hätten den Umfang der Zähne und damit den Prognathismus vermindert, den Körperwuchs erhöht und damit wäre auch die Schädelkapazität gestiegen. *Hoernes* aber findet dagegen, daß dieser Anschauung ein doppeltes Bedenken gegenübersteht: „Erstlich bot die Renntierzeit oder das Magdalénien dem Menschen keineswegs bessere Lebensbedingungen als die Mammut- oder Pferdezeit oder das Solutréen. Eher war das Umgekehrte der Fall. Zweitens und hauptsächlich ist aber die Zeitdifferenz, welche durch den vertikalen Abstand von 0·70 m zwischen dem Crô-Magnon-Skelett und den Grimaldi-Skeletten der „Kinder-

grotte“ vertreten ist, offenbar viel zu gering, um eine so gründliche Transformation der Rasse als möglich erscheinen zu lassen, selbst wenn man der Verbesserung der Existenzbedingungen einfache Wirkungen des Klimas substituieren wollte“. Ebenso unwahrscheinlich wie die Ableitung des Crô-Magnon-Typus von der Grimaldi-Rasse erscheint aber auch die der letzteren vom *Homo primigenius*, da sie sich durch einige primitivere Merkmale (stärkere Prognathie usw.) von ihm unterscheidet. Hierdurch wird uns der Gedanke an eine polyphyletische Entstehung des rezenten Menschen sehr nahegelegt. Tatsächlich ist es wissenschaftlich ganz unhaltbar, alle heute lebenden Rassen zu einer einzigen Spezies zu vereinigen und sie wurden ja auch schon von *Haeckel* nicht nur in verschiedene Spezies, sondern teilweise sogar in differente Genera gestellt. Auch ist es ganz klar, daß im jüngeren Tertiär durch die eingetretenen Veränderungen des Vegetationscharakters alle in Europa anwesenden Anthropomorphenspezies sich — soweit sie nicht nach den Tropen auswanderten — zu Menschen haben umbilden müssen, und wir haben ja gesehen, daß tatsächlich eine Anzahl verschiedener *Dryopithecus*-arten in diesem Gebiete vorhanden war. Dieselben Verhältnisse, die zur parallelen Entwicklung von *Equus*, *Neohippus* und *Thoatherium* geführt haben, hätten also auch eine parallele Umbildung der *Dryopithecus*-formen in Menschen verursacht. Für die Polyphyly des rezenten Menschen spricht auch die Agglutininreaktion. „Die Tatsache, daß in einem gewissen Prozentsatz der Fälle das Blutserum eines Menschen die Blutkörperchen eines andern zum Zusammenballen bringt, beruht auf dem Vorhandensein von zwei agglutinablen Substanzen *A* und *B* und zwei auf sie wirkenden Agglutininen α und β . Das Blut eines Menschen kann entweder *A* oder *B* oder beide oder keines von beiden enthalten. Natürlich können *A* und α oder *B* und β nicht im Blute der gleichen Person zusammen vorhanden sein. Die Untersuchung zeigte, daß *A* besonders in West- und Mitteleuropa vorhanden ist (in 42 bis 48% in einer „Rassen“-Blutserie), in den zwischen Mitteleuropa und Asien liegenden Ländern (Araber, Russen, Juden) weniger (37 bis 38%), in Asien am wenigsten (27 bis 30%). Andererseits ist der *B*-Körper im Westen am schwächsten vertreten (Engländer 10·2%), im Osten am stärksten (Inder 49·7%). Das Vorkommen von *A* nimmt von Westen nach Osten kontinuierlich ab, das von *B* nimmt zu.“ (*Mollison*.)

In der jüngeren Nacheiszeit oder dem Magdalénien finden wir dann überall in Europa den sogenannten Crô-Magnon-Typus, und zwar in Mitteleuropa vielleicht durch die intermediäre Brünner Rasse mit dem *Homo primigenius* verbunden, in Westeuropa jedenfalls plötzlich und unvermittelt auf den Grimaldi-Typus folgend. Wir haben es hier mit einer robusten Rasse von mittelgroßer bis hoher

Statur zu tun, die schon ganz innerhalb der Variationsbreite des rezenten Menschen liegt, wenn sie auch wesentlich von den heutigen europäischen Rassen abweicht. Der Schädel war geräumig, auffallend lang und schmal (dolichocephal), mit wohlentwickelter Stirn, starken Augenbrauenwülsten, sehr breitem und niedrigem, orthognathem oder ganz schwach prognathem Gesicht, sehr kräftigen Kiefern und stark entwickeltem Gebiß. *Hervé* hat die Meinung vertreten, der sich auch die meisten andern Anthropologen anschlossen, daß die Hyperboräer der Gegenwart, die Tschuktschen und Eskimos, die nächsten rezenten Verwandten der Höhlenbewohner des Magdalénien seien, oder daß — wie *Hamy* sich ausdrückt — jene Nordvölker unserer Zeit in den zirkumpolaren Gebieten das Renntierzeitalter Frankreichs und Mitteleuropas mit seinen zoologischen, ethnographischen und anderen Merkmalen einfach fortsetzen. „Das Zusammenfallen der anatomischen Formen gestattet ein direktes Band der Verwandtschaft zwischen diesen beiden Stammgruppen, über die großen trennenden Klüfte des Raumes und der Zeit hinweg, anzunehmen.“ (*Hoernes.*) — Nach der Eiszeit finden wir dann in Europa schon jene Rassen vertreten, die sich da auch noch bis in historische Zeit erhalten haben.

Wenn wir also jetzt die Entwicklung des Menschengeschlechtes vom ältesten Tertiär an zusammenfassend überblicken, so finden wir, daß der Primatenstamm durch niedere Formen mit insektivoren Ahnen verbunden ist, sich dann im Eozän von Nordamerika in den Mesodonten (Fig. 46) reich entfaltete, deren Deszendenten auch nach Europa eingedrungen sind (Fig. 47). Im Unteroligozän von Ägypten tritt uns dann die gemeinsame Stammform aller Anthropomorphen in *Propliopithecus haeckeli* (Fig. 48) entgegen, von welchem die Entwicklung über *Pliopithecus* zum Gibbon, über *Palaeopithecus* zum Schimpansen, über *Neopithecus* zum Gorilla und wahrscheinlich über *Palaeosimia* zum Orang-Utan führte. Auch *Dryopithecus* ist offenbar von *Propliopithecus* herzuleiten. *Dryopithecus*-ähnliche Formen haben dann wohl durch Erwerbung des aufrechten Ganges eine Weiterentwicklung durchgemacht, die schließlich zur Entstehung des Menschen führte. *Dryopithecus* (Fig. 49) lebte im Miozän und Pliozän und in diese Verwandtschaft gehören die menschenähnlichsten Zähne (*D. darwini*) und der menschenähnlichste Oberschenkel (*Paidopithecus rhenanus*). Mit Beginn des Plistozäns treffen wir dann den *Homo heidelbergensis* (Fig. 50), dessen Kiefer noch ausgesprochene Affencharaktere bewahrt hat. Ihm schließt sich dann in der dritten Zwischeneiszeit, also in einer Periode, in welcher nicht nur das Mammut, sondern auch noch *Elephas meridionalis* und *antiquus* lebten, der *Homo primigenius* (Fig. 51) an. Diesem folgte in der

älteren Nacheiszeit, d. i. in der Mammut- und Pferdezeit, in Mitteleuropa die Brünner Rasse, während das südliche Westeuropa von dem negroiden Grimaldi-Typus bevölkert war. In der jüngeren Nacheiszeit, der Renntierzeit, lebte im ganzen Gebiete der eskimoide Crô-Magnon-Typus, auf den dann schließlich in der „jüngeren Steinzeit“ die rezenten Rassen Europas folgten.

Ich habe im vorstehenden die Methodik der phylogenetischen Forschung lediglich auf die morphologischen Merkmale des Menschen in Anwendung gebracht. Dieselbe Art der Betrachtung hat aber auch für alles andere Geltung, was mit der Höherentwicklung des Menschen zusammenhängt, also für die allmähliche Verfeinerung in der Herstellung von Werkzeugen und Kunstgegenständen, für die Ausbildung der geistigen Fähigkeiten, für Sprache und Schrift und überhaupt für die Entwicklung der Künste und Wissenschaften — kurz für das Gesamtgebiet des Kulturfortschrittes. Auch hier gelten überall ganz dieselben phylogenetischen Gesetze wie auf dem Gebiet der körperlichen Entwicklung. Ein näheres Eingehen auf dieses Thema würde mich aber hier zu weit führen und fiel auch zu sehr außerhalb des Rahmens dieser Arbeit.

Wichtigste Literatur.

NB. Diskussionsberichte sind unter dem Namen des Vorsitzenden angeführt.

- Abel O.: Zwei neue Menschenaffen aus den Leithakalkbildungen des Wiener Beckens. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Klasse. 111. Abt. I. **1902**. S. 1171 bis 1207.
- Die Lebensweise der altpalaeozoischen Fische. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **72**. (158) bis (168) (1907).
- Neuere Studien über die Systematik und Stammesgeschichte der Halbaffen und über den Fund eines angeblichen Vorfahren des Menschen in Südamerika, *Tetraprothomo argentinus* Ameghino. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **58**. (35) bis (38) (1908).
- Was verstehen wir unter monophyletischer und polyphyletischer Abstammung? Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **59**. (243) bis (256) (1909).
- Was ist eine Monstrosität? Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **60**. (129) bis (140) (1910).
- Diskussion über Riesenwuchs. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **60**. (185) bis (187) (1910).
- Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **61**. 144 bis 191 (1911).
- Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.
- Atavismus. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **64**. (31) bis (50) (1914).
- Die vorzeitlichen Säugetiere. Jena 1914.
- Palaeobiologie der Cephalopoden. Jena 1916.
- Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin und Leipzig 1919.
- Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena 1922.
- Lehrbuch der Paläozoologie. 2. Aufl. Jena 1924.
- Alexnat W. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Sympetalen. Bot. Archiv, I. 129 bis 154 (1922).

- Antonius O.*: Gibt es insulare Zwergformen? Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **64**. (17) bis (21^v) (1914).
- Arber A.*: On the law of Age and Area, in relation to the extinction of species. Ann. of Bot. XXXIII. **130**. 211 bis 214 (1919).
- *E. A. N. & Parkin J.*: Der Ursprung der Angiospermen. (Übersetzung Porsch.) Österr. bot. Zeitschr. **1908**. Nr. 3 ff. Sep. S. 1 bis 59.
- Baur E.*: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911. 5. Aufl. 1922.
- Beijerinck M. W.*: *L. Beissners* Untersuchungen bezüglich der Retinosporenfrage. Bot. Ztg. Leipzig. **48**. 517 bis 524, 533 bis 541 (1890); Verzelnde Geschriften. **2**. 283 bis 292. Delft 1921.
Über das Nitratferment und über physiologische Artbildung. Folia Microbiologica, Delft. **3**. 91 bis 113 (1914); Verzelnde Geschriften. **5**. 178 bis 193 (Delft 1922).
- Breitenbach W.*: Populäre Vorträge aus dem Gebiete der Entwicklungslehre. Brackwede 1910.
- Broman I.*: Normale und abnorme Entwicklung des Menschen. Wiesbaden 1911.
- Brunner v. Wattenwyl C.*: Über die Hypertelie in der Natur. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **23**. 133 bis 138 (1873).
Über hypertelische Nachahmungen bei den Orthopteren. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **33**. 247 ff. (1883).
- Bugnion*, siehe bei *Forel* und bei *Lang*.
- Cammerloher H.*: Studien über die Samenanlagen der Umbelliferen und Araliaceen. Österr. bot. Zeitschr. **1910**. Nr. 7, 8. Sep. S. 1 bis 16.
- Claus C. & K. Grobben*: Lehrbuch der Zoologie. 7. Aufl. Marburg 1905.
- Cope E. D.*: Primary facts of organic evolution. Chicago 1896.
- Crampton G. C.*: Notes on the relationships indicated by the venation of the wings of insects. Canad. Ent. **54**. 206 bis 216, 222 bis 235 (1922).
- Dammerman K. W.*: The fauna of Krakatau, Verlaten Island and Sebesy. Treubja. III. **1**. 61 bis 112 (1922).
- De Vries H.*: Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.
— Die Mutationstheorie. Leipzig 1901, 1903.
- Docters v. Leeuwen W.* The flora and the fauna of the islands of the Krakatau group in 1919. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. **31**. (1920).
- Docters v. Leeuwen-Reijnraan J. & W. M. Docters v. Leeuwen*: The Zooecidia of the Netherlands East Indies. Batavia 1925.
- Dollo L.*: La Paléontologie éthologique. Bull. Soc. Belge Géol., Pal., Hydr., Mém. **23**. 377 bis 421 (1909).
- Les Céphalopodes déroulés et l'irréversibilité de l'évolution. Bijdr. Dierk. **22**. 215 bis 226 (Amsterdam 1922).
- Dürken B. und H. Salfeld*: Die Phylogenese. Fragestellung zu ihrer exakten Erforschung. Berlin 1921.
- Engler A. und K. Prantl*: Die natürlichen Pflanzenfamilien. **4**. 1 (Leipzig 1897).
- Escherich K.*: Termitenleben auf Ceylon. Jena 1911.
— Die Ameise. 2. Aufl. Braunschweig 1917.
- Faber F. C. v.*: Zur Physiologie der Mangroven. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XLI. **5**. 227 bis 234 (1923).
- Fahrenholz H.*: Ectoparasiten und Abstammungslehre. Zool. Anz., Bd. XLI, Nr. **8**. 371 bis 374 (1913).
- Forel A.*: Le monde social des fourmis. **3**. Genève 1922.
- Friedenthal H.*: Neue Versuche zur Frage nach der Stellung des Menschen im zoologischen System. Sitzungsber. d. preuß. Akad. Wiss. **1902**. S. 830 bis 835.

- Gaudry A.*: Contribution à l'histoire des hommes fossiles. L'Anthrop. **14**. 1 ff. (1903).
- Gennerich J.*: Morphologische und biologische Untersuchungen der Putzapparate der Hymenopteren. Arch. f. Nat. LXXXVIII. Abt. A. **12**. 1 bis 63 (1922).
- Goebel K.*: Über Jugendformen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber., Math.-phys. Klasse. 5. Dez. 1896. 447 bis 497.
- Goldschmidt R.*: Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3. Aufl. Leipzig 1920.
- Gravely F. H.*: Alluaudella himalayensis, a new species of degenerate (♂) cockroach. Rec. Ind. Mus. V. **4**. 307 bis 312 (1910).
- Griffini A.*: La Rigenerazione delle zampe negli Ortoteri Saltatori. Riv. Mens. Sc. Nat. Natura. **2**. (1911).
- Haberlandt G.*: Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig 1904.
- Haecker V.*: Über umkehrbare Prozesse in der organischen Welt. Abh. theor. Biol. **15**. (1922).
- Handlirsch A.*: Monographie der mit Nysson und Bembex verwandten Grabwespen. VII. (Schluß.) Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Klasse. **102**. Abt. I. 657 bis 942 (1893).
- Funktionswechsel einiger Organe bei Arthropoden. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **57**. (153) bis (158) (1907).
- Einige interessante Kapitel der Palaeo-Entomologie. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **60**. (160) bis (185) (1910).
- Beiträge zur exakten Biologie. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Klasse. **122**. Abt. I. 361 bis 481 (1913).
- Hypertelie und Anpassung. Verh. zool.-bot. Ges. **65**. (119) bis (135) (1915).
- Palaeontologie, Phylogenie und Systematik. In *Chr. Schröders Handb. d. Entomologie*. **3**. Jena 1913—1925.
- Handschin E.*: Die Sukzession der Tierverbände als Grundlage ökologischer und zoogeographischer Forschung. Verh. Schweiz. Nat. Ges. **2**. 246 (1922).
- Heikertinger F.*: Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. Biol. Zentralbl. **34**. 81 bis 108 (1914).
- Die Frage von den natürlichen Pflanzenschutzmitteln gegen Tierfraß und ihre Lösung. Biol. Zentralbl. **35**. 257 bis 281 (1915).
- Gibt es einen „befugten“ und einen „unbefugten“ Tierfraß? Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch. **13**. 273 bis 288 (1915).
- Das Geheimnis der Nährpflanzenwahl der Tiere. Entom. Blätter. **11**. 171 bis 180 (1915).
- Kritisches über „Schutzeinrichtungen“ und „Nachahmungserscheinungen“ bei Rhynchoten. Zeitschr. wiss. Ins. Biol. **13**. 169 bis 176, 219 bis 226 (1917).
- Akuleate Hymenopteren als Spinnenbeute. Biol. Zentralbl. **39**. 352 bis 363 (1919).
- Sind die Wanzen (Hemiptera heteroptera) durch Ekelgeruch geschützt? Biol. Zentralbl. **42**. 441 bis 464 (1922).
- Henneguy L. F.*: Les Insectes. Paris 1904.
- Hoeffgen F.*: Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des Columniferen-Astes der Dicotylen. Bot. Archiv, I. **81** bis 99 (1922).
- Hoernes M.*: Der diluviale Mensch in Europa. Braunschweig 1903.
- Holdhaus K.*: Über Faunendifferenzierung. Zool. Anz. XXXIII. **2**, **3**. 38 bis 45 (1908).
- Zur Kritik von *Simroths* Pendulationstheorie. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **59**. (334) bis (357) (1909).
- Janchen E.*: Die Methoden der biologischen Eiweißdifferenzierung in ihrer Anwendung auf die Pflanzensystematik. Mitt. Nat. Ver. Univ. Wien. **11**. 1 bis 21 (1913).

- Kammerer P.*: Allgemeine Biologie. 2. Aufl. Berlin 1920.
- Karny H.*: Über eine Mißbildung des Hinterflügels bei *Psophus stridulus*. Stett. Ent. Zeitung. **1907**. S. 201 bis 204.
- Über die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Phys. XXXIII. **1**. 27 bis 40 (1912).
- Über sekundär-makroptere Orthopterenformen. Verh. deutsch. Naturf. u. Ärzte. II. **1**. 702 bis 704 (1913).
- Erwiderung auf *Puschnigs* „Bemerkungen“. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Phys. XXXIV. **4**. 532 bis 542 (1914).
- Schutzanpassung der Heuschrecken. Jahresber. Max.-Gymn. Wien. **1914**. S. 3 bis 14.
- Zur Systematik der Orthopteroiden Insekten. Treubia. I. **4**. 163 bis 269 (1921).
- Der Insektenkörper und seine Terminologie. Wien 1921.
- Zorapteren aus Südsumatra. Treubia. III. **1**. 14 bis 37 (1922).
- Phylogenetische Considerations. In: *Docters v. Leeuwen* 1925.
- Kemner N. A.*: Hyphaenosymphilie, eine neue, merkwürdige Art von Myrmekophilie bei einem neuen myrmekophilen Schmetterling (*Wurthia auri-villii* n. sp.) aus Java. Ark. Zool. **15**. 15 (1923).
- Kirstein K.*: Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzengruppe der Gymnospermen. Bot. Archiv, II. 57 bis 79 (1922).
- Kohlbrugge J. H. F.*: Der Atavismus. Utrecht 1897.
- Kohz K.*: Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des Rosales-Astes der Dicotylen. Bot. Archiv, III. 30 bis 60 (1923).
- Koken E.*: Palaeontologie und Descendenzlehre. Jena 1902.
- Kolbe H. J.*: Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
- Über vorschnelle Entwicklung (Prothetelie) von Puppen- und Imago-Organen bei Lepidopteren- und Coleopteren-Larven. Allg. Zeitschr. f. Ent. **8**. 1 bis 9, 25 bis 30 (1903).
- Studien über die Verbreitung und Herkunft einiger Artengruppen der Coleopteren-gattung *Carabus*, besonders der *Intricatus*-Gruppe. Deutsche Ent. Zeitschr. **1917**. H. 3/4. S. 295 bis 321.
- Kolle W.* und *H. Hetsch*: Die experimentelle Bakteriologie und die Infektionskrankheiten mit besonderer Berücksichtigung der Immunitätslehre. 4. Aufl. Berlin und Wien 1916.
- Kuhlbrodt H.*: Über die phylogenetische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates am Sporophyten der Moose. Beitr. Allg. Bot. II. **4**. 363 bis 402 (1922).
- Lang A.*: Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. IV. **3.**, **4.** *E. Bugnion* und *E. A. Göldi*: Hexapoda. Jena 1914.
- Lange L.*: Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Ranales. Bot. Archiv, V. 413 bis 434 (1924).
- Lotsy J. P.*: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. 1911.
- Magnus W.* und *H. Friedenthal*: Ein experimenteller Nachweis natürlicher Verwandtschaft bei Pflanzen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **24**. 601 bis 607 (1906).
- Über die Spezifität der Verwandtschaftsreaktion der Pflanzen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **25**. 242 bis 247 (1907).
- Über die Artspezifität der Pflanzenzelle. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **25**. 337 bis 340 (1907).
- Malligson F.*: Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb des Centrospermen-Astes des Pflanzenreichs. Bot. Archiv, I. 2 bis 20 (1922).

- Martini E.*: Phylogenetische Ableitung der Flöhe im Zusammenhang mit ihrer praktischen Bedeutung. Arch. f. Schiffs- u. Trockenhyg. **26**. 57 und 58 (1922).
- Die Eidonomie der Flöhe als Beweis für ihre stammesgeschichtliche Herkunft. Zentralbl. f. Bakt. Abt. I. **88**. 205 bis 221 (1922).
- und *H. Burgarth*: Die Anatomie des weiblichen Hundeflohes als Beweis für die stammesgeschichtliche Herkunft der Flöhe. Zentralbl. f. Bakt. Abt. I. **90**. 29 bis 38 (1923).
- Mez C.*: Anleitung zu sero-diagnostischen Untersuchungen für Botaniker. Bot. Archiv, I. 177 bis 200 (1922).
- Mollison Th.*: Serodiagnostik als Methode der Tiersystematik und Anthropologie. *Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth.* **9**. I. 3. Lief. **94**. 553 bis 584 (1923).
- Oudemans A. C.*: Over de afstamming der Suctoria. Tijdschr. Ent. **57**. S. LIV bis LVIII. (1914).
- Das Dollosche Gesetz der Irreversibilität. Arch. f. Nat. LXXXVI. A. **9**. 2 bis 10 (1920).
- Die Langarmigkeit der Anthropomorphen und die Geradbeinigkeit der Menschen. Arch. f. Nat. LXXXVI. A. **9**. 11 bis 14 (1920).
- Ein Pferd mit 8 Incisivi. Arch. f. Nat. LXXXVI. A. **9**. 21 (1920).
- Penzig O.*: Pflanzenteratologie. Genua 1890—1894.
- Plate L.*: Gibt es ein Gesetz der progressiven Reduktion der Variabilität? Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. I. **5**. 641 bis 655 (1904).
- Porsch O.*: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.
- Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena 1907.
- Die Abstammung der Monocotylen und die Blütennektarien. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXXI. **10**. 580 bis 590 (1913).
- Der Nektartropfen von *Ephedra campylopoda* C. A. Mey. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXXIV. **3**. 202 bis 212 (1916).
- Blütenstände als Vogelblumen. Österr. bot. Zeitschr. **72**. 125 bis 149 (1923).
- Priesner H.*: Thysanopteren. In *P. Schultz* Biologie der Tiere Deutschlands. **2**. 29 (1923).
- Puschnig R.*: Über den jetzigen Stand der Entwicklungslehre. Carinthia. II. **1** bis **4**, 1 bis 53 (1910).
- Bemerkungen zur Arbeit *H. Karnys*: Über die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Phys. XXXIV. **4**. 515 bis 532 (1914).
- Radlkofer L.*: Über die Methoden in der botanischen Systematik, insbesondere die anatomische Methode. Festschr. Akad. Wiss. München 1883.
- Reinhardt L.*: Vom Nebelfleck zum Menschen. IV. Der Mensch zur Eiszeit in Europa. 4. Aufl. Berlin-Wien 1924.
- Reuter O. M.*: Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten. Berlin 1913.
- Rosa D.*: Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. Jena 1903.
- Es gibt ein Gesetz der progressiven Reduktion der Variabilität. Biol. Zentralbl. XXV. **10**. 337 bis 349 (1905).
- Salfeld* siehe *Dürken*.
- Schiffner V.*: Über die Grenzen der Deszendenzlehre und Systematik. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **59**. 345 bis 364 (1909).
- Schlesinger G.*: Über den Fund einer pliocänen Elefantienstammform (*Elephas cf. planifrons* Falc.) in Niederösterreich. Monatsbl. Ver. Landesk. Niederösterreichs. **16**. Sep. 1 bis 3 (1911).
- Silvestri F.*: A new species of *Termitaphis* (Hemiptera-Heteroptera) from India. Rec. Ind. Mus. XXII. **2**. 10 (Calcutta 1921).

- Silvestri F.*: Descrizione di alcuni Staphylinidae (Coleoptera) termitofili delle regioni orientale e australiana. Boll. Lab. Portici. **15**. 1 bis 23 (1921).
- Sinnot E. W.*: The „Age and Area“ hypothesis and the problem of endemism. Ann. of Bot. XXXI. **122**. 209 bis 216 (1917).
- Steinmann G.*: Einführung in die Palaeontologie. 2. Aufl. Leipzig 1907.
- Vayssière A.*: Rech. sur l'organisation des larves des Éphémérines. Thèses Fac. Sci. Paris, Sci. Nat. (A) LI. **431**. Paris 1882.
- Walker E. M.*: On the male and immature state of *Grylloblatta campodeiformis* Walker. Canad. Ent. **51**. 131 bis 139 (1919).
- The terminal abdominal structures of the Orthopteroid insects: a phylogenetic study. Ann. Ent. Soc. Amer. XII. **4**. 267 bis 316 (1919); XV **1**. 1 bis 76 (1922).
- Walkhoff O.*: Der Unterkiefer der Anthropomorphen und der Menschen in seiner funktionellen Entwicklung und Gestalt. Wiesbaden 1901.
- Wasmann E.*: Neue Beispiele der Umbildung von Dorylinengästen zu Termitengästen. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. Verh. 1912. Sep. S. 1 bis 4 (Leipzig 1913).
- Weber M.*: Die Säugetiere. Jena 1904.
- Werth E.*: Über die Bestäubung von *Viscum* und *Loranthus* und die Frage der Primitivität der Windblütigkeit wie der Pollenblumen bei den Angiospermen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **41**. 151 bis 164 (1923).
- Wettstein R. v.*: Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena 1898.
- Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig-Wien 1. Aufl. 1901—1908; 2. Aufl. 1911.
- Die Bedeutung der Serumreaktion für naturwissenschaftliche Fragen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **69**. 301 bis 308 (1909).
- Willis J. C.*: The relative age of endemic species and other controversial points. Ann. of Bot. XXXI. **122**. 189 bis 208 (1917).
- Endemic genera of plants in their relation to others. Ann. of Bot. XXXV. **140**. 493 bis 512 (1921).
- Williston S. W.*: What is a species? Amer. Natur. **47**. 495 (March 1908).
- Worseeck E.*: Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Monocotyledonen. Bot. Archiv, II. 177 bis 206 (1922).
- Zittel K. A. v.*: Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). 4. Aufl., neu bearbeitet von *F. Broili* und *M. Schlosser*. München und Berlin 1923.

Einteilung des Handbuches der biologischen Arbeitsmethoden

(Übersicht sämtlicher bisher erschienenen 177 Lieferungen)

Die bereits vollständig vorliegenden Bände sind unterstrichen.

Abt. I, Chemische Methoden

(Bisher 31 Lieferungen erschienen)

Teil 1: Allgemeine chemische Methoden. (*Erschienen Lfgn. 6, 30 und 37.*)

Teil 2: Allgemeine chemische Methoden. (*Erschienen Lfg. 174.*)

Teil 3: Allgemeine analytische Methoden. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 15, 16, 25, 31 und 38.*)

Teil 4—8: Spezielle analytische und synthetische Methoden.

Teil 4: Die stickstofffreien Grundsubstanzen und Bausteine. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 9, 11, 123 und 131.*)

Teil 5: Kohlenhydrate. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 52, 72 und 83.*)

Teil 6: Lipoide, Säuren, Cyclosen. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 53, 153 und 160.*)

Teil 7: Eiweißabbauprodukte und verwandte Verbindungen. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 54, 73 und 91.*)

Teil 8: Eiweißstoffe (Proteide und Proteine). (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 14, 26, 39 und 60.*)

Teil 9—11: Spezielle chemische Methoden.

Teil 9: Alkaloide. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfg. 1.*)

Teil 10: Verbindungen der Pflanzenwelt (mit Ausnahme der Kohlenhydrate, Fette, Proteine und ihrer Abkömmlinge. 1. Hälfte. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 20, 42 und 84.*)

Teil 11: Verbindungen der Pflanzenwelt (mit Ausnahme der Kohlenhydrate, Fette, Proteine und ihrer Abkömmlinge). 2. Hälfte. (*Erschienen Lfg. 117.*)

Abt. II, Physikalische Methoden

(Bisher 5 Lieferungen erschienen)

Teil 1: Physikalische Methoden. Teil 1. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 40, 95, 96, 118 und 161.*)

Teil 2: Physikalische Methoden. Teil 2.

Abt. III, Physikalisch-chemische Methoden

(Bisher 7 Lieferungen erschienen)

Teil A: Allgemeine und spezielle Methoden zur Untersuchung des Verhaltens gelöster Stoffe. (*Erschienen Lfgn. 2, 61, 77, 147 und 169.*)

Teil B: Methoden der Kolloidforschung. (*Erschienen Lfgn. 7 und 66.*)

Abt. IV, Angewandte chemische und physikalische Methoden

(Bisher 38 Lieferungen erschienen)

Teil 1/2: Methoden der Fermentforschung. (*Erschienen Lfgn. 78, 154 und 166.*)

Teil 3—6: Untersuchungen von Geweben und Körperflüssigkeiten des tierischen Organismus.

Teil 3: Untersuchungen des Blutes und der Lymphe. 1. Hälfte. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 43, 106 und 114.*)

Teil 4: Untersuchungen des Blutes und der Lymphe. 2. Hälfte. (*Erschienen Lfg. 148.*)

Teil 5: Untersuchungen des Harnes und des Harnapparates. (*Erschienen Lfgn. 101, 119, 126, 132 u. 163.*)

Teil 6: Methoden zur Untersuchung der Funktion des Verdauungsapparates. (*Erschienen Lfgn. 112 und 162.*)

Teil 7, 1. Hälfte: Chemische und physikalische Untersuchungsmethoden der Pharmakologie, Pharmazie und Toxikologie. 1. Hälfte. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 32, 67, 87 und 97.*)

Teil 7, 2. Hälfte: Chemische und physikalische Untersuchungsmethoden der Pharmakologie, Pharmazie und Toxikologie. 2. Hälfte. (*Erschienen Lfgn. 98 und 164.*)

Teil 8, 1. Hälfte: Nahrungs- und Genußmittel. 1. Hälfte. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 68, 88 und 92.*)

Teil 8, 2. Hälfte: Nahrungs- und Genußmittel. 2. Hälfte. (*Erschienen Lfgn. 107, 127 und 172.*)

Teil 9: Methoden zur quantitativen Bestimmung des Stoffwechsels des Gesamtorganismus von Organen und von Zellen. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 29, 74, 141, 157 und 176.*)

Teil 10: Quantitative Bestimmung des Gasstoffwechsels. (*Erschienen Lfgn. 10, 102, 142 und 158.*)

Teil 11: Hygiene. (*Erschienen Lfg. 108.*)

Teil 12: Gerichtliche Medizin. (*Erschienen Lfgn. 99 und 150.*)

Abt. V, Angewandte chemische, physikalisch-chemische und biologische Methoden (Methoden zum Studium der Funktionen der einzelnen Organe des tierischen Organismus)

(Bisher 36 Lieferungen erschienen)

Teil 1: Allgemeine Methoden. (*Erschienen Lfgn. 23 und 89.*)

Teil 2: Methoden der allgemeinen vergleichenden Physiologie. (*Erschienen Lfgn. 17, 21, 85, 109, 124, 128 und 165.*)

- Teil 3 A: Methodik der Entwicklungsmechanik. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 18, 33, 69 und 110.*)
- Teil 3 B: Methoden zur Untersuchung der Funktionen bestimmter Organe. (*Erschienen Lfgn. 62 u. 129.*)
- Teil 4, 1. Hälfte: Funktionen des Kreislauf- und Atmungsapparates. 1. Hälfte. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 44, 75, 90 und 93.*)
- Teil 4, 2. Hälfte: Funktionen des Kreislauf- und Atmungsapparates. 2. Hälfte. (*Erschienen Lfgn. 149, 151 und 167.*)
- Teil 5 A: Methoden der Muskel- und Nervenphysiologie. (*Erschienen Lfgn. 63 und 143.*)
- Teil 5 B: Funktionen des Zentralnervensystems. (*Erschienen Lfgn. 103, 104 und 120.*)
- Teil 6: Methoden zur Untersuchung der Sinnesorgane. I. Lichtsinn und Auge. (*Erschienen Lfgn. 3, 41, 55, 138 und 168.*)
- Teil 7: Methoden zur Untersuchung der Sinnesorgane. II. Gehörsinn, Hautsinne, Kraftsinn, (Muskelsinne), Geschmack- und Geruchssinn, Statischer Sinn, Stimme und Sprache. (*Erschienen Lfgn. 12, 45, 105 und 152.*)

Abt. VI, Methoden der experimentellen Psychologie

(Bisher 17 Lieferungen erschienen)

1. Reine Psychologie: Teil A: a) Individuelle Psychologie. (*Erschienen Lfgn. 4, 8, 79 und 80.*)
Teil B: Individuelle Psychologie. (1. Hälfte vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 27, 56, 64, 111 und 170.) Teil C: b) Psychologie der Umwelt (Milieu-Psychologie). (*Erschienen Lfgn. 22, 46, 139, 155 und 159.*)
2. Angewandte Psychologie: a) Methodisches. (*Erschienen Lfg. 133.*) b) Wirtschaftspsychologie. c) Experimentelle Pädagogik. d) Juristische Psychologie. e) Militärpsychologie. f) Psychologische Methodik in der Pathologie. Teil D: g) Vergleichende Tierpsychologie. (*Erschienen Lfgn. 49 und 70.*)

Abt. VII, Methoden der vergleichenden morphologischen Forschung

(Bisher 1 Lieferung erschienen: Lfg. 57)

Abt. VIII, Methoden der experimentellen morphologischen Forschung

(Bisher 4 Lieferungen erschienen)

- Teil 1, 1. Hälfte: Methoden der experimentellen Morphologie I. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 47, 65 und 140.*)
- Teil 1, 2. Hälfte: Methoden der experimentellen Morphologie II. (*Erschienen Lfg. 171.*)
- Teil 2: Methoden der experimentellen Pathologie.

Abt. IX, Methoden zur Erforschung der Leistungen des tierischen Organismus

(Bisher 9 Lieferungen erschienen)

- Teil 1, 1. Hälfte: Allgemeine Methoden. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 34, 71, 94 und 144.*)
- Teil 1, 2. Hälfte: Methoden der Tierhaltung und Tierzüchtung.
- Teil 2, 1. Hälfte: Methoden der Süßwasserbiologie. (*Erschienen Lfgn. 115 und 173.*)
- Teil 2, 2. Hälfte: Methoden der Meerwasserbiologie.
- Teil 3: Methoden der Vererbungsforschung. (*Erschienen Lfg. 116 und 177.*)
- Teil 4: Methoden der Erforschung bestimmter Funktionen bei einzelnen Tierarten. (*Erschienen Lfg. 76.*)

Abt. X, Methoden der Geologie, Mineralogie, Paläobiologie und Geographie

(Bisher 4 Lieferungen erschienen: Lfgn. 28, 35, 48 und 100)

Abt. XI, Methoden zur Erforschung der Leistungen des Pflanzenorganismus

(Bisher 15 Lieferungen erschienen)

- Teil 1: Allgemeine Methoden. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 36, 51, 58, 81, 113, 130 und 134.*)
- Teil 2: Spezielle Methoden. a) Pflanzen. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 13, 50, 59, 121 und 135.*)
- Teil 3: Spezielle Methoden. b) Ernährung und Stoffwechsel der Pflanzen. (*Erschienen Lfgn. 145, 146 und 175.*)

Abt. XII, Methoden zur Erforschung der Leistungen von einzelligen Lebewesen

(Bisher 3 Lieferungen erschienen: Lfgn. 86, 122 und 136)

Abt. XIII, Methoden der experimentellen Therapie und der Immunitätsforschung

(Bisher 7 Lieferungen erschienen)

- Teil 1: Experimentelle Therapie. Biologische Therapie und Diagnostik der Tierseuchen. (*Vollständig erschienen, umfaßt die Lfgn. 5, 24 und 82.*)
- Teil 2: Immunitätsforschung. (*Erschienen Lfgn. 19, 125, 137 und 156.*)

Die vollständig erschienenen Teile liegen auch in Original-Halbfranz-Einbänden vor.