

# Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung.

Von

Prof. Dr. O. Jaekel,  
Berlin.



Mit 28 Textfiguren.

(Sonder-Abdruck aus den Verhandlungen des V. Internationalen Zoologen-  
Congresses zu Berlin, 1901.)



Jena,  
Verlag von Gustav Fischer.

1902.

Alle Rechte vorbehalten.

Drei Thatsachen haben sich klar aus den entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen des vergangenen Jahrhunderts herausgehoben, erstens die allgemeine Bedeutung der individuellen Variation, zweitens der Nachweis biogenetischer Beziehungen zwischen einzelnen Arten, drittens die paläontologisch bewiesene Veränderung der organischen Welt im Laufe der Erdgeschichte. Unsicher sind nach wie vor alle Theorien über das Wie und das Warum der Veränderungen, obwohl viele Forscher diese Fragen im wesentlichen gelöst zu haben glauben, wenn sie zwischen den Beobachtungen über Veränderungen und den Prinzipien der Selektionstheorie ein einigermaßen erträgliches Kompromiss zu stande gebracht haben. Die Selektionstheorie gilt namentlich in zoologischen Kreisen als unantastbares Axiom und hat zweifellos die Fragestellung der wissenschaftlichen Forschungen über die organischen Veränderungen entscheidend beeinflusst.

Die Selektion als Qualitäten züchtendes Moment kann nur langsam wirkend gedacht werden und dazu reichten die normalen Pendelschwankungen der erblichen Konstanz vollkommen aus; vielleicht deshalb sollten nur diese für die Descendenz Geltung besitzen: plötzlich, d. h. individuell erworbene Eigenschaften erscheinen den Selektionisten als unvererblich sozusagen wertlos. Diese Vorstellungen, die sich an den gegenwärtig in der Natur beobachtbaren Tierformen nicht direkt widerlegen lassen, sind offenbar auch in der Paläontologie die herrschenden, und da diese mit ihren historischen Dokumenten ein wichtiges Wort in stammesgeschichtlichen Fragen mitzureden hat, so möchte ich an dieser Stelle das bisher wenig beobachtete paläontologische Material in den Vordergrund schieben. Dabei tritt die Frage nach dem Wie, d. h. dem Gang der Veränderungen in den Vordergrund, die Frage nach der oder vielmehr den Ursachen und Veranlassungen zur Aenderung will ich nur nebenbei berühren. Einige einleitende Worte über biologische Grundbegriffe werden aber zum gegenwärtigen Verständnis notwendig sein.

## I. Fortpflanzung, Vererbung und individuelle Variation.

Es ist mir immer unverständlicher geworden, weshalb man die Vererbung als eine besondere Erscheinung betrachten soll. Die Fortpflanzung ist doch, wie man auch allgemein annimmt, eine Modifikation des Wachstums und dürfte dadurch am leichtesten zu erklären sein, dass jedem Körper durch seine Gesamteinrichtung gewisse Wachstumsgrenzen gezogen sind, die er ohne Schädigung seiner Leistungsfähigkeit nicht überschreiten kann. Der gleichen Erklärung dürfte die Verkleinerung des abzustossenden Tochterindividuums unterliegen bis zur Bildung der Eizelle, die die Qualitäten der Eltern fast in idioplasmatischer Reinheit enthält und die erst durch nachträgliche Aufnahme von Nährplasma wieder zur Form der Eltern anwächst. Die Kinder werden sozusagen mit einer Wechselzahlung abgefunden und so in den Stand gesetzt, sich die für ihren Lebensunterhalt nötigen Anschaffungen selbst zu machen. Das hierin liegende physiologische Raffinement seitens des elterlichen Organismus wird z. T. dadurch ausgeglichen, dass bei Geschlechtsdimorphie die Mutter dem befruchteten Ei einen Vorrat von Nährmitteln auf den Weg mitgibt und bei höherer Brutpflege auch noch weitere Verpflichtungen übernimmt. Dann ist aber wenigstens dem einen Teil der Eltern, den männlichen Individuen, die möglichste Aktionsfreiheit gewährleistet.

Wenn so die Ontogenie nur ein weiteres Auswachsen des elterlichen Organismus bedeutet, dann haben wir uns nicht zu fragen, wie kommt es, dass die Nachkommen die Qualitäten der Eltern übernehmen, sondern, wie kommt es, dass sie das gelegentlich nicht thun. Das Antreten des Erbes ist das Selbstverständliche; als besondere Erscheinung möchte ich dagegen die Fälle ansehen, in denen ein Erbe nicht angetreten wird, also die Nachkommen von den Eltern abweichen. Das aber ermöglicht sich meines Erachtens durch die histologische Indifferenz der idioplasmatischen Keimanlage, die dem neuen Individuum einen gewissen Spielraum bei Aufbau seines neuen Hauses lässt und wird veranlasst durch die besonderen Zufälligkeiten im persönlichen Kampf ums Dasein. Je mannigfaltiger und inniger die funktionellen Beziehungen der Teile eines Organismus unter sich geworden sind, um so fester halten sie sich gegenseitig im ererbten Verhältnis. Für die geschwisterliche Variation kommt noch hinzu, dass die Eltern auf der Kurve ihrer Lebensentwicklung sich nicht gleich bleiben, dass also die materiellen Grundlagen für die Fortpflanzung und Vererbung wechseln, wenn auch durch die Kontinuität ein gewisser Grundstock des Keimplasmas und damit der erblichen Anlagen gesichert bleibt. Für die individuelle Variation im weiteren

Zeugungs- und Verwandtschaftskreise sorgt noch die Mannigfaltigkeit der äusseren Lebensbedingungen.

## II. Die Bildung der Arten.

In der dogmatischen Schärfe, mit der Linné für den Wert der Arten eintrat, dokumentiert sich wohl schon die Sorge, dass kommende Geschlechter seine Schützlinge nicht voll anerkennen möchten. Aber wenn auch die Erkenntnis der Entwicklung das Dogma von der Unveränderlichkeit der Art aus wissenschaftlichen Kreisen endgiltig verbannte, so scheint es mir doch geradezu phantastisch, die thatsächliche Bedeutung von Arten ableugnen zu wollen. Gegenüber der offensichtlichen Thatsache, dass die weitaus überwiegende Masse aller Tier- und Pflanzenformen leicht abzugrenzen sind, dieselben also jetzt unzweideutige Arten bilden, hat man nach dem Vorgange Darwin's zum Dogma erhoben, dass die lebenden Arten durch fossile Vorfahren untrennbar miteinander verknüpft seien, ihre gegenwärtige Trennung also nur eine scheinbare sei, als wenn wir, wie z. B. Koken einmal sagte, einen Baum in seinen Zweigen horizontal durchschnitten und nun die durchschnittenen Zweige nur in der Schnittfläche betrachteten. In der Paläontologie könnte es hiernach überhaupt keine Arten geben, da jede durch allmähliche Uebergänge mit einer älteren und einer oder mehreren jüngeren verknüpft wäre. Die Folge dieser Vorstellung ist, dass man etwa drei Jahrzehnte lang das paläontologische Material eifrig nach Belegen für dieselbe durchstöberte, aber das ganze Ergebnis waren drei mehr oder weniger bestrittene Stammbäume, der von *Planorbis multiformis* von Steinheim, der der pannonischen Paludinen und solcher auf der Insel Kos. Im übrigen zeigten sich überall und zu allen Zeiten Arten wie in der Gegenwart auch, und betrachtet man die Variationsbreite der genannten Formenreihen, so ist dieselbe nicht grösser als die variabler Landschnecken der Gegenwart, wie sie z. B. kürzlich durch P. und F. Sarasin von Celebes beschrieben sind. Die Paläontologie hat also zur Aufhebung des Artbegriffes nichts Neues geboten, und die Enttäuschung darüber ist wohl nicht zum wenigsten schuld daran, dass sich noch immer viele Zoologen diesen historischen Dokumenten gegenüber recht ablehnend verhalten.

Wenn es aber jetzt, wie zu allen Zeiten, echte und gute Arten gegeben hat, ihre thatsächliche Bedeutung also ebensowenig zu bestreiten ist, wie die menschlicher Nationen, dann müssen dieselben einen gewissen morphologischen Wert haben. Das fast nie zu kontrollierende und nach unseren Erfahrungen nicht durchgreifende Moment der Kreuzungsbefähigung kann an sich diese Grundlage nicht sein, wohl aber kann die Kreuzung durch Annullie-

rung extremer Ausschläge der Variation eine gewisse Gleichförmigkeit ihrer Angehörigen und damit eine phyletische Konstanz der Artcharaktere herbeiführen. Zu dieser Annullierung der Variation als entscheidender Grundlage der spezifischen Konstanz gehören mehrere Generationen, innerhalb deren sich eine Art bildet, d. h. ihre Eigenschaften sich konsolidieren können. Die Begrenzung der Kreuzungsmöglichkeit, also die Schaffung eines Kreuzungskreises, kann auf sehr verschiedene Weise zu stande kommen, am häufigsten aber wohl durch räumliche Isolierung, wie sie geologische Schiebungen, Wanderungen und Verschleppungen gelegentlich zu allen Zeiten der Erdgeschichte verursacht haben. Ich erblicke hierin den gesunden Kern der freilich sehr übertriebenen Migrations- und Separationstheorien; die Annullierungskraft der Panmixie innerhalb eines Zeugungskreises halte ich aber für so wirksam, dass ich die Möglichkeit einer polyphyletischen Entstehung einzelner Arten<sup>1)</sup> nicht von der Hand weisen möchte.

Nun tritt aber bei der Artbildung in der Regel zu der Fixierung eines morphogenetischen Durchschnittswertes noch ein Moment hinzu, welches der Art erst die eigentliche Weihe giebt und ihr, wenn ich so sagen darf, erst die äussere Anerkennung verschafft, es ist das die Erwerbung besonderer Qualitäten, die Ausprägung spezifischer Eigentümlichkeiten. Wie jedes national separierte Volk, z. B. selbst auf dem gleichförmigen Boden unserer heutigen internationalen Kultur die Nordamerikaner besondere Rasseeigentümlichkeiten erwarben, die sie im allgemeinen schon nach den wenigen Generationen der Separation leicht kenntlich machen, so erhält sich wohl auch in der Natur keine Art lange in ihrer jugendlichen Indifferenz. Die Besonderheiten der Umgebung auf der einen, aber auch die gemeinsamen Züge der betreffenden Mitglieder, z. B. bei den nordamerikanischen Einwanderern eine Vereinigung kühner Unternehmungslust und rücksichtsloser Energie, werden durch dauernde Bethätigung und durch Kreuzungssummierung eine allmähliche Steigerung erfahren. Ich vermeide dabei den Ausdruck Selektion, nicht weil ich ihn für schlecht halte, sondern weil er ein Schlagwort geworden ist, bei dem nur noch wenige nachdenken, und mit dem die meisten unbewusst ein bedenkliches Beiwerk von dogmatischen Nebenbegriffen verknüpfen.

Die Ausprägung spezifischer Eigentümlichkeiten scheint mir das äusserlich Auffallendste an der Artbildung zu sein. Es giebt Formen, die so indifferent aussehen, dass man sie als den idealen Vertreter einer Gattung betrachten möchte, aber das sind seltene Ausnahmen; in der Regel entfernt sich jede Art einer Gattung

---

1) Für höhere systematische, morphologisch gekennzeichnete Formenkreise gilt das natürlich nicht.

in irgend einer Richtung mehr oder weniger weit vom Gattungstypus, der eben durch Abstraktion dieser Besonderheiten aller Arten gewonnen wird. Als einfaches Beispiel einer typischen Artbildung habe ich auf p. 1063 sieben Arten einer neuen Gattung von Craniaden zusammengestellt, die ich wegen der gleichen Form ihrer beiden Schalen *Isocrania* benenne und abgesehen von einigen inneren Eigentümlichkeiten durch die äussere Aehnlichkeit beider Klappen, die eine flache Mützenform derselben bewirkende Lage der Schalennabel, die kleine Anheftungsstelle der unteren Klappe und regelmässigen, subquadratischen Umriss vorläufig charakterisieren möchte. Die Arten gehören der obersten Kreide an und waren zum Teil so individuenreich in Mitteleuropa, dass uns im Berliner paläontologischen Museum von einzelnen Arten Hunderte von Exemplaren vorliegen. Das ermöglichte ein ausgedehntes Studium ihrer individuellen Variation, die bei 1—5 durch Nebeneinanderstellung divergent variierender Individuen zur Darstellung gebracht wurde. Zwischen den links und rechts gestellten Extremen bewegt sich die Variation der überwiegenden Menge, die danach leicht scheidbare Arten bilden. Das Material schien mir zu einem Vergleich der Speziescharaktere besonders geeignet, weil es sich bei geringer Grösse, flacher, ganz übersichtlicher äusserer Form photographisch gut und also zuverlässig reproduzieren und auf einer Tafel mit einem Blick vergleichen lässt. Ich bemerke dazu noch, dass die abgebildeten Spezies die mir vorliegenden Arten der Gattung darstellen, ohne dass allerdings damit die Ausdehnung des ganzen Formenkreises erschöpft wäre. So entfernen sich *I. costata* (Sow.) Hoengh. sp. von Néhou und *I. leonina* Hag. von Rügen wieder nach anderen Richtungen, erstere durch starkes Vortreten der Radialleisten über den Schalenrand, letztere durch breite Abstutzung des Schlossrandes.

Das angezogene Beispiel von Artbildung scheint mir insofern typisch, als die unterscheidenden Speciescharaktere in auffälligen Skulpturdifferenzen ausgeprägt sind. Es gilt ja nahezu für alle Arten, dass zu ihrer Charakteristik äusserliche, nebensächlich erscheinende Eigenschaften oder, wie wir in diesem Falle bezeichnender sagen, Eigentümlichkeiten verwertet sind, die mit dem morphologischen Aufbau des ganzen Körpers wenig oder nichts zu thun haben. Die genannten Species sind anscheinend sämtlich isoliert gewesen, No. 1 stammt von Ignaberga in Schoonen, No. 2 aus der Schreibkreide von Sassnitz, eine dieser sehr ähnliche Form, sagen wir also eine Varietät derselben, findet sich übrigens bei Lüneburg, No. 3—5 stammen aus dem Senon der Umgegend von Maastricht, Fig. 3 sicher aus anderen Schichten wie 4 und 5; wahrscheinlich gehören auch diese letzteren verschiedenen Schichten an, obwohl sich diese unter den vorgeführten sicherlich am nächsten stehen und 5 aus 4 hervorgegangen sein dürfte. No. 6 stammt aus dem Senon von Quedlinburg, No. 7 aus dem sogen. Pläner,

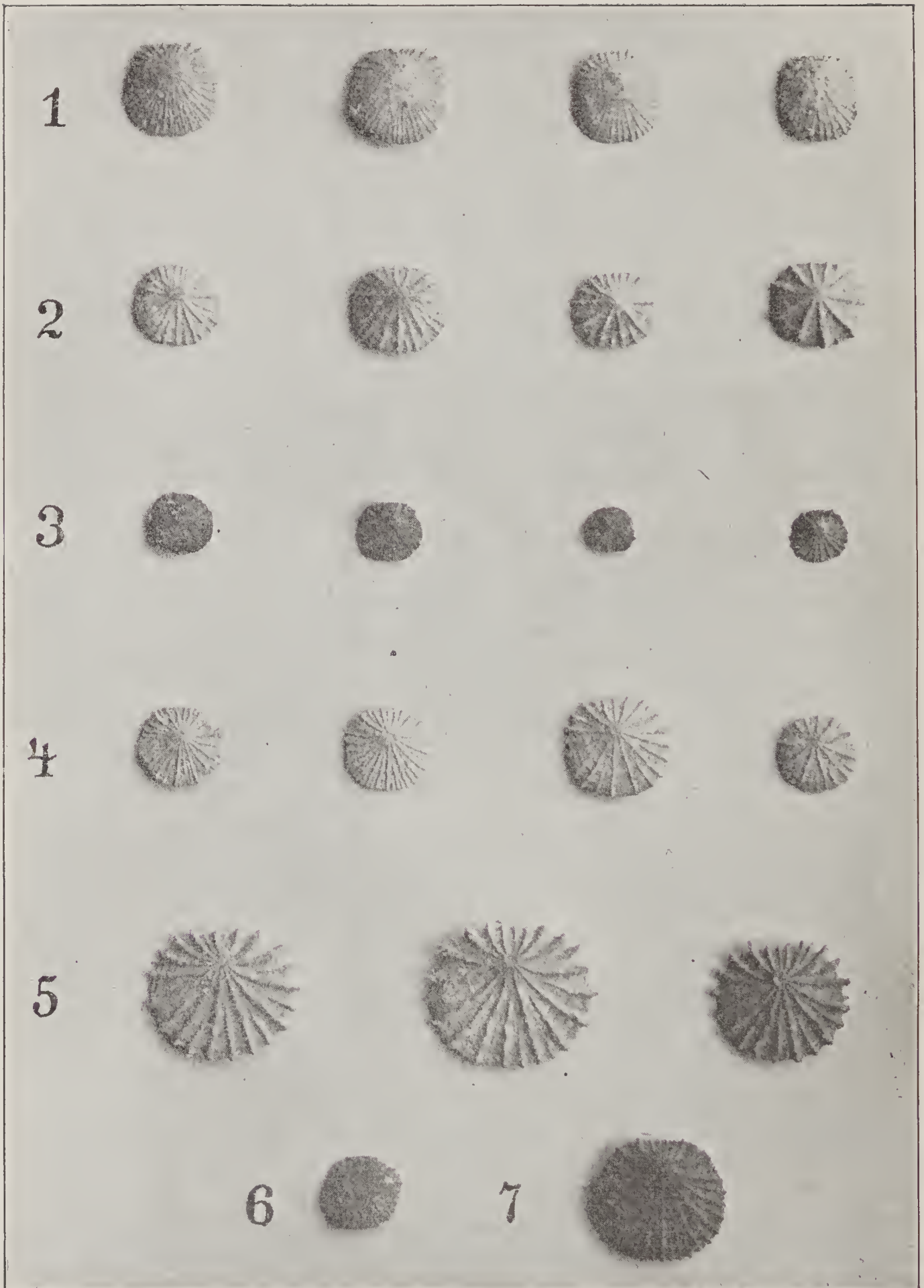


Fig. 1—7.

- Fig. 1 *Isocrania* n. g. *egnabergensis* Retzius. Obere Kreide (Senon) Ignaberga.  
 „ 2 „ *larva* Hag. sp. Senon (weisse Schreibkreide) Rügen.  
 „ 3 „ *tenuis* n. sp. Senon Maastricht.  
 „ 4 „ *radiata* „ „ „  
 „ 5 „ *Bosqueti* „ „ „  
 „ 6 „ *saxonica* „ oberer Pläner. Quedlinburg.  
 „ 7 „ *incerta* „ „ „ Wahrscheinlich vom Harzrande.  
 Alle in  $\frac{2}{3}$  natürlicher Grösse.



wahrscheinlich des nördlichen Harzrandes. Es spielt also offenbar bei dieser Artbildung auch die häufigste Vorbedingung für die Kreuzungsbegrenzung, die Migration und räumliche Separation, eine wichtige Rolle.

Eine sehr wichtige, meines Wissens bisher nicht formulierte Frage ist nun die, ob die Specieseigentümlichkeiten das etappenweise Fortschreiten im Sinne der allgemeinen geologischen Entwicklung bedeuten. Greifen wir zu dem Beispiel unserer *Isocrania* zurück, so würden wir uns also zu fragen haben, ob die dargestellten Eigentümlichkeiten der Schalengestalt den Fortschritt bilden, der diese Gattung *Isocrania* gegenüber den anderen Unterabteilungen von *Crania* kennzeichnet. Die oben erwähnten Kennzeichen lassen sich ohne umfassendere Darstellung nicht klarlegen, ich möchte aber darauf hinweisen, dass eine Gliederung von *Crania* in eine Anzahl von Einzelgattungen wünschenswert wäre, sich aber auf ganz andere Divergenzpunkte stützen müsste als auf äussere Skulpturverhältnisse. Es sind auch an den Schalen zu beobachtende Änderungen der Muskulierung, des Klappenverschlusses, mit einem Wort innere morphologische Charaktere, die hier wie überall in der Systematik zur Abgrenzung von Gattungen und höheren Einheiten benutzt werden. Damit scheiden also die Speciescharaktere überhaupt aus der Differenzierungstendenz in Gattungen und höhere Einheiten aus, sie bilden individuelle, durch Kreuzung fixierte, aber mit den Individuen aussterbende Erwerbungen, die in der Regel nicht einmal auf die nächste Species übernommen werden.

Damit wird aber der auf die Speciesbildung gegründeten Vorstellung einer schrittweisen Entwicklung viel Boden entzogen; die Erwerbung von Speciescharakteren erscheint als nebensächliches Produkt aus individueller Variation und Kreuzungsbegrenzung und stellt eine lokale Ablenkung von der allgemeinen Entwicklungstendenz dar. Allerdings ist die Speciesbildung infolge der universellen Bedeutung der Fortpflanzung die allgemeine Erscheinung, in der uns die formale Entwicklung der organischen Welt entgegentritt; denn Species, die so indifferent sind, dass sie sozusagen Speciescharaktere vermissen lassen und unmittelbar einen Gattungs- oder Ordnungstypus repräsentieren könnten, sind seltene Ausnahmen, vielleicht in den meisten Fällen nur werdende Arten.

Die Speciesbildung läuft also nur in seltenen Fällen in die Richtung aus, die einer Sonderung in höhere Einheiten zu Grunde gelegt werden müsste. Bei fossilen Formen, denen die ‚äusseren‘ Merkmale in der Regel fehlen, ist allerdings die Fassung der Art häufig eine zu weite, so dass ihre Kennzeichen manchmal eine höhere systematische Einschätzung verdienen.

Wenn wir auch hier zu dem bewährten Vergleichsbilde des Stammbaumes greifen, so würden die Arten den Blättern ver-

gleichbar sein, der Stamm und die Zweige aber die phyletisch weiterwachsende Summe morphologischer Charaktere und innerer Entwicklungstendenzen repräsentieren. Wie nun die Blätter vorübergehende Erscheinungen an dem langsam wachsenden Baume bilden, so sind die Arten die schnell wechselnden Bilder, in denen der jeweilige Entwicklungsstand der einzelnen Zweige in der Berührung mit der Aussenwelt Gestalt gewinnt und zeitweilig einen festen Ausdruck findet.

### III. Orthogenetische Aenderungsprozesse.

Der von Th. Eimer aufgestellte Begriff der Orthogenesis<sup>1)</sup> hat wenig Anklang gefunden, hauptsächlich wohl deshalb, weil die auf zoologischer Seite dominierende Weismann'sche Richtung und Schule ihm sehr feindlich entgegentrat, und weil auf botanischem Gebiete entsprechende Auffassungen schon vor Eimer durch Nägeli<sup>2)</sup> eingehend vertreten waren. Nägeli hatte Erscheinungen bestimmt gerichteter Entwicklung vielfach im Pflanzenreiche wahrgenommen und diese auf einen inneren Vervollkommnungstrieb der Organismen zurückgeführt. Dieser Begriff und seine Bezeichnung hatten bei dem damals aufkeimenden extremen Materialismus einen zu transcendentalen Beigeschmack, als dass sie auf allgemeineren Beifall hätten rechnen können. Eimer stellte nun seine Orthogenesis scharf der allseitig unbestimmt und zufällig wirkenden Zuchtwahl gegenüber und erläuterte dieselbe l. c. in der Einleitung p. VII als „das gesetzmässige, während langer Zeiträume unentwegt, ohne Beziehung zum Nutzen nach wenigen Richtungen fortschreitende, durch Einwirkung äusserer Einflüsse, des Klimas und der Nahrung vor sich gehende Abändern, das organische Wachsen“. Eimer dehnte die Bedeutung seiner Orthogenesis auf die ganze stammesgeschichtliche Entwicklung der Organismen aus, und das ist der Grund, weshalb ich mich berechtigt glaube, den Namen Orthogenesis auch für die in folgenden behandelten Erscheinungen zu übernehmen, die allerdings in einigen Punkten eine Aenderung des Begriffes notwendig machen. Da Eimer bei seinen Studien von geringfügigen, an Lepidopterenarten beobachteten Erscheinungen ausging, so lagen für ihn Fälle vor, in denen ein sichtbarer Nutzen für den Organismus nicht in Frage zu kommen schien. Diese Nebenbedeutung muss man meines Erachtens fallen lassen, da sie sich gegenüber längeren Aenderungsreihen mit wesentlichen Umformungen physiologisch wichtiger Organe nicht aufrecht erhalten lässt. Das zweite

---

1) G. H. Theodor Eimer, Orthogenesis der Schmetterlinge, ein Beweis bestimmt gerichteter Entwicklung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung. Leipzig 1897. Engelmann's Verlag.

2) C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.

Moment betrifft Eimer's Annahme, dass äussere Einflüsse die Erreger des Prozesses sein müssten. Demgegenüber möchte ich an dem Nägeli'schen Vervollkommnungstrieb festhalten und bei Orthogenesis sowohl mit äusseren wie mit inneren Einwirkungen rechnen.

Es sind auf diesem Gebiete in der Zoologie wie in der Botanik so viele Namen gegeben worden, dass man wohl eine kleine Erweiterung und Abänderung eines bereits bekannt gewordenen als das kleinere Uebel betrachten dürfte, als wenn wieder neue Benennungen aufgestellt würden. Auch die gerade Erreichung des Zieles ist nicht notwendig, die Orthogenesis in meinem Sinne kann erhebliche Ablenkungen erfahren. Auch das Tempo der Umgestaltung ist dabei unwesentlich, dagegen möchte ich Aenderungsprozesse durch Hemmung der Entwicklung (B. Epistase) und durchgreifende Umformungen durch eine Art von Umschüttelung (C. Metakinese) zum Gegenstand besonderer Besprechungen machen.

Als orthogenetisch möchte ich also durchlaufende Aenderungen bezeichnen, die einen Formentypus schrittweise umgestalten, gleichgiltig, ob eine solche den ganzen Organismus oder einzelne Organe betrifft, und ob diese Aenderungen die Gesamthöhe der Organisation heben oder sinken lassen.

Die Paläontologie ist nur selten in der Lage, einen in sich geschlossenen Stammbaum zu verfolgen, weil die Veränderungen der Formen meist mit Verschiebungen ihres Standortes Hand in Hand gingen, ein durch die Erdschichten vertikal aufsteigender Stammbaum also seine Zweige oft um einen beträchtlichen Teil der Erde schlingt. Die Möglichkeit, diesen oft sehr verschlungenen Entwicklungswegen in dem Neben- und Aufeinander der schwer zugänglichen Erdschichten zu folgen, muss also an ganz besonders günstige Umstände geknüpft sein, sei es, dass die Entwicklung in abgeschlossenen Faunengebieten, wie stillen Meeresbuchten oder auf kleinen Kontinenten, erfolgte, oder dass die Formen so viele morphologische Eigentümlichkeiten aufweisen, dass deren Summe eine sichere Gewähr für die verwandtschaftliche Beziehung der betreffenden Formen bietet. Der letztere Umstand giebt jedenfalls das sicherste Kriterium für den inneren Zusammenhang von Formen ab, da bei reicher Organisation der erhaltenen Teile eine zufällige Aehnlichkeit bei genauerer Prüfung niemals mit wirklicher Verwandtschaft verwechselt werden kann.

Ich will versuchen, im folgenden einige Formenreihen zu beleuchten, an deren genetischem Zusammenhang wohl nicht zu zweifeln ist, und den Gang dieser sowie einiger anderer schon bekannter Reihen zu erläutern suchen. Wenn ich dabei besonderen Wert auf Formenreihen von Pelmatozoen lege, so geschieht dies deshalb, weil diese bei der ausserordentlichen Komplikation ihres Skelettbaues die beste Garantie dafür bieten, wirk-

liche Verwandtschaften als solche zu erkennen und von Konvergenzerscheinungen klar auseinander zu halten, und weil ferner die zierliche Gliederung der einzelnen Skelettelemente jede Aenderung des Aufbaues wie an Bausteinen messen und ziffernmässig ausdrücken lässt. Dazu kommt, dass die Pelmatozoen bei ihrer sessilen Lebensweise physiologisch leicht zu beurteilen, dass ihre stammesgeschichtlichen Umgestaltungen sehr bedeutende und ihre Reste vorzüglich zur fossilen Erhaltung geeignet sind.

Eine sehr instruktive Formenreihe bilden die Melocriniden, eine Familie paläozoischer Cladocrinoideen, deren Eigentümlichkeit darin beruht, dass die mittelsten Finger eines Armstammes sich verstärken, die äusseren Nebenfinger ungeteilt bleiben, als Seitenäste auf die mittelsten Hauptarme rücken, und letztere sich unter dem Druck der Seitenfinger so aneinanderlehnen, dass sie einen scheinbar einheitlichen Arm bilden.

Fig. 8—12 stellt die wichtigsten Etappen dieser Umgestaltung, sowie einiger korrelativer Nebenprozesse dar. Der Kelch ist durch eine einfache Linie im Umriss angedeutet und die Finger je eines Radius nebst ihren Trägern eingezeichnet, die zusammen einem Arm der *Pentacrinoidea* gleichwertig sind.

Die Melocriniden sind eine allseitig isolierte Familie, die in der Armentfaltung ein Unikum bildet und vom mittleren Obersilur (Wenlockstufe) bis zur oberen Grenze des Devon verbreitet ist.

Mit *Promelocrinus* beginnt die Familie in der Wenlockstufe des nordeuropäischen Silurbeckens; der Typus der Fingerstellung ist hier schon unverkennbar, aber die Hauptfinger sind nicht fest aneinandergelegt und z. T. noch zweizeilig, die Nebenfinger gering an Zahl, je zwei jederseits noch mit dem Kelch in Verbindung; im Kelch ist die Zahl intercostaler Platten noch sehr gross, dessen Gesamtform noch sehr weit, die Kelchdecke sicher aus sehr kleinen Plättchen zusammengesetzt. Bei *Mariacrinus* (Hall) sind die Mittelfinger sehr verstärkt und fest aneinander gelegt, die Seitenfinger, von denen je einer jederseits vom Kelch ausgeht, sehr vermehrt, aber noch zweizeilig, der Kelch ist konisch geworden. *Mariacrinus ramosus* steht übrigens *Promelocrinus* noch näher als *M. nobilissimus*, der im Gesamthabitus *Ctenocrinus* und *Melocrinus* so ähnlich sieht, dass seine Gattungsberechtigung in Zweifel gezogen wurde<sup>1)</sup>. Bei *Ctenocrinus* (Bronn), der im rheinischen und Harzer Unterdevon mit zahlreichen Arten verbreitet ist, sind die Nebenfinger einzeilig geworden, und zwar durch Verwachsung von Gliedern, wie daraus hervorgeht, dass jedes Glied zwei bis drei Pinnulae trägt; im übrigen ist noch

---

1) Inwieweit übrigens die von Hall hierher gezogenen Formen des amerikanischen Palaeozoicum zu *Mariacrinus* gehören, muss ich bei deren unvollständiger Charakteristik zunächst unentschieden lassen.

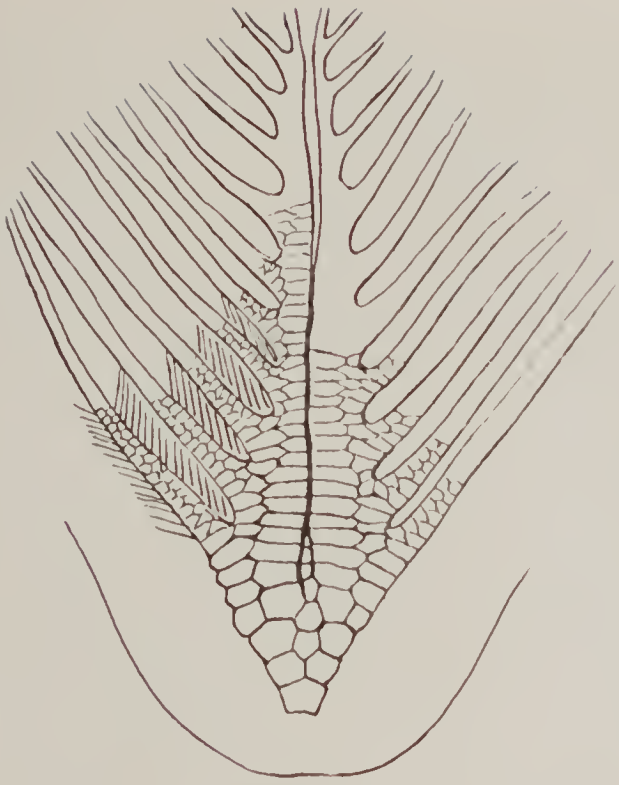


Fig. 8.

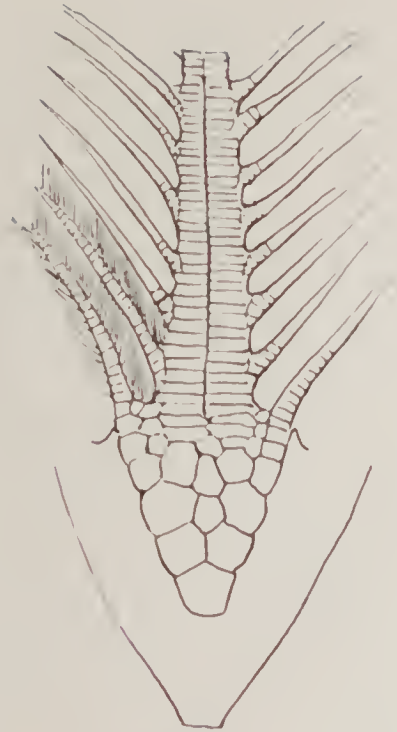


Fig. 10.

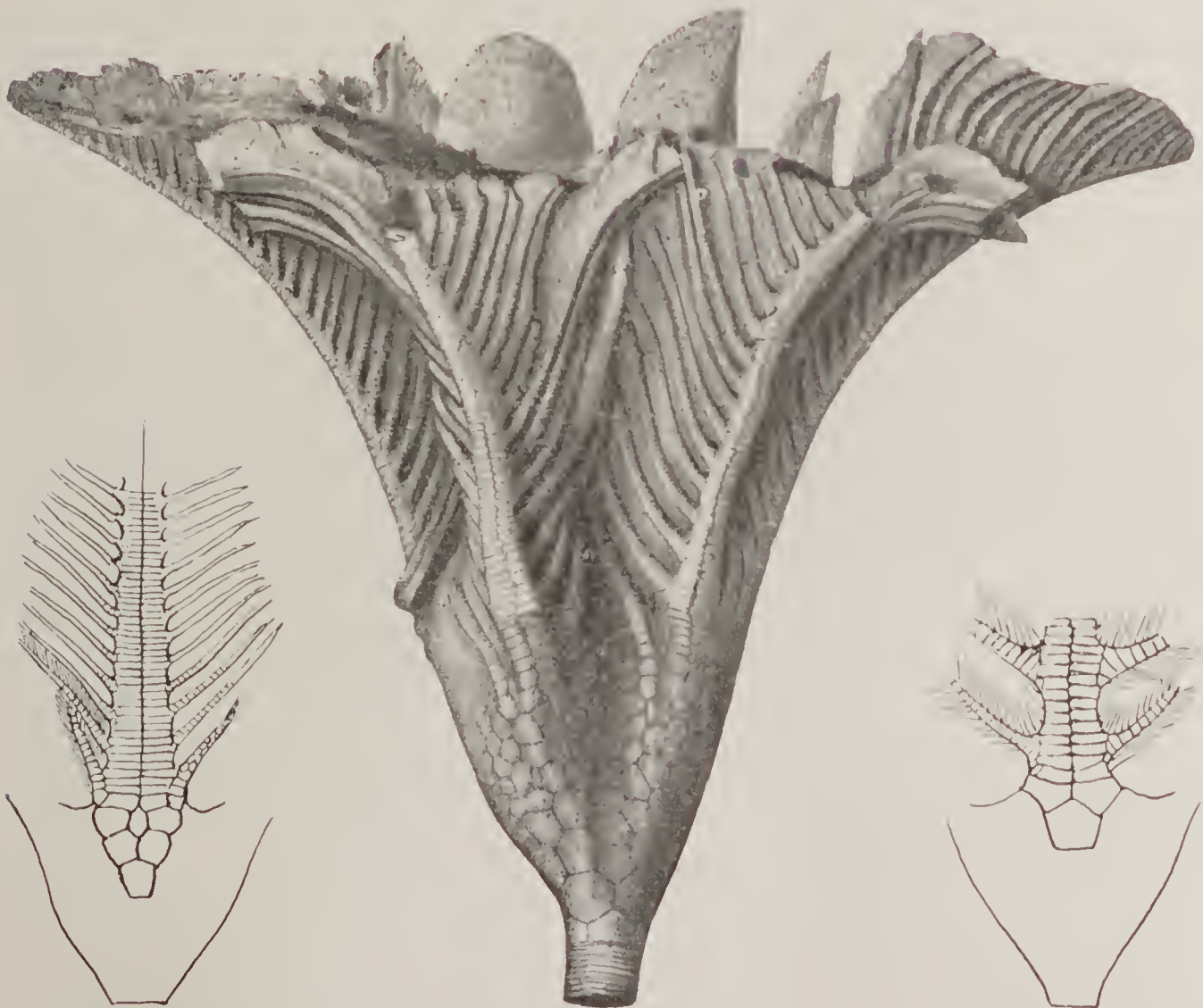


Fig. 9.

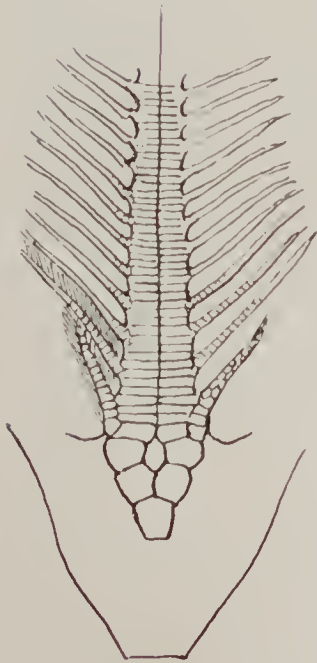


Fig. 11.

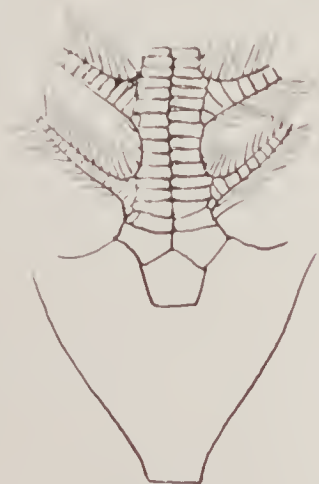


Fig. 12.

Fig. 8—12.

Uebersicht über die wichtigsten Veränderungen in der Meloerinenreihe. 8. *Promelocrinus anglicus* n.sp. Obersilur, Dudley. 9. *Mariacrinus nobilissimus* Hall. Oberer Silur, New-York und Tennessee. 10. *Ctenocrinus decadactylus* Bronn. Unteres Unterdevon, Coblenz. 11. *Ct. acicularis* Follm. Oberes Unterdevon, Eifel. 12. *Melocrinus hieroglyphicus* Goldf. var. *uespiliformis* Dew. & Fr. Oberdevon, Senzeilles, Namur.

ein Nebenfinger auf die Kelchwand gestützt und mindestens (vergl. Fig. 10 mit 11) noch eine interdicostale Kelchplatte vorhanden. Bei *Melocrinus* fallen diese beiden letzteren Momente fort, der Kelchbau ist dadurch sehr vereinfacht und der Fingerbau schliesslich zu einem Typus gelangt, der früher mit einem zweizeiligen, mit Pinnulis besetzten, einfachen Arm verwechselt wurde. Gleichzeitig ist bei *Ctenocrinus* und *Melocrinus* die Kelchdecke zu einem starren Gewölbe geworden, über das der Afterschlauch wie ein Schornstein hoch hinausragt.

Die beschriebenen Aenderungen wurden zwar ihrem Wesen nach nicht erkannt und auch systematisch so wenig berücksichtigt, dass Wachsmuth und Springer noch kürzlich in ihrem grossen Werk über nordamerikanische Crinoiden die darauf basierten Gattungen einziehen wollten, aber sie lagen doch wohl unerkant den vorher aufgestellten Gattungen zu Grunde, für deren Abgrenzung sie zweifellos als massgebend anzusehen sind. Die Aenderungen vollzogen sich schrittweise und zwar allmählich, wo dies möglich war, wie z. B. bei der Aenderung der Kelchform, der Vermehrung der Finger, dem Aufrücken der Nebenfinger auf die zwei mittleren Hauptfinger, aber wo dies nicht möglich war, wie z. B. bei der Ausschaltung intercostaler Platten und dem Uebergang vom zweizeiligen zum einzeiligen Bau, auch ruckweise. In letzterem Punkte zeigt übrigens das Fig. 11 abgebildete Individuum von *Ctenocrinus* an dem untersten Nebenfinger rechts einen Rückschlag zu *Mariacrinus* und *Promelocrinus*.

Es ist nun interessant, auch auf die Speciesbildung in dieser Formenreihe noch einen Blick zu werfen. *Mariacrinus*, *Ctenocrinus* und *Melocrinus* umfassen zahlreiche Arten, und es ist sehr bemerkenswert, dass deren Eigentümlichkeiten absolut nichts mit dem geschilderten orthogenetischen Umbildungsprozess der Gattungen zu thun haben. Hier ist es eine bestimmte Skulptur der Platten, dort Zapfen an den Fingergliedern, die mit vollem Recht zur Charakteristik der Arten verwendet wurden<sup>1)</sup>, und es ist keinem Autor eingefallen, irgend eine Etappe jener Diagnose zur Speciescharakteristik heranzuziehen als bester Beleg dafür dass eben spezifische Eigentümlichkeiten von den morphologischen Prozessen unabhängig sind, nach denen wir Gattungen und Familien zusammenfassen.

Ein einfaches Musterbeispiel orthogenetischer Differenzierung wird durch beistehende Figuren des Armbaues von *Taxocri-*

---

1) Ludw. Schultze, Monographie der Echinodermen des Eifler Kalkes. Wien 1866, p. 64—68.

Otto Follmann, Unterdevonische Crinoiden (Festschrift für die deutsch. geol. Gesellsch. Bonn 1887, p. 131—133.)

Otto Jaekel, Beiträge zur Kenntnis der palaeozoischen Crinoiden Deutschlands. (Palaeont. Abhandlgn. Jena, Gust. Fischer, 1895), p. 32—35.

niden, einer in sich geschlossenen Familie der articulosen Pentacrinoideen, erläutert. Fig. 13 A stellt den einfachen dichotom gegabelten Armbau der vom Obersilur bis Oberdevon verbreiteten

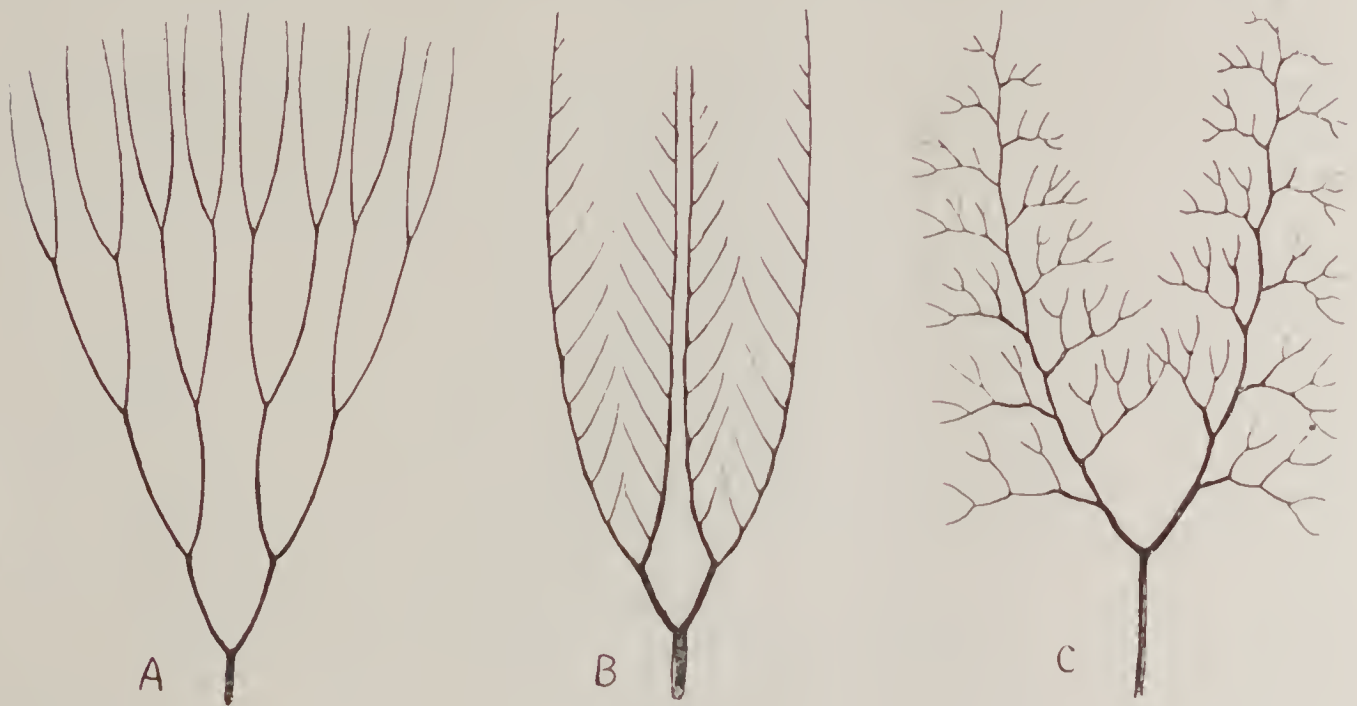


Fig. 13.

Typen des Armbaues von Taxocriniden. A *Taxocrinus*, B *Dactylocrinus*, C *Onychocrinus*.

Gattung *Taxocrinus* dar. Durch Verstärkung der äussersten Zweige in den beiden ersten Armästen entsteht bei einer devonischen Gattung *Dactylocrinus* der Armtypus B. Noch abweichender gestaltet sich der Armbau (Fig. C) von *Onychocrinus* im Carbon, bei dem nur zwei Hauptäste resultierten, die ihrerseits zu beiden Seiten gegabelte Seitenzweige tragen. Diese Umbildungen, die, so miteinander verglichen, ganz heterogen erscheinen, sind doch durch ganz unmerkliche Uebergänge verbunden und auch mechanisch leicht von dem auch in anderen Reihen ursprünglichen Typus A abzuleiten. Die für alle normal entwickelten Crinoideen charakteristische Zunahme der Armlänge durch Vergabelung geschieht meist nicht ganz gleichmässig und führt dadurch zu einer ungleichen Druckverteilung und zur Verstärkung einzelner Zweige, die dann die kleineren sozusagen auf ihre Schultern nehmen. Für diese Prozesse sind sehr viele mechanische Möglichkeiten gegeben und nahezu fast alle in dieser oder jener Familie eingeschlagen. Auf ganz analoge Erscheinungen hat H. Potonié in der Morphogenie der Pflanzen hingewiesen. Er weist (Naturwiss. Wochenschrift 1901, Heft 1) z. B. darauf hin, dass die Zweigvergabelung älterer Pflanzenformen eine „echt dichotomische“ (= isotom Jkl.), bei jüngeren eine fiederige (= heterotom Jkl.) ist und führt diese allgemeine und allmähliche Umformung auf eine der Organisation günstige Verringerung des Hebeldruckes zurück. Die abgebildeten Armgabelungen der Taxocriniden

stellen nur einen einfachen Fall dar, der aber darin besonderes Interesse bietet, dass die betreffenden Neubildungen von einem indifferenten Zustande nach ganz verschiedenen Richtungen führen.

In der bekannten Ahnenreihe der Pferde scheint sich die Umbildung der Füße in ganz ähnlicher Weise entwickelt zu haben wie der Armbau der Melocriniden. Die Reduktion der Seitenzehen, die bei schnellem, hüpfendem Lauf nicht zum Auftreten kamen und deshalb durch „Inaktivitätsatrophie“ verkümmerten, vollzog sich wahrscheinlich ganz allmählich und dürfte, wie bei den Melocriniden, von der Artbildung unabhängig erfolgt sein. Leider sind wir nicht in der Lage, hier die äussere Gesamtform der fossilen Vorfahren des Pferdes feststellen zu können, sonst würden sich wahrscheinlich auch bei diesen wie bei den lebenden Pferden äussere Kennzeichen, wie Farbe, Ohr- und Schwanzform, zur Unterscheidung der Species verwenden lassen. Ein Umstand ist übrigens bei diesem Entwicklungsprozess besonders bemerkenswert, dass in der Ontogenie des lebenden Pferdes die Rekapitulation der Stammesgeschichte in der Fussbildung vollständig überschlagen wird. Es legen sich hier nur die Mittelzehen und zwar sofort sehr gross an; von den Nebenzehen ist an Embryonen, die ich erhielt, kaum mehr zu bemerken als am erwachsenen Pferd. Nur als pathologischer Rückschlag kommt bekanntlich bisweilen eine kräftige Entwicklung einer oder mehrerer Nebenzehen vor. Diese passen aber so wenig zu dem heutigen Fuss-Typus, dass, entgegen dem biogenetischen „Grundgesetz“, das Ziel der orthogenetischen Familienentwicklung ontogenetisch in einem Sprunge erreicht wird.

Auch die Entstehung der brachyuren aus macruren Krebsen dürfte vermutlich ein ähnliches Bild eines orthogenetischen Umbildungsprozesses bieten, aber leider hat sich noch kein Paläontologe dieser dankenswerten Aufgabe unterzogen. Für die Verbreiterung des Cephalothorax und die Reduktion des Schwanzes finden sich alle Uebergänge von den jurassischen Prosoponiden zu den jüngeren extremen Brachyuren, und die Speciesgliederung erfolgt wohl auch hier von diesen Prozessen unabhängig. Auch die in verschiedenen Richtungen fortschreitende Komplikation der Lobenlinie der Ammonitiden, die den ganzen Kreis der Am-

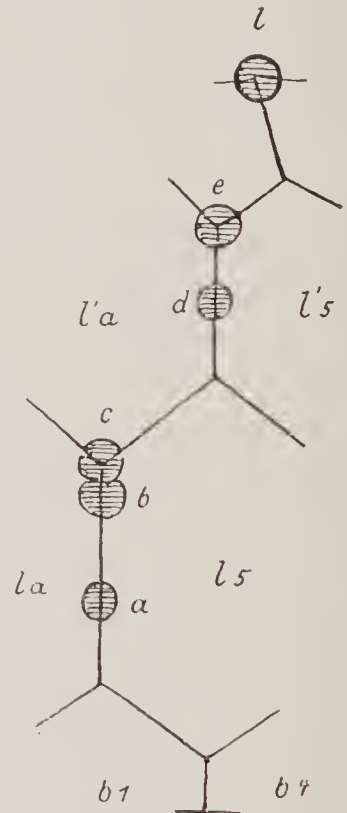


Fig. 14.

Schrittweise Verschiebung des Afters aus der unteren Region der Theca an deren Oberrand bei Caryocriniden und zwar *a—c* bei Hemicosmiten des russischen Untersilur, *d* bei *Caryocrinus* des oberen Untersilur Frankreichs, *e—f* bei *Caryocrinus* des amerikanischen Obersilur.



moneen beherrscht und für die Gattungs- und Familienbegrenzung von entscheidender Wichtigkeit geworden ist, bietet gute Belege für orthogenetische Aenderungen.

Eine wohl allmählich fortschreitende Verlängerung des Darmes, die äusserlich an einer ruckweisen Verlagerung des Afters kenntlich wird, zeigt sich bei Cystoideen in der eng geschlossenen Familie der Caryocriniden, deren Kelch gleichzeitig erhebliche Umgestaltungen erfährt, die ich an anderer Stelle eingehend beschrieben habe<sup>1)</sup> (Fig. 14 p. 1071).

Eine allmählich zunehmende Komplikation der Zähne kennzeichnet bekanntlich viele Gruppen der Wirbeltiere. Man war bei den isoliert gefundenen Backzähnen der Elefantiden genötigt, die Zunahme ihrer Komplikation zur Speciesteilung zu benutzen, aber wie wenig die letztere damit zusammenfällt, lehren die Funde vom Mammut, dessen Zähne mit denen des indischen Elefanten nahezu übereinstimmen, während die Speciescharaktere bei diesen Formen doch weit differieren.

Solche orthogenetischen Prozesse beschränken sich natürlich nicht auf die äussere Form des Körpers oder einzelner Organe, sondern lassen sich bis in alle histologischen Einzelheiten verfolgen. So zeigen z. B. die labyrinthodonten Stegocephalen eine allmählich vom unteren Perm bis zur oberen Trias zunehmende Einfaltung ihrer Zähne, wobei deren Dentinmasse auf Kosten der Pulpa vermehrt und der Zahn gefestigt wird. Schliesslich ist aber dieser Zahnbau so ausserordentlich verwickelt geworden, dass der ursprüngliche Vorteil der Festigung wohl wieder zu nichte geworden ist. Wenigstens verschwinden diese extremen Typen plötzlich vom Schauplatz, wo Formen mit einfachen und solider gebauten Zähnen (namentlich Crocodiliden) im Haushalt der Natur an ihre Stelle treten.

### Allgemeine Bedeutung der Orthogenese.

Diagenetische Prozesse sind offenbar von grösster Bedeutung für die allmähliche Vervollkommnung. Man hat dieses Wort in älterer Zeit viel gebraucht, aber in neuerer fast ganz aus dem Wörterbuch der Descendenzlehre ausgeschaltet, wohl aus Besorgnis, damit in den Verdacht teleologischer Betrachtungsweise zu gelangen. Immerhin ist doch unleugbar, dass sich die Organisationshöhe der Organismen im grossen ganzen erheblich gehoben hat und ihnen eine Tendenz zur Vervollkommnung innewohnen kann. Nägeli hat dieses Gesetz vielleicht zu scharf formuliert und deshalb auch bei Botanikern viel Widerspruch er

---

1) Stammesgeschichte der Pelmatozoen. Band I: *Thecoidea* und *Cystoidea*. Jul. Springer, Berlin 1899, p. 292—316.

fahren, dass aber ein Vervollkommnungstrieb nichts Transcendentales zu haben braucht, ist doch leicht einzusehen. Bei den Pelmatozoen treffen wir überall auf die Tendenz, die Arme durch die mannigfaltigsten Methoden der Gabelung in ihrer Längenausdehnung zu vergrössern, es ist das der Prozess, der eigentlich als aktives Agens ihrer ganzen Morphogenie hervortritt und als roter Faden durch alle einzelnen Formenreihen hindurch zu verfolgen ist. Aber diese Tendenz, die einen unerschöpflichen Formenreichtum hervorgerufen hat, ist doch einfach eine Magenfrage, die nie aufhören wird, bis der letzte Organismus zu Grunde geht, Denn je länger die brachialen Ambulacralrinnen werden, um so grösser ist das Feld, das sie umspannen, auf dem ihnen die planktonische Ernte zufällt. Und sollten nicht ganz allgemein ähnliche physiologische Motive einfachster Art den Vervollkommnungsdrang auch anderer Organismen beherrschen und immer von neuem anregen? Wenn sich bei Wirbeltieren ganz allgemein das Gebiss vervollkommnet, die Gelenke der Extremitäten verbessern, die Sinnesorgane und das Gehirn an aktiven Zellen zunehmen, Formen, die ins Wasser zurückgehen, ihre Schwimmfähigkeit dauernd steigern, sollten dem nicht wirklich einfache Ernährungs- und Atmungsfragen als leitendes Motiv zu Grunde liegen! Aber die Frage ist nun, wie entsteht die Veränderung einer Form, sollte sie wirklich nur durch zufällige Variation und zwingende Auslese zu stande kommen; sollte das Individuum an solchen Aenderungen wirklich nur als das dem Tode geweihte Individuum, nicht auch als Träger eines phyletischen Besitzes funktionieren und niemals ein persönliches Erbe weiter zu geben zu haben!

Ich möchte bei dieser Frage mit einigen Worten auf den Stoffwechsel eingehen, der mir dafür wichtig zu sein scheint. Wie einst die Abnahme der Erdwärme organisches Leben ermöglichte, so zwang sie die Organismen, später sich eine eigene Wärmequelle zu schaffen, als sie auf den Tag und Nacht, Sommer und Winter ungleichen Zuschuss der Mutter Sonne angewiesen wurden. Die fast ausnahmslos auf dem Wege der Sauerstoffverbrennung bewirkte Wärmesteigerung bedingt den Stoffwechsel, der das bei der Verbrennung geopfert Material zu ersetzen hat. Während die Atmung den Sauerstoff heranzuführt, muss der Magen das Heizmaterial des Organismus erneuern. Diese Erneuerung nun kann doch nur in der Weise geschehen, dass die Verdauungsorgane eine indifferente Nährsubstanz abgeben und es jedem Teil und Teilchen des Körpers überlassen, sich diese so zu assimilieren, dass sie sich ihm zum Ersatz des Verbrauchten einlagern kann. Wenn jeder Teil diese Fähigkeit haben muss — denn der Magen kann unmöglich jedem Teil sein spezifisches Ersatzmaterial, einer Retinazelle dieses, einer Arterienwandzelle jenes Material eigens präparieren — dann ist es selbstver-

ständig, dass sich jeder Teil das Ersatzmaterial so einlagert, wie und wo er es verbraucht hat, dass also mit anderen Worten jeder Teil sich gemäss seiner Funktion bildet. Wenn nun auch dieses Nährplasma im Sinne Naegeli's noch kein Idio-plasma ist, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass das letztere sich in jedem Individuum aus aufgenommenem Nährplasma ergänzen muss. Die phyletische Erwerbung einer neuen Qualität wird also nicht so schnell vor sich gehen, wie im Individuum, aber immerhin muss sie vom Individuum seiner Funktion gemäss übernommen und zum Teil in den Fortpflanzungsstoffen zur Geltung kommen, an deren Herstellung doch wohl alle Organe durch eine Art von Einkommensteuer beteiligt sein mögen.

Ein orthogenetischer Prozess äusserst einfacher Art ist das phylogenetische Anwachsen der Körpergrösse, auf das Albert Gaudry in seinem Essai de Paleontologie philosophique besonders aufmerksam machte. Es ist jedenfalls unleugbar, dass in sehr verschiedenen Formenkreisen die Endformen die höchste Grösse erreichen und die ersten Vertreter eines Typus meist klein sind. Eklatante Beispiele bietet hierfür die geringe Durchschnittsgrösse der ältesten Ammonitiden (Clymenien und Goniatiden der Devonformation) und das gigantische Anwachsen ihrer jüngsten Vertreter in der oberen Kreide, die metergrosse Schalen erreichen. Allerdings brauchen die grössten Formen nicht am Ende der ganzen Ordnung zu liegen; so stehen dem ältesten Orthocerentypus, der *Volborthella tenuis* von der Schalendicke eines Millimeters, schon im Untersilur die grössten Repräsentanten dieses Kreises gegenüber. Herr Hyatt zeigte mir in seiner Sammlung in Cambridge Mass. einen Orthoceren von Mannesdicke. Wenn also dieses Anwachsen auch nicht für ganze Klassen zu gelten braucht, so gilt es doch für die einzelnen Formenreihen, in denen diese Riesen die Endglieder sind. Für die Brachyuren lässt sich das gleiche Anwachsen klar beweisen; *Prosopon* im oberen Jura erreichte eine Thoraxbreite von ca. 8 mm, die Formen der Kreide durchschnittlich etwa 20 mm, die des Tertiär etwa 60, denen sich in der Gegenwart ein Riese wie *Macrochira Kämpferi* mit 300 mm Panzerbreite anschliesst.

Da die physiologischen Vorbedingungen zu orthogenetischen Aenderungen nicht plötzlich eintreten, sondern sich allmählich mit zunehmender Funktionsanpassung steigern, so ist das Normale, dass orthogenetische Prozesse lange geologische Zeiträume andauern. Die Ausschaltung der Seitenzehen des Pferdes hat vom Eocän bis zum Diluvium gedauert, also die ganze Zeitdauer der Tertiärformation beansprucht. Die Entstehung der Brachyuren aus Macruren beginnt im oberen Jura, und erst im Tertiär treten uns typische Krabben entgegen, ohne dass übrigens mit dem Erscheinen der ersten, die wir als typisch ansehen, der Prozess abgeschlossen

war, denn die breitesten Formen gehören der Gegenwart an. Man kann also auch die ganze Tertiär- und Quartärperiode noch in diese Umbildungsdauer einbeziehen. Entsprechende Zeiträume nahmen auch die anderen angeführten Umbildungen in Anspruch.

Es ist auch eine nicht allzu selten wiederkehrende Erscheinung, dass plötzliche Vorbildungen in statu nascendi des Stammes eintreten und überschnell auf Kosten ihrer Harmonie und phyletischen Lebensdauer den Weg zurücklegen, zu dem der übrige Stamm ganze Perioden der Erdgeschichte gebraucht hat. So zeigt sich z. B. unmittelbar nach Entstehung der Klasse der *Pentacrinoidea* eine hochentwickelte Form, die von Waagen & J. Jahn<sup>1)</sup> als *Kalcidocrinus* benannt und leider ganz verkannt wurde. Dieselbe ist so reguliert in ihrem Bau, dass man sie von einem lebenden *Pentacrinus* kaum unterscheiden kann; aber die Korrelation mochte wohl nur in der äusseren Form hergestellt sein, denn dieser frühreife Typus ging so schnell, wie er kam, zu Grunde; er scheint mit einigen wenigen Formen des Untersilur (*Jocrinus*, Amerika, *Prodromocrinus*, Russland) vollständig verschwunden zu sein.

Im übrigen vollziehen sich solche Umbildungen meist langsam und offenbar auch allmählich, und wenn wir z. B. sehen, wie die Reduktion der Seitenzehen der Pferde fortschreitet, derart, dass selbst unnütz gewordene Seitenzehen, wie bei dem pliocänen *Hipparion*, noch lange fortbestanden, werden wir zu der Auffassung gedrängt, dass uns eine lückenlose Ueberlieferung der fossilen Pferde alle Uebergänge von vier- und dreizehigen zu dem heutigen Pferde zeigen würde. Andererseits können die Aenderungen nicht unmerklich sondern nur in messbaren Schritten erfolgen, wenn die Aenderung durch Ein- oder Ausschaltung mechanisch einheitlicher Teile erfolgen muss, wenn also beispielsweise bei den Melocriniden der Uebergang vom zwei- zum einzeiligen Fingerbau erfolgt. Dann ergibt sich zur Freude des Systematikers ein kleiner Sprung in der Organisation. Was von progressiven Bildungen gilt, gilt wohl ebenso auch für regressive. So dürfte ein Teil, der unnütz geworden ist, wenn möglich, allmählich verschwinden, wie z. B. der Blinddarm oder die Bewegungsmuskeln des menschlichen Ohres; auch ein funktionslos gewordener Knochen wird, wenn er nicht gar zu unbequem ist, sich lange noch rudimentär erhalten können, wie z. B. das Steissbein der Menschen oder das Beckenrudiment der Cetaceen, wogegen ein hinderliches Organ schnell verschwindet, wie z. B. die Abdominalfüsse von Insekten, die hinteren Extremitäten bei Cetaceen oder der lange Schwanz baumbewohnender Reptilien bei den Vögeln sicher schnell verkürzt wurde, da ein weit vom Körper

---

1) J. Barrande, Système silurien du centre de la Bohême. Part. VII. Waagen & Jahn, *Crinoidea*, Prag 1899, p. 106.

entferntes Steuer (es wird als solches doch immer das Ende des Schwanzfächers in Betracht kommen) weniger wirksam ist als eines, das sich wie am Schiffskörper unmittelbar an das Körperende anschliesst.

Wenn orthogenetische Prozesse ein physiologisch wichtiges Ziel erreicht haben, so machen sie in der Regel ohne weiteres Halt. Die Bivalvenfamilie der Trigonien ist durch eine sehr eigentümliche Modifikation des heterodonten Schlosses („schizodont“) ausgezeichnet. Dieser Typus bereitet sich vom Devon an vor, prägt sich dann in der Zeit der unteren und mittleren Trias aus (Myophorien), um in der oberen Trias, z. B. bei Formen von St. Cassian, den Höhepunkt seiner mechanisch günstigen Ausbildung zu erreichen. Seitdem ist er bis zur Gegenwart (*Trigonia pectinata*) sich im wesentlichen gleich geblieben; noch konstanter blieb der Schlosstypus und damit der ganze Habitus der Gattung *Nucula*, die sich vom Devon an nahezu gleichgeblieben ist. Auch der einmal regulierte Typus anderer Taxodonten, wie *Macrodon*, *Cucullaea*, *Arca*, *Pectunculus*, hat nach seiner Ausbildung keine nennenswerte Veränderung mehr erfahren.

Da die Durchführung eines mechanisch günstigen Funktions- und Korrelationsverhältnisses in der Regel nur wenige Wege offen findet, und solche mechanischen Regulierungsprozesse den Differenzierungsprozess eines Organs in ganz bestimmte Veränderungsrichtungen einzwängen, so ergibt sich daraus erstens, dass für jeden Fall auf gegebener Basis nur wenige Differenzierungswege möglich sind, zweitens die direkte Innehaltung der eingeschlagenen Richtung und drittens die Wahrscheinlichkeit eines mechanisch konsolidierten Abschlusses des einzelnen Prozesses. Diese drei Momente halte ich für sehr charakteristische Kennzeichen orthogenetischer Prozesse. Der erste kommt in der Phylogenie darin zum Ausdruck, dass jede systematische Einheit in der Regel in einige wenige, meist zwei, selten mehr Hauptabteilungen zerfällt. Der Grad der Vollkommenheit der einzelnen Ausgestaltung und ihrer korrelativen Verträglichkeit mit den sonstigen Einrichtungen des Organismus ist in der Regel von wesentlicher Bedeutung für den Umfang und meist auch für die Lebensdauer der einzelnen Formenreihen bzw. der systematischen Abteilungen. Die Innehaltung der eingeschlagenen Richtung ist von Nägeli an verschiedenen Pflanzenfamilien, von Eimer an der Artbildung der Schmetterlinge und hier im weiteren Rahmen phylogenetischer Entwicklung erläutert und kommt in der stetigen Vervollkommnungstendenz der organischen Welt zum Ausdruck. Der dritte Punkt, der Eintritt eines Abschlusses orthogenetischer Prozesse, verursacht die stammesgeschichtliche Ruhe, in der sich die Organismen zu befinden scheinen und veranlasst wohl auch heute noch manchen Spezialisten, an eine Konstanz der Typen zu glauben.

Nicht selten führen aber solche Prozesse zu einem Abschluss, an dem allem Anschein nach die Plastizitätsgrenze des Typus erreicht oder überschritten war. Wenn namentlich die funktionellen Ursachen zur Aenderung gleichmässig, oder sogar allmählich sich steigernd fortwirken, so wird das betreffende Organ immer mehr gekräftigt, aber diese Kräftigung kann schliesslich zu einer starken Benachteiligung anderer Organe führen und dadurch die Lebensfähigkeit des ganzen Typus in Frage stellen. So bilden sich bekanntlich bei den Nagetieren die Schneidezähne, auf denen ihre Sonderung von anderen Gruppen der Säugetiere beruht, bei starker Abnutzung zu dauernd nachwachsenden Zähnen um, deren Wurzel sich immer tiefer in den Kieferknochen einsenkt. Bei *Georychus hottentottus* ist dieselbe nun offenbar an einem Ziele angelangt, das nicht mehr überschritten werden kann, da der Endpunkt der Wurzel des oberen Nagezahnes bereits am Hinterrande der Backzähne angelangt und auch der untere Nagezahn bis in den Gelenkzapfen des Unterkiefers hinein verlängert ist. Das sind Verhältnisse, die man nicht mehr als harmonisch ansehen kann und die jedenfalls eine nennenswerte Steigerung nicht mehr erfahren können.

Noch auffallender als bei den genannten Zahnformen tritt die extreme Uebertreibung orthogenetischer Prozesse bei den Edestiden hervor, bei denen die mittelste Zahnreihe des Kiefers schliesslich allein übrig blieb und durch spirale Einrollung bei *Helicoprion* im Perm zu der abenteuerlichsten und für ihre Träger unzweckmässigsten Bezahnungsform auswuchs. Schwächere Uebertreibungen dieser Art sind aber durchaus häufige Erscheinungen.

Alle solchen extremen Typen starben schnell aus, ohne dass sich die spezielle Veranlassung zu dem phyletischen Tode unwiderleglich klarstellen liesse, aber in einzelnen Fällen ist doch sozusagen ein ärztliches Protokoll über die letzten Krankheitserscheinungen aufgenommen worden.

So ist z. B. die Formenreihe der Platycriniden dadurch ausgezeichnet, dass der zunehmende Druck der vergrösserten Arm-bildung im Kelch durch einseitige Verstärkung und Vergrösserung der untersten Costalia übernommen wird. Dieser Prozess, der bei *Marsupiocrinus* im Obersilur deutlich einsetzt, hat seinen Höhepunkt bei carbonischen Platycriniden und bei Hexacriniden erreicht. Hier, wo der ganze Formenkreis plötzlich verschwindet, zeigt sich nun eine höchst merkwürdige Form, die Gattung *Acrocrinus*. Sie ist ein typischer Platycrinide (bezw. *Hexacrinus*) am Scheitel und an der Sohle — aber nicht dazwischen. Während bei den Platycriniden die typische Vereinfachung des Kelchbaues durch Vergrösserung der Costale 1 auf Kosten aller übrigen Kelchplatten eingetreten war, erscheinen hier auf einmal wieder zahlreiche kleine Plättchen, wie sie die ältesten Cladocrinoideen besaßen, aber nun ohne jede Ordnung. Die morphologische Rat-

losigkeit, die sich hierin ausprägt, giebt wohl eine gewisse Erklärung für das plötzliche Aussterben der Platyerciniden ab oder macht es wenigstens wahrscheinlich, dass die orthogenetische Specialisierung dieser Formenreihe den Cladoerinoideenkörper zu einem Punkte geführt hatte, in dem sein inneres Gleichgewicht und damit seine Lebensfähigkeit stark alteriert war. Ganz analog dürften andere Fälle aus der Stammesgeschichte der Wirbeltiere zu beurteilen sein.

Hier haben plattige Zahnbildungen mehrfach eine exorbitante Grösse erreicht. So dürfte ein einzelner Zahn bei dem carbonischen Dipnoer *Ctenodus* bei einer Schädelbreite von 200 mm und einer Schädellänge von 250 mm etwa eine Grösse von 70 zu 40 mm erlangt haben. Während nun alle Dipnoer durch relativ grosse Zahnplatten ausgezeichnet sind, erscheint plötzlich eine Form wie *Conchopoma gadiforme* im deutschen Perm mit einem unregelmässigen Haufwerk von kleinen Zähnen, die offenbar aus dem Zerfall grösserer Zahnplatten hervorgegangen sind. Ganz analog liegt der Fall bei der Zahnbildung der Ceratopteriden gegenüber den Myliobatiden, wahrscheinlich auch bei *Hyperodapedon* gegenüber den jüngeren Placodonten. Der grösste der lebenden Haie, *Selache maxima*, der offenbar im Aussterben begriffen ist, scheint sich von dem im Pliocän ausgestorbenen *Carcharodon megalodon* nur durch die Bezahnung zu unterscheiden, die bei letzterem eine ganz exorbitante Grösse erreicht hatte, bei *Selache* aber in minimaler Grösse entwickelt ist und zur Bildung einer Bezahnungsform geführt hat, die absolut aus dem sonst eng gefestigten Rahmen der Lamnidenbezahnung herausfällt, und seinen Trägern sicherlich im Kampf ums Dasein nicht die Erlangung ihrer riesigen Grösse ermöglicht hätte. Hier handelt es sich also, soweit man aus abgeschlossenen Thatsachen überhaupt einen Schluss ziehen darf, um einen Zerfall der extrem vergrösserten Zähne von *Carcharodon megalodon*. Seine Grösse schützt den Typus noch eine kurze Weile vor Vernichtung, bis die Mitbewerber im Nahrungskampf dahinter kommen, dass sich unter der Löwenhaut nur noch ein kraftloser Esel versteckt.

Ziemlich selten dürften Fälle sein, in denen orthogenetische Aenderungen schliesslich eine rückläufige Tendenz zeigen; jedenfalls sind solche Fälle nicht leicht festzustellen und in der Regel Veranlassung zu systematischen und phylogenetischen Missgriffen geworden. So wurden die Sägefische (*Pristis*)<sup>1)</sup> früher wegen ihrer Haiformen und einiger Rochencharaktere als Uebergangsformen von den Haien zu den Rochen betrachtet. Ich glaube aber den Nachweis erbracht zu haben<sup>2)</sup>, dass die Pristiden sich von der Rhinorajidenreihe, die bei Rhinobatiden mit allmählicher

1) *Pristiophorus* gehört nicht zu den Sägefischen, sondern ist ein aberranter Spinacide. Zeitschr. d. deutsch. geolog. Ges. 1890, p. 86—120.

2) Selachier von Bolca, Berlin 1894, p. 75.

Vergrößerung der Brustflossen anfängt und in der Scheibenform des Körpers der Rajiden und Torpediniden kulminiert, losgelöst haben und von den Rhinobatiden aus wieder zur freien Schwimmbewegung und damit zur spindelförmigen Haigestalt zurückgekehrt sind.

Ich wollte durch diese Darstellungen darauf hinweisen, dass orthogenetische Entwicklungsprozesse eine allgemeine Verbreitung in der organischen Welt haben, dass sie, unabhängig von Artbildungen, die Generationen durchlaufen und auf einem durchaus subjektiven Wege eine Vervollkommnung der geweblichen Anlagen herbeiführen. Unter den normalen Verhältnissen einer individuellen aktiven Bethätigung wird dadurch ein allgemeiner Fortschritt in der Organisation und die Erreichung eines dem Typus nützlichen Zustandes der Ausbildung bewirkt werden. Bei einseitiger Vervollkommnung und mangelnder Korrelationsberücksichtigung können solche Prozesse zu einem dem ganzen Organismus bezw. Typus schädlichen Ziele führen und ein Aussterben der betreffenden Formenreihe herbeiführen. Bei parasitisch abhängiger und deshalb einseitiger Lebensweise wird meistens die Vervollkommnung der parasitischen Ernährung ein immer tieferes Herabsinken der sonstigen Organe und damit der Gesamtorganisation im Gefolge haben.

#### IV. Epistatische Aenderungen.

Unter dem Namen Neotenie<sup>1)</sup> stellte J. E. V. Boas eine Anzahl anatomisch und biologisch gleich bemerkenswerter Fälle zusammen, in denen gegenüber der landläufigen Annahme aufsteigender Entwicklungsprozesse Entwicklungshemmungen eine morphologische Bedeutung erlangt hatten. Als Beispiel einer totalen Entwicklungshemmung führt er die kiementragenden Salamander, die „Perennibranchiaten“ an, von denen schon Sigismund Leuckart 1821 den bekannten *Proteus* als „konstante Hemmungsbildung“ bezeichnet hatte; ausserdem zog aber Boas aus allen grösseren Tierabteilungen eine Anzahl von Organisationsverhältnissen an, die man vom vergleichend-anatomischen Standpunkte nur als sekundär auf niederer Stufe gehemmt ansehen müsse. Die phyletische Konstanz einer totalen Neotenie ist an die Möglichkeit geknüpft, dass die gehemmten Formen geschlechtsreif werden und gleichförmige Nachkommen erzeugen. Dieser Vorgang einer frühzeitigen Fortpflanzungsfähigkeit, den Giard und Bonnier mit dem Namen Progenesis bezeichneten<sup>2)</sup>, ist im Tierreich verbreiteter als man glaubt, und

1) Ueber Neotenie. Festschrift für Carl Gegenbaur. Leipzig 1896.

2) Contributions à l'étude des Bopyriens. (Trav. de l'Inst. zool. de Lille. T. V, 1887, p. 195 (autore Boas citiert).



Boas weist besonders auf einige bekannte Fälle, wie den Entwicklungsgang von *Salmo*, *Gobius* und *Heterosteus*, hin.

Was nun die Verwendung der beiden Namen Neotenie und Progenese betrifft, die Boas meines Erachtens mit Unrecht als ungefähr gleichbedeutend ansieht, so scheinen mir beide nur Teilphänomene zu bezeichnen und keines von ihnen die Gesamterscheinungen zu umfassen. Der Ausdruck Neotenie, der zuerst von K o l l m a n n gebraucht wurde, kann bei günstigster Auslegung allerdings etwa als Ausdehnung der Kindheit übersetzt werden, würde damit aber den stammesgeschichtlich interessantesten Punkt der Erscheinung, nämlich eine Erhaltung archaistischer Formzustände und vom physiologischen Standpunkte die Progenese nicht einschliessen, deren Begriff seinerseits wieder jede morphologische Bedeutung vermissen lässt. Ein Ausdruck, der allen zugehörigen Begriffen Rechnung trägt, wird sich sprachlich kaum bilden lassen, es schien mir daher zweckmässig, terminologisch nur das Moment zu betonen, welches entschieden das wesentlichste des ganzen Vorganges ist, nämlich die Unterbrechung des normalen Entwicklungsganges, das Anhalten, den Stillstand (*ἐπίστασις*) auf einem sonst bei normaler Entwicklung überschrittenen Punkte.

Aber auch andere Forschungsgebiete haben solche epistatischen Vorgänge kennen gelehrt. So ist ein grosser Teil der pathologischen Anomalien auf Erhaltung atavistischer Zustände zurückzuführen. Die diesbezügliche Sammlung, die Rud. Virchow im Berliner pathologischen Institut zusammengebracht hat, bietet hierfür eine Fülle von Belegen aus der menschlichen Anatomie, die sich auch aus dem Gebiete der lebenden und fossilen Tiere und Pflanzen wohl unbegrenzt vermehren liesse. Aber solche individuellen Entwicklungshemmungen sind schwer vererblich, so lange ihrer phyletischen Erhaltung einerseits die Kreuzung mit normal gebauten Individuen und andererseits das mechanische Missverhältnis zu anderen Organen im Wege steht.

Auf der anderen Seite wurden nahe liegende Bedenken gegen die morphogenetische Wertschätzung individueller Hemmungen vermieden bei physiologischen Experimenten, die in neuerer Zeit namentlich mit Insekten vorgenommen wurden. Es ist bekannt, dass man durch künstliche Minderungen der Wärmezufuhr die *Vanessa prorsa* in die *Vanessa levana* überführen und durch Aenderung der Wärmezufuhr auch die Species *Vanessa prorima* künstlich herstellen konnte, und diese künstlich entstandenen Formen unter gleichen Bedingungen konstant blieben. Diesen und ähnlichen Versuchen hat man aber entgegengehalten, dass sie eben als künstliche Prozesse keinen vollgiltigen Rückschluss auf natürliche Bildungsvorgänge erlaubten und daher bei der Beurteilung stammesgeschichtlicher Entwicklungsreihen kaum in Betracht kämen.

Der Zweck der nachfolgenden Ausführungen geht dahin, an der Hand stammesgeschichtlichen Materiales die Bedeutung epistatischer Vorgänge für die Descendenz zu verallgemeinern, und die Bedeutung der ontogenetischen Entwicklung für die Entstehung neuer Formen nachzuweisen. Ich werde dabei zunächst eine Anzahl verschiedener Fälle heranziehen, in denen partielle oder totale, plötzliche, spontane, oder phyletische, schrittweise zunehmende Epistasen hervortreten.

### 1. Die ontogenetische Erhaltung der Oralialia bei jüngeren Crinoideen.

Die *Pentacrinoidea*, die als Klasse der Pelmatozoen alle heute lebenden Crinoideen und sehr zahlreiche fossile Typen vom Unter-silur an umfassen, haben im Beginne ihrer Geschichte kleine Kelche, die fünf gegabelte einzeilige Arme tragen und deren Kelchdecke zwischen den fünf Ambulacralrinnen fünf grosse dreieckige Platten, die sogenannten Oralialia (Fig. 25, p. 1092) als Hauptbestandteile der Kelchdecke aufweisen. In dem Masse, wie dann die Arme als ernährende Organe sich weiter gabeln und gliedern, wird der Kelch wesentlich zum Träger der Arme. Da sich der unter den Armen gelegene Teil des Kelches dabei stark nach innen verdickt, wird die Kelchdecke zwischen den unteren Teilen der Arme emporgehoben, um den Eingeweiden Raum zu schaffen. Sie wird nun durch die Beweglichkeit der Arme von vielen Spannungen durchzogen, biegsamer, und die fünf Oralialia werden in viele kleine Plättchen zerlegt. In der Ontogenie werden dieselben aber selbst heute bei den spezialisierten Comatuliden noch immer im ursprünglichen Grössenverhältnis angelegt.

Es giebt nun eine ganze Anzahl von Fällen, in denen bei schwacher Gesamtentwicklung des Körpers und namentlich der Arme diese Oralialia dauernd erhalten bleiben, und die Kelchdecke genau so gebildet wird, wie im Silur bei den Cyathocriniden oder in frühen Bildungsstadien der heutigen Comatuliden. Das ist z. B. der Fall bei dem lebenden *Hyocrinus*, bei *Bathycrinus*, und *Rhizocrinus*, *Holopus*, sowie bei den unzweifelhaften Angehörigen der Comatuliden, bei *Thaumatocrinus*. Aber die Erscheinung ist nicht auf diese jüngsten Crinoideentypen beschränkt, sondern tritt uns auch in den jüngeren Formationen des Paläozoicum überall bei schwach entwickelten Pentacrinoideen entgegen, so z. B. bei *Haplocrinus*, *Cococrinus* im devonischen Riffkalk der Eifel, sowie bei einem carbonischen Vertreter von *Taxocrinus* (autore Wachsmuth und Springer).

### 2. Die Erhaltung von Analplatten in der Kelchwand.

Der Darm der Pelmatozoen bildet eine Schleife, deren Anfang vom Mund in den Kelch herunterhängt, dann in solarer Biegung

dem Kelchboden aufrucht und vor dem Parietalseptum wieder nach oben zum After aufsteigt. Dieser aufsteigende Enddarm beansprucht Raum, um so mehr, als der Enddarm bei vielen Crinoideen zu einem sehr umfangreichen, selbst der Atmung dienenden Schlauch werden kann. Die zwei dem After angrenzenden Arme (I und V meiner Zählweise) werden dadurch etwas auseinandergedrängt und dieser Zwischenraum durch besondere Platten, die sogenannten Analplatten (Analia) bedeckt. In dem Masse nun, wie die Arme sich kräftigen und auf ihre Träger im Kelch drücken, werden diese gekräftigt und zu einem festen ringförmigen Zusammenschluss gedrängt. Dabei werden die Analia nach oben auf die Kelchdecke verdrängt oder total unterdrückt. Das ist also bei allen specialisierteren Crinoideen mit normal entfalteten Armen der Fall und gab früher Veranlassung, diese letzteren als *Neocrinoidea* den paläozoischen Paläocrinoideen gegenüberzustellen. Aber dieser Gegensatz ist nicht durchgreifend, weil einerseits viele paläozoische Typen auch der Analia entbehren und andererseits Neocrinoideen, wie *Thaumatocrinus*, dauernd ein Anale besitzen.

Es ist nun interessant zu sehen, wie diese Analia verschwinden, wie und wo sie gelegentlich wiederkehren. Der eben genannte *Thaumatocrinus* steht in der Gegenwart, wie sein Name richtig andeutet, vereinzelt da und erscheint um so befremdlicher, als er sich schon durch seinen Cirrenknopf als echter Comatulide erweist. Da nun die Comatuliden seit dem oberen Jura existieren und sie wie ihre sämtlichen Vorfahren bis zum Palaeozoicum zurück kein Anale mehr im Kelch besaßen, so bildet dessen Reproduktion bei *Thaumatocrinus* ein ausgezeichnetes Beispiel einer Reproduktion atavistischer Zustände oder, mit anderen Worten, eines sekundären Stehenbleibens auf einem niederen Zustand. Dieser Vorgang wird aber dadurch begreiflich, dass alle Comatuliden ontogenetisch ein Stadium durchlaufen, in dem sie ein Anale genau an der Stelle und in der Form besitzen, wie *Thaumatocrinus* es dauernd zeigt.

Während es sich in diesem Falle um eine Hemmung handelt, die als passiver Ausdruck einer allgemein ungünstigen Entwicklung erscheinen könnte, kann man in einem anderen Falle bei den Hexacriniden der Hemmung eine physiologische Erklärung unschwer entnehmen. Ich erwähnte p. 1077 als Beispiel einer orthogenetischen Entwicklung die Familie der Platycriniden, deren Kelch, wie gesagt, durch die Arme sehr zusammengedrängt und verkleinert wird. Den Platycriniden sind nun auf das engste verknüpft die Hexacriniden, die sich nur dadurch von ihnen unterscheiden, dass sie ein grosses Anale in der Zone der *Costalia prima* besitzen. Man könnte nun zunächst annehmen, dass die Hexacriniden deshalb primitiver als die Platycriniden seien, weil der Besitz eines breiten Analinterradius für ältere Crinoideen

typisch ist, bei jüngeren aber allgemein verloren ging. Aber eine solche Auffassung wäre unvereinbar mit dem späteren geologischen Auftreten der Hexacriniden und, wenn man auch das etwa auf lückenhafte Ueberlieferung zurückführen wollte, mit der Form des Anale. Dasselbe nimmt nämlich, genau wie die *Costalia prima*, die ganze Höhe der Kelchwand ein und zeigt damit einen durchaus eigenartigen Habitus, der nur durch symmetrische Anpassung an die erst bei Platycriniden erworbene Umformung des Kelches erklärlich wird. Wenn es durch diese Gründe in hohem Masse wahrscheinlich ist, dass die Hexacriniden Platycriniden sind, die sich plötzlich zwischen den bereits gross gewordenen *Costalia prima* ein grosses Anale einschalteten, so würde dieser Vorgang morphologisch an ältere Entwicklungsphasen anknüpfen, physiologisch aber ein Korrelat gegen die Kelchverengung zum Vorteil des Darmes sein.

Es wäre also anzunehmen, dass diese epistatische Umbildung nicht ohne aktive Willensbethätigung des Organismus zustande gekommen ist.

Die einmal gewonnene Umbildung des Kelches ist für die Hexacriniden bis zum Ende ihrer Entwicklung treu geblieben und nirgends nennenswert modifiziert, obwohl der Arten- und Formenreichtum ein sehr beträchtlicher ist und der ganze Formenkreis noch im Carbon in reichster Blüte steht.

Nur bei dem schon p. 1078 besprochenen *Acrocrinus* tritt schliesslich ein vollständiger, ordnungsloser Zerfall des Kelchbaues ein.

### 3. Die Basalia der Comatuliden.

Die Phylogenie der Comatuliden zeigt auf Schritt und Tritt Epistasen und ist für deren Beurteilung so ausserordentlich günstig, weil die Comatuliden eine so eng geschlossene Einheit bilden. Der Kelch, der ursprünglich aus dem oberen Radialkranz, dem darunter alternierend liegenden Basalkranz (in den Figuren mit B bezeichnet!) und dem darunter gelegenen Infrabasalkranz zusammengesetzt war, wird bei ihnen unter dem Armdruck so gedrängt, dass höchstens nur die Basalia als winzige Reste unter und zwischen den Radialien erhalten sind (Fig. 15 A). Dieser Prozess ist schnell erfolgt und schon zur oberen Jurazeit nahezu abgeschlossen, aber in der oberen Kreide begegnet uns z. B. die Figur 15 B abgebildete Form, bei der der Basalkranz wohlausgebildet ist. Bei *Uintacrinus*, der sonst noch mehr specialisiert ist, wie die lebenden Arten von *Actinometra*, zeigt, nach der neuesten Monographie von Frank Springer, in individueller Variation entweder einen oder unter diesem oberen auch gelegentlich noch den unteren Basalkranz, der sonst schon in sehr frühen Jugendstadien von Comatuliden verschwindet.

Ob die Abkunft des Fig. 15 C abgebildeten *Marsupites* von Comatuliden jemals nachweisbar sein wird, ist sehr fraglich, wahr-

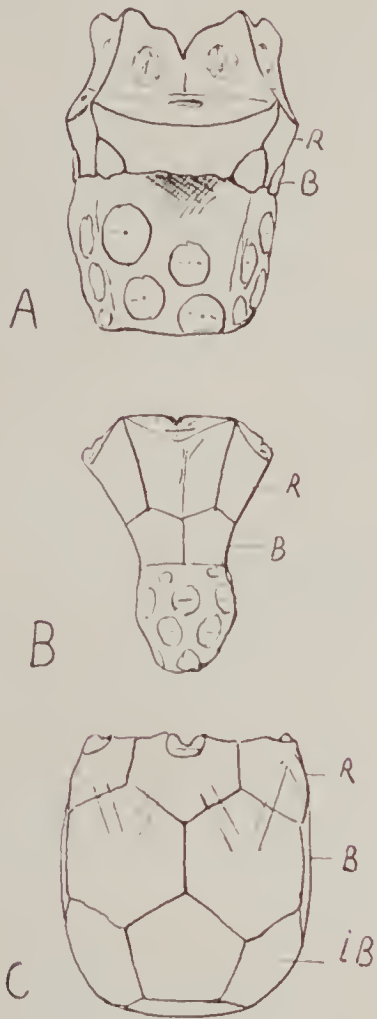


Fig. 15.

Erhaltung der Basalia (B).  
 A bei *Solanocrinites* im  
 oberen Jura, B bei *Atele-*  
*crinitus belgicus* n. sp. aus  
 der oberen Kreide von  
 Maastricht und C bei *Mars-*  
*supites testudinarius* aus  
 der weissen Schreibkreide  
 von West-Europa.

scheinlich ist sie wegen der Stiellosigkeit und wegen der Reproduktion zweier Basalkränze bei *Uintacrinus*. Unter allen Umständen ist *Marsupites* aber eine Rückschlagsform der *Articulata*, die vollkommen an die paläozoischen Cyathocriniden bzw. die fälschlich als Cystoideenstadium bezeichnete, besser als Cyathocrinitenstadium zu benennende Entwicklungsphase von Comatuliden anknüpft. Stammt *Marsupites* von Comatuliden ab, dann scheint mir wahrscheinlich, dass dieser ausserordentlich tiefgreifende Rückschlag von der extremen Spezialisierung von *Uintacrinus* ausgegangen ist. Jedenfalls sehen wir aus den angeführten Fällen, mit welcher Häufigkeit und man möchte sagen Leichtigkeit schon längst ausgemerzte Elemente gelegentlich wieder aus der Rumpelkammer der Klasse hervorgeholt werden. Die kleineren von den angeführten Hemmungserscheinungen hat man doch für wichtig genug angesehen, um sie Gattungsdiagnosen zu Grunde zu legen, und die Eigentümlichkeiten von *Uintacrinus* und *Marsupites* erschienen sogar so befremdlich unter allen jüngeren Crinoideen, dass man glaubte, ihnen den Wert von Familien zuerkennen zu müssen.

#### 4. Die Degenerationsreihe der Hybocriniden.

Wie weit solche einfachen Entfaltungshemmungen gehen können, dafür bietet ein älterer Formenkreis der Pentacrinoideen einen drastischen Beleg. Die Gattung *Hybocystites* ist in ihrer Entwicklung derart reduziert, dass sie gar keine gegliederten Arme mehr besitzt sondern nur einige stummelförmige Vorragungen, über welche die Ambulacralrinnen hinüberlaufen. Diese Form hielt man zunächst gar nicht für eine Crinoidee, sondern für eine Cystoidee. Nun zeigt sich aber aus den nachstehenden Diagrammen der Kelchzusammensetzung und einigen hier kaum zu erläuternden Verhältnissen, dass sich in einem etwas älteren Formenkreis des russischen Vaginatenkalkes alle jene Besonderheiten von *Hybocystites* anbahnen, und dass es wohl nur einer starken Verschleppung der flottierenden Larven bedurfte,

um den in Amerika gefundenen *Hybocystites* noch auf einer Stufe tiefer festzuhalten als seine russischen Verwandten (*Hoplocrinus*, *Bacrocrinus*, Fig. 16, 18). Im besonderen sind bei den ältesten Arten von *Bacrocrinus* (Fig. 16) genau dieselben Radien zur stärkeren

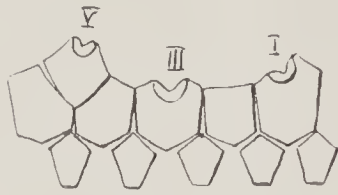


Fig. 16.

*Bacrocrinus parvus* n. sp. Unteres Untersilur (Vaginatenskalk), St. Petersburg.

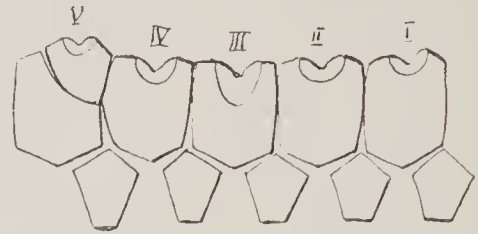


Fig. 18.

*Hoplocrinus*. Mittleres Untersilur, Esthland.

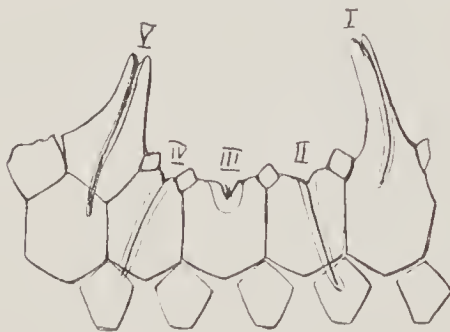


Fig. 17.

*Hybocystites*. Unteres Untersilur (Chazy-limestone), Nordamerika.

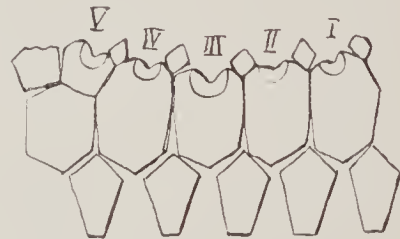


Fig. 19.

*Hybocrinus*. Mittleres Untersilur (Trentonkalk), Canada.

Reduktion disponiert wie bei *Hybocystites*, und selbst die Anomalien in der Verlaufsrichtung seiner reduzierten Ambulacralrinnen sind in der schiefen Stellung der Radialia von *Bacrocrinus* vorbereitet<sup>1)</sup>. Dass man *Hybocystites* sogar in eine andere Klasse, zu den Cystoideen, versetzen wollte, die ähnliche Reduktionen zeigen, beweist aber, wie tiefgreifend solche Hemmungen die Gesamtform beeinflussen können. Besonders bemerkenswert ist bei diesem Formenkreis noch, dass sowohl auf russischer Seite (*Hoplocrinus*, Fig. 18) wie auf amerikanischer Seite (*Hybocrinus*, Fig. 19) sich ein jüngerer Typus findet, bei dem die pentamere Harmonie des Kelch- und Armbaues wiederhergestellt ist.

5. Unter den Echiniden dürften die Saleniden einen Hemmungstypus bilden, der teilweise bis zur Organisationsstufe der Cidariden zurückschlug. Die Grösse ihres Scheitelfeldes ist ein typischer Embryonalcharakter, mit dem aber die excentrische Lage des Afters auffällig kontrastiert. Dieselbe macht es meiner Ansicht nach sehr wahrscheinlich, dass ihre Vorfahren bereits eine stärker excentrische Afterlage besaßen und also unter den irregulären Echiniden zu suchen sind. Eine so geringe Ver-

<sup>1)</sup> An einer engsten genetischen Beziehung zwischen beiden Formen (Fig. 16 und 17) ist also gar nicht zu zweifeln.

schiebung des Afters aus der Scheitellage, wie sie die Saleniden zeigen, dürfte schwerlich einen physiologischen Sinn haben, und es ist doch sehr wahrscheinlich, dass ein so tiefgreifender Umformungsprozess, wie ihn die Irregulares gegenüber den Regulares erfahren haben, mit einem energischen Schritte einsetzte, der auf dem Wege zum Ziel wenigstens eine erste Etappe bedeutete. Dafür spricht wohl auch das unvermittelte Auftreten der ältesten Irregularia der Gattung *Pygaster*, der man förmlich die Geburtswehen der neuen Ordnung ansieht. Es sind übrigens hinsichtlich der Verschiebung des Afters an dem Körper noch andere Punkte klarzustellen, auf die ich aber an dieser Stelle nicht näher eingehen kann.

6. Unter den Trilobiten sieht man die Agnostiden mit zwei bis drei Leibesringen für die niedersten Formen an, und im Vergleich zu der Ontogenie der anderen Trilobiten mit zahlreicheren Rumpfsegmenten ist das allenfalls berechtigt, aber für ein phylogenetisches Durchgangsstadium aller Trilobiten kann ich die *Agnostidae* keinesfalls halten. Wenn irgend ein orthogenetischer Prozess für die Morphogenie der Trilobiten in erster Linie als charakteristisch anzusehen ist, dann muss es die Ausbildung ihres Schwanzschildes sein, das bei der Einrollung der Rumpfsegmente zur Gegenplatte für das Kopfschild wird. Aber gerade dieser Prozess ist nun bei *Agnostus* unter allen Trilobiten am stärksten ausgeprägt, so dass dieselben unmöglich primitive Trilobiten darstellen können. Diese einseitige Spezialisierung in frühester Jugend des Trilobitenstammes scheint mir aber zugleich die Erklärung ihrer embryologischen Hemmung an die Hand zu geben, denn eine voreilige Spezialisierung verbraucht die Kräfte einseitig und behindert dadurch die allgemeine Entwicklung (siehe Fig. 20 - 24).

Unter den Beispielen für neotenische Vorgänge bei Fischen wies Boas l. c. p. 9 darauf hin, dass die Erwerbung diskreter Wirbel bei den sogenannten Knochenganoiden wohl nicht primär sein könnte, da schon die Selachier diskrete Wirbel besäßen. So einfach liegt nun dieser Fall allerdings nicht, insofern wir erst bei mesozoischen Selachiern, also lange nach ihrer phyletischen Absonderung von den Ganoiden, den Nachweis diskreter Wirbel erbringen können, aber dieses ganze Gebiet ist in der That zur Heranziehung solcher Vorgänge sehr geeignet. Es besaßen nämlich die ältesten echten Ganoiden des Devons diskrete Wirbelkörper, verloren sie dann (Knorpelganoiden) und erwarben sie in den beweglicheren Knochenfischen wieder.

Es ist mir nach 15jährigen Studien in der Stammesgeschichte der Selachier zur Gewissheit geworden, dass dieselben rückgebildete Fische sind, dass die knorpelige Persistenz ihres Innenskelettes, die eigentümliche Art ihrer Bezahnung, die

seitliche Ausmündung getrennter Kiemenspalten, der Besitz von mehr als fünf Kiemenbögen und viele andere Verhältnisse ihres Baues auf sekundäre Entwicklungshemmung zurückzuführen sind. Dasselbe lässt sich für zwei ihnen nahestehende Formenkreise historisch leichter begründen.

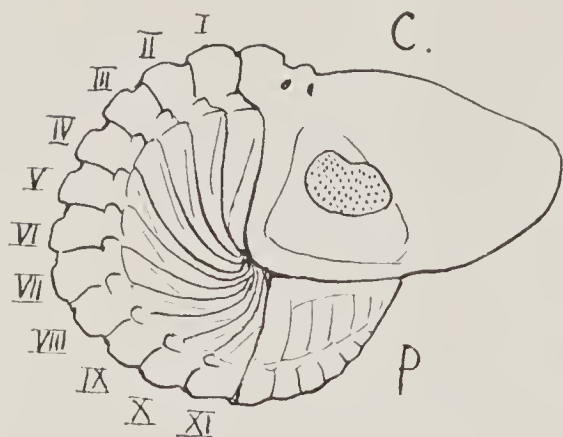


Fig. 20.



Fig. 21.

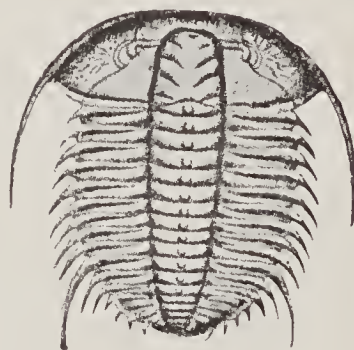


Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 24.

Fig. 20. Seitenansicht eines eingerollten *Phacops*; C Kopfschild, I—XI die Rumpfsegmente, P Pygidium oder Schwanzschild. Fig. 21. Ein eingerollter *Agnostus* (Untersilur, Diluvial, Orig. Mus. Berlin) in Seitenansicht; rechts die beiden Rumpfsegmente, oben Kopf, unten Schwanzschild. Fig. 22 u. 23. Rückenansicht und Schwanzschild eines cambrischen Oleniden. Fig. 24. Rückenansicht des in Fig. 21 abgebildeten *Agnostus*.

Die zu den Ganoiden gehörigen *Acanthodier* des Devons sind viel höher organisiert als ihre späteren Nachkommen. Sie besitzen u. a. zahlreiche Deckknochen am Schädel und Schultergürtel, acrodonte Zähne und sogar Andeutungen vertebraler Ossifikationszentren. Im Carbon sinkt ihre Organisation schon stark herunter und im Perm erreicht sie schliesslich einen solchen Tiefstand, namentlich auch in den angeführten Punkten, dass einige Paläontologen, wie A. Fritsch, O. M. Reis und A. Smith Woodward, sie sogar für echte Selachier ansahen.

Von Cyclostomen liegen mir jetzt neben dem devonischen von R. Traquair beschriebenen *Palaeospondylus* zwei jüngere paläozoische Typen, einer aus der Gaskohle von Nyrschan und einer aus dem Kupferschiefer von Riechelsdorf in Hessen vor, die deutliche Ossifikationen des Innenskelettes aufweisen. Dabei sind die von *Palaeospondylus* zusammenhängend wie in echten Knochen, bei der Form von Nyrschan auf eine prismatische Inkrustation des Knorpels reduziert, und bei der Form des deutschen Kupferschiefers sind Kalksalze nur noch ganz schwach und anschei-



nend diffus imprägniert. Dass hier die prismatische Knocheninkrustation, die bei Selachiern sehr primitiv erschien, bei Cyclostomen als Etappe der Knochenauflösung erscheint, entzieht uns die Berechtigung, die gleiche Ausbildungsform des Knorpels bei Selachiern als Etappe zunehmender Skelettierung anzusehen.

Ich hoffe, dass spätere Untersuchungen den Nachweis erbringen werden, dass der Knorpel überhaupt nur ein ontogenetisches Präformationsmittel des Knochens ist, dass letzterer phylogenetisch als festes Stützgewebe entstand und dass durch seine knorpelige Präformation im Organismus der Raum zum Ansatz von Muskeln und Selmen, zum Durchlass von Gefässen und Nerven für die definitive Verknöcherung reserviert wird. Ich habe dafür schon einige Beweise beigebracht<sup>1)</sup>, und auch die citierten Bemerkungen von Boas über die sekundäre Bedeutung der knorpeligen Wirbelanlage bei Ganoiden verraten die gleiche Auffassung. Wenn diese Auffassung aber richtig ist, dann sind diejenigen Fischtypen, die man bisher, wenigstens im allgemeinen, für die primitivsten Wirbeltiere gehalten hat, wie die Selachier, die Cyclostomen und *Amphioxus* rückgebildete Fische. Auch für die Chorda dürften dieselben Gesichtspunkte Berechtigung haben, und z. B. durch ihre ontogenetische Anlage bei den Tunicaten bestätigt werden.

Ich glaube es mit meinem Gewissen vereinbaren zu können, wenn ich noch einen Schritt weiter gehe und den ganzen Unterstamm der Fische für rückgebildete Wirbeltiere ansehe, bei deren Entstehung die Bequemlichkeit der Bewegung im Wasser, wie später noch so oft für Landtiere, eine verlockende Anziehungskraft ausübte, dann aber auch den normalen Entwicklungsgang hemmte und die Formen namentlich in ihrer Atmung zu Stadien zurückführte, wie wir sie bei Crustaceen antreffen.

### **Ueber die Möglichkeit und die Bedeutung epistatischer Hemmungen.**

Man hat die Entwicklungsprozesse der Ontogenie bisher unter dem Gesichtswinkel von Haeckel's biogenetischem Grundgesetz meines Erachtens einseitig beurteilt. Indem man den Gang der individuellen Entwicklung als eine notwendige Wiederholung der Stammesgeschichte betrachtete, beschränkte man die Beziehungen zwischen Ontogenie und Phylogenie auf eine passive Abhängigkeit der ersteren von der letzteren. Nun ist zwar durch C. Gegenbaur und andere auf die starke Beeinflussung der palingenetischen Basis durch cänogenetische Einflüsse wiederholt und gegenüber der übertriebenen Bewertung embryologischer Ergebnisse nachdrücklich hingewiesen worden, aber man hat auch

---

1) Ueber die primäre Zusammensetzung des Kieferbogens und Schultergürtels (Verh. d. deutsch. zoolog. Ges. 1899, pag. 249).

in den cänogenetischen Erscheinungen wesentlich nur Anpassungsvorgänge an das Larvenleben erblicken wollen. Dass man eine nennenswerte Rückwirkung der ontogenetischen Entwicklungsprozesse auf die Phylogenie kaum ins Auge fasste, wird dadurch erklärlich, dass man unter den Gesichtspunkten der Selektionstheorie dem Individuum überhaupt eine nennenswerte Einwirkung auf seinen Entwicklungsgang absprach.

Die ererbte Form wird von den Selektionisten als eine gegebene Grösse betrachtet, durch die die Funktion und die Leistung ihrer Träger bestimmt sind. Der letztere erscheint seiner Form gegenüber willenlos; er gleicht einem Fabrikarbeiter, dem die Handhabung einer Maschine anvertraut ist, die ihm durch ihren Mechanismus bestimmte Bewegungen vorschreibt. Wer das Glück hatte, an eine neue Maschine zu kommen, die gewisse Verbesserungen vor anderen voraus hat, wird damit mehr leisten können als seine Kollegen, die ältere Modelle zu bedienen haben. Das würde im Sinne der Selektionsprinzipien den einzig wesentlichen Unterschied der Arbeiter bedingen.

Wenn man das Verhältnis zwischen Funktion und Form im Sinne der Selektionstheorie betrachtet, so erscheint die Form älter als die Funktion. Das Kind — lehrt E. Weismann — bringt bei seiner Geburt in der Anlage seines Gehirnes die materielle Grundlage für seine geistigen Funktionen mit zur Welt, aber diese selbst entwickeln sich erst allmählich auf der gegebenen Grundlage. Daraus folgert er, dass die Form das Gegebene und Primäre, die Funktion das Sekundäre sei. Diese Begründung würde berechtigt sein, wenn die Arten von Anbeginn an so gewesen wären, wie sie heute sind; da wir aber wissen, dass sie sich verändert haben, dass ihr augenblicklicher Zustand also etwas Gewordenes ist, so ist jene Begründung hinfällig. Was wir aber sicher sehen, ist eine Reaktion des Körpers auf neue Funktionen nicht bloss bei biologischen Experimenten, sondern es ist das auch historisch, z. B. daran kenntlich, dass überall die gleichen Funktionen entsprechende Umformungen bedingen. Den Organismen werden von keinem unsichtbaren Agens, und mag dies selbst Selektionsprinzip heissen, Qualitäten auf Vorschuss geliefert; was sie haben, haben ihre Vorfahren oder sie selbst erwerben müssen. Bei jeder formalen Aenderung ist also die Funktion das Primäre, die Form das Sekundäre.

Solange man dem lebenden Organismus jede subjektive Einwirkung auf seine ererbte Form abspricht, kann es natürlich andere als morphologische Gesichtspunkte für die Beurteilung der Ontogenie gar nicht geben. Die letztere ist dann ein Vorgang für sich, der mit der Veränderung der Formen in keinem ursächlichen Zusammenhange steht. Ich habe schon an anderer Stelle darauf hingewiesen, dass unter solcher Beurteilung die lebenden Organismen zu Puppen werden, die genau so tot sind, wie die

Sammlungsexemplare unserer Museen. In das Gewirr von Formen bringt auch das Selektionsprinzip nur scheinbar Leben, insofern der wechselnde Modus der Vernichtung hier und dort die gleichmässige Entwicklung der Formenreihen unterbricht und unserem Auge zwar Abwechslung in dem Lebensgang der Familien bietet, aber den Individuen gegenüber wirkungslos bleibt.

Ein gewisser Einfluss auf die eigene Gestaltung kann dem Individuum aber selbst von Weismann nicht abgesprochen werden, und jede gegenteilige Behauptung würde auch mit zu vielen Erfahrungen des täglichen Lebens im Widerspruch stehen, als dass sie Glauben finden könnte. Wenn wir aber dem erwachsenen Organismus einen subjektiven Einfluss auf seine Gestaltung nicht ganz absprechen können, so wird zuzugeben sein, dass er diese Thätigkeit auch in der Jugendentwicklung bereits besitzen muss, da die Aktivität und Plasticität des Individuums im Beginn seines Lebens jedenfalls nicht geringer ist als nach der formalen Festigung seiner Eigenschaften.

Nun führt ja offenbar ein innerer Drang das Individuum bis zur höchsten Ausgestaltung seiner ontogenetischen Anlagen, aber dass diese Grenze keine absolute ist, sehen wir überall im menschlichen Leben. Wer seine Anlage stetig ausnützt, wird seine Leistungen und deren körperliche Grundlage höher hinausschieben, als jemand, der das in geringerer Masse thut, und viele bleiben dabei mit ihren Leistungen offenbar weit hinter denen ihrer Vorfahren und ihren Anlagen zurück. Wie aber hier deren Grenze durch Verschiedenheit der subjektiven Leistungen verschoben wird, so werden auch äussere Beeinflussungen gelegentlich einen Zwang ausüben können, allerdings wohl meist und namentlich zunächst im Sinne einer Hemmung der ontogenetischen Gestaltung. Die Merkmale der Formen stehen innerhalb enger Verwandtschaftskreise auf sehr verschiedener entwicklungsgeschichtlicher Höhe. Nach der bisherigen Auffassung musste man den phylogenetischen Ausgangspunkt einer Form so weit zurücklegen, bis man in der Phylogenie auf die niederste in dem betreffenden Organismus enthaltene Ausbildungsstufe stiess. Je nachdem man nun für eine Untersuchung dieses oder jenes Organsystem wählte, wurde eine Form an sehr verschieden alte Typen angeschlossen. Die meist scharfen morphologischen Unterschiede im System und der scheinbare Verlust von Zwischenformen in der Paläontologie finden z. T. durch die Epistase eine organische Erklärung.

Auch im menschlichen Leben, welches wir durch eigene psychologische Erfahrungen im Verhältnis zu dem anderer Organismen besonders gut kennen, finden wir überall Bestätigung unseres Satzes, dass wesentliche Aenderungen der uralten Qualitäten nur von einem kindlichen Organismus übernommen werden. Bei dem individuellen Altern verstärken sich nur die Besonder-

heiten; mit zunehmender Individualisierung nimmt die Plasticität und Fähigkeit des Organismus, äusseren Anregungen Rechnung zu tragen, stetig ab. Daher muss schon aus politischen Gründen die Beaufsichtigung der Erziehung der Kinder in jedem Staatsleben eine wichtige Rolle spielen. Man wird auch sagen können, dass neue Völker und neue Sprachen nur aus den Kinderstuben einer älteren Kultur hervorgehen können. Rechtlich nach allen Seiten festgeankerte Verbände werden schwerlich ein neues Staatswesen gründen, und eine in der Schrift festgelegte Sprache wird sich kaum in eine neue wandeln. Das Englische entstand aus einem noch kaum fixierten Deutsch, aber die amerikanische Sprache blieb die englische, die von Schriftgebildeten ins Land gebracht wurde.

Die Erhaltung der sog. anatomischen Grundelemente wäre undenkbar ohne die Fähigkeit des Organismus, alte Bildungselemente immer wieder festzuhalten und ihnen dadurch im Wechsel der Formen immer wieder zu morphologischer Bedeutung zu verhelfen.

Bei fortlaufender Weiterentwicklung würden sie verschwinden; sie können sich nur erhalten, weil jedes Individuum immer von der ursprünglichen morphogenetischen Basis ausgeht. Deshalb kann Erworbenes immer wieder abgestossen und altes Rüstzeug des Stammes immer wieder vorgeholt werden.

Die als Atavismen und Neotenien beschriebenen Erscheinungen, die wechselnde Ausbildungshöhe der einzelnen Organe innerhalb aller Verwandtschaftskreise erweitern die Bedeutung der Epistase weit über den Rahmen der historisch nachweisbaren Fälle und dehnen sie auf das gesamte Entwicklungsgebiet aus. Die ontogenetische Rekreation des Typus in jedem Individuum ermöglicht ihm, im Falle äusserer oder innerer Störungen das Tempo und den Grad seiner formalen Ausbildung in seinen Teilen zu bestimmen und dadurch auch eine Hemmung des gesamten Körpers zu bewirken, sie verursacht ein fortwährendes Auf und Nieder, ein Vor und Zurück in den einzelnen Reihen und trägt dadurch zur mannigfaltigen Ausgestaltung der Typen sehr wesentlich bei.

## V. Metakinetische Aenderungen.

Metakinese bedeutet Umschüttelung, und wenn ich diesen Begriff mit einem Umbildungsprozess in Verbindung bringe, brauche ich kaum hinzuzufügen, dass ich darunter eine fast gewaltsame, jedenfalls tiefgreifende Umgestaltung einer Form verstehe, die selbstverständlich nicht im erwachsenen Zustande derselben denkbar wäre, sondern nur in frühen Jugendstadien erfolgen kann, in denen die ein-

zelenen Organe noch nicht histologisch specialisiert sind und deshalb noch eine mehr oder weniger selbständige Plasticität besitzen. Hierfür zunächst einige historische Belege.

Unter Crinoideen im älteren Sinne waren zwei grosse Abteilungen zusammengefasst, deren Unterschiede ich gelegentlich<sup>1)</sup> zu definieren suchte. Ich rekapituliere hier nur folgende Gegensätze beider. Bei den *Cladocrinoidea* sind in jedem Radius mehrere gleichwertige zweizeilige Finger vorhanden und jede solche „Hand“ auf ein ganzes System von Kelchplatten gestützt, die schliesslich nach der Kelchbasis zu auf eine vertikale Reihe von meist drei Platten zusammenlaufen. Bei den *Pentacrinoidea* ist dagegen in jedem Radius ein einzeiliger, meist am zweiten Gliede gegabelter Arm vorhanden, der sich stets nur auf eine Kelchplatte, das sogenannte Radiale, stützt. Diese Radialia schliessen sich seitlich zu einem Kranze zusammen, der der Basis aufruhet, während bei den Cladocrinoideen zwischen den radialen Platten (Costalia) interradiale (Intercostalia) eingeschaltet sind, die bis zum Basalkranz, ja sogar bisweilen noch zwischen dessen Elemente hinabreichen. Das ergibt folgendes Schema (Fig. 25, 26).

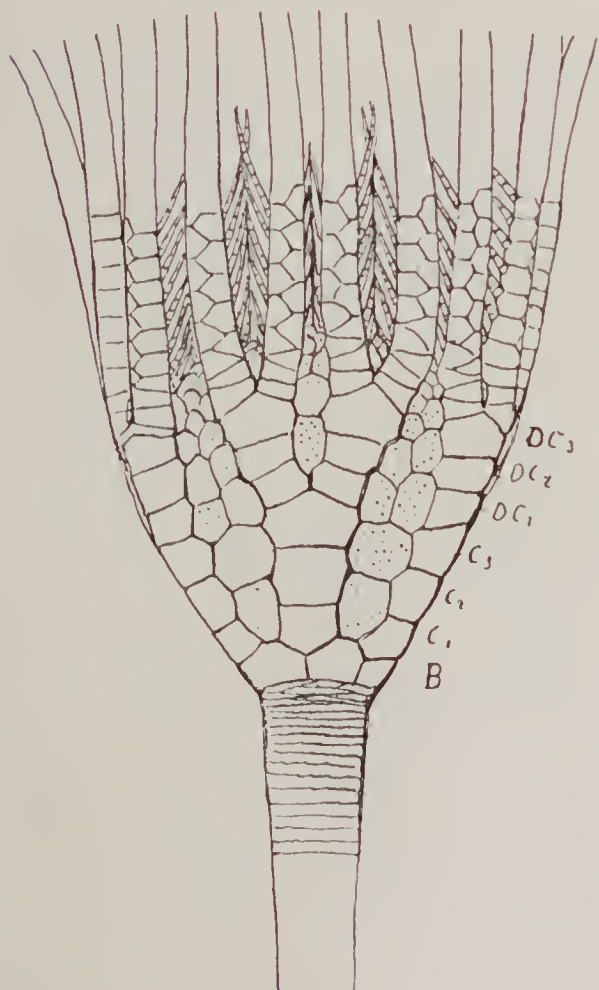


Fig. 25.

Typus der *Cladocrinoidea*.

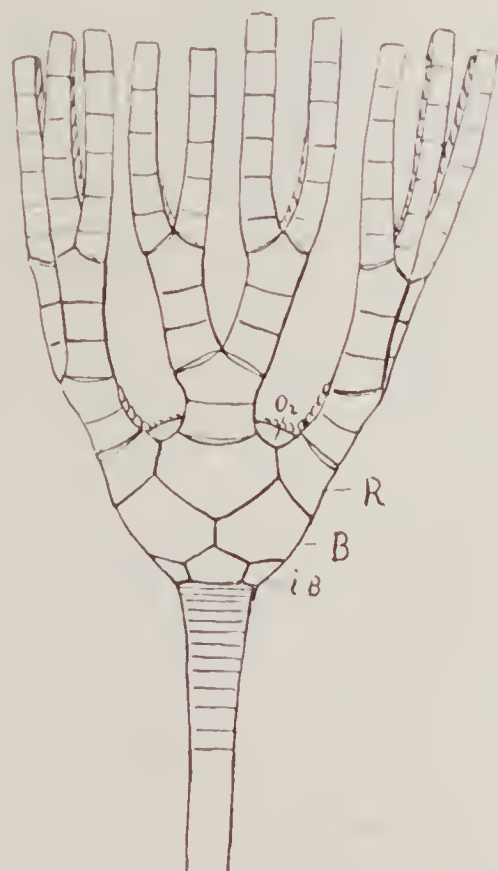


Fig. 26.

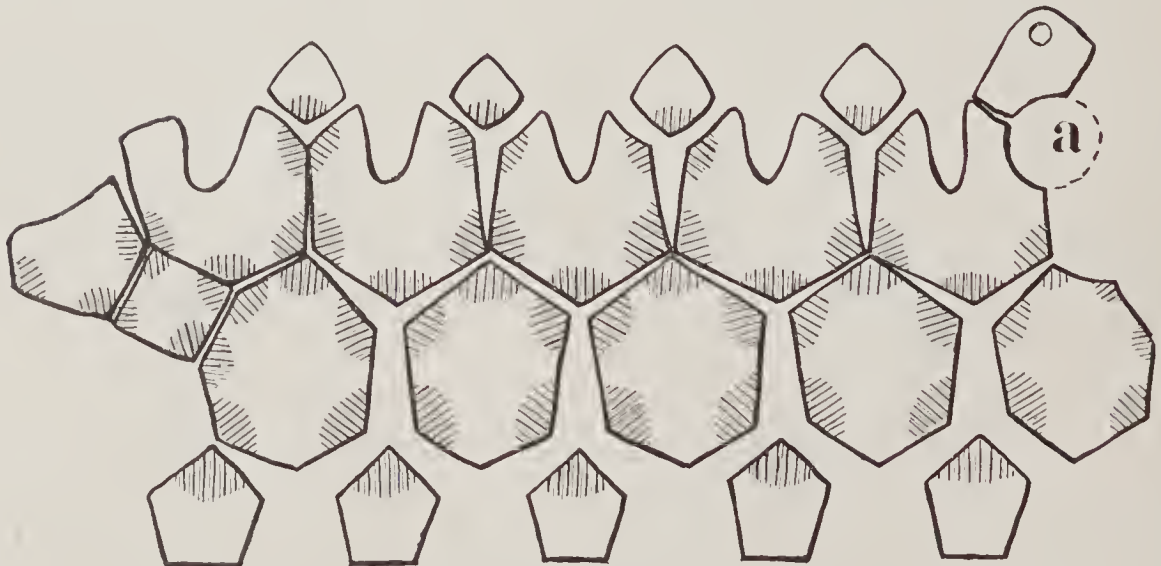
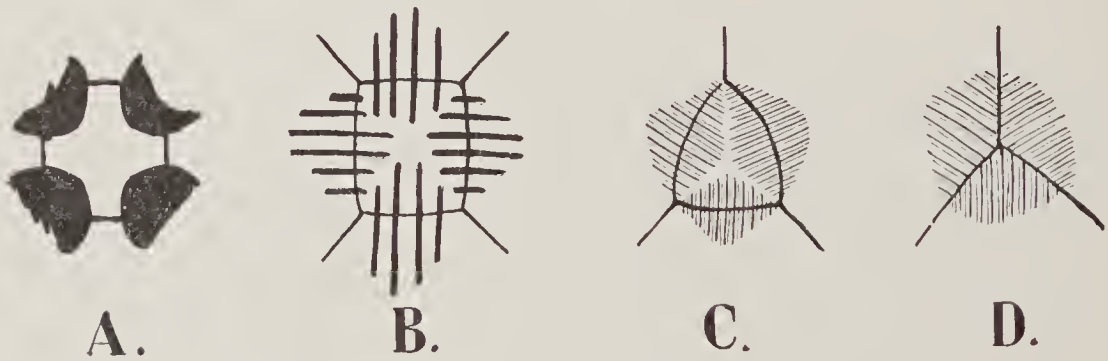
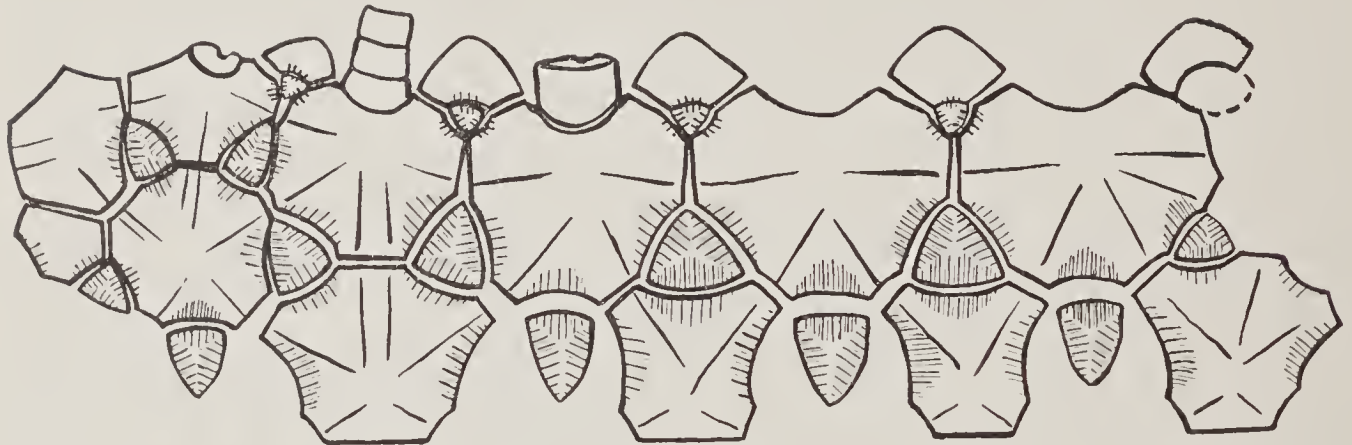
Typus der *Pentacrinoidea*.

Die intercostalen Platten sind punktiert. Die Costalia mit  $C_{1-3}$ , die Dicastalia mit  $DC_{1-3}$ , die Basalia mit  $B$ , die Infrabasalia mit  $iB$ , die Oralia mit  $Or$  bezeichnet. Die in Fig. 26 mit  $R$  = Radialia bezeichnete Platte entspräche  $C_2$  der Fig. 25.

1) Gesellschaft naturforsch. Freunde zu Berlin, 1894, p. 110.

Es zeigt, wie verschieden diese Organisationstypen ursprünglich<sup>1)</sup> sind. Eine Ueberbrückung zwischen beiden schien fast undenkbar, zumal die Pentacrinoideen scheinbar gleichzeitig, nämlich im tiefen Untersilur, neben den Cladocrinoideen erschienen. Ich war unter diesen Umständen nicht wenig überrascht und erfreut, in den Perittocriniden eine Formenreihe zu finden, die in denkbar einfachster Weise gerade an dem entscheidenden Zeitpunkt einen un-

*Perittocrinus* n. g.



*Porocrinus* Bill.

Fig. 27. Kelchdiagramme oben von *Perittocrinus* n. g., unten von *Porocrinus* Bill.  
Die Figuren A—D erläutern die Stellung von Spannleisten zu Plattencentren.

1) Spätere Convergenz-Erscheinungen wie die Annäherung der Platycriniden an die Pentacrinoideen und von *Forbesiocrinus*, *Sagenocrinus*, *Uintacrinus* u. a. an die Cladocrinoideen haben zu vielen Missdeutungen Veranlassung gegeben.

verkennbaren Uebergang von der Klasse der *Cladocrinoidea* zu der der *Pentacrinoidea* herstellte (Fig. 27).

Die vier Basalia von bestimmter Form und Verteilung, die nicht nur für die primitivsten Cladocrinoideen sondern auch für die ältesten Cystoideen und Carpoideen charakteristisch sind, zeigen sich auch bei *Perittocrinus*, allerdings, wenn ich so sagen darf, offiziell zum letztenmal. Bei den übrigen Pentacrinoideen ist diese Tetramerie ebenso verschwunden wie bei den Blastoideen gegenüber deren Stammform *Cystoblastus*. Bei den jüngeren Crinoideen (vergl. auch Fig. 26) finden wir den Basalkranz fünfteilig und ausserdem unterlagert von einem Infrabasalkranz, der sich bei *Perittocrinus* erst durch gruppenweise Zusammenfassung oberster Stielgliedersegmente anbahnt und als Zeichen seines sekundären Wertes auch später bei stärkeren Epistasen in der Regel wieder ausblieb (s. Fig. 16—19, p. 1085; Fig. 28, p. 1100).

Mit den zwischen den fingertragenden Kelchplatten der Cladocrinoideen (Fig. 20) eingeschalteten Zwischenplatten (Intercostalia) ist bei *Perittocrinus* eine sehr auffällige Veränderung vor sich gegangen; dieselben sind sehr klein geworden und in die toten Winkel zwischen den grossen Radialia und den Basalia eingedrängt. Indess sind immerhin noch drei in jedem Interadius vorhanden; wie nahe die untersten derselben aber schon dem völligen Untergange sind, beweist ihr Verschwinden bei *Porocrinus* (Fig. 27). Sie sind durch die starke Entfaltung und das ringartige Zusammengreifen der Radialia vollständig aus den Druck- und Spannungsverhältnissen des Kelches ausgeschaltet und kehren auch später bei den Pentacrinoideen niemals wieder, während die mittleren und oberen Intercostalia von *Perittocrinus* in der Kelchdecke jüngerer Formen als Oralia und eventuell als Suboralia wiederkehren.

Die stärkste Umbildung haben die armtragenden Costalia der Cladocrinoideen bei *Perittocrinus* erfahren. Die untersten (Fig. 27) sind relativ klein geblieben und haben dieselbe Form angenommen wie die fast verdrängten unteren Intercostalia. Die über ihnen liegenden Platten (Costalia 2) sind dagegen bei *Perittocrinus* sehr vergrössert, haben sich, abgesehen von den Analien, seitlich zusammen geschlossen, so dass sie vollkommen den Habitus und Charakter der Radialia der Pentacrinoideen angenommen haben. Dass diese Platten die Costalia 2 und nicht die Costalia 1 der Cladocrinoideen repräsentieren, wird übrigens daraus höchst wahrscheinlich, dass unter den armtragenden Radialien bei degenerierten Pentacrinoideen (*Icterocrinidae*, *Triacrinidae*) besondere Platten zum Vorschein kommen, die eben nur jenen subradialen Platten von *Perittocrinus* und damit den Costalia 1 der *Cladocrinoidea* gleichgesetzt werden können. Der Umstand nun, dass die auf jenen Radialia von *Perittocrinus* und allen typischen Pentacrinoideen folgenden freien Armglieder einzelig

sind im Gegensatz zu dem primär zweizeiligen Armbau der Cladocrinoideen (sowie Cystoideen und Blastoideen) und ihre Arme dann wieder im Gegensatz zu den primären Armtypen der Cladocrinoideen, Cystoideen und Blastoideen sich bald gabeln, macht es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die Armglieder der Pentacrinoideen aus den costalen Kelchplatten der *Cladocrinoidea* hervorgegangen sind. Um diesen auffälligen Prozess begreiflich zu finden, muss man allerdings wissen, dass die aufsteigende Entwicklungstendenz der Cladocrinoideen allgemein dazu führt, die Arme möglichst frei und beweglich zu bekommen und zu diesem Zwecke ihre Abgliederungsstelle am Kelch möglichst tief herunterzudrücken (*Platycrinidae*<sup>1)</sup>, *Carpocrinidae*, *Macrostylocrinus*, *Stelidiocrinus*).

Ich würde nicht wagen, *Perittocrinus* eine so wichtige Rolle als Stammform der ganzen Klasse der *Pentacrinoidea* zuzuschreiben, wenn er nicht auf das engste mit *Porocrinus* (Fig. 27) verknüpft wäre, an dessen Zugehörigkeit zu den Pentacrinoideen ernstliche Zweifel nicht obwalten können. Die eigentümliche Faltenbildung in den Plattenwinkeln, die einzelne Autoren an einen Vergleich mit gewissen Cystoideen denken liess, involviert, auch abgesehen von wesentlichen Besonderheiten, keine nähere Verwandtschaft mit den Cystoideen, da sie sich in ähnlicher Weise auch bei anderen Pelmatozoen wiederholt. Gerade das besondere Verhalten dieser Falten ist es aber, das *Porocrinus* in denkbar engsten Konnex mit *Perittocrinus* bringt, so dass dieser letztere sogar zuerst von einem so sorgfältigen Beobachter wie E. Beyrich mit *Porocrinus* verwechselt wurde. Die Randfalten von *Porocrinus* laufen nämlich zu drei Gruppen geordnet in die toten Plattenwinkel zusammen, wo sie in schiefen Winkeln auf einanderstossen (Fig. 27 D). Dieses Verhalten ist nur verständlich und erklärlich durch den Ausfall zwischenliegender Platten, da die Falten in normalem Verhältnis mit mechanischer Notwendigkeit zwischen je zwei Plattencentren ausgespannt sein müssen. Es muss also zwischen den zusammenstossenden Randfalten unbedingt mindestens eine Platte ausgefallen sein, und diese können wir uns gar nicht einfacher und schematischer rekonstruieren, als sie *Perittocrinus* thatsächlich zeigt. Der Prozess dieser Plattenreduktion von der einfach durch je eine Spannungsleiste zwischen den Plattencentren verstärkten Platte (Fig. 27 A) zu einer komplizierter gefalteten Platte (Fig. 27 B) und damit

---

1) Bei den Platycriniden ist dieser Prozess soweit getrieben, dass in der Unterfamilie der Hexacriniden zur Vergrösserung des sehr zusammengedrängten Kelches wieder eine grosse Analplatte hervorgeholt wird, während *Acrocrinus*, bei dem schliesslich mit einem Ruck dieser ganze Kelchaufbau über den Haufen gestossen wird, zu dem indifferenten Urzustand der ältesten cambrischen Cladocrinoideen (*Acanthocystites* Barr) zurückkehrt.



zu den bei *Perittocrinus* (Fig. 27 C) und *Porocrinus* (Fig. 27 D) vorliegenden Rückbildungsformen ist aus den angegebenen Figuren leicht zu entnehmen. Der auffälligste Unterschied aber, den die Untersuchung von *Perittocrinus* zwischen diesem und *Porocrinus* ergab, ist 1. der Besitz eines Infrabasalkranzes und 2. die Einfügung eines fünften Basale bei *Porocrinus*.

Was die Entstehung des Infrabasalkranzes betrifft, so ist dieselbe durch ein sehr kleines Individuum von *Perittocrinus* klargestellt. Dasselbe zeigt acht Gruppen von Stielgliedersegmenten zu je zweien vereinigt in alternierender Stellung unter den 4 Basalien. Da dieselben dem Kelch noch anhaften, als wenn es vier einheitliche Infrabasalia wären, so kann darüber kein Zweifel obwalten, dass auf diesem Wege durch vertikale Gliederung von Stielteilen die Infrabasalia entstehen konnten. Und dass diese Wahrscheinlichkeit zutreffend ist, wird dadurch bewiesen, dass bei degenerierten Pentacrinoideen mit schwacher Entwicklung der Infrabasalkranz ausbleibt (monocyklische Typen).

Der Uebergang von der Tetramerie zur Pentamerie des oberen oder eigentlichen Basalkranzes ist offenbar dadurch bedingt und veranlasst, dass die Beweglichkeit der Arme ebenso tief am Kelch heruntergreift wie bei pentameren Cladocrinoideen und dadurch eine neue Druckverteilung in dem neuen, wesentlich verkleinerten Kelch hervorruft.

Auch in dieser Hinsicht lässt sich die transitorische Bedeutung von *Perittocrinus* fast arithmetisch messen, denn man sieht, dass zwischen den alten, überflüssig gewordenen und in die Plattenwinkel verdrängten Spannleisten neue, kräftigere Spannleisten entstanden sind, die die neue, von den 5 neuen Armanätzen ausgehende Druckverteilung veranschaulichen.

Auch die Herkunft des Basale 5 scheint dadurch klargestellt zu sein, dass bei *Perittocrinus* links über dem grossen Basale 4 und unter dem Radiale V noch eine grosse anale Platte vorhanden ist, die in dem Diagramme von *Porocrinus* in der Analregion fehlt, aber wohl in der Zone der Basalia durch das Basale 5 repräsentiert sein dürfte. Ähnliche Verschiebungen von Kelchplatten kommen auch sonst vor, allerdings auch plötzliche Unterdrückungen oder Entstehungen anderer. Aber Umbildungen dieser Art sind jedenfalls seltener, und so scheint mir die Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, dass auch die Pentamerie des Basalkranzes von *Porocrinus* und damit der *Pentacrinoidea* auf eine einfache Metakinese zurückzuführen ist.

Man wird zugeben müssen, dass der Gegensatz zwischen den in Fig. 25 und 26 nebeneinander gestellten Tiertypen sehr bedeutend ist, aber von *Perittocrinus* in vollkommen befriedigender Weise überbrückt wird. Der in jedem Punkte mechanisch klar zu verfolgende Uebergang scheint mir namentlich dadurch Interesse zu bieten, dass er erstens in geologisch sehr kurzer

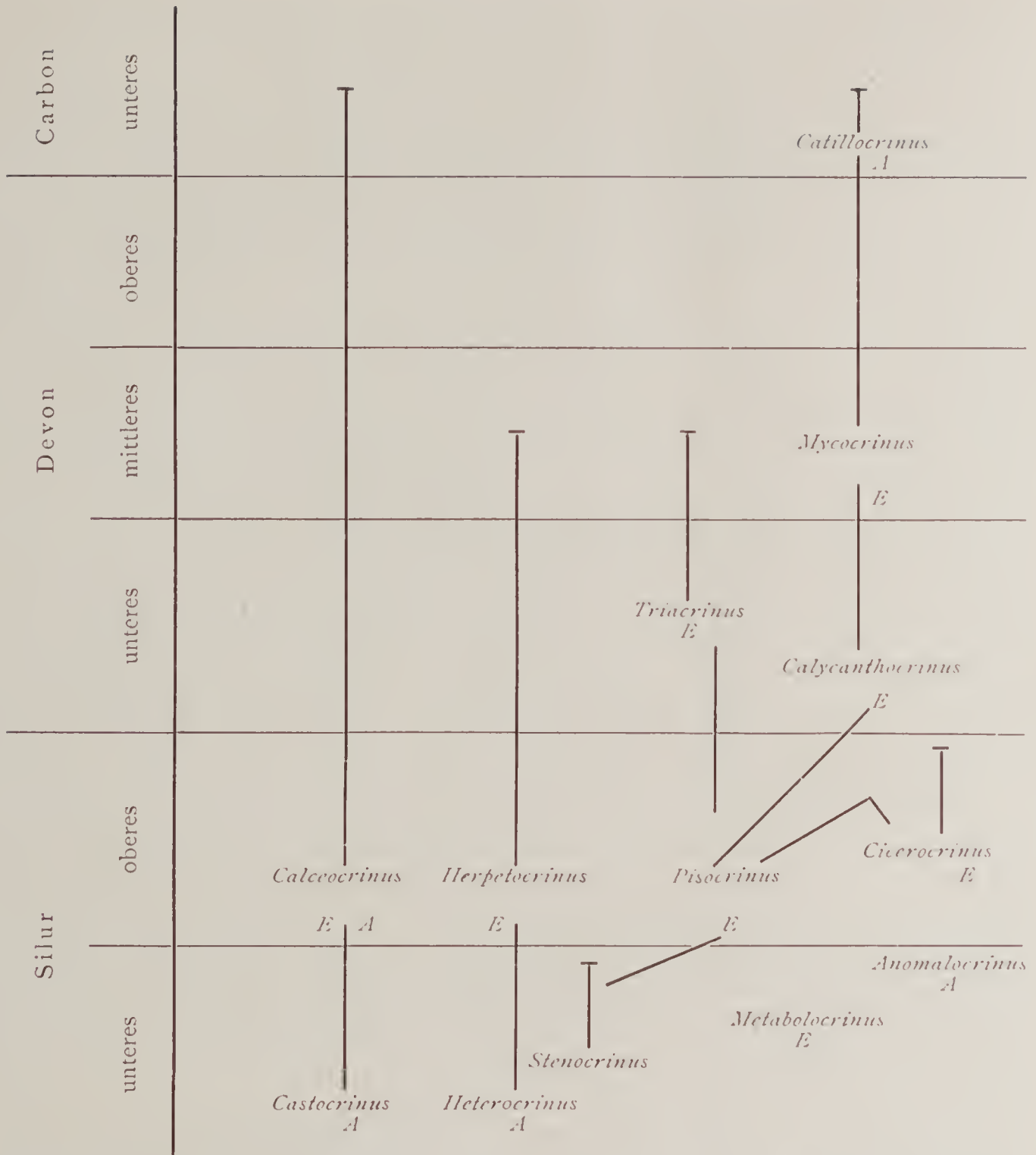
Zeit, nämlich innerhalb des Untersilur während des Absatzes zweier nahezu gleichalterigen Schichten (Vaginatenkalk des baltischen Silurgebietes, Chazy limestone und Trentonkalk in Nordamerika) erfolgt ist, dass zweitens dabei ganz verschiedene Prozesse nebeneinander hergehen — Ausschaltung der Intercostalia und Costalia 1, Verlagerung eines Anale in den Basalkranz, Bildung eines Infrabasalkranzes, Umgestaltung der Dicostalia und Tricostalia zu einzeiligen Armen<sup>1)</sup> — und dass drittens diese weitgehenden Umformungen des ganzen Körpers anscheinend nur in zwei Etappen erfolgten, die in der Organisation von *Peritocrinus* und *Porocrinus* zu vorübergehender morphologischer Festigung gelangten. Die individuelle Variation mag auch darin noch kleine Differenzen ermöglicht haben, aber zur Herstellung einer neuen Korrelation der Kelchteile ist für weitere Zwischenformen kaum Platz gewesen.

In den 12 Diagrammen, p. 1100, habe ich den Kelchbau der Heterocriniden erläutert und den Typus ihres Armbaues wenigstens insofern angedeutet, als durch einfache vertikale Striche über den Radialien ungegabelte, dagegen durch einen oben gegabelten Strich gegabelte Arme gekennzeichnet sind. Im letzteren Falle handelt es sich um einfach isotom oder schwach heterotom geteilte Arme, wenn nicht, wie in Fig G und H, ein anderer Gabelungstypus angedeutet ist. Die geologische Altersfolge der Heterocriniden ist aus der Uebersicht p. 1098 zu entnehmen. In derselben bedeutet der den Gattungsnamen zugesetzte Buchstabe E deren Vorkommen in Europa, A in Nordamerika, EA also deren Verbreitung in beiden Gebieten.

Das auffallendste Kennzeichen dieses Formenkreises ist offenbar die ungleichmässige Entfaltung ihrer Radialien im Kelch, die aber ihrerseits wohl nur die passive Folge einer differenten Gestaltung der aktiveren Arme bildet, deren Träger die Kelchradialien sind. Eine solche Abweichung von der radiären Symmetrie erklärt sich wohl, von individuellen Anomalien abgesehen, normalerweise dadurch, dass die Ursache des radiären Baues, nämlich die gleichstrahlige Entfaltung des Körpers, durch aufrechte Sessilität fortgefallen ist. Bei Pelmatozoen ist ein solcher Fall wiederholt eingetreten, namentlich wenn Kelche infolge einseitiger Zuströmung der Nährstoffe sich dieser schief entgegenneigten. Solche Fälle sind unter Crinoideen, z. B. bei Riffe bewohnenden Eugeniocriniden eingetreten<sup>2)</sup>, unter denen bei *Holopus* d'Orb nur die Arme, bei dem mesozoischen *Cyrtocrinus* Jkl. auch der Kelch die stärkere Ausbildung der oben gelegenen

1) Ich möchte dazu noch als analog die Verlegung der Ambulacralrinnen auf Kelchplatten bei *Hybocystites*, Cystoideen und Carpoideen anführen.

2) Jaekel, Ueber Holopocriniden etc. (Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. 1891, p. 595).



Uebersicht über die geologische Verbreitung der Heterocriniden und deren phylogenetische Beziehungen.

Stadien zeigt. Einen anderen analogen Fall habe ich in der paläozoischen Cyathocriniden-Gattung *Scoliocrinus*<sup>1)</sup> beschrieben. Das markanteste Beispiel einer solchen schiefen Stellung und Ausbildung des Kelches bieten nun aber die Calceocriniden, die vom mittleren Untersilur bis zum Carbon verbreitet sind und durch diese lange Lebensdauer trotz ihrer Stellung eine unge-

1) Beiträge zur Kenntnis der paläozoischen Crinoideen Deutschlands. (Palacont. Abhandl. Jena 1895, G. Fischer, p. 77.)

wöhnliche Lebenskraft und damit eine gefestigte Anpassung an absonderliche biologische Verhältnisse dokumentierten.

Sicher ist nun, dass die Calceocriniden unter allen Heterocriniden die einzigen sind, bei denen die ungleichmässige Ausbildung des Kelches in der stärkeren Entfaltung des ersten und dritten Armes eine befriedigende Erklärung findet (Fig. 28 H). Da nun ferner eine Gabelung der Arme für die Pentacrinoideen ursprünglich ist und sich thatsächlich bei den ältesten Vertretern (*Archaeocrinus* Barr., *Perittocrinus* Jkl.) findet, so werden auch hiernach die Formen mit schwach oder gar nicht gegabelten Armen und langen Armgliedern als Hemmungstypen anzusehen sein. Da schliesslich die Calceocriniden auch die ältesten Vertreter des ganzen Formenkreises zu stellen scheinen, so nehme ich keinen Anstand, sie als Ausgangspunkt der Heterocriniden zu betrachten. Leider liegt mir von der ältesten Form *Castocrinus* Ringueb. kein Material zur Untersuchung vor, und die von ihrem Beschreiber gegebene Diagnose erscheint mir nicht in allen Punkten klar. So war ich beim Studium dieser Formen auf einen obersilurischen Vertreter der Familie, auf *Calccocrinus*, angewiesen, wo mir die ausserordentlich gründlichen Darstellungen Bather's und Liljevall's vortreffliche Zeichnungen zum Vergleich gut zu statten kamen<sup>1)</sup>. In *Calccocrinus* (Fig. 28 H) — und dasselbe gilt für alle Calceocriniden — sind nun die Arme I und III fächerförmig geteilt und kräftig ausgebildet und demgemäss die Radialia I und III unverhältnismässig gross. Der Arm II ist ungeteilt, allerdings auffallend dick; das Radiale II, das zwischen den grossen Radialien I und III bis an die höchste Spitze des Kelches emporgehoben ist, wird in mittlerer Höhe stark eingeengt und bleibt dauernd gesondert von dem ursprünglichen Subradiale (Costale I bei *Perittocrinus* Fig. 27 p. 1093 und Cladocrinoideen Fig. 25 p. 1092). Die am Kelch nach unten gewendeten Arme sind nahezu unterdrückt.

Bei den Heterocriniden im engeren Sinne der Familie ist die Symmetrie äusserlich hergestellt, aber dieselben Radialia wie bei den Calceocriniden (I und III) sind vergrössert und dasselbe Radiale II klein und von einem Subradiale umlagert. Die Herstellung der pentameren Symmetrie veranlasste nun aber eine Wiederentfaltung der bei den Calceocriniden stärker unterdrückten Arme IV und V, deren Radialien nun ähnlich wie die des Radiale II entwickelt werden. Die Arme sind in einfacher Weise gegabelt. Während hier ein ziemlich regulierter Bau entstanden ist, ist derselbe bei der durch starke Armteilung ausgezeichneten neuen Gattung *Metabolocrinus* und namentlich *Anomalocrinus*

---

3) F. A. Bather, The *Crinoidea* of Gotland. Part I. *Inadunata*. Stockholm 1893, p. 67.

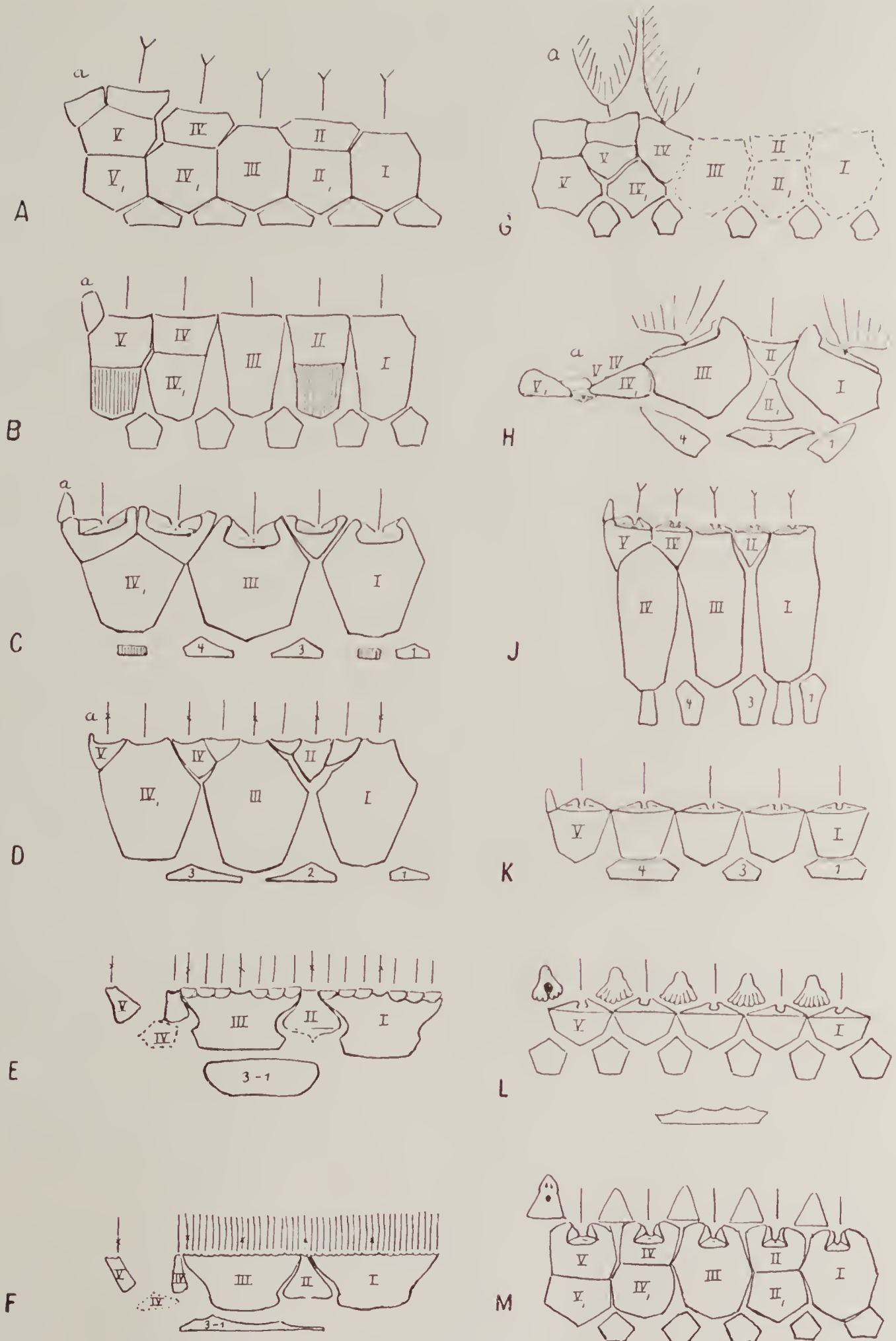


Fig. 28. Diagramme des Kelchbaues der Heterocriniden.

*A Heterocrinus*, *B Pisocrinus* Jugendform, *C Pisocrinus* erwachsen, die Basalia 2 und 5, die später bei *Triacrinus* ausfallen, gestrichelt. *D Calycanthocrinus*, *E Mycocrinus*, *F Catillocrinus*, *G Metabolocrinus*, *H Calceocrinus*, *I Cicerocrinus*, *K Symbathocrinus*, *L Cupressocrinus*, *M Haplocrinus*.

unregelmässig ausgebildet. Es sind das nur ephemere Typen, die durch ganz vereinzelt Formen<sup>1)</sup> repräsentiert sind.

Die nun sich anschliessenden Typen beanspruchen ein wesentlich grösseres Interesse. Als Triacriniden habe ich gelegentlich der Beschreibung paläozoischer Crinoideen Deutschlands (Jena, Gust. Fischer, 1894, p. 44) die Gattungen *Pisocrinus*, *Triacrinus*, *Calycanthocrinus*, *Mycocrinus* und *Catillocrinus* in morphogenetischen Zusammenhang gebracht. Diese Formen (Fig. C—F) sind gegenüber *Heterocrinus* durch stärkere Vergrösserung der Radialia I und III, durch Unterdrückung der Subradialia II und V, sowie dadurch unterschieden, dass ihre Arme ungeteilt sind. Durch die sehr geringe Grösse ihrer ältesten Vertreter (*Pisocrinus*) und die Länge ihrer Armglieder erweisen sie sich als gehemmte Formen, und dass sie von Heterocriniden abstammen, ergibt sich erstens aus der Auffindung einer winzigen Jugendform von 0,75 mm Kelchdicke (Obersilur von Gotland, Orig. Mus. Berlin), deren Kelch (Fig. B) bei ungeteilten Armen die den erwachsenen Triacriniden fehlenden Platten noch genau wie bei *Heterocrinus* zeigt, sowie durch eine Rückschlagsform, die den Kelchbau von *Pisocrinus* mit dem Armbau von Heterocriniden vereinigt (*Ciccrocrinus* Sollas, *Lagarocrinus* Jkl., Fig. J. p. 1100).

Die Gattung *Pisocrinus* erfährt insofern eine metakinetische Umbildung, als von seinen fünf Basalien zwei, nämlich  $b_2$  und  $b_5$ , unterdrückt werden. Die im Devon mit drei Basalien auftretende Form ist als *Triacrinus* bezeichnet, ohne dass sich eine scharfe Abgrenzung gegen die individuelle Variation von *Pisocrinus* durchführen lässt. Von *Triacrinus* geht nun aber ein Seitenzweig aus, in dem die sonst bei Pentacrinoideen absolut konstante Zahl von fünf Armen erheblich vermehrt wird. Dieselbe steigt bei dem unterdevonischen *Calycanthocrinus* (Fig. D) auf neun, bei dem mitteldevonischen *Mycocrinus* (Fig. E) auf 15—18 und bei dem carbonischen *Catillocrinus* (Fig. F) von 34 auf 57 gleichförmige ungeteilte Arme. Von diesen sind in den Figuren D—F die fünf primären besonders bezeichnet. Die Vermehrung der Arme hat hier offenbar den Zweck, die Gesamtlänge der ernährenden Wimperrinnen zu vergrössern, was sonst durch Armgabelung geschieht, die aber hier wohl bei den Vorfahren zu tief unterdrückt war. Da jeder Arm von einer besonderen Kelchplatte

---

1) Die neue Gattung *Metabolocrinus* basiere ich auf ein Exemplar der Petersburger Akademiesammlung aus den Hemicosmitenschichten des baltischen Untersilur vermutlich der Umgegend von Reval. Nur die mit vollen Strichen gezeichneten Kelchelemente sind erhalten, die anderen restauriert. Die Arme sind schief entwickelt, aber sehr reich gegabelt und zwar derart, dass je zwei äussere Hauptstämme einander zahlreiche ungeteilte Nebenäste zuwenden. Von einem Analtubus sind eine Anzahl breite Platten in vertikaler Reihe sichtbar. Die auf das eine Exemplar begründete Species bezeichne ich provisorisch als *Metabolocrinus rossicus*.

getragen wird, so wird durch Einschaltung solcher sekundären Radialien, die nur wenig Raum zur Entfaltung haben, ein Kelchbau hervorgerufen, der an Fremdartigkeit ein Monstrum unter den Pelmatozoen bildet.

Auch in einer anderen Reihe, den *Cupressocriniden*, unterbleibt die Gabelung der fünf Armstämme, dieselben verbreitern sich aber noch mehr, und das embryonale Missverhältnis zwischen Höhe und Dicke wird noch gesteigert (Fig. 28 I.).

Der ungemein kräftige Bau dieser Riffformen mag wohl der Grund sein, dass unter einer starken und gleichmässig pentameren Belastung die fünf Radialien gleichartig ausgebildet und der Kelchbau also wieder reguliert wurde. Das ist deutlich aus dem streng regulären aber immer noch monocyclischen Kelchbau von *Symbathocrinus* (Mitteldevon—Carbon, Fig. K, p. 1100) zu ersehen und wird auch dadurch bestätigt, dass bei dem äusserlich so gut regulierten *Cupressocrinus* innen die Axialkanäle vier- oder dreiteilig sind und darin die frühere Irregularität des Kelchbaues beweisen. Der Armtypus erfährt nun bei *Cupressocrinus*, einem ausgesprochenen Riffotypus, wieder eine ganz überraschende Modifikation, indem die Saumplättchen der Armrinnen zu langen einrollbaren Pinnuloiden auswachsen. In diese traten Seitenzweige der fünf Armrinnen, die dadurch zum Vorteil der Ernährung eine wesentliche Verlängerung erfuhren, und doch der Riffform ein schnelles und festes Zusammenklappen der Arme ermöglichten. Diese Pinnuloide sind zwar auf dieselbe Weise entstanden, wie einst im Cambrium die Pinnulae der Cladocrinoideen, aber bei den Pentacrinoideen waren dieselben prinzipiell verschwunden, *Cupressocrinus* bildet die einzige Ausnahme. Was man z. B. bei *Encrinus* für Pinnulae hielt, sind zweifellos klein gebliebene, primäre Teiläste der Arme, die nur durch heteronomes Auswachsen der Teiläste zu dem äusseren Habitus von Pinnulis heruntergedrückt wurden. Embryologisch lässt sich das z. B. bei *Dadocrinus* im Muschelkalk ganz klar verfolgen. Die Pinnuloide von *Cupressocrinus* sind übrigens auch dadurch als eigenartige Erscheinung gekennzeichnet, dass sie in grosser Zahl beiderseits jedem primär einheitlichem Armgliede ansitzen. Sie sind also offenbar sekundäre Neubildungen, die den Zweck hatten, die kurz gewordenen Armrinnen des ungeteilten Armstammes seitlich zu verlängern.

Bei *Haplocrinus* nun (Fig. 28 M), der schon wegen seiner minimalen Grösse als Embryontypus anzusehen ist, bleiben die Arme noch langgliederiger aber dünner, und der Kelchbau kehrt wieder vollständig, wie auch bei der Fig. 28 B abgebildeten Jugendform von *Pisocrinus*, zu dem unsymmetrischen Kelchbau der Heterocriniden zurück. Um die engen Beziehungen von *Haplocrinus* zu *Cupressocrinus* näher zu beleuchten, habe ich bei deren Diagrammen auch die übereinstimmend gebauten Platten

der Kelchdecke hinzugefügt, von denen das Orale V bei beiden durch eine einfache Afteröffnung und darüber gelegene Poren des Steinkanals ausgezeichnet ist.

Die hier wegen ihrer Komplikation etwas eingehender besprochene Formenreihe der Heterocriniden vereinigt so verschiedenartige Umbildungsprozesse, wie sie in einem so eng geschlossenen Kreise nicht oft zu beobachten sein dürften. In zwei Prozessen, der Vermehrung der Arme über die Fünffzahl bei den Triacriniden und der Erwerbung von Pinnulis bei *Cupressocrinus*, wird der Organisationsrahmen der ganzen Klasse der Pentacrinoideen überschritten. Stellen wir uns also vergleichsweise Gattungen von Wirbeltieren mit mehr als zwei Extremitätenpaaren oder Reptilien mit Kiemen vor. Aber auch die weniger exaltierten Prozesse innerhalb der Heterocriniden sind sehr bemerkenswert, so namentlich die wiederholten Bemühungen, die von den Armen wiedererlangte Symmetrie auch auf den Kelch zu übertragen und andererseits die phylogenetisch zunehmende Fixierung embryonaler Ausbildungsformen der Arme. Dabei zeigen sich überall Rückschläge zu vorhergehenden Formen, wie bei *Haplocrinus* im Kelchbau, bei *Ciceroocrinus* im Armbau zu *Heterocrinus*, und eine getreue embryologische Innehaltung des phylogenetischen Entwicklungsweges, z. B. bei der Jugendform von *Pisocrinus* (Fig. B). Und alle diese Formen und Zustände sind fixierte Gattungen mit massenhaften Individuen und zum Teil mit zahlreichen Arten, also Formen, die ihr volles Anrecht auf morphologische und systematische Berücksichtigung erworben haben. Wollte ich die sogenannten pathologischen individuellen Erscheinungen noch in Betracht ziehen, so würden sich daraus noch weitere Bestätigungen dafür ergeben, dass die neuen Formen trotz neuer Erwerbungen überall von den ererbten Verhältnissen ausgehen und, wenn irgend möglich, immer wieder das alte Rüstzeug zu neuen Leistungen heranziehen.

Als ausgezeichneten Fall einer Metakinese möchte ich auch die Entstehung der Blastoideen aus *Cystoblastus* und damit aus regulären Cystoideen bezeichnen. Diese Umbildung, die ich vor einigen Jahren<sup>1)</sup> erläutere und später, soweit *Cystoblastus* dabei in Betracht kam, in der Stammesgeschichte der Pelmatozoen, Bd. I, p. 222, eingehend besprochen habe, besteht in einer ganzen Anzahl von Teilprozessen, die offenbar durch Korrelation miteinander verbunden waren. Sie bewirkt durch Ausschaltung bestimmter, irregulär gelagerter Platten, durch eine Verlagerung des Afters und eine regulierte Neuordnung der Respirationsporen einen Typus, der in der Regel als besondere Klasse unter den Pelmatozoen aufgefasst wurde und in der That gegenüber den Cystoideen zu

---

1) Ueber die Abstammung der Blastoideen. Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft. Jahrg. 48, Berlin 1896, p. 689.



einer gänzlich neuen Harmonie des Körpers gelangt ist. Auf andere Fälle habe ich in meiner Stammesgeschichte der Pelmatozoen (Bd. I, Berlin 1899) hingewiesen und möchte unter diesen besonders hervorheben die l. c. p. 196 und 197 gegebene Uebersicht über die Umformungen der regulären *Dichoporida*, und hinweisen auf die Umformungen der Caryocriniden sowie auf den tiefgreifenden Umbildungsprozess, den die Diploporiten (p. 323—363) bei ihrer Entstehung aus Dichoporiten erfuhren.

Gegenüber der hier besprochenen Mannigfaltigkeit der Umbildungsprozesse werden alle Belege, die ich aus anderen Abteilungen des Tierreiches heranziehen möchte, mager ausfallen, aber ich will doch wenigstens einige Fälle anderer Art erwähnen, um die allgemeine Bedeutung der geschilderten Prozesse zu begründen.

In der Stammesgeschichte der Echiniden finden sich verschiedene Fälle von Metakinese, so z. B. die Entstehung der irregulären aus regulären Formen, aber ein Fall ist besonders lehrreich, weil er aussergewöhnlich klar liegt. Die Felder zwischen den Ambulacralreihen sind an der Seeigelschale aller lebenden Formen bekanntlich aus je zwei vertikalen Plattenreihen zusammengesetzt, aber dieser einfache und gut regulierte Zustand hat sich erst an der oberen Grenze des Paläozoicum als praktisch ausgebildet. Im Paläozoicum finden sich ausser einer Form mit einer interradialen Plattenreihe (*Bothriocidaris*) zunächst nur Formen mit mehr als 2, sogar bis zu 10 Plattenreihen.

Während die Meloniten und einige andere Formen die Plattenzahl vermehrt haben und im Carbon ausstarben, specialisierten andere die Funktion und Form einzelner Platten als Stachelträger und führten dadurch eine Reduktion der Platten herbei. Immer aber bleibt hierbei deren Anordnung insofern regulär, als sie stets in Vertikalreihen nebeneinander liegen. Nachdem nun schon im Perm die überzähligen Plattenreihen verschwunden sind, erscheint nach langer Zeit, nämlich in der oberen Trias (unterer Keuper), von St. Cassian eine winzige Form, die wiederum mehr als zwei interradiale Platten nebeneinander zeigt, die Gattung *Tiarechinus*, deren Bau von M. Neumayr<sup>1)</sup> dahin klargestellt wurde, dass mehrere grosse Stachelplatten in unregelmässiger Weise das Interradialfeld füllen. Eine derartige Form hat es nun unter den sogenannten Palechiniden niemals gegeben, es kann sich also hierbei nicht um eine einfache atavistische Epistase handeln, sondern es muss bei der Tendenz einer solchen eine Metakinese hinzugetreten sein.

Nachdem Kowalevski in der Ontogenie der Tunicaten eine Chorda nachgewiesen hat, und v. Kupffer die entwicklungs-

---

1) M. Neumayr, Die Stämme des Tierreiches. I. Wirbellose Tiere. Wien und Prag 1889, p. 366, Fig. 84.

geschichtlichen Daten einer eingehenden Nachprüfung unterzogen, die die Berechtigung von Kowalevski's Beurteilung der Tunicaten durchaus bestätigten, kann man doch an der verwandtschaftlichen Beziehung der Tunicaten mit den Vertebraten nicht mehr zweifeln. Da nun aber eine Abstammung der Wirbeltiere von Tunicaten völlig ausgeschlossen erscheint, letztere vielmehr in den wesentlichen Punkten nur rückgebildete Wirbeltiere sein können, so kann die Aberranz ihrer sonstigen Organisation nur durch eine tiefgreifende Metakinese entstanden sein.

In geringerem Masse gilt das wohl auch von *Amphioxus*, der allein schon durch die seitliche Lage seiner Mundöffnung eine starke Abkehr vom Organisationstypus der Wirbeltiere bekundet.

Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass die *Gigantostraca* (Limuliden, Eurypteren), Scorpioniden, Arachnoideen und vielleicht auch die Hexapoden von trilobitenartigen Arthropoden in der Weise ihren Ausgang nahmen, dass die Anlage eigentlicher Thoracalsegmente unterblieb, wie diese ja schon innerhalb der Trilobiten bei *Agnostus* auf 2 reduziert waren. Wenn diese Auffassung, für die sich auch nach Patten Belege in der Ontogenie von *Limulus* finden, richtig ist, dann müssten bei den letzt genannten Abteilungen die letzten Fusspaare des Kopfes, dessen Segmentzahl wohl ursprünglich 7 oder 8 beträgt, nachträglich wieder zur Bewegung herangezogen sein, der bei den Crustaceen nur das letzte Maxillipedenfusspaar des Kopfes adaptiert blieb, während alle übrigen bereits zur Ernährung und zur Bildung von Sinnesorganen herangezogen waren.

Viel auffälligere Umgestaltungen erfuhr aber der Crustaceenkörper bei den Lepadiden und Balaniden, wo offenbar epistatische, metakinetische und neu einsetzende orthogenetische Prozesse bei der Umformung zusammenwirkten. Bei parasitisch lebenden Crustaceen und Würmern bedingt natürlich die Anpassung an die eigenartige Lebensweise noch viel durchgreifendere Umgestaltungen, die in gleicher Weise zu erklären sein dürften, und grösstenteils wohl in diesem Sinne gedeutet werden.

Auch in der Phylogenie der Mollusken dürften die Sonderungen der Klassen unter weitgehenden Umgestaltungen vor sich gegangen sein, aber die historischen Nachweise für solche waren bisher nicht zu erbringen. Die Cephalopoden, die Pteropoden, die Chitonen, die Dentalien, die übrigen Gastropoden, die Heteropoden, die Bivalven stehen sich alle ohne Uebergänge gegenüber; und so geht es wohl in den meisten Abteilungen des Tier- und Pflanzenreiches.

Ich glaube, dass weitere hierauf gerichtete Forschungen den Nachweis erbringen werden, dass die Wirbeltiere, die in so vielen Erscheinungen an die Arthropoden erinnern, auch wirklich durch einen Uebergang vom Wasser zum Land aus diesen hervorge-

gangen sind. Den schwierigsten Punkt bildet dabei bekanntlich die Umkehrung des Körpers und die Verlagerung des Mundes. Vergegenwärtigt man sich aber die Anreicherung von Ganglien im Schlundring der Arthropoden, so wird durch diese eine Zuznürung des Arthropodenmundes, der in der Epi- und Hypophyse des Wirbeltierschädels seine unverkennbaren Spuren zurückliess, denkbar, — allerdings nur dann, wenn wir diesen Uebergang in frühe Jugendstadien verlegen und die Thatsache heranziehen, dass bis zum Durchbruch des definitiven Mundes ontogenetisch der terminale Urmund weiterfunktionieren konnte. Ferner dürften zu dem grossen Stamm der Episomatiden<sup>1)</sup> nicht nur die Würmer, Arthropoden und Wirbeltiere als stufenweise aufsteigende, sondern auch die Echinodermen und Mollusken als metamorphosierte und zunächst stark degenerierte Typen gehören, und mancher isolierte Typus, der unter den bisherigen Anschauungen keine Ruhe im System finden konnte, wird vielleicht bald unter Zuhilfenahme der Metakinese einen gesicherten Platz erhalten.

### **Erklärung und Verbreitung der Metakinese.**

Der entwicklungsgeschichtliche Zusammenhang der besprochenen Formenreihen sowohl wie die Deutung, die den Erscheinungen gegeben wurden, werden selbstverständlich auf schwere Bedenken stossen. Was die Formenreihen selbst betrifft, so sind sie auf Jahrzehnte eifrigen Studiums, namentlich an Pelmatozoen und an Wirbeltieren basiert. Dass ich diese Untersuchungen noch nicht in extenso veröffentlichen konnte, wird hoffentlich nicht mir zum Vorwurf gemacht werden. Die aktuelle Schärfe von Meinungsdivergenzen wird auch vielleicht an Einzelheiten obiger Stammbäume scharfe Kritik üben, aber im ganzen glaube ich doch, dass der genetische Zusammenhang der besprochenen Formen auch von den beteiligten Fachkreisen nicht bestritten werden wird.

Wesentlich schärferen Widerspruch erwarte ich bezüglich der Möglichkeit metakinetischer Prozesse allerdings mehr von zoologischer als von botanischer Seite. Auf letzterem Gebiete scheint die Beobachtung und die Beurteilung biogenetischer Vorgänge bei der grösseren Einfachheit der pflanzlichen Organisation günstiger zu liegen als im Tierreich. Wenigstens sind hier in neuerer Zeit verschiedene Forscher — ich nenne an dieser Stelle nur die Namen von Korschinsky und de Vries — zu der Ueberzeugung gelangt, dass neben den kleinen Aenderungen, die zur allmählichen Sonderung von Arten führen, auch stärkere sprungweise Umformungen vorkommen.

---

1) Ueber die Stammformen der Wirbeltiere. (Sitz.-Ber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde. Berlin 1896, p. 116.)

Korschinsky<sup>1)</sup> hat diese Erscheinungen unter dem Namen Heterogenesis, de Vries<sup>2)</sup> unter dem Namen Mutation zusammengefasst, und es lag für mich nahe, unter Anlehnung an diese Begriffe auch deren Bezeichnung für die oben erläuterten Vorgänge zu übernehmen. Dass das nicht geschah, hatte in Kürze folgende Gründe. Der Name Heterogenesis Korschinsky's wäre an sich eine passende Bezeichnung für eine plötzliche Neugestaltung einzelner Individuen gegenüber der normalen Ausbildung der übrigen, aber der Name Heterogenesis ist bereits in der Zoologie in ganz anderem Sinne, nämlich zur Bezeichnung der Thatsache verwendet worden, dass innerhalb einer Art, z. B. bei Bienen und Ameisen, verschieden ausgebildete Individuen (Arbeiter, Drohnen, Soldaten etc.) vorkommen. Ueber die Entstehung dieser Differenzierung, die ich mir ohne Selektion als glänzende Belege einer unmittelbaren Reaktion der Form auf Funktionen erkläre und auf einen beispiellosen sozialen Zwang zurückführe, liess sich dieser Begriff der Heterogenese nicht aus, während Korschinsky bei seiner Heterogenesis gerade darauf den Schwerpunkt legte.

Aehnliche Schwierigkeiten stehen dem Gebrauch des Namens Mutation von de Vries entgegen, da diese Bezeichnung in der Paläontologie schon lange für die allmählichen Aenderungen im Gebrauch ist, die sich auf dem Wege der individuellen Variation im Laufe der Zeit herausstellten.

Auch begrifflich gehen die Prozesse, die ich als Metakinese bezeichnet habe, weit hinaus über die Heterogenesis Korschinsky's und die Mutation de Vries. Denn bei diesen letzteren handelt es sich um unerhebliche Abänderungen, denen ein physiologischer Nutzen abgesprochen wird, während ich der Metakinese auch wesentliche, die Korrelation der Teile stark beeinflussende und daher physiologisch sehr wichtige Umformungen zu Grunde lege.

Es ist das Verdienst von Wilhelm Roux<sup>3)</sup>, auf die internen Entwicklungsvorgänge im Organismus hingewiesen und im besonderen die hohe Bedeutung von Ernährungs- und Funktionsdifferenzen auf das Wachstum der Teile betont zu haben. Belege für die natürliche Zuchtwahl kann ich darin freilich nicht erblicken, aber den Nachweis, dass der Organismus bei seinem Wachstum und der Umgestaltung seiner Organe eine ausgiebige Selbständigkeit besitzt, scheint mir Roux einwandfrei erbracht zu haben. Wenn nun alle — auch die kleinsten — Teile beim

---

1) S. Korschinsky, Heterogenesis und Evolution. Naturwiss. Wochenschrift 1899, p. 273.

2) Hugo de Vries, Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich. Leipzig, August 1901.

3) W. Roux, Der Kampf der Teile im Organismus, ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre. Leipzig 1881.

Wachstum des Körpers eine Art Wettlauf veranstalten und sich funktionell und körperlich vor einander vordrängen, dann muss damit auch die Möglichkeit geboten sein, dass ein Individuum sich seinen körperlichen Haushalt anders einrichtet, als es seine Vorfahren thaten. (Vergl. auch p. 1073 das Gesagte.)

Die Auffassung, dass sich aus dem Ei nur der bestimmte elterliche Typus entwickeln könne, hat durch verschiedene Beobachtungen Einschränkungen erfahren. Man weiss aus der Pathologie der Menschen und aus zahlreichen Beobachtungen von Regenerationserscheinungen, dass Zellenlagen zu Geweben und Organen auswachsen können, von denen sie vorher nur bestimmte Teile bildeten. Die Transplantationen, neuere Versuche an *Hydra* und an anderen Tieren und Pflanzen, namentlich embryopathische Experimente lehren, dass Gewebe sogar durch Lageverschiebungen Funktionen übernehmen können, die ihnen ihrer ursprünglichen Bestimmung nach durchaus fernlagen. Diese Erscheinungen beweisen, dass den Teilen des Organismus eine bedeutende Bildungsplastizität zukommt, die durch innere oder äussere Umstände nur angeregt zu werden braucht, um neue Bildungsprozesse einzuleiten. Diese Plastizität muss mit zunehmender gewerblicher Differenzierung abnehmen und also in frühen Entwicklungsphasen einen grösseren Spielraum eröffnen.

Es wird dabei meist unterschätzt, dass sich im Wechsel der Erdgeschichte die Grenzen von Wasser und Land ruhelos und nicht immer langsam verschoben haben, und dass dadurch die vegetativen und oft auch die animalen Organe in wesentlich neue Funktionsbedingungen gerieten. Formen der Gezeitenzone, die immer mit der Uferlinie ihren Standort unter gleichen Bedingungen verschieben konnten, Uferfische wie Dipnoer, sind noch die konservativsten Typen, aber Formen, die mit ihrer ganzen Organisation an bestimmte Tiefen des Meeres oder an bestimmte klimatische, terrestrische oder trophische Verhältnisse des Landes gebunden sind, mussten sich unablässig neuen Verhältnissen anpassen und neue Leistungen übernehmen.

Alle solche Umgestaltungen kann aber der fertige Organismus nicht leisten, der geht unrettbar zu Grunde, wenn er aus seinen Lebensbedingungen herausgerissen wird und seiner bisherigen Ernährungsmittel beraubt ist. Die Eier aber besitzen eine viel grössere Widerstandskraft; der zeitweise Verzicht auf externe Funktionen macht dieselben von den umgebenden Verhältnissen ziemlich unabhängig. Ihre Verkapselung schützt sie sogar in wesentlich anderem Medium vor Vertrocknung oder vor Erstickung. Geringe Temperaturdifferenzen können eine wesentliche Verzögerung ihrer Differenzierung bewirken und ihnen dadurch über eine zeitweilige starke Ungunst der umgebenden Verhältnisse hinweghelfen.

Während solcher Störungen der Ontogenie wachsen oder ruhen aber die Teile nicht gleichmässig. Diejenigen Organe, die unter normalen Verhältnissen früh zu bedeutender Leistung berufen waren, mussten von der Verzögerung stärker betroffen werden als andere, die sich allmählicher ausbilden sollten. Animale Organe geraten dadurch leichter in neue Form- und Korrelationsverhältnisse, während vegetative leichter auf niederer Stufe zurückbleiben. So liegen von Crinoideen kleine Formen mit schwach entwickelten Armen vor, bei denen das normale Auswachsen des Darmtractus unterblieb und der After infolgedessen nicht in der Kelchdecke, sondern in der Seitenwand des Kelches ausmündet (*Gastrocoma antiqua* aus dem devonischen Riffkalk der Eifel).

Solche Unregelmässigkeiten im Wachstum der Teile können eine tiefgreifende Störung des gesamten Aufbaues herbeiführen. Dafür bietet die Stammesgeschichte der Cystoideen reiche Belege. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese ganze Klasse solchen Umständen ihre Entstehung verdankt. Bekanntlich sind die sessilen Pelmatozoen im Jugendstadium frei und schwärmen tagelang umher. Es ist experimentell nachgewiesen, dass diese Larvendauer nicht unerheblich verlängert werden kann. Bei den Cystoideen trifft nun eine ganze Anzahl von Erscheinungen zusammen, die durch eine derartige Verzögerung ihrer Larvenentwicklung eine befriedigende Erklärung finden<sup>1)</sup>, vor allem die schwache und oft embryonale Entwicklung des Stieles, der embryonale Zustand ihrer Armentfaltung (bezw. Finger), deren fast regellose Verschiebungen auf dem Kelch, auf dem sie offenbar das frühere korrelierte Stützverhältnis verloren haben, ferner die Kürze des Darmes, die sich nicht nur in der Seitenlage des Afters, sondern auch darin zeigen kann, dass die Darmschleife gar nicht mehr bis zum normalen Analinterradius reicht, sondern um 1—2 Interradialfelder vorher endet, schliesslich auch die dauernde Erhaltung der Respirationsthätigkeit in der ganzen Körperwand, die zur Bildung der bekannten Cystoideenporen führt. Das alles wäre verständlich durch eine grössere Verschleppung von Cladocrinoideenlarven und wird durch das geologische Alter und die Verbreitung der betreffenden Typen allem Anschein nach bestätigt. Auch darin darf man wohl eine Bestätigung dieser Auffassungen erblicken, dass diejenigen Cystoideen, innerhalb deren Phylogenie der After wieder nach der Kelchdecke verschoben wurde, nämlich die Caryocrinoideen (vergl. Fig. 14, p. 1071) und die Blastoideen die einzigen Nachkommen der Cystoideen sind, in denen der Körper schliesslich wieder zu einer höheren Gesamtentwicklung gelangt ist.

Wenn wir einen Typus als eine Summe von Qualitäten auffassen, so beruht die Entstehung neuer Formen fast niemals auf

---

1) Stammesgeschichte der Pelmatozoen I, p. 166.

einer einfachen Addition neuer Qualitäten, wie es nach der Selektionstheorie zu erwarten wäre, sondern gleichzeitig auf einer Subtraktion anderer Qualitäten, die die Vorfahren bereits besaßen. Darin liegt auch ein wesentlicher Unterschied der höheren systematischen Kategorien gegenüber der Art, dass sie einem durchgreifenden Verjüngungsprozess ihr Dasein verdanken, während die Artbildung auf eine Summierung bestehender Qualitäten hinausläuft.

Als Anfang jeder höheren organischen Einheit von der Gattung bis zum Stamme sucht man in der Regel nach einer Stammform, die in ihrer gesamten Anatomie niedriger steht als die niedersten Mitglieder des Stammes. So hat Götte den Ausgangspunkt der Wirbeltiere bei den Rotatorien gesucht, und das entspricht prinzipiell den herrschenden Anschauungen. Aber solche durch keine historischen Daten belegbaren Hypothesen sind nicht nötig, wenn wir den Organismen, namentlich in ihrer Ontogenie, eine gewisse Selbstgestaltung zuerkennen und die Thatsachen tiefgreifender Metakinese als allgemein gültig oder wenigstens möglich anerkennen. Dann kann am Anfang jeder stammesgeschichtlichen Einheit ein wesentlich höher organisierter Typus stehen, und für dessen Ermittlung wird neben morphologischen vor allem das biologische Moment aufzusuchen sein, was seine Umformung bewirkte.

### **Allgemeine Ergebnisse.**

Wenn ich bei dem meist hypothetischen Charakter der vorliegenden Studie überhaupt von Ergebnissen reden darf, so werden diejenigen zunächst als die wichtigsten erscheinen, die sich von den bisherigen Anschauungen am weitesten entfernen.

1. Dass neben allmählichen Veränderungen sprungweise Umbildungen eintreten, durch die Formen plötzlich, d. h. auf dem Wege der individuellen Variation innerhalb einer oder weniger Generationen tiefgreifende Umgestaltungen erfahren, entfernt sich zwar weit von den landläufigen Ansichten und namentlich den Prinzipien einer natürlichen Auslese, findet aber einen Stützpunkt in den Untersuchungen, die Korschinsky und de Vries auf botanischem Gebiet anstellten. Wenn ich deren morphologische Bedeutung mit historisch-paläontologischen Thatsachen belegen und dadurch erweitern konnte, so glaube ich doch andererseits einen tiefgehenden Unterschied der „Mutationen“, wie de Vries solche stärkeren Anschläge nannte, von der individuellen Variation nicht finden zu können. Die Mutation unterscheidet sich meines Erachtens nur dann von der Variation im engeren Sinne von de Vries, wenn die formalen Ergebnisse dieser letzteren nicht durch Kreuzung nachträglich

wieder unterdrückt werden; das aber kann und wird unter natürlichen Verhältnissen sehr häufig der Fall sein. Individuelle Variation bleibt jede formale Auslösung einer individuellen physiologischen Spannung, mag diese nun bedeutend oder unbedeutend sein. Stärkere Ausschläge der Variation aber können neue Korrelationsverhältnisse notwendig und dadurch thatsächlich individuell durchführbar und vererbbar machen. Das aber wird nicht allein durch die Intensität eines partiellen Ausschlages, sondern durch eine von Nebenumständen abhängige neue Konstellation der Teile ermöglicht, die ich als Metakinese bezeichnete. Meine Auffassung der individuellen Variationsbreite glaube ich durch folgendes Schema veranschaulichen zu können.

Die sogenannte normale Variationsbreite, die in dem Korrelationsverhältnis der Teile ihre morphologische Grundlage und in der gegenseitigen Kreuzung ihren Ausgleich und ihre Begrenzung findet.

Vorspringende Abweichungen, die die morphogenetisch gefestigten Korrelationsgrenzen überschreiten, aber sich dem Ganzen nicht harmonisch einfügen vermögen und daher als Anomalien oder pathologische Aberranzen im Strome der Art untergehen.

Vorgesprungene Abweichungen, die die Herstellung eines neuen Korrelationsverhältnisses veranlassen und zur Entstehung einer neuen „Form“ führen, die sich sehr verschieden weit von dem Ausgangstypus entfernen kann.

2. Eine wesentliche Abweichung von allen diesbezüglichen Anschauungen dürfte in der Scheidung erblickt werden, die ich zwischen der Artbildung und der Bildung von morphologischen Formen durchzuführen suchte. Bisher hat man die systematischen Kategorien in eine Reihe geordnet (Art, Gattung, Familie, Ordnung, Klasse) und jede derselben in dieser Reihenfolge als Durchgangsstadium für die Entstehung höherer betrachtet. Damit wurde die Artbildung zum Ausgangspunkt jeder phylogenetischen Divergenz als erste Etappe, mit der jede Umbildung beginnen musste. Diese Annahme, die in der Universalität der Artbildung ihre Grundlage und in der Selektionslehre ihre Stütze gefunden hat, suchte ich durch den Hinweis darauf zu entkräften, dass die Artbildung eine Folge des Kreuzungsausgleiches sei und dass die spezifischen Charaktere, die sich dabei summieren, im allgemeinen in der Summierungsrichtung nicht zu denjenigen morphologischen Kennzeichen führen, die wir für die Begründung höherer systematischer Einheiten als unerlässlich ansehen. Indem ich an einzelnen Beispielen (p. 1062, 1069, 1072) zeigte, dass die Artbildung ganz unabhängig von morphologischen Differenzierungsprozessen erfolgen und innerhalb jeder Gattung durchaus selbständige Wege einschlagen kann, hoffe ich für die Beurteilung morphologischer Prozesse und Umgestaltungen freieres Feld geschaffen zu haben.

3. Das dritte und vielleicht wesentlichste Novum in der Beurteilung morphologischer Umgestaltungen ergibt sich wohl daraus, dass ich diese Aenderungen nicht durch die Summierung der Qualitäten fertiger Formen entstehen lasse, sondern aus Jugend-



zuständen ableite. Um das zu erläutern, ging ich von einer Betrachtung der Ontogenie im allgemeinen aus (p. 1059) und suchte einerseits auf physiologischem Wege (p. 1088) die Möglichkeit solcher Umformungen aus der grösseren Plasticität indifferenten Gewebe, sowie aus Experimenten herzuleiten und an der Hand von historischen Fällen tiefgreifender Hemmung ontogenetischer Ausbildung zu begründen (p. 1081—87).

Die Ontogenie wird dadurch zu einem sehr bedeutenden Faktor in der Phylogenie; denn die Rekreation, die die ererbte Stammform in jedem Individuum erfährt, verschafft diesem die Möglichkeit, sich neuen Verhältnissen zu accommodieren und begründet damit das Wesen der Anpassung. Diese Rekreation, unter der die Entstehung jeder neuen Form vor sich ging, erklärt, dass nahezu jeder Typus in einigen Punkten hoch spezialisiert erscheint, in anderen aber oft auf niedriger Stufe zurückbleibt, so dass er darin primitiver erscheint als seine Vorfahren.

Die Konstanz einer Form ist nicht nur abhängig von der Gleichheit ihrer Funktionen, sondern wird auch garantiert durch die Korrelation ihrer Teile. Jeder derselben ist in seiner Ernährung, seinem Wachstum und seinen Funktionen abhängig von benachbarten Teilen, von Zentralorganen und der Gesamtfunktion des Organismus. Wie ein Staat seine Bürger zunächst dadurch in Zucht und Ordnung hält, dass jeder Bethätigung selbständiger Regungen die nächsten Nachbarn oder die betreffende Kommune im Wege stehen und er selbst nur im Falle stärkerer Excesse eingreift, so treten auch im Organismus jeder Aenderungstendenz der Teile nachbarliche Interessen in den Weg.

Jede Aenderung muss also nicht nur im einzelnen Teile gemäss seiner Funktion durchgeführt werden, sondern auch so zu sagen die Sanktion des Ganzen erhalten. Diese wird natürlich um so eher eintreten, je wichtiger, je vitaler das betreffende Organ oder die betreffende Aenderung für den Organismus ist.

In botanischen Kreisen unterscheidet man gern morphologische und Anpassungscharaktere und versteht unter ersteren phyletisch übernommene, im Typus fest wurzelnde Eigenschaften und unter Anpassungscharakteren solche, die ein Typus eben als besondere Eigentümlichkeit hinzu erworben hat. Aber zwischen beiden Arten von Charakteren scheint mir nur ein zeitlicher und gradueller Unterschied vorzuliegen, denn jede morphologische Eigentümlichkeit muss einmal durch Anpassung erworben sein.

Die Funktion der Teile kann eine Steigerung oder eine Abschwächung in phylogenetischer Hinsicht, d. h. gegenüber den entsprechenden Funktionen der Vorfahren, zeigen. Eine an Energie zunehmende Funktionsbethätigung nenne ich energetisch, eine an Energie abnehmende katergetisch. Erstere

führen durch Funktionsteigerung zu einem stärkeren Stoffumsatz, dadurch zu der Möglichkeit einer rationelleren Verteilung und Anlage des zugeführten Ersatzmaterials und somit zu einer materiellen Verbesserung der Organe. Katergie dagegen bedingt schwächeren Stoffumsatz, dadurch eine geringere Heranziehung von Ersatzmaterial und somit allmählich bei abnehmender Leistungskraft eine schwächere Ausbildung der Organe und ihrer Teile.

Ihren morphologischen Ausdruck werden diese funktionellen Tendenzen auf verschiedene Weise finden können, sei es, dass die Teile eines Organes sich gleichmässig stärken, wie das Muskel- und Knochensystem eine allgemeine Kräftigung oder, wie zum Beispiel bei allen Haustieren gegenüber ihren wilden Verwandten, eine konstitutionelle Abschwächung erfährt, oder dass z. B. bei Bivalven die Intensität der Schalenbildung, bei Vögeln eine Verbesserung der Federn, bei Raubtieren eine Vergrösserung der Zähne eintritt. Man könnte für energetische Erscheinungen dieser Art die Benennung funktionelle Spezialisierung anwenden und diesen gegenüberstellen eine funktionelle Differenzierung, bei der von gleichwertigen und gleichförmigen Kooperanten ein Teil zu höheren Leistungen bestimmt und geformt wird, die übrigen aber auf indifferenter Stufe beharren, oder wie dies wohl meist der Fall sein wird, auf epistatischem Wege reduziert werden. Diese funktionelle Differenzierung ist sicher von ausserordentlich grosser Bedeutung für die Umbildung von Organen und damit für die Entstehung neuer Formenkreise.

Katergetische Leistungen dürften nur selten zu einer Differenzierung führen, in der Art, dass nur einige Kooperanten in voller Funktion bleiben, andere reduziert werden. Das trifft allerdings wohl auf die Reduktion der Einzelaugen in zusammengesetzten Augen von Arthropoden zu, aber so selbständig sind auch selten funktionell verbundene Komponenten, und in der Regel dürfte Katergie zu einer allmählichen Entartung des ganzen Gewebes der Organe führen, zumal solche Reduktionsprozesse meist auf äussere Einwirkungen zurückzuführen sind, durch die ein Organ als Ganzes in Katergie verfällt. Auch darin dokumentiert sich das Abnorme katergetischer Prozesse.

Dem physiologischen Resultat nach kann man zweierlei Aenderungsformen unterscheiden. Einerseits solche, bei denen der Mechanismus, d. h. das Zusammenwirken der Teile eine Abänderung erfahren hat, und die ich danach als mechanische Umformungen bezeichnen möchte, und andererseits solche, die den Mechanismus des Körpers oder seiner Organe nicht wesentlich berühren, sondern nur in physiologisch nebensächlichen Punkten zum Ausdruck kommen. Für diese schlage ich die Bezeichnung *accidentielle Veränderungen* vor. Veränderungen der ersteren Art berühren den morphologischen Charakter und Typus,

der sich in den systematischen Definitionen höherer Einheiten abspielt, Veränderungen der zweiten Art liegen namentlich den Artbildungen als spezifische Charaktere zu Grunde.

Neben den in bestimmter Form ausgeprägten und systematisch fassbaren Aenderungen schreiten die unmerklichen orthogenetischen Prozesse einher, die erst dann einen greifbaren Ausdruck erhalten, wenn sie auf korrelativem Wege plötzliche Schiebungen der Teile verursachen. Die Vervollkommnung des Pferdetypos schreitet unmerklich fort, aber einen morphologischen oder einen spezifischen Wert wird man diesen Aenderungen nicht beimessen, wenn z. B. die bei *Hipparion* noch vortretenden Seitenzehen zu unwesentlichen, äusserlich nicht mehr fühlbaren Sehnenverknöcherungen reduziert und mit der Anlage der Hauptzehe verwachsen sind.

In biologischer Hinsicht bedeutet jeder Einzelprozess der Teile eine Anpassung an deren Bedürfnisse und also im Einzelfall stets einen gewissen Fortschritt, aber dadurch, dass die Teile zu einem physiologischen Ganzen vereinigt sind, wird der Nutzen, den das Ganze daraus zieht, zum Kriterium des Vor- oder Rückschrittes gemacht.

Nach dem morphologischen Gesamteffekt kann man Umbildungen unterscheiden, bei denen der Gesamtorganismus physiologisch steigt und solche, bei denen er von seiner physiologischen Gesamthöhe heruntersinkt. Erstere möchte ich als anagenetische, letztere als katagenetische Umbildungen bezeichnen. Erstere stellen den normalen Entwicklungsprozess, letztere Degenerations-Erscheinungen dar. Normal ist der erstere Prozess zu nennen, weil sich im allgemeinen eine Steigerung in der Organisationshöhe der organischen Welt ergeben hat, und eine ausgiebige Funktion der Organe durch die Härte des Kampfes ums Dasein bedingt ist. Verbreitet ist die Katagenese aber überall, indem einzelne Vertreter fast aller Abteilungen den gelegentlichen Vorteil einer besonders bequemen Ernährungsart ausnützen (Parasitismus im weitesten Sinne).

Der Grad der Entfernung neuer Typen von ihrer Stammform scheint mir einerseits bestimmt durch die Grösse der funktionellen Störung und andererseits durch die mit dem Alter abnehmende Plastizität des gestörten Organismus, also im gewissen Sinne von der Jugend desselben. Je grösser der äussere Eingriff in den bisherigen Gang der Funktionen ist, und je jünger und bildungsfähiger ein Organismus ist, um so durchgreifender kann die Umbildung, um so weiter die Entfernung vom elterlichen Organismus werden.

Die phyletische Zerlegung der Stämme ist naturgemäss nicht nach einem Schema zu beurteilen, sondern hat sich in grösster Mannigfaltigkeit abgespielt. Immerhin treten einige Erscheinungen in allgemeiner Bedeutung hervor.

Als erstes Stadium der Umbildung eines Typus erscheint in der Regel ein Formenkreis, der arm an Arten ist und kleine

Individuen aufweist, der aber ausgezeichnet ist durch grosse Mannigfaltigkeit und Unsicherheit in wichtigen Charakteren.

Die grössten Divergenzen treten so in der Jugendzeit eines Stammes auf und sind für dieses Stadium geradezu charakteristisch.

Aus vielen Versuchen erhalten sich dann die Formen, die zu harmonischer Korrelation ihrer Teile gelangten. Auf gegebener Basis sind aber meist nur wenige Pläne durchführbar, deshalb sind die grossen Gruppen gegenüber den ersten Versuchsformen meist arm an Zahl.

Dadurch stehen sich in der Regel eine Hauptreihe mit orthogenetischer Entwicklung und eine oder einige Nebenreihen verschiedenen Wertes gegenüber. Die ersten Versuchsformen eines Typus laufen soweit auseinander und weisen meist neben der ausgeprägten Tendenz des Typus noch so fremdartige, atavistische Charaktere auf, dass sie sich als eine Abteilung für sich von dem Ganzen abheben. Auch das Absterben schafft oft morphologische Anomalien, die gelegentlich weit aus dem Rahmen der sonstigen Entwicklung herausfallen; denn es scheint, dass am Ende phyletischer Lebenskraft die Korrelation der Teile so gelockert ist, dass Organisationsverhältnisse aufgegeben werden, die vorher für die ganze Abteilung in erster Linie typisch waren.

Die primitivsten, zuerst gebildeten Typen eines neuen Formenkreises sind in der Regel sehr langlebig, wie z. B. die Linguliden unter den Brachiopoden, die Orthoceren unter den Cephalopoden, die Pleurotomarien unter den Gastropoden, die Chimaeren unter den Plagiostomen, die Dipnoer unter den Teleostomen, die Sphenodonten unter den Reptilien. Demgegenüber scheinen die jüngsten Triebe eines Stammes nur eine kurze Dauer zu haben.

Die Anregung zur verschiedenen Gestaltung der Formen und damit zur Aenderung gegenüber ihren Vorfahren kann ausgehen:

I. vom Individuum, dessen Teile sich direkt einer Funktion durch stetige Uebung im Stoffwechsel mehr und mehr anpassen. Diese Anpassung kann eine direkte seitens der Teile sein, die die Funktion ausüben, oder eine indirekte seitens der Teile, die auf korrelativem Wege dadurch beeinflusst und auch ihrerseits zu Aenderungen gedrängt werden;

II. von der Umgebung, welche entweder direkt durch Aenderung der Ernährungs- und Wachstumsmittel den Organismus zu einer neuen, von der ererbten Form abweichenden Bauart zwingt oder indirekt Reize auf den Organismus hervorruft, denen dieser durch Aenderung seiner Funktionen Rechnung trägt.

Man darf dabei nicht unterschätzen, dass die Oberfläche der Erde sich niemals in Ruhe befunden hat, dass sich unausgesetzt die Grenzen von Wasser und Land verschoben, dass sich durch Gebirgsbildungen, vulkanische Erscheinungen grossen Stiles die

Lebensbedingungen für die Organismen oft und häufig plötzlich änderten. Dadurch wird das an sich schon reiche Gebiet innerer Fort- und Umbildungstendenzen um eine unerschöpfliche Fülle von Anregungen zu Aenderungen bereichert.

---

Die Deutung, welche den hier besprochenen Erscheinungen gegeben wurde, dürfte in mehrfacher Hinsicht Befremden erregen und ist vor allem unvereinbar mit der bisherigen Beurteilung der Lebensthätigkeit der Organismen. Die Organismen sind uns fast in jeder Beziehung noch starre Formen. In der Systematik erscheint das berechtigt, denn wie ihr tote Formen zur Bestimmung vorliegen, so bedingt auch die sondernde Ordnung des Systems eine vorwiegende Bewertung rein formaler Kennzeichen. Indess schon hier wird ein Wandel notwendig sein, denn in dem Masse, wie man die fossilen Formen den Abteilungen der lebenden einreihet, muss man mit dem historischen Werdegang der Eigenschaften rechnen und gelegentlich zu- und abnehmende Anlagen an Stelle fester Formzustände in die Diagnosen aufnehmen, sowie epistatische und metakinetische Zustände von Unterabteilungen, wie pathologische Erscheinungen des Individuums, als Prozesse *sui generis* im Systeme berücksichtigen.

Das allgemeine morphologische Studium der Formen sollte kein so exklusiv formales sein und so häufig vor der physiologisch-biologischen Beurteilung Halt machen, wie dies bisher in der Regel der Fall war. Was kennen wir denn von einem Organismus, dessen Gestalts- oder Gewebsformen wir äusserlich erfasst haben? Der Sinn derselben bleibt uns doch vollkommen verschlossen, solange wir den biologischen Wert der Organe nicht verstanden haben. Als ob wir das Wesen der verschiedenen Automobilsysteme verstanden hätten, wenn uns in einer Ausstellung solcher Maschinen die äussere Form, die Verteilung der Sitze und Räder, die Gewebsform der Gummiräder, Herkunft, Geschwindigkeit und Preis der Maschine von einem unkundigen Führer erläutert wurden. Das ist doch kein Verständnis eines Organismus. Die an sich ja unvermeidliche Teilung der Fachwissenschaften hat hier das Zusammengehörige in einer Weise zerrissen, dass das Verständnis der Organismen fast auf allen beteiligten Gebieten behindert und zum Teil geradezu gelähmt wird. Indem das Studium des Menschen — das günstigste Objekt für physiologisches Verständnis — und mit ihm die ganze vergleichende Anatomie der Medizin und damit grösstenteils der Verfolgung praktischer Aufgaben zugewiesen wird, die Zoologie und Paläontologie in der Regel ganz selbständig nebeneinander hergehen und von der Physiologie scharf getrennt bleiben, bleibt allen deskriptiven Naturwissenschaften der Organismus eine starre Form, mögen sich auch in der Embryologie und Paläontologie wech-

selnde Bilder eng aneinander reihen und zu stammesgeschichtlicher Forschung einladen. Sie bleiben so lange leblose Erscheinungen, bis man die Organismen in Funktion beobachtet oder wenigstens den Versuch unternimmt, sich die Funktionen nach den Organen vorzustellen. Dann erst kann die Form und der Sinn ihrer Aenderungen verständlich werden.

Von der extrem formalen Beurteilung ist auch die Descendenzlehre ungünstig beeinflusst. Die ganze Selektionstheorie ist nur scheinbar auf physiologischer Grundlage aufgebaut, in Wahrheit müssen extreme Selektionisten, wie dies auch E. Weismann gethan hat, jede Einwirkung der individuellen Lebenskraft auf die Differenzierung der Formen bestreiten, um dem Selektionsprinzip eine durchgreifende Bedeutung zu sichern.

Indem wir zum Fundamentalsatz erheben, dass die Form der Ausdruck ihrer Funktionen ist, wobei Form sowohl wie Funktionen im phylogenetischen Strome zu betrachten sind, dann erst kommt Leben in die starre Form und die Beurteilung ihrer Aenderungen.

Wie jeder Organismus einen bestimmten Wirkungskreis und innerhalb dieses seine besonderen funktionellen Eigentümlichkeiten besitzt, so ist auch ihre Form verschieden und wie im individuellen Leben, so auch in der phyletischen Entwicklung des Typus fortschreitendem Wechsel unterworfen. Diese gemäss den Funktionen fortdrängende Aenderungstendenz der Formen wird durch zwei Momente modifiziert, einerseits durch den ontogenetischen Entwicklungsprozess der einzelnen Individuen (vergl. p. 1059) und andererseits durch die Artbildung. Durch diese wird die orthogenetische Weiterbildung sistiert und meist eine besondere Formänderung verursacht, die aber mit ihren Trägern ausstirbt. Durch die ontogenetische Differenzierung werden die Organismen in die Lage versetzt, zu ihrer Umgebung Stellung zu nehmen und sich deren Besonderheiten anzupassen. Bei der Beurteilung der subjektiven Leistungskraft der Organismen muss man vor allem in Betracht ziehen, dass jeder Teil des Ganzen aktiv und, man möchte sagen, selbstbewusst an seiner Stelle arbeitet, wie die Bürger eines Staates. Das unterscheidet den Organismus von einer Maschine, deren Leistung nur durch ein Zusammenwirken toter Teile in einer Richtung entsteht. Hier leistet jeder Teil an seiner Stelle sein Bestes und auch mehr als das, wenn der gesamte Organismus seiner in erhöhtem Masse bedarf. Das hat der organischen Welt in allen Schwierigkeiten eines unerbittlichen Kampfes zum Siege verholfen.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Monografien Allgemein](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [0379](#)

Autor(en)/Author(s): Jaekel Otto

Artikel/Article: [Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung 1-60](#)