Neuere Probleme der Abstammungslehre

Die transspezifische Evolution

Von

Prof. Dr. Bernhard Rensch
Münster (Westf.)

Zweite, stark veränderte Auflage

Mit 113 Abbildungen

1 · 9 · 5 · 4

FERDINAND ENKE VERLAG STUTTGART

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung, vorbehalten

Copyright 1954 by Ferdinand Enke, Publisher, Stuttgart
Printed in Germany

Fotomechanische Wiedergabe auch von Teilen des Buches
nur mit ausdrücklicher Genehmigung durch den Verlag

Druck: Union Druckerei GmbH Stuttgart

MEINER FRAU

UND MITARBEITERIN

ILSE RENSCH

ZUGEEIGNET

Vorwort zur zweiten Auflage

Als sich die erste Auflage dieses Buches bereits im Druck befand, wurden mir die ersten englischen und amerikanischen Schriften zugänglich, die während des zweiten Weltkrieges publiziert waren. Ich konnte deshalb nur erst in einem Anhangskapitel darauf Bezug nehmen. Inzwischen ist nun der internationale wissenschaftliche Kontakt weitgehend wieder hergestellt worden, und es ist jetzt möglich, die außerordentlich große Zahl der Veröffentlichungen auf dem Gebiet der Evolutionsforschung zu berücksichtigen, die während des letzten Jahrzehnts erschienen. Die meisten davon wurden mir liebenswürdigerweise von den Autoren selbst zur Verfügung gestellt, wofür ich vor allem den hochverehrten Kolleginnen und Kollegen Th. Dobzhansky, T. Edinger, J. B. S. Haldane, J. Huxley, D. Lack, E. Mayr, A. H. Miller, G. G. Simpson und J. H. F. Umbgrove zu herzlichem Danke verpflichtet bin. Es war überraschend und erfreulich, feststellen zu können, wie weitgehend nun heute — zum ersten Male im Verlaufe einer 150jährigen Forschungsperiode auf diesem für die gesamte Biologie und für die moderne naturwissenschaftliche Weltanschauung so entscheidenden Forschungszweige — die Auffassungen konform geworden sind. Das bezeugen besonders die jeweils auf ganz verschiedenem Material basierenden, zusammenfassenden Werke von J. Huxley ("Evolution, the modern synthesis" 1942), E. Mayr ("Systematics and the origin of species" 1942), Th. Dobzhansky ("Genetics and the origin of species", 2. ed. 1941, 3. ed. 1951), G. G. Simpson ("Tempo and mode in evolution" 1944 und "The meaning of evolution" 1949), I. S. Schmalhausen ("Factors of evolution" 1949) und G. L. Stebbins ("Variation and evolution in plants" 1950) sowie die wertvollen Spezialuntersuchungen, die in der 1947 begründeten Zeitschrift „Evolution" erschienen. Führende Forscher auf dem Gebiete der Genetik, der Systematik, der Paläontologie und der vergleichenden und experimentellen Evolutionsforschung vertreten heute eine in vielen Punkten einheitliche Auffassung, die durch unzählige Einzelergebnisse dieser ursprünglich so heterogenen Sonderdisziplinen gestützt wird.

Die Fülle der einschlägigen neueren Literatur machte es unmöglich, alle wichtigeren Einzelergebnisse zu erwähnen. Aber es wurde doch eine neue Fassung fast aller Kapitel notwendig. Die gedankliche Linienführung ist dabei unverändert geblieben. Die Zerlegung größerer Kapitel in mehrere Unterabschnitte soll die Übersicht etwas erleichtern. Die Einfügung einiger botanischer Beispiele mag die Einheitlichkeit des Evolutionsgeschehens im gesamten Reiche des Lebendigen verdeutlichen. Die stärkste Veränderung erfuhr der Abschnitt

über die Regeln der Umkonstruktion, weil hier durch Untersuchungen von meinen Schülern und von mir selbst eine unerwartete Fülle neuer Ergebnisse verarbeitet werden konnte.

Besondere Schwierigkeiten bot auch die Umgestaltung des Kapitels über die Evolution der Bewußtseinserscheinungen, das eine unterschiedliche Beurteilung erfahren hat. Es wurde von mancher Seite als zu hypothetisch bemängelt oder in einzelnen Punkten mißverstanden, von der Mehrheit der Leser, die sich brieflich oder mündlich darüber äußerten, aber gerade als besonders wichtig und anregend bezeichnet. Da es sich hier um Probleme handelt, die weitgehend von der philosophischen Einstellung des Beurteilers abhängen, ist nun ein consensus omnium gewiß nicht zu erwarten. Ich bin mir aber bewußt, daß die unvermeidliche Kürze der Darstellung gerade bei solchen Biologen zu Mißverständnissen führen kann, denen eine philosophische und speziell erkenntnistheoretische Betrachtungsweise ferner liegt. Daher war ich bei dieser zweiten Auflage bemüht, die erkenntnistheoretischen Grundlagen noch etwas allgemeinverständlicher darzustellen.

Für zahlreiche spezielle Hinweise möchte ich vor allem den Herren M. Hartmann, G. Heberer, G. Heilig, O. Koehler, G. Koller, K. Kosswig, E. Mayr und L. v. Ubisch herzlichen Dank sagen. Für kritische Mitarbeit und mancherlei technische Hilfe bin ich meiner Frau sowie meiner Assistentin Dr. A. Nolte wiederum zu Dank verpflichtet.

So mag denn die neue, so stark veränderte Auflage des Buches dazu beitragen, das wichtige Problem der transspezifischen Evolution den Biologen und weiteren biologisch interessierten Kreisen von Gebildeten nahezubringen und zur Mitarbeit an den zahlreichen Einzelfragen anzuregen.

Inhaltsübersicht

1. Einleitung 3

2. Die bei infraspezifischer Evolution wirksamen Faktoren 6
   A. Mutation 6
   B. Schwankungen der Populationsgröße 12
   C. Selektion 13
   D. Isolation 16
   E. Bastardierung 18

3. In freier Natur auftretende Typen der Rassen- und Artbildung 19
   A. Historische Rassen 19
   B. Geographische Rassen 26
   C. Ökologische Rassen 49
   D. Sexualphysiologische Rassen 54
   E. Genetisch isolierte Rassen 57
   F. Bastardrassen 58
   G. Überblick über alle Rassentypen 60

4. Richtungslosigkeit transspezifischer Evolution und Entwicklungszwang 62
   A. Das Problem der Zielstrebigkeit in der Phylogenese 62
   B. Richtungslosigkeit der Evolution 64
   C. Entwicklungszwang in der Phylogenese 74
   D. Stammesgeschichtliche Entwicklungsregeln 79
   E. Entwicklungsmöglichkeiten von Lebewesen auf anderen Weltkörpern . . . 83

5. Absolute Geschwindigkeit der Evolution 87
   A. Das absolute Alter der verschiedenen Kategorien 88
   B. Faktoren, welche die Entwicklungsgeschwindigkeit bestimmen 97

6. Regelhaftigkeiten der Kladogenese (Stammverzweigung) 103
   A. Explosive Entwicklungsphasen und Virenzperioden 104
      (Historisches 104 — Nachweis von explosiven Phasen und Virenzperioden 105 — Deutung der Befunde 109)
   B. Die Phase der Spezialisierung 120
      I. Sukzessive Abnahme der Entfaltung 120
      II. Irreversibilität 131
      III. Regeln der transspezifischen Konstruktionsänderungen 135
         (Transspezifische Änderungen als Wandlungen eines konstruktiven Systems 135 — Konstruktive Gene 138 — Allometrisches Wachstum und seine Bedeutung für die Evolution 142 — Physiologische Bedeutung der Wachstumsallometrien 169 — Zusammenfassung über die kom-

plexen Differenzen bei artlichen Unterschieden der Körpergröße 174 — Das Differenzierungsgefälle 178 — Phylogenetische Größengrenzen und dadurch bedingte Konstruktionsänderungen 180 — Weitere Korrelationen, Materialkompensation 189 — Die Frage der somatogenen Induktion 198 — Zusammenfassung über transspezifische Konstruktionsänderungen 201)

IV. Parallelbildungen 202

(Parallelbildungen durch Gleichheit der Erbfaktoren 203 — Parallelbildungen durch parallele Selektion 211)

V. Orthogenese 215

(Fälle gerichteter Phylogenese und ihre Problematik 215 — Die Copesche Regel 218 — Orthogenese von Organen 231 — Reduktion von Organen 236)

C. Überspezialisierung, Degenerieren und Aussterben 240

I. Excessivbildungen und „Überspezialisierung“ 240

II. Altern von Stammesreihen und phylogenetisches „Entarten“ 246

III. Aussterben von Stammesreihen 249

D. Auswirkung der Evolution auf verschiedenen Stadien des Individualcyclus . 254

I. Verursachung und Klassifizierung phylogenetischer Abwandlungen der Ontogenese 254

II. Archallaxis 257

III. Definitive Deviationen und Heterochronien 263

IV. Frühontogenetische und intermediäre Deviationen (Coenogenesen) . . 266

V. Addition zu den Endstadien (Anabolien) 270

VI. Palingenesen, Proterogenesen und Neotenie 276

VII. Generationswechsel 280

VIII. Häufigkeit der Typen ontogenetischer Abwandlung und ihre evolutionistische Bedeutung 281

E. Evolution neuer Konstruktionstypen und neuer Organe 285

I. Die Entstehung neuer Konstruktionstypen 285

II. Die Entstehung neuer Organe 295

III. Zusammenfassung 300

7. Die Anagenese (Höherentwicklung) 302

A. Entwicklung der Fragestellung 302

B. Nachweis der Anagenese 305

C. Analyse der Anagenese 309

I. Zunahme der Komplikation 310

II. Fortschreitende Rationalisierung 312

III. Spezielle Komplikation und Rationalisierung von Nervensystemen . . 313

IV. Zunahme der Plastizität von Strukturen und Funktionen 317

V. Zunahme der Umweltunabhängigkeit und der Autonomie 319

VI. Regressionen 320

VII. Zusammenfassung 321

D. Bemerkungen zur Ascendenz des Menschen 323

8. Die Evolution des Lebenden 332

A. Problematik der Urzeugung 332

B. Merkmale des Lebenden 333

C. Organismenreihe mit abgestufter Reduktion der Lebensmerkmale 335

D. Die Evolution von Nucleoproteiden 340

9. Autogenese, Ektogenese und Bionomogenese 342

10. Evolution der Bewußtseinserscheinungen 348

A. Einleitung 348

B. Übersicht über die zu diskutierenden Bewußtseinstatsachen 349

C. Phylogenese der Bewußtseinserscheinungen insgesamt 353

D. Phylogenese der einzelnen Phänomene 361

I. Phylogenese der Empfindungen 362

II. Phylogenese der Vorstellungen 367

III. Urteile, Schlüsse, einsichtige Handlungen 372

E. Einfügung der Evolution von Phänomenen in ein philosophisches Weltbild . 378

F. Parallelprozesse und somatische Evolution 385

11. Schlußbetrachtungen 387

Literaturverzeichnis 389

Autorenregister 415

Sachregister 424

1. Einleitung

Die von der Vererbungsforschung entwickelten Vorstellungen über Mutation und Selektion haben sich in stetig wachsendem Maße als tragfähige Grundlage für das Verständnis der Rassen- und Artbildung erwiesen, und nicht wenigen Biologen schien damit eine zumindest prinzipielle Lösung des gesamten Evolutionsproblems gegeben zu sein. Nun hat sich aber auch herausgestellt, daß die größeren Züge der Stammesentwicklung, wie sie in der allmählichen Differenzierung von Gattungen, Familien, Ordnungen usw. und damit auch in der Herausbildung neuer Organe und neuer Baupläne zu erkennen sind, besonderen Regeln („Gesetzen") folgen, die aus dem genetisch, taxonomisch und paläontologisch studierten Vorgange der Rassen- und Artbildung nicht unmittelbar abgeleitet werden können. Vor allem die durch zahllose Beispiele erhärtete Fortentwicklung vieler Merkmale in der gleichen, gewissermaßen ein Ziel anstrebenden Richtung („Orthogenesis") legte es nahe, besondere, bisher noch nicht analysierte, phylogenetische Faktoren anzunehmen. Und auch die Regelhaftigkeit in der Phylogenese einzelner größerer oder kleinerer Stammbaumzweige, die durch explosive Formenbildung am Beginn, dann sukzessive langsamer werdende Spezialisierung und schließlich Formdegeneration vor dem Aussterben gekennzeichnet ist, führte manche Paläontologen dazu, solche unbekannten Faktoren als autonome Entwicklungskräfte, schöpferische Prinzipien (z. B. H. F. Osborn 1934, R. S. Lillie 1945) oder sogar als Äußerungen eines „Willens zu eigener und freier Gestaltung" (K. Beurlen 1937) anzusprechen.

Mit Rücksicht auf diese Erkenntnisse ist es in letzter Zeit ziemlich allgemein üblich geworden, die Probleme der „Makroevolution" von denen der „Mikroevolution" zu unterscheiden. Da diese beiden Bezeichnungen als griechisch-lateinische Mischwörter philologisch unschön sind und auch nur „größere" und „kleinere" Abläufe ohne nähere Grenzbestimmung kennzeichnen, ziehe ich es vor, von „infraspezifischer" und „transspezifischer" Evolution zu sprechen, um damit anzudeuten, daß der wesentliche Unterschied darin liegt, daß phylogenetische Vorgänge innerhalb der Art bzw. bis zur neuen Art hin im Gegensatz zu den jenseits dieser Grenze erfolgenden Wandlungen zu neuen Gattungen, Familien usw. und damit zu neuen Bauplänen von vielen Autoren als zwei zunächst wesentlich verschiedene Vorgänge angesehen werden.

Die Diskussion dieser transspezifischen Evolution ist heute eines der zentralen Probleme der Abstammungslehre. Der Meinung, daß richtungslose Mutation, Selektion und Isolationsvorgänge ausreichen, auch das Zustandekommen größerer stammesgeschichtlicher Abläufe und ihre Regelhaftigkeit verständlich

zu machen, treten nicht wenige Biologen und Paläontologen entgegen, ohne indes bisher zusätzliche Evolutionsfaktoren exakter umschreiben oder analysieren zu können. Und es ist auch nicht zu erwarten, daß die verschiedenen Ansichten so bald zu einem Ausgleich kommen werden, da sie letztlich in die entscheidend wichtige Frage auslaufen, ob die Entwicklung hochorganisierter Organismen und darunter auch des Menschen durch autonome Lebenserscheinungen bedingt ist oder von richtungsloser Mutation, also von gelegentlichen und „zufälligen" Unregelmäßigkeiten seinen Ausgang nimmt und weiterhin durch die „Zufälligkeiten" der auslesenden Umweltsverhältnisse bestimmt wird. Es kann kein Zweifel sein, daß die letztere Vorstellung auch für viele Forscher, die sich stets streng kausalistischer Methodik befleißigen, etwas „Unbefriedigendes" hat.

Die Heterogenität der wissenschaftlichen Auffassungen auf dem Gebiete der Abstammungslehre ist weiterhin zum nicht geringen Grade auch dadurch bedingt, daß eine eingehende Kenntnis verschiedener biologischer Teildisziplinen wie der Genetik, Embryologie, vergleichenden Anatomie, Ökologie und Paläontologie Voraussetzung für alle Mitarbeit ist. Bei der derzeitigen Ausdehnung der wissenschaftlichen Literatur und der schweren Erlangbarkeit mancher wichtigen Arbeiten wird aber die wünschenswerte Universalität der notwendigen Kenntnisse nur selten erreicht werden, und die Diskrepanz der Ansichten ist deshalb oftmals mehr durch die verschiedene wissenschaftliche Basis der Autoren als durch das bisher insgesamt bekannte Tatsachenmaterial bedingt.

Wenn ich mit der vorliegenden Schrift zu einer Klärung der Probleme transspezifischer Evolution beitragen möchte, so bin ich mir auch gerade dieser Schwierigkeiten bewußt. Ich hoffe aber, wenigstens allzu große Einseitigkeit vermieden zu haben. Hauptaufgabe meiner Untersuchungen war es, alle bei transspezifischer Evolution auftretenden Sonderfaktoren und Regeln auf ihre Gültigkeit sowie daraufhin zu prüfen, wie weit sie durch bereits erkannte Evolutionsmechanismen gedeutet werden können (wie ich dies erstmalig mit knapper Skizzierung in den "Biological Reviews" Bd. 14, 1939, und in kurzer Form in einer Zusammenfassung in der „Biologia generalis", Bd. 17, 1943, durchzuführen versuchte). Zugleich soll aber auch gezeigt werden, daß derartige Fragen ebenfalls an rezentem Tiermaterial erfolgreich in Angriff genommen werden können. Die Untersuchungsmethodik stützt sich dabei vielfach auf vergleichend-anatomische Untersuchungen, weil genetische Prüfungen wegen der Sterilität der weitaus meisten Art- und Gattungsbastarde und der Unmöglichkeit, Angehörige von verschiedenen Familien oder Ordnungen zu kreuzen, im allgemeinen ausscheiden.

Es darf heute nun aber auch gesagt werden (was noch nicht bei der Abfassung der ersten Auflage galt), daß angesichts der weitgehenden Übereinstimmung der Folgerungen, wie sie sich aus den vergleichend-evolutionistischen und ontogenetischen Untersuchungen J. Huxleys (1942) und von mir selbst und aus

paläontologischen Befunden G. G. Simpsons (1944, 1949) sowie aus den Arbeiten vieler anderer Autoren ergaben, ein gewisser Optimismus gerechtfertigt zu sein scheint: auch die Probleme der transspezifischen Evolution nähern sich unverkennbar einer generellen Lösung, die auf den immer sicherer werdenden Fundamenten der infraspezifischen Evolution (Th. Dobzhansky 1951, E. Mayr 1942) basiert.

Da es mir wesentlich erscheint, daß bereits die Rassen- und Artbildung auf verschiedenen Wegen zustande kommen kann, und daß alle denkbaren Übergangsglieder zwischen Rasse und Art und zwischen Art und Gattung in großer Zahl in freier Natur auftreten, habe ich der Darstellung zwei entsprechende, einführende Kapitel vorausgeschickt.

2. Die bei infraspezifischer Evolution wirksamen Faktoren

Zahlreiche Analysen der Rassen- und Artbildung, speziell solche von Seiten der Genetik, lassen erkennen, daß die infraspezifische Evolution allgemein nur auf das Zusammenwirken folgender Faktoren zurückzuführen ist: 1. Mutation, 2. Schwankungen in der Populationsgröße, 3. Isolationsvorgänge, 4. Selektionsvorgänge. Alle diese Vorgänge sind schon so weit analysiert worden, daß befriedigende und daher bereits ziemlich generell vertretene Vorstellungen über Rassen- und Artbildung entwickelt wurden. Es hat sich aber auch herausgestellt, daß die vier genannten Hauptfaktoren jeweils noch recht verschiedenartige Einzelvorgänge umfassen, so daß der infraspezifische Evolutionsprozeß auf sehr verschiedenen Wegen verlaufen kann. Für die Beurteilung dieser Verhältnisse sei vor allem auf die hervorragenden Zusammenfassungen von Th. Dobzhansky (1951, 1. Aufl. 1937), J. Huxley (1942), E. Mayr (1942) und G. L. Stebbins (1950) verwiesen, sowie auf die spezielleren genetischen Darstellungen von E. M. East (1936), N. W. Timoféeff-Ressovsky (1937, 1939), H. Stubbe (1938), H. Bauer und N.W. Timoféeff-Ressovsky (1943) und die Besprechung der Probleme moderner Systematik durch verschiedene Autoren (J. Huxley 1940). Für die von uns zu behandelnden Probleme möge die folgende Besprechung der wichtigsten Punkte genügen.

A. Mutation

Die sprunghafte Veränderung erblicher Merkmale bildet die Grundlage aller Evolution. Sie kann in Erscheinung treten als Gen-, Chromosomen-, Genom-, Plastiden- oder Plasma-Mutation. Für die Rassenbildung am wesentlichsten ist dabei offenbar die Genmutation. Gene sind zu identischer Selbstvermehrung befähigte große Proteidmoleküle oder Molekülgruppen von der Größenordnung großer Eiweißmoleküle, für die wahrscheinlich die eingebaute Thymonukleinsäure wesentlich ist (D. J. Wrinch 1936, A. Frey-Wissling 1938). Bei der Selbstvermehrung (vgl. auch Kap. 8) erweist sich ihre Konstanz als außerordentlich groß, so daß es nur nach langen Zeiträumen zu Abänderungen kommt. Derartige Mutationen entstehen nach den Untersuchungen von Timoféeff-Ressovsky, Zimmer und Delbrück (1935, 1942) möglicherweise durch Umlagerung der Atome in eine andere Gleichgewichtslage infolge von zufälligen oder induzierten, überschwelligen Temperaturschwingungen der Atome gegeneinander.

Spontane Mutation kann an sämtlichen Genen auftreten und im Phänotyp zur Abänderung jedes morphologischen und physiologischen Merkmals führen. Alle Mutation ist deshalb zunächst richtungslos. Da nun aber viele der „zufälligen" mutativen Störungen im Aufbau des Gens physiologisch nicht tragbare Abweichungen bedingen und sich somit von selbst wieder ausschalten, ist die Zahl der Mutanten natürlich nicht unbegrenzt, und es treten bestimmte Mutanten in verschiedenen Populationen unabhängig voneinander immer wieder erneut auf. Mit dieser Beschränkung der Wandlungsmöglichkeit hängt es auch zusammen, daß bei verwandten Tieren homologe Mutanten auftreten, z. B. Holländerscheckung bei Rindern, Schweinen und Kaninchen, Mopsköpfigkeit bei Hunden, Schweinen usw. Die Mutationsraten sind allgemein sehr niedrig (bei *Drosophila* 0,001—0,0001% der Individuen für 1 Allel), aber für die einzelnen Gene sehr verschieden. Allgemein mutieren labile Allele stärker als normale (bei labilen Genen von *Drosophila* bis über 1%). Das Vorhandensein genau bestimmbarer Mutationsraten lehrt, daß die Mutation zeitproportional ist. Die Labilität eines Gens kann durch ein besonderes „Mutator-Gen" zustandekommen (K. Mampell 1946), sie kann aber auch durch das Cytoplasma bedingt sein (P. Michaelis 1949). Soweit bisher bekannt ist, betrifft alle Genmutation nur ein Allel, d. h. die Mutanten treten heterozygot auf.

Ein Gen wirkt sich bei der Differenzierung des Individuums in manchen Fällen so aus, daß es anscheinend nur eine bestimmte Stufe in einer biochemischen Reaktionskette bedingt oder steuert, wie dies für Pigmentbildungsstufen bei Insekten und Säugetieren, für Anthocyanbildung bei Blütenpflanzen und besonders schön für die Synthetisierung von Aminosäuren bei dem Ascomyceten *Neurospora* festgestellt wurde (vgl. A. Kühn 1932, 1950, J. B. S. Haldane 1940, G. W. Beadle 1947, B. Glass und H. L. Plaine 1950 u. a.). In solchen Fällen führt eine Genmutation zumeist zum Abbrechen der entsprechenden Reaktionskette an einer bestimmten Stelle. Für viele Mutationen konnte aber auch erwiesen werden, daß sie jeweils verschiedene morphologische oder physiologische Merkmale zugleich abändern. Eine solche pleiotrope Genwirkung ist offenbar der häufigere Fall (vgl. Kap. 6 B IIa). Sie ist für die Beurteilung der Selektionsvorgänge von besonderer Bedeutung.

Wie sich aber auch die Gene im einzelnen manifestieren mögen, zumeist wirkt sich ihre Mutation in pathologischen Abänderungen, in Defekten und Abnormitäten, d. h. in Störungen der normalen Entwicklung aus. Bei *Drosophila*-Arten sind etwa 90% der morphologisch gut kenntlichen Mutanten letal (= zygotische Letalgene, dazu kommen noch gonische und gametische Letalgene, die nur schwer feststellbar sind, weil sie sich sofort selbst ausschalten). Aber auch von den übrigen Mutanten bedingen noch die meisten eine Minderung der Vitalität (z. B. generelle Schwäche im Konkurrenzkampf) oder der Fertilität. Daß indes Genmutationen normalerweise nicht etwa Ausfälle von

Allelen darstellen, ist durch die zahlreich festgestellten Rückmutationen zur Ausgangsform hinreichend erwiesen worden.

Immerhin sind einige wenige Mutanten voll lebensfähig und manche davon zeigen gesteigerte Vitalität oder spezielle Konkurrenzüberlegenheit. Eine melanistische Mutante At des Schmetterlings *Ptychopoda sericata* zeigt z. B. während der Entwicklung einen geringeren Prozentsatz von Ausfällen als die Normalform. Auch viele andere melanistische Mutanten zeigen gesteigerte Vitalität. Die white-Mutante von *Drosophila melanogaster* ist gegen hohe wie niedere Temperatur widerstandsfähiger als die Normalform, d. h. sie ist begünstigt bei stärkeren Klimaänderungen bzw. bei Ausbreitung in andere Klimagebiete hinein (Präadaptation) (vgl. auch A. Kühn 1935). Wenn sich vorteilhafte Mutanten unter experimentellen Verhältnissen selten zeigen, so liegt dies natürlich auch daran, daß sich in freier Natur die günstigen Mutanten zumeist längst durchgesetzt haben und in den „normalen" Genbestand eingebaut worden sind. Nicht geschwächt sind weiterhin viele Kleinmutanten, die morphologisch wenig deutlich oder die nur physiologisch unterschieden sind. Sie treten anscheinend sehr zahlreich auf und sind deshalb wohl für den Vorgang der Rassenbildung von besonderer Bedeutung.

Eine Mutation kann rezessiv oder mehr oder weniger dominant auftreten. Der erstere Fall ist wesentlich häufiger, da die Mutation meist eine Störung des normalen Ablaufs darstellt und zur Inaktivierung eines Gens führt. Vollständige Dominanz ist erheblich seltener, als ursprünglich angenommen wurde. Zu beachten ist, daß phänotypisch gleiche Merkmale durch dominante wie rezessive Gene bedingt sein können. Bei Hühnern und Schweinen gibt es z. B. ein dominantes und ein rezessives Weiß, bei der Hausmaus ein dominantes und ein rezessives Schwarz. Der Grad der Dominanz eines Allels kann sich durch Änderung des genotypischen Milieus oder unter der Einwirkung von Umweltfaktoren verschieben. Eine solche Verschiebung des Dominanzgrades kommt wahrscheinlich meist durch das Hinzutreten von Modifikationsgenen bei den Auslesevorgängen zustande (R. A. Fisher 1931). Sie kann aber auch dadurch eintreten, daß das betreffende Gen durch crossing over in ein anderes genotypisches Milieu gerät. Ein derartiger Positionseffekt kann zugleich auch eine Änderung der Vitalität und der Fertilität verursachen und weiterhin auch bei Genen, die zu Manifestationsschwankungen neigen, den Grad der Ausprägung eines Merkmals („Expressivität": Timoféeff-Ressovsky) und die Häufigkeit der Manifestation überhaupt („Penetranz": Timoféeff-Ressovsky) verändern. Solche Schwankungen der Manifestierung hängen aber ebenfalls auch von anderen Veränderungen des genotypischen Milieus sowie von Umwelteinflüssen ab. Merkmalen, die in verschiedenen Abstufungen auftreten, wie z. B. Farb- und Größenstufen, liegen nicht selten multiple Allele zugrunde, die sukzessiv oder additiv wirksam sind.

Wie viele andere physiologische Vorgänge ist die Mutation temperaturabhängig. Sie folgt dabei der van't Hoffschen Regel insofern, als die Mutationsrate bei Erhöhung der Temperatur um 10° C um ein mehrfaches ansteigt (bei *Drosophila* um das $2^1/_2$fache bis 5fache). Wie weit dabei neben einer direkten Einwirkung auf die Gene auch noch indirekte Wirkungen über die gleichzeitig veränderten physiologischen Verhältnisse des Körpers eintreten, ist noch nicht geklärt. Auch chemische Stoffe können bei Einwirkung auf die Keimzellen mutationsauslösend wirken (Senfgas, Formalin, Urethan usw., vgl. C. Auerbach 1949 sowie die kurze Zusammenfassung bei Th. Dobzhansky 1951).

Schließlich kann die Mutation bei allen Tier- und Pflanzengruppen auch durch harte Strahlung gesteigert werden, wobei nicht die Art der Strahlung, sondern der Grad der damit erzeugten Ionisation entscheidend ist. Es ist aber nach den bisherigen Kenntnissen nicht wahrscheinlich, daß die in der Natur auftretenden harten Strahlungen etwa das Auftreten der spontanen Mutation bedingen. Die Chitinschicht der Tergiten von *Drosophila* (bzw. ein $^1/_2$ mm dicker Brei zerquetschter Taufliegen) genügt nämlich, um den größten Teil der ultravioletten Strahlen zu absorbieren. Auch die natürliche radioaktive Strahlung sowie die kosmische Strahlung reichen nach den bisherigen Untersuchungen bei weitem nicht aus, die spontanen Mutationsraten zu erzeugen (F. B. Hanson und F. Heys 1930, B. N. Rajewsky und N. W. Timoféeff-Ressovsky 1939), wenn sie auch natürlich dazu beizutragen vermögen. (Copepoden- und Ostracodenarten aus Radiumquellen zeigten keine Sondervarianten: F. Pax 1942).

Die Genmutation kann also spontan und induziert, rezessiv oder mehr oder minder dominant auftreten, sie kann letal wirken oder die Vitalität oder die Fertilität schwächen oder auch steigern, sie kann starke Änderungen bedingen oder als „Kleinmutation" auftreten, sie kann sich vorzugsweise an einem Merkmal bzw. an einer Reaktionsstufe in der Merkmalsdifferenzierung oder auch pleiotrop manifestieren, und sie kann schließlich auch als Rückmutation einen früheren Mutationsschritt wieder aufheben. Sie erweist sich als „richtungslos", d. h. eingeschränkt nur durch die atomaren bzw. molekularen Veränderungsmöglichkeiten.

Nicht weniger mannigfaltig vermögen sich auch die morphologisch weniger kenntlichen Chromosomenmutationen auszuwirken, die gleichfalls richtungslos, spontan oder Umwelt-induziert auftreten. Sie kommen zustande durch Brüche und unnormale Verschmelzungen von Chromosomenteilen. Brechen z. B. während der Meiose bei der Chromosomenkonjugation zwei homologe Chromosomen, und es vereinigen sich die abgebrochenen Enden jeweils mit dem anderen Restchromosom, so entstehen Translokationen, bei denen an den Bruchstellen die Gene in neue Nachbarschaft geraten (Positionseffekt) und sich dadurch abweichend manifestieren können (z. B. Dominanzwechsel). Derart verursachte Brüche der Koppelungsgruppen treten regelmäßig in bestimmten Prozentsätzen auf. Sie sind von evolutiver Bedeutung wegen der damit erreichten Umkombinationen von Gengruppen, die bei Bastardierung der Varianten

einer Population Individuen mit verändertem Auslesewert ergeben können. Bricht ein Chromosomen an zwei Stellen und die zwischen den Brüchen liegende Partie dreht sich gelegentlich einer Schleifenbildung um 180°, um dann neu zu verwachsen, so entstehen Inversionen, die gleichfalls den Polymorphismus in einer Population erhöhen können und die durch Verhinderung von Rekombinationen invertierter Abschnitte (bei der Chromosomenkonjugation in der Meiose) günstige Chromosomenkomplexe beieinander halten können. Bricht ein Chromosomenstück ab, das keinen Spindelansatz hat, so kann es bei der nächsten Mitose verloren gehen, indem es in keinen Tochterkern eingeht. Derart entstandene Deletionen erweisen sich gewöhnlich in homozygotem Zustande bereits bei sehr geringfügigen Ausfällen als letal. Schließlich können auch Mehrfachbrüche mit entsprechend komplizierteren Vereinigungen auftreten. Weiterhin können gelegentlich auch Verschmelzungen ganzer Chromosomen eintreten, z. B. durch Vereinigung zweier stabförmiger Chromosomen zu einem V-förmigen Chromosomen *(Drosophila)*. Die Chromosomenzahl erscheint dann reduziert.

Genommutationen, bei denen mehr oder minder der gesamte Genschatz eine Veränderung erfährt, sind nur als Verdopplung einzelner Chromosomen (Heteroploidie) oder als Vervielfältigung eines Chromosomensatzes (Polyploidie) beobachtet worden. Eine Polyploidie kommt im Pflanzenreich häufig vor. Sie ist aber für die tierische Evolution anscheinend von geringerer Bedeutung, da im heterogametischen Geschlecht damit Störungen in dem normalen Verhältnis von Geschlechtschromosomen zu Autosomen auftreten können, und da hier wohl auch andere dadurch bedingte entwicklungsphysiologische Störungen zu groß werden. Polyploide Varianten finden sich daher besonders bei parthenogenetischer Vermehrung, so z. B. bei parthenogenetischen Generationen des Salzkrebschens *Artemia salina*, bei der diploide, tetraploide und oktoploide Varianten vorhanden sind (vgl. F. Gross 1932), bei der Assel *Trichoniscus provisorius*, dem Schmetterling *Solenobia triquetrella* (J. Seiler 1938), bei Rüsselkäfern u. a. (A. Vandel 1934, E. Suomalainen 1947). Bei den beiden letztgenannten Formengruppen sind die polyploiden Generationen nur im Norden des Verbreitungsgebiets zu finden, so daß hier eine geographische Rassenbildung vorliegt, die allerdings nicht zur Entstehung neuer Arten führen kann, weil die bisexuellen Rassen diploid sind.

Andererseits darf nicht verkannt werden, daß bei einer Anzahl von zweigeschlechtlich sich fortpflanzenden Tiergruppen bei nahe verwandten Arten oder Gattungen Chromosomenzahlen auftreten, die eine Entstehung durch Polyploidie recht wahrscheinlich machen. Das gilt z. B. für manche Schmetterlinge (Z. Lorković 1941), für Dermapteren (H. Bauer 1947), Orthopteren (vgl. E. Goldschmidt 1952, 1953) und vielleicht auch für manche Salmoniden (G. Svärdson 1945, E. Kupka 1950).

Durch L. Geitlers Befunde (vgl. 1939) ist nun aber neuerdings gezeigt worden, daß es auch eine „somatische Polyploidie" gibt, bei der die Zygote und die

embryonalen Gewebe normal diploid sind, dann aber bei der weiteren Differenzierung jeweils durch Endomitose, d. h. Chromosomenspaltung ohne Spindelbildung und mit reduzierter Spiralisierung und ohne Auflösung der Kernmembran, polyploide Zellen entstehen. So erwiesen sich z. B. beim Wasserläufer *Gerris* (Heteroptera) die Muskeln als tetraploid, der Fettkörper als 4- bis 32ploid, die Vasa Malpighii als 32- bis 64ploid, die Speicheldrüsen als 1024- bis 2048-ploid. Entsprechende Fälle endomitotisch entstandener Polyploidie fanden sich bei Dipteren (Nährzellen der Ovarien, Speicheldrüsen), Odonaten (Fett und Bindegewebe), Käfern und Schmetterlingen, weiterhin aber auch bei Ciliaten (Makronucleus), Radiolarien und vor allem bei Säugetieren (Leber- und Milzgewebe) (U. d'Ancona 1939). Die evolutionistischen Vorteile der Polyploidie (Steuerung einer Reaktion durch mehrere gleiche Allele, eventuelle Erhöhung der Resistenz und der Anpassungsbreite bzw. der Präadaptationsmöglichkeiten) können also in all diesen Fällen wirksam werden, ohne daß Störungen im Geschlechtschromosomenmechanismus dafür in Kauf genommen werden. — Ob es sich zudem auch bei vielen anderen Tierformen mit rhythmischem Kernwachstum um solche endomitotischen Vorgänge handelt, läßt sich zur Zeit noch nicht beurteilen.

Schließlich seien auch noch die Plasmamutationen und Plastidenmutationen genannt, deren Analyse erst neuerdings in Angriff genommen wurde (vgl. z. B. P. Michaelis 1949, T. M. Sonneborn 1950, M. McCarty 1946 u. a.). Daß sich Moleküle, speziell Proteide des Cytoplasmas identisch reduplizieren können, wird seit langem angenommen. Es ist dies nur eine Umschreibung der Tatsache, daß Cytoplasma Rassen- und Art-spezifisch ist. Evolutionistisches Interesse gewinnt diese Tatsache aber erst durch neuere Befunde, die uns lehren, daß solche Reduplikanten mutieren können. Im Gegensatz zu den Genen der Chromosomen handelt es sich hier weniger um Erbträger, die Reaktionsketten in Gang setzen, als um unmittelbare erbliche Änderungen des Reaktionssystems selbst.

Die Mannigfaltigkeit der Gen-, Chromosomen-, Genom- und Plasmamutationen wird nun noch insofern erhöht, als es darunter solche mit begrenzter Auswirkung gibt und andere, die für die Evolution sehr wesentliche und oft komplexe Änderungen bedingen. Bei solchen konstruktiven Mutationen (B. Rensch 1947, vgl. auch Kap. 6 BII) kann es sich um einfache Genmutationen handeln (z. B. quantitative Änderungen einer Hormondrüse, etwa der Hypophyse, oder Körpergrößenänderungen, die viele Proportionsverschiebungen nach sich ziehen) oder auch um Abänderungen der ausbalancierten Genkombinationen (z. B. Hauptgen mit Modifikationsgenen). Gerade die Umkombination der Genanordnungen und die Zusammensetzung einer Population aus verschiedenen Kombinationstypen — gewissermaßen als ein genetisches Individuum höherer Ordnung („gene-pool" vgl. Th. Dobzhansky 1951) — ist ein besonders wichtiger Faktor bei der Evolution.

Die besprochenen Mutationen führen nur dann zur Entstehung neuer Rassen oder Arten, wenn sie sich im Laufe der Generationsfolge derart über mehrere Populationen oder über eine größere Population auszubreiten vermögen, daß die Ausgangsformen größeren Teils von ihnen ersetzt sind. Das kommt zustande durch Auslesevorgänge und wird gefördert durch Schwankungen in der Populationsgröße und durch Isolationsvorgänge.

B. Schwankungen der Populationsgröße

Eine singular auftretende Mutante kann sich im Laufe der Generationsfolgen vermehren und ausbreiten. Stellt sie eine selektiv gleichgültige Abänderung dar, so erhöht sich dadurch zunächst nur der Polymorphismus der Population. Allein schon eine hohe Gesamtmutationsrate kann dabei in kleineren Populationen zu deren wesentlicher Abänderung führen. Bei einer Häufigkeit von Mutanten bis zu 0,01 % der Population kann der Mutationsdruck sogar dem Selektionsdruck überlegen sein (W. Ludwig 1942). Mutanten mit geringem Selektionsnachteil können der Ausmerzung entgehen, wenn sie innerhalb ihres Biotops eine konkurrenzfreie „Nische" finden („Annidation" selektiv gleichgültiger oder nachteiliger Mutanten: W. Ludwig 1950). Bei schnellem Anwachsen einer Population vermehren sich infolge geringen Selektionsdruckes seltene Mutanten bzw. seltene Kombinationen (C. Elton 1930, E. B. Ford 1949). Für die Rassen- und Artbildung ist also jeweils das gesamte Populationsgenom („gene-pool" Th. Dobzhansky 1951) die entscheidende Grundlage. Von Interesse ist in diesem Zusammenhange auch die neuere Auffassung, daß der Gesang der Singvögel nicht nur den Revierbesitz ankündigt, sondern dem Zusammenhalt einer Population dient (B. Kullenberg 1946).

Bei selektiv begünstigten Mutanten hängt die Geschwindigkeit, in dem diese sich durchsetzen, weitgehend von der Populationsgröße ab. Die „Anlaufperiode", d. h. die Generationszahl, bis zu der eine neue Mutante 1‰ der Population erreicht, ist bei unbegrenzter Bastardierungsmöglichkeit in sehr großen Populationen außerordentlich lang, bei kleinen Populationen relativ gering, weil eine neue Mutante schnell einen hohen Prozentsatz darstellt. Beliebige Paarungen in einer kleinen Population führen leicht zur Homozygotie vieler Erbfaktoren, weil für seltene und neue Mutanten umgekehrt natürlich auch die Chance für die völlige Vernichtung unverhältnismäßig hoch ist. Normalerweise sind die Fortpflanzungsgemeinschaften der Tiere als relativ kleine (bis 1000) oder mittlere Populationen (bis 10 000) gegeben.

Aber auch mittelgroße Populationen unterliegen fast stets (am wenigsten bei pelagischen Meerestieren) starken Schwankungen der Individuenzahl. Dabei wirkt sich jede starke Verringerung im Sinne einer Evolutionsbeschleunigung und einer Verringerung der Variationsbreite aus.

Oft treten Populationsschwankungen in rhythmischer Folge auf („Populationswellen": Timoféeff-Ressovsky), indem in ungünstigen Jahresperioden (Winter, sommerliche Trockenperiode usw.) jeweils starke Reduktionen eintreten, die gewissermaßen als ständig laufender Motor die Evolution antreiben. Weiterhin treten unregelmäßige Schwankungen auf, die durch vielerlei Faktoren bedingt sein können. Starke Populationsverkleinerungen kommen z. B. zustande durch einmalige extreme Klimalagen, Überschwemmungen, Seuchen usw. Die Zunahme von Feinden und Parasiten ist zudem die normale Folge jeden starken Anschwellens der Population (man vgl. den Massenwechsel der Insekten, besonders der Schädlinge).

Ein häufiger Wechsel in den Populationsgrößen tritt auch infolge der steten räumlichen Verschiebungen der Arealgrenzen auf. Bei jeder Schrumpfung des Areals bleiben vor den Grenzen des Areals inselartige Reliktpopulationen mit relativ geringen Individuenzahlen zurück, an denen sich das erwähnte Prinzip der Variantenreduktion auswirken kann. Aber auch innerhalb der kontinuierlichen Artverbreitung herrschen entsprechende Verhältnisse an den Biotopgrenzen (z. B. Verschiebungen von Wald und Steppe, Verlandung von Seen usw.). Wird über eine große Zahl von Generationen hinweg eine Arealausweitung in gleicher Richtung festgesetzt, so kann gleichfalls ein Verlust von Allelen eintreten, weil die über die Arealgrenze hinausdrängenden Exemplare jeweils nur einen kleinen Prozentsatz der Gesamtpopulation ausmachen und insgesamt nicht den vollen Genschatz der betreffenden Form besitzen (Elimination im Sinne Reinigs). Dabei ist es also nicht nötig, mit Reinig „Einzelwanderungen" bei der Ausbreitung anzunehmen. All diese zeitlich und räumlich bedingten Populationsschwankungen können schließlich auch in verschiedener Weise kombiniert sein.

C. Selektion

Die Geschwindigkeit und das Ausmaß der Rassen- und Artbildung wird weniger von der durch Mutation erzielten Variabilität als von Auslesevorgängen bestimmt. Dies konnte auch an Stammesreihen fossiler Formen gezeigt werden (G. G. Simpson 1944). Bei konstanten Umweltverhältnissen merzt die Selektion Gene aus, deren schädliche Eigenschaften überwiegen. Bei Änderungen der Umweltfaktoren oder bei Veränderungen des Wohnareals einer Organismenform bewirken die Auslesefaktoren eine Förderung der für die neue Umwelt zufällig im voraus gut angepaßten Varianten. Diese Präadaptation führt häufiger zu relativ großen Evolutionsschritten (z. B. Bildung von Höhlentiermerkmalen, Entstehung von Landtieren, vgl. C. Kosswig 1948).

Die Auslesefaktoren selbst können sehr verschiedener Art sein:

1. Vielerlei Faktoren der unbelebten Umwelt merzen ständig Individuen aus, welche diese Umweltfaktoren nicht ertragen können oder durch sie geschwächt werden. Das gilt in besonderem Ausmaße für extreme Temperatur (Winterminima, Sommermaxima) und Niederschlagsverhältnisse (Trocken-

perioden, Überschwemmungen usw.), aber auch für alle anderen Faktoren wie Belichtung, Untergrund (etwa Versteppung), Chemismus des Mediums (etwa Änderung von Salzgehalt oder P_H-Werten) usw., und zwar sowohl für zeitlich einmalige oder mehr oder minder rhythmisch wiederkehrende Änderungen als auch für räumliche Verschiebungen (Rand des Verbreitungsgebietes, Ausbreitungsvorgänge). Neben dieser negativen Selektion kommt aber auch eine positive Auslese in Frage, insofern manche Varianten für bestimmte Umweltverhältnisse praeadaptiert sind und insofern viele Tiere aktiv geeignete Biotope aufsuchen. Konkrete Angaben über Auslese durch Faktoren der unbelebten Umwelt finden sich z. B. bei W. B. Alexander (1941), P. L. Errington (1943), Th. Dobzhansky und B. Spassky (1944), Th. Dobzhansky (1948), H. D. Stalker und H. L. Carson (1948).

2. Unter den Faktoren der belebten Umwelt sind es vor allem die Feinde, die durch das Töten ihrer Beutetiere eine stete Auslese betreiben, indem sie häufiger Exemplare erbeuten, die auffälliger gefärbt sind als die übrigen Artangehörigen, oder, wenn es sich um warnfarbige Tiere handelt, solche, die nicht genügend warnfarbig sind, oder allgemein solche, die schwächlich oder langsam sind, schlechtere Verberge- oder Fluchtinstinkte oder schlechter funktionierende Sinnesorgane haben usw. Zahlreiche entsprechende Ausleseexperimente bestätigen die Selektion durch Feinde. Man vergleiche etwa: A. P. Cesnola (1904), F. B. Sumner (1935), F. Steiniger (1937 a, b), U. d'Ancona (1939), L. R. Dice (1947), F. Blair (1948), u. a. Es ist von Interesse, daß hier die wechselseitige Abhängigkeit von Räuber und Beutetier normalerweise zu periodischen Fluktuationen führt (vgl. Lotka, Volterra, und U. d'Ancona 1939 sowie Gause 1935), was entsprechende Fluktuationen in der Intensität der Auslese von Beutetiervarianten zur Folge hat.

3. Eine besondere Klasse derartiger „Feinde" stellen Parasiten und Krankheitserreger dar (Tiere, Pflanzen, Viren). Sie können bei seuchenartigem Auftreten (speziell bei schneller Populationsvergrößerung), eine sehr weitgehende Auslese bewirken und zugleich und auch stark zu den für die Evolution so wichtigen Populationsschwankungen beitragen.

4. Weiterhin findet eine ständige Auslese durch die Konkurrenten um Nahrung, Raum, Nistgelegenheiten (z. B. höhlenbrütende Vögel eines Waldes) usw. statt. Bei diesem täglichen „Kampfe ums Dasein" handelt es sich weitgehend auch um eine interspezifische Auslese, die besonders wirksam ist, weil Arten sich durchschnittlich durch größere Differenzen unterscheiden als Rassen gleicher Art. Derartige Konkurrenzselektion ist mehrfach experimentell geprüft worden. Sie führt meist zur Auslöschung der unterlegenen Form, falls sich diese nicht in einer besonderen Nische halten kann (Annidation, s. o.). Man vergleiche dazu z. B. Ph. l'Héritier und G. Teissier (1934), U. d'Ancona (1939), Th. Dobzhansky und B. Spassky (1947), Th. Park (1948), L. C. Birch, Th. Park und M. B. Frank (1951) u. a.

5. Schließlich ist in vielen Fällen auch eine geschlechtliche Auslese von Bedeutung. Dabei kann es sich gleichfalls um positive Selektion, d. h. Bevorzugung bestimmter Kopulationspartner handeln — hierher gehört auch die Homogamie — oder um Ausmerzung von Varianten, die infolge bestimmter Merkmale (z. B. abweichende oder zu schwach manifestierte Instinkte für die Paarungseinleitung, Abnormitäten des Kopulationsapparates, zu schwacher Sexualgeruch usw.) nicht zur Befruchtung gelangen oder bei Kämpfen um den Kopulationspartner getötet oder verdrängt werden. Besonders intensiv wirkt sich die sexuelle Auslese bei verwandten, nebeneinander lebenden Arten aus, weil hier eine stärkere Artkennzeichnung von Vorteil ist. Es werden dabei speziell die für die Erkennung beider Geschlechtspartner als „Auslöser" wesentlichen Merkmale gefördert. Ist eine solche Abhebung zwischen ähnlichen Arten nicht notwendig, wie z. B. auf abseitigen Inseln, auf denen nur eine Art einer Gattung vorliegt, so kann die Geschlechtsdifferenz sehr gering werden (vgl. D. Lack 1947). Einer entsprechenden Auslese unterliegen natürlich auch alle anderen Auslösemerkmale, die zur Erkennung von Jungtieren, von Elterntieren oder von Mitgliedern eines Tierverbandes Bedeutung haben (vgl. K. Lorenz und N. Tinbergen 1951).

All die genannten Typen der Auslese können bei der gleichen Tierform wirksam sein, und der stete Kampf ums Dasein bringt auch eine stete Selektion mit sich, deren Ausmaß am deutlichsten durch die ungeheure Überproduktion fast aller Organismenformen gekennzeichnet ist, was bereits von Ch. Darwin überzeugend erwiesen wurde. Tiere mit periodischen Schwankungen der Populationsgröße unterliegen, wie E. S. Elton (1930) sehr eindrucksvoll nachwies, jeweils einer Serie von Ausleseexamina: das Ansteigen der Individuenzahl ist gekennzeichnet durch Zunahme des infraspezifischen Konkurrenzkampfes, der Abfall durch Selektion infolge Parasiten- und Krankheitsbefall, die Überwinterungsperiode durch Kälteauslese. Die wechselnden Auslesesituationen haben zugleich den wichtigen Effekt, daß die Populationen mehr oder minder polymorph bleiben, weil immer wieder andere Genkomplexe gefördert werden. Diese so wichtige Polymorphie kann auch dadurch begünstigt werden, daß heterozygote Formen einen höheren Auslesewert (z. B. erhöhte Vitalität) haben (Heterosis). Über die Bedeutung der Polymorphie vergleiche man E. B. Ford (1945) und Th. Dobzhansky (1951).

Die Auslesevorgänge greifen an bestimmten Merkmalen an. So merzen z. B. die Winterminima bei Warmblütern besonders die kleinsten Varianten aus, Raubtiere erbeuten vor allem Tiere mit ungenügend ausgeprägtem Fluchtinstinkt usw. Die meisten derartigen Merkmale sind nun aber nicht durch einzelne Gene, sondern durch Genkombinationen bedingt. Durch die Auslese werden also mithin gewöhnlich ganze Genkombinationen ausgeschaltet, vermindert oder vermehrt, und viele dieser Gene werden infolge ihrer pleiotropen Auswirkung zugleich auch Merkmale bedingen, die in keinerlei Beziehung zu den frag-

lichen Auslesevorgängen stehen (oder anderen Auslesefaktoren unterliegen). Dieser Umstand ist sehr wichtig, weil er verständlich macht, daß auch ungünstige Eigenschaften durch Selektion entstehen oder gefördert werden können, wenn sie von einem Gen oder einer Genkombination abhängen, die mit ihren selektiv wichtigeren Auswirkungen einer positiven Auslese unterliegen. Derart kann die Entstehung vieler Excessivorgane erklärt werden (vgl. Kap. 6 BIV).

Auf die vieldiskutierten mathematischen Grundlagen des Selektionserfolges braucht in diesem Zusammenhange nicht im einzelnen eingegangen zu werden (man vergleiche z. B. R. A. Fisher 1930, 1936, B. S. Wright 1932, U. d'Ancona 1939, W. Ludwig 1943). Es sei nur betont, daß bei normaler Mutationsrate (1/10 000 000) und bei einem Selektionsvorteil von nur 1% zumindest dominante Allele nach etwa 4800 Generationen in unbegrenzt großer Population das Ausgangsallel verdrängt haben. Bei völlig rezessiven Allelen, die wohl nur sehr selten sind, ist die „Anlaufzeit", d. h. die Spanne, bis eine Mutantenhäufigkeit von 1‰ erreicht ist, allerdings außergewöhnlich lang (100 Millionen Generationen). Nun ändern sich, wie wir sahen, diese Werte aber sehr stark, wenn die Populationsgröße geringer wird, so daß sich neben der Mutations- und Selektionsrate auch die Allelminderung bzw. -mehrung durch Zufall auswirken kann. Gerade die langen Anlaufzeiten kommen dann in Fortfall und bei einem Selektionsvorteil von 1% genügen einige hundert bis einige tausend Generationen, um auch rezessive Mutanten zur Vorherrschaft gelangen zu lassen. Nun sind die tatsächlich vorhandenen Fortpflanzungsgemeinschaften im allgemeinen klein oder sie unterliegen starken Schwankungen, bei denen sie wenigstens vorübergehend klein werden. Weiterhin ist zu bedenken, daß der Selektionsvorteil oft mehr als 1% beträgt. Das gilt in besonderem Maße für interspezifische Konkurrenz, bei der die Merkmale der Arten ohnehin stärker differieren. So fallen denn in den meisten Fällen (nicht bei den relativ großen Fortpflanzungsgemeinschaften von Meerestieren und bei den stabilen Umweltverhältnissen der Tiefsee) die langen Anlaufzeiten fort und die Auslese bewirkt Umwandlungen in Zeiträumen, wie sie für die Rassen- und Artbildung geologisch belegt sind (vgl. Kap. 5).

D. Isolation

Die bisher besprochenen Evolutionsfaktoren können im Ablauf der Generationsfolgen die Bildung neuer Rassen und Arten bewirken. Dieser historische Evolutionsvorgang wird ergänzt und kompliziert durch eine Aufspaltung in Rassen im räumlichen Nebeneinander. Beginnende phylogenetische Differenzierungen können dabei aber immer nur dann vor Panmixie bewahrt bleiben, wenn die historische Isolation durch andere Isolationsformen der Rassen in statu nascendi ersetzt wird. Das kann in verschiedener Weise erfolgen.

1. Populationen oder Populationsgruppen werden räumlich isoliert. Am deutlichsten ist dies dann, wenn sie durch Verbreitungslücken getrennt werden, indem ein kontinuierliches Areal infolge von Klimaschwankungen oder anderen Umweltänderungen sekundär zerrissen wird oder indem eine Ausbreitung über trennende Verbreitungsschranken hinweg erfolgt (z. B. Besiedlung von Inseln durch fliegende oder verdriftete Landtiere über Meeresteile hinweg oder Besiedlung von Seen durch Übertragung von Eiern oder Dauerstadien usw. an den Beinen von Wasservögeln). Es kommt dabei zur Bildung von geographischen Rassen. Nun braucht aber eine solche Isolation gar nicht absolut zu sein. Sehr viele Tierformen haben eine relativ geringe Vagilität, d. h. sie sind durch geringe Beweglichkeit (z. B. Landschnecken, Myriapoden, ungeflügelte Insekten) oder andere ökologische oder sinnesphysiologische (bzw. „psychische") Bindungen (z. B. Ortstreue von Vögeln und Säugetieren) so an ihre engeren Biotope gebunden, daß auch bei kontinuierlicher Verbreitung über ein weites Areal hinweg keine generelle Panmixie eintritt. Bei einer solchen nur relativen geographischen Isolation sind also ebenfalls die Fortpflanzungsgemeinschaften — oft entgegen dem Anschein — relativ klein (was bei entsprechenden Selektionsformeln zu bedenken ist). Eine derart verursachte, mosaikartige oder kettenförmige Rassenbildung mit mehr oder minder allmählichen Übergängen von Rasse zu Rasse ist ganz besonders häufig, bei vielen Vögel-, Säugetier- und Insektengruppen sogar der Normalfall.

Die räumliche Trennung kann sich aber auch auf engere Biotopgrenzen beschränken. Die Zerrissenheit vieler Lebensgebiete (z. B. Waldgebiete, Steppengebiete, Berggipfel, Binnengewässer, bei monophagen Arten die Gruppen der Futterpflanzen, bei Parasiten die Wirtstier-Individuen) führt gleichfalls zur Isolierung von Populationen. Damit können im gleichen geographischen Raume ökologische Rassen entstehen.

2. Im räumlichen Nebeneinander kann die Panmixie auch durch eine paarungsbiologische Isolation verhindert werden. Diese kann dadurch zustande kommen, daß bei manchen Populationen abweichende Fortpflanzungszeiten oder abweichende Paarungsinstinkte (spezielle Lockrufe, Zeremonien der Paarungseinleitung) auftreten oder daß Varianten mit abweichenden Kennzeichen (speziell Geschlechtsgeruch) oder mit abweichenden Kopulationsorganen auftreten. Eine unvollständige, aber auf die Dauer ebenfalls wirkungsvolle Isolation ist auch mit der bereits in zahlreichen Fällen konstatierten Homogamie gegeben, d. h. der Bevorzugung ähnlicher Varianten als Kopulationspartner. Der paarungsbiologischen Isolation kommt auch insofern Bedeutung zu, als sie nicht selten zur Bildung ökologischer oder geographischer Rassen beiträgt.

3. Eine genetische Isolation kann durch Mutanten zustande kommen, die mit der Ausgangsform nicht mehr vermischt werden, weil die Entwicklung der Bastarde in irgend einem Stadium schwer gestört ist (z. B. nach Allo-

ploidie). Es können aber auch lebensfähige Bastarde von normaler (oder gar gesteigerter) Vitalität entstehen, die indes unfruchtbar sind oder eine stark verminderte Fertilität zeigen. Auch diese Formen der genetischen Isolation verknüpfen sich nicht selten mit geographischer Rassenbildung (z. B. oftmals verminderte Fertilität extremer Rassen des gleichen geographischen Rassenkreises).

Über Sterilitätsgene und Bastardsterilität vergleiche man besonders TH. DOBZHANSKY (1951), ferner H. STEINER (1942, 1945), E. HADORN (1949) sowie H. LAMPRECHTS Ansichten (1948, 1949) über interspezifische Gene und über mangelnde Reproduktionsfähigkeit von „Progenen" bei Bastarden.

Wie schon angedeutet wurde, sind alle besprochenen Evolutionsfaktoren zumeist in verschiedenartiger Kombination wirksam. Durch Mutation entsteht dabei das für die Evolution Neue; durch Populationsschwankungen wird es in manchen Fällen ganz zur Vorherrschaft gebracht, gewöhnlich aber nur soweit angereichert, daß die Selektion schneller wirksam werden kann. Durch Isolationsvorgänge wird eine Vermischung der sich anbahnenden rassischen Differenzierung verhindert. Je nach dem Wirkungsgrade der einzelnen Faktoren ist der evolutionistische Effekt dabei sehr verschieden. Ist die Neubildung von Mutanten (der „Mutationsdruck") vorherrschend, so kommt es zu besonders starker individueller Variabilität. Tritt eine extreme Reduktion in der Populationsgröße ein, so entsteht eine sehr einförmige Rasse. Sind die Selektionsvorgänge sehr intensiv, so bilden sich weitgehende Spezialisierungen. Auch wenn die Isolationsprozesse den Vorgang der Rassenbildung beherrschen, während Schwankungen der Populationsgröße und Selektion wenig wirksam sind, führt die richtungslose Mutation zu starker umweltunabhängiger Variabilität und evtl. zu Exzessivbildungen (z. B. auf kleineren Inseln).

E. Bastardierung

Ein letzter Evolutionsfaktor ist schließlich mit der Bastardierung von Rassen gegeben, wie sie durch sekundäre Berührung von ehemals stärker getrennten Arealen auftreten (z. B. Zusammentreffen eiszeitlich entstandener Rassen aus dem westeuropäischen und dem südosteuropäischen Refugium in Mitteleuropa). Normalerweise entstehen dabei allerdings nur Mischrassen, gelegentlich auch Formen mit neuen Merkmalen (speziell auch Formen mit luxurierenden Merkmalen oder erhöhter Vitalität, Heterosis).

Für die Annahme weiterer Faktoren liegt bei infraspezifischer Evolution bisher kein Anlaß vor. Das Zusammenspiel von Mutation, Umkombination der Genanordnungen, Populationsschwankungen, Selektions- und Isolationsvorgängen sowie gelegentlicher sekundärer Bastardierung vermag uns alle bekannten Formen der Rassen- und Artbildung verständlich zu machen, und in einer nicht geringen Zahl von Fällen ist dies auch schon durch eingehende Analysen bestätigt worden.

3. In freier Natur auftretende Typen der Rassen- und Artbildung

Die im vorigen Kapitel zunächst rein theoretisch aufgezeigte große Mannigfaltigkeit in der Wirksamkeit der einzelnen Evolutionsfaktoren und die zahlreichen damit gegebenen Kombinationsmöglichkeiten lassen es von vornherein als selbstverständlich erscheinen, daß es eine ganze Anzahl Typen der Rassen- und Artbildung geben wird und daß wir uns deshalb nicht mit einer generellen Modellvorstellung der infraspezifischen Evolution bescheiden dürfen, wie dies früher gelegentlich von Genetikern angestrebt wurde. Wir müssen also bemüht sein, die nun tatsächlich in freier Natur erkennbaren Wege der Artwandlung aufzuzeigen und ihre jeweilige Bedeutung für das Gesamtbild der Evolution wenigstens näherungsweise abzuschätzen.

Trotz der Vielfalt der theoretisch vorhandenen Möglichkeiten ist nun eine Ordnung der Rassenbildungstypen verhältnismäßig einfach, weil nur zwei der genannten fünf Evolutionsfaktoren völlig unerläßlich sind: Mutation und Isolation der entstehenden Formen. Da nun die speziellen Mutationstypen, die der Rassenbildung zugrunde lagen, nur erst für einen minimalen Prozentsatz analysiert werden konnten, für die Mehrzahl der Formen auch kaum je geprüft werden können (schwere Züchtbarkeit und lange Generationsdauer sehr vieler Tiere), die Isolationsformen aber großenteils erkennbar sind, so sind die letzteren am besten geeignet, einer Einteilung zugrunde gelegt zu werden. Wir können danach fünf Haupttypen von Rassen unterscheiden: 1. historische Rassen, die durch ihre zeitliche Aufeinanderfolge vor Panmixie bewahrt werden; 2. geographische Rassen in mehr oder minder zusammenhängenden geographischen Räumen; 3. ökologische Rassen, die nebeneinander im gleichen geographischen Raum leben, aber im Biotop zumindest zur Fortpflanzungszeit getrennt sind; 4. sexualbiologische Rassen, die durch paarungsbiologische Isolation (s. o.) getrennt sind; 5. genetische Rassen, die miteinander keine vollebensfähigen oder keine voll fertilen Bastarde erzeugen können; 6. Bastardrassen, bei sekundärer Aufgabe der Isolation, speziell der geographischen.

A. Historische Rassen

Alle fossil einigermaßen gut bekannten Tiergruppen lassen erkennen, daß die einzelnen Arten eine verhältnismäßig beschränkte geologische Dauer haben. Heutige Säugetier- und Vogelarten lassen sich z. B. meist nur in das Pleistocän

zurückverfolgen, während im Pliocän auftretende verwandte Formen schon als besondere Arten betrachtet werden müssen. Marine Prosobranchier-Arten gehen zum Teil noch weit in das Tertiär zurück, um dann aber auch von älteren Arten ersetzt zu werden. So zeigen alle Tiertypen einen steten Wandel ihrer jeweiligen spezifischen Ausprägung, der vermuten läßt, daß der Typ der historisch sich bildenden Rassen und Arten der bei weitem verbreitetste und wichtigste ist. Zu der gleichen Folgerung führen Überlegungen über die Auswirkung der zeitproportionalen Mutation und der stetig zusammen mit den Populationswellen wirkenden Selektions- und Isolationsvorgänge. Alle vorteilhaften Mutanten, speziell solche, die eine Erhöhung der Vitalität oder Fertilität zur Folge haben, müssen sich ja auf die Dauer durchsetzen und das Bild der Rassen und Arten im Laufe der Zeit verändern. Auch alle geographische, ökologische oder sexual-physiologische Rassenbildung bedarf einer zeitlichen Komponente.

Immerhin sind die paläontologischen Belege für einen allmählichen historischen Rassen- und Artwandel nicht so reich, wie man meinen könnte. Das liegt wohl hauptsächlich daran, daß vier Voraussetzungen erfüllt werden müssen, die nicht allzuhäufig zusammentreffen: 1. Sedimente mit völlig ungestörter Schichtenfolge; 2. gut fossilisierbare und 3. individuenreiche Organismengruppen sowie 4. Paläontologen, die entsprechende Fundstellen durch mühevolle Aufsammlung von Hunderten und Tausenden von Fossilexemplaren auswerten.

Als Musterbeispiel seien zunächst die Ammonitenrassen der Gattung *Kosmoceras* aus dem Callovien (Jura) genannt, weil sie an mehr als 4000 Exemplaren studiert wurden und zugleich die Problematik der historischen Rassenbildung gut beleuchten (R. Brinkmann 1929). Hier konnte in drei nebeneinander laufenden Stammesreihen ein allmählicher Rassenwandel festgestellt werden, der über mehrere Artstufen hinwegführt und dabei auch Gabelungen der Ahnenreihen in verschiedenen Artenreihen erkennen läßt. Die Übergänge von Rasse zu Rasse und auch von Rasse zu neuer Art sind meist ziemlich allmählich, da sich die Variationsbreiten der unterscheidenden Merkmale von je 2 zeitlich aufeinander folgenden Formen zum Teil überdecken. Trotzdem wird deutlich, daß meist die morphologisch stabileren Phasen länger andauern, während die labile Phase kurzfristiger ist. Dadurch ist die Abgrenzung von Formen auch bei historischen Rassen leichter, als zunächst erwartet werden könnte. Der sehr erfahrene Schweizer Paläontologe E. Kuhn kam zu der gleichen generellen Feststellung (1948). Was das genannte *Kosmoceras*-Beispiel anlangt, so konnte G. G. Simpson (1949) zudem durch Berechnung der Variationskoëffizienten für 5 Merkmale nachweisen, daß die Abspaltung der *pollux-ornatum*-Reihe von der *castor-aculeatum*-Reihe anscheinend so vor sich ging, daß eine Population mit unvollständigem Genbestand abgezweigt wurde und die Erhöhung der individuellen Variabilität dieses Zweiges durch neue Merkmale zustande kam. Wie diese Abtrennung zustande kam, ob durch vorübergehende geographische

Abtrennung und Rückwanderung oder durch irgend eine ökologische oder sexual-physiologische Isolation, ist nicht bekannt.

In einem anderen sorgfältig analysierten Fall, bei der Trilobitengattung *Olenus*, ist mehrfache geographische Abtrennung und Rückwanderung einigermaßen wahrscheinlich. R. Kaufmann (1933, 1934) studierte sechs zeitlich nacheinander auftretende Arten dieser Gattung in einem Profil oberkambrischer Alaunschiefer bei Andrarum in Südschweden (vgl. Abb. 71). Alle Arten zeigen hier rassische Umwandlungen von „Artfrühformen" zu „Artspätformen", wobei in einem Falle auch eine Ahnenreihe von drei aufeinanderfolgenden Arten erkannt wurde: *O. transversus* — *truncatus* — *wahlenbergi*. Im übrigen sind aber die Arten jeweils durch Entwicklungslücken getrennt. Während nun manche Paläontologen aus solchen Lücken in den Stammesreihen auf entsprechend große Entwicklungssprünge (durch „Makromutation") schließen (vgl. Kap. 6A und 6E), nahm Kaufmann wohl zutreffender an, daß es sich jeweils um Neueinwanderungen bzw. Abspaltungen von einem an einem anderen Orte lebenden „Konservativstamm" handelt. Er wies dabei ausdrücklich auf die horizontalen Rassen- und Artbildungen hin, wie sie bei geographischen Rassenkreisen so geläufig sind. Die Verschiebungen können dabei durch die allmähliche oberkambrische Meerestransgression bedingt sein.

Leider ist nun die Nachprüfung geographischer Rassen- und Artbildung und sekundärer Rückwanderung und damit bedingter Überlagerung in der Schichtfolge des gleichen Fundortes für den Paläontologen dadurch sehr erschwert, daß geographische Variation bei Fossilien allgemein schwer zu beurteilen ist. Die zeitliche Gleichsetzung von Horizonten wird ja im allgemeinen nur an der Gleichheit der Fossilien selbst erkannt. Bei Abweichungen der Formen durch geographische Variation ist man deshalb nie sicher, ob die fraglichen Schichten nicht älter oder jünger sind, zumal primitivere und fortgeschrittenere geographische Rassen zu gleicher Zeit leben können, wie dies die rezente Fauna in zahlreichen Fällen erkennen läßt.

Einigermaßen sichere geographische Rassen liegen z. B. bei dem fossilen Pferde *Anchitherium aurelianense* vor, das sich während des Miocäns in Frankreich schneller entwickelte und eine größere Rasse ausbildete als im schweizerischen Mittelland und im anschließenden Süddeutschland, wo eine Zwergform beheimatet war (vgl. H. Wehrli 1938).

Wenn nun sonst aber das Auftreten fossiler geographischer Rassen und damit die Erklärung der Entwicklungslücken am gleichen Fundort schwer zu verifizieren sein wird, so muß ihr doch wohl zugute gehalten werden, daß sie nichts weiter voraussetzt, als daß ein für die Gegenwart festgestelltes generelles Auftreten geographischer Rassen- und Artbildung auch für frühere Epochen anzunehmen ist. Im übrigen darf natürlich nicht vergessen werden, daß es sich bei den Entwicklungssprüngen (Waagenschen Mutationen) in ungestörter Schichtenfolge um fundtechnisch bedingte Lücken oder auch um Sedimenta-

tionslücken handeln kann, die anscheinend häufiger sind, als ursprünglich angenommen wurde. So schreibt z. B. E. HENNIG (1932): „Die Wahrscheinlichkeit für Sedimentationslücken ist in all unseren Profilen auch konkordanter, scheinbar geschlossener Schichtfolgen bei eingehenderem Studium paläogeographischer und feinstratigraphischer Art immer größer geworden." Andererseits ist es selbstverständlich, daß auch die geographische Rassenbildung in der Zeitfolge vor sich geht wie jeder andere Rassen- und Artbildungstyp auch, daß er also unlösbar mit dem historischen Rassenwandel verknüpft ist. Es sollte hier nur betont werden, daß eine rein historische Rassen- und Artbildung, bei der in jedem Zeitabschnitt nur eine nicht in Rassen zerfallende Art vorliegt, relativ selten verwirklicht zu sein scheint.

Weitere Beispiele historischen Rassenwandels wie er in lückenlosen Sedimentationsfolgen oder durch genaue Datierung der Horizonte verschiedener Fundorte erkannt wurde, seien etwas kürzer besprochen.

Unter den Ammonoideen können die von W. WAAGEN schon 1869 aufgedeckten Entwicklungsstufen innerhalb der Stammesreihe von „*Ammonites subradiatus*" aus dem Braunen Jura heute nicht mehr als Rassenstufen, sondern höchstens als Artenreihen gelten, für welche die seither in die Paläontologie eingeführte Bezeichnung „Mutationen" geprägt wurde, mit der historische von räumlicher Rassenbildung (Variationen) unterschieden werden sollte. Die „Rassenstufen" gehören nach heutiger Auffassung verschiedenen Gattungen an: von *Stephanoceras* über *Parkinsonia* — *Perisphinctes* — *Oppelia* zu *Macrocephalites* (vgl. H. SCHMIDT 1935). Auch die in den Zonen 2c bis 1d des Lias auftretende Artenreihe, die von *Scamnoceras angulosum* zu *Sc. angulatum* und weiter über *Saxoceras praecursor* zu *S. costatum*, *S. angersbachense* schließlich zu *S. schroederi* führt, zeigt eine meist allmähliche Umbildung, wie W. LANGE (1941) betont.

Als Beispiel der Rassenwandlung bei Meeresschnecken hatte M. HOERNES schon 1856 die Stammesreihe des Prosobranchiers *Cancellaria cancellata* L. diskutiert, die von kleineren, enger und schwächer skulpturierten Formen aus dem Miocän (Wiener Becken und Tortona, Italien) über eine größere pliocäne Rasse zur rezenten Rasse führt (vgl. O. ABEL 1929, p. 3—5, Fig. 1). Bei den vielgenannten, von F. HILGENDORF 1866 dargestellten Entwicklungsreihen der Schnecke *Gyraulus multiformis* aus dem Steinheimer Becken (oberes Miocän) und den *Viviparus-(Paludina-)*Formen, die M. NEUMAYR (1875, 1880) aus dem Oberpliocän von Westslavonien und von der Insel Kos zusammenstellte, handelt es sich nach der heute vorherrschenden Meinung nur um Standortsmodifikationen. Bei *Gyraulus* steht die Umwandlung flacher in getürmte Formen im Zusammenhang mit dem Aufbruch oder Zufluß von Thermalquellen; bei *Viviparus* wurde die Entwicklung skulpturierter aus glatten Schalen möglicherweise durch Zunahme des Salzgehalts (Brackwasser) hervorgerufen (vgl. O. ABEL 1929). Meines Erachtens ist allerdings trotzdem die Annahme einer auch erblichen Veränderung des Rassenbildes noch keineswegs auszuschließen. Erwiesen

ist (speziell bei *Gyraulus*) lediglich ein Kausalzusammenhang zwischen der Änderung der Umweltbedingungen und der Schalenform. Es kann dabei neben modifikatorischer Einwirkung auch durch Änderung der Selektionsbedingungen eine Bildung erblicher ökologischer Rassen eingetreten sein, wie solche von rezenten Süßwasserschnecken bekannt wurden (vgl. B. F. RUMJANCEV 1928). Skulpturvarianten bei den bereits von NEUMAYR zum Vergleich herangezogenen Süßwasserschnecken der Familie der Melaniiden (s. lat.) sind zudem nur in unwesentlichem Maße modifizierbar. Bei *M. tuberculata* z. B. kommen auf Inseln des Malayischen Archipels bis zu vier stark unterschiedene Skulpturvarianten nebeneinander vor, in dem weiten afrikanischen Verbreitungsgebiet dagegen zumeist nur eine (so bei 98% der Exemplare des Zoologischen Museums zu Berlin). Hier ist ganz deutlich, daß ökologische Faktoren nicht modifikatorisch einwirken, sondern daß erbliche Varianten vorliegen (vgl. B. RENSCH 1934, p. 401 bis 404). Als Beispiel für historische Rassen bei Süßwassermuscheln sei die carbonische *Anthracomyia modiolaris* genannt (vgl. P. S. SYLVESTER-BRADLEY 1951).

Unter den Korallen sind Rassenfolgen beschrieben in der karbonischen Gattung *Zaphrentis* (R. G. CARRUTHERS 1910, P. S. SYLVESTER-BRADLEY 1951). Eine besonders sorgfältige Studie über Rassen- und Artenreihen der Foraminiferengattung *Bolivinoides* (Senon) legten H. HILTERMANN und W. KOCH vor (1950; H. HILTERMANN 1951). Auch bei diesen, an Tausenden von Exemplaren studierten Formen erweist sich die Phase der Abspaltung als jeweils relativ kurz.

Für Säugetiere mögen wenige Hinweise genügen. Die morphologisch sehr stark unterschiedenen Mastodonten *Bunolophodon angustidens* (Mittleres und Oberes Miocän), *B. longirostris* (Unteres Pliocän) und *B. arvernensis* (Mittleres Pliocän und unteres Oberpliocän) sind durch Übergangsformen verbunden, die morphologisch und zeitlich derart vermitteln, daß man hier mit O. ABEL (1929) eine echte Ahnenreihe annehmen kann. Noch etwas eindeutiger sind die rassischen Entwicklungsstufen des Höhlenbären (präspeläoide, speläoide und hyperspeläoide Stufe), wie sie z. B. in der Drachenhöhle von Mixnitz in Steiermark in übereinanderliegenden Knochenschichten von insgesamt 12 m Mächtigkeit aufgefunden wurden (K. EHRENBERG 1928). Auch die Herleitung des heutigen Rothirsches *Cervus elaphus elaphus* über *C. e. angulatus* von dem frühpleistocänen *C. e. priscus* (und evtl. weiter von *C. acoronatus*) entspricht einer wahrscheinlichen Rassenkette.

Unter den Ahnenformen des Menschen ist zumindest der Übergang der mehr oder weniger Cro-Magnon-artigen Formen *(Homo sapiens fossilis)* zum heutigen *H. s. sapiens* als derartiger historischer Rassenwandel anzusprechen. Auch kann die von *Pithecanthropus* über die Rassenformen von Ngandong (Java) — Cohuna (Australien) führende Entwicklungsreihe wohl als Ahnenreihe betrachtet werden. Die generelle Herleitung der Neandertalerstufe von der *Pithecanthropus-*

Stufe (einschließlich *Sinanthropus, Africanthropus*) ist wohl gleichfalls möglich, wenn auch die direkten Ahnenreihen noch nicht im einzelnen klarliegen.

Wenn somit nicht wenige Fälle allmählichen historischen Rassenwandels genannt werden können, so sind diese Fälle insgesamt doch nicht so häufig, wie man das erwarten könnte im Hinblick auf die so sehr viel größere Zahl von Beispielen für Arten- oder Gattungsreihen, bei denen von Form zu Form eine größere Differenz vorliegt. Das ist wohl nur damit zu erklären, daß in früheren Erdepochen ganz so wie in der Gegenwart die Artbildung überwiegend durch geographische Variation, d. h. durch Isolation von Formen in horizontaler Richtung vor sich ging.

Das historische Werden geographischer Rassen bzw. die Formwandlung einer vorhandenen Rasse läßt sich nun nicht selten aber auch schon in der relativ kurzen Zeitspanne feststellen, die der beobachtenden Naturforschung zur Verfügung steht. So hat sich z. B. beim Birkenspanner *Pachys (Amphidasis, Biston) betularia* in weiten Bereichen seines nordwesteuropäischen Verbreitungsgebiets im letzten Jahrhundert eine dominante melanistische Variante *(carbonaria)* soweit durchgesetzt, daß sie vorherrschend geworden ist oder ausschließlich auftritt. Und auf Rügen, Usedom, Wollin und im benachbarten Küstengebiet, in Teilen von Mittel- und Süddeutschland sowie in der Mark Brandenburg ist die Variante erst zwischen 1890 und 1925 aufgetaucht, und sie ist auch jetzt noch in steter Ausbreitung begriffen (vgl. z. B. C. Schneider 1935, sowie C. Schneider und A. Wörz 1939). Man vergleiche Abb. 1, die nach Angaben von H. Ule (1925) und einigen anderen Entomologen angefertigt wurde[1]). Ähnliches gilt für die Nonne *(Lymantria monacha* L.), die in den letzten 30 bis 40 Jahren eine merkliche Zunahme dunkler Varianten (durch 3 Erbfaktoren bedingt) erkennen läßt (H. Gäbler 1939). In der Vogelwelt wurde eine entsprechende Rassenwandlung bei dem neuseeländischen Fliegenschnäpper *Rhipidura flabellifera* wahrscheinlich gemacht. Eine melanistische Variante (vgl. Abb. 2), die früher als besondere Art galt, war zunächst nur von der Südinsel Neuseelands bekannt. Seit 1864 wurde sie aber auch im Süden der Nordinsel beobachtet, wo sie sich anscheinend schnell ausbreitete, so daß sie heute auf der ganzen Insel zu finden ist. Der Zuckervogel *Coereba saccharina* hat gleichfalls eine melanistische Mutante gebildet, die möglicherweise in der 2. Hälfte des letzten Jahrhunderts auf den Antilleninseln St. Vincent und Granada die Ausgangsform völlig verdrängt hat. Allerdings sind diese Ausbreitungsvorgänge bei *Rhipidura* und *Coereba* wegen der Unvollkommenheit der älteren Beobachtungen auch in Zweifel gezogen worden (vgl. E. Mayr 1942). Bei anderen Vögeln der verschiedensten Ordnungen liegen ähnliche Verhältnisse vor, doch sind hier auch die Verbreitungsänderungen noch nicht genauer untersucht worden [melanistische Mutanten der Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla heineken* auf Madeira und den Kanarischen Inseln, Würger *Lanius schach schach* in Südchina, Webefink *Coliuspasser ardens* in West- und Zentralafrika, leuzistische Mutanten von *Accipiter novaehollandiae* in Australien und ausschließlich vorkommend in Tasmanien (Abb. 2 rechts), die Gans *Chen hyperboreus* u. a. (vgl. E. Stresemann 1926)]. Auch eine melanistische Form des Hamsters *(Cricetus cricetus)* hat sich seit Ende des 18. Jahrhunderts vom Unterlauf der Belaja im südlichen Uralgebiet aus längs der Nordgrenze des Hamsterareals bis über den Dnjepr hinweg nach Westen hin ausgebreitet (N. W. Timoféeff-Ressovsky 1939).

[1]) Die von Ule gezeichnete Karte konnte nicht übernommen werden, da hier infolge Verbindung von fernliegenden Fundorten die Flächen des Besiedlungszuwachses einen zu hypothetischen Charakter haben.

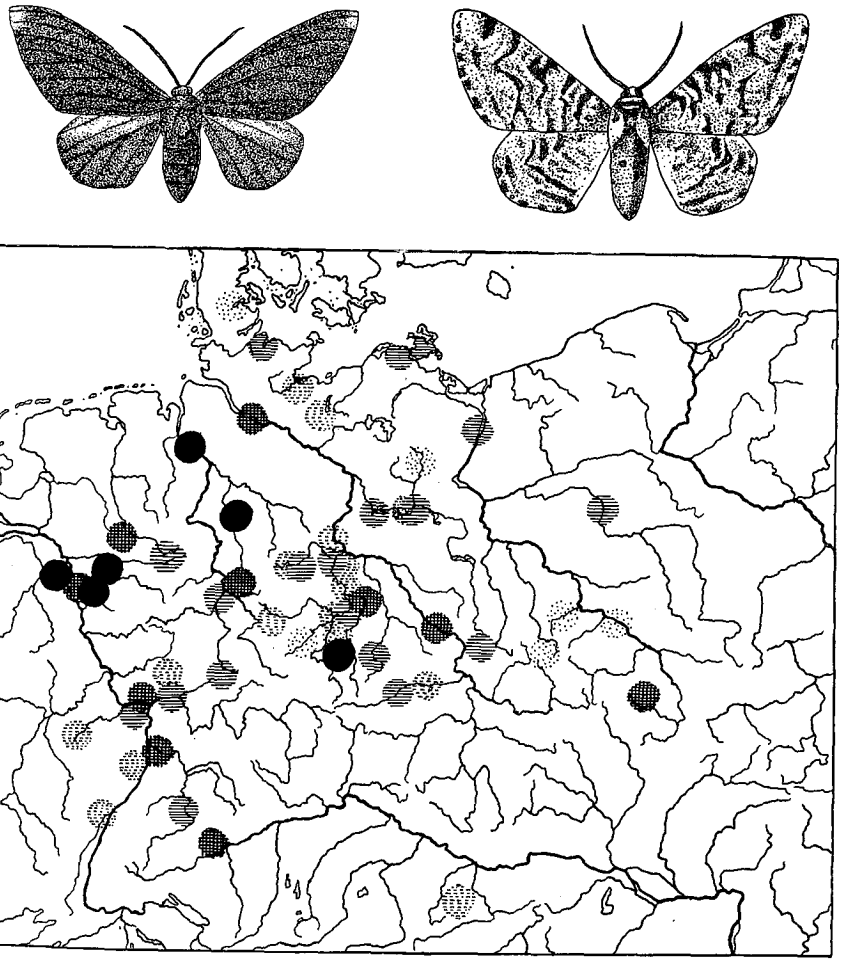


Abb. 1 Auftreten der melanistischen Mutante *(carbonaria)* des Birkenspanners *Amphidasis betularia*, nach den Angaben von C. H. ULE, P. BLASCHE, A. BERGMANN u. a. Schwarz: Nachweise bis 1890, gegittert: bis 1900, gestreift: bis 1910, unterbrochen gestreift: bis 1920, punktiert: seit 1920. — Darüber links die Normalform, rechts die melanistische Mutante (nach SEITZ 1915).

Die unverhältnismäßig schnelle Ausbreitung eines Gens konnten R. A. FISHER und E. B. FORD (1947) auch in einer Kolonie des Schmetterlings *Panaxia dominula* feststellen. Es ist auffällig, daß es sich bei all diesen Beispielen um

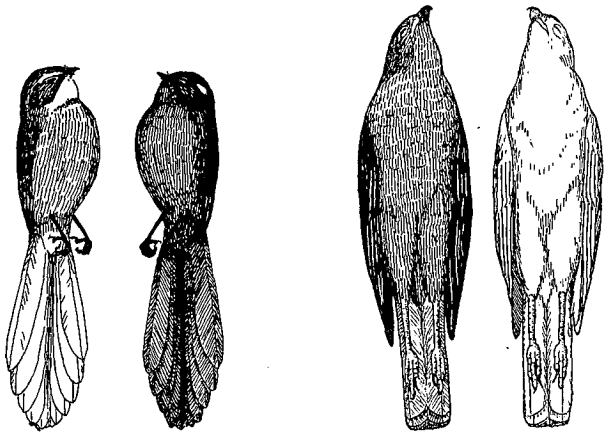


Abb. 2 Links: Fliegenschnäpper *Rhipidura flabellifera* und dessen melanistische Mutante (*„fuliginosa"*) von Neuseeland. (Nach STRESEMANN 1926). — Rechts: Habicht *Accipiter novaehollandiae etorques* und dessen weiße Mutante (*„leucosomus"*) von Neuguinea (nach STRESEMANN 1926).

mehr oder minder aberrante und dominante (oft melanistische) Typen handelt, die außerhalb der „normalen" Variationsbreite liegen („Exotypen" im Sinne REMANES 1928): dieser Typus des relativ schnellen Rassenwandels ist also vielleicht auf bestimmte Mutationstypen beschränkt.

B. Geographische Rassen

Ein gänzlich anderes Bild als die bisher besprochenen Fälle rein historischer Rassenbildung bietet das Studium der geographischen Rassen. Hier brauchen wir nicht nach geeigneten Beispielen zu suchen, denn geographische Variation findet sich in fast jeder Klasse und zumindest bei den formenreichen Gruppen der Land- und Süßwassertiere in außerordentlich großer Zahl (wobei zu beachten ist, daß meist nur morphologisch kenntliche Rassen studiert wurden, neben denen es auch viele „nur" physiologisch unterschiedene zu geben scheint).

Es hat sich vielfach eingebürgert, „Großarten", die in mehrere geographische Rassen zerfallen, als Rassenkreise anzusprechen (vgl. B. RENSCH 1926, 1929, 1934). Dieser Terminus wurde eingeführt, weil extremer differenzierte Glieder eines Rassenkreises sich nicht weniger voneinander unterscheiden als nahverwandte „gute Arten" im alten Sinne, die nicht geographisch variieren, und weil sich solche extremeren Rassen bei sekundärer Berührung oftmals nicht voll fertil oder gar nicht miteinander verbastardieren. Trotzdem sind Rassenkreise und

Arten natürlich nur graduell unterschieden und beide Bezeichnungen oftmals synonym.

Das systematische Spezialstudium der geographischen Rassenbildung ist zwar noch bei keiner Tiergruppe abgeschlossen, doch lassen sich die Verhältnisse heute schon in verschiedenen Fällen einigermaßen sicher beurteilen, wie die folgenden Zahlen lehren. Von den relativ gut bekannten Singvögeln des paläarktischen Gebietes waren bis zum Abschluß von HARTERTS und STEINBACHERS bekanntem Werk (1938) 1715 geographische Rassen beschrieben worden (fragliche Formen nicht mitgezählt), die zu 363 Rassenkreisen zusammengefaßt sind (je 2—31, durchschnittlich 4,7 Rassen pro Rassenkreis) und weitere 153 Arten im älteren Sinne (8,2 % aller aufgeführten Formen[1]), die sich nicht in Rassenkreise einfügen lassen, darunter aber auch viele Grenzfälle zwischen Rasse und Art: s. u.). Für andere Kontinente ergeben sich ähnliche Prozentsätze.

Größere Vogelarten, die durchschnittlich weiter, oft über mehrere Kontinente hinweg verbreitet sind, zeigen eine erheblich schwächere geographische Variation. So finden sich in den 5 Vogelfamilien der Reiher (Ardeidae), Störche (Ciconiidae), Ibisse (Ibididae), Trappen (Otididae) und Kraniche (Gruidae) im paläarktischen Gebiet nur insgesamt 32 Rassen in 20 Rassenkreisen (durchschnittlich 1,6 Rassen pro Rassenkreis, allerdings berechnet unter Weglassung der jeweils noch zum Rassenkreise gehörigen Rassen außerpaläarktischer Gebiete) sowie 24 nicht geographisch variierende Arten (= 42,9 % der beschriebenen Formen). Die Verminderung der Rassenbildung ist bei solchen Großvögeln offenbar durch die bedeutendere Vagilität bedingt, denn auch unter den Kleinvögeln verhalten sich Stand- und Zugvögel verschieden. Die Familien der Rabenvögel (Corvidae), Baumläufer (Certhiidae), Spechtmeisen (Sittidae), Meisen (Paridae), Zaunkönige (Troglodytidae) und Spechte (Picidae), deren Arten überwiegend Stand- oder Strichvögel sind, umfassen in der Paläarktis 586 Rassen in 81 Rassenkreisen neben 34 geographisch nicht variierenden Arten; die Zugvogelfamilien der Würger (Laniidae), Fliegenschnäpper (Muscicapidae s. lat.), Braunellen (Accentoridae), Schwalben (Hirundinidae), Bachstelzen (Motacillidae) und Pirole (Oriolidae) insgesamt 550 Rassen in 173 Rassenkreisen neben 115 geographisch nicht variierenden Arten. Die Zahl der Rassen pro Rassenkreis ist also bei den Stand- und Strichvogelfamilien durchschnittlich 7,2, bei den Zugvögeln durchschnittlich nur 3,2, und die Zahl der geographisch nicht variierenden Arten beträgt bei den Standvögeln 5,5 %, bei den Zugvögeln dagegen 17,3 % der beschriebenen Formen.

Von den in Europa noch weniger vollständig durchgearbeiteten Säugetieren

[1]) Es möchte vielleicht naheliegen, diese übrigbleibenden Arten in Prozenten der „Arten" im älteren Sinne, d. h. der Rassenkreise und Arten, auszudrücken. Dabei wäre aber zu wenig berücksichtigt, daß die Rassenkreise oft aus sehr weitgehend, zum Teil wie Arten differenzierten Gliedern bestehen.

wurden bis 1937 nach F. OEKLANDS kritischer Liste 399 Rassen in 88 Rassenkreisen (durchschnittlich 4,5 Rassen pro Rassenkreis) unterschieden. Leider gab OEKLAND die geographisch nicht variablen „Arten" nicht mit an. Es sind etwa 90 (18% der beschriebenen Formen). Bei eurasiatischen und indoaustralischen Fledermäusen hat z. B. G. H. H. TATE (1941a, b) das Rassenkreisprinzip erfolgreich angewendet (bis 18 Rassen pro Rassenkreis).

Von europäischen Reptilien zählen R. MERTENS und L. MÜLLER (1940) 205 geographische Rassen in 54 Rassenkreisen auf (bis 24 Rassen pro Rassenkreis) neben 50 geographisch nicht variierenden Arten (= 19,6% der beschriebenen Formen), von europäischen Amphibien 62 Rassen in 20 Rassenkreisen, neben 21 Arten (= 25,3% der aufgeführten Formen). (Es ist dabei von Interesse, festzustellen, daß in der 1. Auflage dieses Katalogs 1928 noch 26,5% der Reptilienformen und 28,4% der Amphibienformen als Arten bezeichnet wurden.)

In einer zoogeographischen Übersicht der europäischen Süßwasserfische führte L. S. BERG (1933) 207 geographische Rassen (dazu noch zahlreiche Unterrassen und ökologische Rassen) in 64 Rassenkreisen an neben 186 geographisch nicht variierenden Arten (47% der beschriebenen Formen, bei Einreihung der benannten schwachen Rassen 40%).

Die Monographie der Laufkäfergattung *Carabus* von ST. BREUNING (1932 bis 1936) nennt für Europa (mit Ausschluß der kaukasischen und ostrussischen Randgebiete) 366 geographische Rassen (daneben noch viele als „natio" bezeichnete Formen, die gleichfalls echte geographische Rassen mit relativ kleinem Verbreitungsgebiet darstellen) in 62 Rassenkreisen (je 1—42 Rassen) neben 27 geographisch nicht variablen Arten (= 6,9% der beschriebenen Formen). Innerhalb Deutschlands (einschl. Nordalpen) handelt es sich um 63 Rassen in 22 Rassenkreisen neben nur 3 Arten (= 4,6% der Formen). Diese im allgemeinen flugunfähigen und daher wenig vagilen Käfer neigen also generell stark zur geographischen Rassenbildung. Wenn die asiatischen Formen in BREUNINGS Zusammenfassung fast stets als Arten benannt sind, so handelt es sich hier zweifellos um einen noch unvollkommeneren Stand unserer systematischen und faunistischen Kenntnisse.

Ähnliches gilt auch für viele andere Insektengruppen. So sind bei verschiedenen weiteren Käfergruppen, bei Schmetterlingen, Hymenopteren (speziell Hummeln, Ameisen), Orthopteren u. a. bereits zahlreiche Rassenkreise bekannt geworden, doch kann von einer befriedigenden Kenntnis der geographischen Variation (außer bei den Hummeln und manchen Tagfaltergruppen) noch nicht die Rede sein. Es fehlt dafür in den Sammlungen oft noch an den notwendigen Serien von vielen Fundorten, zum Teil aber auch an dem Willen der Spezialisten, das Rassenkreisprinzip planmäßig durchzuführen. In manchen Gruppen, wie z. B. bei *Drosophila*, wirken sich wohl auch genetisch gut kenntliche Rassenunterschiede (vgl. TH. DOBZHANSKY 1951) morphologisch nur geringfügig aus. Deshalb kann zur Zeit noch schlecht beurteilt werden, in welchem Ausmaß auch

bei den übrigen Insektengruppen eine Artbildung auf dem Wege über die geographische Variation erfolgte. Die geographische Variation bei europäischen Tagfaltern kann z. B. bislang noch schlechter beurteilt werden als etwa bei indoaustralischen Formen, da hier die Bearbeiter, K. JORDAN, H. FRUSTORFER u. a., schon bei der Darstellung in SEITZ' großem Schmetterlingswerk (1927) das Rassenkreisprinzip konsequent anwandten. Unter den Papilioniden, Pieriden und Danaiden führten sie hier 2268 geographische Rassen in 412 Rassenkreisen neben 283 geographisch nicht variablen Arten an (= 11% der beschriebenen Formen). So darf heute wohl schon als wahrscheinlich bezeichnet werden, daß bei fast allen Insekten die geographische Rasse die häufigste Vorstufe der Art ist.

Wie ausschlaggebend für die Beurteilung der systematischen Verhältnisse die Methode der taxonomischen Bearbeitung ist, geht vielleicht am deutlichsten aus der Revision der Prosobranchier-Familie der Cypraeidae durch F. A. und M. SCHILDER (1939) hervor. Bei diesen bekannten Meeresschnecken waren früher nur ganz vereinzelte „Varietäten" beschrieben worden, die als geographische Rassen gelten konnten. Die SCHILDERsche Monographie führt aber nun 279 geographische Rassen in 84 Rassenkreisen neben nur 77 Arten im älteren Sinne auf (= 21% der beschriebenen Formen). Ein solcher überraschender Wandel in der Gliederung einer Tiergruppe mit geologisch hohem Artenalter mahnt zur Vorsicht in der Bewertung anderer Tierklassen, von denen bisher geographische Variabilität noch nicht oder nur in Einzelfällen bekannt wurde.

Es mag deshalb nicht überflüssig sein, noch einmal kurz die Tiergruppen zusammenzustellen, bei denen in letzter Zeit geographische Rassenkreise aufgestellt wurden, obwohl bis dahin nur Arten und nicht geographisch umgrenzte „Varietäten" bekannt gewesen waren: Tunicaten (M. EISENTRAUT 1926: 3 Rassenkreise bei *Ciona* und *Botryllus*), Echinodermen (H. ENGEL 1934, S. HEDING 1942), Cephalopoden (W. ADAM 1941: z. B. *Sepia officinalis* mit 4 Rassen), Phyllopoden (C. WESENBERG-LUND 1904—1908 bei Cladoceren, G. COLOSI 1923 bei *Apus cancriformis*), Copepoden (S. EKMANN 1917—1920 bei *Limnocalanus*, E. BALDI 1941 sogar bei pelagischen Diaptomiden innerhalb des gleichen Sees, L. PIROCCHI 1951 bei kosmopolitischen Copepoden und Cladoceren, F. KIEFER 1952 bei vielen afrikanischen, auch pelagischen Arten), Cumaceen (C. ZIMMER 1930 bei *Diastylis glabra* 6, bei *D. rathkei* 3 Rassen), Hydracarinen (K. VIETS 1926), Skorpione (W. MEISE 1933: Gattung *Rhopalurus* mit 8 Rassenkreisen), Diplopoden (J. KARL 1940), Chilopoden (K. W. VERHOEFF 1938), höhlenbewohnende Isopoden (H. STROUHAL 1939), Trematoden (A. EHRHARDT 1935), Anthozoen (F. PAX 1932: 2 *Antipatharia*-Rassenkreise mit 7 und 5 Rassen, F. PAX 1936: Rassenkreis der Seenelke *Metridium senile* mit 4 Rassen an der europäischen und pazifischen Küste Nordamerikas, E. JAWORSKI 1938 bei *Actinia*, G. FRENZEL 1937 bei *Alcyonium*) und Meeresschwämme (W. ARNDT 1943: 17 Rassenkreise).

Auch im Pflanzenreich ist geographische Rassenbildung nicht selten, von

den Systematikern allerdings wohl noch zu wenig beachtet und zum Teil in ihrer Erkennung durch erbliche ökologische Rassenbildung und Bastardierungen erschwert. Man vergleiche R. von Wettstein 1898 (z. B. *Gentiana, Euphrasia*), B. Rensch 1929, 1939, E. du Rietz 1930 (z. B. *Pinus, Picea, Silene, Celmisia* u. a.), H. Geyr von Schweppenburg 1935 *(Larix, Abies)*, W. Zimmermann 1935 *(Pulsatilla)*, O. Schwarz 1936 *(Pinus)*, G. L. Stebbins 1950.

Wir können also feststellen, daß geographische Rassenbildung bei fast allen Tiergruppen und verschiedenen Pflanzengruppen nachgewiesen werden konnte, daß gerade in jüngster Zeit die Zahl der Beispiele stetig anwächst und daß diese Variationsform in sehr vielen formenreichen Gruppen das taxonomische Bild bereits völlig beherrscht, d. h. so häufig auftritt, daß die vorhandene Artenfülle als überwiegend durch diese Differenzierungsform entstanden gedacht werden kann.

Voraussetzung für eine solche Annahme ist natürlich, daß die für die geographischen Rassen charakteristischen Merkmale erblich sind. Da Modifikation und Mutation häufig in gleicher Richtung liegen (Phänokopie) und trotz ihrer gänzlich verschiedenen kausalen Bedingtheit oft den gleichen Außenfaktoren parallel laufen (weil sie die beiden möglichen Wege darstellen, auf denen der Organismus sich einer Umweltlage anpaßt), ist die sichere Beurteilung der Erblichkeit am Phänotyp im allgemeinen nicht möglich. Experimentelle Prüfungen geographischer Rassen sind nun zwar erst an verhältnismäßig geringem Material, aber doch schon an den verschiedensten Tiergruppen durchgeführt worden. Stets ergaben sich dabei klare genotypische Differenzen hinsichtlich der wesentlichsten Rassenmerkmale, so bei der nordamerikanischen Nagetiergattung *Peromyscus* (F. Sumner 1930, 1932, L. R. Dice 1935, A. Svilha 1935), bei der europäischen Mollmaus *Arvicola scherman* (H. Müller-Böhme 1935), bei den europäischen Igeln *(Erinaceus europaeus* und *E. roumanicus)*, die als stark differenzierte Rassen anzusehen sind (K. Herter 1935), bei Wisent *(Bison europaeus)* und Bison *(Bison americanus* = Grenzfall, s. u.) (E. J. Jwanov und J. Philiptschenko 1916), bei Rot- und Silberfüchsen *(Vulpes)* (z. B. Demoll 1930, p. 42), bei Rassen des afrikanischen Straußes, *Struthio camelus* (J. E. Duerden 1919), bei Rassen der Papageiengattung *Agapornis* (H. Duncker 1929), bei Taubenrassen der Gattung *Streptopelia* (O. Whitman 1919), bei Rassen des Jagdfasans *Phasianus colchicus* (z. B. H. C. Cronau 1902, H. Poll 1911, Thomas und J. Huxley 1927 u. a.: Rassen zum Teil noch als Arten bezeichnet), bei Molchrassen (W. Wolterstorff und M. Radovanović 1938), bei Coccinellidenrassen der Gattung *Epilachna* (K. Zimmermann 1934, 1936), bei Bienen- und Hummelrassen (L. Armbruster, H. Nachtsheim und Th. Roemer 1917), bei Hummelfliegenrassen der Gattung *Volucella* (E. Gabritschewsky 1924), bei geographischen Schmetterlingsrassen der Gattungen *Lymantria* (R. Goldschmidt 1924 bis 1933), *Callimorpha* (R. Goldschmidt 1924), *Spilosoma* (H. Federley 1920, R. Goldschmidt 1924), *Phragmatobia* (J. Seiler 1925), *Colias* (Z. Lorković 1928), *Dicranura* (H. Federley 1937: hier auch Chromosomenzahlen rassisch verschieden), *Leucodonta* (E. Suomalainen 1941), Zygaenen (P. Borey 1941), *Pieris* (B. Petersen 1947), bei Dipteren der Gattung *Drosophila* (die morphologisch oft geringen oder gar nicht charakterisierbaren Rassendifferenzen hier unmittelbar genetisch kenntlich an der Struktur der Riesenchromosomen, vgl. Th. Dobzhansky 1950) usw., für Rassen der Trockenschnecke *Murella* (B. Rensch 1937).

Diese Literaturhinweise lassen sich noch erheblich vermehren, vor allem bei Durchsicht der entomologischen, der tiergärtnerischen und der jagdlichen Literatur (man vergleiche z. B. J. Beninde 1940 über Fremdblutkreuzung beim Rothirsch). Dazu kommen noch die Beobachtungen über Konstanz der Merkmale bei Zucht verschiedener Rassen in gleicher Umwelt, wie dies in allen Zoologischen Gärten zu beobachten ist, vor allem bei den so auffälligen geographischen Rassen von Giraffen, Zebras, Löwen, Straußen, Kasuaren, Fasanen, die ihre kennzeichnenden Merkmale dabei durch Generationen beibehalten. Wie weit andererseits modifikatorische Umwandlungen gehen können, lehren z. B. die felchenverwandten Fische *(Coregonus)*, die bei Verpflanzungen in andere Seen nach wenigen Generationen starke Veränderungen in der Ausbildung des Kiemenfilterapparates aufweisen (vgl. G. Surbeck 1920, L. Kreitmann 1927, A. Thienemann 1928).

Die Erblichkeit der geographischen Rassenmerkmale kann dann weiterhin festgestellt werden an Bastardpopulationen, wie sie in freier Natur bei sekundärer Arealberührung zweier Rassen auftreten, so z. B. in Mitteleuropa vor allem bei Raben- und Nebelkrähe *(Corvus corone corone* und *C. corone cornix)*, bei Schwanzmeisen *(Aegithalos c. caudatus* und *Ae. c. europaeus)*, in Südeuropa bei Haus- und Weidensperling *(Passer domesticus* und *P. hispaniolensis)*, in Nordamerika bei 2 Rassen von *Melospiza melodia* an der San-Francisco-Bay (A. H. Miller 1949), bei 2 Rassen von *Junco caniceps* in Arizona (A. H. Miller 1941) und anderen Formen. Die Zahl der einschlägigen Beispiele ist hier sehr groß (man vergleiche auch W. Meise 1928, 1936, G. Dementieff 1936, 1938, B. Rensch 1936, 1945, p. 42—43, E. Mayr 1942, H. Johannsen 1944). Kennzeichen derartiger Bastardgebiete ist die erhöhte Variationsbreite, welche die Variabilität der beiden einander berührenden Rassen umfaßt.

Schließlich läßt sich die Erblichkeit wenigstens noch einigermaßen wahrscheinlich machen in den zahlreichen Fällen, in denen, wie so häufig, schärferen Rassengrenzen keinerlei kenntliche Umweltänderungen parallel laufen oder in denen einheitliche Rassen über sehr weite Areale mit stark unterschiedenen Umweltverhältnissen hinweg verbreitet sind.

Aus allen derartigen Experimenten und Populationsstudien hat sich ergeben, daß die Merkmale, welche die Systematiker zur Charakterisierung geographischer Rassen benutzen, im allgemeinen genotypisch bedingt sind. Trotzdem

darf man nie außer acht lassen, daß in allen Fällen, in denen es an genaueren Analysen fehlt, die Voraussetzung der Erblichkeit nur auf Analogieschlüssen (von allerdings oft hoher Wahrscheinlichkeit) beruht. Für unsere in diesem Kapitel zu behandelnde Fragestellung kann jedenfalls die generelle Feststellung getroffen werden, daß die so verbreitete geographische Rassenbildung als meist genotypische Variation Vorstufe der Artbildung sein kann.

Zumeist sind geographische Rassen durch mehrere Gene voneinander unterschieden. Durch Ausprägung verschiedener geographischer Rassen wird also eine Art zu einem genetisch sehr komplexen Gebilde, das insgesamt für Anpassungen in verschiedenen Richtungen geeignet ist und daher große evolutive Potenzen besitzt (vgl. S. WRIGHT 1939). Dieser Vorteil hat wohl die so generelle Ausprägung geographischer Variation begünstigt.

Eine weitere Voraussetzung für die Annahme, daß geographische Rassen die häufigsten Vorstufen neuer Arten sind, ist der Nachweis von Zwischenformen zwischen geographischer Rasse und Art. Fehlt es doch auch in der neueren Literatur nicht an Stimmen (vgl. besonders R. GOLDSCHMIDT 1935, 1940, 1952), welche die geographischen Rassen als sekundäre Aufspaltungen der auf anderem Wege entstandenen Arten ansprechen (vgl. auch Kap. 3 G.). Dazu ist zunächst festzustellen, daß bei geographischer Variation prinzipiell die gleichen Merkmale abgeändert sein können, die auch Arten kennzeichnen, daß es sich also nicht nur um phylogenetisch unwesentliche Charaktere (wie Färbungs-, Größen- und Proportionsnuancen) handelt. Wie ich dies an anderen Stellen schon mehrfach ausführlicher darstellte (vgl. besonders B. RENSCH 1929, ferner 1934, 1943), unterscheiden sich viele geographische Säugetierrassen auch im Schädelbau, in Zahnmerkmalen, in der Zehenzahl (Rassen des Nagers *Dipodomys heermani* mit 4 oder 5 Zehen: F. H. DAHL 1939), in relativen Organgrößen, in der Wurfgröße, Vogelrassen auch in osteologischen Differenzen, Organproportionen, Eifarbe, Eiporung, Gelegezahl, Stimme, erblich fixierten Biotopansprüchen und Zuginstinkten, Fischrassen auch in Wirbel- und Flossenstrahlzahl und in Wanderinstinkten, Insektenrassen auch in der Zahl der Generationen pro Jahr sowie (und oft stark) in der Ausbildung der Genitalarmaturen, Mollusken gelegentlich gleichfalls in den Genitalien und in der Ausbildung der Radula usw. (B. RENSCH 1943; vgl. auch E. MAYR 1942).

In diesen und anderen Merkmalen sind nun oftmals extreme Glieder größerer Rassenkreise so weitgehend unterschieden, daß sie rein morphologisch betrachtet auch als „gute Arten" angesprochen werden können (deshalb ja der für genauere Charakterisierung nicht überflüssige Terminus „Rassenkreis"). Es ist anzunehmen, daß sich extreme Rassen in manchen Fällen auch tatsächlich wie gute Arten verhalten, d. h. sich normalerweise nicht verbastardieren würden, wenn sie sekundär im gleichen Biotop zusammenkämen, wie dies bereits für die Kohlmeisenrassen *Parus m. major* und *P. major wladiwostokensis* im Amurgebiet erwiesen wurde (vgl. B. RENSCH 1934, 1945). Ich gebe für dieses

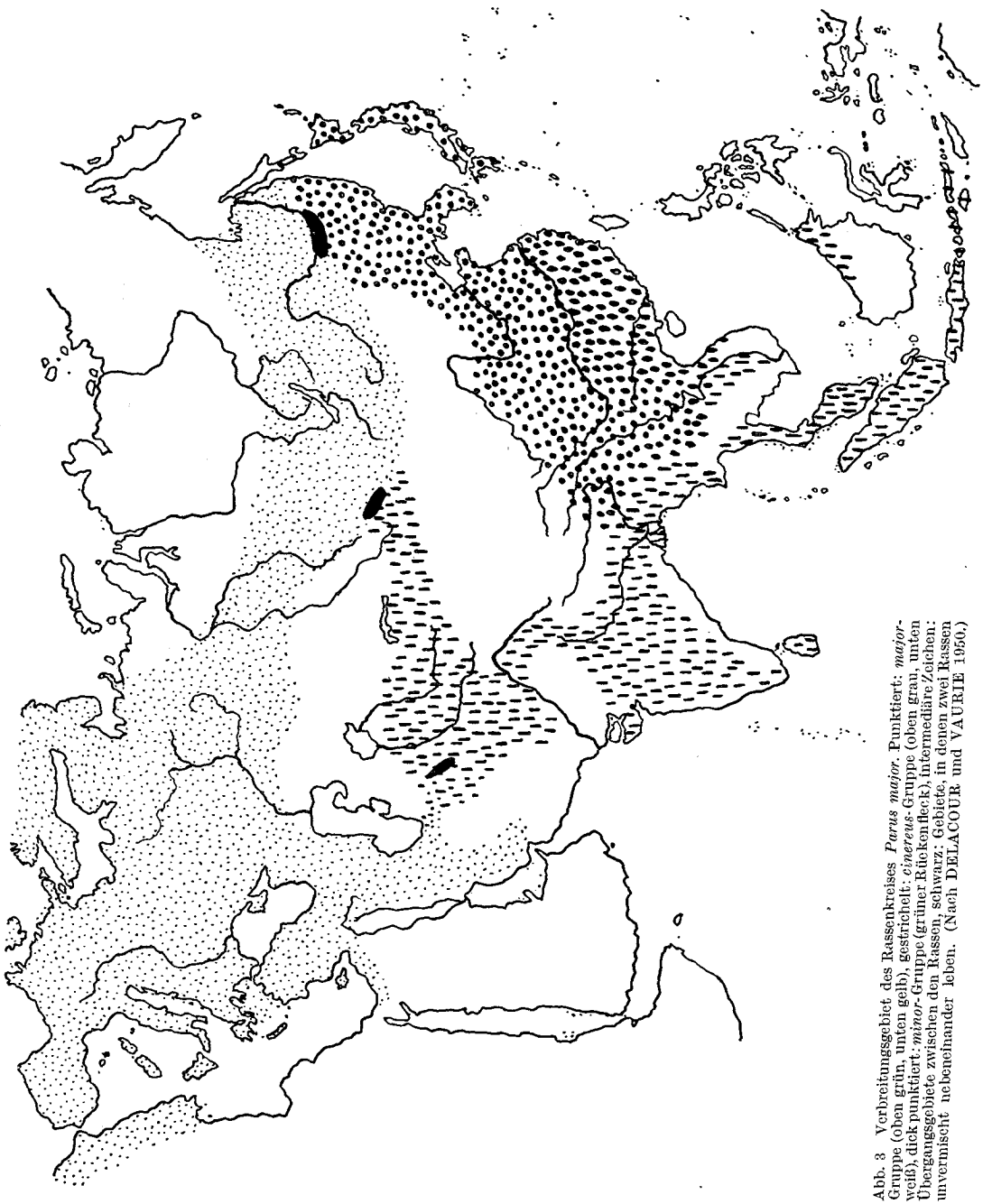


Abb. 3 Verbreitungsgebiet des Rassenkreises *Parus major*. Punktiert: *major*-Gruppe (oben grün, unten gelb), gestrichelt: *cinereus*-Gruppe (oben grau, unten weiß), dick punktiert: *minor*-Gruppe (grüner Rückenfleck), intermediäre Zeichen: Übergangsgebiete zwischen den Rassen, schwarz: Gebiete, in denen zwei Rassen unvermischt nebeneinander leben. (Nach DELACOUR und VAURIE 1950.)

schöne Musterbeispiel hier noch einmal eine genauere Karte, die nach der neueren Revision des Rassenkreises von J. DELACOUR und CH. VAURIE (1950) verbessert wurde. Auf Abb. 3 wird deutlich, daß die europäisch-asiatischen, grünrückigen und gelbbäuchigen Formen in Persien allmählich in die graurückigen, weißbäuchigen Formen des südasiatischen Gebietes übergehen *(intermedius)*, die dann weiterhin in China über die Mischform *commixtus* in China in die schwächer grünrückigen, weißbäuchigen, ostasiatischen Rassen übergehen. Im mittleren Amurgebiet (schwarz) lebt eine derartige Rasse *(minor)* unvermischt wie eine gute „Art" neben der wahrscheinlich sekundär von Westen her darübergeschobenen grünrückigen, gelbbauchigen Rasse *major*. Ein entsprechendes Verhalten zweier Rassen wurde an einzelnen Punkten auch in Rassengrenzgebieten der Rassen *intermedius* und *bokharensis* sowie *turkestanicus* und *major* gelegentlich beobachtet.

Solches nur stellenweise unvermischtes Nebeneinanderleben von Rassen, die sonst kontinuierliche Rassenkomplexe bilden, wurde auch festgestellt für die Gimpelrassen *Pyrrhula p. pyrrhula* und *P. p. cineracea* im Sajan, Altai und Kusnetzker Alatau (bei nur gelegentlicher Bastardierung, Mischrasse aber am Jenessei) (vgl. H. JOHANSEN 1944), für die Laubsängerrassen *Phylloscopus trochiloides viridanus* und *Ph. tr. plumbeitarsus* im oberen Jenisseigebiet (C. B. TICEHURST 1938, E. MAYR 1942), für die Hirschmäuse *Peromyscus maniculatus artemisiae* und *P. m. osgoodi* am Ostrand des Gletschernationalparks in Montana, für *P. m. austerus* und *P. m. oreas* in der Puget Sound-Region bei Washington, für *P. m. bairdii* und *P. m. gracilis* in Michigan (ökologische Trennung, Bastarde selten: L. R. DICE 1931). Auch die Silbermöwe *Larus argentatus* und die Heringsmöwe *L. fuscus*, die in einem großen Teil von Europa als gut geschiedene „Arten" nebeneinander leben, stellen nach B. STEGMANNS Untersuchungen eigentlich Rassen eines großen circumterrestrischen Rassenkreises dar, die als scharf differenzierte Endglieder an einem Ende des ringförmigen Areals (Europa) sekundär übereinandergeschoben sind. E. STRESEMANN und N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1947) schlugen vor, in diesem Grenzfall die 19 fraglichen Formen auf 3 oder 4 Arten zu verteilen. Schließlich zeigt auch der Schmetterlings-Rassenkreis *Junonia lavinia* klare Rassengliederung in Nord- und Südamerika, während auf den westindischen Inseln die von Süden und von Norden her eingewanderten Formen unvermischt nebeneinander leben (W T. M. FORBES 1928).

Außer solchen extremen Rassendifferenzierungen innerhalb eines Rassenkreises treten aber auch sonst häufig Grenzfälle zwischen geographischer Rasse und Art auf. Es sind dies die so zahlreichen Fälle, in denen die Systematiker eine klare Entscheidung zwischen beiden Kategorien nicht treffen können. Es handelt sich dabei häufig um Formen, deren morphologische Divergenz so groß ist, daß man schon von Arten sprechen könnte, deren Verbreitungsareale aber einander geographisch ersetzen, ohne direkt aneinander zu grenzen. Das gilt

z. B. für manche Inselformen (vgl. auch Abb. 4), für marine „Zwillingsarten" beiderseits des Panamagebietes oder für nahverwandte Arten und Rassenkreise im Norden der Alten und Neuen Welt wie Edelhirsch und Wapiti, Wisent und Bison, Edelmarder und Fichtenmarder, europäischen und nordamerikanischen Biber usw. Ich bezeichnete solche Fälle als Artenkreise oder geographische Subgenera (B. RENSCH 1928, 1929, 1934), E. MAYR nannte sie neuerdings Superspecies. In anderen Fällen handelt es sich hier schon um stellvertretende junge Arten, deren Areale einander etwas überschneiden, wobei aber — ähnlich wie bei den oben genannten Rassen — nur in einigen Gebieten Bastardzonen auftreten, während die Formen in anderen Gebieten unvermischt nebeneinander leben. Das ist z. B. der Fall bei Haus- und Weidensperling *(Passer domesticus* und *P. hispaniolensis:* Bastarde nur in Italien, Algier, auf Korsika und Kreta), bei Blaumeise und Lasurmeise *(Parus caeruleus* und *P. cyaneus)*, bei den Wüstenschnecken *Eremina desertorum* und *E. hasselquisti* in Ägypten oder den Baumschnecken *Amphidromus contrarius* und *A. reflexilabris* auf der kleinen Sundainsel Timor.

Eine weitere Stufe solcher Grenzfälle wird durch Formen repräsentiert, die einander noch ähnliche, relativ junge Arten darstellen, im wesentlichen einander geographisch vertreten, aber in sekundären Überschneidungsgebieten der Areale sich nicht verbastardieren [Beispiele: die in eiszeitlichen westeuropäischen und südosteuropäischen oder westasiatischen Refugien differenzierten und heute nebeneinander in Mitteleuropa lebenden Artenpaare wie Grünspecht *(Picus viridis)* und Grauspecht *(P. canus)*, Nachtigall *(Luscinia megarhynchos)* und Sprosser *(L. luscinia)*, Laufkäfer *Carabus purpurascens* und *C. violaceus* usw.]. (Weitere Beispiele von Grenzfällen bei B. RENSCH 1929, 1934, 1943.) Bei den letzgenannten Fällen ist wahrscheinlich der physiologische Abstand noch relativ gering und in Gefangenschaft sind Bastarde evtl. möglich (z. B. bekannt von Sprosser und Nachtigall). Auch L. R. DICE 1940 gab ein derartiges Beispiel bekannt: die Nager *Peromyscus leucopus* und *P. gossypianus* sind nächstverwandte, aber klar geschiedene Arten, die in einem sekundären Berührungsgebiet — Dismal Swamp, Virginia — unvermischt nebeneinander leben, in Gefangenschaft aber kreuzbar sind und fruchtbare Nachkommen liefern. Es kommt für die Weiterdifferenzierung zu Arten bzw. zu stärker unterschiedenen Arten eben zunächst nur darauf an, daß in freier Natur eine Panmixie unterbleibt und damit der Weg für eine Fortdifferenzierung frei ist. Insofern sind die zuletztgenannten Grenzfälle also tatsächlich schon als echte Arten anzusprechen.

Im übrigen ist aber verschiedentlich auch bereits bei Bastarden von extremen geographischen Rassen eine Verminderung der Fertilität festgestellt worden. Aus den Kreuzungsversuchen von R. H. THOMAS und J. HUXLEY (1927) an verschiedenen Fasanenformen geht z. B. hervor, daß Mischlinge der relativ stark unterschiedenen Rassen *Phasianus colchicus formosanus* (Formosa) und *Ph. c.*

versicolor (Japan) 87 % unfruchtbare Eier lieferten und von den schlüpfenden Küken nur die Hälfte die Geschlechtsreife erreichte. Bastarde der Pappelschwärmerrassen *Smerinthus populi populi* (Europa) und *S. p. austauti* (NW.-Afrika) waren in beiden Geschlechtern in F_1 und F_2 teilweise steril (M. STANDFUSS 1909). Bei Kreuzung stark unterschiedener Rassen des Schwammspinners *Lymantria dispar* oder der Kupferglucke *Lasiocampa quercus* macht sich die physiologische Störung durch das Auftreten von Intersexen bemerkbar (vgl. R. GOLDSCHMIDT 1920). Eine Analyse von Bastarden extremer Molchrassen des Rassenkreises *Triturus cristatus* durch H. G. CALLAN und H. SPURWAY (1951) erbrachte den wichtigen Nachweis, daß die Chromosomenkonjugation in der Meiose in weitem Ausmaß gestört ist und daß auch bei dieser Tiergruppe Inversionen auftreten. Bei Bastarden der Molche *Pleurodeles waltl* und *Pl. hagenmüllerie*, die auch als Angehörige eines Artenkreises (Spanien und Tunis) betrachtet werden können, fand H. STEINER (1942, 1945) letale Fehlentwicklungen in der F_2-Generation. Eine genetische Analyse geographisch stellvertretender Arten der Fischgattung *Limia* durch H. BREIDER (1936) lehrte dagegen, daß hier fruchtbare Bastarde entstehen.

Wesentlich ist nun, daß solche Grenzfälle bei allen geographisch variierenden Tiergruppen in verhältnismäßig großen Prozentsätzen auftreten. Das wird aber nur deutlich, wenn der bearbeitende Systematiker diese Zwischenformen besonders beachtet und kennzeichnet, denn rein terminologisch werden sie normalerweise teils „noch" zu den geographischen Rassen, teils „schon" zu den guten Arten geschlagen. Bei der Bearbeitung der Vögel von den Kleinen Sundainseln Lombok, Sumbawa und Flores stellte ich (1931) 47 derartige Grenzfälle neben 160 eindeutigen Rassenkreisen fest. E. STRESEMANN (1931) kennzeichnete bei der monographischen Übersicht über die Brillenvögel (Zosteropidae) 6 Grenzfälle neben 22 Rassenkreisen und 30 einzelnen Arten. Unter den Finkenvögeln (Fringillidae) Westsibiriens fand H. JOHANSEN (1944) 6 Beispiele („Artengruppen") neben 38 Rassenkreisen und Arten, unter den Rabenvögeln (Corvidae) 3 Fälle neben 8 weiteren Rassenkreisen und Arten. Schon diese Beispiele lehren, daß die Grenzfälle zwischen geographischer Rasse und Art prozentual so häufig sind, wie dies bei vorwiegend durch geographische Isolierung bedingter Artbildung zu erwarten wäre. (Man vergleiche auch die von A. KNOERZER, 1940, angegebenen Artenkreise bei saharischen Schwarzkäfern, Tenebrionidae). Weitere Beispiele von Grenzfällen zwischen Rassen und „guten Arten" finden sich bei: B. RENSCH 1928, 1929, 1931, 1934a, b, 1937, 1943, W. MEISE 1928, W. HERRE und F. RAWIEL 1939, H. S. FITCH 1940, H. VON BOETTICHER 1940, 1941, 1944, S. D. RIPLEY und H. BIRCKHEAD 1942, E. MAYR 1942, C. L. HUBBS 1943, C. L. HUBBS und R. R. MILLER 1943, W. HOVANITZ 1949, G. NOBIS 1949 usw.

Wenn wir somit die geographische Rassenbildung mit Recht als die häufigste und in vielen Tiergruppen weitaus vorherrschende Vorstufe der Art ansprechen

können, so erhebt sich noch die Frage, ob solche Formen, die heute als geographisch nicht variable Arten (Arten im älteren Sinne) auftreten, andere Vorstufen durchlaufen haben müssen. Eine Antwort wird sich darauf nur selten geben lassen. Es ist prinzipiell möglich, daß heutige Arten die einzig erhalten gebliebenen Glieder ehemaliger Rassenkreise darstellen. Besonders bei geologisch alten Arten kann gelegentlich eine geographische Variation evtl. auch dadurch überflüssig geworden sein, daß Anpassungsmerkmale an wechselnde Umweltlagen erworben wurden, die eine modifikatorische Einstellung auf wechselnde Biotopsonderheiten gestattet. Viele kleine Süßwasserorganismen zeigen z. B. mit der Ausprägung von Zysten, Statoblasten, Dauereiern usw. und mit der modifikatorischen Ausprägungsmöglichkeit umweltentsprechender Wuchsformen solche plastischen Merkmale. Im allgemeinen wird man aber trotzdem sagen müssen, daß zumindest dann, wenn ganze Tiergruppen heute keine geographische Variation erkennen lassen, auch für die jüngere geologische Vergangenheit der Gruppe kein solcher Ausbildungstyp vorauszusetzen ist. (Wie erwähnt, ist aber zu beachten, daß bisher für die meisten heute nur in Arten gegliederten Gruppen eine entsprechende sorgfältige Prüfung noch aussteht.) —

Weiterhin ist nun die wichtige Frage zu stellen, welche Ausleseformen bei der geographischen Rassenbildung vorwiegend wirksam sind. Das läßt sich verhältnismäßig weitgehend beantworten durch das Studium der Parallelität zwischen bestimmten Merkmalen und manchen Umweltfaktoren. Es ergeben sich dabei drei evolutionistisch verschiedenartige Untergruppen von geographischen Rassen: 1. solche, deren kennzeichnende Merkmale ohne Beziehung zur Umwelt, richtungslos entstanden; 2. solche, deren Merkmale in geographischer Folge abgestuft sind, ohne daß eine Auslese durch Umweltfaktoren wahrscheinlich ist, und 3. solche, die bestimmten Umweltfaktoren parallele und daher wahrscheinlich durch natürliche Auslese verursachte Charaktere aufweisen. Wir wollen diese 3 Fälle kurz besprechen.

1. Richtungslose geographische Variation kommt vor allem dann zustande, wenn die Wirkung der Isolation stärker ist als die Auslese und wenn damit der „Mutationsdruck" den „Selektionsdruck" überdeckt und wenn weiterhin durch starke Populationsschwankungen oder durch Begründung neuer Populationen mit nur wenigen Individuen die Variationsbreite vermindert wird. Es findet sich daher richtungslose Rassenbildung z. B. häufig bei Rassenkreisen, die über ein Inselgebiet mit ähnlichen Umweltbedingungen (etwa in den Tropenländern) verteilt sind. Speziell bunte Vögel wie Fruchttauben, Papageien, Pittas, Blütenpicker (= Dicaeiden) usw. zeigen hier oftmals auf jeder Insel oder Inselgruppe eine andere Ausdehnung und Anordnung einzelner Färbungsbezirke, ohne daß Beziehungen dieser Abweichungen zu besonderen Umweltfaktoren erkennbar sind. Der Papageien-Rassenkreis *Trichoglossus ornatus* (= *Tr. haematod* bei J. L. PETERS 1937) z. B., der von Celebes und Bali an ostwärts über Neuguinea und Nachbarinseln bis Neu-Kaledo-

nien sowie Australien verbreitet ist (Abb. 4), hat auf den Kleinen Sundainseln Bali und Lombok (Rasse *mitchelli*) einen dunkelvioletten Kopf, rote Brust und violettschwarzen Bauch mit grünen Bauchseiten, auf der benachbarten Insel Sumbawa *(forsteri)* ist der Bauch nur in der Mitte dunkelviolett, die Bauchseiten sind gelb, auf der anschließenden Insel Flores *(weberi)* fehlt alles Rot im Gefieder, und die Unterseite ist gelbgrün, auf dem benachbarten Timor *(capistratus)* ist die Brust orangegelb, der Bauch schwärzlichgrün, auf dem nördlich

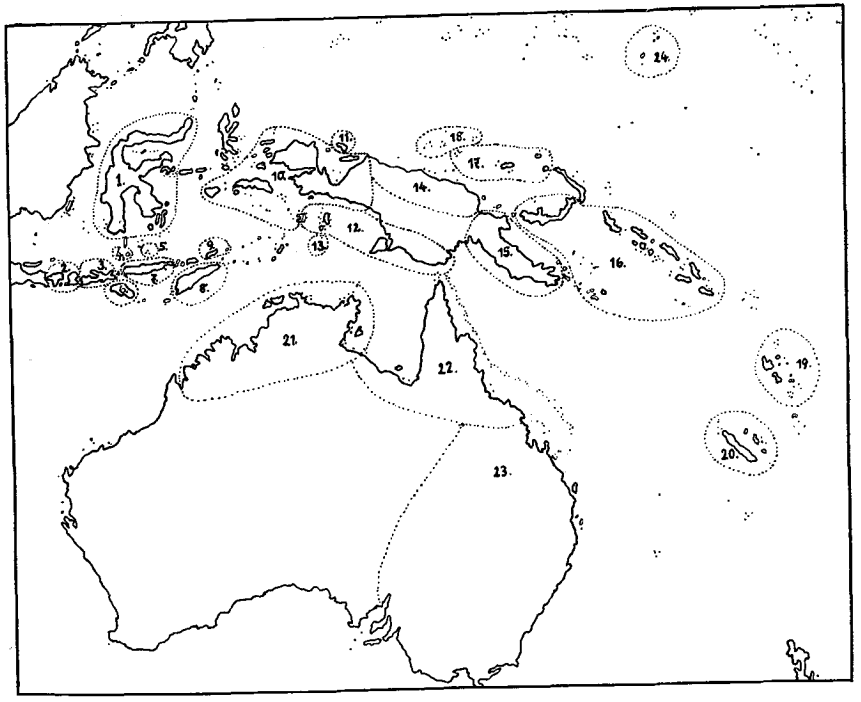


Abb. 4 Rassenverbreitung des Pinselzungenpapageis *Trichoglossus ornatus*. 1. *T. o. ornatus*, 2. *mitchelli*, 3. *forsteri*, 4. *djampeanus*, 5. *stresemanni*, 6. *fortis*, 7. *weberi*, 8. *capistratus*, 9. *flavotectus*, 10. *haematodus* 11. *rodenbergi*, 12. *nigrogularis*, 13. *brooki*, 14. *intermedius*, 15. *micropteryx*, 16. *aberrans*, 17. *flavicans*, 18. *nesophilus*, 19. *massena*, 20. *deplanchii*, 21. *rubritorquis*, 22. *septentrionalis*, 23. *moluccanus*, 24. *rubiginosus*.

davon gelegenen Celebes *(ornatus)* ist die violettblaue Kopffärbung nach hinten durch ein rotes, schwarz geschupptes Band begrenzt und auch die roten Brustfedern zeigen schwärzliche Säume, der Bauch ist dunkelgrün, so daß diese stärker abweichende Form auch als eigene Art betrachtet wird, usw. All diese Färbungen gewähren dem Vogel wahrscheinlich stets in annähernd gleicher Weise Schutz, da all die genannten Kombinationen ein buntes Federkleid ergeben, das in Bäumen mit roten Blütenbüscheln (viel aufgesucht werden z. B. die derart blühenden *Erythrina*-Bäume) einen guten Schutz bietet. Es ist mithin wahrscheinlich, daß hier richtungslose Mutation ohne besondere Auslesevorgänge für die Rassenentstehung ausschlaggebend war bzw. daß es sich bei diesen

Farbwandlungen um pleiotrope Nebenwirkungen von Genen handelt, die daneben gänzlich andere, der Auslese unterliegende Merkmale kontrollieren. Von Interesse ist dabei, daß nicht nur eine extreme Rasse ohne Zoonerythrin (s. o.: *weberi*), sondern auch eine Form entstand, bei der durch starke Zoonerythrinpigmentierung alle gelben und grünen Färbungen unterdrückt wurden. Es ist verständlich, wenn die Systematiker diesen insgesamt dunkelbräunlichrot aussehenden Vogel nicht mehr als Rasse, sondern als besondere Art *(Tr. rubiginosus)* betrachten, zumal er ohnehin an der Peripherie des *Trichoglossus*-Areales, nämlich auf den Karolinen beheimatet ist (Grenzfall!). — Sehr lehrreich ist in dieser Beziehung auch die von E. Mayr (1932, 1942) gegebene Übersicht über die Färbungscharaktere der Rassen des bunten Würgers *Pachycephala pectoralis* im melanesischen Inselgebiete oder der *Monarcha castaneoventris*-Rassen auf den Salomonen oder der *Microscelis leucocephalus*-Rassen in Südasien. In all diesen Fällen sind die Rassen durch jeweils verschiedene Kombination verschiedener alternativ variierender Merkmale zustande gekommen.

Ähnlich sind auch bei anderen Tiergruppen oftmals bestimmte, systematisch kennzeichnende Merkmale von Rasse zu Rasse ohne erkennbare Beziehung zur Umwelt abgewandelt. So stellen z. B. 4 in British Columbia auftretende Rassen der Hirschmaus *Peromyscus maniculatus* nur die Kombinationsmöglichkeiten von 3 unterscheidenden Merkmalen dar, von denen jeweils 2 gekoppelt sind: 1. relativ kurzer Schwanz und relativ großer Schädel und dunkle Färbung = Rasse von Bowen-Island; 2. relativ kurzer Schwanz und relativ großer Schädel und helle Färbung = Rasse von Satura-Island; 3. relativ langer Schwanz und relativ kleiner Schädel und dunkle Färbung = Rasse des Festlandes; 4. relativ langer Schwanz und relativ kleiner Schädel und helle Färbung = Rasse von Vancouver-Island (W. L. Engels 1936). — Bei einer monographischen Darstellung des Glattechsen-Rassenkreises *Ablepharus boutonii*, der in mehr als 40 Rassen von Hawaii und Australien bis Ostafrika und zu den Bonininseln verbreitet ist, betont R. Mertens (1931), daß auch hier überwiegend richtungslose und „bipolar" zu bestimmten Extremen führende Mutation das Erscheinungsbild der Rassen bestimmte: so gibt es Riesenformen von 47—54 mm und Zwergformen von 35—38 mm Länge, melanistische, blasse, derbgestreifte und punktstreifige (Abb. 5), hochköpfige und flachköpfige Formen, solche mit 30—34 und solche mit nur 20—22 Schuppenreihen, ohne daß diese Merkmale Beziehungen zu den Umweltverhältnissen erkennen lassen.

Auch den von E. Stresemann bearbeiteten Mutanten von Vögeln (vgl. z. B. 1926) liegen anscheinend oftmals zufällige, umweltunabhängige Färbungsänderungen zugrunde. Das gilt z. B. gleichfalls für den Laufkäfer-Rassenkreis *Carabus monilis*, der in den zahlreichen, von Frankreich und England bis Südrußland und zum Balkan verbreiteten Rassen eine sehr heterogene Elytrenskulptur aufweist. Diese ist fast glatt (Intervalle kaum erhoben) bei der Rasse *preyssleri* in Böhmen, Schlesien und Nordungarn, durch Kettenstreifen (Primärintervalle)

und unzerteilte Längsrippen (sekundäre und tertiäre Intervalle) kräftig ausgebildet (Rasse *monilis)*, oder mäßig zerteilt (z. B. Rassen *illigeri* von Bosnien, *semetrica* von Serbien, Banat), oder die Skulptur variiert zwischen der Ausprägung von glatten sekundären und tertiären oder nur glatten tertiären Intervallen bis zur Zerteilung aller drei Intervalle *(kollari:* Rumänien*)*, usw.

Wenn es sich in derartigen Fällen, die in fast allen Tiergruppen zu finden sind, zumeist um evolutionistisch relativ belanglose Merkmale handelt, so sei jedoch auch betont, daß bei Insekten und auch den genannten Caraben gerade die Genitalarmaturen, d. h. anatomische Differenzen, die speziell für die Differenzierung von Arten und Rassenkreisen von Bedeutung sind, bei geographi-

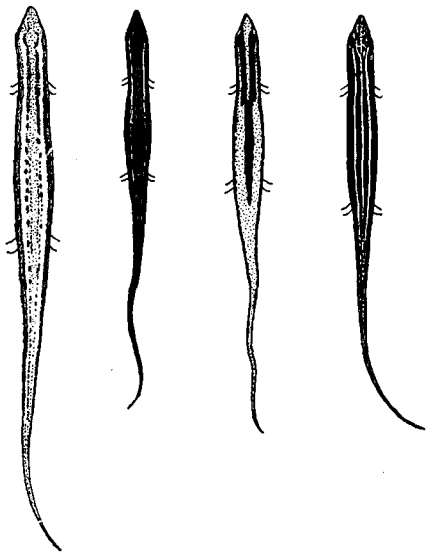


Abb. 5 Geographische Rassen der Glattechse *Ablepharus boutonii* mit extremer Ausprägung von richtungslos aufgesprungenen Merkmalen. Von links nach rechts: Riesenrasse von der Insel Juan de Nova *(caudatus)*, Zwergrasse von Viti Levu *(eximius)*, Rasse von Lombok *(cursor)*, Rasse *quinquetaeniatus* von unsicherem Fundort, wahrscheinlich einer Insel der ostafrikanischen Küste (nach MERTENS).

schen Rassen oftmals „richtungslose" Unterschiede von manchmal bedeutendem Grade aufweisen. Bei der Schmetterlingsfamilie der Sphingiden sind solche Differenzen sehr stark und, was für die Evolution wichtig ist, auch häufig. So fand K. JORDAN (1905) von 276 untersuchten geographischen Rassen in 131 Fällen Unterschiede der Kopulationsorgane. In einigen Fällen, so beim Kiefernschwärmer *(Hyloicus pinastri)* läuft diesen Genitalunterschieden keine Differenzierung der Färbung oder des Flügelgeäders parallel (K. JORDAN 1931). Man vergleiche hier auch die von G. DE LATTIN (1949) neuerdings geklärten, sehr ähnlichen Arten- und Rassenkreise der *Hipparchia semele*-Gruppe (die vielleicht in einem Artenkreise zusammengefaßt werden könnten). Sie unterscheiden sich deutlich in beiden Geschlechtern vor allem durch die Genitalarmaturen. Zwei Formen, die nicht in den Zeichnungscharakteren, sondern nur in den Genitalien differieren, *H. semele danae* und *H. aristaeus senthes*, fliegen im nördlichen und zentralen Balkan unvermischt nebeneinander. —

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, wie hoch der Anteil dieser umweltunabhängigen, richtungslosen Variation am Zustandekommen geographischer Rassen in bestimmten Tiergruppen ist, so läßt sich darauf keine sichere Antwort geben. Wir können nur vage abschätzen, daß z. B. bei bunten Tropenvögeln diese richtungslose Rassenbildung anscheinend gegenüber der umweltabhängigen Rassenbildung stark überwiegt, wenigstens soweit wir die für die Rassenunterscheidung benutzten Merkmale, d. h. die Färbung und zum Teil auch die relative Länge einzelner Gefiederpartien oder die Körpergröße berücksichtigen, daß aber bei Vogelrassenkreisen der gemäßigten Zonen und bei solchen, die von den kühleren Gebieten bis in die Tropen hinein verbreitet sind, die umweltabhängigen Merkmale im allgemeinen vorwiegen. Bei den erwähnten, schon relativ weitgehend nach dem Rassenkreisprinzip durchgearbeiteten europäischen *Carabus*formen sind die meisten Differenzen zwischen Rassen klimatisch verschiedener Gebiete im allgemeinen umweltabhängig, d. h. zumindest umweltparallel verändert (so z. B. Größe und Proportionen von Beinen und Fühlern, relative Elytrenhöhe, Färbung, zum Teil auch Skulptur, nicht aber Genitalarmaturen), dagegen die Differenzen von Formen aus annähernd gleichen Umweltbedingungen, z. B. bei mediterranen Rassenkreisen, anscheinend ganz richtungslos unterschieden (vgl. B. RENSCH 1943). Es hat den Anschein, daß ein solcher regionaler Unterschied auch hinsichtlich der geographischen Variation von Säugetieren, Fischen, Schmetterlingen, weiteren Käfergruppen und auch manchen anderen Tiergruppen gilt. In anderen Fällen ist mehr der hier immer wieder in Erscheinung tretende Unterschied zwischen umweltabhängigen Merkmalen deutlich. So zeigen z. B. chilenische Eidechsen der Gattung *Liolaemus* nach W. HELLMICHS Studien (1934a, b) umweltabhängige geographische Variationen in den Proportionen von Schwanz und Beinen, in der relativen Körperbreite, in der Schuppenzahl, in den Ernährungsinstinkten (Anteil der Pflanzennahrung), in der Viviparie und in den Fluchtreflexen, dagegen richtungslose geographische Rassenunterschiede hinsichtlich der speziellen Anordnung der Kopfschilder, speziellen Sexualdimorphismen usw.

Bei Besiedlung sehr kleiner Areale, z. B. kleinster Inseln, ist wegen der geringen Zahl der Individuen, welche die Ausgangspopulation zusammensetzen, fast niemals der Genbestand vollständig. Es kommt daher bereits ohne weitere Selektionsvorgänge zur Bildung einer Sonderrasse mit entsprechend reduzierter Variabilität und starker Homozygotisierung. Solche Splitterrassen zeigen dann oft eine sehr extreme Ausprägung bestimmter Merkmale, die im größeren Ausgangsareal wegen der steten Panmixie nicht zustande kommen konnte, wie dies schon der oben erwähnte Glattechsen-Rassenkreis *Ablepharus boutonii* zeigte. Ein anderes kennzeichnendes Beispiel bilden die Mauereidechsen der Rassenkreise *Lacerta lilfordi* und *L. pityusensis*, welche die kleinen Inselsplitter rings um die Balearen und Pityusen besiedeln. Sie sind zum Teil extrem klein, extrem groß, besonders schnell, besonders langsam, besonders

schlank oder besonders gedrungen und oft auch besonders dunkel, d. h. oberseits ganz schwarz gefärbt (Abb. 6) (vgl. M. EISENTRAUT 1929). In seiner schönen zusammenfassenden Darstellung dieser Inselformen geht M. EISENTRAUT (1950) leider nicht auf die naheliegende Deutung durch eine zufall-

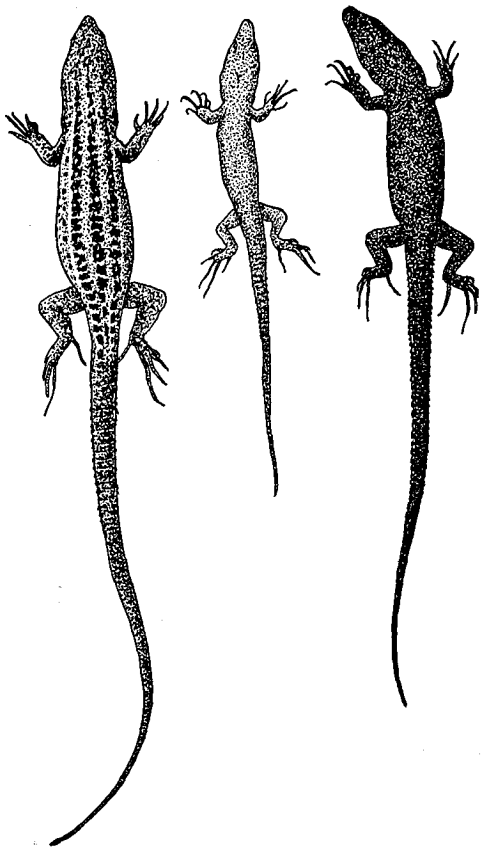


Abb. 6 Drei extreme Rassen der Mauereidechse *Lacerta pityusensis* von Inselsplittern der Pityusen. Links: Rasse *canensis* von Cana östl. Ibiza (Grundfarbe grün, seitl. braun). Mitte: Rasse *grueni* von Trocados bei Ibiza (ganz Sandfarben), rechts: Rasse *maluquerorum* von Bleda plana bei Ibiza (schwarz, unten blau) (nach EISENTRAUT) (²/₃ nat. Gr.).

bedingte Homozygotisierung einzelner Merkmale infolge der geringen Populationsgröße (SEWILL WRIGHT-Effekt) ein.

Ein Melanismus tritt allerdings so häufig bei Mauereidechsen kleinster Inselsplitter auf (z. B. Faraglionifelsen und andere Inselsplitter bei Capri: TH. EIMER 1874, G. KRAMER 1949, Felsinsel Kamik sowie Melisello bei Lissa in der Adria, Filfolainsel bei Malta, Glenaninseln der Bretagne: R. MERTENS 1924, Inselsplitter der Balearen und Pityusen: M. EISENTRAUT 1925, 1930, 1950, Inselsplitter an der Küste Istriens: G. KRAMER und R. MERTENS 1938, Isola Madre im Lago Maggiore: R. MERTENS 1932), daß es noch nicht sicher ist, ob es sich hier um polare Ausprägung eines Merkmals infolge der Kleinheit der Population oder um die Folge eines besonderen Selektionsvorganges (Strahlungsschutz, vgl.

G. KRAMER 1949) handelt. Das Letztere könnte unter anderem deshalb vermutet werden, weil auch bei weiteren Tiergruppen, so z. B. bei Landschnecken *(Helix cincta* und *Otala vermiculata)* (vgl. B. RENSCH 1928) solche Melanismen auf kleinsten Inseln Istriens (La Figarola Grande bei Rovigno) auftreten (Abb. 7). Weiterhin ist in derartigen Fällen aber auch zu bedenken, daß eine Umweltabhängigkeit dadurch vorgetäuscht sein kann, daß die Möglichkeiten für die Merkmalsausprägung aus genetischen bzw. physiologischen Gründen stark eingeschränkt sind (z. B. häufige Dominanz des Melanismus, ferner parallele Potenzen bei verwandten Formen). Mit etwas größerer Wahrscheinlichkeit scheint dies z. B. zuzutreffen für die Trockenschnecken des Rassenkreises *Murella muralis*, die in Westsizilien an verschiedenen Stellen (spättertiären Inseln bzw. Halbinseln, die heute zu einem einheitlichen Landkomplex verschmolzen sind) anscheinend unabhängig voneinander Rassen gebildet hat, die statt glatten, rundlichen Schalen flache gekielte und gerippte Schalen ausbildeten. Auch verwandte Rassenkreise, so *Tyrrheniberus villica* auf Sardinien, *Rossmaessleria subscabriuscula* in Nordmarokko, *Iberus gualterianus* in Ostspanien und *Eremina hasselquisti* in der Libyschen Wüste (weiterhin auch *Levantina*formen) zeigen nämlich die gleiche Tendenz alternativer Rassenbildung mit rundlichen glatten oder mit flachen gekielten (und meist auch gerippten) Schalen (vgl. B. RENSCH 1937) (Abb. 68). Eine solche Einschränkung der Möglichkeiten richtungsloser Rassenbildung kann auch leicht orthogenetische Tendenzen vortäuschen (vgl. Kap. 6 B III).

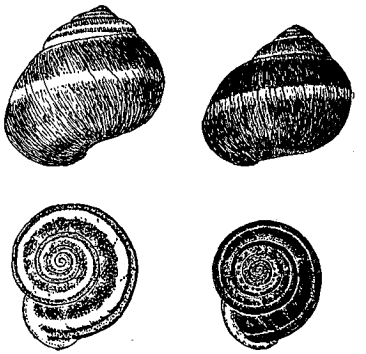


Abb. 7 Oben: *Helix cincta cincta* vom dalmatinischen Festland (links) und *H. c. melanotica* von La Figarola grande (rechts). — Unten: *Otala verm. vermiculata* vom dalmatinischen Festland (links) und *O. v. figarolae* von La Figarola grande (rechts) (nach RENSCH 1928) (²/₃ nat. Gr.).

2. Geographisch abgestufte Variation kann ohne Einwirkung einer Auslese zustande kommen, wenn bei der Ausbreitung einer Form durch sehr kleine Populationen oder durch Einzelwanderung sukzessiv Allele verloren gehen (vgl. das auf S. 10 über Populationsschwankungen Gesagte). Im einfachsten Falle wird dadurch ganz allgemein die Variationsbreite verringert. Ich konnte dies (B. RENSCH 1939) z. B. für die Landschnecke *Papuina wiegmanni* der Insel Neupommern (New Britain) im Bismarckarchipel wahrscheinlich machen. Dieser Rassenkreis ist anscheinend von Neu-Guinea her eingewandert, denn dort kommt eine Rasse *P. w. kubaryi* vor, und in diesem Gebiet finden sich auch weitere nächstverwandte Rassenkreise und Arten. Nun ist das von Neu-Guinea am weitesten entfernte Drittel Neupommerns (noch) nicht von diesem Schneckenrassenkreis besiedelt, obwohl die dortigen Biotope eine Ansiedlung erlauben würden. An der Neu-Guinea zugewandten Südküste Neu-

pommerns tritt *P. wiegmanni* in einer Rasse mit relativ großer Variationsbreite auf *(P. w. wiegmanni)*. Es gibt dort neben der Normalform mit 2 schwarzen Bändern (an Naht und Peripherie) auch Varianten, bei denen diese Bänder auf 2 keilförmige Flecke vor der Peripherie reduziert sind oder bei denen umgekehrt die Bänder zu einem einzigen breiten Bande zusammengeflossen sind, das die ganze Oberfläche bedeckt oder bei denen bei normaler Bänderung der Mundsaum weiß, statt schwarzbraun ist (Abb. 8). Der östlichste Abschnitt der Südküste, das Gebiet von der Weiten Bucht bis Kap Quoy, d. h. der vermutlich zuletzt besiedelte Arealabschnitt, wird aber nur noch von einer Variante mit 2 normalen Bändern *(P. w. disjuncta)* bewohnt. Und ähnlich liegen die Verhältnisse an der Nordküste, wo eine einheitliche Rasse *conjuncta* lebt (bei der die beiden Bänder normalerweise mit dem Mundsaum verschmolzen sind),

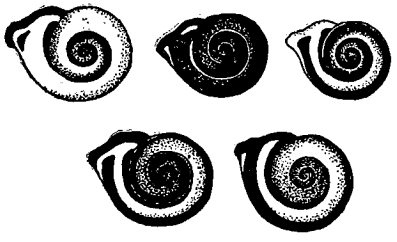


Abb. 8 Baumschnecke *Papuina wiegmanni* von Neupommern. Obere Reihe: drei extreme Varianten von *P. wiegm. wiegmanni*, untere Reihe links *P. w. disjuncta*, rechts *P. w. conjuncta*. (Nach I. RENSCH 1934.)

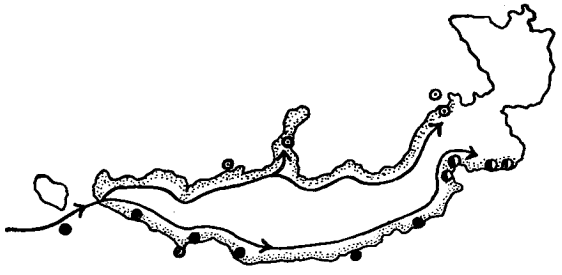


Abb. 9 Verbreitung von *Papuina wiegmanni* auf Neupommern. Schwarze Punkte: *P. wiegm. wiegmanni* mit voller Variationsbreite. Kreise mit Punkten: *P. w. conjuncta*, halbgefüllte Kreise: *P. w. disjuncta*, beide mit stark verminderter Variabilität. Punktierte Flächen: wahrscheinlich besiedeltes Gebiet. Pfeile: wahrscheinliche Ausbreitungsrichtung (Nach B. RENSCH 1939.)

die im mittleren Abschnitt (Gebiet von Talassea) daneben (zu etwa 15%) noch eine reinweiße Variante mit hyalinen Bändern enthält, weiter ostwärts, am Ende des Verbreitungsareals aber gleichfalls einheitlich wird (Abb. 9).

Entsprechendes ist auch bei unserer europäischen Bänderschnecke *Cepaea hortensis* festzustellen, die in den meisten Teilen ihres Verbreitungsgebietes in sehr verschiedenen Varianten auftritt (ungebändert, gelb, fleischrot oder braun, mit 1, 2, 3, 4 oder 5 dunklen Bändern wechselnder Anordnung und Breite, mit mehr oder minder verschmolzenen oder mit hyalinen Bändern), am Arealrande aber, so z. B. im mittleren Schweden und Norwegen und in hochgelegenen Alpenfundorten oftmals nur in der 5bänderigen Form oder nur in der 5bänderigen und der ungebänderten gelben Form auftritt. Da es sich hier um die Normalform handelt (die 5 Bänder entsprechen der gleichen Bandzahl bei verwandten Arten), so liegt allerdings bereits der Verdacht nahe, daß es sich nicht nur um zufälligen Genverlust der geographisch extremen Populationen handelt, sondern auch um Auslesevorgänge, bei der nur eine Variante mit relativ großer Vitalität, nämlich die Normalform, überblieb. Der Auslesewert der Bändervarianten ist zudem mehrfach erwiesen worden. Bei *Papuina wiegmanni* stellten wir ja ebenfalls fest, daß das Randgebiet von zweibänderigen „Normalformen" besiedelt ist. Auch bei der vorzugsweise balkanischen *Cepaea vindobonensis* ist die Variabilität in den erst postglazial wieder besiedelten Gebieten geringer. So fehlen in Sachsen, Polen und Südrußland die dunklen Varianten, bei denen alle 5 Bänder miteinander verschmolzen sind, und auch die blaßbraun gebänderten Varianten sind im Balkan viel häufiger (37,1—41,4%) als in Schlesien, Westpreußen, Polen, Galizien (4,2%) oder in Südrußland (6,3%) (vgl. H. KNIPPER 1939). Wir sehen also, daß es nötig sein wird, bei der Beurteilung des zufälligen Allelverlustes (ohne Selektion) sehr vorsichtig zu sein.

Soweit es sich nun um polygen und ganz speziell um polyallel bedingte Merkmale handelt, kann durch sukzessiven Verlust von Allelen bei kontinuierlichen Ausbreitungsvorgängen die Manifestation eines Merkmals eine geographisch abgestufte Änderung erfahren. W. F. REINIG (1938) nannte eine derartige genotypische Abänderung ohne Selektion „Elimination". Er stellte zahlreiche Beispiele dafür zusammen und versuchte dabei nachzuweisen, daß speziell bei warmblütigen Wirbeltieren auch die Regeln klimaparalleler Merkmalsänderung, wie vor allem die BERGMANNsche, ALLENsche und GLOGERsche Regel (s. u.) auf diese Weise zu deuten wären, da es sich nur um sukzessive Abnahme eines Merkmals, also z. B. der meist polygen bedingten Körpergröße in der Ausbreitungsrichtung der betreffenden Tierform handele. Da ich selbst aus vielerlei Gründen von der Wirksamkeit klimatischer Auslese beim Zustandekommen der Regeln überzeugt war, entspann sich eine Diskussion über diese Fragen (RENSCH 1938, REINIG 1938, RENSCH 1939), in der ich bemüht war, nachzuweisen, daß einerseits verschiedene der REINIGschen Beispiele unzutreffend, viele andere nicht beweisend sind, daß es Fälle gibt, bei denen die größten Rassen gerade in den jüngst besiedelten Gebieten leben, und daß andererseits Auslesevorgänge unmittelbar wahrscheinlich gemacht werden können (vgl. den nächsten Abschnitt). Nach Abschluß dieser Diskussion bleiben meines Erachtens verhältnismäßig wenige Beispiele über, bei denen wenigstens einzelne Rassengruppierungen nicht im Sinne der BERGMANNschen Regel, sondern zunächst besser mit REINIGS Eliminationshypothese verständlich gemacht werden können.

N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1940) empfahl, zur Prüfung der Eliminationshypothese besonders solche Fälle zu wählen, bei denen eine Ausbreitung erst in jüngster historischer Zeit stattfand und deren Richtung genauer festgelegt werden kann. Das von ihm untersuchte Beispiel, der Weidenammer *(Emberiza aureola)*, der in Rußland im letzten Jahrhundert westwärts vorgedrungen ist, zeigt aber in den jüngst besiedelten Arealen nicht die nach der Eliminationsregel zu erwartende Verminderung, sondern eine merkliche Erhöhung der Maße (die umgekehrt gerade der BERGMANNschen Regel entspricht, also durch klimatische Auslese gedeutet werden kann). Ich selbst (1941) untersuchte den Girlitz *(Serinus canaria serinus)*, der Mitteleuropa im wesentlichen nach 1800 besiedelt hat: auch hier ist in den jüngst besiedelten Gebieten keine Größenabnahme

(Mittel-, Süd- und Südostdeutschland) bzw. eine schwache Zunahme (Mittelrhein und Franken) festzustellen, deren statistische Realität aber nicht erweisbar ist (Abb. 10).

B. PETERSEN (1947) konnte gleichfalls an fennoskandischen Schmetterlingen in 5 Fällen nachweisen, daß bei relativ junger postglazialer Ausbreitung keine Größenabnahme nachweisbar ist und daß andere geographische Abstufungen gegen REINIGS Eliminationshypothese sprechen.

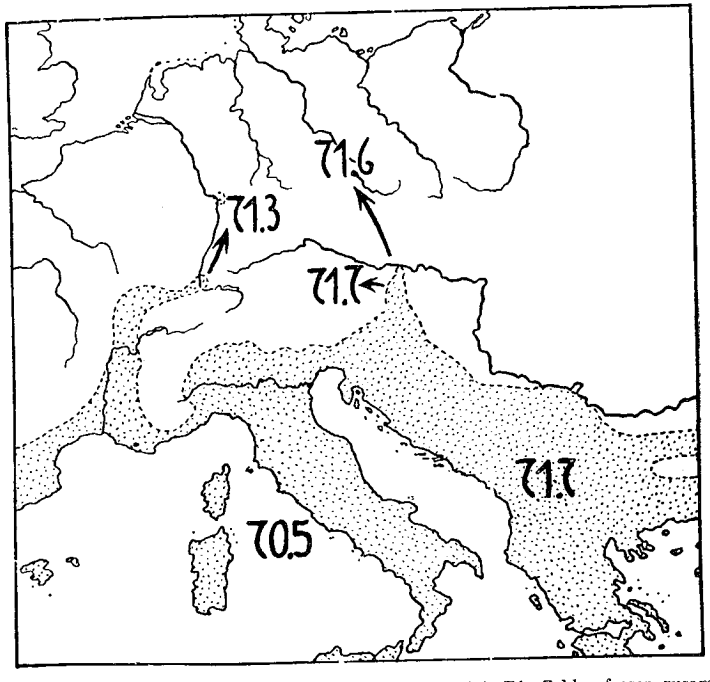


Abb. 10 Durchschnittliche Flügellänge von Girlitz-Populationen (♂). Die Zahlen fassen zusammen: westliche Mittelmeerländer; Mittel-Rheingebiet und Franken; Ober- und Niederbayern bis Oberösterreich; Böhmen bis Prov. Sachsen, Westpreußen. Punktiert das vor 1800 besiedelte Areal. Die Pfeile geben die ermittelte Ausbreitungsrichtung an (nach RENSCH 1941).

Auch die sukzessive Änderung der Melaninpigmentierung (GLOGERsche Regel) kann nicht durch sukzessiven Allelverlust infolge der postglazialen Ausbreitung zustande gekommen sein, denn es wäre unverständlich, daß die Farbänderungen nach Nordosten hin zum Verlust der braunen Töne (Phäomelanine) und schließlich zur Aufhellung (Reduktion auch der Eumelanine) führen, nach dem Norden Westeuropas (England) hin aber zur Zunahme beider Melaninarten. Eine Erklärung durch klimatische Auslese ist wegen der weitgehenden Parallelität zu Temperatur und Feuchtigkeit entschieden wahrscheinlicher. Andere Klimaregeln, wie z. B. die Eiregel, sind noch weniger mit der Eliminationsvorstellung zu vereinen, denn Vogelrassen der postglazial wieder neu besiedelten kühleren Zonen legen ganz generell mehr Eier pro Gelege als die südlichen Ausgangsrassen.

Gegen die Annahme einer Elimination ohne Selektion bei geographischer Abstufung scheint mir weiterhin zu sprechen, daß Hochgebirgsrassen bei Warmblütern meist größer sind als dicht benachbarte Talrassen (man vergleiche etwa E. SCHÄFERS und R. MEYER DE SCHAUENSEES Angaben über Vögel von Westchina und Osttibet, 1939): hier ist ja der vom Tal zur Höhe zurückgelegte Weg unverhältnismäßig kurz, und es wäre unverständlich, daß damit eine so merkliche Eliminationswirkung verbunden sein sollte. Es ist daher wahrscheinlicher, daß in diesen Fällen eine Größenauslese entsprechend der BERGMANNschen Regel stattfand. Und wenn auch bei Schmetterlingsrassen die Variabilität der Form, Größe und Farbe der Flügel und der Genitalarmaturen (Form der Valve und des Aedoeagus) im Hochgebirge verringert ist, wie K. ELLER für *Papilio machaon sikkimensis*, *P. m. ladakensis* u. a. angibt (1936, 1937), so kann auch dies wegen der Kürze der Ausbreitungsstrecke vom Tal zur Höhe eher als klimatische Auslese entsprechend präadaptierter Varianten angesehen oder, noch wahrscheinlicher, auf Homozygotisierung durch Populationsverkleinerungen im Hochgebirge zurückgeführt werden.

Eine Elimination könnte man auch vermuten bei europäischen Laufkäferrassen der Gattung *Carabus*. Vergleichen wir südeuropäische mit mitteleuropäischen Rassen, so erweist es sich, daß ganz allgemein die Variabilitätsbreite aller Maße nach Norden hin, d. h. zum postglazial neubesiedelten Gebiet hin abnimmt (vgl. Tab. 1 und 2). Bei verschiedenen Arten, so besonders bei *C. ullrichi*,

Tabelle 1

Variabilitätsbreiten der absoluten Maße von je 31 ♂ der Laufkäfer *Carabus coriaceus coriaceus* von Mitteleuropa und *C. cor. cerisyi* von Griechenland—Kleinasien in mm und in Prozent des Durchschnittswertes der einzelnen Maße. Die Abnahme der Variabilitätsbreite in Mitteleuropa ist durch ein — gekennzeichnet, die Zunahme durch ein +.

(Nach B. RENSCH 1943.)

	Variabilitätsbreite *coriaceus*		Variabilitätsbreite *cerisyi*	
	in mm	in % des Durchschnittswertes	in mm	in % des Durchschnittswertes
Kopfbreite	0,9	26,5 —	1,1	39,3
Elytrenlänge	4,3	19,4 —	4,6	24,9
Abdominalbreite	3,6	27,5 +	2,6	23,8
Halsschildlänge	1,6	25,0 —	1,5	26,3
Halsschildbreite	2,1	23,9 +	1,7	21,3
Fühlerlänge	2,8	17,0 —	4,2	26,9
Femurlänge, Vorderbein	1,9	26,8 —	2,2	35,5
Tibialänge, Vorderbein	1,4	26,9 —	1,6	34,8
Tarsuslänge, Vorderbein	1,6	25,8 —	1,5	25,9
Femurlänge, Hinterbein	2,4	23,8 —	3,1	34,9
Tibialänge, Hinterbein	2,7	25,2 —	3,7	39,4
Tarsuslänge, Hinterbein	2,2	23,7 —	3,4	36,9

Tabelle 2

Variabilitätsbreiten der absoluten Maße von je 18 ♂ der Laufkäfer *Carabus auronitens auronitens* von Mitteleuropa, und *C. aur. festivus* von Südfrankreich in mm und in Prozent des Durchschnittswertes der einzelnen Maße. Die Abnahme der Variabilitätsbreite in Mitteleuropa ist durch ein — gekennzeichnet, die Zunahme durch ein +.

(Nach B. Rensch 1943.)

	Variabilitätsbreite *auronitens*		Variabilitätsbreite *festivus*	
	in mm	in % des Durchschnittswertes	in mm	in % des Durchschnittswertes
Kopfbreite	0,6	28,6 +	0,4	20,0
Elytrenlänge	2,2	16,5 —	3,1	24,6
Abdominalbreite	1,5	18,1 —	1,9	24,4
Halsschildlänge	0,7	17,5 —	0,9	22,5
Halsschildbreite	0,8	13,8 —	1,0	18,2
Fühlerlänge	1,9	15,2 —	2,2	18,0
Femurlänge, Vorderbein	1,2	25,5 —	1,3	27,1
Tibialänge, Vorderbein	0,6	15,8 —	0,7	19,5
Tarsuslänge, Vorderbein	0,6	13,6 —	1,3	30,2
Femurlänge, Hinterbein	1,2	17,9 —	1,6	23,9
Tibialänge, Hinterbein	1,4	18,7 —	2,0	28,2
Tarsuslänge, Hinterbein	1,7	25,0 —	2,2	31,9

C. auronitens und *C. nemoralis*, nimmt auch die Zahl der individuellen Farbvarianten nach Norden zu stark ab. Es liegt aber kein Grund vor, diesen Ausfall von Varianten nur auf Genverlust ohne alle Auslesevorgänge zurückzuführen, zumal ja z. B. die Reduktion der bunteren Färbungsvarianten einer allgemeinen Regel klimatischer Merkmalsparallelität folgt (s. u.). Von Interesse ist in diesem Zusammenhang, daß P. Voipio (1950) eine Zunahme der Variabilität, eine „Polymorphisation", von Warmblütern in Finnland umgekehrt gerade am Rande des Ausbreitungsgebietes im hohen Norden feststellte, was er mit Recht auf die geringere Populationsgrößen im Norden zurückführt.

Insgesamt können wir also bisher feststellen, daß eine „Elimination" im Sinne Reinigs, d. h. eine sukzessive Merkmalsänderung ohne jede Selektion durch Allelverlust bei der Ausbreitung gelegentlich zur Rassenbildung führt, daß diese Fälle aber erheblich seltener sind, als Reinig annimmt. Am ehesten zu erwarten ist dieser Typ der Rassenbildung in Fällen, bei denen die differenzierenden Merkmale nicht klimaabhängig sind und nicht mit umweltabhängigen Merkmalen gekoppelt sind. Meist wird aber der „reine Eliminationsdruck" sehr viel schwächer sein als der „Selektionsdruck". (Vgl. auch E. B. Ford 1949, p. 312.)

3. Häufiger als durch die bisher besprochenen Auswirkungen der richtungslosen Mutation und der Populationsschwankungen kommt nun eine Rassenbildung durch selektiv bedingte und daher umweltparallele Änderungen erblicher Merkmale zustande. Es ist ja selbstverständlich,

daß beim Vordringen einer Tierform in abweichende Umweltbedingungen die präadaptierten Varianten stärker begünstigt sind und daß weiterhin eine stete Auslese auch neu auftretender Mutanten von seiten abweichender Umweltfaktoren stattfindet. Der Nachweis dieser selektiven Vorgänge wird aber häufig schwer sein, da gewöhnlich nicht alle oder auch nur ganz wenige Umweltfaktoren genügend bekannt sind, wie dies z. B. oft für die Wirksamkeit von bestimmten Feinden, Krankheiten, Ernährungsschwierigkeiten usw. gilt. Viel besser lassen sich dabei die Faktoren der unbelebten Umwelt beurteilen, besonders dann, wenn sie stufenweise Änderungen aufweisen. In solchen Fällen pflegen bei geographischen Rassen entsprechende Merkmalsabstufungen aufzutreten. Solche geographischen Gradationen wurden von J. Huxley (1939) „clines" genannt, eine Bezeichnung, die heute ziemlich generell verwendet wird (vgl. auch S. G. Kiriakoff 1947, F. W. Braestrup 1945).

Wenn man ganze Tiergruppen untersucht, so lassen sich solche Umweltabhängigkeiten in Regeln klimatischer Merkmalsparallelität darstellen, wobei natürlich jeweils der Prozentsatz von Ausnahmen berechnet werden muß (B. Rensch 1929, 1936). Bei warmblütigen Wirbeltieren läuft z. B. dem Kühlerwerden des Klimas parallel: eine Zunahme der Körpergröße (Bergmannsche Regel), eine relative Verkürzung von Schwanz, Ohren, Schnäbeln und Extremitäten (Allensche Regel, zum Teil, nicht ausschließlich, durch allometrische Wachstumsänderungen bedingt, also meist eine Folge der Bergmannschen Regel), eine Verminderung der Phaeomelanine und schließlich auch der Eumelanine (Glogersche Regel), eine Zunahme der relativen Haarlänge und der Anzahl der Wollhaare (Haarregel), ein Spitzerwerden der Flügelspitze und eine relative Verkürzung der Armschwingen (Flügelschnittregel), eine Zunahme des relativen Herzgewichtes und wahrscheinlich der relativen Magen- und Darmgröße, eine Zunahme der Eizahl pro Gelege bzw. der Wurfgröße, eine Zunahme der Zuginstinkte usw. (vgl. besonders B. Rensch 1936). Alle diese Regeln beherrschen das Bild der geographischen Variation aber natürlich nur, soweit es sich um Rassenkreise handelt, die durch klimatisch verschiedene Gebiete hindurch verbreitet sind, wie dies allerdings für recht viele Fälle ganz besonders in gemäßigten und kalten Zonen gilt. Wichtig ist, daß die klimaparallele Merkmalsabstufung im allgemeinen Charaktere voraussetzt, denen polymere Faktoren bzw. multiple Allele zugrunde liegen, wie dies für Körper- und Organgrößen und Farbstufen bereits vielfach erwiesen wurde.

Der spezielle Nachweis der selektiven Entstehung von Größendifferenzen kann natürlich immer nur mehr oder minder indirekt geführt werden. Es ist vor allem die manchmal ziemlich strenge Parallelität mit bestimmten Temperaturverhältnissen, welche diesen Schluß erhärtet. So konnte ich z. B. nachweisen (B. Rensch 1939), daß bei der Weidenmeise *(Parus atricapillus)* in Mitteleuropa die Größenvarianten so verteilt sind, daß die Grenzen der einzelnen Kategorien annähernd den Januar-Isothermen (keineswegs den Jahres-

isothermen) parallel laufen (Abb. 11), d. h. anscheinend bei den kältesten Temperaturen zuerst die jeweils kleinsten Varianten absterben. Es ist dabei zu bedenken, daß nicht nur die relativ größere Auskühlungsfläche kleiner Formen in Frage kommt, sondern daß auch bei kleinen Varianten die Auskühlung,

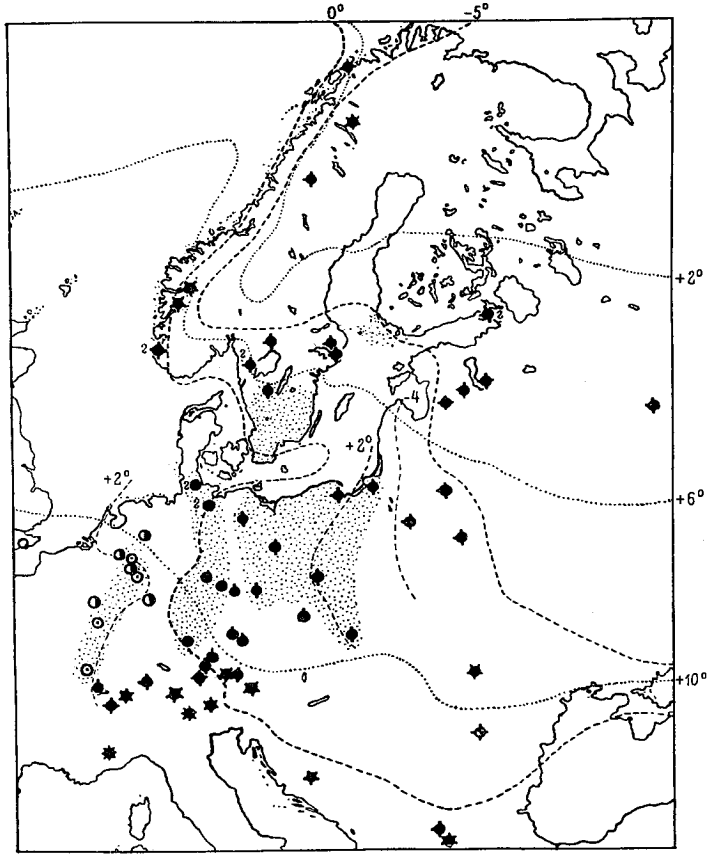


Abb. 11 Verteilung der Größenvarianten der Mattkopfmeise *Parus atricapillus*. Durchschnittliche Flügellängen: ungefüllter Kreis 57,0—57,9 mm, Kreise mit Punkt 58,0—58,9 mm, halbgefüllte Kreise 59,0 bis 59,9 mm, ganz gefüllte Kreise 60,0—60,9 mm, Kreis mit 1 Zacke 61,0—61,9 mm, mit 2 Zacken 62,0—62,9 mm, mit 3 Zacken 63,0—63,9 mm usw. Jahresisothermen punktiert, Januarisothermen gestrichelt. Die Areale von 58, 60 und 62 mm punktiert. (Nach RENSCH 1939.)

die ja um absolut gleiche Beträge bei großen wie kleinen Varianten fortschreitet, schneller lebenswichtige, wärmeempfindliche Organe trifft. Auch kühlen bei kleinen Varianten Extremitätenteile und andere, die normale Bluttemperatur nicht erreichende, periphere Körperteile schneller zu einem physiologisch schädlichen Grade, z. B. zur Kältelähmung hin aus.

Für eine auslesende Wirkung der Winterminima spricht auch die Tatsache, daß die europäischen Zugvögel, die den kalten Winter nicht erleben, in gerin-

gerem Grade der BERGMANNschen Regel folgen als Standvögel. Vergleichen wir dafür jeweils die mitteleuropäischen Rassen mit nordwestafrikanischen (B. RENSCH 1939), so zeigt es sich, daß von 21 in Frage kommenden Zugvögeln nur 2 eine rassenmäßige Größenzunahme in Mitteleuropa aufweisen, von 22 Standvögeln aber 12. Weiterhin zeigt sich die Wirksamkeit der Temperaturminima daran, daß Vogelrassen jeweils gleicher Rassenkreise in Marokko-Algier in 12 von 16 vergleichbaren Fällen größer sind als die kanarisch-madeirischen Rassen (in 3 Fällen kein Größenunterschied, in 1 Falle kanarische Rasse größer, aber in höheren Bergregionen lebend als in Algier): in beiden Gebieten sind aber die Jahresdurchschnittstemperaturen annähernd gleich, und nur die mittleren

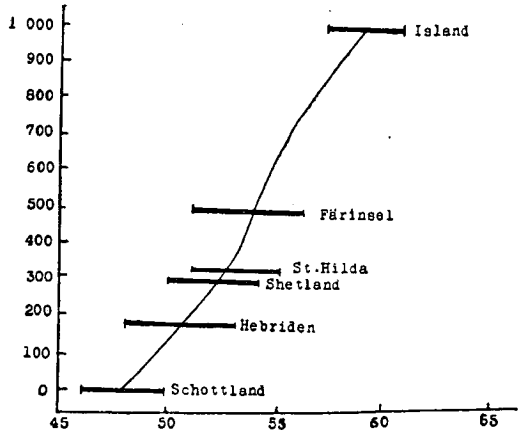


Abb. 12 Zunahme der Flügellängen bei Zaunkönig *(Troglodytes troglodytes)* zur Verbreitungsperipherie hin. Ordinate: Entfernung von den Grampian-Mts. in Nord-Schottland in km; Abszisse: Flügellänge in mm. (Nach SALOMONSEN 1933.)

Minima liegen in Nordwestafrika ganz wesentlich tiefer (z. B. Küstengebiete von Tunis-Algier —4,0° bis +4,2° C, Kanaren +9,1° bis 11,0° C).

Die Wirkung einer klimatischen Selektion wird auch in all den Fällen besonders nahegelegt, in denen eine Zunahme der Körpergröße in jüngst besiedelten Randgebieten festzustellen ist — was der Eliminationshypothese widerspricht —, aber einer Temperaturerniedrigung parallel läuft. So zeigt z. B. der Zaunkönig *(Troglodytes troglodytes)* zunehmend größere geographische Rassen in den nordwärts aufeinanderfolgenden Arealen von Schottland, Hebriden, Shetlandinseln, Färöern und Island (Abb. 12). Die aus tropischen und subtropischen Zonen in Europa postglazial eingewanderten Vogelformen wie Eisvogel *(Alcedo atthis)*, Pirol *(Oriolus oriolus)* und Turteltaube *(Streptopelia turtur)* weisen jeweils in Europa die größeren Rassen auf. Desgleichen haben z. B. alle 6 Vogelrassenkreise der Kleinen Sundainseln, die wir mit Sicherheit als von Java—Sumatra—Hinterindien eingewandert betrachten können, am Rande ihrer Areale, auf den Kleinen Sundainseln, größere Rassen ausgebildet (B. RENSCH 1939).

Ähnlich den bisher besprochenen Regeln für Warmblüter gelten auch Regeln für Größe, relative Organproportionen, Färbungen, Eizahlen, Sonderheiten des Individualzyklus usw. bei poikilothermen Tieren. Hier bedarf es allerdings in vielen Fällen noch des Nachweises der Erblichkeit der betreffenden Merkmale. Hinsichtlich der Körpergröße kann als Regel vielleicht nur gelten, daß sie allgemein nach pessimalen Gebieten hin abnimmt. Es gibt z. B. Landschnecken, die von Norden nach Süden in Europa an Größe zunehmen und andere (kälteangepaßte), die entsprechend abnehmen (B. Rensch 1931). Für Reptilien und Amphibien wiesen z. B. R. Mell (1928) und O. Schuster (1950) eine Abhängigkeit von (anscheinend genotypisch bedingten) Größenunterschieden von Temperatur- und Feuchtigkeitsfaktoren nach. Beine und Schwänze von Eidechsen folgen der Allenschen Regel aber wohl nur infolge negativ allometrischen Verhaltens zum Gesamtkörper (O. Schuster 1950). Die Flügellänge fennoskandischer Schmetterlinge verringert sich oftmals nach Norden hin (B. Petersen 1947). Bei europäischen Laufkäferrassen gibt es Fälle von Verkleinerungen nach den Mediterranländern hin (z. B. *C. coriaceus*, *C. auronitens*) und auch von Vergrößerung (z. B. *C. ullrichi*). Allgemein sind in den wärmeren Ländern bei verschiedenen Laufkäfern die Fühler und Extremitäten relativ länger (I. Krumbiegel 1936), was nicht nur auf den allometrischen Beziehungen zum Körper beruht (B. Rensch 1943). Die Färbung mediterraner Rassen ist gegenüber mittel- und nordeuropäischen oftmals metallischer. Für die Klimaabhängigkeit der Färbung von Schmetterlingsrassen vergleiche man H. Hovanitz 1941, 1950, B. Petersen 1947 u. a., für die Abhängigkeit der Generationenzahl R. Mell 1943 und B. Petersen 1947. B. Pittionis Nachweis (1941) einer engen Parallelität zwischen den für geographische Hummelrassen typischen Färbungsvarianten und bestimmten mikroklimatischen Faktoren spricht für eine klimatische Auslese. Weitere Regeln lassen sich aufstellen für die Wirbel- und Flossenstrahlzahl von Fischen, für Nachkommenzahlen verschiedener Tiergruppen, für physiologisch bedingte Temperaturoptima (vgl. J. A. Moore 1949 für *Rana pipiens* sowie auch K. Winkel 1951 über physiologische Differenzen nahverwandter Vogelarten aus verschiedenen Klimazonen) usw.

C. Ökologische Rassen

Eine Artbildung über die Vorstufe der ökologischen Rasse ist nach unseren bisherigen Kenntnissen erheblich seltener als geographische Artbildung. Wohl lassen sich in verschiedenen Tiergruppen nicht wenige Beispiele finden für eine Ausprägung besonderer Rassen in engeren Biotopen, aber die Bedeutung für das Evolutionsgeschehen ist anscheinend sehr beschränkt. E. Mayr (1942, 1947) ist sogar der Ansicht, daß es sich bei den ökologischen Rassen fast stets entweder um mikrogeographische Rassen oder um gute Arten handelt, die nur morphologisch minimal unterschieden sind. Dieser Auffassung vermag ich indes

nicht ganz zu folgen, wenn auch alle Beispiele für Artbildung ohne Mitwirkung geographischer Isolation stets besonders skeptisch geprüft werden müssen.

Zunächst ist zu beachten, daß der Begriff der ökologischen Rasse verschieden weit gefaßt wird. Ich hatte vorgeschlagen (1934), die Bezeichnung nur für solche Formen zu verwenden, die an bestimmte Biotope (selektiv) angepaßt und nicht geographisch umgrenzt sind und bei denen die Erblichkeit charakterisierender Merkmale nachgewiesen oder anzunehmen ist. Die räumliche Trennung der Biotope kann dabei dauernd sein (Waldform und Wiesenform, Bergform und Talform, Süßwasser- und Brackwasserform, Parasiten in verschiedenen Tierarten oder Pflanzenarten usw.) oder sich nur in der Fortpflanzungsperiode auswirken (z. B. Eiablage von ökologischen Insektenrassen an verschiedenen Futterpflanzen). Da solche Spezialbiotope zumeist mehrfach auftreten, sind die Areale einer ökologischen Rasse normalerweise über einen großen Raum des Artareals hinweg verteilt. Sehr kleine geographische Rassen, die zumeist gleichfalls ökologische Einpassungen in ihre Biotope zeigen, sind an ihrer geographischen Umgrenzung zu erkennen, in Grenzfällen (etwa Auftreten nur einer Bergform oder Küstenform am Rande eines Verbreitungsareals) allerdings nicht zu trennen. Als Beispiel können hierfür die Haubenlerchenrassen Ägyptens angeführt werden, deren Gefiederfarbe der jeweiligen Bodenfarbe entspricht: auf dem dunklen Alluvialboden des zentralen Nildeltas die relativ dunkle *Galerida cristata nigricans*, an den Deltarändern die hellere *G. cr. maculata*, in den trockenen Küstengebieten die sandfarbene Rasse *brachyura* (vgl. E. Stresemann 1943). Weitere Beispiele für solche Färbungsanpassungen bei Lerchen brachte G. Niethammer (1940), für den Singammer *(Passerella melodia)* J. T. Marshall (1948). Nicht leicht ist auch die Abgrenzung ökologischer Rassen von Populationen, die durch bestimmte Sondermerkmale ausgezeichnet sind, deren ökologische Bedeutung unklar ist. Weiterhin ist die Erblichkeit ohne Experiment schwer zu beurteilen im Gegensatz zur geographischen Rasse, die wegen ihrer Verbreitung über mehrere Mikrobiotope hinweg besser die erbliche Konstanz ihrer Merkmale erschließen läßt. Schließlich ist es noch von Bedeutung, daß ökologische Rassen sich oft nur sehr schwach oder garnicht in morphologischen Charakteren und eindeutig nur in physiologischen Merkmalen unterscheiden. So unterscheidet sich z. B. die autogene Rasse (besonders in Stadtgebieten) der Stechmücke *Culex pipiens* von der nichtautogenen Rasse (vorherrschend auf dem offenen Lande) durch die Fähigkeit der Eientwicklung ohne vorherige Blutaufnahme, durch kleinere Gelegezahl, stärkere Entwicklung der Larven beim Schlüpfen, andere Paarungs- und Überwinterungsgewohnheiten (vgl. F. Weyer 1937). Die Bienenmilbenrassen *Acarapis woodi woodi* und *A. w. externus* sind morphologisch nicht sicher zu trennen (statistische Realität von durchschnittlichen Maßdifferenzen nicht erweisbar), sie halten sich aber stets nur an verschiedenen Stellen auf: die Nominatrasse im ersten Paar der prothorakalen Tracheen, die Rasse *externus* außen am Bienenkörper.

Klare, auch morphologisch gut kenntliche ökologische Rassen liegen z. B. vor bei der Roten Waldameise, *Formica rufa*, bei der K. Gösswald (1941, 1942) neben einer großen Rasse eine „Kleine Rote Waldameise", eine „Fichtenameise", eine „Zwergwaldameise", eine „Sandwaldameise" usw. unterscheidet, die auch in der Fertilität und in den erblichen Raubinstinkten differieren. Deutlich gekennzeichnet sind auch die ökologischen Rassen des europäischen Kuckucks, die in Anpassung an verschiedene Wirtsvögel Eier von anderer Färbung legen. So legen Kuckucksstämme, die vorwiegend beim Gartenrotschwanz schmarotzen (z. B. in Finnland in 85% der Fälle: E. Rey 1892) blaue Eier; solche, die Rohrsängernester bevorzugen, weiße grobgefleckte Eier vom Rohrsängertyp *(Acrocephalus)*, solche, die Rotrückige Würger *(Lanius collurio)* bevorzugen, Eier vom Würgertyp usw. (Abb. 13; vgl. B. Rensch 1925). Die ökologische Isolation ist hier indes keine scharfe, da die Stämme sich infolge der Ehelosigkeit des Kuckucks vielfach durchmischen. (Weitere Beispiele bei B. Rensch 1934, 1945).

Ein anderes charakteristisches Beispiel ist der nordamerikanische Schlangenrassenkreis *Thamnophis elegans*, der in eine aquatile und eine terrestrische Rassengruppe zerfällt, die beide jeweils im gleichen geographischen Raum vorkommen (W. Fox 1951). Für weitere Beispiele ökologischer Rassenbildung vergleiche man die von W. H. Thorpe (1930, 1940) genannten Fälle, weiterhin die detaillierten Studien von M. J. Heuts (1947a, b) am Stichling *(Gasterosteus aculeatus)*, der morphologisch stark unterschiedene erbliche Brack- und Süßwasserrassen ausbildet, H. Steiners Angaben (1948) über erbliche Coregonenformen in den Nordalpen, A. R. Tests Untersuchungen (1946) über ökologische Rassen bei der marinen Napfschnecke *Acmaea* u. a. Vor allem aber beachte man die genetischen Studien über ökologische *Drosophila*-Formen, die eine Anpassung an verschiedene Höhenstufen zeigen (Th. Dobzhansky 1948, H. S. Stalker und H. L. Carson 1948) oder an verschiedene Wald- und Steppentypen oder an städtische und ländliche Bereiche (N. P. Dubinin und G. G. Tiniakov 1947) usf.

Daß solchen ökologischen Rassen gelegentlich eine Bedeutung für die Artbildung zukommt, lehren Grenzfälle, die verschiedene Zwischenstadien zu jungen Arten hin darstellen. Die umstrittenen ökologischen „Rassen" der Stechmücke *Anopheles maculipennis* können hier als bisher vielleicht am besten analysiertes Beispiel gelten. Diese Formen kommen vielfach nebeneinander vor, sind zum Teil in der Eistruktur etwas unterschieden (F. Weyer 1937) und haben jeweils abweichende Biotopansprüche: die Form *atroparvus* bevorzugt gemäßigtes atlantisches Klima und ist in Südrußland etwa durch die —7° C Januar-Isotherme begrenzt, *messeae* ist eine kontinentale Form, die in Zentral- und Ostsibirien vorherrscht usw. (Vgl. z. B. Beklemishev und Zhelochovtsev 1937). Experimentell erwies sich vor allem auch das Luftfeuchtigkeitsunterscheidungsvermögen als unterschiedlich. Die Nominatform *maculipennis* = *typicus* ist am widerstandsfähigsten gegen trockene Luft, *atroparvus* ist die langlebigste, *messeae* die kurzlebigste Rasse usf. (vgl. A. Hundertmark 1938). Von M. Bates (1939) durchgeführte Kreuzungsversuche ergaben nun aber, daß die morphologisch als Imagines nicht unterscheidbaren „Rassen" einander zum Teil physiologisch sehr fern stehen: Bastarde von *atroparvus* × *messeae* entwickelten sich überhaupt nicht bis zur Imago. Bastarde von *atroparvus* × *maculipennis* (= *typicus*) erwiesen sich sämtlich als steril, bei Bastarden von *atroparvus* × *labranchiae* waren verschiedene ♂ unnormal ausgebildet usw. Es ist deshalb wohl richtiger, einige dieser Formen als Arten aufzufassen (vgl. A. de Buck, E. Schoute und N. H. Swellengrebel 1934, F. Zumpt 1941, E. Mayr 1942), d. h. insgesamt stellt diese Formengruppe wohl systematisch ein Beispiel dar, welches uns lehrt, daß vielleicht ökologische Rassen Vorstufen dieser Arten waren.

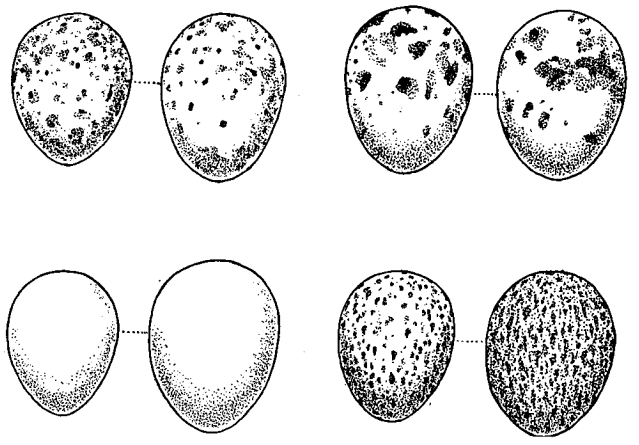


Abb. 13 Eier mitteleuropäischer Kuckucksrassen (jeweils rechts) und ihrer vorherrschenden Wirtsvögel (jeweils links). Oben: links Gartengrasmücke *Sylvia borin*, rechts: Drosselrohrsänger *Acrocephalus arundinaceus;* unten links: Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* (hellblau), rechts: Weiße Bachstelze *(Motacilla alba)* (nat. Gr.).

Eindeutiger sind die Verhältnisse bei Kopf- und Kleiderlaus des Menschen, die morphologisch deutlich unterschieden sind, deren gelegentliche Bastarde aber zum Teil Intersexe bilden. Sie werden von den meisten Autoren deshalb „schon" als besondere Arten, von anderen aber „noch" als ökologische Rassen aufgefaßt (z. B. Fahrenholtz 1936). Hier ist die Entstehung der beiden Arten auf ökologischer Grundlage deshalb besonders wahrscheinlich, weil sie bei vielen Menschenrassen vorkommen und mit diesen zugleich auch, aber schwächer, geographisch variieren. Auch Entoparasiten-„Arten" wie die Cestoden *Hymenolepis nana* (im Menschen) und *H. fraterna* (in Muriden) sind wohl als derartige Grenzfälle zu betrachten, desgleichen die einander außerordentlich nahestehenden Gallmilben-„Arten" *Eriophorus galii* (auf *Galium*) und *E. nudus* (auf *Geum*: vgl. A. Nalepa 1917), die Psylliden *Psylla mali* und *Ps. peregrina* (W. H. Thorpe 1940), die Flagellaten der *Trypanosoma brucei*-Gruppe, die *Plasmodium*-Arten

von Mensch und Affen, *Entamoeba histolytia* und *E. ranarum* (C. A. HOARE 1943) usw.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß auch rein ökologische Isolation zur Artbildung führen kann, daß diese Fälle aber im Tierreich anscheinend allgemein nicht sehr häufig sind, vor allem wohl deshalb, weil die ökologische Isolierung wegen des geringeren Umfanges der fraglichen Populationen und wegen des Eingefügtseins in das geographische Areal anderer Rassen sich nur in manchen Fällen (am ehesten bei Entoparasiten) evolutiv auswirken kann. Häufig ist aber die ökologische Isolation mit der geographischen verknüpft.

Im Pflanzenreich sind erbliche ökologische Rassen viel genereller vorhanden als im Tierreich (vgl. G. TURESSON 1926, 1929, G. E. DU RIETZ 1930, L. CONSTANCE 1937, J. W. GREGOR 1946, G. L. STEBBINS 1950 usw.). Wegen der strengeren Standortgebundenheit all der Arten, die sich nicht mit leicht verbreitbaren Samen oder Sporen vermehren, kommt es hier auch häufiger zu Grenzfällen zwischen ökologischer Rasse und Art (z. B. Strandformen, Hochgebirgsformen). Dabei besteht auch die Möglichkeit polyphyletischer Entstehung einer Art durch gleichgerichtete Auslese in mehr oder minder identischen Biotopen.

D. Sexualphysiologische Rassen

Die sexualphysiologische Isolation ist anscheinend zumeist mit der geographischen Sonderung verknüpft (man vergleiche z. B. das Unterbleiben einer Bastardierung von stärker differenzierten Rassen in manchen Grenzfällen wie bei *Parus major* im Amurgebiet, *Passer domesticus-hispaniolensis* usw.: s. S. 32—33). Nur selten wird sie schon für sich allein wirksam sein. Im einfachsten Falle kommt eine derartige Isolation dadurch zustande, daß sich räumlich nebeneinander Varianten herausbilden, die sich in einer verschiedenen Jahreszeit fortpflanzen. So gibt es z. B. bei dem Seeigel *Paracentrotus lividus* in der Bucht von Neapel zwei Stämme, von denen der eine zur Entwicklung der Larven Temperaturen von 8 bis 23° C bedarf (Winterlaicher), während der andere dafür Temperaturen zwischen 14° und 29° C benötigt (Sommerlaicher) (vgl. S. RUNNSTRÖM 1936). Auch existieren z. B. beim Tobiasfischchen *(Ammodytes lancea)* bei Helgoland zwei morphologisch unterschiedene Rassen, von denen die eine im Frühling, die andere im Sommer laicht (S. JENSEN 1941). Im Verein mit geographischer Isolation, die durch die verschiedene Ausbreitungsfähigkeit derartiger Rassen gegeben ist, kann diese verschiedene Fortpflanzungszeit zur Artbildung beitragen, wie dies auch für *Rana*- und *Bufo*-Arten wahrscheinlich ist.

Eine geschlechtliche Isolation kann dann weiterhin dadurch zustande kommen, daß sich in den für das Zusammenfinden der Geschlechter oder für die unmittelbare Paarungseinleitung ausgebildeten Anlockungsmitteln, z. B. Sexualdüften, in Balzbewegungen und in anderen Instinkten Differenzen herausbilden. Das ist vor allem sorgfältig bei Fruchtfliegen der Gattung *Drosophila* studiert worden. H. T. SPIETH (1947, 1949) untersuchte in besonderen Beobachtungskammern 6 Arten der Verwandtschaftsgruppe *D. willistoni* aus tropischen und subtropischen Gebieten Nord- und Südamerikas, indem er die 30 möglichen Paarbildungen mit 3 ♀ und 3—6 ♂ ansetzte. Nur in einem Falle kam es dabei zur Kopulation. In allen anderen Fällen wurden die Werbehandlungen in irgendeiner Phase von Seiten der ♂ oder von Seiten der ♀ (z. B. durch Ausstoßen des weiblichen Genitalapparates) abgebrochen, obwohl vielfach ein Kopulationstrieb sehr kenntlich war. Zwei Arten *(nebulosa* und *fumipennis)* wichen sehr deutlich in den Paarungseinleitungen dadurch ab, daß die ♂ vor dem ♀ Balzhandlungen ausführten, während die anderen Arten dies neben oder hinter dem ♀ taten. Die feinen Differenzen, die zum Abbruch der Annäherungen führten, konnten im einzelnen nicht festgestellt werden. Es muß also wohl für möglich gehalten werden, daß hier auch die Sexualdüfte eine Rolle spielen. Zu dieser Auffassung führten auch neuere Untersuchungen von B. GÖTZ (1951) mit Fangapparaten für männliche Kleinschmetterlinge, die mit ♀ oder nur mit dem extrahierten Sexualduft beködert waren. Auch das Ausstrecken von Duftorganen, der Duftabsonderung dienliche Pump- oder Fächelbewegungen usw. sprechen für diese olfaktorische Isolierung von Insektenarten (vgl. z. B. E. URBAHN 1913 u. a.).

Es ist von großer Bedeutung, daß die Abneigung zu interspezifischer Kopulation bei *Drosophila*-Arten besonders dann entwickelt ist, wenn nahe verwandte Arten nebeneinander leben. Stämme von *Dr. pseudoobscura*, die mit *Dr. miranda* zusammenleben, sind strenger sexuell isoliert als Stämme beider Arten, die aus Gebieten stammen, in denen je nur eine der Arten vorkommt (TH. DOBZHANSKY und P. C. KOLLER 1938). Entsprechendes gilt für die nahe verwandten *D. guarani* und *D. guaru* (J. C. KING 1947).

In einigen Fällen ist auch eine Anbahnung sexueller Isolation schon vor der Ausprägung einer sexualphysiologischen Rasse festzustellen. Es handelt sich hier um die Erscheinung der Homogamie, die PEARSON (1903) zuerst für den Menschen feststellte („assortative mating"), die dann aber auch bei verschiedenen Tierformen nachgewiesen wurde: gleiche oder ähnliche Partner werden bei der Paarung bevorzugt. Daß individuelle Varianten mit ähnlicher Körpergröße einander bei der Kopulation bevorzugen, wiesen z. B. W. J. CROZIER an der Meeresnacktschnecke *Chromodoris zebra* (1918) und an den Amphipoden *Gammarus locusta* und *Dikerogammarus fasciatus* (1923), R. R. WILLOUGHBY und CH. M. POMERAT (1932) an Kröten nach. Eine Bevorzugung von Färbungsvarianten fanden W. F. BLAIR und W. E. HOWARD (1944) bei dem Nager *Peromyscus maniculatus blandus*. Es ist aber zu beachten, daß derartige Homogamie nur erst in einzelnen Fällen beobachtet wurde, während zumeist eine wahllose

Pangamie stattfindet (W. W. Alpatov 1925, G. Spett 1929). Bei *Drosophila melanogaster* fand G. Spett (1932) eine sexuelle Selektion nur bei wenigen Mutanten (speziell wild-type und white-yellow).

Weiterhin kann nun eine Isolation von bestimmten Varianten auch dadurch eintreten, daß eine Kopulation rein mechanisch unmöglich wird. Dafür genügen oft schon starke Größenunterschiede. So wie zwischen einem schweren Kaltblutpferde und einem Shetlandpony, zwischen einem Bernhardiner und einem kleinen Seidenpinscher eine Kopulation nicht zustande kommt, so würde sie auch nicht möglich sein, wenn geographische oder ökologische Rassen mit stärkeren Größendifferenzen sekundär wieder zusammenkämen (man denke z. B. an geographische Rassen, die in der Körpergröße sich um das Doppelte und mehr unterscheiden, z. B. die Rohrsänger *Acrocephalus arundinaceus arundinaceus* von Europa und *A. a. meyeri* vom Bismarckarchipel, die Spitzmäuse *Sorex obscurus malitiosus* von Alaska und *S. o. parvidens* von Kalifornien—Neumexiko, die Apollorassen *Parnassius mnemosyne nankingi* und *P. m. funkei* von China usw.). Daß in solchen Fällen manchmal der physiologische Abstand der Rassen relativ gering ist und eine künstliche Befruchtung fertile Nachkommen ergeben würde, ist dabei nicht wesentlich. In freier Natur genügt es, daß die Befruchtung praktisch nicht zustande kommt und durch die geschlechtliche Isolation der Weg für die Weiterdifferenzierung nicht mehr behindert ist. Im übrigen ist auch zu bedenken, daß zumindest bei der Befruchtung kleiner ♀ durch sehr große ♂ einer anderen Rasse infolge zu lebhafter Wachstumstendenz der Embryonen oftmals der Tod der Muttertiere mitsamt den Embryonen die Folge sein wird. Eine ähnliche Kopulationsbehinderung bzw. -Erschwerung wie für die Körperdifferenzen gilt bei Landschnecken auch für die Rechts- und Linkswindung des Körpers, wie sie bei manchen Familien (z. B. Partulidae, Achatinellidae der Südseeinseln) in gewissen Prozentsätzen bei der gleichen Art oder bei Populationen der gleichen geographischen Rasse auftritt.

Bei Tieren mit festen Kopulationsapparaten wie speziell bei den Insekten kann aber auch eine abweichende Form des Penis oder der Vaginalapophysen eine Kopula unmöglich machen. Wie vor allem die schönen Untersuchungen von K. Jordan (1905, 1931) und weiterhin die Studien von K. Eller (1936), G. Warnecke (1938) u. a. an Schmetterlingen, von H. Franz (1929, 1949), J. Meixner (1939) u. a. an Käfern gezeigt haben, kommen anscheinend aber starke Differenzen im Kopulationsapparat immer nur in Verbindung mit geographischer Isolation vor. Eine Variabilität dieser Organe im gleichen Verbreitungsgebiet kann zwar auch recht kenntlich sein (vgl. z. B. J. Drosihn 1933), doch sind meines Wissens bisher keine nebeneinander lebenden Insektenrassen bekannt geworden, die nur dadurch voneinander isoliert wären. Im übrigen wird neuerdings wohl mit Recht gezweifelt, ob geringere Abweichungen im Kopulationsapparat überhaupt eine erfolgreiche Begattung zu verhindern vermögen

(D. Beheim-Schwarzbach 1943, St. Breuning 1943, A. Šengün 1945, B. Kullenberg 1948 u. a.).

Insgesamt können wir also feststellen, daß eine rein sexualphysiologisch bedingte Rassenbildung wahrscheinlich nur in relativ wenigen Fällen vorliegt, daß aber eine geschlechtliche Isolation bzw. eine Homogamie, die wenigstens einen gewissen Prozentsatz extremer Varianten voneinander fernhält, häufig dazu beiträgt, die Differenzen zwischen geographisch oder ökologisch isolierten Rassen zu vertiefen, so daß bei späterem sekundärem Übereinanderschieben der Areale eine Vermischung dann evtl. vollständig unterbleibt.

Ähnliche Verhältnisse liegen anscheinend auch bei Blütenpflanzen vor, unter denen die ausschließlich von bestimmten Insekten oder Vögeln bestäubten Formen in einem wesentlich höheren Prozentsatz spezifische Blütenanpassungen erworben haben als die von vielen Arten bestäubten (V. Grant 1949).

E. Genetisch isolierte Rassen

Als Musterbeispiel einer rein genetisch bedingten Isolation galten früher die Rassen A und B von *Drosophila pseudoobscura*, die morphologisch nicht unterschieden werden konnten und die im gleichen Raum nebeneinander leben (D. E. Lancefield 1929). Diese beiden „Rassen", deren Bastarde im männlichen Geschlechte infolge Störung der Spermiogenese steril sind, haben sich aber indes als gute, durch die Penisform unterschiedene Arten erwiesen *(Dr. pseudoobscura* und *D. persimilis)*, deren Entstehung durch geographische Differenzierung (größter Teil ihrer Areale getrennt) wahrscheinlich ist (Th. Dobzhansky und C. Epling 1944, M. T. Riski 1951). Entgegen früheren Vorstellungen mancher Genetiker dürfen wir heute allgemein annehmen, daß eine Artbildung lediglich durch genetische Isolierung in freier Natur kaum auftritt. Wohl besitzen z. B. die so gut analysierten *Drosophila*-Arten eine Reihe rezessiver Gene, die bei Homozygotie zur Sterilität von ♂ oder ♀ führen, aber eine damit möglich werdende Sterilität zwischen besonderen Rassen entwickelt sich gewöhnlich erst bei gleichzeitiger geographischer Isolation. Dann ist die sich herausbildende Bastardsterilität, wie wir sahen, allerdings von besonderer Wichtigkeit, weil sie verwandte Arten in Grenzgebieten vor (nutzloser) Bastardierung bewahrt (vgl. S. 55) und weil sie bei sekundärem Zusammentreffen stärker differenzierter geographischer Rassen zur Artbildung, d. h. zum Unterbleiben von Panmixie führt (vgl. S. 32). Wahrscheinlich ist gerade bei morphologisch sehr ähnlichen oder fast identischen Dipteren-Arten eine solche Kombination geographischer und genetischer Isolierung für die erbliche Differenzierung verantwortlich zu machen, da bei ihnen meist weitgehend homologe Genbestände nachgewiesen werden konnten, die aber durch Translokationen und Inversionen

verschieden angeordnet sind (vgl. für *Drosophila* A. H. STURTEVANT und TH. DOBZHANSKY 1936a, b, E. M. EAST 1936, J. H. HORTON 1939, sowie vor allem TH. DOBZHANSKY 1951, für die sehr ähnlichen Mückenarten *Sciara ocellaris* und *Sc. reynoldsi* C. W. METZ und E. G. LAWRENCE 1938; vgl. weiterhin Kap. 6 B III). Die Ergebnisse von G. CALLAN und H. SPURWAY (1951) bei der Untersuchung der Meiose von geographischen Molchrassen deuten darauf hin, daß auch bei Wirbeltieren geographische Differenzierung mit chromosomaler Umordnung verknüpft sein kann.

Daß im übrigen ganz allgemein bei der phylogenetischen Differenzierung genetische Isolation zumindest zusätzlich wirksam ist, geht im übrigen schon daraus hervor, daß Artbastarde im Tierreich fast stets steril oder in der Fertilität geschwächt sind. Die physiologische Störung kann dabei schon bei der somatischen Entwicklung des Bastardembryos deutlich werden, oder sie tritt bei der Reifung der neuen Geschlechtszellen ein (vgl. P. HERTWIG 1936 und TH. DOBZHANSKY 1951).

In einigen Fällen wird wohl bei mutativer Polyploidisierung eine mehr oder weniger weitgehende Bastardsterilität unmittelbar eintreten können. Das wird z. B. nahegelegt durch J. SEILERS Untersuchungen (1936) über die Kreuzung tetraploid parthenogenetischer ♀ des Schmetterlings *Solenobia triquetrella* mit bisexuell vermehrten Rassen der gleichen Art, wobei triploide Intersexe auftreten. Leider wissen wir zu wenig über den Anteil nichtgenetischer isolierender Faktoren bei nahe verwandten Tierarten, die durch verschiedene Polyploidisierungsstufen unterschieden sind (vgl. S. 8).

F. Bastardrassen

Schließlich können Rassen auch durch sekundäre Bastardierung zuvor isolierter geographischer Rassen oder junger Arten zustandekommen. Als solche Mischrassen sind im Vogelreich z. B. anzusehen: der Sperling *Passer (domesticus) italiae* der Apenninhalbinsel (Bastardierung hier sogar mit einer nahe verwandten „Art": *P. hispaniolensis*, vgl. W. MEISE 1936), verschiedene Fasanenformen im Gebiet des oberen Irawaddy in Hinterindien, die zwischen *Gennaeus horsfieldi*, *G. lineatus* und *G. nycthemerus* vermitteln (W. MEISE 1928), die sibirischen Stieglitzrassen *Carduelis caniceps subulata* und *C. c. polyakowi* (Bastardierung mit *C. carduelis*), die ostasiatische Gimpelrasse *Pyrrhula pyrrhula griseiventris* (vgl. H. JOHANSEN 1944) usw. In Nordamerika sind Hybridpopulationen besonders in der Singvogelgattung *Junco* durch A. H. MILLER (1939, 1941, 1949) studiert worden.

A. GHIGI, der viele Vogelkreuzungen durchführte, ist der Meinung, daß auf diesem Wege vielfach auch neue Arten entständen. So erhielt er z. B. Bastarde zwischen den Glanzhühnern *Lophura rufa* (Malakka) und *L. nobilis* (Borneo), die völlig der intermediären *L. sumatrana* (Sumatra) entsprachen (1931). Es ist

hier, wie auch bei den von ihm durchgeführten Perlhuhnkreuzungen (Gattung *Guttera:* A. GHIGI 1938) aber zu bedenken, daß sowohl die zur Kreuzung verwendeten „Arten" als auch die den Bastarden entsprechenden intermediären „Arten" jeweils als zum gleichen Rassenkreis gehörige geographische Rassen angesprochen werden können.

Nun sind neuerdings auch Bastarde von guten Arten und selbst von Gattungen verschiedener Süßwasserfischgruppen aus freier Natur bekannt geworden, die in relativ hohen Prozentsätzen auftreten und die uns lehren, wie gelegentlich einmal dadurch vielleicht sogar Artänderungen zustande kommen können. So bastardierte in einem kalifornischen Flußgebiet *Pantosteus santa-annae* mit einer *Catostomus*-Art, wobei die letztere Art, die wahrscheinlich ihr ursprüngliches Verbreitungsgebiet eingebüßt hat, anscheinend kaum noch als reine Art neben den Hybriden vorkommt (C. L. und L. C. HUBBS und R. E. JOHNSON 1943). Bei Bastarden zwischen *Gila orcuttii* und *Siphateles mohavensis* im Mohaveflußgebiet waren die Bastarde resistenter bei einer großen Überflutung (1938) als reine *Siphateles* (C. L. HUBBS und R. MILLER 1943).

Im übrigen konnte aber bei *Drosophila melanogaster* experimentell gezeigt werden, daß neue Arten durch Bastardierung zustande kommen können. Durch Kombination von Mutanten (mit Translokationen im 2. und 3. Chromosom) gelang es B. TH. KOZHEVNIKOV (1936) 4 reine Stämme zu züchten, deren Kreuzung mit ♀ der Normalform keine lebensfähigen Bastarde ergab. Die Stämme verhielten sich also wie eine neue Art *(Drosophila „arteficialis")*.

Im Pflanzenreich sind fruchtbare Artbastarde relativ häufig, und die evolutive Bedeutung der Kreuzung ist bedeutend größer. Das gilt besonders für die Genera, die ein „Netzwerk" von Formen bilden, die durch Bastardierung verbunden sind *(Salix, Rosa, Rubus* usw.). Daher konnten bei Pflanzen auch neue Arten experimentell durch Kreuzung erzeugt werden (z. B. N. HERIBERT-NILSSON 1930). In nicht wenigen Fällen entstanden neue Arten auch aus zunächst unfruchtbaren, vegetativ vermehrten Artbastarden, nachdem bei diesen eine Polyploidisierung stattgefunden hatte. Durch solche Allopolyploidie ging aus den zunächst unfruchtbar gekreuzten *Primula verticillata* und *Pr. floribunda* die polyploide *Pr. kewensis* hervor, die nun geschlechtlich weiter vermehrt werden konnte, sich aber mit den beiden Stammarten nicht mehr fruchtbar kreuzen ließ. Ähnliche Verhältnisse liegen vor beim Reisgras *Spartina townsendi*, beim Kohl-Radieschen-Bastard *Raphana-Brassica* usw. (vgl. die Zusammenstellungen von J. HUXLEY 1942 sowie G. L. STEBBINS 1950).

Zusammenfassend ist jedenfalls festzustellen, daß der Bastardierung im Pflanzenreich eine bei weitem höhere Bedeutung zukommt als im Tierreich. Bei Tieren entstehen durch Bastardierung normalerweise nur intermediäre geographische Rassen, nicht neue Arten.

G. Überblick über alle Rassentypen

Fassen wir unsere Betrachtungen über die Rassenbildung in freier Natur zusammen, so ist zunächst festzustellen, daß es sehr verschiedene Typen von Rassenbildung gibt. Ein definitives Urteil über die evolutionistische Bedeutung der ökologisch, sexualphysiologisch und rein genetisch isolierten Rassen ist noch nicht möglich, da bislang zu wenig Untersuchungen angestellt worden sind. Im übrigen ist es aber ganz eindeutig, daß die geographischen Rassen als weitaus häufigste Vorstufen der Arten betrachtet werden dürfen und daß sich vor allem auch Übergangsformen zwischen Rasse und Art in sehr großer Zahl finden. Bei der Differenzierung geographischer Rassen und daraus hervorgehender Arten wirken aber in wohl den meisten Fällen ökologische, sexualphysiologische und vor allem genetische Isolationsvorgänge wesentlich mit.

Nun hat R. Goldschmidt mehrfach (1935, 1940, 1952) mit großer Entschiedenheit behauptet, daß alle derartigen Rassen weder beginnende Arten seien, noch als Modelle für die Artbildung gelten könnten. Seine Skepsis gründet sich zunächst darauf, daß zwei Arten, die dem von ihm genetisch analysierten Schwammspinner *(Lymantria dispar)* nahestehen, *L. monacha* und *L. mathura*, in zu zahlreichen Eigenschaften verschieden seien und daß sich ihnen keine der *dispar*-Rassen annähere. Nun ist aber meines Erachtens keineswegs zu erwarten, daß in jeder Verwandtschaftsgruppe auch in der Gegenwart Grenzfälle erhalten blieben. Und ich vermag auch die weiteren Einwände gegen meine 1929 und 1934 vorgetragenen Ansichten über die Fortdifferenzierung geographischer Rassen zu Arten nicht anzuerkennen (1935): „Wenn eine ringförmig geschlossene Rassenkette vorliegt und wenn, was durchaus nicht der Fall zu sein braucht (s. o.), die Endglieder sich schließlich wieder im gleichen Areal zusammenfinden, und wenn unter ihren Unterscheidungsmerkmalen auch solche sind, die aus irgendeinem Grunde eine Vermischung verhindern und wenn diese Merkmale keinen Anpassungswert haben, da sie sonst im Ausgangsareal wieder verschwinden, dann kann der Systematiker in der Tat die beiden Formen als Arten beschreiben. Es fällt mir aber schwer, zu glauben, daß diese Wenns alle so häufig zusammentreffen, daß es sich um ein wesentliches Vorkommnis handelt." All diese „Wenns" sind nun aber keineswegs notwendig für die Annahme einer Artbildung über die Vorstufe von geographischen (oder ökologischen) Rassen. Es ist, wie sir sahen, nicht notwendig, daß eine ringförmig geschlossene Rassenkette vorliegt, sondern es kann eine Differenzierung auch bei mehr oder minder fortlaufenden Fortpflanzungsgemeinschaften stellenweise bis zur Artstufe hin oder eine Differenzierung in Inselarchipelen stattfinden. Die nicht seltene sekundäre Überdeckung der Areale beweist uns vielmehr nur, daß geographisch stark differenzierte Formen sich wie Arten verhalten können.

Und es ist auch nicht nötig, daß die Merkmale einmal sekundär wieder zusammentreffender Formen „keinen Anpassungswert" haben: der Anpassungswert kann doch für verschiedene Merkmale vorliegen, und es braucht auch bei „Rückwanderung" nicht der gleiche Selektionserfolg einzutreten. Ich vermag also die Skepsis Goldschmidts in keiner Weise zu teilen. Das Auftreten der zahllosen Zwischenstufen jeden Grades zwischen Rassen und Arten und zwischen schwach und scharf differenzierten Arten sowie die Tatsache, daß die Merkmale, welche diese Grenzfälle und alle scharf differenzierten Rassen innerhalb eines Rassenkreises voneinander unterscheiden, prinzipiell keine anderen als die arttrennenden Charaktere sind, spricht vielmehr doch recht eindeutig für die Bildung von Arten aus Rassen.

Auch die Tatsache, daß in manchen alten Seen, wie dem Baikalsee, Ochridasee, Tanganyikasee u. a. endemische Gattungen mit relativ hoher Artenzahl auftreten, braucht keineswegs mit R. Woltereck (1931) durch nichtgeographische „schizotypische Artsplitterung" erklärt zu werden. Es läßt sich vielmehr wahrscheinlich machen, daß auch hier geographische und ökologische Isolation für die Artbildung entscheidend war (vgl. J. L. Brooks 1950, P. H. Grennwood 1951).

4. Richtungslosigkeit transspezifischer Evolution und Entwicklungszwang

A. Das Problem der Zielstrebigkeit in der Phylogenese

Wenn es nach den Ausführungen der beiden vorigen Kapitel nicht zweifelhaft erscheinen kann, daß ungeachtet vieler noch notwendiger Analysen eine befriedigende kausale Deutung der verschiedenen Wege der Rassen- und Artbildung möglich ist, so erhebt sich nun die Frage, ob auch die transspezifische Evolution, die schließlich zur Differenzierung neuer Organe und neuer Baupläne, d. h. neuer Familien, Ordnungen, Klassen usw. führte, nur eine Fortsetzung des gleichen Vorganges darstellt oder ob hier zusätzlich oder gar ausschließlich andere Faktoren wirksam waren. Ch. Darwin war dieser letzteren Meinung offensichtlich nicht, und er betitelte sein dem gesamten Evolutionsproblem gewidmetes Hauptwerk 1859 bekanntlich "On the origin of species". Auch bei der damit einsetzenden lebhaften Diskussion des Evolutionsproblems war von autonomen evolutiven Kräften zunächst nicht die Rede. E. Haeckel (1866) erkannte zwar bereits mit genialem Blick die 3 Hauptphasen des stammesgeschichtlichen Ablaufs (explosiver Zerfall — Spezialisierung — Degeneration und Aussterben: s. u.) sowie die Bedeutung der unspezialisierten Formen („Generalisten"), aber dies war ihm kein Anlaß, eine unbekannte Entwicklungskraft vorauszusetzen. Und C. von Nägeli (1884) sprach wohl von der „autonomen Veränderung des Idioplasmas" (p. 546), aber er sah darin „nichts anderes als die der Substanz anhaftenden Molekularkräfte". Doch hatte andererseits schon K. E. von Baer (1876, p. 49) eine „Zielstrebigkeit" der Phylogenie vorausgesetzt. Und mit der wachsenden Aufdeckung orthogenetischer Entwicklungsreihen durch Paläontologen wie Gaudry, Cope u. a. wurden am Ausgange des vorigen Jahrhunderts Tatsachen bekannt, die einer selektionistischen Erklärung in wachsendem Maße Schwierigkeiten bereiteten. So waren es denn auch vorzugsweise Paläontologen, die einer Deutung der transspezifischen Evolution lediglich durch Mutation, Populationsschwankungen, Selektion und Isolation widersprachen. Entsprechend betonte E. Dacqué seit langem (vgl. 1935) die „autonome Entwicklung" der „Typen", d. h. der einzelnen Baupläne; R. Wedekind (1927) sprach von einem „gesetzmäßigen Ablauf" der Stammesgeschichte, H. Osborn (1934) von einem „schöpferischen Prinzip, das die Entwicklung auf ein bestimmtes Ziel hin bewirkt", von ihm „Aristogenesis" genannt; K. Beurlen (1937) bezeichnete die vermuteten autonomen Entwicklungskräfte direkt als „Willen zu eigner und freier Gestaltung". F. Freiherr von Huene (1940, p. 62) sagte, daß „die Gesamtent-

wicklung des Lebens durch die Zeiten von einem allem weit übergeordneten, die Gesamtheit einheitlich ordnenden und richtunggebenden Prinzip durchdrungen ist". E. Hennig (1944) schrieb z. B. nach einer Diskussion komplizierter Anpassungen (p. 306): „Es kann doch niemand im Ernste behaupten, er könne alle derartigen Raffiniertheiten durch Zufallsmutationen und Aussterben all derjenigen Mitbewerber im Daseinskampfe vorstellen, die dazu nicht vorzudringen vermochten!" O. Schindewolf (1936, 1939) sieht in der Phylogenese ebenfalls einen „gesetzmäßig ablaufenden autonomen Entfaltungsprozeß", und er schreibt auch in seinen „Grundfragen der Paläontologie" (1950): „Die Stammesentwicklung aber erfolgt nicht auf dem Wege der Rassenbildung und erscheint uns damit nicht als ein Selektionsprodukt, sondern mehr als das Ergebnis einer Orthoevolution" (p. 429), und weiterhin: „Die Lebenserscheinung der Entwicklungs- und Reaktionsfähigkeit aber muß vorläufig als ‚Urphänomen' gelten, als ein Rest, der einstweilen nicht weiter auflösbar und seinem Wesen nach verstandesmäßig nicht voll zu erfassen ist" (p. 430).

Aber auch manche Zoologen betonten den autonomen Charakter der evolutiven Vorgänge, die zur Herausbildung neuer Baupläne oder neuer Organe führten. D. Rosa (1931) entwickelte eine Theorie der „Hologenesis", derzufolge dichotome Verzweigungen zwangsläufig in prädeterminierte Entwicklungsrichtungen führen. L. S. Berg (1926) bezeichnete diese immanenten Evolutionsgesetze als „Nomogenesis". J. Philiptschenko (1927) hielt die Zunahme der Komplikation im Laufe der Phylogenese für eine Grundeigenschaft der lebenden Substanz, R. Woltereck (1931) sprach gleichfalls von einem „inneren Zwang zur Vermannigfaltigung", später (1934) von einem unanalysierbaren „Vermögen" zur „Selbstgestaltung" und „Selbststeigerung", und A. Remane (1939, 1950) hält zumindest die phylogenetischen Umbildungen höherer Ordnung bisher nicht durch die Mutationstheorie für erklärbar, da die eigentlich differenzierenden Mutationen (im Gegensatz zu den experimentell studierten „Realmutationen") noch nicht bekannt geworden seien. Allerdings betont er auch, daß eine „phyletische Triebkraft" nicht erweisbar und nicht anzunehmen sei (1950, p. 342). Auch W. Ludwig (1940) kam bei einer Diskussion der Selektionstheorie noch zu der Auffassung, daß es „zahlreiche Merkmale und Einrichtungen im Organischen" gäbe, „für die eine selektionistische Erklärung heute gezwungen klingt". Immerhin sind solche skeptischen Äußerungen im Rahmen zoologisch-phylogenetischer Diskussion nie vorherrschend gewesen, und sie sind im letzten Jahrzehnt wieder stärker zurückgetreten.

Ist es nun tatsächlich notwendig, autonome Entwicklungskräfte neben der Wirksamkeit der für die Rassen- und Artbildung ausreichenden Vorgänge der Mutation, der Populationsschwankungen, der Selektion und Isolation vorauszusetzen? Wie solche Kräfte, die ja auch in jedem Individuum in irgendeiner Form physiologisch verankert sein müßten, zu denken sind, ist bislang noch völlig unklar. Wir werden deshalb von der Annahme solcher hypothetischer

Kräfte gern solange absehen, als die Deutung auch der transspezifischen Evolution ohne diese möglich ist. Wie schon in der Einleitung ausgeführt wurde, ist es ja vornehmlich die Erkenntnis eines regelhaften Ablaufes vieler einzelner Phylogenesen mit explosiver Formenbildung am Beginn, langsamer werdender Fortdifferenzierung und degenerativer Formveränderung vor dem Aussterben, die für eine Autonomie der Evolution zu sprechen scheint. Dazu kommen die zunächst durchaus „zielstrebig" wirkenden orthogenetischen Phylogenesen vieler Organe und speziell die unverkennbare „Höherentwicklung" der Organismen, nicht nur zum Menschen hin, sondern auch innerhalb anderer Stammesreihen. Schließlich darf aber auch nicht verkannt werden, daß eine autonome Entwicklung für viele Forscher deshalb eine so wichtige Voraussetzung darstellt, weil dadurch die „unbefriedigende" Konsequenz vermieden wird, daß die Entwicklung der Organismenwelt nur auf der „Zufälligkeit" der Mutation und der jeweiligen Ausleseverhältnisse beruht. Es spielen hier also bewußt oder unbewußt weltanschauliche Überzeugungen und Maximen mit hinein (wobei zum Teil auch die „Affenabstammung" des Menschen von Bedeutung ist), die aber doch bei einer naturwissenschaftlichen Diskussion möglichst ausgeschaltet bleiben sollten. Auch das kopernikanische Weltsystem erschien zunächst den meisten Menschen „unbefriedigend", obwohl sich darauf ein geradezu erhabenes universales Bild des Kosmos begründete.

B. Richtungslosigkeit der Evolution

Für die Beurteilung immanenter Entwicklungstendenzen ist nun zunächst die Frage wichtig, ob bei der transspezifischen Evolution ebenfalls eine Richtungslosigkeit zu erkennen ist, die eine Wirksamkeit der richtungslosen Mutationen auch noch bei der Differenzierung höherer Kategorien anzeigt. Eine solche richtungslose Evolution wird sich vor allem darin äußern, daß bei manchen Differenzierungen alle biologisch tragbaren Entwicklungsrichtungen eingeschlagen wurden. Natürlich ist es in sehr vielen Fällen schwer zu beurteilen, welche morphologischen oder physiologischen Strukturen „tragbar" sind, d. h. in welchem Ausmaße sie konstruktiv begrenzt sind und evtl. Auslesenachteile mit sich bringen, die zum schnellen Verschwinden entsprechender Mutanten führen. Trotzdem ist es nicht schwer, eine Anzahl eindeutiger Beispiele für den ungerichteten Charakter transspezifischer Evolutionsvorgänge zusammenzustellen, Beispiele, die jeder Kenner einzelner Tiergruppen leicht beliebig vermehren kann.

Wählen wir zunächst einige Fälle, bei denen die Entwicklungsmöglichkeiten so stark beschränkt sind, daß die Verhältnisse leicht zu übersehen sind. Bei den Schmetterlingen gemäßigter und kalter Zonen bestehen wie bei allen Insekten vier Möglichkeiten für die Einschaltung des Überwinterungsstadiums in den erblichen Jahreszyklus: die Überwinterung kann als Ei, als Raupe, als

Puppe und als Imago erfolgen. Alle diese Fälle sind verwirklicht, und zwar handelt es sich nach W. Pagenstecher (1909) bei deutschen Makrolepidopteren zumeist um Überwinterung als junge oder ältere Raupe [67% aller Arten, z. B. Schillerfalter *(Apatura)*, Baumweißling *(Aporia)*, Eisvogel *(Limenitis)*, Grasglucke *(Cosmotriche)* usw.] oder als Puppe [28% der Arten, z. B. die meisten Schwärmer und viele Spinner], seltener als Ei [3,5%, z. B. Schwammspinner *(Lymantria)*], oder als Imago [1,5% der Arten, z. B. Füchse, Pfauenauge usw. (Gattung *Vanessa*), Zitronenfalter *(Gonepteryx)*, Gammaeule *(Plusia)* usw.].

Ähnlich übersichtlich liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Beteiligung der Geschlechter am Nestbau und an der Bebrütung der Gelege bei Vögeln: es kann nur das ♀ brüten, wie z. B. bei Zaunkönig *(Troglodytes)*, Dompfaff *(Pyrrhula)*, Buchfink *(Fringilla)*, Krähen *(Corvus)*, Schnepfe *(Scolopax)* usw. oder nur das ♂ wie bei Steißhühnern *(Tinamidae)*, Kampfwachteln *(Turnicidae)*, Kasuar *(Casuarius)*, Emu *(Dromaeus)* usw., oder es können beide Geschlechter brüten wie bei Grasmücken *(Sylvia)*, Grünspecht *(Picus)*, Ringeltaube *(Columba)*, Strauß *(Struthio)* usw., oder keines der beiden Geschlechter hat einen Bebrütungsinstinkt wie bei vielen Kuckucken *(Cuculus, Clamator, Eudynamys)* usw., manchen Stärlingen *(Molothrus, Cassidix)*, Webefinken *(Vidua, Tetranura)* u. a. Es sind also auch hier alle denkbaren Entwicklungswege beschritten, auch wenn sie der Norm nicht entsprechen, wie das ausschließliche Brüten der Männchen.

Rein morphologische Charaktere zeigen eine solche Richtungslosigkeit der Entwicklung meist in noch vielgestaltigerer Form. Die Gehörne von Antilopen z. B. erschöpfen weitgehend die Formenmannigfaltigkeit, soweit sie nicht biologisch völlig unvorteilhaft ist: sie sind 1. gerade und glatt, z. B. bei Nilgau *(Boselaphus)* und Ducker *(Cephalophus)* oder 2. gerade und querskulpturiert, und zwar lang bei Beisa *(Oryx)*, kurz bei Klippspringer *(Oreotragus)* und Dik-Dik *(Madoqua)* oder 3. einfach gebogen und glatt beim Gnu *(Connochaetus)* oder 4. einfach gebogen und quer gemustert, und zwar lang bei Säbelantilope *(Oryx)*, Rappenantilope *(Hippotragus)* und Wasserbock *(Cobus)*, kurz bei Riedbock *(Redunca)* und Halbmondantilope *(Damaliscus)* oder 5. spiralig gedreht und glatt, und zwar mit lockeren Windungen beim Kudu *(Strepsiceros)*, eng gedreht und daher insgesamt gerade bei der Elenantilope *(Taurotragus)*, kurz spiralig gewunden bei der Sumpfantilope *(Limnotragus)* oder 6. spiralig gedreht und quer gemustert, und zwar lang bei Hirschziegenantilope *(Antilope)*, kurz beim Springbock *(Antidorcas)*, oder 7. gebogen, aber mit einem Wechsel der Biegungsrichtung beim Hartebeest *(Bubalis)* oder 8. gabelig verzweigt beim Gabelbock *(Antilocapra)*. Alle diese Typen werden zudem noch durch mancherlei Übergänge und Nebenformen ergänzt. Ziehen wir weiterhin auch noch die fossilen Formen mit in unsere Betrachtung ein, so ergibt sich auch für diese Hornbildung eine weitgehende Erschöpfung der Entwicklungsmöglichkeiten. Natürlich haben die Gehörne eine wichtige Funktion als Waffe und zum Teil

als Arterkennungsmerkmal, aber der Herausbildung von Sonderausprägungen überhaupt liegt doch jeweils kein selektiver Zwang zugrunde.

Bei der Familie der Paradiesvögel (Paradisaeidae) sind es z. B. die stark verlängerten Schmuckfedern, die aus den verschiedensten Federpartien hervorgehen können. Es handelt sich hier um Kopffedern, z. B. bei *Pteridophora*, *Parotia* und *Lophorina*, um Nackenfedern bei *Diphyllodes*, um Brustfedern und Körperseitenfedern bei *Paradisaea*, *Astrapia*, *Cicinnurus*, *Seleucides* usw., bei vielen Arten auch um Schwanzfedern (vgl. Abb. 14, bzw. Abb. 7, bei RENSCH 1943).

Eine sehr sorgfältige Analyse der Zeichnungen und Farbfelderungen der zahlreichen Wildentenarten durch G. KAGELMANN (1951) lehrte, daß den einzelnen Gattungen und Untergattungen zwar bestimmte Farbmuster eigen sind, daß aber unter ähnlichen Außenbedingungen sehr verschieden gefärbte Arten leben und ein selektiver Zwang für die Musterbildung nicht kenntlich ist. Es handelt sich also auch hier um eine weitgehende Ausschöpfung der richtungslos aufspringenden Musteränderungen während der Phylogenese, wobei dann die jeweiligen Sonderausprägungen für Art- und Geschlechtserkennung wichtig wurden und zum Teil in spezifische Balzreaktionen als Auslöser durch sexuelle Auslese eingebaut wurden. Bei einer ähnlichen Studie über die Musterungen von Wildtaubenarten konnte M. VON MICULICZ-RADECKI eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Felderung feststellen, wobei nur in manchen Fällen ein Anpassungswert möglich erscheint. Natürlich sind auch hier die Muster durch die artliche Konstanz und bestimmte bei Tauben phylogenetisch herausgebildete „Potenzen" eingeschränkt.

Weitere Beispiele für eine weitgehende Ausschöpfung biologisch tragbarer Entwicklungsrichtungen bieten die Schalen der Gastropoden, die zahllose Formen aufweisen können: napfförmig, mützenförmig, röhrenförmig, flach spiralig, stumpf oder spitz kegelig, nadelförmig, bienenkorbförmig, kugelig, mit teils oder ganz gelöster Spirale, mit ungleichförmigen Windungen, mit einander überdeckenden Spiralwindungen (wie bei *Cypraea*, *Conus*), dabei zart oder derbschalig, undurchsichtig oder glasig, mit Längsrippen, Querrippen, Buckeln, Stacheln, Blättchen, Haaren oder noch komplizierteren Auswüchsen bedeckt oder schließlich mehr oder minder weit reduziert, so daß nur ein kleiner Teil des Eingeweidesackes oder überhaupt kein Organ mehr davon geschützt wird. Auch hier wird der außerordentliche Formenreichtum der Zehntausende von rezenten Arten noch durch die fossilen Formen vermehrt.

Sehr lehrreich sind weiterhin auch die Stridulationsorgane bei den Insekten, die sich an den verschiedenen Körperpartien gebildet haben, wenn nur eine „Pars stridens" an einem „Plectrum" gerieben werden konnte. Allein bei den Käfern unterscheidet J. MEIXNER (1933—1936) hier 15 Haupttypen. Dabei wird bewegt: 1. der Scheitel (Vertex) gegen die Elytren bei manchen Carabiden, Tenebrioniden, Chrysomeliden u. a., oder 2. die Kehle (Gula) gegen das Prosternum bei Ipiden, Anobiiden u. a., oder 3. das Mesoscutellum gegen

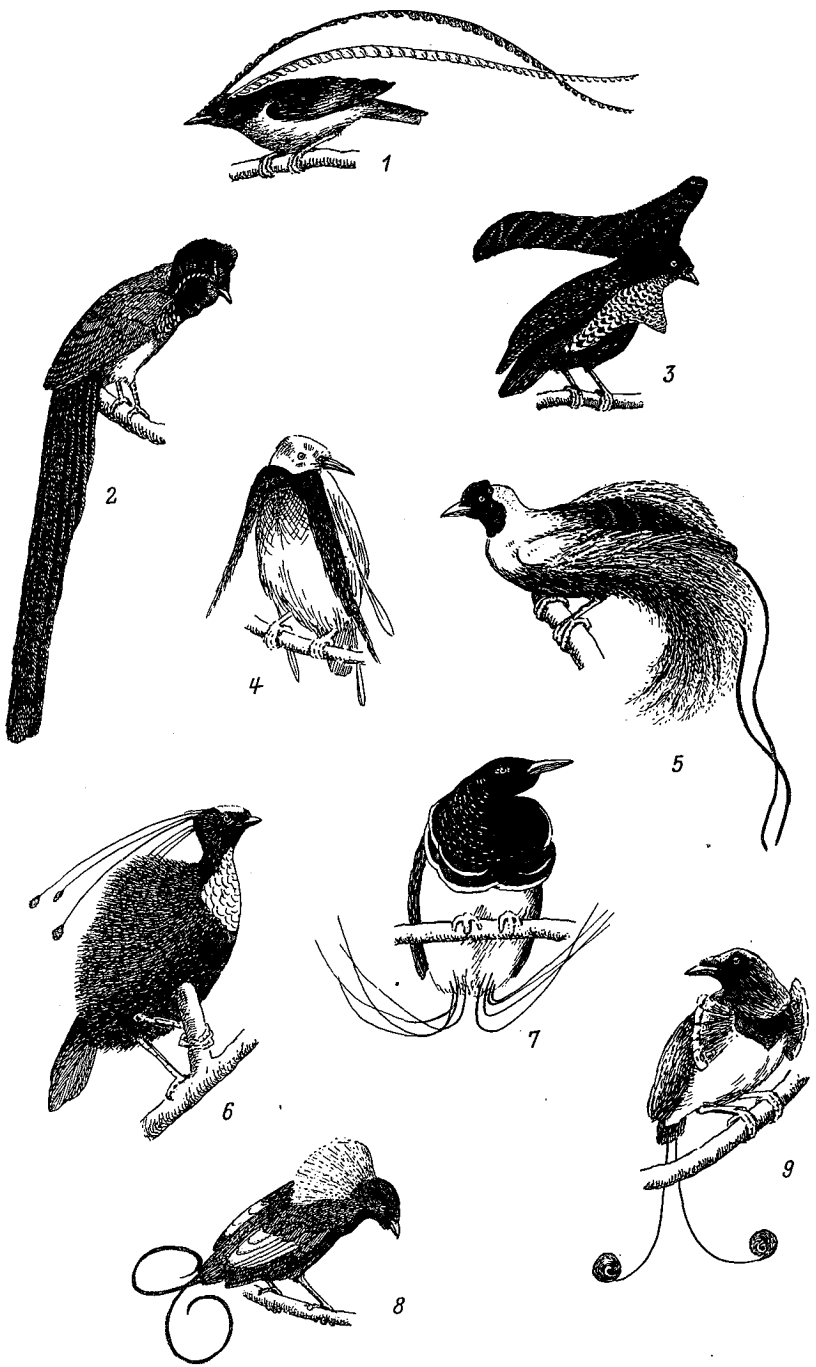


Abb. 14 Paradiesvogelgattungen von Neu-Guinea und Nachbarinseln als Beispiele richtungsloser transspezifischer Evolution: 1. *Pteridophora*, 2. *Astrapia*, 3. *Lophorina*, 4. *Semioptera*, 5. *Paradisaea*, 6. *Parotia* 7. *Seleucides*, 8. *Diphyllodes*, 9. *Cicinnurus* (aus BREHM, WALLACE, FRIEDMANN nach RENSCH 1939).

das Pronotum bei Cerambyciden, Chrysomeliden u. a., oder 4. das Prosternum gegen das Mesosternum bei Scarabaeiden, oder 5. der Rücken gegen die Elytren bei Silphiden, Tenebrioniden, Scarabaeiden, Chrysomeliden, oder 6. der Bauch gegen die Elytren bei Hydrophiliden, Buprestiden, Carabiden, oder 7. umgekehrt die Elytren gegen den Rücken bei Carabiden, Ipiden, oder 8. die Elytren gegen den Bauch bei Carabiden, oder 9. die Elytren gegen das Femur des Mittelbeins bei Cerambyciden, oder 10. die Hinterflügel gegen den Rücken bei Dynastiden und Passaliden, oder 11. die Coxa der Mittelbeine gegen den Bauch bei Scarabaeiden, oder 12. der Bauch gegen die Metacoxa, oder 13. das Femur der Vorderbeine gegen das Pronotum bei Carabiden, oder 14. das Femur der Mittelbeine gegen den Bauch bei Paussiden, oder 15. der Bauch gegen das Metafemur bei Heteroceriden. Besonders kennzeichnend für die Richtungslosigkeit der Entwicklung ist hierbei, daß oft in einer Familie mehrere dieser Haupttypen auftreten, so bei den Scarabaeiden z. B. fünf ganz verschiedene Typen: a) Prosternum gegen Mesosternum bei *Serica, Maladera,* b) Rücken gegen Elytren bei *Trox, Copris, Ochodaeus,* c) Bauch gegen Elytren bei *Anoxia, Polyphylla,* d) Metacoxa gegen Bauch bei *Geotrupes, Ceratophyes, Bolboderas,* e) Bauch gegen Metacoxa bei *Taurocerastus, Trichius.*

Betrachten wir nun auch einmal die gesamte Körpergestaltung innerhalb einzelner Tiergruppen, so zeigt sich in vielen Fällen das gleiche: die Formen der Abwandlung eines Bauplanes erweisen sich bei eingehenderem Studium als so außerordentlich vielgestaltig, daß man auch hier den Eindruck gewinnt, daß „richtungslose" Differenzierung von Gattungen und Familien mehr oder minder alle lebensfähigen Formausprägungen erschöpft hat. Es ist ganz gleich, welche formenreicheren Klassen oder Ordnungen man daraufhin durchsieht, die Fische oder die Käfer, die Copepoden, die Cladoceren oder die Cephalopoden, stets wird ein Nichtspezialist, der doch zumeist nur die „normaleren" Typen kennt, von der Formenfülle und ihren oft sehr exzessiven Sondertypen überrascht sein. Auf nebenstehender Abb. 15 stellte ich als Beispiel dafür einige Genera der Ordnung der Isopoden dar. Sie lehren eindringlich, wie allein schon durch relative Längen- und Breitenunterschiede der Körpersegmente, der Extremitäten und ihrer einzelnen Glieder die heterogensten Typen zustande kamen. (Noch extremere Abweichungen zeigen dann natürlich die gliedmaßenlosen, parasitären Gattungen *Portunion* und *Danalia.*)

Im Pflanzenreich finden sich entsprechende Beispiele in nicht geringerer Anzahl. Man denke etwa nur an die Heterogenität in den Wuchsformen, Blattformen und Blütenformen bei Oleaceen (etwa *Olea, Fraxinus, Syringa, Forsythia, Jasminum* u. a.) oder bei Scrophulariaceen (*Antirrhinum, Digitalis, Pedicularis, Melampyrum, Impatiens, Verbascum, Veronica* usw.), an die Blütenformen der Orchidaceen, an die so heterogenen Thallusformen der Kalkalgen aus der Ordnung der Siphonocladiales, an die unendliche Formenmannigfaltigkeit der Desmidiaceen und Diatomeen usw.

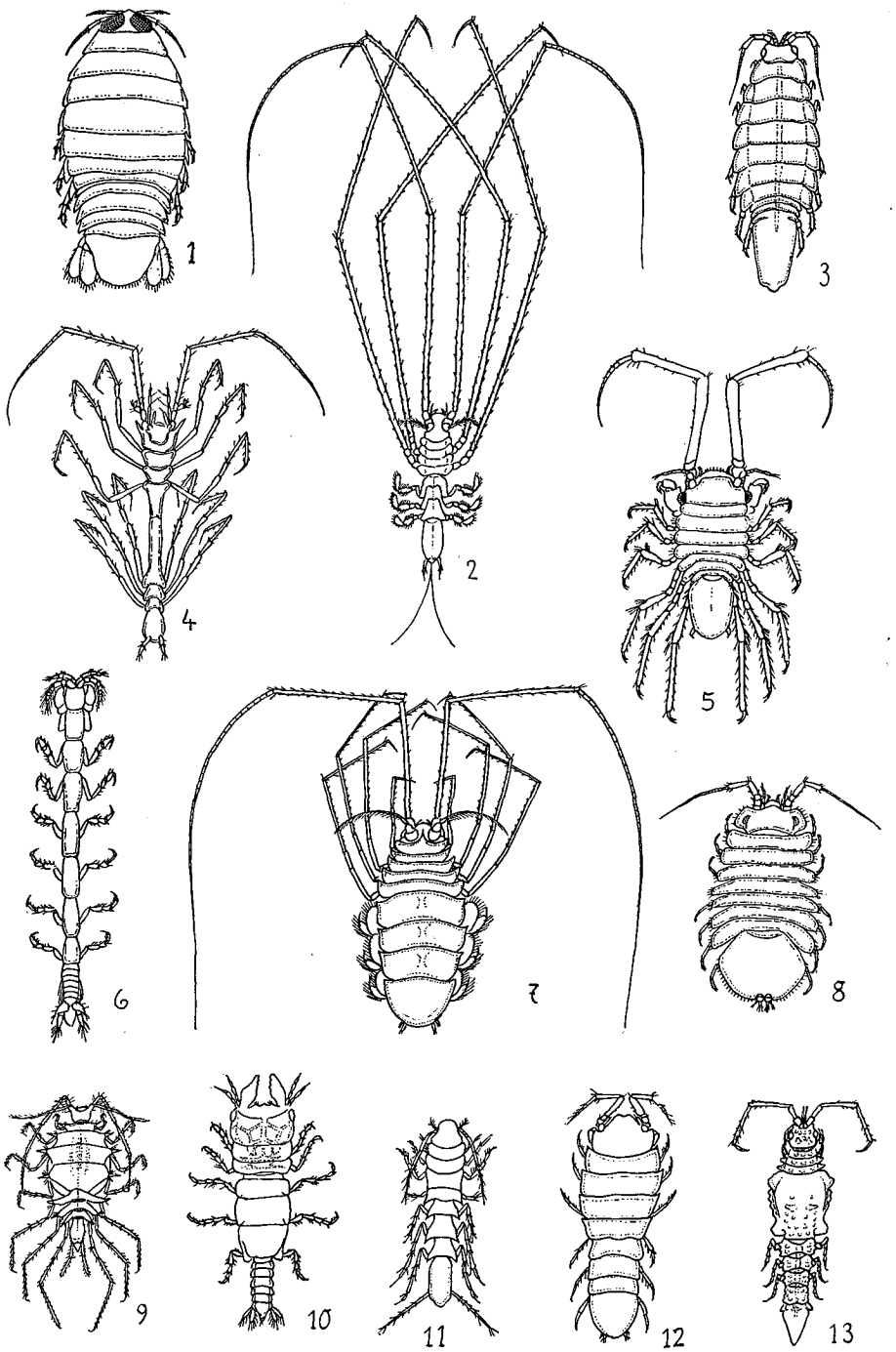


Abb. 15 Richtungsloser Formwandel bei nichtparasitären marinen Isopoden (*Is. genuina*). 1. *Rocinela daumoniensis* ♂, 2. *Munopsis typica* ♂, 3. *Idotea baltica* ♂, 4. *Ischnosoma bispinosam* ♂, 5. *Munna palmata* ♂, 6. *Leptanthura tenuis* ♂, 7. *Eurycope cornuta* ♂, 8. *Jaera marina* ♂, 9. *Dendrotion spinosum* ♀, 10. *Gnathia maxillaris*, 11. *Macrostylis spinifera* ♂, 12. *Nannoniscus oblongus* ♂, 13. *Arcturella dilatata* ♀. Vergrößerung verschieden (nach SARS 1899).

Da nun vielleicht der Einwand naheliegen möchte, daß es sich bei den bisher aufgeführten Beispielen um verhältnismäßig belanglose Differenzierungen handelt, die für die großen Linien der Evolution wenig Bedeutung haben, so seien auch noch einige Fälle von physiologisch wesentlicheren Entwicklungstendenzen angeführt.

Recht charakteristisch ist z. B. die so heterogene Ausprägung von Kiemenbildungen an den verschiedensten Organsystemen. Man denke hier nur an die verschiedenen Bildungen etwa bei Polychaeten (an den Parapodien), Isopoden (an den Abdominalbeinen), Decapoden (an den Maxillar- und Thorakalbeinen), Insektenlarven (Tracheenkiemen, echte Kiemen), Mollusken (am Mantel oder rings um die Analöffnung bei Doriden), irregulären Seeigeln (gefiederte Ambulacralanhänge), Holothurien (Wasserlungen), Tunicaten, Acraniern und Fischen (Vorderdarmspalten) und Amphibien (äußere Kiemen an den Kopfseiten).

Auch läßt die so verschiedene Art der Wasserinsekten, sich mit Sauerstoff zu versorgen, recht deutlich die Richtungslosigkeit in der Phylogenese der jeweiligen Mechanismen erkennen. Manche Formen schöpfen an der Oberfläche Luft, die unter den Elytren *(Dytiscus)* oder an der Bauchseite (z. B. *Notonecta*) aufbewahrt und zu den Stigmen geleitet wird, andere Formen haben Atemröhren entwickelt, die an den verschiedensten Körperstellen in das Tracheensystem münden *(Nepa, Stratiomys*larven, *Culex*larven, *Culex*puppen*)*, wieder andere Formen haben Tracheenkiemen ausgestülpt (Trichopteren, Ephemeropteren, *Paraponyx*raupe, manche Dytiscidenlarven usw.). Odonatenlarven besitzen Darmkiemen, die Larven des Wasserkäfers *Hygrobia tarda* echte äußere Kiemen, und schließlich findet sich in vielen Fällen auch nur eine allgemeine Hautatmung ohne spezielle Ausprägung besonderer Atemapparate *(Ceratopogon, Corethra, Simulium)* oder eine diffuse Hauttracheenatmung (manche Trichopterenlarven). Auch zeigt in manchen Fällen eine Insektenordnung verschiedene phylogenetische Wege gleichzeitig. So gibt es z. B. Wasserkäferlarven mit Atemröhrchen *(Dytiscus)*, mit Tracheenkiemen *(Hydrophilus)* und mit echten Kiemen *(Hydrobia)*, Dipterenlarven mit Atemröhrchen am Hinterende *(Stratiomys, Culex*larve*)* oder am Thorax *(Culex*puppe*)* oder mit Hautatmung *(Corethra, Tendipes)* (Abb. 16).

Ein weiteres Beispiel für richtungslose Entwicklung physiologisch wichtiger Einrichtungen ist die Herausbildung der verschiedensten Blutfarbstoffe im Tierreich. Das optimal wirksame rote Hämoglobin hat sich bekanntlich mehrere Male unabhängig voneinander und deshalb mit jeweils verschiedener Globinkomponente herausgebildet, so außer bei den Vertebraten auch bei Nemertinen und Anneliden, bei einigen Mollusken (wie *Planorbis, Vivipara, Aplysia, Arca, Tellina*), bei Echiuriden *(Urechis)*, bei Phoroniden und Echinodermen (Holothurien, Ophiuride *Ophiactis*). Bei Sipunculoiden bildete sich ein ähnlicher Fe-haltiger Farbstoff, das rote Hämerythrin, bei Nematoden *(Chloronema)* und

Polychaeten (Sabelliden, Serpuliden u. a.) das gleichfalls Fe-haltige grüne Chlorocruorin. Bei vielen Mollusken, Crustaceen, Skorpionen und Xiphosuren wurde dagegen das Kupfer zum wirksamen metallischen Bestandteil im Haemocyanin, das bei Oxydation blau wird. Die Ascidien aber bauen ihren Blutfarbstoff sogar mit einem nur in Spuren auftretenden Element, dem Vanadium auf. Bei der Muschel *Pinna* wurde auch ein manganhaltiger Blutfarbstoff gefunden, der allerdings noch weiterer Untersuchungen bedarf. Bedenken wir schließlich, daß von Mollusken auch O_2-bindende „Achroglobine" ohne Metallatome beschrieben wurden *(Chiton, Patella, Doris* usw.*)*, so erweist es sich wiederum, wie

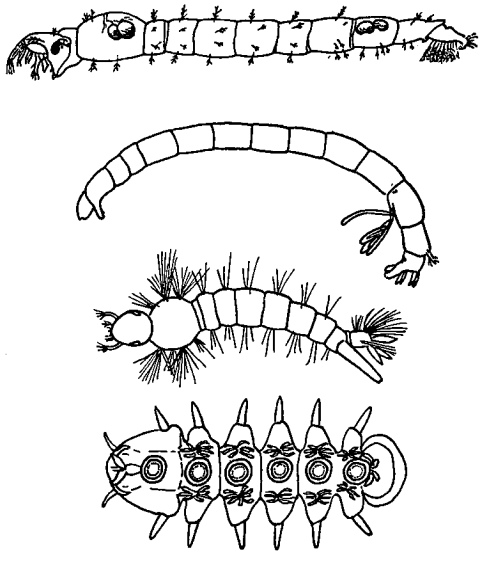


Abb. 16 Vier Larvenformen mitteleuropäischer Mückengattungen mit sehr verschiedener Körperform und sehr verschiedenen Atemeinrichtungen. Von oben nach unten: 1. *Sayomyia plumicornis* (mit Hautatmung, schwachen Tracheen und 4 Luftsäcken), 2. *Tendipes sp.* (mit rotem Blut und Hautatmung), 3. *Culex annulatus* (mit Tracheensystem und Atemrohr), 4. *Liponeura brevirostris*, Ventralansicht (mit Saugnäpfen und Kiemen). (Nach MEINERT, GRÜNBERG und LINDNER.)

vielseitig und ungerichtet die Entwicklung der Blutfarbstoffe im Laufe der Phylogenese vor sich ging und wie auch innerhalb einzelner Tiergruppen manchmal ganz verschiedene Wege eingeschlagen wurden (z. B. Mollusken: Haemocyanin, Hämoglobin, Pinnaglobin?, Achroglobine).

Von noch entscheidenderer Bedeutung für die Herausbildung der tierischen Baupläne ist der Ablauf der ersten Entwicklungsvorgänge im Ei. Mit äqualer, inäqualer, discoidaler und superficieller Furchung und ihren verschiedenen Abwandlungen (radiäre und leiotrope oder dexiotrope Spiralfurchung) und mit der Blastomerenspaltung bei Polyembryonie sind mehr oder minder alle praktisch möglichen Wege der Furchung eingeschlagen worden, und auch hier ist zu beachten, daß sich die Typen zum Teil unabhängig von verwandtschaftlichen Zusammenhängen wiederholen, z. B. die discoidale Furchung bei Skorpionen, Cephalopoden, Fischen, manchen Amphibien (wie *Eleutherodactylus*), Reptilien, Vögeln. Und die Gastrulation durch Invagination, polare oder multipolare Einwucherung, Delamination oder Kombination dieser Typen

in den verschiedensten Abwandlungen, weiterhin die entodermale oder ektodermale Mesodermbildung durch Wucherung oder durch Abfaltung lehrt wiederum, daß die Ontogenese in nicht geringem Maße einer richtungslosen Phylogenese unterlag.

Noch deutlicher wird dies bei Betrachtung der Gastrulationstypen innerhalb einer engeren Tiergruppe. Bei den Scyphozoen zeigt die Gruppe der Coronatae Invagination mit polarer Einwucherung, die Gruppe der Semaeostomae eine reine Invagination. Die Cubomedusen dagegen grastulieren durch multipolare Einwucherung und Delamination. Die Stauromedusen bilden keine Urdarmhöhlung und bilden das Entoderm durch polare Einwucherung (vgl. M. E. THIEL 1936—1938). Ähnlich starke Differenzen finden sich z. B. bei den ersten Embryonalstadien der Polychaetengruppen (Vergl. Kap. 6 D).

Bei den Protozoen zeigen noch fast alle Lebensabläufe dieses gewissermaßen richtungslose „Durchprobieren" der heterogensten Möglichkeiten. Die Fortpflanzung z. B. kann ungeschlechtlich durch Zweiteilung, Schizogonie oder Sporogonie erfolgen oder geschlechtlich durch Kopulation, Konjugation, Paedogamie und Automixis oder durch Generationswechsel als Metagenese oder Heterogonie verschiedenster Komplikationsgrade.

Wesentlich ist weiterhin, daß auch der Evolutionsablauf selbst bei Tieren wie Pflanzen fast alle denkbaren phylogenetischen Abänderungsmöglichkeiten erschöpft. Es gibt definitive Abänderungen von den frühesten Embryonalstadien an (Archallaxis) oder nur auf frühen oder mittleren Entwicklungsstadien (frühontogenetische und intermediäre Deviation) oder definitiv von mittleren Entwicklungsstadien an (definitive Deviation) oder auf den Endstadien (Anabolie), es gibt Verlangsamungen und Beschleunigungen der ganzen Ontogenese oder einzelner Stadien (Heterochronien). Es gibt auch eine allmähliche Verschiebung der phylogenetischen Abwandlung über andere Ontogenesestadien im Sinne einer Palingenese oder einer Proterogenese oder einer Neotenie (vgl. Kap. 6 D).

Es ist wichtig sich klarzumachen, wie vielfältig neben all den genannten Beispielen weitere derartige Fälle bei allen Tier- und Pflanzengruppen zu finden sind, zumal wir sonst im allgemeinen gewöhnt sind, bei den meisten biologischen Erscheinungen unter dem Gesichtswinkel stammesgeschichtlicher Zusammenhänge gerade mehr auf Homologien als auf solche richtungslosen Vielfältigkeiten zu achten. Man denke z. B. noch an die Ausprägung aller praktisch möglichen Ernährungsspezialisationen oft jeweils in der gleichen Tiergruppe, wie z. B. bei Insekten: Fleischfresser, Pflanzenfresser, Allesfresser, Kotfresser, Blutsauger, Hornfresser, Wachsfresser, Holzfresser, Nektarsauger, Pollenfresser, „Nichtsfresser" usw., an die Paarungsspiele und Balzgewohnheiten, an die heterogenen Genitalarmaturen innerhalb der Hummeln, der Schmetterlinge etc., an die Herausbildung von gegenseitigen Bindungen der Tiere in allen praktisch möglichen Abstufungen wie Symbiose, Karpose, Kommensalismus, Parasitismus, Tierstaaten, Schlaf-, Freß-, Paarungs-, Brutgemeinschaften, Familienverbände usw., an die Bildung von Exkreten, die als Harnstoff, als Harnsäure, Ammoniak, Adenin, Guanin oder Kreatinin auftreten, wobei manchmal innerhalb einer Tiergruppe, wie der Mollusken, alle diese physiologisch verschiedenen Ausprägungen nebeneinander auftreten usw.

Die Richtungslosigkeit transspezifischer Evolution wird weiterhin beleuchtet durch das Auftreten von „Luxusbildungen", die zum Teil wohl kaum anders als tragbare Sinnlosigkeiten gedeutet werden können. Auch hier ist die Zahl der Beispiele außerordentlich groß, und es gilt bei ihrer Auffindung nur, sich an vertrauten Tiergestalten derartige unnötige Bildungen klarzumachen. Es ist dabei nicht wesentlich, daß viele dieser Bildungen doch eine Funktion haben, sondern daß die Größe und Art der Ausprägung in keinem Verhältnis zur Funktion steht. Wenn z. B. die kreisförmigen und zum Wühlen völlig unbrauchbaren „Hauer" des *Babirussa* als sekundäre männliche Geschlechtsmerkmale von Bedeutung sein können oder die riesigen, aus lockerem spongiösem Knochen aufgebauten Schnäbel von Nashornvögeln und Tukanen Zeichnungen aufweisen, die zur Erkennung der Artgenossen untereinander dienen können, oder wenn die langen Antennen der Bockkäfer Sinnesorgane tragen, so sind dies deshalb doch excessive „Luxusbildungen". Aber auch die uns so vertrauten, verzweigten Geweihe von Hirschen, die Schraubengehörne mancher Schafe und Antilopen könnten funktionell viel besser durch einfache spitze Hörner ersetzt sein. Sie sind, wie im Kapitel 6C näher besprochen werden soll, zum Teil nur „unnötige", aber noch tragbare Nebenauswirkungen phylogenetischer Größensteigerung. Doch auch eine so wesentliche anatomische Konstruktionsänderung, wie sie etwa der Descensus testiculorum darstellt, erweist sich bei einer derartigen Betrachtung als an sich unvorteilhafte, doch biologisch noch mögliche Bildung, die ermöglicht wurde, weil bei der Organkonkurrenz infolge zunehmender relativer Darm- und Lebervergrößerung die Hoden wegen ihrer geringeren anatomischen Verankerung und wegen ihres Vermögens, stärkere Temperaturerniedrigungen zu ertragen, unterlegen waren.

Wir gewinnen damit auch ein Verständnis für biologisch tragbare „Konstruktionsfehler" der Natur, die nicht vorliegen könnten, wenn die Evolution zielgerichtet wäre. Erinnert sei hier nur an das inverse Blasenauge der Wirbeltiere, an den unvollkommenen Blutkreislauf der Amphibien, an die doppelte Vagina der Beuteltiere, an die sekundäre Vernichtung sich entwickelnder Embryonen (etwa bei *Salamandra atra*), an die unnötige Anlage von Genitalorganen bei Arbeiterinnen von Bienen und an die zahllosen anderen rudimentären Organe (wie funktionslosen Extremitätenresten bei *Python*, *Seps*, *Balaena* usw.) (vgl. auch G. KRAMER 1949).

Hierher zu rechnen sind als mögliche, aber keineswegs notwendige Abläufe auch viele Umwege der ontogenetischen Entwicklung. Wenn bei den ausschließlich landbewohnenden Gymnophionen im Ei ein Kaulquappenstadium

mit Kiemen durchlaufen wird, so ist das z. B. ein solcher, aus der Stammesgeschichte dieser Amphibiengruppe verständlicher, aber nicht notwendiger Umweg. Und Entsprechendes gilt für den „*Archaeopteryx*-Schwanz" vieler Vogelembryonen, bei dem die Wirbel zunächst getrennt und die Steuerfederanlagen zweiteilig angelegt werden, für die Bildung rudimentärer Zahnanlagen vor der Entwicklung des Milchgebisses (praelaktale Dentition) bei Beuteltieren, Igeln und Robben und für andere Fälle.

Alle in diesem Kapitel besprochenen Beispiele lassen erkennen, daß richtungslose Entwicklung auch bei transspezifischer Evolution und auch bei Vorgängen, die für die Gestaltung neuer Baupläne bedeutungsvoll sind, weit verbreitet ist. Es wäre gar nicht möglich, die Mannigfaltigkeit der Formbildungen zu begreifen, wenn wir dieses richtungslose „Durchprobieren" konstruktiver Abwandlungsmöglichkeiten in der Phylogenese nicht in Rechnung stellen würden. Zumindest für die besprochenen Fälle läßt sich also die stammesgeschichtliche Entwicklung als ein Fortwirken der bei der Rassen- und Artbildung wirksamen Faktoren der richtungslosen Mutation und Selektion auffassen.

C. Entwicklungszwang in der Phylogenese

Um den tatsächlichen Ablauf der Phylogenese beurteilen zu können, bedarf es nun weiterhin einer Prüfung der Frage, in welchem Ausmaße die bisher besprochene richtungslose stammesgeschichtliche Entwicklung durch die Organisation des Tier- oder Pflanzenkörpers und durch die Umweltverhältnisse eingeschränkt wird. Wie wir sehen werden, sind solche Beschränkungen häufig so weitgehend, daß geradezu von einem Entwicklungszwang gesprochen werden kann. Auf dieser Grundlage werden wir dann untersuchen können, ob auch regelhaft ablaufende Phylogenesen, speziell orthogenetische Stammesreihen durch primär richtungslose Differenzierung, aber gerichtete Auslese zustande gekommen sein können.

Beispiele für Entwicklungszwang finden sich in jeder Tiergruppe. Es handelt sich vor allem um viele analoge Organentwicklungen und Konvergenzen, von denen es genügen mag, einige charakteristische Fälle anzuführen. Gehen z. B. Wassertiere zu planktontischem Leben über, so ist Voraussetzung, daß sie Einschlüsse besitzen, die ihr spezifisches Gewicht vermindern, z. B. Gase, Fette, oder daß sie Schwebefortsätze ausgebildet haben, die den Reibungswiderstand bedeutend erhöhen. Solche Schwebefortsätze können an den verschiedensten Körperregionen entstehen (z. B. bei marinen Copepoden durch Verlängerung der 1. Antennen, der Abdominalsegmente oder durch diesen Organen ansitzende Schwebeborsten der verschiedensten Ausprägung, bei Fischen durch Flossen oder laterale Hautsäume usw.), d. h. der Entwicklungszwang äußert sich im Sinne einer Anpassung bzw. Präadaptation nur insofern, als die Auslese jede

Art von richtungslos entstandenen Schwebeeinrichtungen, also etwa mutative Verlängerungen beliebiger Borsten oder Körperanhänge, begünstigt.

In entsprechender Weise leitet fast jeder Biotop die Entwicklung seiner Bewohner in bestimmte Bahnen. Nicht fliegende Baumkronenbewohner bilden parallel immer wieder Kletteranpassungen heraus, die im einzelnen sehr verschieden gestaltet sein können (Krallen, Haftscheiben, Pulvillen, Greifhände, Greifschwänze usw.). Nektarsaugende Tiere entwickeln auf verschiedener anatomischer Grundlage Saugröhren, meist mit Auftupfpinsel am Vorderende, bei Lepidopteren, Hymenopteren, Vögeln (hier unabhängig voneinander: Trochiliden, Nectariniiden, Melliphagiden, Coerebiden, Drepanididen). Freibrütende Vögel haben immer wieder mit verschiedenen Farbstoffen und sehr heterogenen Mustern gezeichnete Eier entwickelt, Höhlenbrüter der verschiedensten Vogelfamilien reinweiße Eier usw.

Wie bei den letztgenannten Fällen wirkt sich der Entwicklungszwang insofern oft spezifisch aus, als nur jeweils bestimmte Organe in typischer Weise umgestaltet werden. So haben sich bei Höhlentieren immer wieder lange Antennen entwickelt bei Heuschrecken, Käfern, Amphipoden usw., während die Augen reduziert wurden. Blattfressende Säugetiere entwickelten unabhängig voneinander Mahlzähne mit relativ flacher Krone und starker Schmelzfaltung so z. B. Känguruhs *(Macropus)*, Hasen *(Lepus)*, Wühlmäuse *(Microtus)*, Unpaarhufer wie Pferdeartige *(Equus)*, Tapire *(Tapirus)*, Nashörner *(Rhinoceros)*, Wiederkäuer *(Ruminantia)* und Elefanten *(Proboscidier)*. Grabbeine von Insekten entstanden parallel bei Carabiden wie *Scarites*, Scarabaeiden wie *Ateuchus*, *Geotrupes*, Tenebrioniden wie *Gonopus*, bei dem Cerambyciden *Hypocephalus armatus* und bei der Maulwurfsgrille *(Gryllotalpa)* hauptsächlich durch Verbreiterung und Zackenbildung an der Tibia. Bei Cicadenlarven *(Cicada, Tibicen)* ist dagegen vor allem das Femur stark verbreitert und mit Zacken versehen, bei den Grabwespen (Pompiliden, Sphegiden) sind die Vordertarsen etwas verbreitert oder stärker bewehrt und bei der im Boden lebenden Neuropteren-Familie der Ithoniden sind Tibia und Tarsus zu einem als Grabschaufel dienenden Glied verschmolzen.

Die Blätter von Bäumen tropischer Regenwälder sind ganz überwiegend elliptisch mit Träufelspitze, dick und glänzend (im Gegensatz zur größeren Vielgestaltigkeit von Baumblättern gemäßigter Zonen).

Ein entsprechender Entwicklungszwang findet sich bei inneren Organen der Tiere. So haben blutsaugende Arthropoden anscheinend stets als Sonderorgane Mycetome entwickelt, in denen symbiontische Bakterien oder Rickettsien leben, die zur Ergänzung der einseitigen Kost Wuchsstoffe und Vitamine liefern, aber die Lage der Mycetome und ihre Ontogenese ist jeweils verschieden, was wiederum auf die richtungslose Grundlage ihrer Entstehung hinweist. Bei der Milbengruppe der Gamasinen liegen sie im Darm, bei Zecken (Ixodiden) in den Vasa Malpighii, bei der Lausfliegengruppe der Hippobosciden wiederum

am Darm, bei der Gruppe der Nycteribiiden dagegen vom Darm getrennt dorsal am Abdomen, bei Tsetsefliegen (Glossinen) in der Mitteldarmwand, bei Bettwanzen (Cimiciden) im Fettgewebe, bei den ♂ an den Vasa deferentia angeheftet, bei Läusen (Anopluren) schließlich am Magen (Magenscheibe). Entsprechend unterschieden ist auch die Form der Symbionten (stäbchenförmige oder kugelige Bakterien oder Rickettsien) und die Art ihrer Übertragung auf die Nachkommen: bei Pupiparen und Glossinen gelangen die Symbionten über die Nährdrüsen („Milchdrüsen") zu den Larven im Uterus, bei Läusen werden mit dem Blutstrom die Eiröhren infiziert, bei der Schweinelaus *(Haematopinus suis)* schließlich wird ein Teil der Symbionten von vornherein beim ♀ in Depot-Mycetomen bereit gestellt; von hier gelangen die Bakterien durch die Haut nach außen und durch die Geschlechtsöffnung wieder in den Körper hinein und mit Transportzellen zu den Ovarialampullen (vgl. P. BUCHNER 1930).

Alle diese Beispiele lehren immer wieder das gleiche: die zunächst richtungslose Umbildung der Organismen wird zumeist durch die speziellen Umweltverhältnisse — soweit sich dies beurteilen läßt: selektiv infolge der Vorteile, die eine engere Einpassung bietet — in bestimmte Bahnen gelenkt, wobei es zur Ausprägung für die Lebensweise typischer Merkmale, Organformen oder neuer Organe kommen kann. Dabei kann die Umweltwirkung so weit gehen, daß auch der ganze Bauplan charakteristisch verändert wird und damit ein neuer Bauplan entsteht. So führte z. B. stationärer Entoparasitismus konvergent fast stets zur mehr oder minder vollständigen Reduktion der Extremitäten bzw. des Bewegungsapparates [Trematoden und Cestoden ohne Wimperepithel, parasitäre Copepoden wie Lernaeiden, Penelliden, Calligiden usw., Rhizocephalen, der Isopode *Portunion*, Pentastomiden und parasitäre Insekten wie Strepsipteren-♀ oder Larven von Dipteren, Hymenopteren, Dipteren ohne Extremitäten, parasitäre Schnecken *(Enteroconcha)* und Muscheln *(Enteroxenos)* ohne funktionsfähigen Fuß]. Gleichzeitig hat sich der Körper bei all diesen Formen wurmförmig entwickelt, die Körperpigmentierung ist reduziert, Nervensystem und Sinnesorgane, speziell Augen, sind weitgehend oder völlig abgebaut (z. B. bei parasitären Hymenopterenlarven fast völliger Schwund des Nervensystems, bei Pentastomiden Reduktion auf eine suboesophageale Ganglienmasse). Vielfach ist der Darm reduziert (Cestoden, Acanthocephalen, Rhizocephalen, Nematoden *Allantonema* und *Sphaerularia*, Sporocysten von Trematoden). Soweit es sich um Darmparasiten handelt, wurde ein Schutz vor dem Verdautwerden durch festere Körperdecke und durch Abscheidung von Antifermenten geschaffen, und wegen der erschwerten Ausbreitung zu neuen Wirtstieren hin wurde die Fortpflanzungsquote außerordentlich gesteigert (z. B. Trematode *Pneumonoeces* 350 000 Eier, Acanthocephale *Gigantorhynchus* viele Millionen, *Taenia solium* etwa 42 Millionen, *Ascaris lumbricoides* 64 Millionen, Copepode *Choniostoma* mehrere Eiballen mit über 1000, insgesamt bis 12 000 — statt bei freilebenden

Formen unter 100 — Eiern). Trematoden, Cestoden, Acanthocephalen haben derart Baupläne entwickelt, die zugleich auch taxonomisch als Klassenbaupläne gelten.

Ähnliches gilt auch für die Ektoparasiten von Vögeln und Säugetieren. Hier entwickelte sich konvergent bei Läusen (Anopluren), Federlingen und Haarlingen (Mallophagen), Lausfliegen (Pupiparen) und der Dermaptere *Arixenia* (an Fledermäusen) ein dorsoventral, bei Flöhen (Aphanipteren) seitlich, abgeplatteter Körper mit besonders fester Hülle, die Flügel wurden reduziert,

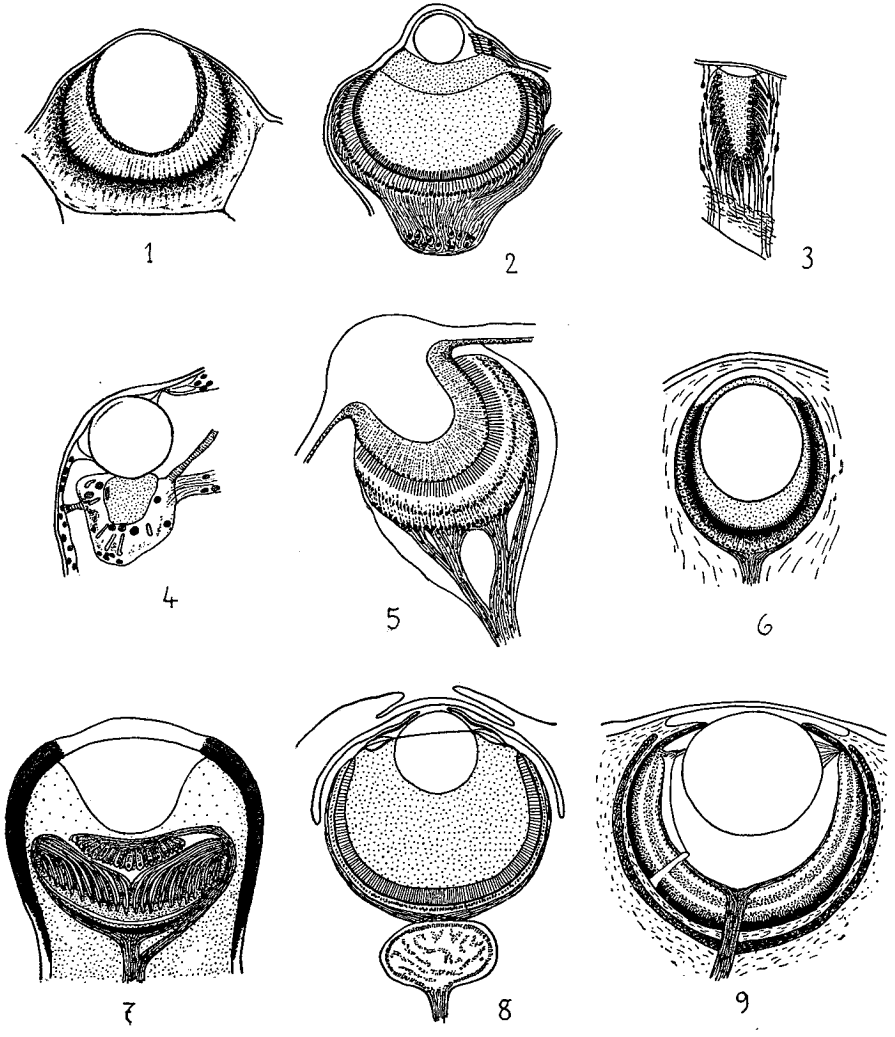


Abb. 17 Konvergent entwickelte Linsenaugen. 1. Scyphomeduse *Charybdaea*, 2. Polychaet *Vanadis*, 3. Echinoderm *Asterias*, 4. Copepode der Familie der Pontelliden, Dorsalauge, 5. Laufspinne *Avicularia*, Hauptauge, 6. Lamellibranchiat *Pecten* (Mantelauge), 7. Gastropode *Murex*, 8. Cephalopode, 9. Teleostier (nach PLATE, HESSE, GRENACHER, BÜTSCHLI, SCHEWIAKOFF).

Lichtsinnesorgane meist rückgebildet und die Klauen zum Festhalten an Haaren oder Federn verstärkt. Und auch hier stellen die Gestaltungen von Anopluren, Mallophagen und Aphanipteren zugleich Baupläne von ganzen Ordnungen dar.

Sind die Entwicklungsmöglichkeiten von Organen rein konstruktiv sehr stark eingeschränkt, so können schließlich so weitgehende Konvergenzen auftreten, wie sie die Blasenaugen mit Retina, Pigmentepithel, Linse und Cornea darstellen. Unabhängig voneinander und mit zum Teil völlig verschiedener Ontogenese hat sich dieses so wichtige Sinnesorgan in prinzipiell gleicher Weise gebildet bei Coelenteraten (z. B. *Charybdaea*), Anneliden (z. B. *Vanadis*), Echinodermen (z. B. *Asterias*), Onychophoren *(Peripatus)*, Gastropoden, Cephalopoden und Vertebraten (Abb. 17, vgl. auch M. Novikoff 1929). Wie die Ausprägung primitiverer Flachaugen und Grubenaugen bei der Mehrzahl der gleichen Tiergruppen (Coelenteraten, Anneliden, Arthropoden, Mollusken, Echinodermen) lehrt, ist auch hier eine richtungslose Evolution von Sinnesorganen als Grundlage anzunehmen, wobei sich dann so häufig das Blasenauge als günstigste Konstruktion herausgebildet hat. Es ist für diese Konvergenz bezeichnend, daß auch unsere Photoapparate prinzipiell die gleichen Hauptbestandteile (Linse, „Retina", Pigmentschutz, „Akkomodationseinrichtung", Irisblende) enthalten. Übrigens wurde auch die zweite vorteilhafte, wenn auch schon minder günstige Konstruktion, das Komplexauge, mehrfach entwickelt, so außer bei den Arthropoden auch bei Anneliden (z. B. *Sabella, Branchiomma*) und Mollusken *(Arca)*.

Schließlich kam eine Einschränkung der Evolutionsmöglichkeiten sowohl für die Augen als auch für viele andere besonders lebenswichtige Organe dadurch zustande, daß eine einmal im Laufe der Stammesgeschichte „geglückte Erfindung" weiterhin beibehalten wurde, weil sie einen viel höheren Selektionswert besaß als andere Konstruktionen für die jeweils gleichen Funktionen. Die Erfindung der Chromosomen z. B. war von Vorteil, weil bei Vorhandensein von vielen Erbfaktoren eine Konstanz der gleichmäßigen und gleichzeitigen Verteilung der Gene eine Konstanz komplizierterer Lebewesen erst ermöglichte. Die „Erfindung" der Zelle als Elementarbaustein war günstig, weil bei vielzelligen Organismen nur eine Nahwirkung der Gene auf das benachbarte Cytoplasma eine genügende Konstanz der erblichen Struktur garantieren konnte. Die „Erfindung" eines Nervensystems ermöglichte eine generell vorteilhafte Reizbeantwortung, die nicht an den Reizort gebunden ist (z. B. Kontraktion von Bewegungsmuskeln für die Flucht, wenn optische Signale Gefahr anzeigen). Entsprechendes gilt für alle nach der ersten „Erfindung" generell beibehaltenen Organe und Organsysteme wie Gehirn, Blutgefäße, Nephridien, Labyrinth usw. (vgl. Kap. 7B).

Überblicken wir noch einmal unsere Feststellungen über Richtungslosigkeit und Entwicklungszwang und machen wir uns einmal frei von der üblichen Hervorhebung des für die einzelnen Organismengruppen jeweils „Typischen", d. h. schenken wir gerade einmal auch den zahllosen Seitenwegen der Phylogenese Beachtung, so können wir feststellen: richtungslose Entwicklung und „Durchprobieren" vieler Abänderungsmöglichkeiten schufen die Grundlage der phylogenetischen Aufspaltungen, die dann in ihrer Weiterbildung meist von einem gewissen Entwicklungszwang beherrscht werden. Neben Differenzierungen von untergeordneter Bedeutung können derart auch wichtige Organbildungen und neue Baupläne zustandekommen, die somit letztlich auch auf ungerichteter transspezifischer Evolution basieren.

D. Stammesgeschichtliche Entwicklungsregeln

Damit stehen wir nun vor der wichtigen Frage, ob es sich wenigstens annähernd abschätzen läßt, bis zu welchem Grade die Phylogenese der Organismen als zwangsläufig anzusehen ist, d. h. wieweit sie durch die spezifische Organisation alles Lebendigen und durch die spezifischen Verhältnisse der Erdoberfläche bedingt ist, und in welchem Ausmaß dies gerade für die Haupttendenzen der stammesgeschichtlichen Entwicklung gilt (von den im vorigen Unterkapitel besonders beachteten Nebenwegen also abgesehen).

Die zahlreichen ökologischen Untersuchungen der letzten Jahrzehnte haben gelehrt, daß die Gestaltung der Tiere vielfach derart mit der speziellen Lebensweise und dem speziellen Biotop verknüpft ist, daß diese Beziehungen in generellen Regeln zusammengefaßt werden können, die oft für viele Tiergruppen gültig sind. Dazu kommen weitere Regeln, welche die funktionell-anatomischen Zwangsläufigkeiten bei bestimmter Lebensweise erfassen. Diese Regeln lassen sich nun aber im allgemeinen auch umkehren, so daß sie die stammesgeschichtliche Zwangsläufigkeit der Phylogenese umreißen und entsprechende Vorhersagen für die künftige Entwicklung gestatten. Einige Beispiele mögen dies erläutern.

Eine Regel besagt, daß große Landwirbeltiere „Säulenbeine" mit unverhältnismäßig massigen Knochen entwickeln müssen, weil Knochen nur proportional ihrem Querschnitt (bzw. mit ihren Oberflächen als Muskelinsertionsflächen), d. h. zweidimensional wirksam sind, während das Volumen des zu tragenden Körpers bei Größensteigerung dreidimensional anwächst. Deshalb finden sich Säulenbeine bei den großen Säugern verschiedener Ordnungen wie Elefanten, Nashörnern, Einhufern, Paarhufern, den ausgestorbenen Titanotherien, Amblypoden, Megatherien, bei den größten Vögeln wie den Straußen und vor allem den fossilen Dinornithiden, bei den riesigen Sauriern des Mesozoikums wie *Brachiosaurus, Brontosaurus, Iguanodon, Triceratops* usw. (vgl. Abb. 60). Riesige Amphibien, wie Stegocephalen, haben das Prinzip der Reibungsver-

minderung durch Verlegung stützender Extremitäten unter den Körper „noch" nicht entwickelt.

Eine andere Regel würde etwa lauten: Schnellere Bewegung im Wasser wie in der Luft kann sich nur entwickeln, wenn der Rumpf eine Stromlinienform besitzt. Daher zeigt der Körper speziell größerer schneller Schwimmer mehr oder minder schlanke Tropfenform bei großen Fischen, besonders Haifischen, vielen Amphibien, auch den fossilen Stegocephalen, Krokodilen, Pinguinen, Walen und Robben (auch Schiffen, Torpedos), und Ähnliches gilt in noch ausgesprochenerem Maße für die guten Flieger wie Bienen, Schwärmer (Sphingiden), Vögel und Fledermäuse (und Flugzeuge und Bomben).

Weiterhin kann gelten, daß sessile Tierformen sich nur im Wasser entwickeln können, weil Herbeistrudeln von Nahrung und speziell von Spermatozoen in der Luft nicht möglich ist.

Die Zahl derartiger Regeln ist nun außerordentlich groß. Lassen sich doch alle „Anpassungstypen" — und dazu gehört die Mehrzahl der Tiere — in entsprechender Weise zu ihrer Aufstellung verwenden. Man denke an flache Körperform und Hafteinrichtungen bei Bodenformen schnell fließender Gewässer oder der Brandungszone, an die parallele Beingestaltung bei Springtieren (Heuschrecken, Flöhen, Känguruhs, Springmäusen, Beutelspringmäusen) oder bei Grabtieren, an die Zahnformen bei Fischfressern, Blattfressern, an die konvergent entwickelte Schmalflügeligkeit von Segelfliegern wie Schwalben, Seglern, Möwen, Albatrossen, Flugsauriern der Gattung *Pteranodon*, an die zwangsläufige Verlagerung von Schwimmbeinen in die hintere Körperhälfte und die Verbreiterung wirksamer Flächen (Schwimmhäute, Schwimmborsten, Flossen) usw. Aus der Fülle dieser Zwangsläufigkeiten der Phylogenesen, bei denen sich auf verschiedener morphologischer Grundlage trotz richtungsloser Mutation durch parallele Auslese Analoges herausbildete, seien hier nur einige Beispiele herausgegriffen, die gerade wesentliche Züge der Stammesentwicklung betreffen. Sie sollen zur Beantwortung der Frage dienen, in welchem Ausmaß denn sich Lebewesen in bestimmten Hauptrichtungen fortentwickeln mußten.

1. Lebende Organismen konnten sich nur auf der Basis von Kohlenstoffverbindungen entwickeln, weil nur dieses Element die Fähigkeit hat, mit sich selbst komplizierte Verbindungen einzugehen und Riesenmoleküle mit großer Oberfläche zu erzeugen, deren freie Nebenvalenzen die für viele Lebensprozesse, speziell die Zellatmung kennzeichnenden Adsorptionserscheinungen ermöglichen. (Auch auf Silicium-Grundlage können Riesenmoleküle entstehen, die aber viel weniger kompliziert und weniger formenreich und für atmungsartige Vorgänge ungeeignet sind.)

2. Das Baumaterial der Organismen mußte einerseits chemisch träge (Konstanz), andererseits aber doch leichter Zersetzung zugänglich sein (z. B. durch Katalysatoren, Fermente), um die für die Lebenserscheinungen notwendigen Energien freimachen zu können.

3. Die Entwicklung lebender Organismen ist an (kolloidale) Eiweißlösungen gebunden, die unter den Kohlenstoffverbindungen allein die Möglichkeit für derart starke Wandelbarkeit bieten, wie sie der notwendige Wechsel von festem und flüssigem Zustande, Osmose, Stoffwechsel, Zellatmung, Vermehrung notwendig macht. Leben konnte sich daher auch nur im Wasser oder allenfalls in feuchter Umwelt auf dem Lande entwickeln.

4. Da Eiweißstoffe oberhalb von 60° C gerinnen und einige Grade unter 0° C die meisten Lösungsflüssigkeiten gefrieren, konnten sich aktive Lebenserscheinungen nur innerhalb dieser Temperaturgrade entwickeln.

5. Die Entwicklung lebender Organismen ist hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von bestimmten Aggregatzuständen chemischer Körper (Kolloide) von Wasser, Licht und von einer relativ sehr engen Temperaturspanne an eine prinzipiell ähnliche Umwelt gebunden, wie sie die Erdoberfläche in den letzten 1—2 Milliarden Jahren bietet.

6. Tiere, d. h. heterotrophe Lebewesen, konnten sich erst entwickeln, als autotrophe Organismen als Futterquelle zur Verfügung standen.

7. Lebensleistungen wie Bewegung und Reizbeantwortung sind nur möglich bei Ablauf von Stoffwechsel- bzw. Energiewechselprozessen.

8. Organische Nahrung kann nur Verwendung finden, wenn katalysatorartig wirkende Stoffe (Fermente) für den Abbau von Eiweisstoffen, Kohlehydraten oder Fetten gebildet werden (vgl. Satz 2), da andere rationelle Wege des Stoffwechsels für alle lebensnotwendigen Verbindungen nicht vorhanden sind.

9. Autotrophe Lebewesen, d. h. Pflanzen müssen sich wegen ihrer direkten Aufnahme von Nahrung und strahlender Energie immer oberflächenreich entwickeln, d. h. bei bedeutenderer Körpergröße irgendwie verzweigte Gebilde darstellen (wobei die Verzweigung zunächst noch nicht den Typ von sproßartigen Gebilden zu zeigen braucht: man vergleiche größere Algenarten). Heterotrophe Lebewesen, d. h. Tiere, müssen normalerweise kompakter sein, um innere Höhlen zu entwickeln zum Aufschluß der organischen Nahrung.

10. Da organische Nahrung nicht allgegenwärtig ist, mußten die Tiere bewegliche Teile oder Ortsbewegung entwickeln.

11. Ortsbewegung erfordert Rezeptoren für Reize, die zur Nahrung hinleiten. —

In dieser Art könnten nun noch viele Sätze abgefaßt werden, die insgesamt zeigen, wie weitgehend gerade die grundlegenden Eigenheiten von Tieren und Pflanzen trotz der vielen herausgebildeten Sondertypen zwangsläufig entstanden. Da es uns hier nur auf die grundsätzlichen Fragen ankommt, seien für die Prinzipien der Fortentwicklung zu höheren Tieren (vgl. Kap. 7, A, B) nur noch wenige Sätze angeführt. Wir werden auf diese Probleme in einem späteren Kapitel (über Höherentwicklung) noch einmal zurückkommen.

12. Bei nicht parasitären Metazoen ist eine rationelle Nahrungsausnützung

nur möglich, wenn ein After einen kontinuierlichen Nahrungsstrom und entsprechende Arbeitsteilung der Darmabschnitte gestattet.

13. Die Entwicklung von Metazoen mit bedeutenderer Körpergröße ist nur möglich, wenn ein System für Stoffumtrieb und für O_2-Umtrieb entwickelt wird (Blutgefäße, Tracheen). Ohne derartige Systeme müssen die Gewebe so sauerstoff- und nährstoffnah bleiben, daß die Diffusionsstrecken und Nahrungstransportstrecken relativ kurz sind (flache Form, Darmverzweigung und Gonadenzerlappung der Plathelminthen, dünner Körper nichtparasitärer Nematoden).

14. Bei größeren Tieren ist ein zweckentsprechendes Verhalten gegenüber verschiedenen Umweltlagen nur möglich, wenn ein Reizleitungs- und Reizbeantwortungssystem entwickelt wird. Vorteilhafte bzw. kompliziertere Reaktionen auf bestimmte Umweltlagen sind nur möglich durch Zunahme von Assoziationsmöglichkeiten zwischen verschiedenen Rezeptoren und Effektoren.

15. Bei Landtieren ist Erreichung großer Körperformen nicht mit einem Außenskelett, sondern nur mit einem Innenskelett vereinbar, da das Außenskelett eher unproportional schwer und unrationell werden würde (Arthropoden konnten daher keine Riesenformen auf dem Lande ausbilden).

16. Landtierwerdung ist allgemein nur möglich, wenn festere Gewebe und kräftigere Bewegungsorgane ausgebildet sind (Archimedisches Prinzip: Wasser „trägt" soviel, wie der Körper an Medium verdrängt), wenn Organe für Luftatmung und ein Schutz vor Austrocknung (dicke Epidermis, Schalen) entwickelt und feuchte Sinnesflächen entsprechend stärker nach innen verlagert sind.

17. Homöothermie kann sich nur in einer Umwelt entwickeln, die zeitweilig oder dauernd Temperaturen aufweist, die unter dem durchschnittlichen Optimum für physiologische Vorgänge liegen. Für rationelle Durchführung der Homöothermie ist die Entwicklung schlecht wärmeleitender Hüllen (Haare, Gefieder, Fettschichten) und physiologischer Regulationsmechanismen notwendig.

18. Beantwortung gestalteter Lichtreize (als psychischer Parallelprozeß: Bildsehen) ist nur möglich, wenn Sinneszellen durch Pigment optisch isoliert werden. Ein rationelles Arbeiten eines derartigen Rezeptors erfordert Strahlensammlung durch eine Linse und für geeignete Reaktionsfähigkeit auf wechselnde Umweltlagen Einrichtungen für Akkomodation, Adaptation und wechselnde Abblendung (vgl. Abb. 17 und 101).

19. Eine „Kopf"-Bildung ist im allgemeinen nur in Bezug auf die Hauptbewegungsrichtung vorn möglich, da hier die Nahrung den Körper zuerst erreicht und hier vorteilhaft aufgenommen oder chemisch geprüft werden kann und da hier auch Rezeptoren für andere Reize (Licht, Schall usw.) vorteilhaft sind. Hier ist daher auch die Assoziation von verschiedenen Rezeptoren und Effektoren, d. h. die Bildung von Zentralnervensystemen konstruktiv am günstigsten.

20. Sehr komplizierte und plastische Reaktionen eines Zentralnervensystems können nur erreicht werden, wenn sich eine starke Differenzierung von sensorischen, assoziativen und motorischen Regionen herausbildet.

Diese Sätze mögen genügen, um aufzuzeigen, daß wesentliche Züge der Bauplanentwicklung und auch der Höherentwicklung weitgehend nezessitiert sind. Trotz der Vielfältigkeit und der in nicht wenigen Fällen (s. o.) nicht oder kaum eingeschränkten Richtungslosigkeit der Entwicklungsabläufe, wie sie uns die rezenten und fossilen Tierformen in fast unübersehbarer Fülle bieten, mußten also auf der Erde bestimmte Organbildungen, die für einige progressive Tiergruppen besonders kennzeichnend sind, notwendigerweise entstehen, weil sie die konstruktiv günstigsten oder die einzigen Verwirklichungsmöglichkeiten entsprechender Lebensfunktionen darstellen. Die Differenzierung kann dabei im einzelnen durchaus auf der Grundlage richtungsloser Mutation durch die Einwirkung gerichteter Auslese (Orthoselektion) gedacht werden, da die günstigsten, selektiv geförderten Varianten bis zur Erreichung des konstruktiven Optimums immer in annähernd gleicher oder ähnlicher Richtung liegen (vgl. Kap. 6 B IV). Eine autonome evolutive Kraft für diese Zwangsläufigkeit anzunehmen, liegt also zunächst kein Anlaß vor.

E. Entwicklungsmöglichkeiten von Lebewesen auf anderen Weltkörpern

Es liegt nun nahe, zu fragen, ob denn eine solche Zwangsläufigkeit vielleicht derart genereller Natur ist, daß sich auch auf anderen Weltkörpern, die überhaupt die Möglichkeit für eine Entwicklung von Lebewesen bieten, zumindest gewisse Hauptlinien einer Evolution ähnlich herausbilden müßten. Selbstverständlich sind alle solche Erwägungen sehr hypothetischer Natur, zumal auch die dafür notwendigen ökologischen und physiologischen Kenntnisse noch ganz unvollkommen sind. Aber ein derartiger Versuch scheint mir dennoch nicht überflüssig zu sein, da unser biologisches und philosophisches Weltbild fraglos auch durch Erwägungen dieser Art mitbestimmt werden kann. (Der Leser, dem es nur um unser „tatsächliches" Wissen über die Evolutionsvorgänge zu tun ist, mag diesen kleinen Exkurs unbeschadet des inneren Zusammenhanges der Kapitel gern überschlagen.)

Als von Organismen (im irdischen Sinne) bewohnbare Weltenkörper kommen erkaltete Sonnen, Planeten und große Monde in Frage, soweit sie an ihrer Oberfläche eine für vitale Prozesse geeignete Temperaturspanne (—4 bis + 52° C), genügend Licht, eine Sauerstoffatmosphäre und Wasser besitzen. In unserem Planetensystem (vgl. z. B. das reizvolle Buch von K. Lundmark 1930, sowie C. Ch. Beringer 1951; von der Besprechung der einschlägigen, zum Teil nicht sehr kritischen Spezialliteratur soll bei diesem Exkurs Abstand genommen werden) finden sich derartige Verhältnisse vielleicht auf dem Mars, auf dem sich allerdings nur wenig Wasser und wegen seiner geringeren Schwere (0,38 der irdischen) eine sehr dünne sauerstoffhaltige Atmosphäre und eine meist zu niedrige Temperatur befindet (Druck wie auf der Erde in 18 km Höhe, d. h. $^1/_7$ des Normaldrucks). Auf der Venus, die von sehr dichten Wolken, wahrscheinlich Nebeln („Höhenrauch", Aldehydkristallnadeln?), verhüllt ist, wird die Oberflächentemperatur „tags" auf etwa 50° C, „nachts" auf 0° C geschätzt. Daß bisher kein Sauerstoff in der Atmosphäre nachgewiesen wurde, ist wohl dadurch bedingt, daß die Sonnenstrahlen bereits in den oberen Wolkenschichten zurückgeworfen werden. Die großen Jupitermonde haben wahrscheinlich eine viel zu dünne Atmosphäre und eine zu geringe Temperatur. So ist es denn nicht unwahrscheinlich, daß in unserem Sonnensystem die Erde das einzige belebte Gestirn ist. Nun umfaßt unser Milchstraßensystem aber etwa 10 000 000 000 Sterne, von denen viele von Planeten umkreist sein können, wie dies denn auch tatsächlich an Parallaxensternen wahrscheinlich gemacht werden konnte (vgl. J. Lavink 1948, W. Büdeler 1951). Und weiter-

hin wird die Zahl der bekannten Spiralnebel, die als ferne Milchstraßensysteme angesehen werden können, bereits auf 80000000 geschätzt, wobei von noch ferneren, unbekannten Systemen ganz abgesehen ist. So ist gewiß auch die Zahl der Weltkörper, auf denen sich Leben entwickeln kann, eine nicht geringe. Wird nun eine solche Evolution in prinzipiell ähnlichen Bahnen verlaufen müssen wie auf der Erde? So wie wir annehmen dürfen, daß die physikalischen und chemischen Geschehnisse auf ihnen nach den gleichen Gesetzen ablaufen wie bei uns?

Wenn wir uns einer Lösungsmöglichkeit dieser Frage nähern wollen, die, wie erwähnt, unsere Kompetenzen vorläufig weit übersteigt, so wird es am tunlichsten sein, zunächst die Lebensmöglichkeiten auf einem angenommenen Weltkörper zu skizzieren, der allgemein ähnliche Umweltverhältnisse aufweist wie unsere Erde, der aber größer oder kleiner ist. Nehmen wir zunächst das letztere an, so wird die damit verringerte Gravitation sich natürlich auch in anderen Faktoren auswirken: die Atmosphäre wird dünner sein, mithin absolut weniger Sauerstoff pro Rauminhalt enthalten, der Luftdruck wird schwächer sein, die Bewölkung geringer, die Einstrahlung kurzwelligen Lichtes (Ultraviolett) stärker, der Temperaturwechsel schroffer. Setzen wir voraus, daß diese Unterschiede gegenüber der Erde nur ein Ausmaß erreicht haben, daß sich Leben überhaupt noch entwickeln konnte und daß im übrigen die Faktoren denen der Erde weitgehend gleichen würden (z. B. prozentualer Anteil der einzelnen Elemente usw.), so würde eine Evolution von Tieren wahrscheinlich zumindest folgende Abweichungen zeigen: 1. Die geringere Gravitation würde zunächst theoretisch die Entwicklung größerer Formen ermöglichen, als sie auf der Erde vorliegen. Auf der Erde ist die obere Grenze der phylogenetischen Größenzunahme in erster Linie durch die konstruktiven Schwierigkeiten bedingt, die sich dadurch ergeben, daß das Körpervolumen in der 3. Potenz, die Wirksamkeit stützender Skeletteile bei Außen- und Innenskelett aber nur in der 2. Potenz anwächst und damit bei großen Formen schließlich eine unproportionelle Massigkeit des Skelettbaus erfordert, die physiologisch nicht mehr tragbar ist. Bei geringerem Gewicht der Körpersubstanz auf einem anderen Weltkörper würde die absolute Größe mithin bedeutender sein können. Entsprechendes gilt theoretisch auch für „Pflanzen" bzw. andere autotrophe Organismen (mit Verzweigung oder sonstwie oberflächenreichem Körperbau). Tiere wie Pflanzen würden aber durch zu dünne Atmosphäre und verstärkte Windbewegung wohl doch sehr klein bleiben müssen. 2. Da die geringere Gravitation die Bewegung erleichtert, wäre vielleicht die Herausbildung absolut schnellerer Tiere möglich. Andererseits können Tiere von absolut gleicher Bewegungsfähigkeit wie gleich große Erdentiere schwächere Bewegungseinrichtungen, etwa schwächere Muskulatur, haben und damit einen relativen Energieüberschuß für andere Lebensleistungen zur Verfügung haben. 3. Wahrscheinlich wäre auch das Fliegen erleichtert, da die Verminderung der Gravitation sich hier vermutlich stärker auswirken würde als die Verdünnung der Atmosphäre, d. h. die Verminderung des Reibungswiderstandes. Hindernd wäre aber die verstärkte Windbewegung. 4. Die dünnere Atmosphäre (absolut weniger O_2 pro Rauminhalt) würde die Herausbildung im Verhältnis zum Körper größerer Atemorgane oder die Intensivierung der Atemvorgänge (etwa durch besonders günstig wirkende Atemfermente) notwendig machen. Insgesamt wären die Lebensleistungen aber wahrscheinlich durch den Sauerstoffmangel vermindert (man vergleiche das Leben im Hochgebirge). 5. Die klarere Atmosphäre würde die Phylogenese von Photorezeptoren (etwa Augen) begünstigen. 6. Eine stärkere Besonnung und Ultraviolettstrahlung würde einen stärkeren Strahlungsschutz (etwa durch Pigmentierung) erfordern. 7. Der schroffere Temperaturwechsel bzw. die niedrigen Nachttemperaturen würden die Tätigkeit von Dämmerungstieren weitgehend unterbinden, obwohl die tags zu starke Ultraviolettstrahlung die Entwicklung nächtlichen Lebens andererseits begünstigen würde. Zudem würde ein morphologischer und physiologischer Schutz gegen die Temperaturextreme notwendig sein (etwa wärmende Hüllen; Instinkte, die kälteste und die heißeste Zeit in Schlupfwinkeln zu verbringen, usw.).

Diese Überlegungen ließen sich nun beliebig weiter ausspinnen. Uns kommt es hier jedoch nur darauf an, zu sehen, in welcher Weise man entsprechende Vorstellungen entwickeln könnte und wie die physikalisch-chemischen und die biologischen Änderungen jeweils wieder indirekte Wirkungen auslösen würden. So wäre schon nach den oben angeführten Punkten eine Zusammenfassung etwas erschwert. Etwa gleiche Evolutionsdauer vorausgesetzt, könnte die Tier- und Pflanzenwelt auf dem angenommenen kleineren Weltkörper wahrscheinlich nur wesentlich ärmer und beschränkter sein. Speziell die Erschwerung der Sauerstoffbeschaffung, die Extreme von Temperatur und Besonnung in den Mittagsstunden und nachts sowie stärkere Windbewegung würden der Entfaltung einer Organismenwelt hinderlich ein.

Bedenken wir nun weiterhin, daß es den Tieren auf unserer Erde nicht gelang, warmblütige Formen zu entwickeln, welche dauernd oberhalb 6000 m leben, und auch poikilotherme Tiere hier bereits relativ sehr spärlich vertreten sind, obwohl tagsüber günstige Temperaturen vorliegen, so muß es bereits einigermaßen zweifelhaft erscheinen, ob ein wesentlich kleinerer Weltkörper bzw. ein solcher mit sauerstoffarmer Atmosphäre überhaupt Organismen hervorgebracht haben könnte.

Auf einem Weltkörper, der größer ist als die Erde, würde mit der Zunahme der Gravitation die Atmosphäre in Bodennähe dichter, der Luftdruck stärker sein, und infolge stärkerer Bewölkung würden kurzwellige Lichtstrahlen stärker absorbiert und der Temperaturwechsel gemildert sein. Hier müßten die Bewegungsorgane von Lebewesen also kräftiger ausgebildet sein als auf der Erde, relativ große und fliegende Formen würden möglicherweise fehlen. Zarthäutige Landtiere müßten einen gewissen Binnendruck (Turgor) entwickeln. Die Atmung wäre wegen des Sauerstoffreichtums erleichtert, die Stoffwechselvorgänge wären möglicherweise intensiver. Die geringen Temperaturextreme würden die Herausbildung vieler nackthäutiger bzw. feuchthäutiger und auch nächtlich lebender Tiere ermöglichen. Insgesamt wären die Entwicklungsbedingungen also etwas günstiger als auf Weltenkörpern, die wesentlich kleiner sind als die Erde. Aber bei bedeutenderer Größenzunahme des fraglichen Gestirns wäre auch bald eine Grenze erreicht, bei der Bewegung organischer Strukturen außerhalb des Wassers unmöglich würde. Es wird natürlich nicht möglich sein, genauer anzugeben, um welchen Betrag die Gravitation anwachsen müßte, um Kriech- und Gliedmaßenbewegung beliebiger Tiere unmöglich zu machen. Jedenfalls würde schon jede stärkere Erschwerung aller Bewegungen eine Erhöhung der Nahrungszuführung voraussetzen, so daß bereits durch die Stoffwechselerfordernisse eine Grenze gesetzt wäre. Auf großen, noch besiedlungsfähigen Weltkörpern würden deshalb auch aus diesem Grunde die Organismen relativ klein bleiben und sich vielleicht nur wenige oder keine Landtiere ausbilden. Die Evolution von Wassertieren wäre dagegen durch erhöhte Gravitation weniger behindert, da sie keiner so festen Form bedürfen wie die Lufttiere und ihr spezifisches Gewicht auf verschiedenen Wegen stark verringern können (vor allem durch Gaskammern). Sie können auch — wie das die Tiefseetiere lehren — stark erhöhten Wasserdruck ertragen, da der Binnendruck auf jeweils entsprechender Höhe gehalten werden kann. Jedenfalls würde die Evolution auf größeren Weltkörpern in andere Bahnen gelenkt werden als auf der Erde, wenn sie auch dabei im einzelnen durch ähnliche Zwangsläufigkeiten beherrscht würde, wie sie oben (S. 74ff.) besprochen wurden.

In ähnlicher Weise, wie dies hier für die Größe der Weltkörper skizziert wurde, könnte man nun auch einmal durchdenken, in welcher Weise sich bei irdischer Größenordnung wesentliche Änderungen der Temperatur, der Belichtung, der Zusammensetzung der Atmosphäre, der Menge des vorhandenen Wassers, der Umdrehungszeit, der Ekliptikschiefe usw. auswirken würden. Davon mag aber Abstand genommen werden.

Nur auf zwei Faktoren sei kurz verwiesen: das Auftreten von atmosphärischem Sauerstoff und die Einwirkung von Licht. Ohne Luft-Sauerstoff vermögen wir uns Leben im irdischen Sinne vorzustellen, da er kein unerläßliches Element für Energiewechselvorgänge ist, aber eine Evolution höherorganisierter anoxybionter Tiere ist wenig wahrscheinlich. Im Hinblick auf die Besiedlungsfähigkeit erkalteter Sonnen ist dann die Frage von Interesse, ob die Evolution von Organismen ohne Licht (bzw. nur bei Sternenlicht) denkbar wäre. Auf der Erde haben sich als völlig lichtunabhängige Organismen nur bestimmte Bakterien entwickelt, die ihre Lebensenergie durch Oxydation anorganischer Verbindungen gewinnen, wie die Nitrat- und Nitritbakterien, Eisenbakterien und Knallgasbakterien. Höhere Organismen und speziell Tiere, die unabhängig vom Lichte sind, wie Entoparasiten, Höhlentiere und Tiefseetiere, sind doch stets heterotroph und letztlich vom photosynthetischen Energiegewinn autotropher

Pflanzen abhängig. Haben sich nun gänzlich lichtunabhängige Lebewesen nur deshalb nicht über die Stufe der Bakterien hinaus entwickelt, weil die nicht-photosynthetische Energiegewinnung zu unergiebig und nur bei ganz speziellen Umweltverhältnissen durchführbar ist, oder deshalb, weil die Konkurrenzüberlegenheit der direkt oder indirekt von der Photosynthese abhängigen Organismen zu groß war? Eine klare Beantwortung dieser Frage ist kaum möglich, weil die Umweltbedingungen zur Entwicklungszeit der oben genannten Bakterien nicht beurteilt werden können, doch kommt der ersteren Möglichkeit eine wohl höhere Wahrscheinlichkeit zu. Trotzdem muß selbstverständlich die Möglichkeit der Bildung auch komplizierter Photosynthese-unabhängiger Lebewesen auf anderen Gestirnen zugestanden werden. Eine darauf aufbauende Phylogenese bis zu einer Entwicklungshöhe etwa der Arthropoden- oder Vertebraten-Stufe darf aber wohl als kaum möglich bezeichnet werden.

Wir sehen also, daß die Wahrscheinlichkeit einer Evolution von Organismen auf anderen Gestirnen recht beschränkt ist. Weltenkörper, die wesentlich kleiner sind als die Erde, vermögen keine Atmosphäre festzuhalten. Auf viel größeren Sternen bietet die zu hohe Gravitation starke Entwicklungsschwierigkeiten. Mangel von Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff und Stickstoff macht die Bildung lebendiger Substanz unmöglich. Mangel von Licht läßt zumindest wohl die Entwicklung komplizierterer Organismen nicht zu. Vor allem aber ist die Lebenstätigkeit von Eiweißkörpern an Temperaturgrade von wenig unter 0^0 bis etwa $+60^0$ C gebunden. Mit all diesen Beschränkungen wird die Anzahl der besiedlungsfähigen Weltkörper sehr vermindert: nur eine relativ kleine Zeitspanne während der Erkaltung eines Gestirns kommt in Frage, und erkaltete, lichtlose Sonnen, kleine Weltkörper, wie Planetoide und kleine Monde, fallen gänzlich fort. Die Entfernung zum jeweils nächsten besiedlungsfähigen Gestirn wird also durchschnittlich eine außerordentlich große sein. Für die Entwicklung des Lebendigen betrachtet, ist also unsere Erde in relativ weitem Umkreis zunächst tatsächlich die „beste der möglichen Welten", wenn wir diesen LEIBNIZschen Begriff hier einmal ganz unphilosophisch verwenden wollen. Angesichts der ungeheuren Zahl der Sonnen unseres Milchstraßensystems (etwa 10000000000) und der schätzungsweise 80000000 astronomisch feststellbaren Spiralnebel (vgl. auch O. HECKMANN 1943), d. h. fernen Weltsystemen von der Größe der Milchstraße, ist aber durchaus anzunehmen, daß „insgesamt" doch bewohnte Welten in großer Zahl vorliegen. Ihre Organismenwelt kann jeweils verschiedene Stadien der Evolution erreicht haben, und sie wird gewiß vielfach einen anderen Charakter haben als die der Erde. Da aber nach astronomischen Erfahrungen die chemische Zusammensetzung der ganzen Welt prinzipiell gleich ist und alle Evolution trotz aller Richtungslosigkeit von zahllosen Zwangsläufigkeiten beherrscht wird, ist das Auftreten von Lebewesen mit komplizierten nervösen Zentralorganen (nach Art der Cephalopoden, Arthropoden oder Vertebraten) durchaus nicht unmöglich, und die Grundlagen für den menschlichen vergleichbare geistige Fähigkeiten oder auch übermenschliche Fähigkeiten können damit ebenfalls gegeben sein. Wesentlich ist bei solchen Betrachtungen, daß sich die phylogenetische Entwicklung der psychischen Komponenten (Parallelkomponenten) stets in Anpassung an die physikalische Welt (erkenntnistheoretisch: Reduktionsbestandteile, vgl. Kap. 10B) vollzogen hat, daß sich also ein Denken in Anpassung an die „Tatsachen" mit steter Ausmerzung falscher Abstraktionen herausgebildet hat, wie dies schon E. MACH betonte. Im Hinblick auf unsere Fragestellung sei deshalb auch der große Physiologe M. VERWORN (1920) zitiert, der entsprechend schrieb: „Unser logisches Denken ist eine geistige Reproduktion der Gesetzmäßigkeit, die in der Außenwelt herrscht ... Wenn auf dem Mars oder irgendeinem anderen Weltkörper denkende Wesen sich finden, dann ist ihr Denken von derselben Art wie unser Denken." Diese Feststellungen sind zugleich für die gerade unter Naturforschern so verbreitete, schon von THALES von Milet, HERAKLIT, SPINOZA, PARACELSUS, FECHNER, WUNDT, MACH, HAECKEL, ZIEHEN und anderen bedeutenden Forschern und Denkern (allerdings in verschiedenem Sinne) vertretene hylopsychistische und panpsychistische Weltanschauung sehr wesentlich. Die Einordnung des menschlichen Daseins in die allgemeine Weltgesetzlichkeit gewinnt damit eine besondere Perspektive, deren große Bedeutung die Einschaltung dieses kleinen, völlig hypothetischen Exkurses entschuldigen mag.

5. Die absolute Geschwindigkeit der Evolution.

Wie wir im 2. und 3. Kapitel sahen, kann die Geschwindigkeit der Rassen- und Artbildung abhängig sein von der Größe der Mutationsrate für die einzelnen Merkmale, von dem Ausmaß der Mutationssprünge, von der Größe der Population (als genetischer Einheit) und von ihren Schwankungen, von der Wirksamkeit der Isolationsmittel und vor allem von der Wirksamkeit der Auslesebedingungen. Alle diese Faktoren sind bei den einzelnen Tiergruppen sehr verschiedenartig, und sie können in sehr wechselnder Weise kombiniert sein. Es ist also zu erwarten, daß die Geschwindigkeit der Evolution in den einzelnen Tiergruppen sehr unterschiedlich ist. Es wird deshalb wichtig sein, einmal an Tiergruppen, die durch fossiles Material einigermaßen reich belegt sind, die Zeiträume zu prüfen, die für die verschiedenen Grade der Differenzierung, d. h. die Herausbildung der verschiedenen systematischen Kategorien, im Minimum und im Durchschnitt, notwendig waren. Durch solche rein paläontologischen Feststellungen wird zugleich eine Grundlage dafür geschaffen, die Verursachung des verschiedenen Evolutionstempos in den einzelnen Tiergruppen zu beurteilen und dabei die wichtige Frage zu prüfen, ob Veranlassung vorliegt, außer den genannten Faktoren noch einen zusätzlichen, wie etwa einen besonderen „autonomen Entfaltungstrieb" oder Ähnliches anzunehmen.

Schon CH. DARWIN diskutierte das Problem der Entwicklungsgeschwindigkeit im 11. Kapitel seiner „Entstehung der Arten" (1859), und er erkannte bereits die starken Verschiedenheiten des Tempos. So wies er bereits auf die Brachiopoden-Gattung *Lingula* hin als Musterbeispiel eines im Gegensatz zu den meisten anderen Tiergruppen vom Paläozoikum bis heute kaum veränderten Bautyps. Auch war es DARWIN schon bekannt, daß Meerestiere allgemein eine langsamere Umwandlung zeigen als Landtiere, niedrigere Gruppen eine langsamere Evolution als höher stehende.

Bei der Feststellung der durchschnittlichen Dauer, die für die Herausbildung von Gattungen, Familien, Ordnungen usw. notwendig war, können wir nun die geologischen Zeiträume auch in absoluten Jahreszahlen angeben, da die neueren Altersbestimmungen der Gesteine trotz noch recht beachtlichen Differenzen eine wenigstens größenordnungsmäßig zureichende Schätzung gestatten [zeitproportionale Bildung von Bleiisotopen und Abspaltung von Helium in radioaktiven Elementen, wie Uran (U 238), Thorium (Th 232) und Kalium (K 90), entsprechende Ausdehnung von Verfärbungshöfen, vgl. z. B. L. RÜGER 1943, F. E. ZEUNER 1946]. In den folgenden Abschnitten ist die Berechnung dabei in der Weise erfolgt, daß die Formationen, in der eine Tiergruppe zuerst

und zuletzt auftrat, falls keine genaueren Zeitbestimmungen möglich waren, mit ihrer ganzen Dauer eingesetzt wurden (Zahlen nach RÜGER 1943, p. 193). Die gewonnenen Werte stellen also im allgemeinen maximale Werte dar, die bei einer später anzustrebenden genaueren Berechnung, für die heute eine exakte Chronologie noch nicht möglich ist, noch rektifiziert werden müssen. Hier mag die durch einheitliche Berechnung verbürgte Gleichartigkeit der Schätzungen für unsere allgemeine Fragestellung genügen.

A. Das absolute Alter der verschiedenen Kategorien

Es ist bekannt, daß im Kambrium bereits alle Tierstämme (Phyla) vertreten waren bis auf die Vertebraten (bzw. Chordaten), deren Entstehung hier zu vermuten ist, da im Silur bereits reiche Fischfunde (im Kambrium noch unsichere Fossilien) vorliegen. Für diesen Tierstamm ist also ein Alter von etwa 500 Millionen Jahren, für die übrigen Stämme ein noch wesentlich höheres Alter anzunehmen. Da die Mehrzahl der Vertebraten zumindest eine Generation pro Jahr produziert, können wir auch sagen, daß für das Zustandekommen der heutigen Wirbeltierfauna etwa 500 Millionen Generationen nötig waren.

Auch die Mehrzahl der rezenten Tierklassen ist außerordentlich alt. Die meisten gehen zurück bis zum Praekambrium (Rhizopoden, Poriferen, Onychophoren), Kambrium (Scyphozoen, Chaetopoden, Chaetognathen, Crustaceen, Arachnoideen, Xiphosuren, Gastropoden, Lamellibranchiaten, Scaphopoden, Cephalopoden, Brachiopoden, Crinoideen, Asteroideen, Holothuroideen), Silur (Hydrozoen, Anthozoen, Progoneaten, Amphineuren, Ophiuroideen, Echinoideen, Bryozoen, Agnathen), Devon (Pantopoden, Insekten, Pisces, Amphibien) und Karbon (Chilopoden, Reptilien). Diese Klassen sind also etwa 540 Millionen (seit Unter-Kambrium), 450 Millionen (Silur), 350 Millionen (Devon) oder 310 Millionen (seit Unter-Karbon) alt. Jünger sind nur die beiden Warmblüterklassen der Vögel (seit Jura: etwa 170 Millionen Jahre) und der Säugetiere (seit Ober-Trias: etwa 190 Millionen Jahre). Von anderen rezenten Tierklassen fehlen ausreichende Belege zur Beurteilung des Alters (Flagellaten, Ciliaten, Turbellarien, Trematoden, Cestoden, Nematoden, Linguatuliden, Tardigraden u. a.). Berechnen wir das Durchschnittsalter der 33 fossil einigermaßen gut bekannten rezenten Tierklassen, so ergibt sich ein Wert von durchschnittlich 460 Millionen Jahren.

Die volle durchschnittliche Lebensdauer können wir natürlich nur bei solchen Klassen feststellen, die nach dem Unter-Kambrium begannen und bereits wieder ausgestorben sind. Nun ist es allerdings strittig, ob die hier in Frage kommenden Tiergruppen als Klassen anzusprechen sind oder nur als Unterklassen oder gar Ordnungen. Nehmen wir das erstere an, so könnten genannt werden (Angaben vor allem nach O. ABEL 1920, E. HENNIG 1932, O. KUHN 1938 bis 1939): die Trilobiten (U.-Kambrium—Perm, etwa 340 Millionen Jahre), die

Cystoideen und Carpoideen (U.-Kambrium—U.-Devon, je etwa 210 Millionen Jahre), die Thecoideen (M.-Kambrium—U.-Karbon etwa 220 Millionen Jahre), die Auluroideen (Silur—Devon, etwa 170 Millionen Jahre), die Tabulaten (U.-Silur—Kreide, etwa 390 Millionen Jahre) und die Graptolithiden (O.-Kambrium—U.-Karbon, etwa 210 Millionen Jahre). Diese 8 „Klassen" haben ein durchschnittliches Alter von 236 Millionen Jahren. Der Wert ist naturgemäß geringer als der der rezenten Tierklassen, da diese ja durch ihr Fortbestehen anzeigen, daß sie besonders stabile, d. h. im Daseinskampf sich gut behauptende Baupläne darstellen.

Damit haben wir nun schon die Frage der Verursachung der verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeit angeschnitten. Wir können hier zunächst die schon DARWIN bekannte Tatsache feststellen, daß höhere Tierklassen ein durchschnittlich geringeres absolutes Alter aufweisen als niedere, und Landtiere ein geringeres als Meerestiere. So existieren unter den Arthropoden die niederen Klassen der Crustaceen und Xiphosuren seit dem Kambrium, die höheren Landtierklassen der Arachnoideen gleichfalls seit Kambrium, die Diplopoden seit O.-Silur, die Pantopoden und die Insekten seit Devon und die Chilopoden seit O.-Karbon. Die niederen Klassen, die vorwiegend Meerestiere waren, haben also ein Durchschnittsalter von etwa 540 Millionen Jahre, die höheren Landtierklassen von etwa 380 Millionen Jahren. Dabei kann gerechnet werden, daß in beiden Gruppen die Jahreszahlen etwa den Generationszahlen entsprechen, daß diese bei den niederen Krebsen aber wahrscheinlich noch höher waren. Die Entwicklungsgeschwindigkeit läßt sich nun aber erst genauer beurteilen, wenn wir abschätzen, welcher Formenreichtum in der zur Verfügung stehenden Zeit entwickelt wurde. Ein Maßstab dafür ist uns mit der Zahl der jeweils in der Gegenwart entwickelten Ordnungen gegeben. Nach KÜCKENTHAL-KRUMBACHS Handbuch der Zoologie umfassen nun die Crustaceen 15 Ordnungen, die Xiphosuren 1, die Arachnoideen 9, die Pantopoden 4, die Diplopoden 7, die Chilopoden 4 und die Insekten 29. Die 4 jüngeren Landtierklassen (wenige Wassertiergruppen umfassend) haben also mit durchschnittlich 12 Ordnungen in kürzerer Zeit einen erheblich größeren Formenreichtum entwickelt als die drei älteren, vorwiegend marinen Klassen (durchschnittlich 7 Ordnungen).

Entsprechendes gilt für die Vertebraten. Hier umfassen die Agnathen 5 meist ausgestorbene Ordnungen (bzw. Unterklassen), die Pisces 8 Ordnungen, die Amphibien 7, die Reptilien 17, die Vögel 24 und die Säuger 23 (ausgestorbene Ordnungen mitberechnet). Die 2 primitiveren Klassen im Wasser lebender Vertebraten haben also durchschnittlich 8 Ordnungen entwickelt, die höheren, vornehmlich auf dem Lande lebenden Klassen deren durchschnittlich 21. Es zeigen also die jüngeren Landtierklassen allgemein eine höhere Entwicklungsgeschwindigkeit.

Ganz ähnliche Resultate ergeben sich bei einer Prüfung der Ordnungen. 9 rezente Crustaceen-Ordnungen, deren Vorgeschichte einigermaßen gut be-

kannt ist, reichen sämtlich in das Altertum der Erde zurück. Ihr Alter beträgt etwa jeweils 240—540, durchschnittlich 410 Millionen Jahre. Die auf Devon und Karbon beschränkte Ordnung der Pygocephalomorphen lebte etwa (maximal) 110 Millionen Jahre lang. Demgegenüber sind die Ordnungen der jüngeren Landtierklasse der Insekten viel jünger und formenreicher: 25 rezente, fossil gut belegte Ordnungen (vgl. auch A. Handlirsch und H. Weber 1933) existieren seit 60—350, durchschnittlich 180 Millionen Jahren, 13 fossile Ordnungen lebten je etwa 20—100, durchschnittlich 45 Millionen Jahre. Unter den Arthropoden lassen also die jüngeren Landtierordnungen eine größere Entwicklungsgeschwindigkeit erkennen als die älteren Wassertiergruppen. Unter den Mollusken lassen sich 3 rezente Cephalopodenordnungen (Nautiloidea, Decapoda, Octopoda) etwa 540, 200 und 110, durchschnittlich 285 Millionen Jahre zurückverfolgen, 2 fossile Ordnungen (Ammonoidea und Belemnoidea) lebten 350 bzw. 140, durchschnittlich 245 Millionen Jahre lang. Die so sehr viel formenreicheren Landschneckenordnungen (bzw. „Familiengruppen") existieren meist erst seit Kreide und Alttertiär, d. h. seit etwa 140 bzw. 60 Millionen Jahren.

Nicht weniger deutlich sind die Unterschiede bei den Wirbeltieren. 9 Ordnungen rezenter echter Fische (Pisces) entstanden vor 175—350, durchschnittlich 270 Millionen Jahren, 2 fossile Ordnungen (Pleuropterygier, Ichthyotomi) lebten je etwa 110 Millionen Jahre. Unter den viel formenreicheren Landtieren sind diese Zahlen im allgemeinen kleiner. 4 rezente Reptilienordnungen bestehen seit 160—200, durchschnittlich 185 Millionen Jahren, 13 fossile Ordnungen lebten je etwa 25—140, durchschnittlich 85 Millionen Jahre (berechnet nach O. Kuhn 1937). 20 heutige Vogelordnungen entstanden vor etwa 20—140, durchschnittlich 65 Millionen Jahren, während 4 fossile Ordnungen sich über je etwa 15—120, durchschnittlich 75 Millionen Jahre erstreckten. 15 rezente Säugerordnungen bildeten sich vor etwa 35—150, durchschnittlich 65 Millionen Jahren heraus, und 8 ausgestorbene Ordnungen lebten etwa 15—70, durchschnittlich 35 Millionen Jahre lang (Säugetiersystem nach M. Weber 1927 bis 1928). Auch wenn man berücksichtigt, daß der Begriff einer Ordnung gewiß nicht in allen Tiergruppen der gleiche ist und manchen älteren, aber formenärmeren Typen zum Teil ein höherer systematischer Rang zugesprochen werden könnte, bleibt es doch deutlich, daß die Wirbeltierordnungen wiederum die schon oben für die Klassen festgestellte Regel erkennen lassen: die Landtierordnungen und unter diesen speziell die höchstentwickelten lassen ein schnelleres Entwicklungstempo erkennen als die Fische.

Auch für die Kategorie der Familie sei das gleiche noch einmal aufgezeigt. 40 rezente Lamellibranchiaten-Familien bestehen seit etwa 60—500, durchschnittlich 225 Millionen Jahren, 16 ausgestorbene Familien sind aus Zeiträumen von je 45—390, durchschnittlich 195 Millionen Jahren bekannt (Gliederung und Alter der Familien nach W. Wenz 1938). 98 heute lebende marine Prosobranchierfamilien entstanden vor 15—450, durchschnittlich 125 Millionen Jahren, 46 ausgestorbene marine Prosobranchierfamilien dauerten über je 30 bis 480, durchschnittlich 190 Millionen Jahre aus. 4 rezente Land-Prosobranchierfamilien existieren seit etwa 60—280, durchschnittlich 130 Millionen Jahren, 2 fossile Land-Prosobranchierfamilien lebten etwa 10 bzw. 40, durchschnittlich 25 Millionen Jahre. 35 rezente Land-Pulmonatenfamilien bildeten sich dagegen erst vor je etwa 20—310, durchschnittlich 65 Millionen Jahren, 1 fossile Land-Pulmonatenfamilie (Filholiidae) lebte etwa 85 Millionen Jahre lang. Die Land-Pulmonaten zeigen also eine schnellere Evolution als die Land-Prosobranchier.

Weiterhin ergibt sich für 24 fossile Trilobitenfamilien ein Durchschnittsalter von etwa 110 (40—230) Millionen Jahren, für 18 fossile Brachiopodenfamilien von etwa 160 (30—310) Millionen Jahren, für 8 noch lebende Brachiopodenfamilien von durchschnittlich etwa 340 (200—450) Millionen Jahren. Dagegen betrug die Dauer für 53 fossile Huftierfamilien nur etwa 10—60, durchschnittlich 25 Millionen Jahre, für 12 rezente Huftierfamilien etwa 15—35, durchschnittlich 30 Millionen Jahre, für 6 fossile Raubtierfamilien etwa 15—40, durchschnittlich 25 Millionen Jahre, für 7 rezente Raubtierfamilien etwa 20 bis 35, durchschnittlich 30 Millionen Jahre. Ähnliche Berechnungen für Säugetierfamilien führte übrigens schon S. Ekman (1940) durch, der damit exakte Grundlagen für statistische tiergeographische Untersuchungen gewinnen wollte. Er fand als mittleres Familienalter rund 25 Millionen Jahre.

Die Differenzierung von Familien und Unterfamilien läßt nun aber auch schon eine Erscheinung erkennen, die (in entsprechender Beschränkung) auch für Gattungen und Arten kennzeichnend ist: bei der Entstehung völlig neuer Baupläne setzt zum Teil anfänglich eine schnelle Entwicklung neuer Familien und Unterfamilien ein, die relativ kurzlebig sind, während andere, die sich im Konkurrenzkampf bewähren, sehr lange bestehen bleiben (man vergleiche z. B. die Verhältnisse bei den Unpaarhufern auf Abb. 23). Wir werden auf diese anfänglich „explosive" Entwicklung im folgenden Kapitel (6 A) ausführlicher zu sprechen kommen.

Für Gattungen kann prinzipiell das gleiche gesagt werden. Hier sind Berechnungen des Durchschnittsalters zum Teil aber erschwert, weil die Dauer der hier relativ kurzen Zeiträume viel weniger genau abgeschätzt werden kann, denn die durch das Studium des Zerfalls radioaktiver Elemente gewonnenen Werte sind im allgemeinen nur für größere Zeitabschnitte zu brauchen, und eine Chronologie auf anderen Grundlagen ist nur für das Pleistocän und wenige andere Zeitabschnitte möglich. Doch läßt sich auch an Gattungen deutlich machen, daß niedere marine Tiergruppen eine langsamere Evolution zeigen als höhere Landtiergruppen. So ergibt sich für Foraminiferen nach E. Hennigs Tabelle der wichtigeren Genera (1932) bei 30 rezenten Gattungen ein Alter von je etwa 25—540, durchschnittlich 200 Millionen Jahren, für 9 fossile Genera 25

bis 135, durchschnittlich 90 Millionen Jahre. (O. H. SCHINDEWOLF 1950, errechnete neuerdings für Foraminiferen ein durchschnittliches Gattungsalter auf 71 Millionen Jahre.) Die 16 bekannten paläozoischen Gigantostraken-Genera lebten je 30—250, durchschnittlich 90 Millionen Jahre, die 15 bekannten Xiphosuren-Genera 15—110, durchschnittlich 40 Millionen Jahre, während die rezente Reliktgattung *Limulus* seit etwa 200—240 Millionen Jahren (d. h. seit O. Perm, mit Sicherheit aber seit der unteren Trias) existiert. Für 26 rezente marine Gattungen primitiver Prosobranchierfamilien (der Haliotidae, Scissurellidae, Fissurellidae, Patellidae, Acmaeidae und Lepetidae) ergaben sich je etwa 15 bis 200, durchschnittlich 75 Millionen Jahre, für 78 ausgestorbene marine Prosobranchiergattungen (der primitiven marinen Familien der Fissurellidae, Patellidae, Acmaeidae, Trochonematidae, Macluritidae, Poleumitidae, Oriostomatidae, Cirridae, Platyacridae, Omphalocirridae und Euomphalidae, unter Fortlassung der auf Einzelarten gegründeten Gattungen) 15—300, durchschnittlich 80 Millionen Jahre (System nach W. WENZ 1938, vgl. auch die Tabelle 1 bei O. H. SCHINDEWOLF 1950).

Die rezenten Landpulmonaten-Gattungen entstanden dagegen ganz überwiegend erst im Tertiär, d. h. vor weniger als 60 Millionen Jahren, und die fossil relativ gut bekannten Heliciden-Genera beginnen sogar meist erst im Oligocän (so z. B. *Helix, Cepaea, Fruticicola, Helicodonta, Leucochroa*), im Miocän (so z. B. *Helicella, Helicigona, Euparypha, Otala*) oder gar im Pliocän (so z. B. *Isognomostoma, Euomphalia, Theba, Cochlicella*) (vgl. H. SIMROTH und H. HOFFMANN).

Primitivere rezente Vogelgattungen entstanden vielfach im Eozän, d. h. vor etwa 50—60 Millionen Jahren (so *Milvus, Aquila, Haliaëtus, Phoenicopterus, Charadrius, Totanus, Numenius* u. a.), im Oligocän, d. h. vor etwa 25—35 Millionen Jahren (so z. B. *Sula, Pelecanus, Puffinus, Podiceps, Colymbus, Leptoptilus, Anas*, aber auch schon die Singvogelgenera *Lanius* und *Motacilla*), im Miocän, d. h. vor etwa 25 Millionen Jahren (so *Otus, Tringa, Uria, Ardea, Micropus* u. a.) und zum Teil auch erst im Pliocän, d. h. vor etwa 1—8 Millionen Jahren (so z. B. die Singvogelgenera *Alauda, Sitta, Anthus, Corvus* u. a.). — Ganz Entsprechendes gilt auch für die rezenten Säugetiergattungen, die sogar überwiegend erst im Pliocän, d. h. vor etwa 7—8 Millionen Jahren beginnen (so z. B. *Tragulus, Capreolus, Bos, Bison, Capra, Gazella, Girafa, Elaphus, Camelus, Equus, Dicerorhinus, Rhinoceros, Elephas, Hyaena, Mustela, Meles, Ursus, Felis, Castor, Simia, Pithecus, Semnopithecus, Macacus, Papio* u. a.) (vgl. auch S. EKMAN 1940). Im Miocän, d. h. vor 20—25 Millionen Jahren bildeten sich heraus: *Sus, Tapirus, Canis, Putorius, Lutra, Geomys, Elyomys* u. a., im Oligocän z. B. *Sorex, Crocidura, Talpa*. Manche Genera entstanden aber auch erst im Pleistocän, d. h. in weniger als 800 000 Jahren, so wahrscheinlich *Alces, Saiga, Dicrostonyx, Lemmus* u. a., vor allem aber *Pithecanthropus* (einschließlich *Africanthropus*) sowie *Homo*.

In der fossil sehr genau bekannten Hauptreihe der Pferde im Tertiär entwickelten sich 8 Gattungen in einem Zeitraum von etwa 60 Millionen Jahren, d. h. das durchschnittliche Gattungsalter betrug 7,5 Millionen Jahre. Praktisch das gleiche Entwicklungstempo hatten die Chalicotheriidae. Die primitiveren und geologisch älteren Opossums *(Didelphys)* entwickelten sich dagegen sehr viel langsamer (G. G. SIMPSON 1944).

Heutige Arten- und Rassenkreise von Landtieren lassen sich fossil meist nur bis in das Pleistocän oder in das Pliocän zurückverfolgen. Zur Beurteilung geeignet sind natürlich wieder in erster Linie nur Formen, die fossil von mehreren Horizonten bekannt sind. So kann z. B. vom Rothirsch *(Cervus elaphus)* angegeben werden, daß er mit seiner heutigen Nominatrasse *C. e. elaphus* nur bis in das III. Interglazial zurückreicht, also nur rund 130 000 Jahre alt ist. Im II. Interglazial, also vor etwa 350 000 Jahren, lebte eine andere Rasse *C. elaphus angulatus* und im I. Interglazial, d. h. vor rund 500 000 Jahren die Ausgangsform *C. e. priscus*, unmittelbar vor dem schon der etwas ältere *C. acoronatus* auftritt, der möglicherweise in die Ascendenzreihe gehört (vgl. J. BENINDE 1937). Der Rothirsch hat also insgesamt ein Alter von etwa 500 000 Jahren. Das Rentier reicht in der Form *Rangifer arcticus* bis zum Mindel-Riß-Interglazial, also rund 350 000 Jahre zurück (vgl. A. JACOBI 1931). Der Höhlenbär beginnt mit dem *deningeri*-Stadium in der Rißeiszeit, hatte seine Blüte im Riß-Würm-Interglazial und starb während der Würmvereisung aus, lebte also rund 250 000 Jahre lang. Der Braunbär *(Ursus arctos)* begann im II. oder III. Interglazial, d. h. vor 140 000—300 000 Jahren. Das Mammut *(Elephas primigenius)* und das Wollhaarnashorn *(Rhinoceros antiquitatis)* läßt sich nur von der Würm- bis zur Rißzeit, d. h. etwa 200 000 Jahre zurückverfolgen. Noch schneller hat sich der heutige Menschenrassenkreis *Homo sapiens* differenziert, der einschließlich fossiler Rassen (Grimaldi, Aurignac usw.) erst seit rund 100 000 Jahren (bei Einbeziehung des Swanscombe-Fundes 250 000 Jahren) die Erde bevölkert. Und der *Homo neandertalensis* ist nur für die Zeitspanne von der Mitte der letzten Zwischeneiszeit bis etwa zur Mitte der Würmvereisung, d. h. durch 40 000—50 000 Jahre nachgewiesen worden. Bei Einbeziehung der Palästinafunde (Karmel) würde das Alter bis zum Riß-Würm-Interglazial zurückreichen und mithin rund 200 000 Jahre betragen.

Etwas größere Werte ergeben sich für fossile Säugetiere, die O. ABEL (1929) für Angehörige einer Ahnenreihe hält: die Mastodonten *Bunotophodon angustidens* (M.- und O.-Miocän), *B. longirostris* (U.-Pliocän) und *B. arvernensis* (M.-Pliocän bis unteres O.-Pliocän) haben je etwa 5—8 Millionen Jahre gelebt. (Miocän und Pliocän = 25 Millionen Jahre), wobei allerdings zu bedenken ist, daß auch die fossilen Elefanten so wie ihre heute lebenden Verwandten eine Generationsdauer von jeweils mehreren Jahren haben. Zu einer Artendauer von gleicher Größenordnung kommen wir, wenn wir etwa die aufeinanderfolgenden „Spezialisationsstufen" von den Pferden *Eohippus borealis* (U.-Eocän),

E. venticolus (oberes U.-Eozän), *Orohippus atavus* (unteres M.-Eocän) und *O. progressus* (oberes M.-Eocän) als mögliche Ahnenreihe betrachten. S. EKMAN (1940) nahm für rezente Säugetiere insgesamt ein mittleres Artenalter von 1,4 Millionen Jahren an.

Auf Grund tiergeographischer Erwägungen läßt sich auch die Entstehungszeit anderer rezenter Landtiere abschätzen, die fossil nur sehr unvollkommen oder gar nicht belegt sind. So finden sich z. B. besonders in den östlichen, südlichen und westlichen Randketten der Alpen, die während der Eiszeit unvergletschert geblieben waren, zahlreiche endemische Arten mit jeweils auf einzelne Berge oder Berggruppen beschränkten Arealen, die sich offenbar erst in diesen Refugialgebieten herausgebildet haben. Als Beispiele mögen genannt sein die Laufkäfer *Amara lantoscana* (Ligurische Alpen, östl. Meeralpen), *A. frigida* (westl. Meeralpen), *A. doderoi* (Penninische Alpen), *A. uhligi* (Venetianer Alpen), *A. alpicola* (Tauern, Gurktaler, Seetaler Alpen, Stubalpe), *A. cuniculina* (östl. Nördl. Kalkalpen), oder die Artengruppe *Amara psyllocephala-graja-carduialpestris-baldensis-spectabilis-nobilis*. R. F. HEBERDEY (1933) nimmt in diesem Falle sogar eine Entstehung erst nach der Würmvereisung, d. h. ein Artenalter von rund 100 000 Jahren an. Dazu ist allerdings zu sagen, daß zuvor schon rassische Differenzierungen vorgelegen haben können, und daß die Formen zum Teil auch heute noch als Grenzfälle von Rasse und Art angesprochen werden können. Andererseits ist zu beachten, daß viele andere Arten, wie z. B. alle Höhlentiere, die in den Höhlen ehemals vergletscherter Alpengebiete die letzte Vereisung überdauerten, keinerlei Anzeichen einer Artneubildung zeigen (K. HOLDHAUS 1933).

Unter Fischen könnten als eiszeitlich differenzierte und heute disjunkt verbreitete Artenpaare genannt werden: die Anchovisarten *Engraulis encrasicholus* (nördl. Atlantik) und *E. capensis* (Südafrika) oder *E. japonicus* (NW.-Pazifik) und *E. antipodum* (australisches Gebiet) oder *E. mordax* (Kalifornische Küsten) und *E. ringens* (Peru-Chile) (L. S. BERG 1933). „Amphiboreale" Artenpaare, d. h. solche, die disjunkt im N.-Atlantik und N.-Pazifik auftreten, wie z. B. die Aale *Anguilla anguilla* (Europa) und *A. japonica* (O.-Asien) oder die Flundern *Pleuronectes flesus* (N.-Atlantik) und *Pl. stellatus* (N.-Pazifik) sind nach L. S. BERG (1935) durch Arealausweitung gelegentlich einer pliocänen Meeresverbindung und nachfolgende Isolation entstanden, also etwa 2,7 Millionen Jahre alt. Gleichen Alters sind auch die „Zwillingsarten", die sich östlich und westlich der Meerenge von Panama seit der Absperrung der interozeanischen Verbindung im Pliocän herausgebildet haben, wie z. B. die Fische *Epinephelus adscensionis* (Atlantik) und *E. analogus* (Pazifik), *Lutianus apodus* (Atlantik) und *L. argentiventris* usw. Auch hier ist aber zu beachten, daß die Disjunktion in einigen anderen Fällen nur rassische oder gar keine Differenzen hervorgebracht hat.

Noch höher ist das Artenalter bei vielen marinen Mollusken. Aus der Fülle

der hier fossil belegten Formen seien nur einige Beispiele aus den Familien der Cancellariidae und Fasciolariidae genannt (Angaben bei R. SIEBER 1936, 1937). Es gibt hier verschiedene Arten, die auf mehrere Stufen des Miocäns beschränkt sind (meist Torton—Pont, d. h. mittleres und oberes Miocän), also etwa 6 bis 12 Millionen Jahre existierten (so *Cancellaria contorta, C. purchi, C. imbricata, C. spinifera, C. lyrata, C. gradata* u. a., *Lathyrus lynchi, L. crassus, L. rothi, Fasciolaria tarbelliana, Fusus rostratus* u. a.). Andere Arten finden sich in vielen Stufen des Miocän und Pliocän, d. h. über etwa 15—25 Millionen Jahre hinweg (so *Cancellaria ampullacea, C. scabra, C. mitraeformis, C. parvula* u. a., *Admete fusiformis, Fasciolaria fimbriata*) oder des Oligocän und Miocän (wie *Cancellaria evulsa* und *Euthriofusus burdigalensis*), und *Cancellaria cancellata* existiert vom Miocän bis heute, d. h. seit 20—25 Millionen Jahren.

Zu erheblich niedrigeren Schätzungen kommen wir aber bei Ammoniten, die ja vielfach einer schnelleren Evolution unterlagen. So verfolgte R. BRINKMAN (1929) z. B. im Callovien (mittl. Jura) den Formwandel von Ammoniten der Gattung *Kosmoceras* durch vier zeitlich aufeinander folgende Arten hindurch. Da das Callovien eine von 12 Hauptstufen des Jura darstellt, dessen Ablagerungen sich über insgesamt etwa 35 Millionen Jahren erstrecken, so muß das durchschnittliche Artenalter eine Zeit von weniger als 1 000 000 (nach BRINKMANS Schätzung etwa 250 000—350 000 Jahre) betragen. Bei *Manticoceras* des oberen Devon berechnete O. H. SCHINDEWOLF (1950) ein durchschnittliches Artenalter von etwa 1 Million Jahre, doch gilt dies nicht für die Basis der entsprechenden Stufe, an der wiederum eine „stürmische" Formenbildung stattgefunden hat (vgl. Kap. 6A). Wenn also auch marine Arten und besonders solche „niederer" Tiergruppen generell älter als Landtierarten werden, so liegen die Verhältnisse bei den einzelnen Gruppen und in ihren verschiedenen phylogenetischen Epochen doch außerordentlich verschieden.

Die Bildung geographischer Rassen schließlich erfolgte zumeist in Zeiträumen, die nach Zehntausenden oder Hunderttausenden von Jahren zu bemessen sind. Im 3. Kapitel waren bereits einige Fälle besprochen worden (Birkenspanner *Pachys [Amphidasis] betularia*, Fliegenschnäpper *Rhipidura flabellifera* u. a.), bei denen ein Rassenwandel in noch kürzeren Epochen, nämlich schon in historischer Zeit erfolgte. Hier handelte es sich aber um die Ausbreitung bestimmter Mutanten, die wahrscheinlich nur durch ein Gen unterschieden sind. Die „normalen" geographischen Rassen, die meist Zehntausende von Generationen hindurch einer natürlichen Auslese unterlegen haben, pflegen in einer ganzen Reihe von Erbfaktoren voneinander abzuweichen. Die Schätzung des Rassenalters ist in vielen Fällen möglich.

Wie bereits erwähnt wurde, sind die Areale vieler europäischer Tierformen durch die Eiszeiten in zwei oder mehrere Refugien zerteilt worden. Isolation und abweichende Selektionsbedingungen haben nun während der Eiszeit vielfach zur Ausprägung neuer geographischer Rassen geführt. So sind in den ge-

nannten „Massifs de refuge" am Ost-, Süd- und Westrand der Alpen außer neuen Arten auch zahlreiche geographische Rassen entstanden, so z. B. bei Landschnecken der Gattungen *Orcula* (vgl. St. Zimmermann 1932) und *Pagodulina* (W. Klemm 1939). Vagilere Tierformen erlitten großräumigere Arealverschiebungen, bei denen sich eiszeitliche Refugien hauptsächlich in Südost- und andererseits in West- und Südwesteuropa herausbildeten. Bei der postglazialen Wiederbesiedlung Mitteleuropas kam dann oftmals eine Arealüberschiebung der neugebildeten Ost- und Westformen zustande, wobei in vielen Fällen keine Bastardierungen auftraten, sich also bereits gute Arten gebildet hatten (so z. B. bei Nachtigall, *Luscinia megarhynchos*, und Sprosser, *L. luscinia*, Blassem Spötter, *Hypolais pallida*, und Gartenspötter, *H. icterina* usw.), während in anderen Fällen intermediäre Mischrassen oder jedenfalls Bastardzonen zustandekamen, so bei den Gimpeln *(Pyrrhula pyrrhula)*, Schwanzmeisen *(Aegithalos caudatus)* (vgl. E. Stresemann 1919 und F. Salomonsen 1931), den Igeln *Erinaceus e. europaeus* und *E. e. roumanicus* (vgl. K. Herter 1934), den Unken *Bombina variegata* und *B. bombina* (vgl. R. Mertens 1928) u. a. Wenn vielleicht in all diesen Fällen ein Rassenalter von etwa 300 000 bis 500 000 Jahren angenommen werden kann, so ist aber zu bedenken, daß eine gewisse rassische Differenzierung auch vor der Eiszeit schon vorhanden gewesen sein kann.

Andere geographische Rassen erweisen sich als wesentlich jünger. Die zahlreichen Rassen (42) und Unterrassen der felchenartigen Fische des Rassenkreises *Coregonus lavaretus* (vgl. L. S. Berg 1933) sind überwiegend auf Seen Nordeuropas und der Alpen beschränkt, die sich erst postglazial, d. h. vor etwa 10 000—30 000 Jahren herausgebildet haben. Die auf den Oernsee in Schweden beschränkte Fischrasse *Cottus quadricornis oernensis* kann nicht älter sein als dieser See, d. h. nicht älter als 8500 Jahre (vgl. E. Lönnberg 1939). Gleichfalls postglazialen Alters sind wahrscheinlich manche disjunkt über Nordatlantik und Nordpazifik verteilten Fischrassen wie z. B. die Heringe *Clupea harengus harengus* (Biskaya—Weißes Meer) und *Cl. h. pallasi* (Beringstraße—Hondo) oder die Kabeljaurassen *Gadus morhua morhua* (Nordatlantik) und *G. m. macrocephalus* (Nordpazifik) u. a. Das von Ch. Darwin für eine eigene, schnell entstandene Art gehaltene Porto-Santo-Kaninchen ist nur als besondere, und zwar die kleinste und „wildeste" Rasse von *Oryctolagus cuniculus* anzusehen. Es stammt von gezähmten Vorfahren, die vor 500 Jahren ausgesetzt worden waren. Die Erblichkeit der Rassenmerkmale hatte H. Nachtsheim (1941) nachgewiesen. —

Manche auf Nord- und Osteuropa beschränkten Vogelrassen sind wahrscheinlich noch keine 10 000 Jahre alt. So hat sich der Große Gimpel *(Pyrrhula pyrrh. pyrrhula)* wahrscheinlich erst mit der Einwanderung der Fichte vor 6000—8000 Jahren herausgebildet (G. und J. Steinbacher 1943). Relativ schwach differenzierte Mauereidechsenrassen der Inselsplitter an der westlichen

Küste Istriens sind mit der Abtrennung dieser Inseln vor etwa 9000 Jahren entstanden (G. Kramer und R. Mertens 1938). Ein ähnliches Alter haben wahrscheinlich die zahlreichen Mauereidechsenrassen der Inselsplitter, die sich im Bereich der Balearen und Pityusen finden. Die dunkle Haubenlerchenrasse *Galerida cristata nigricans* am Unterlauf des Nils kann nicht älter als 10 000 Jahre sein (R. E. Moreau 1930). Eine Aaskäferart, *Choleva holsatica*, die sich nur in einer postglazialen Höhle bei Segeberg in Holstein findet, kann sich erst vor 16 000—20 000 Jahren gebildet haben (L. Benick 1939). Endemische Säugetierrassen auf jung gebildeten Inseln des Großen Salzsees in Utah sind jünger als 20 000 Jahre (W. H. Marshall 1940). Eine in einem Süßwassersee Kanadas isoliert vorkommende Rasse des Seehunds *Phoca vitulina* kann nicht älter als 3—8000 Jahre sein (J. K. Doutt 1942).

Die heutige Steinbockrasse *Capra ibex ibex* ist nach F. E. Zeuners Berechnungen durch etwa 230 000 Jahre von der eiszeitlichen Stammform *C. i. camburgensis* getrennt. Zeiträume ähnlicher Größenordnung sind wohl auch für die eiszeitlichen Vorläufer unseres Rothirsches *(Cervus elaphus angulatus* und *C. e. priscus)* anzunehmen. Andererseits fand sich noch zur mittleren Steinzeit in Mitteleuropa eine Wildschweinrasse, die W. Herre (1948) mit dem nacheiszeitlichen *Sus scrofa antiquus* identifiziert. In diesem Falle ist also eine Rassendifferenzierung während der letzten 3000—8000 Jahre anzunehmen. Auch die derzeitigen Menschenrassen sind wahrscheinlich nur erst 10 000—20 000 Jahre alt, und nicht älter können auch die geographischen Läuserassen sein, die bei Europäern, Mongolen und Negern ausgeprägt sind (vgl. H. Fahrenholtz 1936).

Schließlich sei aber auch erwähnt, daß z. B. die wahrscheinlich vor dem Würm-Maximum von Skandinavien her auf den Britischen Inseln eingewanderten Tierformen, wie z. B. die Käfer *Nebria nivalis, Elaphrus lapponicus, Amara alpina* usw., bisher keine britischen Sonderrassen ausgebildet haben (vgl. H. C. Lindroth 1935). Die 1850 im Osten und 1871—1873 im Westen von Nordamerika eingeführte Haussperlingsrasse *Passer domesticus domesticus* hat in diesem Kontinent ebenfalls bisher noch keine neue Rasse ausgebildet. Die auf den Hawaiinseln später eingeführten Haussperlinge zeigen dagegen eine schwache rassische Veränderung, die möglicherweise aber nur modifikatorisch ist (D. Lack 1940).

B. Faktoren, welche die Entwicklungsgeschwindigkeit bestimmen

Überblicken wir noch einmal all die errechneten Angaben über das Durchschnittsalter der verschiedenen höheren Kategorien, so ergibt sich für die heterogensten Tiergruppen eine prinzipiell ähnliche Abstufung, wie dies die folgende Tabelle 3 für einige noch heute lebende Gruppen veranschaulicht (Werte, die oben noch nicht besprochen waren, nach K. A. Zittel, O. Abel u. a., ergänzt). Im allgemeinen sind die Klassen $1^1/_2$—3mal, durchschnittlich

Tabelle 3

Durchschnittsalter höherer Kategorien bei verschieden hochentwickelten Land- und Meerestieren in Millionen Jahren. (Aus unvollständigen Angaben errechnete, bzw. geschätzte Durchschnittswerte eingeklammert.) *Crustaceen*-Familien: = Durchschnittsalter der sogenannten „Tribus" bei BEURLEN.

	Klassen	Ordnungen	Familien	Gattungen
Säuger	190	65	25	(15)
Reptilien	310	185	85	(50)
Fische	450	270	80	(50)
Insekten	350	180	160	(12)
Crustaceen	540	410	(160)	—
Pulmonaten	540	100	65	(40)
Meeres-Prosobranchier		(400)	125	75

etwa doppelt so alt wie Ordnungen, diese etwa doppelt so alt wie die Familien, welche ihrerseits durchschnittlich $1^1/_2$mal so alt wie die Gattungen sind (natürlich jeweils mit Ausnahmen). Die Gattungen sind nun im Durchschnitt sogar wenigstens 10mal älter als die Arten, für die wir zumeist ein Alter von 100 000 bis zu wenigen Millionen Jahren festgestellt hatten, und das gleiche Verhältnis besteht für die Arten gegenüber den geographischen Rassen, deren Alter gewöhnlich nur nach Zehntausenden bis Hunderttausenden von Jahren zu bemessen ist. Das bedeutet also, daß bei einer Stammbaumskizze heutiger Tiergruppen, welche die Zeitverhältnisse richtig wiedergeben soll, die Gabelpunkte zur nächsthöheren Kategorie in geometrischer (nicht arithmetischer) Progression folgen müssen. Die nebenstehende schematische Skizze (Abb. 18) mag diese zunehmende phylogenetische Wertigkeit der höheren Kategorien auch bildlich verdeutlichen. Natürlich sind hier in den freien Räumen auch noch Zweige ausgestorbener Ordnungen, Familien usw. zu denken.

Wie bereits mehrfach erwähnt wurde, sind aber alle diese Berechnungen einer durchschnittlichen Dauer von Kategorien nicht wenig eingeschränkt durch die Tatsache, daß beim Auftreten völlig neuer Baupläne vielfach eine „explosive" Entwicklungsphase (Tachytelie) vorliegt und daß andererseits auch Verlangsamungen (Bradytelie) und Dauertypen auftreten können. Es sind also weniger die absoluten als die relativen Differenzen von Interesse.

Aus der Tabelle 3 ergibt sich auch noch einmal die schon bei den einzelnen Kategorien besprochene Tatsache, daß die Kategorien der primitiveren Tiergruppen im allgemeinen ein höheres Alter aufweisen. Das zeigen die Fische gegenüber den Reptilien und diese gegenüber den Säugetieren, die Crustaceen gegenüber den Insekten und die marinen Prosobranchier gegenüber den Landpulmonaten. Da hier aber auch die verschiedenen Umweltverhältnisse einen Einfluß haben (s. u.), ist es wichtig, auch einmal nur Landtiere

untereinander zu vergleichen. Aber auch dann zeigen z. B. die Reptilien gegenüber den Säugern ein höheres Alter sowohl für die Klassen als auch für die Ordnungen, Familien und Gattungen. Vergleichen lassen sich weiterhin etwa die Familien der Landprosobranchier, die ein Durchschnittsalter von etwa 130 Millionen Jahren aufweisen, mit den Familien der im ganzen jüngeren Landpulmonaten, die durchschnittlich nur 65 Millionen Jahre alt sind. Unter den Säugern gehen die primitiveren Ordnungen bis in das Mesozoikum zurück (Marsupialia bis O.-Jura = etwa 150 Millionen Jahre), die höheren Ordnungen beginnen dagegen erst mit dem Tertiär. CH. DARWIN (1859) und mit ihm A. GAUDRY (1869), welche diese Tatsache bereits erkannten, folgerten daraus, daß niedere Tiere allgemein einer langsameren Evolution unterliegen, und CH. DÉPÉRÉT (1909) meinte sogar (p. 153), „daß die Geschwindigkeit der Entwicklung einer Gruppe im umgekehrten Verhältnis zu ihrer Langlebigkeit steht". Diese Ansichten können allerdings mit Rücksicht auf die schnelle Formaufspaltung so vieler Gruppen „niederer" Typen in besonderen „Virenzperioden" kaum als generelle Regel zur Erklärung herangezogen werden (man denke an die im Eocän so schnell aufblühenden Gruppen der Nummuliten und Orbitoiden unter den phylogenetisch so alten Foraminiferen, an viele Ammonitenreihen, an das Aufblühen der seit der oberen Trias existierenden Säugetiere am Beginn des Tertiärs usw.). Doch wird die kompliziertere Organisation höherer Tiergruppen natürlich oftmals tatsächlich zu einer schnelleren Spezialisierung und Einpassung in die jeweiligen Umweltverhältnisse geführt haben.

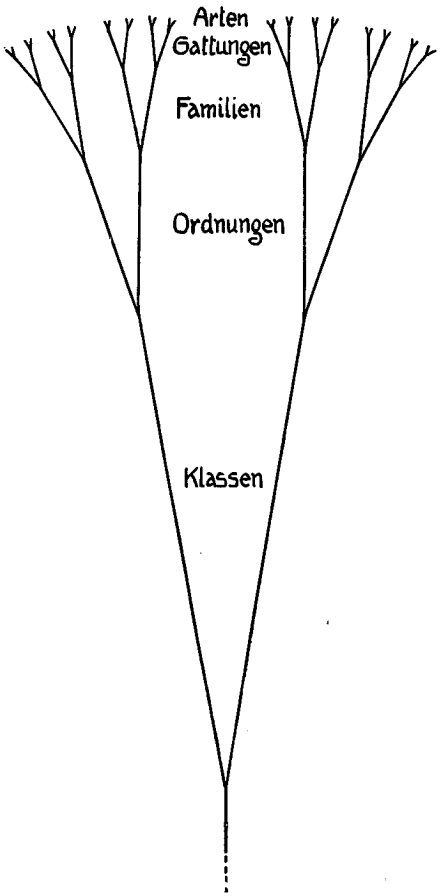


Abb. 18 Schema der Kategorien-Differenzierung. Die Längen entsprechen etwa durchschnittlichen Zeitmaßen bei Säugetieren.

Wichtiger scheint mir aber zu sein, daß die niederen, historisch älteren Tiergruppen längere Zeit Gelegenheit hatten, Formen zu entwickeln, die an verschiedene Umweltlagen angepaßt sind und bei einem Wechsel der Milieubedingungen nicht zugrunde gingen. So haben z. B. die schon im Perm entstandenen Schildkröten einen Bauplan, der trotz mancher Mängel (Erschwerung schneller

Bewegung, Erschwerung der Atembewegung usw.) allen Feinden gegenüber einen so vollendeten Schutz bot, daß er vom Perm bis heute erhalten blieb. Es ist ja auffällig, daß solche Dauerformen zumeist nicht etwa unwandelbare Arten darstellen, sondern nur Dauer-Gattungen sind, die bei artlichem Wandel einen bestimmten Anpassungstyp beibehalten. Das wird besonders deutlich bei der von W. QUENSTEDT (1930) studierten Muschelgattung *Nucula*, die im Silur einsetzt und zumindest bis zur Kreide hin immer wieder andere Abwandlungen in Anpassung an die grabende Lebensweise zeigt. Die aus gleichem Stamm entsprossene und ähnlich lebende Gattung *Solenomya* erreichte dagegen eine ideale Anpassungshöhe mit einigen in gleicher Richtung liegenden Anpassungsschritten schon im Karbon und blieb seitdem im wesentlichen konstant. Die Umweltabhängigkeit der Dauertypen wird gleich noch zu besprechen sein.

Daß höhere Tierformen sich nicht etwa generell schneller entwickeln als niedere, läßt sich übrigens auch daran erkennen, daß die Kategorien heute lebender Tiere im allgemeinen von längerer Dauer sind als entsprechende Kategorien ausgestorbener Gruppen. 25 rezente Insektenordnungen existieren seit durchschnittlich 180 Millionen Jahren, 13 fossile Ordnungen lebten nur durchschnittlich 45 Millionen Jahre lang. 4 rezente Reptilienordnungen existieren seit durchschnittlich 185 Millionen Jahren, 17 fossile Ordnungen lebten durchschnittlich nur je 70 Millionen Jahre, 15 rezente Säugerordnungen sind seit durchschnittlich 65 Millionen Jahren vorhanden, 8 ausgestorbene Ordnungen lebten durchschnittlich nur 35 Millionen Jahre. 8 rezente Brachiopodenfamilien existieren seit durchschnittlich 340 Millionen Jahren, 18 fossile Familien lebten je nur durchschnittlich 160 Millionen Jahre, usw. Es stellen also die älteren ausgestorbenen Tiergruppen Entwicklungszweige dar, die schneller zu einem Stadium gelangten, das bei Umweltänderungen nicht mehr anpassungsfähig war und ausstarb, während umgekehrt die bis heute fortbestehenden Zweige gewöhnlich lange Zeit hindurch verhältnismäßig unspezialisiert blieben (COPES "law of the unspecialized", vgl. Kap. 6C), d. h. sich relativ langsam entwickelten.

Von erheblich größerer Bedeutung ist aber nun der Einfluß der Umwelt auf die Geschwindigkeit der Evolution. Wie die Tabelle 3 noch einmal erweist, ist das Durchschnittsalter der Kategorien bei Meerestieren im allgemeinen erheblich höher als bei Landtieren. Das ist, wie wir sahen, mitbedingt vom höheren phylogenetischen Alter der marinen Gruppen, hängt aber nicht nur davon ab, denn auch fast alle Dauergattungen sind ja Meerestiere, so die Foraminiferen-Genera *Spirillina* (seit Kambrium), *Lagena*, *Ammodiscus*, *Placopsilina* (seit Silur), *Dentalina*, *Agathammina*, *Saccamina*, *Trochammina*, *Lituola* (seit Karbon), die Crinoideen-Gattung *Antedon* (seit Jura), die Brachiopoden-Genera *Lingula* (allerdings wohl besser anfänglich als Gattung *Glottidia* zu unterscheiden), *Discina* (seit Silur), *Terebratula* (seit Devon), die Lamellibranchier *Avicula*, *Nucula*, *Leda*, *Arca* (Silur), *Pinna*, *Modiola* (seit Devon), *Lima*, *Pecten*, *Astarte* (Karbon), die Prosobranchier-Genera *Pleurotomaria*, *Emarginula*, *Scurria*, *Acmaea*, *Delphinula*, *Natica*, *Scalaria* (seit Trias), die Cephalopoden-Gattung *Nautilus* (seit Karbon), das Xiphosurengenus *Limulus* (seit Trias) und viele andere. Demgegenüber ist die Anzahl persistenter Landtiergattungen unverhältnismäßig gering, und es handelt sich dabei um durchschnittlich jüngere Typen wie etwa die Landschnecken-Genera *Glandina* und *Megaspira* (seit oberer Kreide), Wanzengenera wie *Belostomum* und *Naucoris* (seit Jura), die Libellengenera *Anax* und *Aeschna* (seit Jura) und die Reptiliengenera *Crocodilus* und *Trionyx* (seit oberer Kreide). Andere Dauertypen wie die Brückenechse *Sphenodon* und der Koboldmaki *Tarsius* sind Reliktgattungen, die fossil nicht bekannt sind, aber zu lange (seit Jura bzw. Eocän) ausgestorbenen Gattungsgruppen gehören.

Wenn also die Meeresformen in so viel stärkerem Maße zur Bildung von Dauertypen neigen, so ist dies anscheinend durch die Verschiedenheit der Umwelt bedingt. Für die meisten Meerestiere unterliegen alle wichtigeren ökologischen Faktoren wie Temperatur, Belichtung, O_2-Gehalt, Strömung usw. erheblich geringeren tages- und jahresrhythmischen wie auch viel weniger unperiodischen Schwankungen als für Landtiere. Weiterhin sind für freischwimmende und plaktontische Tiere und für die Fortpflanzungsprodukte sessiler Arten nur in geringem Maße schärfere Populationsgrenzen ausgeprägt. Damit sind stärkere Populationswellen ausgeschaltet, und die Auswirkung der natürlichen Auslese ist relativ konstant: so erklärt sich leicht die langsamere Evolution, ohne daß eine geringere Mutation als bei Landtieren oder irgend ein besonderes, langsames, „immanentes Entwicklungstempo" angenommen zu werden braucht (vgl. auch G. G. SIMPSON 1944). Bereits CH. DARWIN (1859) wies bei der Besprechung dieses Problems auf die komplizierteren Umweltverhältnisse der Landtiere hin, und CH. DÉPÉRÉT (1909, S. 151) brachte ausdrücklich das Auftreten von Dauertypen mit der weitgehenden Unveränderlichkeit des marinen Milieus in Zusammenhang. O. ABEL zeigte 1918 (vgl. auch 1929) an der Phylogenese der Lungenfische, der Sirenen und der Wale in besonders eindrucksvoller Weise auf, daß Perioden langsamer Evolution mit stabilen Umweltverhältnissen einherliefen, während Umweltwechsel bzw. Nahrungswechsel zu schneller, fast sprunghafter Fortentwicklung führte. So wurde die stetige Entwicklung der Wale seit dem Eocän dreimal durch „stürmische" Umbildungsperioden unterbrochen: als die ursprünglichen Großtierfresser (*Protocetus*, M.-Eocän) im Eocän zur Fischnahrung übergingen und so die miocänen Squalodontiden mit haiähnlichen Zähnen entstanden, als durch Übergang zur Cephalopodennahrung bei Physeteriden und Ziphiiden die Zähne reduziert wurden und sich über *Patriocetus* relativ sehr schnell die Bartenwale herausbildeten. ABEL folgerte daher ganz allgemein (1929, p. 298): „Nur der Wechsel der Lebensweise beeinflußt das Tempo der phylogenetischen Entwicklung". Auch R. RUEDEMANN (1918) und J. F. POMPECKI (1925) betonten die Abhän-

gigkeit der Persistenz der Typen vom Gleichbleiben der Umweltsbedingungen.

Die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von den Auslesebedingungen geht schließlich auch daraus hervor, daß stärker bewegliche, d. h. zum Umweltwechsel leichter befähigte Tiergruppen eine schnellere Evolution zeigen. Wie schon R. RUEDEMANN nachwies, finden sich unter den persistenten Typen besonders viele sessile und grabende Formen, und es sind ja auch all die Dauergattungen unter den Muscheln und Schnecken nur wenig beweglich. Dagegen unterlagen schnell bewegliche Mollusken wie die Ammoniten einer raschen Evolution.

Schließlich ist das Entwicklungstempo anscheinend auch noch von den Temperaturverhältnissen abhängig. In warmen Zonen ist bei poikilothermen, zum Teil auch bei homoiothermen Tieren die Generationenzahl erhöht, und damit sind die Ausleseeffekte pro Individualzyklus entsprechend vermehrt. In der rezenten Fauna sind deshalb die Artenzahlen innerhalb einzelner Tiergruppen in warmen Ländern wesentlich größer als in gemäßigten und kalten Zonen. Nun sind aber auch frühere Erdepochen, zumindest von der oberen Trias bis zum Alttertiär einschließlich (vgl. M. SCHWARZBACH 1946, 1949, 1950), in allen Klimazonen wesentlich wärmer gewesen als heute. Es kann also vielleicht für diese Periode (und vielleicht auch für das Paläozoikum vor dem Perm) eine relativ beschleunigte Phylogenese in vielen Tiergruppen vorausgesetzt werden, die heute ausschließlich in gemäßigten und kalten Zonen leben (vgl. B. RENSCH 1952). (Natürlich darf man bei der Beurteilung der Bedeutung verschiedener Generationszahlen nicht etwa auch verschiedene Tiergruppen miteinander vergleichen. Wenn z. B. Elefanten trotz sehr geringer Generationenzahl relativ schnelle phylogenetische Veränderungen durchgemacht haben, während manche Kleinsäugetiere wie etwa Nager mit 40—100fach höherer Generationenzahl sich nur wenig weiter entwickelten, so ist hier wohl die bei weitem größere Konstanz der Auslesebedingungen sowie die bedeutendere Größe der Paarungsgemeinschaften für die letztere Tiergruppe entscheidend gewesen.) —

Zusammenfassend können wir also feststellen, daß die paläontologisch ermittelten Evolutionsgeschwindigkeiten höherer taxonomischer Einheiten auf Grund der bei infraspezifischer Evolution wirksamen Faktoren (Mutation, Populationsschwankungen, Selektion, Isolation) verstanden werden können. Ein Anlaß, besondere autonome Evolutionsfaktoren für Geschwindigkeitswechsel anzunehmen, liegt bisher nicht vor. In erster Linie wird das Entwicklungstempo offenbar durch Auslesebedingungen bestimmt, was im nächsten Kapitel weiterhin erhärtet werden wird. Zudem kann aber auch der Bauplan prädisponierend wirken, insofern vielseitig angepaßte Formen der Auslese weniger zugänglich sind.

6. Regelhaftigkeiten der Kladogenese (Stammverzweigung).

Bei der kausalen Analyse der transspezifischen Evolution haben wir es mit zwei wesentlich verschiedenen Problemgruppen zu tun. Einmal ist die Ursache der Verzweigung in den Stammesreihen sowie ihre Regelhaftigkeit zu untersuchen, zum anderen das Problem der Höherentwicklung im Gesamtstammbaum und in seinen Hauptästen. Bildlich gesprochen: es handelt sich nicht nur darum festzustellen, nach welchen Prinzipien ein Stammbaum entstand, sondern auch warum der Stammbaum „aufrecht" steht, so daß viele Äste nach „oben" streben. Da es mir wünschenswert erscheint, diese beiden heterogenen Erscheinungsreihen klar zu trennen, habe ich sie durch zwei verschiedene Termini gekennzeichnet: die Stammverzweigung als Kladogenese, die Höherentwicklung als Anagenese[1]).

Wie wir im 4. Kapitel gesehen hatten, erfolgt die Kladogenese in der Weise, daß sich zunächst ganz richtungslos neue Zweige bilden, daß diese aber von der Umwelt scharf beschnitten und in geeignete Richtung gelenkt werden. Neben den speziellen Regeln, die wir dort besprachen, existieren nun aber auch generelle Regeln, von denen der Ablauf jeder Phylogenese insgesamt beherrscht wird. Sie wurden zumeist schon am Ende des vorigen Jahrhunderts entdeckt, sind aber gerade in letzter Zeit wieder besonders lebhaft diskutiert worden. Es handelt sich dabei um die Tatsache, daß die Stammesreihen an ihrem Beginn meist eine lebhafte Formenradiation, eine „explosive Entwicklung" zeigen und sich dann in einer beschränkten Zahl von Ästen langsamer weiterentwickeln. Dabei erwerben sie viele Anpassungen, behalten zumeist lange Zeiten hindurch eine gerichtete Entwicklung bei (Orthogenesis), wobei auch Parallelbildungen in verwandten Stammesreihen oder in zeitlicher Folge (Iterationen) auftreten können, um schließlich in einer phylogenetischen Phase des Alterns oftmals exzessive oder „degenerative" Ausprägungen durchzumachen und darauf auszusterben. Die einzelnen Entwicklungsvorgänge sind im allgemeinen nicht umkehrbar (Irreversibilitätsregel). Die Stammesgeschichte hat also einen regelhaften Ablauf, der schon viele Autoren veranlaßte, in Analogie zur individuellen Entwicklung von Jugend, Blütezeit und Altern der phylogenetischen Reihen zu sprechen und diesem Ablauf eine autonome, von immanenten Entwicklungsfaktoren beherrschte Gestaltung zuzuschreiben. Die letztere Ansicht vertraten vor allem, wie schon p. erwähnt wurde, K. E. VON BAER (1876),

[1]) *κλάδος* = Zweig, *ἀνά* = hinauf, *γένεσις* = Entstehung.

D. Rosa (1931), E. Dacqué (vgl. 1935), K. Beurlen (1937), O. Schindewolf (1931, 1936, 1950), F. Freiherr von Huene (1940) u. a. Es gilt nun also, die Gültigkeit dieser Regeln der transspezifischen Evolution nachzuprüfen und dabei in jedem Falle zu untersuchen, ob eine Erklärung durch die für die Rassen- und Artbildung bereits einigermaßen befriedigend analysierten Faktoren (Mutation, Populationsschwankungen, Selektion) möglich ist oder ob die Annahme autonomer Entwicklungstendenzen vorzuziehen ist. Das letztere würde allerdings dem Verzicht auf eine Erklärung gleichkommen, solange solche Entwicklungsfaktoren nur ein Wort für einen physiologisch in keiner Weise faßbaren Vorgang darstellen.

A. Explosive Entwicklungsphasen und Virenzperioden

Historisches

Es war den Paläontologen schon am Anfang des vorigen Jahrhunderts aufgefallen, daß viele Tiergruppen mit bestimmten geologischen Epochen bzw. Horizonten plötzlich in reicher Formenfülle einsetzen, und G. Cuvier hatte bekanntlich mit seiner Katastrophentheorie diesen Befunden (wie vor allem auch dem plötzlichen Erscheinen ganzer Faunen) Rechnung getragen. Ch. Darwin (1859) bestritt ein solches unvermitteltes Entstehen. Er wies darauf hin, daß die fossilen Urkunden noch viel zu lückenhaft seien und daß — was Cuvier selbst bereits angenommen hatte — in vielen Fällen horizontale Faunenverschiebungen als Ursache für solche „Entwicklungssprünge" in der Schichtenfolge eines Fundortes anzusehen sind. Er schließt deshalb (6. Aufl. 1876, p. 403): „. . . nach der allgemeinen Regel wächst die Artenzahl jeder Gruppe allmählich zu ihrem Maximum an und nimmt dann früher oder später wieder langsam ab". E. Haeckel (1866) erkannte das Vorhandensein einer besonderen „Aufblühzeit (Epacme)" in den einzelnen Stammesreihen bereits etwas klarer. Er schreibt (S. 321): „Die epacmastische Crescenz der Arten und Stämme besteht ebenso wie das anaplastische Wachstum der Bionten, in ihrer Ausdehnung und Größenzunahme. Bei den Arten wächst die Anzahl der subordinierten Kategorien (Klassen, Ordnungen usw.), welche dieselben zusammensetzen." Aber eine nähere Charakterisierung dieser Aufblühperiode wurde nicht versucht.

So war es denn erst O. Jaeckel (1902), der an konkreten Beispielen (Crinoideen, Cystoideen) nachwies, daß in der Stammesgeschichte von Zeit zu Zeit eine „Umschüttelung", eine „Metakinese", stattfindet, die schnell zu vielfältigen und sehr abweichenden Gestaltungen führt: „Die größten Divergenzen treten so in der Jugendzeit eines Stammes auf und sind für dieses Stadium geradezu charakteristisch . . . Auf gegebener Basis sind aber meist nur wenige Pläne durchführbar, deshalb sind die großen Gruppen gegenüber den ersten Versuchsformen meist arm an Zahl . . . Die ersten Versuchsformen eines Typus laufen so weit 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." J. Walther (1908) nannte solche Phasen rascher Formänderung Anastrophen. Er wies darauf hin, daß sie bei allen Tiergruppen und sowohl bei Gattungen als auch bei Familien, Ordnungen und Klassen auftreten. Walther betont, daß solche Anastrophen oft erst nach langen Perioden auftreten, in denen die Tiergruppen „lange Zeit mit indifferenten, wenig charakteristischen Urformen leben, geringe Umbildungen erkennen lassen . . ." (p. 551). Und Entsprechendes konstatierte auch R. Wedekind (1920), der die „explosive" Phase etwas treffender als Virenzperiode bezeichnete. E. Hennig (1929, 1932) stellte unter Hinweis auf Teleostier und Säuger gleichfalls fest, daß es „verspätete Blüten" sein können, die ein Stammbaumast treibt. Weitere Beispiele für explosive Entwicklung führte dann vor allem K. Beurlen (1932, 1937) an, wobei er diese „plastische Frühphase" nun ausdrücklich als notwendiges Glied in den typischen „Gestaltungsablauf" einbezieht, der „das gesamte Geschehen der höheren und der niedrigeren Kategorien beherrscht" (1937, p. 101). Ich selbst hatte dann zuerst 1939 und 1943 versucht, diese explosiven Entwicklungsphasen unter Ausschaltung autonomer Faktoren auf Beschleunigung der Selektion, nicht auf Makromutation zurückzuführen. (Man vergleiche auch G. Heberers Kritik der „Zweiphasentheorie" und der vorausgesetzten Makromutation: 1943). G. G. Simpson (1944) gab (anscheinend ohne Kenntnis dieser Darstellungen) eine ganz entsprechende Deutung, wobei er für diese „quantum evolution" eine Reihe paläontologisch gut belegter Beispiele besprach. Und ohne Kenntnis von Simpsons Buch hatte ich dann am Ende des Krieges das Problem noch einmal ausführlicher in der 1. Auflage dieses Buches dargestellt (1947). Auch O. H. Schindewolf (1950) stellte neuerdings noch treffende Beispiele für solche explosive Entwicklung („Typogenese") zusammen, die er aber auf frühontogenetisch einsetzende Großmutationen zurückführen möchte.

Nachweis von explosiven Phasen und Virenzperioden

Für die Beurteilung von phylogenetischen Phasen mit gehäufter Neubildung von Formen und Bauplantypen ist es zunächst wichtig, einmal an einer Anzahl einigermaßen gut bekannter Tiergruppen zu prüfen, wie sich die Formaufsplitterung zahlenmäßig darstellt, wann sie einsetzt und welche Kategorien betroffen werden. In den Tabellen 4—7 habe ich dafür die Anzahl von Gattungen, Familien, Ordnungen und Klassen aus fossilreichen Gruppen zusammengestellt. Die Zahlen gründen sich auf die gleichen Werke, die bei den Untersuchungen über Geschwindigkeit der Evolution genannt waren (W. Wenz 1938 für Gastropoden, M. Weber 1928 für Säugetiere, K. Lambrecht 1933 für Vögel usw.). Das Silur wurde, wie jetzt allgemein Brauch ist, in Unter-Silur = Ordovicium und Ober-Silur = Gotlandium getrennt, d. h. in 2 Perioden von jeweils ohnehin sehr langer

Tabelle 4

Anzahl der in den einzelnen geologischen Epochen jeweils neu aufgetretenen Gattungen. Maxima fett gedruckt.

Familien	Kambrium	Ordovicium	Gotlandium	Devon	Karbon	Perm	Trias	Jura	Kreide	Alt-Tertiär	(speziell Paleocän und Eocän)	Jung-Tertiär	(speziell Miocän)
Pleurotomariiden (Gastr.)		**21**	14	**17**	14	—	**16**	3	—	—	—	—	—
Rhaphistomatiden (Gastr.)	5	**11**	6	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Trochonematiden (Gastr.)	—	**7**	5	5	4	1	—	—	—	—	—	—	—
Fissurelliden (Gastr.)	—	—	—	—	—	—	1	**5**	2	**6**	(4)	**6**	(2)
Euomphaliden (Gastr.)	2	**7**	4	**10**	1	1	**8**	2	2	—	—	—	—
Gigantostraken	—	**8**	5	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Xiphosuren	3	—	**4**	3	1	3	1	—	—	—	—	—	—

Tabelle 5

Anzahl der in den einzelnen geologischen Epochen jeweils neu aufgetretenen Familien. Maxima fett gedruckt.

Ordnungen	Kambrium	Ordovicium	Gotlandium	Devon	Karbon	Perm	Trias	Jura	Kreide	Alt-Tertiär	(Paleocän und Eocän)	Jung-Tertiär	(Miocän)
Lamellibranchier	2	**12**	1	6	2	2	**10**	**9**	6	5	(5)	—	—
Meeres-Prosobranchier	9	**14**	9	1	1	3	**14**	11	**36**	**24**	(24)	5	(4)
Brachiopoden	6	**10**	3	2	1	—	3	1	—	—	—	—	—
Trilobiten	**11**	**12**	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Crinoideen	—	**12**	6	5	1	—	3	6	2	—	—	—	—
Land-Pulmonaten	—	—	—	—	1	—	—	1	6	**23**	(20)	3	(2)
Raubtiere s. lat.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	**9**	(6)	4	(4)
Huftiere s. lat.[1])	—	—	—	—	—	—	—	—	1	**43**	(33)	11	(6)

[1]) + Protungulaten, + Notoungulaten, Proboscidier, + Amblypoden, Artiodactylen, Perissodactylen.

Tabelle 6

Anzahl der in den einzelnen geologischen Epochen jeweils neu aufgetretenen Ordnungen. Maxima fett gedruckt.

Klassen	Kambrium	Ordovicium	Gotlandium	Devon	Karbon	Perm	Trias	Jura	Kreide	Alt-Tertiär	(Paleocän und Eocän)	Jung-Tertiär	(Miocän)
Insekten	—	—	—	1	**12**	7	3	**11**	—	**10**	(10)	—	—
Reptilien	—	—	—	—	2	5	**10**	4	—	—	—	—	—
Vögel	—	—	—	—	—	—	—	1	6	**16**	(16)	4	(1)
Säugetiere	—	—	—	—	—	—	1	2	2	**19**	(17)	—	—

Tabelle 7

Anzahl der in den einzelnen geologischen Epochen jeweils neu aufgetretenen Klassen der fossil einigermaßen gut bekannten Stämme. — Maxima fett gedruckt

	Kambrium	Ordovicium	Gotlandium	Devon	Karbon	Perm	Trias	Jura	Kreide	Alt-Tertiär	(Paleocän und Eocän)	Jung-Tertiär	(Miocän)
Fossil gut belegte Tierstämme	2[1])	**19**	10	2	4	2	—	1	1	—	—	—	—

[1]) Evtl. mehr.

Dauer (von etwa 70 und 30 Millionen Jahren). Die Tabellen 4—7 lassen folgende Tatsachen erschließen.

1. Perioden starker Formaufspaltung zeigen alle höheren Kategorien, d. h. Gattungen, Familien, Ordnungen und Klassen. Da sich nun neue Familien erst bilden können, nachdem neue Gattungen differenziert waren, neue Ordnungen eine entsprechende Familiendifferenzierung voraussetzen, so bedeutet dies speziell, daß die explosiven Phasen bzw. die Virenzperioden nicht nur eine Erhöhung der Formenmannigfaltigkeit bewirken, sondern auch der Bauplantypen, daß es sich also jeweils um eine außerordentliche Beschleunigung des Evolutionsvorganges handelt. Im Paleocän und Eocän entstehen z. B. nicht nur zahllose Gattungen von Säugetieren neu, sondern es bilden sich auch neue Familien und darüber hinaus treten 17 Säugetierordnungen neu in die Erscheinung.

Da es sich bei den untersuchten Tiergruppen nicht um ausgelesene Beispiele handelt, ist es wichtig festzustellen, daß kaum Fälle ohne Virenzperioden vorliegen. Undeutlich ist dies nur bei der Gattungsdifferenzierung der Prosobranchierfamilie der Pleurotomariiden, bei der vom Ordovicium bis zur Triasperiode hin die Neubildung nur wenig vermindert ist. Wir können also das Auftreten von Virenzperioden oder explosiven Phasen in den Entwicklungsreihen mit gutem Recht als evolutionistische Regel bezeichnen.

2. Bei der Aufspaltung in neue Gattungen und neue Familien fällt fast bei der Hälfte der angeführten Gruppen die Blütezeit zeitlich mit dem Beginn der betreffenden Gruppe zusammen. Im Ordovicium waren z. B. die hier zuerst auftretenden Pleurotomariiden schon mit 21, die Trochonematiden mit 7, die Gigantostraken mit 8 Gattungen vertreten, die Crinoideen bildeten hier schnell 12 Familien aus. Bei den übrigen Gruppen setzte die explosive Phase aber erst nach einer „Anlaufzeit" ein, die sich gewöhnlich über die vorhergehende geologische Epoche oder einen Teil davon erstreckte. Die geprüften Ordnungen der Wirbeltiere entstanden erst nach längerer Anlaufzeit. So existierten die Säugetiere seit der Trias, die Vögel seit der Juraperiode, eine starke Aufspaltung in

neue Ordnungen begann aber erst im frühen Tertiär (Entsprechendes gilt auch für die Familien der Knochenfische). Und die im Karbon entstandenen Reptilien zeigten eine besonders starke Aufspaltung erst in der Triasperiode. Es sind das die von HENNIG, WEDEKIND u. a. hervorgehobenen „verspäteten Blütezeiten", die uns lehren, daß nicht etwa die Entwicklung jeder höheren Kategorie die gleiche „zyklische Gliederung" mit einer explosiven Phase am Beginn aufweist.

3. Die Differenzierung von verschiedenen Kategorien, besonders die Aufspaltung der Ordnungen in neue Familien zeigt deutlich zwei weit getrennte explosive Phasen, so für die Lamellibranchier im Untersilur und in Trias und Jura, für die marinen Prosobranchier in Kambrium-Silur und von der Trias bis Eocän, für die Crinoideen im Silur und im Jura. Und bei der Bildung neuer Genera in der ausgestorbenen Prosobranchierfamilie der Euomphaliden sind zumindest 2 Blütezeiten im Silur-Devon und in der Trias zu konstatieren. Auch alle diese Fälle einer doppelten explosiven Phase sprechen gegen eine gesetzmäßige „Gestalt" bei der Phylogenese einer Kategorie.

4. Die explosiven Phasen sind nur in wenigen Fällen auf relativ kurze geologische Epochen beschränkt, so etwa bei der Aufspaltung der Säugetiere in Ordnungen und der Huftiere, Raubtiere und Landpulmonaten in Familien im Paleocän und Eocän. In anderen Gruppen dauert die Virenz durch 2 geologische Hauptepochen und in weiteren Fällen noch erheblich länger, so bei den Meeresprosobranchierfamilien die 1. Blüteperiode durch Kambrium, Unter- und Obersilur (d. h. etwa 150—190 Millionen Jahre), die 2. Blüteperiode durch Trias, Jura, Kreide und frühes Tertiär (d. h. etwa 150—170 Millionen Jahre) und bei der schon erwähnten Gattungsaufspaltung der Pleurotomariiden mit Ausnahme des Perm durch Untersilur bis Trias (mit Unterbrechung im Perm?). Auch diese Feststellungen zeigen uns also, daß kein fester „Gestaltungsplan" die Phylogenese beherrscht, sondern daß statt eigentlich explosiver Phasen auch relativ sehr lange Virenzperioden auftreten können (vgl. auch E. STROMER 1944).

Aus den Tabellen, in denen die geologischen Epochen nicht weiter untergeteilt sind, ist natürlich nicht ersichtlich, wie kurz eine Virenzperiode auch sein kann. Es sei deshalb auch ein Beispiel dafür genannt, wie eine explosive Phase auf wenige Jahrmillionen beschränkt sein kann. Bei der Entwicklung der Pferde zerfällt der europäische *Hyracotherium*-Stamm des unteren Eocän in eine ganze Reihe von Typen, die bereits im mittleren Eocän als *Pachnyolophus*, *Lophiotherium*, *Propalaeotherium*, *Plagiolophus*, *Palaeotherium* und *Anchilophus* in Erscheinung treten (vgl. O. ABEL 1929). Und unter den amerikanischen Stammesreihen spalten sich nach langer gleichmäßiger Entwicklung seit dem Untereocän im mittleren und oberen Miocän aus *Merychippus* dann die Gattungen *Hipparion*, *Neohipparion*, *Pliohippus*, *Protohippus* u. a. relativ schnell „in geradezu explosiver Form" (O. ABEL 1929, p. 294) heraus. (Man vergleiche weitere Beispiele bei H. F. OSBORN 1942, G. G. SIMPSON 1944, O. H. SCHINDEWOLF 1950a, b.)

5. Wenn sich die explosiven Phasen bzw. Virenzperioden auch in den verschiedensten geologischen Epochen finden, liegen doch in manchen Zeiten unverkennbare Häufungen vor. So stellt das Untersilur für alle untersuchten Tiergruppen eine Periode lebhaftester Aufspaltung, d. h. großer Evolutionsbeschleunigung dar. Bei Meerestieren folgt dann vielfach eine neue stärkere Radiation in Trias und Jura, während Karbon und Perm auffällig wenig neue Typen liefern. Die Insekten als Landtiere zeigen dagegen eine explosive Entwicklungsphase gerade im Karbon und Perm, die Landpulmonaten, Säuger und Vögel im frühen Tertiär. Wir wollen hier zunächst nur diesen unverkennbaren Befund feststellen. Er legt den Gedanken nahe, daß es besondere Umweltverhältnisse waren, die eine solche Formentfaltung hervorriefen, was weiter unten eingehender besprochen werden soll.

Deutung der Befunde

Besteht nun die Möglichkeit, das Auftreten von explosiven Entwicklungsphasen und Virenzperioden auf die gleichen Faktoren zurückzuführen, die bei der Rassen- und Artbildung wirksam sind? Von vielen Paläontologen wird dies bezweifelt, wie schon p. 62 besprochen wurde. Es wird vielmehr ein autonomer Entfaltungstrieb vorausgesetzt („Formbildungstendenz" bei WEDEKIND, Aristogenesis als ein „creative principle" bei OSBORN, stammesgeschichtliche Gestalt als übergeordnetes ... Prinzip" bei Freiherrn VON HUENE, „Wille zu freier und eigener Gestaltung" bei BEURLEN usw.), womit allerdings der Vorgang nur eine Benennung erfährt, ohne daß eine kausale Erklärung angebahnt würde. Nun bieten sich aber sehr wohl Deutungsmöglichkeiten, die mit den bekannten Erscheinungen der Mutation und Selektion auskommen.

Zunächst könnte es naheliegen, die Virenzphasen auf zeitweilig erhöhte Mutation oder vergrößerte Mutationsschritte (Makromutation) zurückzuführen. Die Mutationsrate kann ja durch höhere Temperaturen (im biologisch tragbaren Bereich) und auch durch kurzwellige Strahlung erhöht werden, und so ist es durchaus denkbar, daß in manchen geologischen Epochen generell oder wenigstens in bestimmten Gebieten relativ höhere Temperaturen herrschten oder daß harte Strahlen, z. B. die kürzesten ultravioletten Strahlen, in stärkerem Maße als heute die Organismen trafen.

Nun läßt es sich tatsächlich auf Grund der höheren Artenzahlen in feuchtwarmen Gebieten wahrscheinlich machen, daß auch in der Gegenwart in warmen Zonen das Tempo der Artbildung schneller ist als in kühleren Gebieten. Das ist aber offenbar in erster Linie darauf zurückzuführen, daß wegen des

Mangels kalter Jahreszeiten bei den meisten Tieren, speziell bei Poikilothermen, die Generationenzahl erhöht ist und damit die Ausleseeffekte vervielfacht sind. Dieser Effekt wird noch dadurch verstärkt, daß infolge der größeren Formenmannigfaltigkeit besonders der Flora eine größere Zahl von Spezialbiotopen vorhanden ist und daß die Fortpflanzungsgemeinschaften relativ individuenarm sind, so daß die Anlaufzeiten für das Durchsetzen vorteilhafter Mutanten abgekürzt sind (vgl. B. RENSCH 1952). Da nun aber frühere Erdepochen, speziell von der oberen Trias bis zum mittleren Tertiär, vielleicht auch vom Kambrium bis zum Karbon, generell wesentlich wärmer waren als heute (vgl. H. SCHWARZBACH 1950), so können damit keine Virenzperioden erklärt werden, die ja in fast allen geologischen Epochen für einzelne Tier- und Pflanzengruppen auftreten. Wohl aber könnte damit z. B. umgekehrt vielleicht die Verzögerung der Virenzperiode, d. h. die lange Anlaufszeit der Säugetiere von der oberen Trias bis zum Aufblühen im frühen Tertiär erklärt werden, denn ihre Konkurrenzüberlegenheit gegenüber den in den warmen mesozoischen Klimaperioden gleichfalls relativ „homoiothermen" Reptilien war wahrscheinlich zunächst noch nicht sehr groß.

Wie wir bereits im 2. Kapitel sahen, liefert nun aber auch die normale spontane Mutation eine derartige Fülle von Varianten, daß bei explosiven Entwicklungsphasen keine weitere Mutationssteigerung, sondern nur eine Selektionssteigerung vorausgesetzt zu werden braucht. Umgekehrt ist daher auch zu beachten, daß persistente Gattungen keineswegs phylogenetisch starr sind, sondern ganz normale Rassen- und Artbildung zeigen können, also normaler Mutation, aber verringerter Selektion unterlagen. So zeigen z. B. die Angehörigen der bekannten, seit der Kreideperiode existierenden Prosobranchier-Sammelgattung *Cypraea* starke geographische Variation (F. A. und M. SCHILDER 1939: Familie Cypraeidae mit 279 geographischen Rassen) und in der seit Mittel- (oder Unter-)Devon bestehenden Muschelgattung *Nucula* hat durch das ganze Mesozoikum hindurch eine Bildung von neuen Untergattungen und Arten stattgefunden, und auch die tertiären und rezenten Arten lassen unter ihren Merkmalen noch phylogenetische Neuerwerbungen erkennen (vgl. W. QUENSTEDT 1930).

Eine zweite Erklärungsmöglichkeit für explosive Entwicklungsphasen ist mit der Annahme von großen Mutationsschritten gegeben. Besonders O. H. SCHINDEWOLF (1936, 1950a, b) vertritt die Auffassung, daß auf frühontogenetischen Stadien einsetzende Großmutationen für das plötzliche Auftreten vieler neuer Formen und neuer Bauplantypen von entscheidender Bedeutung sind. Nun sind im Pflanzenreich tatsächlich Mutationsschritte beobachtet worden, die einzelne Merkmale abwandeln, die für Familien oder Ordnungen typisch sein können (man vergleiche die interessanten Ergebnisse von H. BURGEFF 1941 am Lebermoos *Marchantia* und von H. STUBBE und F. VON WETTSTEIN 1941 an *Antirrhinum*). Solche stärkeren Differenzen von einzelnen Merkmalen sind gelegentlich tragbar, weil der pflanzliche Organismus von Art zu Art physiologisch nicht so stark unterschieden ist wie der tierische. Insgesamt sind aber die großen Züge der pflanzlichen Phylogenese wahrscheinlich auf normale Mutationen und Selektionsvorgänge zurückzuführen, wie dies G. L. STEBBINS jr. in seiner ausgezeichneten Darstellung der Evolution der Pflanzen (1950) ausführte.

Nun sind Großmutationen auch im Tierreich in nicht geringer Zahl festgestellt und genetisch analysiert worden, aber sie erwiesen sich fast stets als homozygot letal oder in Fertilität und Vitalität so stark geschwächt, daß sie nicht konkurrenzfähig sind. Dahin gehören z. B. die extremen *Drosophila*-Mutanten wie die 4flügeligen tetraptera, glass und bithorax, Mutanten mit verkümmerten Flügeln wie curled und vestigial usw. Man könnte vielleicht auch an Großmutation denken bei dem von H. NACHTSHEIM (1936) untersuchten, interessanten Fall des mutativen Wegfalls der zweiten kleinen Schneidezähne im Oberkiefer von Kaninchen (dominant oder unvollständig dominant vererbt),

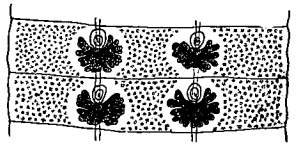


Abb. 19
Zwei Proglottiden des Bandwurms *Diplogonoporus grandis* (aus Homo). (Nach FUHRMANN.)

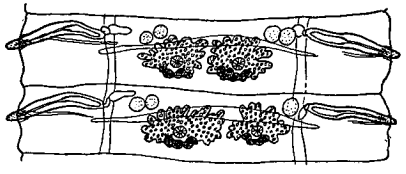


Abb. 20
Monströse Proglottiden einer *Taenia*-Art aus einem Reiher mit Verdopplung des Genitalapparates. (Nach FUHRMANN.)

denn es handelt sich ja hier um ein Merkmal, das eine ganze Unterordnung charakterisiert (U.-O. der Duplicidentaten). Aber es ist zu bedenken, daß es sich nur um den Ausfall eines biologisch und embryogenetisch nicht sehr wesentlichen Merkmals handelt, das nur aus Bequemlichkeitsgründen zur Charakterisierung der in vielen Merkmalen (Kiefergelenkung, Foramina optica, Calcaneusartikulation, Spiralfalte des Caecum usw.) unterschiedenen Unterordnungen herangezogen wird. Am ehesten könnte man eine makromutative Artbildung noch in den sehr seltenen Fällen annehmen, wie sie etwa mit der Cestoden-Gattung *Diplogonoporus* (Abb. 19) gegeben sind, bei der die anatomische Struktur weitgehend der des bekannten *Diphyllobothrius* (= *Bothriocephalus*) gleicht, aber die Proglottiden gewissermaßen lateralwärts verdoppelt sind und je zwei Genitalsysteme nebeneinander aufweisen. Eine solche Auffassung wird besonders dadurch nahegelegt, daß gelegentlich auch eine solche Verdopplung als Monstrosität auftritt, wie dies O. FUHRMANN (1931) für die hinteren Glieder einer *Taenia*-Art zeigte (Abb. 20). Dieser Autor wies dabei mit Recht darauf hin, daß wahrscheinlich die Selbstbefruchtungsfähigkeit der einzelnen Proglottiden eines mutierten Individuums sehr zur Erhaltung derartiger Makromutanten beitragen kann, und er machte in diesem Zusammenhang auch auf das anscheinend sprunghafte Verschwinden der Vaginalöffnung bei einigen

Gattungen *(Acoleus, Gyrocoelia, Diplophallus* u. a.) aufmerksam. — Auch die zweikernige, hinsichtlich der Begeißelung bilateral-symmetrische Flagellaten-Gattung *Lamblia* könnte durch eine solche Großmutation entstanden gedacht werden.

Wenn solche Beispiele generellere Bedeutung für den Evolutionsvorgang haben sollten, müßten sie aber häufiger beobachtet werden können und dürften nicht nur Verdoppelungen betreffen. Die neuerdings bei naheverwandten *Drosophila*-Arten genauer festgestellten Genanordnungen zeigen zwar zum Teil weitgehende Übereinstimmungen, die hauptsächlich nur durch eine Reihe von Inversionen unterbrochen sind, aber es ist doch sehr wahrscheinlich, daß nicht Makromutationen die Umgestaltung hervorriefen, sondern daß jede Inversion und Translokation durch einen anderen Mutationsschritt zustande kam und daß gleichzeitig stetige normale Genmutationen in den Änderungsprozeß eingriffen. Die zoologischerseits besonders von L. Plate (1933), A. Remane (1939) und R. Goldschmidt (1940) geforderte Annahme einer die transspezifische Evolution einleitenden Makromutation entbehrt also bislang noch einer ausreichenden Fundierung. Daß entsprechende Entdeckungen noch möglich sind, soll damit keineswegs geleugnet werden. Zumindest lehren die Heteromorphosen, daß ein Gen durch Verschiebung einer „Weichenstellung" eine ganz neue Organisation, d. das Auftreten eines Organs an Stelle eines anderen hervorrufen kann. In seltenen Fällen mögen solche „hopeful monsters" (Goldschmidt) einmal Anlaß zur Artbildung sein (vgl. auch R. Goldschmidt 1951). Die normale transspezifische Evolution ist aber offenbar durch normale Mutation bedingt (vgl. auch Kap. 6E). Schließlich darf auch nicht vergessen werden, daß durch Einwirkung von Temperatur und kurzwelligen Strahlen lediglich die Mutationsrate erhöht werden kann, ohne daß deshalb größere Mutationsschritte zustande kämen.

Für den Paläontologen liegt die Annahme von Makromutationen oft schon deshalb nahe, weil die in einer Schichtfolge vorliegenden Stammesreihen oft derartige sprunghafte Abweichungen — die Waagenschen Mutationen — zeigen. Wie wir aber schon im 3. Kapitel (p. 19) sahen, ist auch dann, wenn keine Sedimentationslücken vorliegen, der Entwicklungssprung nur scheinbar und wahrscheinlich nur auf horizontale Arealverschiebungen geographischer Rassen und naheverwandter, ursprünglich vicariierender Formen zurückzuführen.

Nun ist aber zum Verständnis der explosiven Entwicklungsphasen die Annahme einer Häufung von Großmutationen bzw. die Steigerung der Mutationsrate überhaupt gar nicht nötig, denn wir besprachen schon im 2. Kapitel, daß die normale Mutation jederzeit genügend differierende Varianten schafft. Es genügt die Annahme einer zeitweilig intensiveren Selektion, für deren Wirksamkeit in den explosiven Phasen und Virenzperioden meist viele Jahrmillionen zur Verfügung standen. Es bestehen nun verschiedene Möglichkeiten

einer Selektionsbeschleunigung, denen eine nicht geringe Wahrscheinlichkeit zugesprochen werden muß.

Die natürliche Auslese wird sich besonders dann stark auswirken, wenn eine Tierform ihr Areal stark erweitert und damit unter neue Selektionsbedingungen gerät. Bei einer Tiergruppe wird deshalb die Besiedlung eines Gebietes, das verschiedenartige neue und von konkurrierenden Tierformen noch nicht besetzte Biotope enthält, zu einer schnellen Formenaufspaltung führen. Der Vorgang wird besonders schön verdeutlicht bei der Besiedlung ozeanischer Inseln über das Meer hinweg. Es leitet sich z. B. die Fauna der Hawaiinseln von solchen zufälligen Zuwanderern ab. Die heute hier formenreichste endemische Kleinvogelfamilie der Drepanididae (Kleidervögel) hat sich wahrscheinlich aus Arten einer amerikanischen Singvogelfamilie entwickelt, die vor einem wohl nach Jahrmillionen zu rechnenden Zeitraum hierher verschlagen wurden. Manche der auf 9 Gattungen verteilten 22 Arten sind relativ undifferenziert, andere haben sich aber, wie dies zuerst A. Mordvilko (1937) überzeugend ausgeführt hat und wie dies neuerdings in einer schönen Monographie von D. Amadon (1950) dargestellt wurde, in Anpassung an die verschiedensten Ernährungsmöglichkeiten, die fast konkurrenzlos gegeben waren, sehr stark abgewandelt, so daß die Familie speziell hinsichtlich der Schnabel- und Zungenform einen sehr heterogenen Eindruck macht (Abb. 21). *Psittacirostris*-Arten mit derbem Schnabel wie auch *Ciridops nana* sind z. B. vorwiegend Samen- und Fruchtfresser, *Loxops*-Arten und *Hemignathus procerus* mit spitzerem und zum Teil längerem und gebogenem Schnabel ernähren sich vorzugsweise von Insekten, *Hemignathus* mit langem, gebogenem Oberschnabel und kurzem Unterschnabel wurde Spezialist für die Erlangung von Insekten aus Rindenspalten, *Drepanis, Vestiaria, Himatione, Palmeria* (aber auch *Hemignathus*) haben außer einem langen Schnabel auch eine röhrenförmige Zunge mit Tupfpinsel am Vorderende entwickelt und ernähren sich dementsprechend überwiegend von Blütennektar und kleinen Insekten. Als Konkurrenten beim Blütenbesuch haben die letzteren Arten auf jeder Insel lediglich einen Melliphagiden der Gattung *Moho*, der möglicherweise auch erst nach Ausbildung der Drepanididen-Genera von Westen her zugewandert ist, sowie auf Hawai eine seltene *Chaetophila*-Art. Auch die übrigen Drepanididen hatten wenig Konkurrenz, da an Kleinvögeln neben ihnen sonst nur 2 Drosseln (*Phaeornis*, davon eine nur auf Kauai) und 3 Fliegenschnäpper *(Chasiempis)* vorkommen. So führte also das Vorhandensein sehr verschiedenartiger Biotope und Ernährungsweisen zu einem „explosiven" Zerfall der Coerebiden-ähnlichen Vorfahren, denen eine solche heterogene Entwicklung in ihrem amerikanischen Herkunftsgebiet mit seinen mehr oder minder ausgefüllten Biotopen wahrscheinlich nicht beschieden gewesen wäre.

Eine ganz ähnliche Formaufspaltung erfuhren auf den Hawaiinseln auch die meisten Insektengruppen, von denen insgesamt 82% der Arten endemisch sind

(Gesamtzahl der Arten 4620). Unter den Käfern haben z. B. die Carabiden 204 endemische (neben 6 nichtendemischen) Arten in 34 endemischen neben 5 nichtendemischen Gattungen ausgebildet. P. A. Buxton (1938), der diese Zahlen berechnete, betonte dabei auch ganz in dem von uns soeben besprochenen Sinne, daß die hohe Zahl endemischer Formengruppen dadurch entstanden sei,

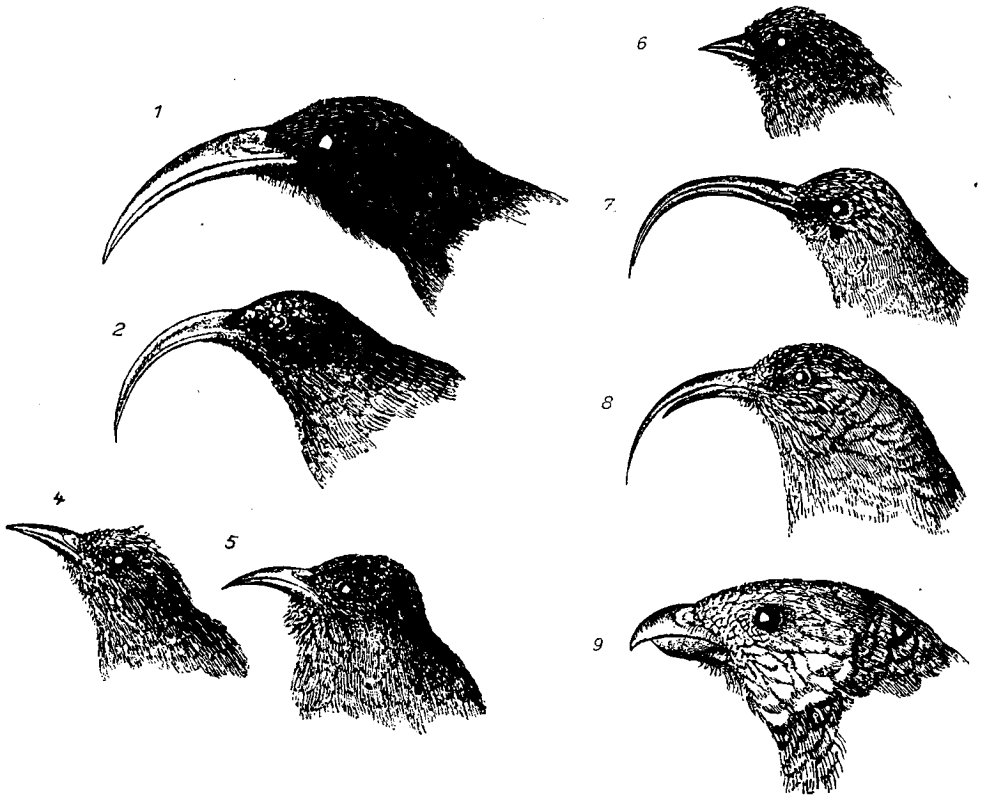


Abb. 21 Köpfe von Drepanididen der Hawai-Inseln. 1. *Drepanis pacifica*, 2. *Drepanorhamphus funereus*, 4. *Himatione sanguinea*, 5. *Chlorodrepanis virens*, 6. *Loxops coccinea*, 7. *Hemignathus obscurus*, 8. *Heterorhynchus lucidus*, 9. *Psittacirostra psittacea* (etwa $^2/_3$ nat. Gr.) (nach PORSCH aus MORDVILKO 1937).

daß viele „opportunities of evolving" bestanden, weil „many unoccupied niches" noch ausgefüllt werden konnten. Entsprechendes gilt auch für die auf diese Inseln beschränkten, außerordentlich formenreichen Schneckenfamilien der Achatinelliden und Amastriden.

Auf den Galapagosinseln haben sich die dort endemischen Finkenarten *(Geospiza, Calamarhynchus, Certhidea* und *Pinaroloxias)* gleichfalls unter dem Einfluß der anfänglich konkurrenzfreien Biotope in ziemlich heterogene Typen aufgespalten, wenn auch die Zuwanderung vom amerikanischen Festlande jüngeren Datums ist als bei den Drepanididen auf Hawai. Auch in diesem Falle

ist es kennzeichnend, daß alle Arten voneinander durch Futteransprüche oder Biotop ökologisch isoliert sind (vgl. die schöne Darstellung von D. Lack 1947).

Neuentstehende Tiergruppen bieten mit ihrem Körper nun aber auch selbst wieder neue Biotope für Parasiten. Und so zieht denn eine explosive Formentwicklung oftmals auch eine schnelle Vermannigfaltigung von parasitären Formen nach sich. Als sich in der Kreide und im frühen Tertiär viele Vögel- und Säugetierordnungen und -familien schnell differenzierten, boten sich auch den Darmschmarotzern zahllose neue, voneinander isolierte Lebensstätten mit jeweils spezifischen Umweltsbedingungen. So bildeten sich unter den Cestoden neue Familien wie die Dilepididae mit 48 Gattungen und die Hymenolepididae mit 12 Gattungen, die ausschließlich in Warmblütern leben, und auch aus anderen Familien spezialisierten sich viele Genera für die Warmblütergruppen, so daß heute z. B. bei Vögeln 135 Cestodengattungen unterschieden werden, von denen weitaus die meisten auf einzelne Vogelordnungen beschränkt sind, und in jeder Gattung fand eine entsprechende Aufspaltung in Arten statt (Zahlen nach O. Fuhrmann 1932). Wie weitgehend diese Arten durch die Sonderheiten der Biotope, d. h. die spezifischen Auslese- und Isolationsbedingungen geprägt wurden, geht daraus hervor, daß z. B. 15 Arten ausschließlich bei Regenpfeiferartigen (Charadriiformes) vorkommen, 5 nur bei Reiherartigen (Ardeiformes), 5 nur bei Raubvögeln (Accipitriformes), 15 nur bei Sperlingsvögeln (Passeriformes) usw. Nachdem sich Arten und Gattungen unter dem Einflusse der Isolation herausgebildet hatten, war natürlich auch ein Überwandern von einer Vogelgruppe auf die andere möglich, so daß heute manche Vögel bereits viele Cestodenformen beherbergen (die Bekassine *Gallinago gallinago* z. B. 15 Arten in 5 Gattungen: 5 *Anomotaenia*, 1 *Echinocotyle*, 3 *Haploparaxis*, 2 *Hymenolepis*, 4 *Paricterotaenia*).

Eine nicht weniger starke Formaufspaltung wurde mit den schnell aufblühenden Vogelgruppen auch anderen Parasiten ermöglicht. Unter den Trematoden war es z. B. besonders die Familie der Echinostomatiden, die eine Fülle neuer Gattungen erstehen ließ, von denen viele nur in Vögeln vorkommen (vgl. H. Mendheim 1943). Und auch hier zeigt die Verteilung der Arten einer Gattung jeweils noch an, wie Isolation und spezifische Auslese zusammengewirkt haben. So kommen z. B. in der Gattung *Petasiger* eine Art *(exaeratus)* nur bei Schlangenhalsvögeln *(Anhinga)* vor, eine andere nur bei Kormoranen *(Phalacrocorax)*, 3 weitere nur bei Tauchern *(Podiceps)*, eine wurde nur im Seetaucher *(Colymbus)* und der Hausente gefunden *(coronatus)* und eine nur beim Kanarienvogel *(nitidus)*.

Und das gleiche Bild einer starken Aufspaltung bei Warmblütern zeigen uns dann noch einmal die Acanthocephalen, von denen 14 Gattungen ausschließlich in Vögeln, 12 ausschließlich in Säugetieren auftreten (vgl. A. Meyer 1933), und schließlich auch die Nematoden. Es sind mithin alle Würmergruppen, die in Wirbeltieren leben und vermutlich mit dem Entstehen der Fische im Silur

schon parasitär wurden, mit dem explosiven Zerfall der Warmblüter in Kreide und frühem Tertiär ihrerseits in zahlreiche neue Familien und Gattungen aufgespalten worden, so daß heute speziell jeder Wasservogeldarm (Zwischenwirte fast stets an Wasser gebunden) von einer ganzen Anzahl spezifischer Parasiten erfüllt ist.

Die Tatsache, daß neu entstehende Tierformen selbst wieder mehr oder minder neuartige Biotope für Parasiten bieten können und jede Virenzperiode von Wirtstieren eine vervielfachte Virenzperiode der Parasiten nach sich ziehen kann — weil jedes Wirtstier viele Schmarotzer, auch gleicher Gruppe, beherbergen kann —, zeigt sich schließlich auch darin, daß die Zooparasiten in der Zahl der vorhandenen Tierarten einen außerordentlich hohen Prozentsatz ausmachen, so bei deutschen Tieren nach W. ARNDT (1940) rund 10 000 von 40 300 Arten, d. h. etwa 25% (ähnliche Prozentsätze dürften für die Tierwelt im ganzen gelten).

Lassen sich nun auch manche der von uns besprochenen und in den Tabellen 4—7 dargestellten explosiven Entwicklungsphasen und Virenzperioden auf eine derartige Auswirkung freier Biotope zurückführen? In einigen kennzeichnenden Fällen ist dies durchaus möglich, und es wurde schon von verschiedenen Paläontologen darauf hingewiesen (z. B. von A. GAUDRY 1896, p. 49). So ist es unverkennbar, daß die erste Landtierfauna sich erst herausbildete, nachdem im Oberdevon eine Land-Kryptogamenflora entstanden war. Der Übergang vom Wasser- zum Luftleben, der so vielerlei Neuanpassungen erfordert (vgl. S. 82), und die mit den neuen Wohn- und Ernährungsverhältnissen im Bereich der Landflora gegebenen weiteren andersartigen Auslesebedingungen führten deshalb in vielen Tiergruppen gleichzeitig zu schneller Transformation und explosiver Aufspaltung in zahlreiche Gruppen. Daher sehen wir im Karbon die Klasse der Insekten gleich mit 12 heterogenen Ordnungen in Erscheinung treten. Daneben entsteht eine Fülle von Myriapoden, Skorpionen und Spinnen, die ersten Landschnecken bilden sich heraus, und zwar sowohl als basommatophore Pulmonaten (Ellobiiden) als auch als Land-Prosobranchier (Cyclophoriden), und zugleich entwickeln sich verschiedene amphibisch oder auf dem Lande lebende Stegocephalenfamilien und die ersten Reptilien (Cotylosaurier wie Pelycosaurier).

Eine ähnliche Neuentwicklung vieler Zweige der Landfauna setzte dann am Ausgang des Mesozoikums ein, nachdem sich vor allem in der Kreide die Blütenpflanzen mit ihren eng korrelierten neuen Befruchtungs- und Samenverbreitungsmethoden herausbildeten und so überraschend schnell vorherrschend wurden. Auch dabei entstanden viele neue Biotope mit weitgehend veränderten Ernährungsverhältnissen (Früchte, Samen, weichere Blätter, Blütennektar usw.), anderen Wohn- und Versteckmöglichkeiten (ausgeprägtere Kraut- und Strauchstufe) usw. Und so zeigen denn besonders die blattfressenden Landpulmonaten noch in der oberen Kreide und besonders dann im frühesten

Tertiär eine explosive Aufspaltung in viele (frühes Tertiär über 20) Familien, die Insekten nehmen weiterhin stark zu und die von Pflanzen- wie Insektennahrung abhängigen Warmblüter entfalten sich in außerordentlicher Geschwindigkeit, wobei in der Kreide 6 Vogel- und 2 Säugerordnungen, im frühen Tertiär dann weitere 16 Vogel- und 17 Säugetierordnungen mit vielen Familien und Gattungen neu entstehen. (Vgl. auch J. WALTHER 1908, p. 475ff., W. B. SCOTT 1930, sowie E. STOMER 1944.)

Nicht eindeutig läßt sich dagegen bisher die Verursachung der so außerordentlich lebhaften Entfaltung tierischer Formengruppen im Untersilur erklären (vgl. auch Tabellen 4—7). J. WALTHER (1908) wies auf die Zunahme der Flächenausdehnung des Meeres hin. Wichtiger ist aber wohl die Zunahme des Kalkreichtums, denn die neu entstehenden Tiergruppen sind gerade durch stärkere Kalkgerüste ausgezeichnet, wie die silurischen Korallen, Bryozoen, Muscheln, Cephalopoden, Echinodermen und Fische lehren, was schon E. HENNIG (1932) betonte. Demgegenüber zeichneten sich viele kambrische Tiergruppen durch kalkarme, mehr oder minder „hornige" Stützelemente aus (vgl. E. DACQUÉ 1935). Die Möglichkeit, den Körper durch kalkhaltige Skelettelemente zu stützen, konnte natürlich zu einer starken Ausweitung und Abänderung der Baupläne und auch zur Vergrößerung der Formen führen. Vielleicht war aber auch die Zunahme räuberischer Formen von Bedeutung, denn es ist ja bezeichnend, daß die ersten Wirbeltiere durch Panzerfische vertreten sind. Es bestehen also auch für die generelle untersilurische Virenzperiode verschiedene Möglichkeiten einer Erklärung durch Umweltfaktoren, unter denen jedoch erst eine künftige sorgfältige Analyse der Paläontologen eine Entscheidung treffen kann.

In räumlich erheblich beschränkterem Maße läßt sich aber die beschleunigte Herausbildung einer neuen Fauna durch Umweltwechsel an der Geschichte des Sarmatischen Meeres verfolgen, das sich im Miocän vom Wiener Becken über das Kaspische Meer bis nach Asien hinein erstreckte. Dieses Meer war im oberen Miocän vom Mittelmeer abgeschnürt und damit allmählich zu einem brackigen Gewässer geworden, in dem die eigentlichen Meerestiere wie Korallen, Echinodermen, Cephalopoden und Brachiopoden verschwanden, während gleichzeitig in dem neuentstehenden Brackwassermilieu eine schnelle Entfaltung von wenigen, aber artenreichen Brackwassergattungen einsetzte, so daß hier im unteren Pliocän (pontische Stufe) eine ganz neuartige Fauna vor allem von Schnecken *(Valenciennesia, Melanopsis)* und Muscheln *(Monodacna, Adacna, Dreissenomya, Congeria)* vorliegt.

In ähnlicher Weise hat im Laufe der Erdgeschichte mancherorts auch die Herausbildung neuer Wüstengebiete, die Entstehung neuer montaner und alpiner Zonen bei Auffaltungen, die Bildung von neuen Seen (z. B. Kraterseen, Gletscherseen) und von neuen Meeresbecken bei Transgressionen usw. zur Entstehung neuer Biotope geführt, deren Besiedlung wegen abweichender Vege-

tationsverhältnisse zu beschleunigter Evolution führte (vgl. z. B. W. QUENSTEDT 1929, K. EHRENBERG 1939). Aber es kann keine Rede davon sein, daß etwa prinzipiell den orogenen Phasen der Erdgeschichte explosive Phasen der tierischen Phylogenese parallel liefen, wie dies SCHUCHERT, KOBER, MATHEW (1915), SZALAY (1936) u. a. annahmen (vgl. die Kritiken von W. QUENSTEDT 1929 und O. H. SCHINDEWOLF 1937). Entscheidend ist nicht der Wechsel der Oberflächenverhältnisse, bei dem weitaus die Mehrheit der Tierwelt durch entsprechende sukzessive Verschiebung ihres Verbreitungsareals ausweicht, sondern das Entstehen neuartiger, mehr oder minder konkurrenzfreier Biotope. Es ist deshalb auch kennzeichnend, daß das oben schon erwähnte, von den Vegetationsverhältnissen abhängige, explosive Aufblühen vieler Tierklassen jeweils erst längere Zeit nach dem Beginn der pflanzlichen Virenzperiode einsetzt (oft fast eine ganze geologische Periode später), so besonders die starke Tetrapodenaufspaltung im Oberkarbon nach der Herausbildung der wichtigsten Landpflanzengruppen im Unterkarbon, das Aufblühen von Säugetieren in der Trias nach der Entwicklung der Farne, Cycadeen und Coniferen im Perm, die explosible Entwicklung vieler Säuger- und Vogelordnungen im frühen Tertiär nach der Hauptentwicklung der Angiospermen in der Kreide (vgl. F. VON HUENE 1943).

Aber auch dann, wenn die Biotope schon besetzt waren, konnten sie noch einmal neu erobert werden von Tierformen, die stark konkurrenzüberlegen waren. In solchen Fällen lagen die Verhältnisse nicht viel anders, als wenn freie Biotope besiedelt wurden, und es kam zu explosiven Entwicklungsphasen bzw. Virenzperioden. So tauchen als Baumbewohner des europäischen Gebietes zuerst im Paleocän „explosiv" Halbaffen (Lemuroidea) in einer ganzen Anzahl von Gattungen und Arten auf, um nach einer lebhaften Virenzperiode, die durch das ganze Eocän andauert (seit Mitteleocän auch Tarsioidea), mit dem Ausgang des Eocän großenteils wieder zu verschwinden. Sie werden zeitlich unmittelbar abgelöst von echten Affen (Catarrhinen), die im Unteroligocän Ägyptens bereits als Anthropomorphen in einer Anzahl von Typen entwickelt sind und dann auch im Miocän Europas auftreten. Die Halbaffen wurden also von höherentwickelten Formen verdrängt, die vor allem im Bau ihres Zentralnervensystems bedeutend leistungsfähiger waren. Und heute bewohnen ja Halbaffen bekanntlich in größerer Anzahl nur Madagaskar, wo sie keine echten Affen als Konkurrenten haben, während einzelne Halbaffenarten im afrikanischen und indomalayischen Gebiete nur noch als typische Relikte *(Galago, Perodictius, Nycticebus, Tarsius)* angesprochen werden können, welche sich der Konkurrenz mit höheren Affen durch vorwiegend nächtliche Lebensweise entzogen haben. Aber auch das Aufblühen der Halbaffen im Paleocän war wahrscheinlich bereits durch ihre Konkurrenzüberlegenheit über die mesozoischen baumbewohnenden Säugetiere gegeben, die zu den speziell hinsichtlich des Zentralnervensystems primitiveren Insectivoren und Marsupialiern gehörten.

Auch die explosive Entfaltung der placentalen Säugetiere (Monodelphia) im

Alttertiär ganz allgemein ist wahrscheinlich dadurch erfolgt, daß an sich schon besetzte Biotope noch einmal neu besetzt werden konnten. Die zuvor während der Jura- und Kreideperiode lebenden Multituberculaten, Triconodonten, Pantotheria und Marsupialia waren von verschiedenem Körperbau und hatten ihrer Bezahnung nach zu urteilen verschiedene Lebensweise (Räuber, Insektenfresser, Nager), d. h. sie bewohnten schon sehr verschiedenartige Lebensstätten. Aber die neu auftretenden Monodelphier waren im Hirn und wahrscheinlich auch in der Brutpflege so deutlich überlegen, daß sie die Biotope leicht erobern konnten. Auch die heutige Fauna des australischen Gebietes zeigt ja unter den Beuteltieren noch Anpassungen an die verschiedenste Lebensweise (Kletterer, Springer, Läufer, Gräber, Pflanzenfresser, Insektenfresser, Räuber usw.). Aber alle Formen wurden schnell verdrängt, wo durch den Menschen höhere Placentatiere eingeführt wurden. Entsprechend wurden die primitiven Insektenordnungen des Karbon und Perm besonders in der Trias und im Jura von den schnell aufblühenden, heute noch lebenden Ordnungen verdrängt, die durch flugmechanisch günstigen Bau (z. B. fester Thoraxabschnitt, wirksamere Flügelform) konkurrenzüberlegen waren.

Eine Periode schneller Umgestaltung und Formenaufspaltung kann schließlich auch dadurch ausgelöst werden, daß sich in einem konstanten Biotop nur einzelne lebenswichtige Faktoren ändern, also sich etwa neue Ernährungsmöglichkeiten bieten. Es sei hier nur verwiesen auf O. ABELS schon im 5. Kapitel (p. 101) erwähnte Angaben über die Phylogenese der Wale, bei denen der Übergang von Großtier- zur Fischnahrung, zur Cephalopodennahrung und zur Planktontennahrung jeweils eine relativ kurze Phase stürmischer Entwicklung zur Folge hatte.

Überblicken wir noch einmal unsere Betrachtungen, so können wir feststellen, daß die Entwicklung neuer Tiergruppen zwar oftmals von einer „explosiven" Phase eingeleitet wird, daß in vielen anderen Fällen aber nach einer langen Phylogenese durch viele geologische Epochen hindurch eine Periode schneller Entfaltung auftritt und daß es auch außerordentlich lang andauernde und auch mehrfache Virenzperioden gibt. Von einem festen „Gestaltungsplan" bei der Differenzierung einer höheren Kategorie kann also nicht die Rede sein. Und dementsprechend liegt auch kein Anlaß vor, unbekannte autonome Evolutionsfaktoren dafür anzunehmen. Das Entscheidende an solchen Blüteperioden ist nicht eine Steigerung der Mutationsrate oder ein gehäuftes Auftreten von Großmutanten, sondern eine Beschleunigung der Differenzierung infolge zeitweiliger Verschärfung der Selektion durch Änderung der Umweltfaktoren in der Zeitfolge, z. B. Auftreten neuer Vegetationsverhältnisse, neuer Ernährungsmöglichkeiten usw., oder durch Besiedlung von Gebieten mit neuen Biotopen, die noch frei sind oder nur mit stark konkurrenzunterlegenen Typen besetzt sind.

B. Die Phase der Spezialisierung

I. Sukzessive Abnahme der Entfaltung

Auf eine Virenzperiode folgt regelmäßig eine meist relativ lange Entwicklungsphase, in der einige der anfangs mehr oder minder „richtungslos" gebildeten Formenreihen wieder erlöschen, während die übrigen sich langsamer und meist in zunehmender Anpassung an die Umweltverhältnisse weiterentwickeln. E. Haeckel hatte bereits 1866 das Wesen dieser Entwicklungsperiode, die er „Blühezeit" (Acme) nannte, klar erkannt (nicht zu verwechseln mit der Blütezeit = Virenzperiode in der von uns übernommenen Terminologie Wedekinds). Er betonte (II, p. 322), daß sie „weniger in einer quantitativen als in einer qualitativen Vervollkommnung, und vorzugsweise in der vielseitigen Anpassung an die verschiedenartigen Existenzbedingungen" besteht. „Das Genus, die Familie, Ordnung, Klasse usw., ebenso der ganze Stamm, welcher sich in der Blütezeit, auf der Höhe seiner Entwicklung befindet, nimmt nicht mehr oder doch nicht wesentlich an Umfang, wohl aber an Vollkommenheit zu" (p. 368). D. Rosa (1899) hat dann die Abnahme der Entwicklungsbreite und des Entwicklungstempos in einem „Gesetz der zunehmenden Verminderung der Variabilität" formuliert und dabei eine in den Organismen wirkende Ursache vorausgesetzt. L. Plate (1904) betonte demgegenüber, daß eine derartige Minderung der Variabilität nicht festgestellt werden könne, und daß es sich nur um eine zunehmend geringere evolutive Wirksamkeit der Variation handele. O. Abel (1929, p. 372) trat zwar für die Gültigkeit des Rosaschen Gesetzes ein, führte es aber auf eine bei der zunehmenden Spezialisierung unausbleibliche „Einengung der dem Organismus verbleibenden Abänderungsmöglichkeiten" zurück, während K. Beurlen (1937) die Spezialisierungsphase als Teil eines autonomen phylogenetischen Gestaltungsplans ansieht.

Wenn wir nun selbst zu dieser Phase der Spezialisierung kritisch Stellung nehmen wollen, so ist es zunächst wieder wesentlich, die Phylogenese verschiedener höherer Kategorien daraufhin zu prüfen. Betrachten wir noch einmal die Tabellen 4—7, so ist es sowohl für die Aufspaltung der Gattungen als auch der Familien, Ordnungen und Klassen deutlich, daß nach den Virenzperioden eine Phase auftritt, in der die Neuproduktion der betreffenden Kategorien nicht nur relativ gering ist, sondern auch zumeist sukzessive abnimmt. Das lassen auch die schematischen Darstellungen der Abb. 22 erkennen, bei denen jeweils die obere Zeichnung für jede Kategorie die Anzahl der in jeder geologischen Epoche neu gebildeten Unterkategorien durch eine Säule verschiedener Höhe deutlich macht. Man gewinnt bei Vergleich dieser oberen (jeweils nicht punktierten) Schemata geradezu den Eindruck, daß es sich in diesen Phasen der Spezialisierung um eine relativ schnelle Verarmung der be-

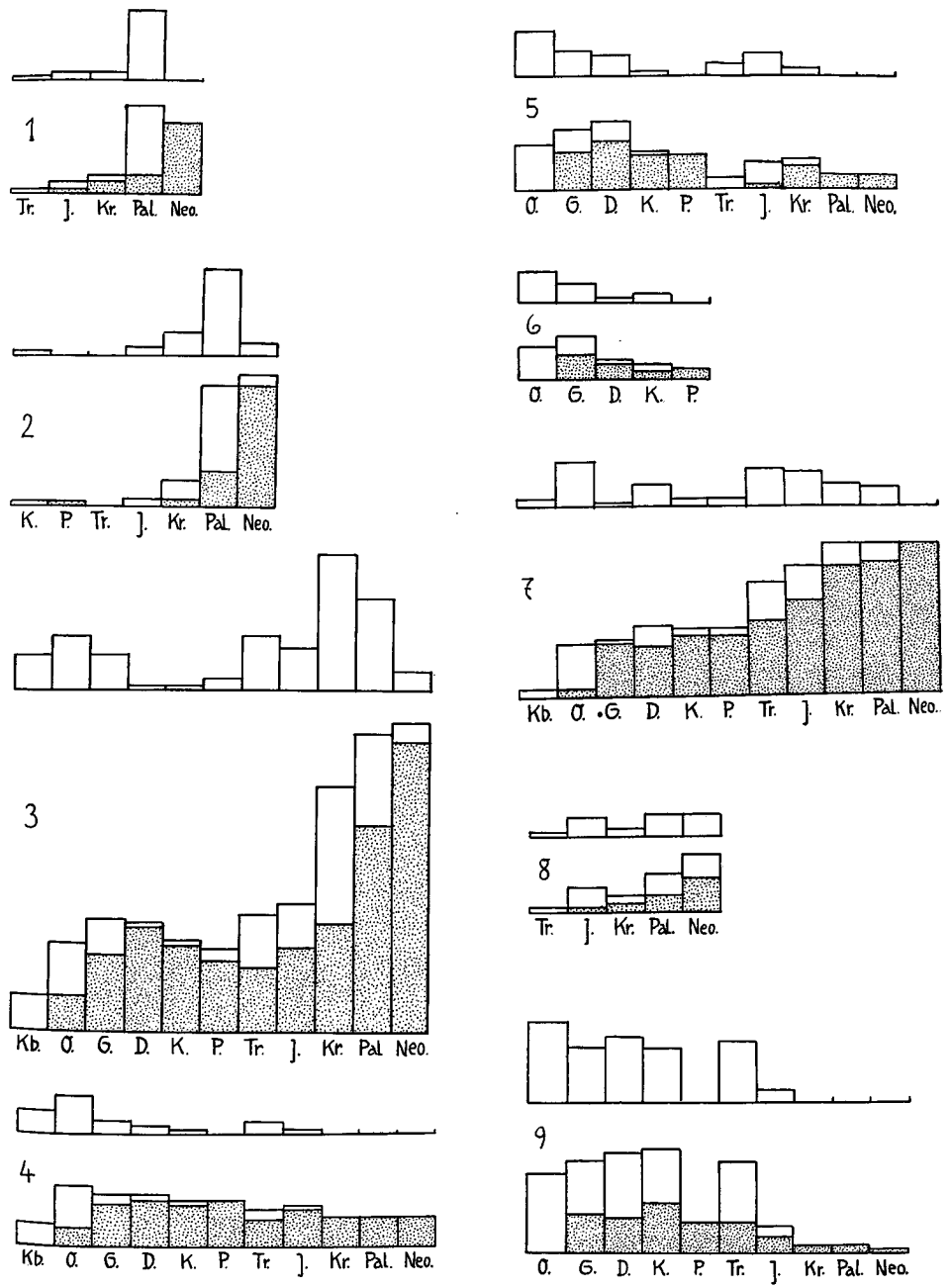


Abb. 22 Schematische Darstellung der Anzahl der in jeder geologischen Epoche neugebildeten (weiß) und der aus früheren Epochen fortlebenden (punktiert) Kategorien verschiedener Tiergruppen. O = Ordovicium, G = Gotlandium, D = Devon, K = Karbon, P = Perm, Tr = Trias, J = Jura, Kr = Kreide, Pal = Palaeogen, Neo = Neogen. 1. Säugetierordnungen, 2. Landpulmonaten-Familien, 3. Meeresprosobranchier-Familien, 4. Brachiopoden-Familien, 5. Crinoideen-Familien, 6. Gigantostraken-Familien, 7. Lamellibranchier-Familien, 8. Fissurelliden-Gattungen, 9. Pleurotomariiden-Gattungen.

treffenden Tiergruppen handele. Das ist indes nicht der Fall. Zeichnen wir für jede Erdepoche alle vorhandenen Unterkategorien ein, dabei die jeweils neu auftretenden weiß, die aus früheren Epochen fortlebenden punktiert (jeweils untere Schemata), so sehen wir, daß trotz zunehmend schwächerer Neuproduktion die Tiergruppe im ganzen doch an Formenfülle zunimmt, also eine „Acme", eine „Blüteperiode" im Sinne HAECKELS durchmacht. Für Gruppen, die dann aussterben (wie bei den dargestellten Gigantostraken-Gattungen) oder nur mit sehr wenigen Typen bis zur Gegenwart fortdauern (wie bei den Crinoideen- und Brachiopoden-Familien), ist diese nach der explosiven Phase bzw. der Virenzperiode auftretende Zunahme des Formenreichtums natürlich begrenzt und geht schließlich auch in eine generelle Verarmung über.

Wenn wir nun versuchen wollen, auch die Eigenheiten der Spezialisierungsphase auf zoologisch bekannte und einigermaßen ausreichend analysierte Erscheinungen zurückzuführen, so müssen wir sowohl für die sukzessive Abnahme der Formaufspaltung als auch für die zunehmende Spezialisierung eine Erklärung finden. Über die mehr oder weniger lang anhaltende Zunahme der Einpassungen in die jeweilige Umwelt herrscht im allgemeinen kein Zweifel. Es bedarf normalerweise einer großen Anzahl von Mutationsschritten und Ausleseprozessen (speziell auch von Modifikationsgenen), bis eine optimale Anpassung von Körperbau und Lebensweise erreicht ist. Und bei dem mehrfachen Wechsel von Klima, Oberflächengestalt und Vegetationsverhältnissen, dem viele Landgebiete im Laufe der Erdgeschichte unterlagen, kann die Spezialisierung bei manchen Tiergruppen nie einen Stillstand erreichen. Die Paläontologie hat ja schon in zahlreichen Fällen solche „Anpassungsreihen" in der Phylogenese festgestellt. Es sei dafür nur erinnert an die sukzessive Herausbildung der schmelzfaltenreichen Mahlzähne beim Übergang zu reiner Pflanzenkost und speziell Grasnahrung bei Huftieren der verschiedensten Ordnungen, besonders bei den Pferdereihen und den Elefanten, an die damit einhergehende Reduktion der Eckzähne und Molarisierung der Praemolaren, an die allmähliche Reduktion der vierstrahligen Extremitäten zu einstrahligen in Anpassung an das Steppenleben, an die stufenweise Reduktion der Hüftbeine bei den Seekühen (Sirenia) von *Eotherium* des Mitteleocän bis zur rezenten *Halicore*, an das Verschmelzen der Bauchflosse und der beiden Rückenflossen mit der Schwanzflosse bei Dipnoern von *Dipterus* (Unterdevon) bis *Uronemus* (Unterkarbon) usw. Sehr eingehend hat auch W. QUENSTEDT (1930) sukzessive Grabanpassungen an den schon erwähnten Muschelgattungen *Solenomya* und *Nucula* studiert. Es zeigte sich dabei, daß *Solenomya* mit einer Reihe von Abänderungen in etwa gleicher Richtung eine relativ optimale und daher dann phylogenetisch seit Karbon stabil bleibende Walzengestalt erreicht, während *Nucula* erst den Schalenumriß umgestaltet, den Wirbel nach hinten einkrümmt und dann die Schale durch Rippen versteift, und so bis zur Gegenwart hin einen steten, wenn auch im ganzen sehr langsamen Wandel durchmacht. Gerade das letztere

Beispiel lehrt, daß es sehr verschieden lange dauern kann, bis ein günstiger Bauplan erreicht wurde.

Nun führen aber die in der explosiven Entwicklungsphase eingeschlagenen Wege der Einpassung in die speziellen Biotope in vielen Fällen auch nur zu verhältnismäßig wenig vorteilhaften anatomischen Konstruktionen, die dann bei Konkurrenz mit günstiger gestalteten Formen leicht unterliegen. Es sind das die von O. ABEL treffend bezeichneten „fehlgeschlagenen Anpassungen". Ein bekanntes Beispiel dafür ist die Konstruktion eines „Brechscherengebisses" bei den Raubtieren. Bei primitiven eocänen Raubtieren (Creodonta) wurden zunächst verschiedene Wege der Anpassung beschritten. Bei *Sinopa* und ausgesprochener dann bei *Hyaenodon* wurde der 2. obere und der 3. untere Molar vergrößert und durch Ausprägung einer Schneidekante zur Brechschere gestaltet. Bei *Oxyaena* wurde oben der 1., unten der 2. Molar vergrößert. In beiden Fällen liegen diese spezialisierten Zähne aber so weit hinten, daß sie wenig Raum zur Vergrößerung haben. Diese Typen verschwanden daher bald wieder in der Phylogenese, und es entwickelten sich nur Gruppen weiter, bei denen der 4. obere Praemolar und der 1. untere Molar die Brechschere bildeten, d. h. Zähne, die weiter vorn liegen und starker Vergrößerung fähig waren, wie dies die rezenten Raubtiere zeigen. — Ein anderer, schon von H. F. OSBORN (1906) diskutierter Fall betrifft die Backenzähne der frühtertiären Titanotheriiden. In Anpassung an pflanzliche Nahrung hatten die Backenzähne außen zickzackförmige Schmelzleisten ausgebildet, während innen stumpfe Höcker erhalten blieben. Diese Höcker lagen aber viel niedriger als die Schmelzleisten und konnten daher erst gut in Wirksamkeit treten, nachdem die letzteren bis auf ihre Höhe abgekaut waren. Bei den anderen Huftierordnungen hatten sich dagegen Backenzähne entwickelt, die innen etwa gleich hoch wie außen und daher konkurrenzüberlegen waren. Dies war wahrscheinlich einer der Gründe dafür, daß die im Gebiß so wenig vorteilhaft konstruierten Titanotheriiden im Oligocän schon wieder ausstarben.

Durch ähnliche Gründe fallen in der Phylogenese fast jeder Tiergruppe allmählich viele der anfänglich gebildeten Untergruppen aus und nur wenige gestalten sich weiter, wie das die Abb. 23 für die Unpaarhufer (Mesaxonia) zeigt: Nur 2 *Rhinoceros*-Unterfamilien, Tapire und Pferde blieben bis zur Gegenwart erhalten, alle anderen Familien und Unterfamilien starben wieder aus. Diese Verhältnisse waren schon von O. JAECKEL klar erkannt worden, der in seiner so anregenden Studie „Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung" (1902, p. 58) schrieb: „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."

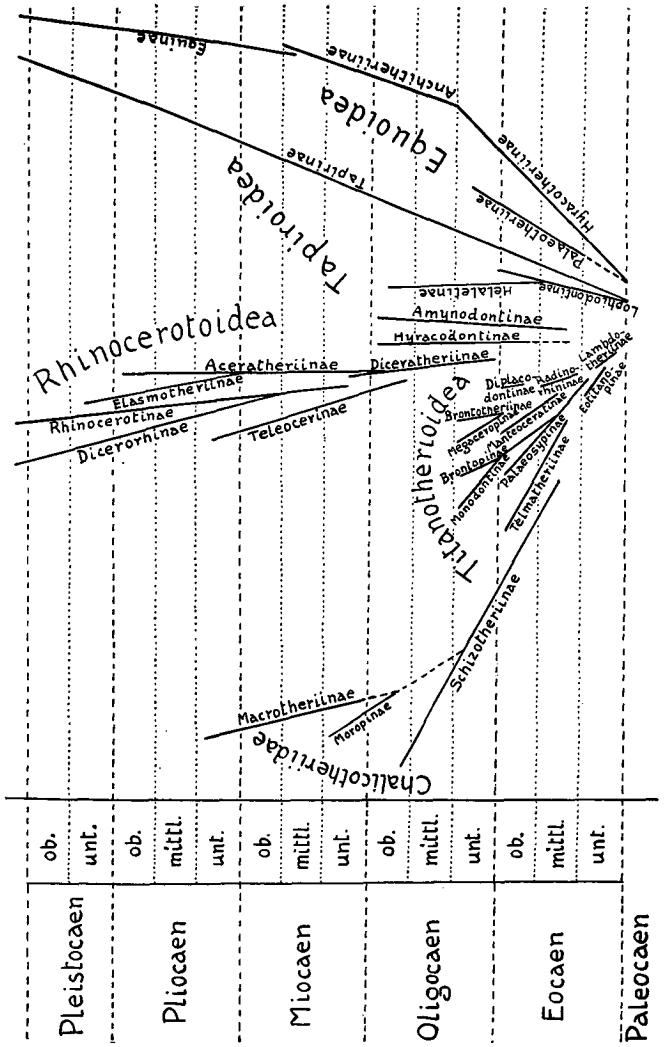


Abb. 23 Stammbaum der Unpaarhufer (*Mesazonia*) (nach HENNIG 1932).

Es gibt aber noch eine weitere Ursache für die sukzessive Abnahme der Formaufspaltung. Unsere Abb. 22 zeigte ja, daß diese Abnahme von neuen Unterkategorien in vielen Fällen mit der gleichzeitigen Zunahme des Formenreichtums insgesamt zusammenfällt. Das besagt also, daß mit der Zunahme von Typen die Konkurrenz anwächst und sich deshalb immer weniger Gelegenheit für die Herausbildung neuer Konstruktionsformen bietet. Es sind die Biotope in zunehmendem Maße besetzt, und damit wird ein Übergang in neue Auslesebedingungen immer seltener. Nun ist diese Erfüllung der Lebensräume mit Tierformen im einzelnen allerdings schwer zu beurteilen. Konkurrieren doch nicht nur die ähnlich ge-

stalteten Formen einer Gruppe miteinander, sondern oft auch ganz fernstehende Typen, sofern sie nur die gleichen Nahrungs- oder Wohnraumansprüche stellen. So verdrängen sich z. B. die verschiedenen Vogel- und Säugetierarten wechselseitig von den Baumhöhlen, die als Nistplätze in Frage kommen, oder es konkurrieren alle Nektarsauger hinsichtlich ihrer Nahrung miteinander, was in Biotopen mit relativ wenigen Nektarblüten (Steppen) für die Existenz entscheidend sein kann. Es sind das biozoenotische Zusammenhänge, die vielfach noch einer exakten ökologischen Analyse harren. Trotzdem können wir auch jetzt schon verschiedene Tatsachen anführen, welche die Bedeutung dieser Erfüllung des Raumes für die transspezifische Evolution erkennen lassen.

Daß die meisten heutigen Biotope im Laufe der Zeit einigermaßen vollständig besetzt wurden, so daß sie nur noch in geringem Maße für neu eindringende Formen Anpassungsmöglichkeiten bieten, wird verdeutlicht durch die Tatsache, daß sie vielerorts in ähnlichen Prozentsätzen von großen, mittelgroßen und kleinen Arten einer Tierklasse oder Tierordnung erfüllt sind, obwohl die Arten jeweils zu ganz verschiedenen Familien oder Gattungen gehören.

Die folgenden Listen geben als Beispiele dafür summarisch die Hochwaldvögel ohne Raubvögel an, die mitteleuropäischen Wald (nach C. ZIMMER und B. RENSCH 1928), nordwestbrasilianischen Regenwald (nach H. SNETHLAGE

I. Mitteleuropäischer Hochwald

klein	mittelgroß	groß
6 Fringilliden	2 Corviden	1 Picide
2 Certhiiden	1 Oriolide	2 Columbiden
1 Sittide	3 Turdiden	2 Tetraoniden
9 Pariden	4 Piciden	1 Ciconiide
2 Turdiden	1 Cuculide	
2 Sylviiden	1 Charadriide	
5 Muscicapiden	1 Tetraonide	
1 Troglodytide		
1 Picide		
29 Arten (60%)	13 Arten (27%)	6 Arten (13%)

II. Nordostbrasilianischer Regenwald

klein	mittelgroß	groß
9 Tanagriden	1 Icteride	3 Tinamiden
1 Coerebide	4 Cotingiden	4 Craciden
1 Vireonide	13 Dendrocolaptiden	1 Psophiide
2 Sylviiden	5 Piciden	3 Columbiden
15 Tyranniden	1 Galbulide	3 Psittaciden
5 Pipriden	1 Cuculide	2 Rhamphastiden
16 Formicariiden	2 Trogoniden	
9 Trochiliden	1 Caprimulgide	
	1 Momotide	
	1 Alcedinide	
	2 Psittaciden	
58 Arten (55%)	32 Arten (30%)	16 Arten (15%)

III. Regenwald-Inneres in Kenya, Ostafrika

klein	mittelgroß	groß
5 Muscicapiden	1 Campephagide	2 Turaciden
1 Sylviide	3 Sturniden	4 Columbiden
6 Timeliiden	1 Oriolide	1 Psittacide
2 Laniiden	1 Capitonide	1 Bucerotide
1 Zosteropide	2 Piciden	
1 Campephagide	1 Trogonide	
5 Pycnonotiden	2 Upupiden	
1 Ploceide		
2 Capitoniden		
2 Cuculiden		
26 Arten (58%)	11 Arten (24%)	8 Arten (18%)

IV. Regenwald in West-Flores, Kleine Sundainseln

klein	mittelgroß	groß
6 Muscicapiden	1 Sturnide	1 Phasianide
2 Timeliiden	1 Oriolide	3 Columbiden
3 Sylviiden	1 Dicruride	2 Psittaciden
2 Laniiden	2 Turdiden	
1 Paride	2 Campephagiden	
1 Ploceide	1 Pittide	
2 Melliphagiden	1 Picide	
1 Nectariniide	2 Cuculiden	
3 Dicaeiden	1 Alcedinide	
5 Zosteropiden	1 Loriide	
26 Arten (58%)	13 Arten (29%)	6 Arten (13%)

1928), ostafrikanischen Regenwald in Kenya (nach H. Granvik 1923) sowie Regenwald auf der Kleinen Sundainsel Flores (nach B. Rensch 1931) bewohnen. Als klein wurden dabei Formen bezeichnet, die von Singvogelgröße (Finken, Meisen z. B.) sind, als mittelgroß solche von Staren- oder Drosselgröße, als groß solche von bedeutenderer Größe.

Trotz der Heterogenität der Vogelfamilien in den verschiedenen geographischen Gebieten schwanken die Prozentsätze bei kleinen Arten hier nur zwischen 55 und 60% der angeführten Arten, bei mittelgroßen Vögeln zwischen 24 und 30%, bei großen zwischen 13 und 18%. Das bedeutet also, daß Wälder jeweils für einen größenordnungsmäßig bestimmten Prozentsatz von Arten verschiedener Körpergröße Lebensmöglichkeiten bieten. Es gehört dabei von den Kleinvögeln in Mitteleuropa die Mehrzahl zu Fringilliden (Finkenartigen), Pariden (Meisen) und Muscicapiden (Fliegenschnäppern), in Brasilien zu Tanagriden (Tangaren), Tyranniden (Tyrannen), Formicariiden (Ameisenvögeln) und Trochiliden (Kolibris), in Ostafrika zu Muscicapiden (Fliegenschnäppern), Timeliiden (Timalien) und Pycnonotiden (Bülbüls), auf Flores zu Muscicapiden (Fliegenschnäppern) und Zosteropiden (Brillenvögeln). Das allmähliche Erreichen derartiger Prozentsätze schränkt also die Evolutionsbreite sukzessive ein.

Zu ähnlichen Ergebnissen gelangt man bei der Analyse anderer Tiergruppen. So bildet z. B. der Mulm des Laubwaldes, der durch Vermodern von Blätterschichten und Holz zustande kommt, wegen einer gewissen Feuchtigkeitskonstanz einen geeigneten Biotop für ganz kleine Landschnecken von 1—3 mm Schalenlänge. Aber in Mitteleuropa werden diese so häufigen Zwergschnecken besonders gebildet von den Familien der Pupilliden *(Vertigo)* und Zonitiden *(Vitrea, Euconulus, Retinella)*, in Brasilien von Endodontiden *(Endodonta)* und Systrophiiden *(Systrophia, Microhappia)*, in Zentralafrika vor allem von Enneiden *(Gulella)* und Stenogyriden *(Opeas, Pseudopeas)* und auf der Kleinen Sundainsel Flores vorzugsweise von Ariophantiden *(Kaliella, Microcystina, Durgellina* u. a.*)* und den zu den Prosobranchiern gehörenden Cyclophoriden *(Diplommatina, Palaina, Arinia)*. Daneben gibt es auch in allen diesen Wäldern mittelgroße und große Schnecken jeweils ganz verschiedener Familien. Nur schwanken hier die Prozentsätze der Größenkategorien erheblich stärker, da die einzelnen Schnecken, die überwiegend herbivor sind und jeweils relativ sehr kleine Areale bewohnen, nur in geringem Maße untereinander oder mit anderen Tieren konkurrieren (wohl aber vielen Tieren selbst zur Nahrung dienen). Es besteht daher für die Landschnecken vielleicht die Möglichkeit, ihren ohnehin nach Zehntausenden zu bemessenden derzeitigen Artenreichtum in Zukunft noch etwas weiter zu erhöhen, wie dies auch die schematische Darstellung auf Seite 121 (im Neogen noch neue Familien gebildet) vermuten läßt. Speziell könnte man sich etwa vorstellen, daß die Baumkronen in vielen tropischen Ländern noch von verschiedenen Landschneckenfamilien erobert werden. Denn da, wo sich Baumbewohner herausgebildet haben, ist jeweils eine ungewöhnlich reiche Artenbildung erfolgt, wie dies etwa die Cochlostylen auf den Philippinen, die *Amphidromus-*, *Xesta-* und *Asperitas*-Arten im Malayischen Archipel, die Papuinen im neuguineisch-melanesischen Gebiete, die Achatinelliden und Amastriden auf Hawai, die Bulimuliden Südamerikas u. a. zeigen. Aber es werden dabei kaum noch prinzipiell neue Baupläne entstehen, denn insgesamt befinden sich die Landschnecken nicht mehr in einer explosiven Entwicklungsphase, sondern in der Periode der Spezialisierung. Insekten, die eine durchschnittlich schnellere Generationsfolge zeigen und allgemein sich stärker vermehren, haben demgegenüber den besiedlungsfähigen Raum anscheinend schon vollständiger erfüllt.

Diese sukzessive Erfüllung der Biotope läßt sich auch in der geologischen Vergangenheit verfolgen. So gab es z. B. seit Bestehen von Landfaunen neben den vielen kleinen und mittelgroßen Arten auch stets Großtiere (von Bären- bis Riesensauriergröße). Diese waren zunächst Amphibien (Devon: *Thinopus* u. a., Karbon: *Anthracosaurus* u. a., Perm: *Eryops* u. a., Trias: *Anaschisma* u. a.), im Mesozoikum in zunehmendem Maße Reptilien (z. B. Dinosaurier in Trias, Jura, Kreide mit weit über 100 Gattungen). Die Stellen der Riesensaurier nahmen unmittelbar nach deren Untergang die Säugetiere ein, die schon im

Eocän die gewaltigen Titanotheriiden (mit mehr als 20 Gattungen), die Amblypoden (wie *Uintatherium*, *Loxolophodon* usw.), Notoungulaten (*Albertogaudrya*, *Scabellia* u. a.), Pyrotherien und Proboscidier (Barytheriiden, Moeritheriiden) hervorbrachten. Sie wurden im jüngeren Tertiär dann abgelöst von den heute noch lebenden höheren Großsäugern aus den Ordnungen der Paarhufer, Pferdeartigen, Nashörner, Tapire, Flußpferde, Elefanten und Riesenfaultiere (Gravigraden mit vielen Gattungen). Hier haben also immer wieder konkurrenzüberlegene Tiergruppen die geeignetsten Biotope mit Großtieren neu besetzt und damit eine Periode zunehmender Spezialisierung begonnen.

Ebenso gab es zu allen Zeiten neben zahlreichen Pflanzenfressern auch ausgesprochene Raubtiere, d. h. die Pflanzenfresserbiotope waren zugleich besiedlungsfähig durch eine beschränkte Anzahl von Fleischfressern. Unter den Reptilien z. B. existierten schon im Perm spezialisierte Pflanzenfresser wie *Pareiasaurus*, *Casea* u. a. und typische Fleischfresser wie *Dimetrodon*, *Edaphosaurus* u. a. Beide Anpassungsrichtungen sind auch im ganzen Mesozoikum zu finden. Es ist dabei kennzeichnend, daß sich den riesigen pflanzenfressenden Dinosauriern der Kreidezeit wie *Brachiosaurus*, *Diplodocus*, *Iguanodon*, *Plateosaurus*, *Apatiosaurus*, *Triceratops* (mit Hörnern und Halskrause als Schutz) usw. parallel auch der gewaltigste Räubertyp aller Zeiten, der *Tyrannosaurus*, herausgebildet hat (vgl. H. F. Osborn 1930). Und in der Tertiärzeit entwickelten sich entsprechend neben den herbivoren Gruppen die verschiedensten Raubtierfamilien, wie Katzen, Hunde, Bären, Marder usw. Auch dabei ist kennzeichnend, daß sich bei den größten Pflanzenfressern wie Antilopen, Rindern, Hirschen, Nashörnern, Schweinen und Elefanten Hörner, Geweihe und vergrößerte Zähne als Abwehrwaffen in Anpassung an die Bedrohung durch Großräuber, wie Löwen, Tiger, Panther, Irbisse, Pumas, Bären und Wölfe, herausgebildet haben. Ebenfalls stehen den obengenannten Waldvögeln aller Kontinente jeweils auch 2—4 Raubvogelformen im gleichen Biotop gegenüber: so in Mitteleuropa Habicht (*Accipiter gentilis*), Sperber (*Accipiter nisus*), Baumfalke (*Falco subbuteo*) und evtl. noch der kleine Adler *Aquila pomarina*, in den nordostbrasilianischen Wäldern vor allem *Leucopternis albicollis*, *Harpagus diodon*, *Urubitinga urubitinga*, in den ostafrikanischen Wäldern besonders *Accipiter tachiro* und *Buteo augur*, auf der Kleinen Sundainsel Flores *Accipiter fasciatus* und evtl. *Hieraëtus fasciatus*. So zeigt sich also auch in der Einschaltung eines gewissen Prozentsatzes von Raubtieren die Erfüllung der Lebensstätten mit Tiertypen.

Ch. Darwin war der Ansicht, daß die Organismen der meisten Lebensräume sich in einem labilen Gleichgewichtsverhältnis befinden, und davon sind auch heute noch viele Autoren überzeugt, die sich mit quantitativen Studien über Biocönosen befaßten. So sagt z. B. K. Friedrichs (1930): „Viele Arten der Lebensgemeinschaft können wirklich ein labiles Gleichgewicht erreichen und so lange aufrechterhalten, als sich die Verhältnisse nicht stark ändern, andere aber sind oft so weit von der mittleren Häufigkeit entfernt, daß bei ihnen nur von einer Tendenz, das Gleichgewicht zu erreichen, gesprochen werden kann." Und A. Thienemann (1940) äußerte sich ähnlich (p. 31): „Solch ein Lebensbezirk ist also besiedelt von lauter bestimmten Einzelwesen, die aber nicht, isoliert voneinander, nebeneinander leben, vielmehr durch lebenswichtige Beziehungen fest aneinander gebunden sind und so eine Lebensgemeinschaft bilden, innerhalb derer die Einzelglieder in einem relativ konstanten Mengenverhältnis zueinander stehen." Doch handelt es sich dabei um einen „stets erstrebten — nie erreichten — Ausgleich", eine „bewegte Harmonie" (Thienemann 1939, p. 14). Dem entsprechen ebenfalls die experimentellen Feststellungen von Gause und seinen Mitarbeitern (z. B. 1934, 1935, 1936) an gemischten Kulturen verschiedener Ciliaten oder Milben.

Schließlich sprechen auch die relativ hohen Individuenzahlen, die bei Auszählungen von Probeflächen erhalten wurden, dafür, daß die Biotope bis zum gewissen Grade als ausgefüllt gelten können. So stellte z. B. G. Schiermann (1930, 1934) bei Auszählungen von Brutvögeln im Sumpf- und Laubwald des Unter-Spreewaldes auf einem Quadratkilometer durchschnittlich 117,5 Brutpaare fest (an Stellen hoher Dichte sogar 284 Brutpaare), wobei vorherrschen der Buchfink (*Fringilla coelebs*) mit 9,2 Paaren, die Dorngrasmücke (*Sylvia communis*) mit 9,0 Paaren, die Kohlmeise (*Parus major*) mit 4,2 Paaren und das Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) mit 4,0 Paaren. Im märkischen Kiefernwald südlich Berlin (Kunersdorf) wurden dagegen durchschnittlich nur 106,8 Paare auf einem Quadratkilometer (bei hoher Dichte 236 Paare) festgestellt, darunter der Buchfink mit 36,1 Paaren, die Haubenmeise (*Parus cristatus*) mit 7,2 Paaren, der Baumpieper (*Anthus trivialis*) mit 7,0 Paaren, die Kohlmeise mit 6,6 Paaren, der Fitis (*Phylloscopus trochilus*) mit 5,6 und die Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*) mit 5,5 Paaren. Zu beachten ist hier die Ähnlichkeit der Besiedlungszahlen insgesamt trotz vorherrschend jeweils anderen Formen: es deutet dies darauf hin, daß der Erfüllung der Biotope Grenzen gesetzt sind durch Nahrungsmenge, Brutgelegenheit usw. Es ist deshalb von besonderem Interesse, daß auch in klimatisch schon stärker abweichenden Gebieten noch größenordnungsmäßig ähnliche Zahlenwerte gewonnen wurden. So stellte z. B. J. Soveri (1940) in finnischen Fichtenwaldgebieten (*Myrtillus*-Typ) [1934] 122 bzw. 150 Brutpaare pro Quadratkilometer fest (vgl. p. 150), wobei auch der Buchfink mit 28 bzw. 32 Paaren vorherrschte, in Laubwäldern (*Myrtillus*-Typ) 236 bzw. 266 Paare, in trockenen Kieferheidewäldern (*Calluna*-Typ) 34 bzw. 42 Paare. Insgesamt handelt es sich hier also um größenordnungsmäßig ähnliche Werte. Entscheidend wird für die Beurteilung natürlich erst die Beobachtung solcher Zahlen im Laufe längerer Zeiträume sein. Leider gibt es aber nur erst Untersuchungen über den Massenwechsel einzelner Arten und nicht ganzer Faunen.

Doch lehren auch einzelne Arten bereits, daß ihre Individuenzahl jeweils begrenzt ist. So geht z. B. aus den schönen Untersuchungen von S. Ch. Ken-

DEIGH (1934) am Haus-Zaunkönig *(Troglodytes aëdon)* hervor, daß auf einer 13 Jahre lang beobachteten Kontrollfläche (14 acres im Staate Ohio) der Bestand an Brutpaaren sich im allgemeinen zwischen 9 und 11 hielt. Eine Bestandsminderung auf 6 Paare im Jahre 1926, die durch den vorherrschend kalten Winter verursacht war, wurde bis 1929 wieder kompensiert, und dann blieb die Zahl der Brutpaare wieder einigermaßen konstant, wie die folgende Zusammenstellung zeigt:

1921: 9 Brutpaare	1928: 8 Brutpaare
1922: 9 Brutpaare	1929: 11 Brutpaare
1923: 11 Brutpaare	1930: 11 Brutpaare
1924: 9 Brutpaare	1931: 9 Brutpaare
1925: 9 Brutpaare	1932: 10 Brutpaare
1926: 6 Brutpaare	1933: 14 Brutpaare
1927: 7 Brutpaare	

Einer Biotopsättigung entsprechen auch die Zahlen, welche die Dichte der Besiedlung im Erdboden angeben. Auf einer Mähwiese an der Enns in 620 m Höhe auf Schwemmsandboden stellte z. B. H. FRANZ (1941) in den obersten 3 cm eines Quadratmeters Boden im August an Metazoen fest: 1 560 000 Nematoden, 140 000 Rotatorien, 1400 Enchytraeiden, 16 Lumbriciden, 880 Schnekken, 56 Tausendfüßler, 8920 Milben, 1280 Ameisen, 168 Käfer, 72 Käferlarven und 192 Fliegenlarven. Eine Mähwiese der Moorwirtschaft Admont in 650 m Höhe enthielt auf der gleichen Fläche 1 800 000 Nematoden, eine Magerwiese (Nardetum) oberhalb Admont (710 m) 600 000, eine andere Magerwiese (Kaiserau, 1160 m), 500 000 Nematoden usw. Auch hier sind die Zahlen vergleichbarer Biotope so ähnlich, daß man wohl eine mehr oder minder vollständige Erfüllung annehmen darf. Für den Evolutionsvorgang bedeutet all dies, daß viele Biotope in der freien Natur im allgemeinen mit Tierformen gesättigt sind und daher hier nur noch eine verhältnismäßig geringe Differenzierung neuer Arten und Gattungen stattfindet.

Es ist nun aber zu beachten, daß verschiedene kritische Forscher gerade in neuerer Zeit das Bestehen eines solchen Gleichgewichtszustandes leugnen. So schreibt z. B. CH. ELTON (1930): „'The balance of Nature' does not exist, and perhaps never has existed. The numbers of wild animals are constantly varying to a greater or less extent, and the variations are usually irregular in period and always irregular in amplitude". Ähnlich äußerte sich z. B. F. S. BODENHEIMER (1930). Auch die Einführung und oft schnelle Ausbreitung fremder Tierarten wie der Bisamratte oder der Fasanen in Mitteleuropa oder der europäischen Sperlinge, Stare usw. in Nordamerika läßt erkennen, daß die Biotope keineswegs immer gesättigt sind. Allerdings sind mit solchen Ausbreitungsvorgängen doch auch oftmals erhebliche Änderungen der ursprünglichen Biocönosen verbunden. So hat z. B. die Wollhandkrabbe im Hamburger Hafen den Bestand der kleinen Muschel *Sphaerium corneum* weitgehend reduziert (M. E. THIEL 1930), und in Neuseeland und Australien sind durch die Einführung zahlreicher europäischer Tierformen bekanntlich die endemischen Biocönosen stellenweise fast völlig vernichtet.

Es gibt also allenthalben sowohl relativ gesättigte als auch ungesättigte Biocönosen und dementsprechend sind verschiedene Möglichkeiten gegeben für verlangsamte oder lebhafte phylogenetische Spezialisierung. Da in den Landbiotopen die ökologischen Faktoren, besonders Temperatur, Feuchtigkeit und Vegetationsverhältnisse, räumlich und zeitlich erheblich stärkeren Schwankungen ausgesetzt sind als in den Wasserbiotopen, so sind die ersteren seltener konsolidiert und vollständig „erfüllt" als die letzteren, und der Evolutionsprozeß ist im ganzen lebhafter. Das drückt sich auch darin aus, daß es in Landbiotopen ganz erheblich mehr Arten, Gattungen und Familien gibt als in Gewässern. Nach W. ARNDTS Berechnungen (1940) kannte man bis 1939 in Deutschland einschließlich der südlichen Ostsee und des südöstlichen Viertels der Nordsee rund 40 300 Tierarten, von denen nur knapp 10% im Meere leben. —

Zusammenfassend sei noch einmal festgestellt, daß auch die sukzessive Abnahme der Formaufspaltung in der Phase der Spezialisierung auf der Grundlage der zunehmenden Biotoperfüllung und Konkurrenzzunahme mit Mutation und Selektion ausreichend verständlich gemacht werden kann und wir nicht zu der Annahme gezwungen sind, noch unbekannte autonome Entwicklungsfaktoren für die Phylogenese-Verlangsamung vorauszusetzen.

II. Irreversibilität

In der Phase der Spezialisierung ist nun nicht selten eine Erscheinung festzustellen, die von L. DOLLO (1893) zuerst in ihrer Bedeutung erkannt und als „Gesetz der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung" seither sehr viel diskutiert wurde. Die Irreversibilität bedeutet nach diesem Forscher „qu'un organisme ne peut retourner, même partiellement, à un état antérieur, déjà realisé dans la série de ses ancêtres". Wie vor allem O. ABEL später (1911, vgl. 1929, p. 310) ausführte, handelt es sich um die generelle Feststellung, daß ein im Laufe der Phylogenese reduziertes Organ niemals wieder seine frühere Stärke erlangt und ein verschwundenes Organ nicht wiederkehrt, sondern bei sekundärer Rückkehr zur ehemaligen Lebensweise höchstens durch andere anatomische Konstruktionen ersetzt wird. O. ABEL, E. DACQUÉ (1935), K. BEURLEN (1937) u. a. vertraten die Ansicht, daß es sich hier tatsächlich um ein „Gesetz" handele — BEURLEN nennt es die Grundkategorie des geschichtlichen Ablaufs —, während von anderen Autoren nicht wenige Ausnahmen angeführt werden, die es angezeigt erscheinen lassen, nur von einer „Regel" zu sprechen. Das eindrucksvollste Beispiel ist der schon von DOLLO mitgeteilte Befund der zweimal verschiedenartig ausgebildeten Panzerung bei manchen Schildkröten. Der Panzer dieser Reptiliengruppe wird normalerweise durch Knochenplatten gebildet.

Ein Entwicklungszweig ging zum Hochseeleben über, wobei der nun störende schwere Panzer bis auf ein dünnes Knochengerüst abgebaut wurde (in Jura- und Kreideperiode). Bei sekundärer Rückkehr zum Küstenleben wurde dann aber erneut eine Panzerung entwickelt, doch diesmal in der Haut oberhalb des alten Panzers. Für viele andere charakteristische Beispiele sei vor allem auf die sehr lesenswerten ausführlichen Besprechungen des Problems bei O. ABEL (1929) und E. DACQUÉ (1935) sowie die dort genannte Literatur verwiesen.

Nun existieren aber fraglos auch Ausnahmen. So stammen z. B. die Zahnwale mit ihrem vielzähnigen isodonten Gebiß von Urwalen (Archaeoceti) wie *Protocetus* und *Zeuglodon* ab, deren Gebiß aber noch typisch heterodont war mit dreieckigen Molaren und Praemolaren (Abb. 24). Die heutigen Zahnwale haben also sekundär wieder ein gleichförmiges Gebiß erworben, wie es die Reptilienvorfahren der Säugetiere, zumindest die Cotylosaurier hatten. Ein anderer Fall

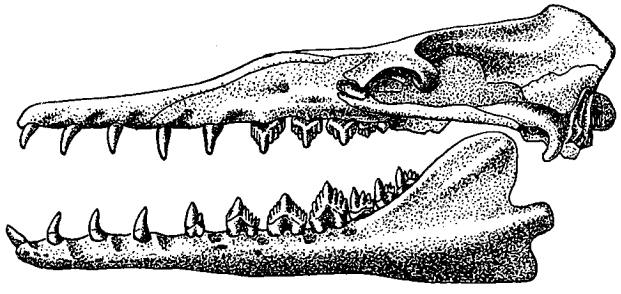


Abb. 24 Schädel des obereocänen Urwals *Zeuglodon* von Alabama (nach REMINGTON-KELLOGG aus ABEL 1939).

betrifft die Ausprägung der Wirbelsäule. Diese wurde im Verlaufe der Entwicklung von Crossopterygiern über Amphibien zu Reptilien durch Sonderung von Hals-, Brust-, Lenden- und Schwanzregion zunehmend differenziert, doch wurde die Unterschiedlichkeit der Abschnitte wieder aufgehoben, als sich durch Verlust der Gliedmaßen Schlangen und Schleichen (Anguidae, Amphisbaenidae u. a.) herausbildeten.

Welche biologischen Tatsachen liegen nun der Regel der Nichtumkehrbarkeit zugrunde, und wodurch sind die Ausnahmen zu erklären? Entscheidend für diese Frage ist die Feststellung der Genetik, daß die ersten Schritte der phylogenetischen Abänderung, die Mutationen, prinzipiell reversibel sind. Eine Mutante kann zurückmutieren und ist dann hinsichtlich des von dem betreffenden Gen kontrollierten Merkmalskomplexes nicht von der Ausgangsform zu unterscheiden. Allerdings dürfte gelegentlich durch das Eingreifen von Nebengenen, die nach Mutation eines Hauptgens dessen Funktion übernommen haben können, die Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes durch Rückmutation erschwert sein (vgl. die zusammenfassende Darstellung von H. J. MULLER 1939). So besteht also jederzeit die Möglichkeit, daß zumindest kurze stammesgeschichtliche Entwicklungsschritte völlig umkehrbar sind. Es

ist denkbar, daß manche Ausnahmen der Irreversibilitätsregel durch derartiges Rückmutieren zustande gekommen sind. Wenn z. B. bei heutigen Pferden gelegentlich statt der Griffelbeine wohlentwickelte kleine Zehen mit Hufen auftreten, also ein echter Atavismus vorliegt (Abb. 25) (nicht etwa nur Spaltung einer Zehenanlage), so könnte dies versuchsweise so erklärt werden, daß genetisch die Potenz für die Ausbildung von 3 Zehen vorliegt, normalerweise aber durch ein Gen oder deren mehrere der mittlere Strahl (III.) in seinem Wachstum so gefördert wird, daß er den Seitenzehen in der Wachstumsphase kompensatorisch zuviel Nährstoffe entzieht und die Differenzierung der distalen Abschnitte damit unterbindet. Fallen diese verstärkenden Gene aus oder werden sie durch Rückmutation in ihrer Wirksamkeit beschränkt, so unterbleibt die Wachstumshemmung für die Seitenzehen. Tatsächlich ist ja auch das Metacarpale bzw. Metatarsale III bei polydactylen Pferden zumeist schwächer als normal ausgebildet (vgl. auch F. WEIDENREICH 1931). Eine entsprechende Erklärung wäre auch für manche anderen derartigen „Spontanatavismen" (L. PLATE) möglich, wie z. B. für das atavistische (normalerweise gehemmte) Auftreten einer 4. Zehe bei Meerschweinchen (F. WEIDENREICH 1931), Hinterextremitäten-Rudimenten bei Walen und Delphinen (R. CH. ANDREWS 1921, M. M. SLEPTSOV 1939), überzähligen Zitzen bei Säugetieren usw.

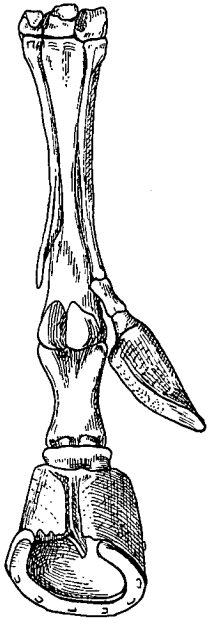


Abb. 25 Rechter Vorderfuß eines atavistisch polydactylen Fußes eines Hauspferdes (nach WOOD MASON aus BOAS 1917).

Aber auch die von L. PLATE (1910) davon unterschiedenen „Hybrid-Atavismen" sind genetisch verständliche Umkehrungen der Phylogenese. Hier handelt es sich darum, daß ein Merkmal oder Merkmalskomplex polygen bedingt ist und deshalb nicht mehr ausgebildet wurde, weil eins oder mehrere dieser Gene bei einer Stammesreihe verloren gingen. Kommen nun durch Rassenkreuzung wieder alle Gene zusammen, so kann auch das Ausgangsmerkmal wieder erscheinen. L. PLATE führte als Beispiel den Rückschlag auf die Wildfarbe bei Kreuzung silbergrauer mit weißen Mäusen an. Einen parallelen Fall bildet das Auftreten von ursprünglichen, einer ganzen Verwandtschaftsgruppe eigentümlichen, aber bei den Kreuzungspartnern nicht vorhandenen Färbungssonderheiten bei Bastarden von Kanarienvögeln mit Girlitz *(Serinus canaria serinus)*, Stieglitz *(Carduelis carduelis)*, Hänfling *(C. cannabina)* und Grünling *(Chloris chloris)* (vgl. G. TH. KLATT 1901 u. R. MARK 1930).

Wenn nun auch diese Spontan- und Hybridatavismen mit Recht als Ausnahmen von der Irreversibilitätsregel angesprochen werden können, so sind für die größeren Schritte der transspezifischen Evolution derartige Umkehrungen anscheinend sehr selten. Und auch bei unseren oben genannten Beispielen einer

sekundären Isodontie bei Zahnwalen und einer weitgehenden sekundären Aufhebung der Wirbelsäulendifferenzierung bei Schlangen und Schleichen handelt es sich wohl nur um den Wiedererwerb eines generellen Merkmals, eben der Gleichförmigkeit, aber nicht um die Wiederkehr des speziellen, völlig gleichen, anatomischen Zustandes, denn das Walgebiß ist so wenig identisch mit einem Reptilgebiß wie die Schlangenwirbelsäule mit einer Fischwirbelsäule (vgl. auch W. K. Gregory 1936). Und Entsprechendes gilt für die Entwicklung einer sekundären Schalenlosigkeit von Schnecken, für die sekundäre Entwicklung einer mützenförmigen, nichtspiraligen Schale bei Schnecken (*Ancylus* u. a.), die sekundäre Flügellosigkeit von Insekten, die sekundäre Ausbildung von Kiemen (nicht Tracheenkiemen) bei Insektenlarven (z. B. im Hinterdarm der Plecoptere *Nemura*, „Blutkiemen" bei *Apanteles*- und *Pelobius*-Larven usw.).

Wir können also zusammenfassend feststellen, daß für alle größeren Entwicklungsschritte die Irreversibilitätsregel durchaus gültig ist und daß ihr deshalb auch eine sehr große Bedeutung bei der Eingliederung fossiler Formen in Stammesreihen zukommt. Dieses praktische Zutreffen der Regel trotz der theoretisch prinzipiell möglichen Umkehrmöglichkeit der Entwicklung durch Rückmutationen und Wiederzusammentreffen rassisch oder artlich getrennt gewesener Gene ist nun aber auch ohne weiteres verständlich. Wir sahen ja im 2. Kapitel, daß die Mutation ein stetiger Vorgang ist und daß auch die natürliche Auslese stets am Werk ist, daß also die Organismen in stetiger, wenn auch manchmal sehr langsamer Umwandlung begriffen sind. Werden nun im Verlauf einer Phylogenese die Umweltsbedingungen einmal derart verändert, daß sie früheren Verhältnissen entsprechen, und sind für den Organismus entsprechende anatomische Konstruktionen wie ehedem von Vorteil, so werden sie sich doch nicht wieder in identischer Weise herausbilden können, weil die Tiere sich ja insgesamt inzwischen gewandelt haben. Die sekundär wieder gleiche Milieusituation trifft also nicht mehr die gleiche Gestalt des Organismus und kann deshalb zumeist auch nur Ähnliches, nicht Identisches hervorbringen. Man kann daher K. Beurlen zustimmen, wenn er die Irreversibilität (1937, p. 44) als „die formale Bedingung des geschichtlichen Geschehens" bezeichnet, aber es besteht keinerlei Notwendigkeit, mit diesem Autor zu folgern (p. 37), daß „die Kategorie der Irreversibilität besagt, daß der stammesgeschichtliche Ablauf eigengesetzlich, nicht mechanisch ist". Wie wir sahen, läßt sich die Nichtumkehrbarkeit vielmehr durchaus auf der Basis der schon so weitgehend analysierten Vorgänge der Mutation und Selektion und der damit gegebenen steten Wandlung im Laufe der Zeit erklären.

III. Regeln der transspezifischen Konstruktionsänderungen

Transspezifische Änderungen als Wandlungen eines konstruktiven Systems

Bei der Diskussion des phylogenetischen Formwandels ist schon mehrfach darauf hingewiesen worden, daß die Organismen auf allen Stufen harmonische Gebilde bleiben, d. h. daß stärkere Abwandlungen eines Organs auch mit den dadurch erforderlichen Veränderungen des übrigen Körpers einhergehen. So wurden z. B. bei der parallelen Herausbildung von Lauftieren der verschiedenen Wirbeltierordnungen (Perissodactylen, Artiodactylen, Rodentier, Carnivoren, Marsupialier) nicht nur die Beine verlängert und die bewegenden Muskeln kräftiger, sondern es wurde auch die Zehenzahl stets reduziert, der Aufhängemechanismus der Beine, wie das Becken, verstärkt, die Sohle wurde stärker gefestigt und gepolstert, Herz und Lungen auf stärkere Beanspruchung umgestellt, Augen meist relativ vergrößert und auch andere Instinkte im Verhalten gegenüber Feinden (z. B. Verstärkung der Fluchtinstinkte) oder zu Artgenossen ausgebildet. Wie kommen nun solche Koadaptationen, solche „Synorganisierungen" (A. Remane 1952) zustande? Wird nur durch richtungslose Mutation und natürliche Auslese ein derartiges Merkmal nach dem anderen hinzuerworben oder bleibt tatsächlich auf jeder Stufe eine gewisse harmonische Konstruktion des ganzen Tieres erhalten? Nicht wenige Tatsachen machen die letztere Möglichkeit wahrscheinlicher, und es ist deshalb verständlich, wenn in den letzten Jahrzehnten die „Ganzheitlichkeit" alles Formwandels betont wird und wenn dabei — oft unter Ablehnung der Annahme einer summenhaften Hinzufügung von einzelnen neuen Merkmalen — nach spezifischen Gesetzmäßigkeiten solcher ganzheitlichen Veränderungen gesucht wird.

Nun ist aber fraglos der Gegensatz von „summenhafter" und ganzheitlicher Betrachtungsweise nicht selten überspitzt worden. Es wird wohl kein Biologe je ernstlich bestreiten wollen, daß nicht durch die Einwirkung verschiedener Merkmale eines Organismus aufeinander neue Eigenschaften, „Systemeigenschaften", zustande kommen. Wird dies doch bereits durch die Eigenheiten aller histologischer Strukturen demonstriert. Im Explantat wachsen manche embryonalen Gewebe zu Zellhaufen heran, die eine spezifische Differenzierung zumindest morphologisch ganz oder teilweise vermissen lassen und bereits differenzierte Gewebe erwachsener Tiere können sich im Explantat weitgehend dedifferenzieren. Erst bei gegenseitiger Einwirkung verschiedener Gewebekulturen aufeinander setzt in solchen Fällen die typische Differenzierung ein. Daß dabei vor allem gegenseitige chemische (daneben natürlich auch morphologische) Beeinflussungen der Gewebe untereinander wirksam sind, geht z. B. daraus hervor, daß durch häufiges Umsetzen und Waschen von Gewebskulturen, d. h. durch die Ausschaltung der spezifischen Hormone und Trephone, eine besonders weitgehende Entdifferenzierung einsetzt, so daß selbst Epithelien

schleierartig auswachsen (vgl. W. GAWRILOW 1941) (Abb. 26). Nicht wenige charakteristische morphologische Eigenschaften von Zell- und Gewebetypen sind also trotz einer unverkennbaren Autonomie ihrer Differenzierung „Systemeigenschaften", die sich nur durch „ganzheitliche" Betrachtungsweise der Ontogenese von Geweben verstehen lassen. Und ähnlich ist es mit der Formung von Organen. Explantiertes Wirbeltier-Nervengewebe wuchert allseitig, wobei die Zellen peripher dichter gelagert sind und ihre Fasern nach innen schicken. Rings von Mesenchymgewebe umgeben, schließt sich das Nervengewebe zu einem „Neuralrohr", in dem die Ganglienzellen nun zentral angeordnet sind und die Fasern mehr zentrifugal verlaufen. Einseitig daneben liegendes Chordagewebe induziert eine Spaltbildung im Nervengewebe (Abb. 27, vgl. J. HOLTFRETER 1934). Derartige Induktionswirkungen sind bekanntlich schon in großer Zahl festgestellt worden. Da nun die Gestalt keines Gewebes und vor allem keines Organes ohne solche wechselseitigen Beeinflussungen zustandekommt, so wird damit deutlich, daß die Systemmerkmale im allgemeinen bei den Organismen überwiegen.

Auch bei der Manifestation der Gene kommen durch Koppelungserscheinungen, Positionseffekt und vor allem durch Pleiotropie, d. h. durch das wechselseitige Reagieren der von den einzelnen Genen in Gang gesetzten physiologischen Abläufe miteinander, sowie schließlich durch die modifikatorischen Abwandlungen bei der ontogenetischen Ausprägung der Merkmale usw. Systemmerkmale in weitestem Maße zustande. Die moderne ganzheitliche Betrachtungsweise wird sich deshalb lange Zeit fruchtbar erweisen, denn die wesentlichen Regelhaftigkeiten, denen die Biologie heute nachspürt, sind solche „Gefügegesetzlichkeiten". Aber wir dürfen natürlich nicht vergessen, daß die Gesetzlichkeiten höherer Ordnung nicht erforscht werden können, bevor nicht das Stadium der isolierten Komponenten jeweils einen gewissen Abschluß erreicht hat.

Wenn somit kein Zweifel sein kann, daß auch beim phylogenetischen Formwandel eine ganzheitliche Betrachtungsweise unentbehrlich ist, so soll aber auch betont werden, daß damit in keiner Weise die Annahme besonderer, völlig unbekannter oder unanalysierbarer Systemkräfte etwa im Sinne eines Vitalismus verbunden zu sein braucht. Da bisher auch im Bereich des Organischen — von den parallelgesetzlich zugeordneten Bewußtseinstatsachen abgesehen — nur kausale Abläufe bekannt wurden, liegt kein Anlaß vor, daran zu zweifeln, daß es sich nicht auch bei den Gefügegesetzlichkeiten um kausale Zusammenhänge handelt (über die drei bei Lebewesen wirksamen Gesetzlichkeiten vergleiche auch B. RENSCH 1949). Es ist lediglich wahrscheinlich, daß es sich zum Teil um verhältnismäßig komplexe und daher meist nur schwer analysierbare Einwirkungen handelt, wie dies z. B. auch H. A. STOLTE (1937) und H. WEBER (1939) betonten und wie es ebenfalls L. VON BERTALANFFY (1932, 1942, 1949) trotz schärferer Betonung der organismischen Sondergesetzlichkeiten annimmt.

Es ist nun zu fragen, wie weit derartige Gefügewirkungen und wieweit die harmonische Ganzheitlichkeit bei der transspezifischen Evolution bereits analysierbar ist und ob noch Anlaß besteht, autonome Faktoren im Sinne einer phylogenetischen Selbststeuerung oder eines „aktiven Reaktionsvermögens" im

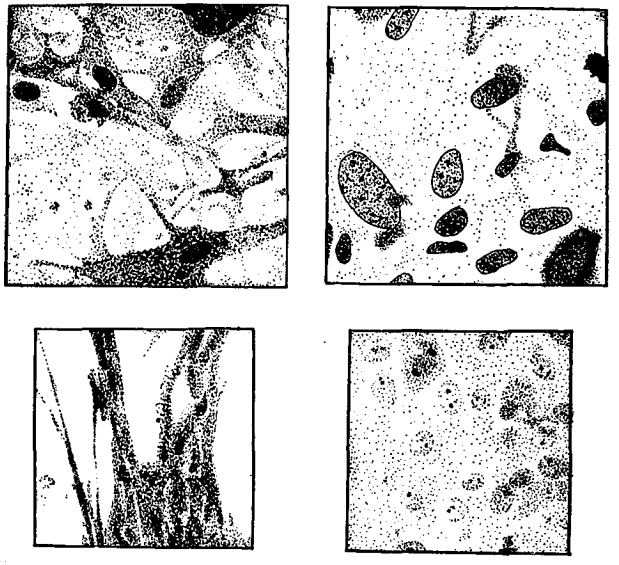


Abb. 26 Entdifferenzierung durch mehrfaches Waschen und Umsetzen von Explantaten. Oben: Lebergewebe eines Hamsters. Links: 6 Tage alt. Rand des noch nicht entdifferenzierten Wachstums. Rechts: gleiches Explantat nach 14 Tagen (Wachstum in Form von Schleiern). Unten: embryonales Irisgewebe der Henne (8 Tage). Links Explantat von 3 Tagen: Beginn des stielhaften Wachstums. Rechts: gleiches Explantat nach der 15. Umsetzung. Entdifferenziert. (Wachstum in Form von Schleiern). (Nach GAWRILOW 1941).

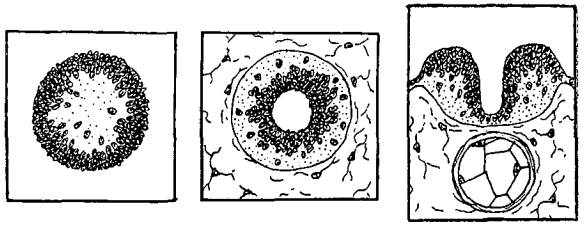


Abb. 27 Schema des formenden Einflusses benachbarter explantierter Gewebe aufeinander. Links: reines Nervengewebe, Mitte: Neuralrohrbildung im Mesenchym-Gewebe, rechts: Spaltbildung im Nervengewebe durch anliegendes Chorda-Gewebe (nach HOLTFRETER 1934).

Sinne H. BÖKERS (s. u.) anzunehmen. Bei der speziellen Analyse ganzheitlicher Formwandlungen ist dann weiterhin zu fragen, in welchem Ausmaß bereits bestimmte Gene komplexe und konstruktive Auswirkungen haben und wieweit Auslesefaktoren die korrelativen Bindungen im Gefüge der Organismen bestimmt haben. Wir werden dabei sehen, daß mit pleiotroper Genwirkung, mit den Korrelationserscheinungen besonders hinsichtlich der Wachstumsallometrien und der Kompensationswirkungen ausreichende Grundlagen für die Deu-

tung der Formänderungen gegeben sind und daß neben richtungsloser Mutation und Selektion bislang keine weiteren evolutiven Grundfaktoren vorausgesetzt zu werden brauchen.

Konstruktive Gene

Zunächst ist festzustellen, daß sich viele, vermutlich die meisten Gene trotz einer meist enger begrenzten Hauptwirkung pleiotrop auswirken, da die entwicklungsphysiologischen Prozesse, die sie in Gang setzen, in mannigfacher Weise miteinander interferieren. Ein kennzeichnendes Beispiel ist etwa das Gen polyphaen bei *Drosophila funebris* (Abb. 28), das allein fünf verschiedene grobmorphologische Abweichungen vom Normaltyp hervorbringt: unregelmäßige Verteilung und Beborstung der Ommatidien, abnorm pigmentiertes und meist

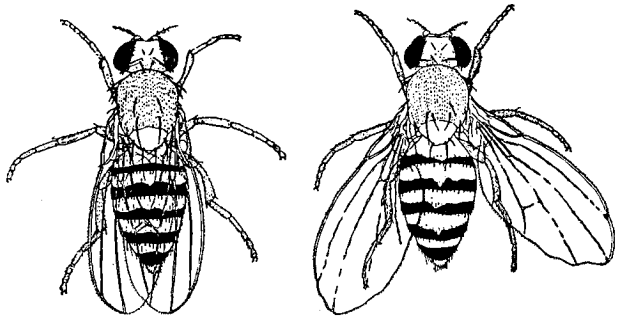


Abb. 28 Links ein normales, rechts ein polyphaen-Weibchen von *Drosophila funebris* (nach H. TIMOFÉEFFRESSOVSKY 1931).

an den hinteren Tergitenrändern verdicktes Abdomen, gespreizte Flügelhaltung, unvollständige Flügeladerung, Reduktionen und zahlenmäßige Veränderung der Beborstung von Kopf und Thorax (vgl. H. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1931). Dieses Gen ist aber homozygot letal und damit ohne evolutionistische Bedeutung.

Bei einem anderen Falle, auf den ich schon 1925 aufmerksam machte, können wir das Zustandekommen der pleiotropen Auswirkung auch phänogenetisch verfolgen. Bekanntlich kommt der lebhafte metallische Schiller von Vogelfedern dadurch zustande, daß die Federradien, die aus einer einfachen Kette verhornter Zellen bestehen, in ihrem distalen Abschnitt verbreitert sind, wodurch die zur Verankerung innerhalb der Federfläche notwendigen Häkchen zum Teil kompensatorisch reduziert sind. Nun haben albinotische Exemplare von Schillervögeln, die meist, so z. B. beim Pfau, nur durch ein rezessives Gen unterschieden sind, das die Melaninpigmentierung, bzw. die Ausfällung des Melanins aus seinen Vorstufen hervorruft, „normale" Federstruktur. Diesen Albinos fehlt also nicht nur das Pigment, sondern auch die Schillerstruktur (Abb. 29), d. h. die distalen Radiusenden bestehen aus schmalen, langgestreckten Zellen, an denen Borsten und Häkchen normal ausgebildet sind. Wie nun durch die allgemeine Proportionalität von Radiusbreite zur Stärke der Pigmentierung und zur Stärke des Schillers und durch experimentelle Hervorrufung von Schillerradien durch Erhöhung der Melaninpigmentierung (z. B. durch Aufenthalt in relativ feuchter Luft oder relativ dunkler Umgebung) deutlich wird, bringt starke Melaneinwanderung in die Radiuszellen die Schillerstruktur sekundär hervor, da diese nach neueren Untersuchungen W. J. SCHMIDTS (1952) an die Oberfläche der flachen Melaninkörnchen gebunden ist. Ein stärkerer Schillereffekt kommt dadurch zustande, daß die Radiuszellen, die in der Federanlage dicht parallel hintereinander liegen, sich bei starker Melaninzufuhr nur seitlich ausdehnen können, d. h. abflachen. Sie werden damit bandartig und ihre oberste Schicht von Melaninkörnchen ergibt insgesamt eine starke Schillerwirkung (Interferenzerscheinungen). Das Baumaterial für die Häkchen, die sonst zur Verankerung in der Rinne der gegenüberliegenden Bogenradien dienen, wird bei der Verbreiterung mit verbraucht. Es entsteht also durch ein Gen, das unmittelbar nur die Ausfällung von viel Melanin in den Federanlagen bewirkt, pleiotrop auch eine andersartige Federstruktur, die z. B. für die flugmechanisch wichtigen Schwungfedern wegen des nun mangelnden Zusammenhalts der Federfahne ungeeignet ist. Deshalb greift — anscheinend durch natürliche Auslese ausgeschaltet — die Schillerstruktur bei stark metallischen Vögeln wie Kolibris, Nektarvögeln, Glanzfasanen usw. auch nie auf die Handschwingen über (vgl. B. RENSCH 1927).

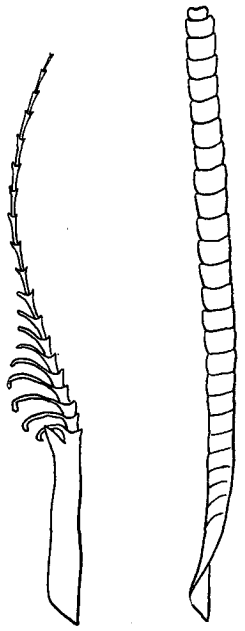


Abb. 29 Federradien von den Oberschwanzdecken des Pfaus (*Pavo cristatus*). Links: normaler Hakenradius eines albinotischen Vogels; rechts: Schiller-Radius eines normal pigmentierten Vogels (nach RENSCH 1925).

Mit ähnlichen konstruktiven Abwandlungen haben wir es auch bei den Genen zu tun, welche die Differenzierung der einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule bestimmen. Wie E. FISCHER (1933) und K. KÜHNE (1934) an reichem Zwillingsmaterial darlegten, werden die kaudalen Grenzen von Brust-, Lenden-, Kreuz- und Steißwirbeln durch Gene bestimmt, welche die Reaktionsgeschwindigkeiten bei der Ausdifferenzierung ganzer Wirbelsäulenabschnitte beeinflussen. Da ein von kranial nach kaudal fortschreitendes Differenzierungsgefälle vorliegt, so wirkt sich eine Entwicklungsbeschleunigung in einer kopfwärts gerichteten Tendenz der Verschiebung von Wirbeltypengrenzen aus. Beim Menschen verwächst deshalb z. B. eine in der Ontogenese angelegte 13. Rippe beschleunigt mit dem 20. Wirbel und verschwindet. Da die Wirbelausprägung mit der Bildung der zugehörigen Muskeln und Nerven korreliert ist, handelt es sich also

um harmonisch auf die Richtung von ganzen anatomischen Konstruktionen wirkende Gene, welche vielleicht, wie E. FISCHER schon betonte (1933, p. 216), für einen Teil der von H. BÖKER erkannten „Umkonstruktionen" Erklärungsmöglichkeiten bieten. Zum Teil ist auch die im einzelnen verschiedenartig bedingte Reduktion der Schwanzwirbelsäule, die in den verschiedensten Säugetierordnungen auftritt, auf solche konstruktiven Gene zurückzuführen. F. STEINIGER (1938) wies in seiner zusammenfassenden Studie über die Verhältnisse mit Recht darauf hin, daß die hier quantitativ oft so weitgehende Reduktion dadurch erleichtert ist, daß es sich um ein wenig differenziertes und deshalb stark beeinflußbares Material handelt, und daß in diesem letzten Abschnitt der Wirbelsäule keine wesentlichen Teile des Rückenmarks mehr gelegen sind, weshalb eine gegen die Reduktion wirkende Selektion fortfällt oder von geringer Bedeutung ist.

In besonderem Maße dürfen auch viele Erbfaktoren als solche konstruktiven Gene aufgefaßt werden, welche die Produktion von Hormondrüsen abändern. Beim hypophysären Zwergwuchs von Hausmäusen, bei dem durch ein rezessives Gen die eosinophilen Zellen im Hypophysenvorderlappen ausgefallen sind, entstehen gleichzeitig Defekte bzw. Unterentwicklung an Thymus, Thyreoidea, Pancreas, Gonaden, die Tiere bleiben im ganzen klein, und es findet kein Descensus testiculorum statt (vgl. G. D. SNELL 1929, H. GRÜNEBERG 1943). Die rezessive Schwanzlosigkeit von Haushühnern äußert sich in einer Rudimentation von Pygostyl, freien Schwanzrippen, Bürzeldrüse, Schwanzfedern, Deformation der Beckenknochen, die verringerten Kalkgehalt aufweisen. W. LANDAUER, der diese Mutation beschrieb (1945), stellte nun fest, daß der gleiche Merkmalskomplex durch Insulinzufuhr in das Dottermaterial von normalen Eiern hervorgerufen werden kann (vgl. 1946, 1947), daß die rezessive Mutation also wohl auf einer Veränderung der Insulinproduktion beruht.

In welchem Ausmaß Hormone und damit evtl. Mutationen, welche die Größe und Produktion von Hormondrüsen verändern, bei der Gestaltung eines Bauplans wirksam werden können, mag auch an der vielseitigen Beeinflussung durch Prolaktin und durch Thyroxin verdeutlicht werden.

1. Prolaktin des Hypophysenvorderlappens steigert bei Tauben die Größe von Leber, Pancreas und Darm, die Größe des Kropfes, in dem es die Absonderung eines käsigen Sekrets auslöst, es erhöht den Blutzuckerspiegel, steigert die Glykogenbildung in der Leber, steigert die Wirkung thyreotropen Vorderlappenhormons (vgl. O. RIDDLE 1937, 1938) und löst schließlich die Brutpflegeinstinkte aus (vgl. Abb. 30).

2. Thyroxin der Schilddrüse steigert das Wachstum von Herz, Leber und Niere, steigert allgemein den Stoffwechsel (hemmt aber in größeren Dosen), vermindert Leberglykogen und Körperfett, erhöht Atem- und Pulsfrequenz, erhöht die Erythrocytenzahl, beschleunigt Haar- und Federwachstum, ruft

Mauserung hervor, hemmt die Genitalentwicklung und verhindert das Einsetzen des Winterschlafs.

W. J. HARMS (1934) hat nun den interessanten Versuch gemacht, die bei Ebbe in der Mangrovezone außerhalb des Wassers lebenden Fischchen der Gattung *Periophthalmus* mit Thyroxingaben zu behandeln. Dadurch wurden sehr viele Organe abgewandelt, und zwar nicht nur in harmonischer Weise, sondern auch insofern in gleicher Richtung, als verschiedene Änderungen eine zunehmende Anpassung an das Landleben darstellten. So wurden erzielt: 1. leichte Verlängerung der Vorderflossen, 2. Verdickung der Epidermis, 3. freiwillig längerer Aufenthalt im Trockenen, 4. Verkleinerung der Mundöffnung, 5. Rückbildung der Hautlappen an Lippen und Mundwinkeln, 6. Gedrungener- und Kleinerwerden der Kiemendeckel, 7. Kiemenreduktion bis zur halben Strahlenlänge, 8. Zunahme der Lufttatemfrequenzen, 9. lebhaftere Färbung, 10. gedrungenere Gestalt der Schwanzflosse, 11. stärkere Verkalkung der Flossenstrahlen, 12. Vergrößerung der Hypophyse, 13. dichtere Struktur der Urniere, Verkleinerung der Kanälchen, stärkere Durchblutung, 14. kompaktere Eingeweide, festere Mesenterien, 15. kräftigere Enddarmmuskulatur, 16. Lebervergrößerung und 17. Verkleinerung der „Hörsteine" im Labyrinth.

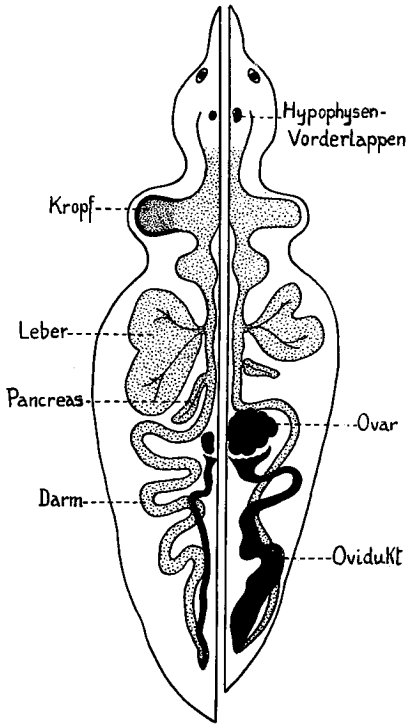


Abb. 30 Schematische Darstellung der Auswirkung einer Prolaktinwirkung auf die Taube. Linke Hälfte mit Prolaktin behandelt, rechte unbehandelt. (Nach RIDDLE 1938, kombiniert.)

Ähnlich vielseitig wirken sich auch alle anderen Stoffwechselhormone und auch die Sexualhormone aus, die gleichfalls in den Stoffwechsel eingreifen. Alle Mutationen, die Hormonquantitäten ändern, haben also eine „konstruktive" Wirkung.

Bei Pleiotropiewirkungen können schließlich auch ganz indirekt, eigentlich modifikatorisch betroffene Merkmalskomplexe angeschaltet sein. Durch eine unvollständig dominante Mutation entstand bei Haushühnern das Lockenhuhn (frizzle-fowl), bei dem die Federn unvollständig verhornt und gelockt sind. Dadurch tritt nun ein erhöhter Wärmeverlust an der Haut auf, der seinerseits zur Abänderung einer Reihe von Merkmalen führt: Herzschlagbeschleunigung, Ventrikelhypertrophie, erhöhte Blutmenge, vergrößerte Milz, erhöhtes Pan-

creas- und Nierengewicht, erhöhte Darmkapazität, Blindarmverlängerung, Abänderung der Leukocyten, Stoffwechselbeschleunigung, Störung der Schilddrüse, verspätete Eireifung, Störungen der Hodenstruktur und damit verringerte Fertilität und Vitalität (W. LANDAUER 1946b).

Allometrisches Wachstum und seine Bedeutung für die Evolution

Neuere Untersuchungen haben es nun wahrscheinlich gemacht, daß bei allen Organismen konstruktive Gene in großer Zahl vorhanden sind, weil die Ausprägung der einzelnen Organe, Gewebe und Strukturen durch Korrelationen bestimmt ist. Vor allem sind alle Faktoren durch oft komplexe Korrelationen miteinander verknüpft, die auf die Ausprägung der Körpergröße einwirken oder die umgekehrt von dieser abhängen. Da nun die Körpergröße bei den meisten stammesgeschichtlichen Wandlungen eine Veränderung erfährt und da die meisten Stammesreihen zudem eine sukzessive Körpervergrößerung zeigen (COPEsche Regel, vgl. Kap. 6BIV), so sind fast alle phylogenetischen Änderungen von sehr komplexen und oft gerichteten Proportionsverschiebungen im ganzen Organismus und von entsprechenden physiologischen Folgeerscheinungen begleitet.

Ontogenetische Studien an zahlreichen Tieren und Pflanzen haben gezeigt, daß einzelne Organe und Strukturen derart wachsen, daß ihre Zuwachsrate im Verhältnis zum Gesamtkörper über kürzere oder längere Perioden hinweg konstant bleibt. Die Gene bestimmen also Wachstumsgradienten, die durch die jeweilige Größe des Gesamtkörpers bedingt sind (vgl. besonders J. HUXLEY 1924, 1926, 1932, J. SCHMALHAUSEN 1927a, b, 1930, 1949, G. TEISSIER 1931, 1934, J. S. HUXLEY und G. TEISSIER 1936, L. VON BERTALANFFY 1942). Ein Organ oder eine Struktur kann derart periodenweise unter Beibehaltung einer bestimmten Wachstumsgeschwindigkeit relativ schneller als der Gesamtkörper, positiv allometrisch, oder relativ langsamer, negativ allometrisch wachsen, oder das Wachstum von Organ und Gesamtkörper kann gleich, isometrisch, sein. Entsprechend können auch Wachstumsallometrien eines Organteils im Verhältnis zum Gesamtorgan festgestellt werden. In manchen Fällen bleibt eine solche allometrische Tendenz über große ontogenetische Perioden hinweg erhalten. In anderen Fällen folgen einander verschiedene Allometrieperioden, wobei auch ein Umschlag von positiver zu negativer Allometrie oder zu Isometrie oder umgekehrt eintreten kann. Solcher Wechsel setzt oft mit der Geburt, mit dem Abschluß einer Larvenphase, mit dem Eintritt der Geschlechtsreife, nicht selten aber auch in anderen Zeitpunkten ein. Der Kopf vieler Säugetiere und Vögel wächst z. B. etwa bis zur Geburt positiv, anschließend negativ allometrisch. Beim Teichmolch *(Triturus vulgaris)* wächst die Area dorsalis pallii, in Prozent des Lobus hemisphaericus berechnet, bis zu 25 mm Körperlänge negativ allometrisch, dann bis zu 30 mm (Metamorphose) stark positiv

allometrisch, anschließend schwach positiv allometrisch, von 60 mm Länge ab (Geschlechtsreife) etwa isometrisch (Abb. 31).

Wird nun ein Tier modifikatorisch oder mutativ größer, was durch Verlängerung oder Beschleunigung der Wachstumsperiode oder durch beides zustande kommt, so können sich die allometrischen Tendenzen länger auswirken, d. h. Organe, die in ihrer Hauptentwicklungsphase stark positiv allometrisch wachsen, können relativ größer und evtl. exzessiv werden, während negativ allometrisch wachsende relativ kleiner und im Extrem rudimentär werden können. Daher sind normalerweise weder große und kleine Individuen einer Art, noch nahe verwandte, verschieden große Arten oder Gattungen gleich proportioniert, und bei starken Größendifferenzen, wie sie oftmals durch sukzessive Steigerung

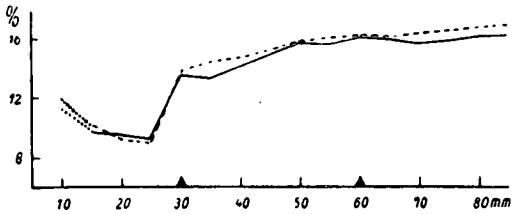


Abb. 31 Allometriewechsel beim Wachstum der *Area dorsalis pallii* von *Triturus vulgaris*. Abszisse: Länge der Larven, Keile: Metamorphose und Geschlechtsreife. Ordinate: Volumenwerte der *Area dorsalis pallii* in Prozent des *Lobus hemisphaericus*. Ausgezogen: rechte, gestrichelt: linke Hemisphäre. (Nach B. HOMEYER).

der Körpergröße in den Stammesreihen (COPEsche Regel) zustande kommen können (z. B. Pferdereihen, Elefantenreihen), wurden schließlich die Baupläne schon lediglich durch diese korrelativen Beziehungen ziemlich stark abgewandelt.

Diese wichtige Tatsache der unterschiedlichen Proportionierung verschieden großer verwandter Organismen ist merkwürdigerweise schon seit Jahrhunderten bekannt und wird doch erst in den letzten Jahrzehnten beachtet und bei der deskriptiven Systematik leider meist noch immer übersehen. Bereits G. GALILEI (1718, p. 559) hatte darauf hingewiesen, daß große und kleine Tiere ähnlichen Typs aus statischen Gründen nicht die gleichen Proportionen aufweisen können. B. ROBINSON (1748) hatte dann festgestellt, daß große Tiere relativ kleinere Herzen haben als kleine, und A. VON HALLER (1762) hatte eine entsprechende Regel für Hirn und Augen erkannt. Im 19. Jahrhundert wurden diese Beziehungen nun auch an anderen Organen von Wirbeltieren eingehender analysiert. C. BERGMANN (1847, 1855) zeigte, daß größere Tiere anders proportioniert sein müssen, weil generell ihre flächenhaft wirksamen Organe (Haut, Darm, Atemorgane) in der 2. Potenz, die versorgte Körpermasse aber dreidimensional angewachsen ist. Diese Erkenntnisse führten dann durch die Studien von H. WELCKER und A. BRANDT (erwähnt schon 1867, publ. erst 1903), CH. RICHET (1891), O. SNELL (1891), E. DUBOIS (1897), L. LAPIQUE (1898, 1903, 1907, 1908),

E. Maurel (1902, 1903), A. Magnan (1911, 1912), B. Klatt (1913, 1919, 1923), W. d'Arcy Thompson (1917), R. Hesse (1921), J. S. Huxley (1932) u. a. zur Aufstellung einer Reihe von Proportionierungsregeln, die ich selbst mit meinen Schülern an größerem Materiale ergänzen und stark vermehren konnte.

Um nun beurteilen zu können, in welchem Ausmaße konstruktive Wandlungen im Laufe der Phylogenese auf die Auswirkung von Wachstumsallometrien zurückzuführen sind und wieweit Proportionsregeln für verschieden große Tiere auf einer parallelen Selektion beruhen, bedarf es einer klaren Untersuchungsmethodik. Zunächst müssen ontogenetische Untersuchungen die Wachstumsgradienten und ihren zeitlichen Wechsel für möglichst viele Organe und Strukturen klären. Sodann muß durch Studium der Stammesreihen versucht werden, Regeln zu ermitteln, welche die Abhängigkeit der phylogenetischen Proportionierungsänderungen von der Körpergröße beherrschen. Danach erst kann versucht werden, diese Regeln auf eine Auswirkung der ontogenetischen Gradienten in der Phylogenese mehr oder weniger weitgehend zurückzuführen, indem das phylogenetische Wachstum mit einer Fortsetzung des ontogenetischen Wachstums gleichgesetzt wird. Sehr häufig wird es sich dabei erweisen, daß spezielle Selektionseinflüsse modifizierend eingewirkt haben, so daß zwar die generelle ontogenetische Tendenz geblieben, aber der Grad der positiven oder negativen Allometrie erhöht oder abgeschwächt ist. Häufig werden dabei auch ontogenetische Heterochronien im Laufe der Phylogenese festzustellen sein, insofern einzelne Phasen gleichbleibender Allometrie verlängert oder verkürzt sind. In nicht wenigen Fällen wird sich aber auch erweisen, daß die phylogenetischen Proportionierungsregeln verschieden großer Tierformen der ontogenetischen Tendenz in den Hauptwachstumsphasen entgegenlaufen und mithin lediglich auf parallele Selektionseinflüsse zurückzuführen sind.

Nun liegen oftmals keine ausreichend gesicherten Stammesreihen vor. In solchen Fällen ist es auch möglich, die phylogenetischen Proportionierungstendenzen dadurch zu ermitteln, daß man in möglichst großer Zahl verschieden große rezente Formen verschiedener Körpergröße vergleicht, d. h. Rassen eines Rassenkreises, Arten einer Gattung oder einer Familie, und derart Regeln der Körpergrößenabhängigkeit von konstruktiven Wandlungen ermittelt. Man ersetzt dann also phylogenetische Reihen modellmäßig durch anatomische Reihen rezenter Tiere. Eine solche Methodik ist unbedenklich, weil Regeln, welche die Beziehungen der Proportionen zur Körpergröße bei rezenten Tieren umreißen, auch für die Vorfahren und die gemeinsamen Ahnformen heutiger Arten und Gattungen gegolten haben müssen, d. h. auch für den ausgestorbenen Teil des Stammbaumzweiges, dem die rezenten Formen angehören.

Derartige Untersuchungen können rechnerisch ganz exakt durchgeführt werden. Da der Zuwachs von Zellen, Geweben oder Organen sowie auch der des Gesamtkörpers dreidimensional erfolgt, so läßt sich das allometrische Wachstum durch eine Funktionsformel umschreiben $y = b \cdot x^{\alpha}$, d. h. Organ = b · Körper$^{\alpha}$. Der Exponent α gibt dabei das Maß der korrelativen Beziehung an, d. h. wir können mit seiner Hilfe ermitteln, wie groß ein Organ bei bestimmter Körpergröße sein muß, bzw. auch — was für die Paläontologen wichtig ist — wie groß es sein wird, wenn die Körpergröße über oder unter ein bisher bekanntes Maß verändert ist. Man kann daher z. B. ebenfalls aus einem Organ (Schädel, Extremitäten, Knochen) die Körpergröße berechnen, wenn aus anderen Formen der Verwandtschaftsgruppe das α berechnet werden konnte. Der Wert b stellt eine Integrationskonstante dar, die den Wert des Organs bei der Körpergröße 1 angibt und die durch Sonderheiten der verglichenen Form hinsichtlich Geschlecht, Alter, Ernährungszustand und systematischer Stellung bestimmt ist. Die Allometrieformel kann auch geschrieben werden log der Organgröße = log b + α log Körpergröße. Das bedeutet, daß bei logarithmischer Auftragung der Organgrößen und der Körpergrößen in einem Koordinatensystem die Werte eine Gerade bilden, der Neigungswinkel aber zugleich den Grad der Allometrie angibt.

Wenn der Zuwachs eines Organs ganz überwiegend in einer Dimension erfolgt, so kann dies oft als einfache lineare Regression dargestellt werden (vgl. R. H. Shepherd, D. A. Sholl und A. Vizoso 1949). Es handelt sich dann jedoch nur um einen Grenzfall allometrischen Wachstums. Komplikationen entstehen aber dadurch, daß ein wachsendes Organ seinerseits wieder aus Komponenten zusammengesetzt ist, die verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit und einen verschiedenartigen zeitlichen Wechsel der Wachstumsgradienten im Verhältnis zum ganzen Organ aufweisen können, und daß es auch ein unregelmäßiges oder ein rhythmisches Wachstum gibt. Insgesamt erwies sich die Allometrieformel aber als eine für das Verständnis vieler Erscheinungen sehr brauchbare Simplifikation (vgl. auch E. C. R. Reeve und J. S. Huxley 1945, O. W. Richards und A. J. Kavanagh 1945, S. Zuckerman usw. 1950).

Der Allometrieexponent α läßt sich berechnen, wenn 2 oder mehr verschieden große Tiere hinsichtlich absoluter Körpergröße und absoluter Organgröße bekannt sind. Handelt es sich dabei um Formen der gleichen Art und um gleiches Geschlecht und gleichen physiologischen Zustand, so kann der Faktor b vernachlässigt werden. Es ist dann Organ_1: $\text{Körpergröße}_1{}^{\alpha}$ = Organ_2: $\text{Körpergröße}_2{}^{\alpha}$. Daraus läßt sich α berechnen: $\frac{\log O_1 - \log O_2}{\log K_1 - \log K_2}$ (vgl. L. Lapique 1898, E. Dubois 1898, B. Klatt 1919, 1923). Die Berechnungen von α ergeben nun bei verschiedenen Größenpaaren der gleichen Tiergruppe meist recht heterogene Werte, aber der Durchschnittswert aller dieser „somatischen Exponenten" (Klatt) oder Allometrieexponenten liefert doch für jedes Organ überraschend ähnliche Zahlen. Das gilt auch noch für Vergleich von Arten einer Tiergruppe, wobei der Durchschnittswert aber ein anderer ist als für den Vergleich von Individuen der gleichen Art. Für den Herzexponenten bei verschiede-

nen Säugetierarten errechnete z. B. B. KLATT (1919) einen Wert von 0,83, D. P. QUIRING (1939) für afrikanische Huftiere 0,85, ich selbst (1948) für mitteleuropäische Kleinsäuger (5 Größenpaare) 0,83, für mitteleuropäische Vögel (8 Größenpaare) 0,82. Dieser Wert besagt, daß das relative Herzgewicht nicht nur von der Oberfläche, d. h. der Auskühlungsfläche des Körpers abhängig ist (der Exponent müßte dann 0,66 sein), sondern daß hier andere Faktoren mitsprechen (bei kleinen Tieren Steigerung der Stoffwechselintensität, schnellerer Blutumlauf mit geringerer Reibung usw.). Als somatischen Nierenexponenten errechnete QUIRING für größere afrikanische Huftiere einen Exponenten von 0,87, ich selbst für europäische Kleinsäuger nur von 0,76, E. SCHILLING (1951) für Kaninchen von 0,84, für Schafe von 0,73.

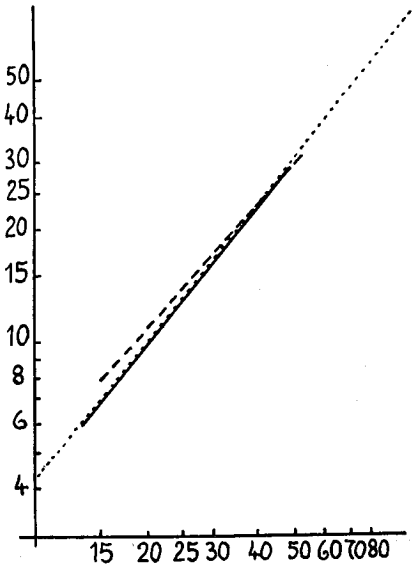


Abb. 32 Übereinstimmung des Anwachsens der Gesichtsschädellänge (Ordinate) im Verhältnis zur Gesamtschädellänge (Abszisse) während der Ontogenese des Hauspferdes *Equus caballus* (gestrichelte Linie) und während der Phylogenese von *Hyracotherium* bis *Equus* (ausgezogene Linie). Doppelt logarithmische Auftragung. Punktiert: entsprechende Gerade der Allometrieformel $y = 0{,}25 \cdot x^{1{,}22}$ (nach G. G. SIMPSON).

Wenn wir nun feststellen wollen, ob solche phylogenetische Allometrie auf eine Auswirkung der ontogenetischen Allometrie zurückzuführen ist, so müssen wir jeweils ermitteln, ob die Allometrieexponenten (α) in beiden Fällen die gleichen sind.

Eine solche Berechnung führte z. B. R. C. ROBB (1935) für die Zunahme der relativen Länge des Gesichtsschädels bei Pferden durch. Hier erwies es sich, daß der ontogenetische Gradient beim heutigen Hauspferd *(Equus caballus)* dem phylogenetischen Gradienten weitgehend entspricht, wie er in der von *Hyracotherium (= Eohippus)* über *Mesohippus, Miohippus, Merychippus* zu *Equus* führenden Stammesreihe ermittelt werden konnte (Abb. 32). Man kann also sagen, daß die Formveränderung des Pferdeschädels in dieser Stammesreihe im wesentlichen schon durch Wachstumsgradienten bestimmt war, die bei der Stammform *Hyracotherium* vorlagen und die nur erst durch die sukzessive Größenzunahme über das bei *Hyracotherium* erreichte adulte Stadium hinaus in Erscheinung treten konnten. Wir werden sehen (Kap. 6 B. IV), daß derartige Befunde sehr wichtig sind für das Verständnis sonst unerklärlicher gerichteter Entwicklungen einzelner Organe (Orthogenesen) sowie für Exzessivbildungen und Rudimentationen.

Zunächst aber mag erst einmal dargestellt sein, wie weitgehend heute schon durch Berücksichtigung des allometrischen Wachstums eine Analyse der so komplexen „ganzheitlichen" (und oft harmonischen) Formwandlungen mög-

lich geworden ist und in welchem Ausmaß dabei die Wachstumsgradienten einzelner Organe und Strukturen differieren. An erster Stelle seien dafür morphologische und anatomische Merkmale berücksichtigt.

Bei vielen Tiergruppen, besonders deutlich bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien erfolgt das Wachstum des Kopfes in der pränatalen Phase überwiegend positiv, in der postnatalen Phase negativ allometrisch (vgl. Abb. 34). Das gleiche gilt für viele heterometabole, speziell pleurometabole Insekten, die infolgedessen im 1. Larvenstadium relativ viel größere Köpfe haben als im Imaginalstadium (vgl. dazu z. B. H. WEBER 1933, Abb. 516, J. AGRELL 1948, Fig. 1). Diese negative postnatale Allometrie wirkt sich nun in den gleichen Tiergruppen auch aus, wenn eine erbliche Zunahme der Körpergröße stattfindet. Es haben daher fast stets auch größere Individuen der gleichen Art (Tab. 8), größere geographische Rassen des gleichen Rassenkreises (Tab. 9) und größere Arten der gleichen Gattung oder größere, näher verwandte Gattungen der gleichen Familie (Tab. 10) relativ kleinere Köpfe als die vergleichbaren kleineren Formen.

Tabelle 8

Berechnung relativer Schädellängen bei Individuengruppen bzw. Populationen durchschnittlich verschiedener Körpergröße von gleicher geographischer Rasse. (Absolute Masse nach MC TAGGART COWAN, BENSON und HINTON, für *Peromyscus maniculatus* nach L. R. DICE 1939: homogenes Zuchtmaterial, 1 Jahr alt; *Sciurus*- und *Talpa*-Masse nach Material des Landesmuseums für Naturkunde in Münster, Westf.)

Name	Individuenzahl	Kopf-Rumpf-Länge in mm	Schädel-Länge in % der K. R.-Länge
Peromyscus sitk. sitkensis Baranof-Isl. ..	10 ad.	108	27,8
Peromyscus sitk. sitkensis Chichagof-Isl.	9 ad.	99,4	34,1 +
Peromyscus maniculatus Palouse Falls (Zucht)	96 ad.	96,71	25,5
Peromyscus maniculatus Pullman (Zucht)	34 ad.	90,00	27,3 +
Neotoma lepida devia Colorado River ..	12 ad.	113	24,2
Neotoma lepida devia Yuma County ...	6 ad.	80	26,2 +
Evotomys ruf. rufocanus Größtes Drittel	4 ♂	118,3	23,3
Evotomys ruf. rufocanus Kleinstes Drittel	4 ♂	101,5	25,5 +
Sciurus vulgaris vulgaris Münsterland, größtes Drittel	4 ♂	228	22,8
Sciurus vulgaris vulgaris Münsterland, kleinstes Drittel	4 ♂	215	23,8 +
Talpa eur. europaea Münsterland, größtes Drittel	4 ♂	150	23,7
Talpa eur. europaea Münsterland, kleinstes Drittel	4 ♂	135	25,8 +

Tabelle 9

Berechnung relativer Schädellängen bei verschieden großen geographischen Rassen des jeweils gleichen Rassenkreises. (Absolute Werte nach G. S. Miller 1912, J. G. Palmer 1937, J. Mc Taggart Cowan 1935, E. T. Hooper 1936, S. B. Benson 1935, M. A. C. Hinton 1926.) Bei *Neotoma* und *Scapanus* große Schädellängen, bei *Peromyscus sitkensis* occipito-nasale Länge, sonst condylo-basale Länge.

Name	Individuenzahl	Kopf-Rumpf-Länge in mm	Schädel-Länge in % der K. R.-Länge
Scapanus latimanus caurinus	10 ♂	144,8	25,2
Sc. lat. occultus	7 ♂	118,2	27,2 +
Sorex araneus araneus	20 ad.	77,5	24,1
S. ar. granarius	2 ad.	64	27,4 +
Peromyscus sitkensis isolatus	3 ad.	116	24,9
P. sitk. oceanicus	8 ad.	108,3	28,1 +
Neotoma fuscipes bullatior	4 ♂	237	18,3
N. fusc. martirensis	8 ♂	194	19,3 +
Neotoma lepida lepida	17 ad.	163	23,9
N. lep. flava	2 ad.	146	25,8 +
Evotomys glareolus reinwaldti	1 ♂	105	22,4
E. glar. helveticus	1 ♂	95	24,9 +
Evotomys rufocanus regulus	1 ♂	116	22,9
E. ruf. smithi	11 ♂	110,5	24,2 +

Die pränatale, stark positive Allometrie des Kopfes hat sich wohl in diesen Tiergruppen entwickelt, weil es vorteilhaft war, unmittelbar nach der Geburt schon alle wichtigen nervösen Schaltungen im Zentralnervensystem vornehmen zu können, wofür dieses dann schon unverhältnismäßig groß sein mußte. Daher ist die allometrische Tendenz auch beibehalten worden, wenn sich in der Phylogenese die erbliche Körpergröße änderte. Dabei ist aber nur die generelle Tendenz geblieben, während der Allometrieexponent α und vor allem die Konstante b in der Allometrieformel meist abgeändert wurden. Wenn wir die Korrelation des Kopfes zur Körpergröße von zwei nahe verwandten Gattungen in einem Koordinatensystem darstellen (Abb. 33), so setzt deshalb die größere Art nicht einfach die Korrelationsgerade (punktiert) der kleineren Art fort, wie dies bei großen und kleinen Individuen der gleichen Art der Fall ist (Abb. 34), sondern sie liegt annähernd parallel dazu.

Auch am Kopf selbst sind nun einzelne Wachstumsgradienten in verschiedener Richtung wirksam, welche die Proportionen im Laufe der Ontogenese abändern. Bei Säugetieren und vielen Vögeln wächst meist postnatal der Gesichtsteil im Verhältnis zum ganzen Kopf schneller, so daß sich der Schädel mit zunehmendem Alter immer mehr streckt, wobei aber auch gleichzeitig die Cristae und die übrigen Knochenfortsätze des Hirnschädels relativ

Tabelle 10

Berechnung prozentualer Schädellänge bei verschieden großen, nahe verwandten Arten westeuropäischer Säugetiergattungen (absolute Werte nach Miller 1912).

Name	Individuenzahl	Kopf-Rumpf-Länge in mm	Condylo-basale Schädellänge in mm	Cond. bas. Schädel-L. in % der K. R.-Länge
Epimys norvegicus	3 ♂	243	50,2	20,7
Micromys minutus	7 ad.	68,3	17,2	25,2 +
Arvicola a. amphibius	2 ♂	195	42,3	21,7
Pitymys s. subterraneus	5 ad.	97	22,3	23,0 +
Cricetus cricetus canescens	2 ♂	215	44,6	20,8
Cricetulus atticus	1 ♀	87	25,2	29,0 +
Glis g. glis	3 ♂	172	37,2	21,6
Muscardinus avellanarius	4 ♂	77,8	21,7	27,9 +
Marmota marmota	4 ♂	538	92,9	17,3
Citellus citellus	6 ad.	209,1	43,7	20,9 +
Lepus eu. europaeus	2 ♂	670	105,6[1])	15,3
Oryctolagus c. cuniculus	2 ♂	414	81,0[1])	19,6 +
Sorex araneus bergensis	11 ad.	78,7	19,4	24,7
Sorex m. minutus	5 ad.	55,8	16,4	29,4 +
Mustela erminea aestiva	8 ♂	271	48,8	18,0
Mustela n. nivalis	4 ad.	212	39,8	18,8 +
Canis lupus signatus	2 ♂	1230	227,5	18,5
Canis vulpes crucigera	3 ♂	626	141,7	22,6 +

[1]) Occipito-nasale Schädellänge.

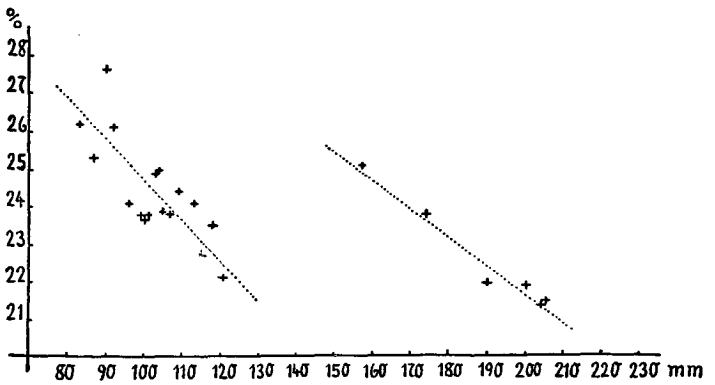


Abb. 33 Verschiedenartigkeit der negativen Allometrie bei der Wühlmaus *Evotomys rufocanus smithii* und der Mollmaus *Arvicola amph. amphibius* (einschl. *A. a. reta*). Abszisse: Kopf-Rumpf-Länge. Ordinate: condylobasale Schädellänge in Prozent der K. R.-Länge.

stärker wachsen. Auch diese positive Wachstumsallometrie des Gesichtsteiles bleibt bei erblichen Änderungen in der Phylogenese erhalten, wie wir dies schon bei der Besprechung des Pferdeschädels sahen (S. 146, Abb. 32). Aber hierbei bleiben meist im Gegensatz zur Pferdereihe der Allometrieexponent α und vor allem die Konstante b nicht identisch, sondern es bleibt nur die generelle Tendenz erhalten. Vergleichen wir verwandte große und kleine Arten der gleichen Gattung oder auch verwandte Gattungen verschiedener Körpergröße, so

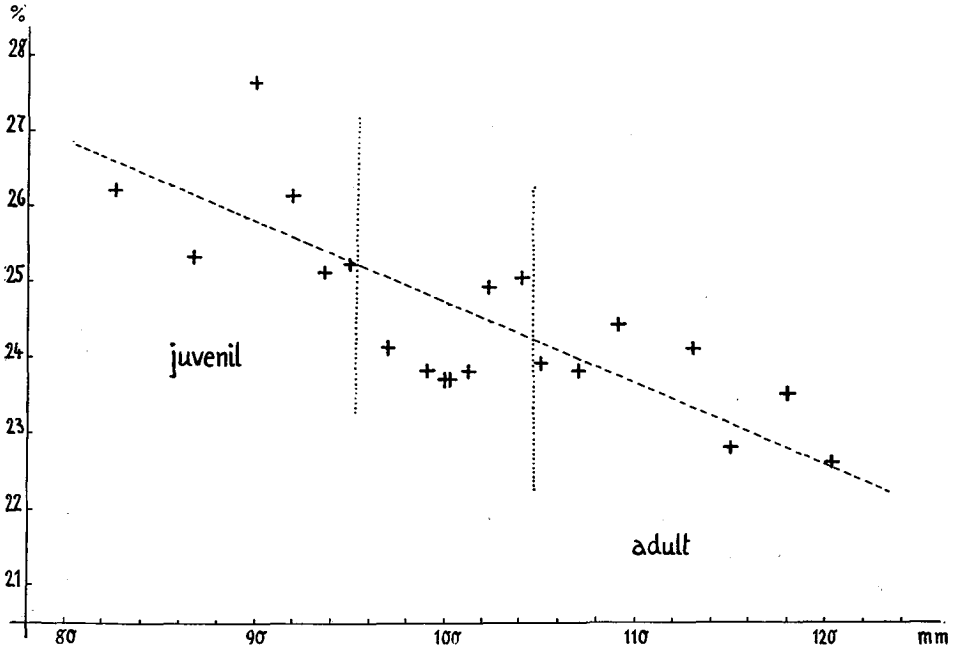


Abb. 34 Negative Korrelation zwischen relativer Schädellänge und Kopf-Rumpf-Länge bei jungen und alten japanischen Waldwühlmäusen *(Evotomys rufocanus smithii)* ♂ und ♀. Je 3 Exemplare zu einem Durchschnittswert zusammengefaßt. Bis 95 mm K. R.-Länge juvenil, oberhalb 105 mm erwachsen. Abszisse: Kopf-Rumpf-Länge. Ordinate: Condylobasale Schädellänge in Prozent der K. R.-Länge.

zeigen fast generell die großen Arten relativ kleinere Hirnschädel mit kräftigeren Cristae, aber relativ lange Schnauzenteile, die oft auch relativ längere Eckzähne oder Schneidezähne besitzen. Die gegenüber der Hauskatze mehr canidenartigen Proportionen des Löwen- und Tigerschädels sind also schon in den Wachstumsgradienten kleiner Katzenarten (wie der Hauskatze) implicite enthalten. Und ähnliches gilt für den Vergleich von Wiesel *(Mustela nivalis)* und Marder *(Martes)*, von Ziesel *(Citellus)* und Murmeltier *(Marmota)*, von Maus *(Mus)* und Ratte *(Epimys)* usw. (Abb. 35). (Da die Gattungsdifferenzen meist hauptsächlich auf diesen allometrischen Verschiebungen basieren, so ist sogar zu prüfen, ob die Gattungen immer zu Recht aufgestellt worden sind.) Zu den ziemlich seltenen Ausnahmen gehört z. B. das Zweizehenfaultier *(Choloepus)*, wie die von K. M. Schneider publizierten Schädelbilder lehren. —

Die Schädelgröße wird meist wesentlich bestimmt durch die Hirngröße, die in ganz entsprechender Weise postnatal negativ anwächst. Dementsprechend gilt fast generell die schon von A. von Haller (1762) entdeckte Regel, daß große Arten relativ kleinere Gehirne haben als verwandte kleinere Arten. Diese Hallersche Regel wurde später von J. Cuvier (1801), A. Brandt (1867) u. a. bestätigt. Sie gilt auch für Insekten (vgl. z. B. H. Goossen 1949). Von O. Snell (1891), E. Dubois (1897, 1930), L. Lapique (1898), R. Brummelkamp (1946) u. a. wurde dann für verwandte Säugetierarten der Allometrieexponent mit durchschnittlich 0,56 (= $^5/_9$), für Individuen der gleichen Art mit durchschnittlich 0,26 bzw. 0,22 bestimmt. Diese Werte wurden von D. Sholl (1947) in Zweifel gezogen, aber es ist doch wohl unverkennbar, daß jedenfalls beim infraspezifischen Vergleich im allgemeinen ein niedrigerer Exponent vorliegt als beim transspezifischen Vergleich. Das bedeutet wiederum, daß der ontogenetische Wachstumsgradient bei der transspezifischen Evolution abgewandelt wird, daß aber die generelle, negativ allometrische Tendenz bestehen bleibt. Bei 6 Haushuhnrassen sehr verschiedener Körpergröße erwies sich interessanterweise der postnatale Wachstumsgradient des Gehirnes als völlig gleich, d. h. erwachsene Zwerghühner besitzen das gleiche relative Hirngewicht wie junge mittelschwere Hühner oder junge Riesenformen von gleichem Körpergewicht (E. Schlabritzky 1953). Trägt man in einem Koordinatensystem die Körpergewichte (Abscisse) und die relativen Hirngewichte (Ordinate) aller 6 Rassen ein, so fügen sich sämtliche Werte zu einer einheitlichen Kurve zusammen (Abb. 36).

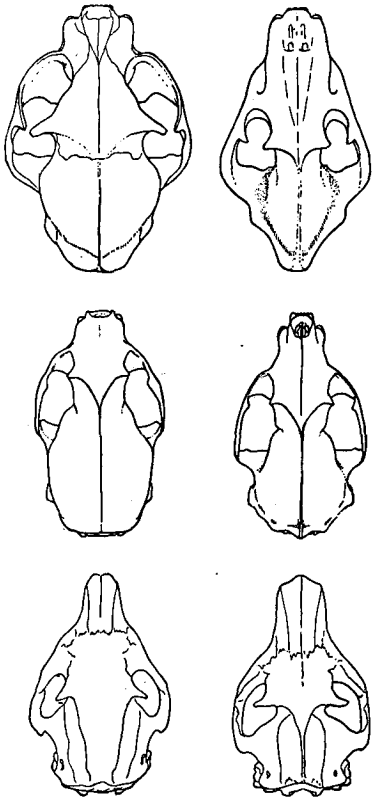


Abb. 35 Schädel von Katze und Löwe (oben), Mauswiesel und Edelmarder (Mitte), Ziesel und Murmeltier (unten), je auf gleiche Größe gebracht zur Veranschaulichung der allometrischen Verlängerung des Gesichtsteils.

Bei artlichen und gattungsmäßigen Differenzen ist nun festzustellen, daß in nicht wenigen Stammeslinien eine sukzessive Zunahme der relativen Hirngröße vorliegt, die wohl dadurch bedingt ist, daß eine Hirnvergrößerung normalerweise einen selektiven Vorteil bedeutet. Dadurch ändert sich die Konstante b der Allometrieformel. E. Dubois (1930) war der Meinung, daß hier sprungweise Hirnvergrößerungen infolge Verdopplungen der Neuronenzahl am Ende der

Embryonalentwicklung vorlägen. Da nun aber der Vergleich einer größeren Anzahl verwandter Arten lehrte, daß auch intermediäre Werte auftreten, nahm R. BRUMMELKAMP (1939) an, daß es sich um kleinere Cephalisierungssprünge handele, bei der die Konstante b einer geometrischen Reihe mit dem Modulus $\sqrt{2}$ entspricht. Aber auch hier sind offenbar intermediäre Typen nicht genügend berücksichtigt worden. Zudem sind alle derartigen Reihen unwahrscheinlich, weil, wie wir sehen werden (Kap. 7CIII), die einzelnen Rindenfelder im Hirn jeweils eine verschiedene Wachstumsallometrie haben und zum Teil unabhängig voneinander transspezifisch verändert werden. Auch D. SHOLL (1947) kritisierte diese Cephalisierungshypothesen von DUBOIS und BRUMMELKAMP.

Innerhalb des Gehirns zeigen auch die einzelnen Abschnitte verschiedene Wachstumsgradienten und entsprechend ist die Proportionierung bei verschieden großen Arten eine andere: der Hirnstamm (d. h. das Gehirn ohne Pallium und Cerebellum) und auch das Cerebellum ist bei großen Arten relativ kleiner als bei näher verwandten kleineren Arten (vgl. Abb. 37 sowie B. RENSCH 1953). Die Cerebellumregel erfährt allerdings mancherlei Ausnahmen.

Es würde nun zu weit führen, die Wachstumsallometrien aller übrigen Organe und ihre Auswirkung in der Phylogenese, speziell bei sukzessiver gesteigerter Körpergröße (COPEsche Regel), genauer zu besprechen (vgl. z. B. L. VAUGIEN 1949 für Vögel). Es mag genügen, hier zusammenfassend festzustellen, welche Merkmale bei Säugetieren und Vögeln insgesamt oder bei einer Anzahl von Ordnungen die gleichen Tendenzen zeigen, so daß allgemeinere Proportionierungsregeln aufgestellt werden können. Vergleichen wir verwandte Arten oder Gattungen verschiedener Körpergröße miteinander, so zeigen die größeren zu-

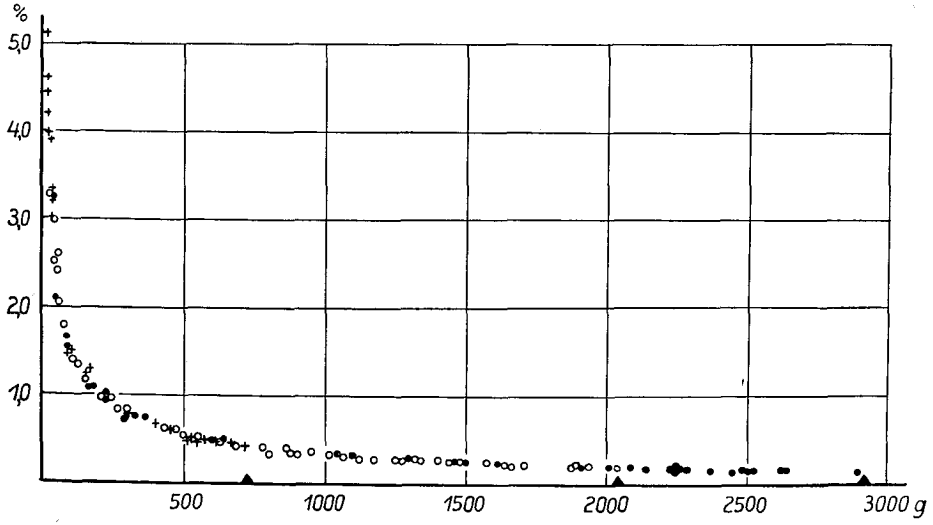


Abb. 36 Korrelation zwischen absolutem Körpergewicht (Abszisse) und Hirngewicht in Prozent des Körpergewichts (Ordinate) bei fünf verschieden großen Haushuhnrassen. + Werte der Zwergrasse, O Werte der Mittelrassen, ● Werte der großen Rassen. Die Keile bezeichnen den Wachstumsabschluß der 3 Rassengruppen: Wachstumsgradient bleibt unverändert. (Nach E. SCHLABRITZKY.)

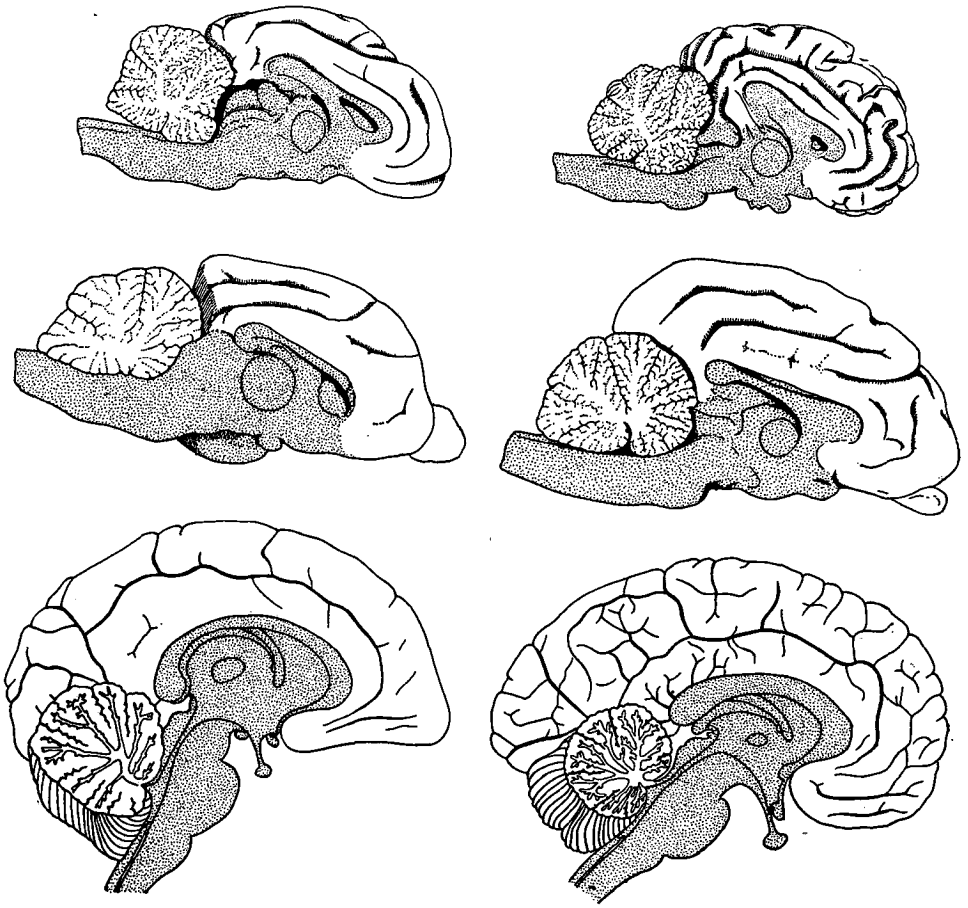


Abb. 37 Veranschaulichung der relativ bedeutenderen Größe des Vorderhirns bei großen gegenüber verwandten kleineren Säugetieren. Hirne jeweils auf gleiche Größe gebracht. Jeweils linke Hirnhälfte. Hirnstamm punktiert. Oben: links Schaf, rechts Kuh; Mitte: links Katze, rechts Berberlöwe; unten: links Schimpanse, rechts Mensch.

meist relativ kürzere Ohren, Schwänze und Beine, Flügel und Schnäbel, sofern es sich um Formengruppen handelt, bei denen diese Organe „normal" groß bzw. ziemlich klein sind. Es handelt sich hier um die ALLENsche Regel (vgl. S. 47), soweit diese bereits durch Koppelung mit der BERGMANNschen Regel zustande kommt (vgl. B. RENSCH 1938, K. MEUNIER 1951). In diesen Fällen entspricht die phylogenetische Regel wiederum der Wachstumsallometrie. Bei Arten mit besonders langen Hälsen, Beinen oder Schnäbeln liegt dagegen in der postnatalen Wachstumsphase im allgemeinen ein positiv allometrisches Wachstum dieser Organe vor und entsprechend zeigen bei Vergleich verwandter Arten oder Gattungen verschiedener Körpergröße die größeren diese Organe relativ länger und zum Teil exzessiv. Das ist z. B. deutlich bei langschnäbeligen und langbeinigen Vögeln (vgl. Abb. 38), bei den langhalsigen Giraffen (Okapi bzw. die fossilen Giraffenformen gegen heutige Giraffen), bei

den langhalsigen Schwänen (gegenüber Gänsen und noch mehr gegenüber Enten) usw. Bei manchen Vogelgruppen sind auch exzessive Federpartien körpergrößenabhängig. So wächst z. B. die Haube im Drongo-Rassenkreis *Dicrurus paradiseus* positiv allometrisch, und entsprechend haben die größten Rassen *(D. p. grandis, D. p. johni* u. a.*)* sehr starke, die kleinen Rassen *(D. p. brachyphorus, D. p. microlophus, D. p. platurus)* sehr kleine Hauben (vgl. C. VAURIE 1949, E. MAYR und C. VAURIE 1948). Normale Federn und auch normale Haare bei Säugetieren wachsen dagegen positiv allometrisch, und trotzdem sind diese Hautgebilde bei großen gegenüber kleinen verwandten Arten relativ kurz. Hier liegt also ein Fall vor, bei dem die ontogenetische und die phylogenetische Ten-

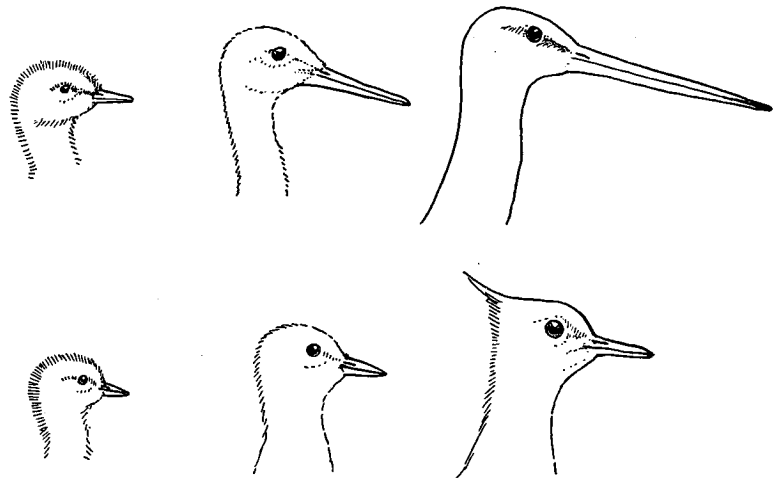


Abb. 38 Exzessive Schnabelbildung durch positiv allometrisches Wachstum bei der Pfuhlschnepfe *(Limosa limosa:* Stadien von 2,8 und 52 Tagen*)* im Vergleich zu dem darunter dargestellten kurzschnäbligeren Kiebitz *(Vanellus cristatus)* Stadien von 3,21 und 52 Tagen (nach Bälgen und HEINROTHS photogr. Aufnahmen).

denz einander entgegengesetzt sind. Bei Eidechsen wachsen die Extremitäten postnatal allgemein negativ allometrisch, und entsprechend haben auch größere Arten meist relativ kürzere Extremitäten (vgl. O. SCHUSTER 1950). Bei der Heuschreckengruppe der Ensifera wächst der Ovopositor positiv allometrisch, und dementsprechend ist dieses Organ auch bei großen Arten einer Gattung relativ länger (K. ANDER 1948).

Was die inneren Organe anlangt, so kann zusammenfassend festgestellt werden, daß auch hier die allometrische Tendenz während der Hauptwachstumsphase zumeist bei phylogenetischen Körpergrößenveränderungen bestehen bleibt, obwohl gewöhnlich die speziellen Konstanten abgeändert werden. Bei verwandten Arten oder Gattungen verschiedener Körpergröße von Säugetieren und Vögeln zeigen daher entsprechend den ontogenetischen Gradienten jeweils die größeren Formen relativ kleinere Herzen, Lebern, Nieren (Tab. 11, 12), Lungen, Schilddrüsen, Nebennieren, Bauchspeichel-

Tabelle 11

Vergleich relativer Organgewichte bei großen und kleinen Säugetierarten jeweils gleicher Verwandtschaftsgruppe aus gleichen Jahreszeiten. (Nettogewicht = Körpergewicht abzüglich Fett und Magen- und Blaseninhalt; Zutreffen der Korrelationsregel durch + gekennzeichnet.) (Auswahl; vgl. B. RENSCH 1948.)

Art (Monat)	Individuenzahl	Nettogewicht	Lebergew. in % des Nettogew.	Nierengew. in ‰ des Nettogew.	Herzgew. in ‰ des Nettogew.
Erinaceus europaeus VII., X.	2 ♀	685,6	6,42	10,00	4,30
Sorex araneus VIII.	2 ♀	9,3	7,77 +	18,13 +	9,18 +
Epimys norvegicus VIII.	2 ♀	263,2	5,48	8,15	4,17
Mus musculus VIII. IX.	4 ♀	19,6	7,42 +	17,18 +	6,21 +
Oryctolagus cuniculus X., XII.	2 ♂	1391,0	3,49	6,74	3,54
Mus musculus XII.	2 ♂	16,7	6,68 +	17,24 +	6,06 +
Arvicola amphibius VI.	1 ♂	49,9	6,35	10,01	5,27
Clethrionomys glareolus VIII.	2 ♂	18,1	7,97 +	13,97 +	9,91 +
Putorius putorius III., IX.	2 ♂	1159,2	5,09	9,88	7,42
Mustela nivalis III., X.	2 ♂	75,0	5,30 +	13,39 +	11,53 +

Tabelle 12

Vergleich relativer Organgewichte bei großen und kleinen Vogelarten jeweils gleicher Verwandtschaftsgruppe und aus gleicher Jahreszeit. (Nettogewicht = Körpergewicht abzüglich Mageninhalt und Fett. Zutreffen der Korrelationsregel durch + gekennzeichnet.) (Auswahl; vgl. B. RENSCH 1948.)

Art (Monat)	Individuenzahl	Nettogewicht	Lebergew. in % des Nettogew.	Nierengew. in ‰ des Nettogew.	Herzgew. in ‰ des Nettogew.
Corvus frugilegus XI., I.	1 ♂, 1 ♀	467,5	2,87	9,34	10,13
Coloeus monedula IX., X.	1 ♂, 1 ♀	260,2	3,29 +	9,56 +	11,03 +
Corvus frugilegus XI., I.	1 ♂, 1 ♀	467,5	2,87	9,34	10,13
Pica pica X.	3 ♀	205,5	3,70 +	12,37 +	10,84 +
Passer domesticus III.—IV.	3 ♂, 3 ♀	28,3	3,67	9,65	14,89
Serinus c. serinus III.	1 ♂, 1 ♀	10,8	3,31 —	12,42 +	15,35 +
Sitta europaea caesia XI.	1 ♂, 1 ♀	22,8	2,69	11,55	12,37
Aegithalos caud. europaeus IX.	1 ♀	9,4	4,40 +	15,10 +	11,70 —
Turdus merula III.	1 ♂, 2 ♀	98,0	3,06	11,77	12,32
Phylloscopus trochilus IX., X.	2 ♀	7,5	5,30 +	19,46 +	13,59 +
Turdus merula III.	1 ♂, 2 ♀	98,0	3,06	11,77	12,32
Sylvia curruca VI.	1 ♀	11,1	4,88 +	22,50 +	13,81 +
Buteo buteo zimmermannae X.	1 ♂	642,9	2,33	7,80	7,48
Falco subbuteo V.	1 ♂	212,9	2,64 +	8,14 +	13,49 +
Cygnus olor III.	1 ♀	6579	1,85	—	10,3
Anas platyrhyncha IX.	1 ♂	1094	2,54 +	—	7,9 —
Vanellus vanellus IV.	1 ♂	209,5	2,91	11,31	15,07
Charadrius hiaticula IX.	1 ♀	45,0	4,67 +	21,50 +	18,89 +

drüsen und Hypophysen [vgl. außer den bereits erwähnten älteren Arbeiten von B. ROBINSON, A. VON HALLER, C. BERGMANN, H. WELCKER und A. BRANDT, CH. RICHET, O. SNELL, L. LAPIQUE, E. MAUREL, A. MAGNAN besonders MANEA 1894 (Niere), C. M. JACKSON (1913) (Nebennieren und Schilddrüsen), R. HESSE 1921 (Herz), B. KLATT und H. VORSTEHER 1923 (Darm, Herz, Muskulatur), M. MEISSNER (1924) und CH. R. STOCKARD (1934) sowie O. RIDDLE (1927) für die Schilddrüse, H. DENZER 1935 (Niere), D. P. QUIRING 1939 (Herz, Niere, Leber), B. RENSCH 1948 (Herz, Niere, Leber, Darm u. a.), H. OBOUSSIER 1948

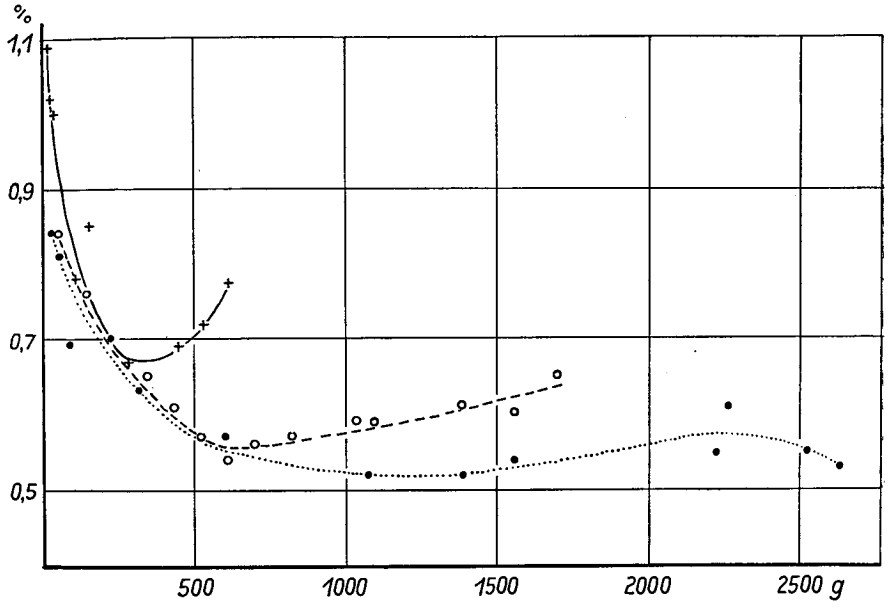


Abb. 39 Korrelation zwischen absolutem Körpergewicht (Abszisse) und Herzgewicht in Prozent des Körpergewichts (Ordinate) bei 5 verschieden großen Haushuhnrassen. + Werte der Zwergrasse, O Werte der Mittelrassen, • Werte der großen Rasse. (Nach E. SCHLABRITZKY.)

(Hypophyse), L. PADOUR 1950 (endokrine Drüsen), E. SCHLABRITZKY 1953 (viele Organe) u. a.] Daß diese phylogenetischen Veränderungen nicht unmittelbar als Auswirkung der völlig gleichen Wachstumsgradienten bei Körpergrößenveränderung anzusehen sind, geht besonders aus E. SCHLABRITZKYS Untersuchungen an Haushuhnrassen verschiedener Körpergröße hervor. Wie die Abb. 39 lehrt, sind z. B. beim Herzen die Wachstumskurven für die einzelnen Rassengruppen verschieden: das relative Herzgewicht sinkt postnatal zunächst bei allen Rassen ab, um dann wieder anzusteigen, was aber jeweils mit ganz verschiedener Intensität erfolgt. Ähnliches gilt für Leber, Niere, Lunge und Schilddrüse. In diesen Fällen zeigt also ein erwachsenes Zwerghuhn eine andere Organproportionierung als ein halbwüchsiges, mittelschweres Huhn oder ein junges Riesenhuhn gleichen Körpergewichts. Dieser Unterschied gegenüber Gehirn und Augen (Abb. 36), bei denen die Wachstumsgradienten bei allen

Rassen identisch sind, ist wohl dadurch bedingt, daß ein halbwüchsiges Riesenhuhn noch einen Baustoffwechsel hat, während ein gleich großes, erwachsenes Zwerghuhn schon auf Betriebsstoffwechsel umgestellt ist. Die nervöse Versorgung und damit die Beanspruchung des Gehirns ist dagegen in beiden Fällen mehr oder minder gleich. Als Allometrieexponenten für die Leber errechnete ich (1948) bei mitteleuropäischen Kleinsäugern 0,98, D. P. QUIRING (1938) für afrikanische Huftiere 0,92, für verschieden große Hunderassen dagegen B. KLATT (1923) nur 0,50, wodurch gleichfalls deutlich wird, daß die Tendenz bei der rassischen Differenzierung eine andere ist als bei der artlichen.

Entgegen den ontogenetischen Gradienten während der Wachstumsphase sind die Därme großer Rassen oder Arten im Vergleich mit verwandten kleineren Rassen dagegen relativ länger. Da der Darm ein flächenhaft wirksames Organ ist, das mit Nährstoffen zu versorgende Körpervolumen aber in der 3. Potenz anwächst, sind hier offenbar während der Phylogenese Varianten selektiv begünstigt gewesen, die durch relative Darmverlängerung eine relative Vergrößerung der Resorptionsflächen ermöglichen. Für die relative Darmlänge (in Prozent von Kopf-Rumpf-Länge bzw. bei Vögeln von $\sqrt[3]{\text{Körpergewicht}}$) errechnete ich einen somatischen Exponenten bei Vögeln von 0,52, bei Säugetieren von 0,49 (B. KLATT 1923 fand bei Hunden einen Exponenten von 0,45 für die Dünndarmlänge und von 0,53 für die Dickdarmlänge). Es wächst der Darm als im wesentlichen flächenhaft wirksames Organ also etwa proportional den Stoffwechselansprüchen des dreidimensional anwachsenden Körpers, denn z. B. für den Sauerstoffverbrauch errechnete ich für die von O. KESTNER und R. PLAUT (1924, S. 1109) angegebenen Zahlen (O_2-Verbrauch in ccm pro min. bei Kaninchen, Ratte, Maus) einen sehr ähnlichen Exponenten von 0,54. Nun handelt es sich bei dieser positiven Korrelation zwischen Darm- und Körpergröße aber nicht um eine Auswirkung einer ontogenetischen Wachstumsallometrie, denn diese ist zum Schlusse negativ. So wird bei Ratten das relative Darmgewicht von der 6. Lebenswoche an stetig geringer (C. M. JACKSON 1913), bei Tauben beginnt die negative Allometrie mit dem 11. Tage nach der Geburt (L. KAUFMANN 1927), und bei Hühnern liegen die Verhältnisse ähnlich (H. B. LATIMER 1925). Entsprechend verhalten sich die Knochen, die auch nur flächenhaft (proportional ihrem Querschnitt) wirksam sind, die aber einen dreidimensional anwachsenden Körper stützen und tragen müssen (vgl. auch C. DOSSE 1937 über das Skelettgewicht von Vögeln, sowie E. SCHLABRITZKY 1953 über Hühnerrassen).

Soweit bei einem Organismus Organe und Organteile in größerer Zahl auftreten, ohne daß ihre Anzahl bauplanmäßig genau fixiert ist, haben große Arten (und oft auch große Individuen der gleichen Art) nicht oder wenig vergrößerte, wohl aber mehr Organe. Wie F. A. SCHILDER (1950) durch Zählungen an Ommatidien, Federradien, Ambulakralfüßchen, Radulazähnen, Fiedern und

Zacken von Blättern, Farn-Sori u. a. Strukturen feststellen konnte, wächst mit Zunahme der Körpergröße die Anzahl derartiger Strukturen in stetig langsamer werdendem Tempo an. Rechnerisch entspricht dem eine Potenzkurve der Formel $Z^c = a \cdot L$, wobei Z die Organzahl, L die Körpergröße angibt, und c und a Werte sind, von denen der erstere vom Umfang der untersuchten taxonomischen Einheit, der letztere auch von der absoluten Größe der untersuchten Organismen abhängt. Meist ist c größer als 1 (Gesamtdurchschnitt für 62 Beispiele 1,72). —

Allometrien und die selektiv bedingten Proportionsverschiebungen bei Körpergrößenänderungen sind nun auch im Bereich der histologischen und cytologischen Strukturen von großer Bedeutung, wie wir in den letzten

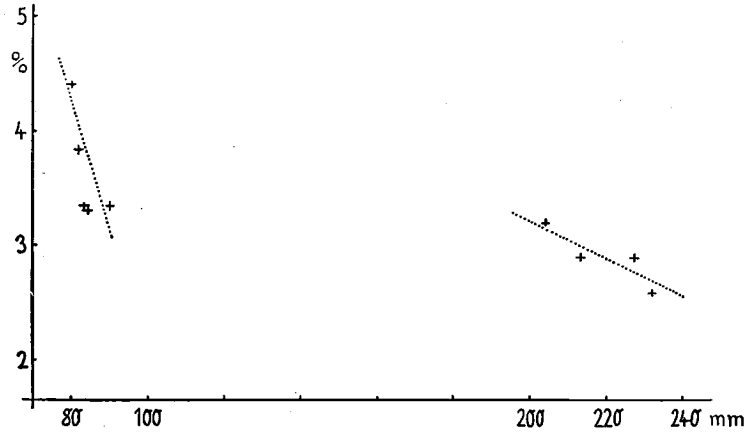


Abb. 40 Unterschiede in der negativen Korrelation zwischen absoluter Kopf-Rumpf-Länge (Abszisse) und relativem Augendurchmesser (Ordinate) bei Hausmaus (links) und Wanderratte (rechts).

Jahren am Zoologischen Institut in Münster an zahlreichen Objekten feststellen konnten. Es sei dies zunächst an den Augen der Wirbeltiere dargestellt. Allgemein haben große Säugetiere, Vögel, Amphibien und Fische relativ kleinere Augen als jeweils verwandte kleinere Arten, eine Regel, die schon A. von Haller (1762) aufstellte, die später bestätigt werden konnte (vgl. B. Rensch 1948) und die auch an fossilen Stammesreihen aus der relativen Größe der Orbitalhöhlen erschlossen werden kann (man vgl. z. B. die Pferdereihen). Es entspricht dies dem postnatalen, negativ allometrischen Wachstum, das z. B. bei der Differenzierung von Haushuhnrassen verschiedener Körpergröße so wie beim Hirn noch völlig unverändert bleibt (vgl. E. Schlabritzky). Beim Vergleich der relativen Augengröße von Wanderratte und Hausmaus sind dagegen die allometrischen Korrelationen schon verschiedenartig (Abb. 40). Zugleich sind nun auch die Proportionen der einzelnen Augenteile unterschieden. Große Säugetiere haben fast allgemein eine relativ kleinere und oft länglichere Cornea und eine relativ kleinere und meist flachere Linse als verwandte kleinere Arten

(Tab. 13, 14 und Abb. 41, 42, vgl. B. Rensch 1948). Bei Urodelen gilt eine solche Regel nicht (A. Möller 1950). Derartige Unterschiede beeinflussen natürlich auch die Funktion des Auges, denn relativ kugelige und relativ sehr große, den Bulbus großenteils erfüllende Linsen gestatten nur eine geringe Akkomodation.

Noch stärker wird die Funktion aber beeinträchtigt durch die Veränderungen der Retina. Bei Säugetieren, Vögeln und Amphibien haben allgemein größere Arten eine relativ (und zum Teil sogar absolut) dünnere Retina als jeweils verwandte kleinere Arten (L. Burckhardt 1931, B. Rensch 1948,

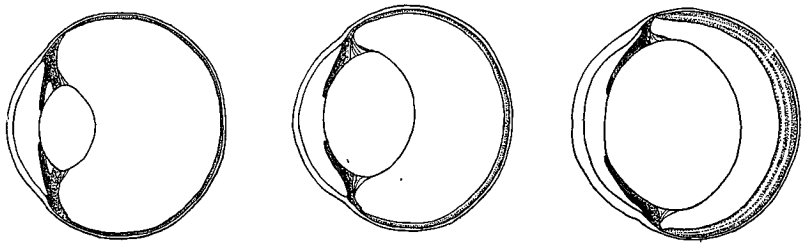


Abb. 41 Sagittalschnitt durch die Augen von Rind, Hauskaninchen und Rötelmaus auf gleiche Größe gebracht zur Veranschaulichung der relativen Linsen- und Corneagröße (schematisiert).

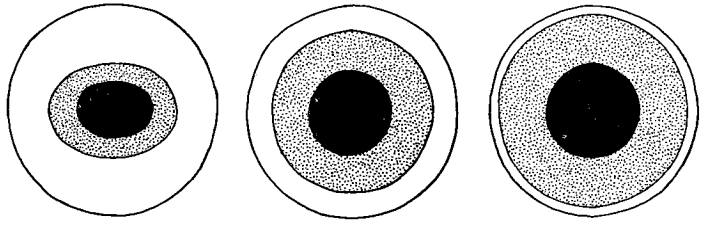


Abb. 42 Auge von Pferd, Wildkaninchen und Waldmaus auf gleiche Größe gebracht zur Veranschaulichung der Zunahme der relativen Corneagröße bei kleinen Arten (Cornea punktiert, Pupille schwarz).

A. Möller 1950, vgl. Abb. 43, Abb. 44). Bei größeren Arten sind dabei die Neuronen sowohl der Ganglienzellschicht, als auch der inneren und äußeren Körnerschicht weniger dicht gelagert. Zellzählungen A. Möllers bei *Triturus*- und *Salamandra*-Arten verschiedener Körpergröße ergaben nun, daß dabei die Gesamtzahl der Ganglienzellen der multipolaren wie der bipolaren Schicht bei großen und kleinen Arten etwa die gleiche geblieben ist, daß aber die Zahl der Sehzellen bei größeren Arten erheblich größer ist (Tab. 15). Dabei ist das Verhältnis von Stäbchen zu Zapfen stark verschoben: kleine Arten haben relativ mehr Zapfen und mehr Doppelzapfen als jeweils verwandte große Arten (Tab. 16). Die Abnahme der Retinadicke bei größeren Arten entspricht den normalen Wachstumsgradienten: Jungtiere haben allgemein eine dichtere Lagerung der Retinazellen als erwachsene. Die Veränderung des Verhältnisses von Stäbchen zu Zapfen dürfte dagegen auf selektive Einflüsse zurückzuführen sein (s. u.: Konstruktionsänderungen an der unteren Kleinheits-

Tabelle 13

Relative Corneagröße von verschieden großen Säugetieren. (Kleiner Corneadurchmesser, soweit deutlich vom größten Durchmesser unterschieden, in Prozenten des kleinen Augendurchmessers in Klammern beigefügt.)

Art	Zahl der untersuchten Augen	Durchschnittlich größter Cornea-Durchm. in % des größten Augen-Durchm.
Pferd	2	70,8 (46,5)
Rind	4	69,0 (55,9)
Schaf	2	68,4 (52,8)
Schwein	4	64,7 (56,0)
Wildkaninchen	2	75,2 (75,0)
Eichhörnchen	2	78,5 (77,0)
Waldmaus	2	92,7
Rötelmaus	2	86,1
Igel	2	93,8

Tabelle 14

Relative Linsenvolumina und Linsendicken von 5 Größengruppen von Säugetieren.

Art	Anzahl untersuchter Augen	Durchschnittliches Linsenvolumen in % des Augenvolumens	Durchschnittliche Linsendicke in % des Linsendurchmessers
Pferd (Sex. ?)	2	4,2	62,5
Rind (Sex. ?)	5	6,8	67,3
Schaf (Sex. ?)	2	7,0	69,9
Schwein (Sex. ?)	4	6,3	77,4
Wasserschwein *(Hydrochoerus)*	1	11,1	—
Wildkaninchen (2 ♂, 1 ♀)	5	14,6	69,6
Hauskaninchen (Sex. ?)	3	21,1	74,0
Wanderratte (4 ♂, 1 ♀)	9	31,9	84,8
Wasserratte (1 ♂)	1	26,7	80,0
Hausmaus (1 ♀)	1	40,0	78,3
Waldmaus (3 ♂, 6 ♀)	16	47,7	84,9
Feldmaus (3 ♀)	5	30,6	81,2
Rötelmaus (3 ♂)	6	38,5	81,8

grenze). Interessanterweise liegen bei Zahnkarpfen anscheinend ganz entsprechende Verhältnisse vor. Wie H. MÜLLER (1952) neuerdings nachweisen konnte, haben kleine Individuen von *Lebistes reticulatus* relativ dickere Retinae mit dichterer Zellagerung und mit einem höheren Prozentsatz von Zapfen als größere Arten. Beim Vergleich der Augen von Rind und Hausmaus fanden da-

gegen L. BUCCIANTE und E. DE LORENZI (1929, 1930) die gleiche Anzahl von Sehzellen in einem μ^2. Es werden jedoch beim Rinde die Erregungen von durchschnittlich 466 Sehzellen in einer multipolaren Ganglienzelle zusammengefaßt, bei der Maus dagegen nur von durchschnittlich 92 Sehzellen.

Von besonderer Bedeutung ist auch die Auswirkung der histologischen

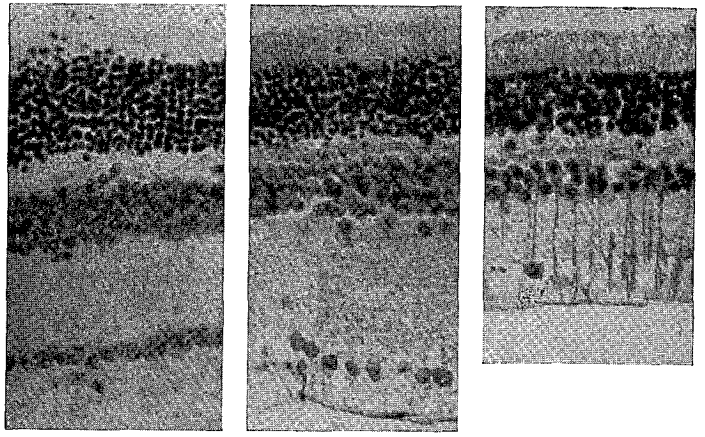


Abb. 43 Horizontaler Retinaquerschnitt in der Mitte des Augenhintergrundes. Links Hausmaus. Mitte Wanderratte *(Albino)*, rechts Hauskaninchen.

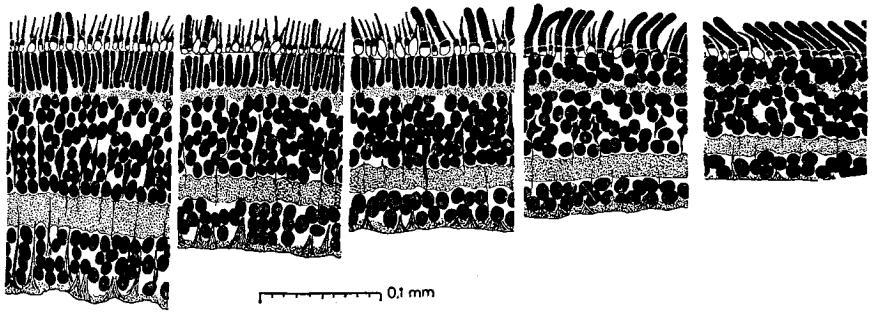


Abb. 44 Homologe Ausschnitte aus der zentralen Retina von 3 verschieden großen Molchen und 2 verschieden großen Salamandern (bei gleicher Vergrößerung). (Nach A. MÖLLER.)

Wachstumsgradienten im Bereich des Gehirns. Bei der weißen Maus konnte K. W. HARDE (1949) feststellen, daß die Hirnrinde postnatal nicht isometrisch wächst, sondern daß einzelne Regionen und Areae positiv oder negativ allometrisch im Verhältnis zum gesamten Vorderhirn zunehmen, wobei die allometrische Tendenz meist mehrfach wechselt, besonders in der Zeit der Augenöffnung (13. Tag) und bei Beginn der Geschlechtsreife. Zumeist wachsen die phylogenetisch älteren Hirnteile isometrisch (z. B. Semicortex) oder bis zum 13. Tage negativ, dann schwach positiv bis zur Geschlechtsreife, dann schwach negativ (Abb. 45) oder zunächst negativ allometrisch (bis zur Geschlechtsreife) und

Tabelle 15

Gesamtzahlen von Neuronen und Sehzellen in der Retina von je 2 verschieden großen *Triturus*- und *Salamandra*-Arten. (Nach A. MÖLLER.)

Art	Gesamtzahl der Ganglienzellen	Gesamtzahl der inneren Körnerzellen	Gesamtzahl der Sehzellen-außenglieder
Trit. vulgaris 10 ♀	193 600	511 000	171 300
Trit. cristatus 8 ♀	207 500	566 000	224 300
Sal. atra 4 ♀	316 500	957 000	386 300
Sal. maculosa 4 ♀	308 300	995 000	533 000

Tabelle 16

Anzahl der Zapfen, Doppelzapfen und Stäbchen auf maximalen Sagittalschnitten durch die Retina von je 2 verschieden großen *Triturus*- und *Salamandra*-Arten. Durchschnittswerte aus je 15 bzw. 8 Schnitten. (Nach A. MÖLLER.)

Art	Einfache Zapfen	Doppelzapfen	Stäbchen
Trit. vulgaris 10 ♀	259	107	67
Trit. cristatus 8 ♀	200	53	202
Sal. atra 4 ♀	181	78	308
Sal. maculosa 4 ♀	192	54	390

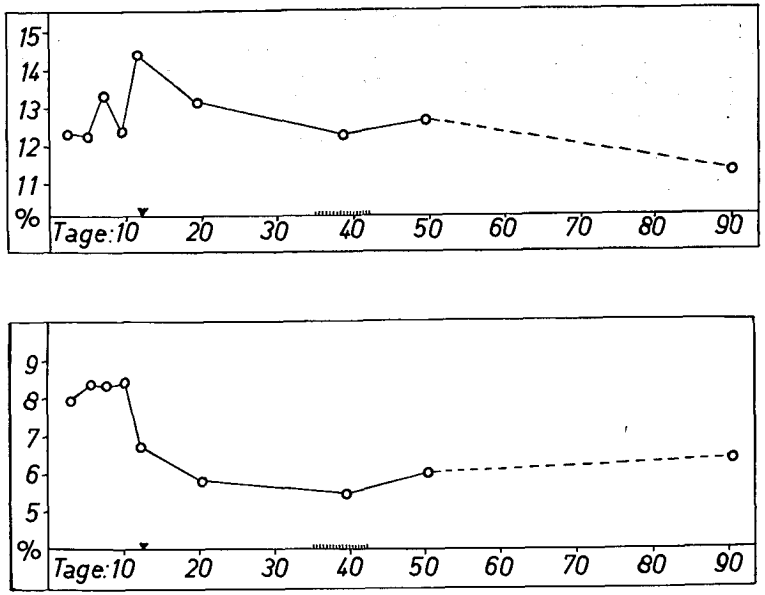


Abb. 45 Oben Oberflächenwerte des Holocortex-2-stratificatus, unten des H.-5-stratificatus in Prozent der ganzen Hemisphäre (Ordinate) bei der weißen Maus. Abszisse: Lebensalter in Tagen. Keil: Tag der Augenöffnung; senkrechte Striche: Geschlechtsreife (nach K. W. HARDE).

dann isometrisch (z. B. Schizocortex). Die größte und zugleich die progressivste Region, der Holocortex 7-stratificatus, wächst bis zur Geschlechtsreife überwiegend positiv allometrisch. Wieweit sich diese ontogenetischen Tendenzen auch phylogenetisch ausgewirkt haben, konnte bis zum gewissen Grade dadurch geklärt werden, daß adulte Nagetiere von bedeutenderer Körpergröße verglichen wurden (CH. SCHULZ 1951). In der Reihe Maus—Ratte—Kaninchen (letzteres als Lagomorph allerdings nur provisorisch vergleichbar) nimmt der Holocortex 7-stratificatus zu von 37,2% zu 39,8% und 42,0% der Hirnrinde (Werte statistisch real). Der schwach negativ allometrisch bis isometrisch wachsende Semicortex zeigt in der erwähnten Serie aber bereits eine bedeutende Verstärkung dieser negativen Tendenz: Maus 18,7% — Ratte 13,9% — Kaninchen 9,0%. Und der Holocortex 5-stratificatus läßt sogar eine völlige Umkehr der Tendenz erkennen. Er wächst ontogenetisch positiv allometrisch nur bis zum 13. Tage nach der Geburt (Augenöffnung), dann aber negativ allometrisch. In der Serie Maus—Ratte—Kaninchen nimmt diese Hirnregion dagegen stetig an prozentualer Größe zu: 12,2% — 13,8% — 17,0% (Differenzen statistisch real). Dieser ebenfalls progressive und relativ ausgedehnte Rindenteil wurde also wohl selektiv gefördert. Auch andere Hirnfelder folgen in der Phylogenese bald der ontogenetischen Tendenz während der postnatalen Hauptwachstumsperiode, bald nicht. Das Hirn der Zwergmaus *(Micromys)* entspricht den ontogenetischen Allometrien der weissen Hausmaus sehr wenig.

Solche Körpergrößen-abhängigen Differenzen sind nun auch im cytologischen Bereich nachweisbar. Die Anzahl der Cortexzellen erwies sich bei Nagern verschiedener Körpergröße als annähernd proportional der Rückenmarkslänge der adulten Tiere (R. BRUMMELKAMP 1940). Die Dichte der Cortexzellen nimmt mit zunehmender Körpergröße ab, aber die Zellzahl in homologen Rindenausschnitten bleibt wegen verschiedener Zellgröße etwa die gleiche (S. T. BOK und M. J. VAN ERP TAALMAN KIP 1939). Große Arten mit größeren Ganglienzellen zeigen aber mehr dendritische Verzweigungen (S. T. BOK 1936, B. RENSCH 1949, 1953). Das wird besonders deutlich bei Vergleich von verwandten Arten mit stark unterschiedener Körpergröße, wie dies an *Hydrochoerus capybara* gegenüber *Cavia cobaya* (Verhältnis der Körpergewichte 107:1) in Abb. 46 dargestellt ist (nach A. SPINA FRANCA NETTO 1951). Solche stärkeren Verzweigungen gestatten natürlich kompliziertere Schaltungen, und es ist zu erwarten, daß bei Körpergrößenzunahme zusammen mit der relativen Vergrößerung progressiver Hirnteile und der absoluten Vergrößerung des Gehirns auch die Funktion dieses so wichtigen zentralen Organs verändert wird.

Es ist nun nicht möglich, hier auch noch auf alle die anderen von uns gefundenen histologischen Differenzen zwischen verwandten Tierarten verschiedener Körpergröße näher einzugehen. Es seien deshalb einige Befunde nur kurz angedeutet. Bei dauernd teilungsfähigen Zellen, wie Blutkörperchen, Knochen- und Bindegewebszellen, Epithelien usw., haben große Arten mehr Zellen als

kleine und meist auch ein wenig (aber wohl nie körpergrößenproportional) vergrößerte Zellen. Für den gewundenen Teil der Nierenkanälchen fand ich bei der Wanderratte Kerngrößen von durchschnittlich 5,8×5,1 μ (n = 52), bei der

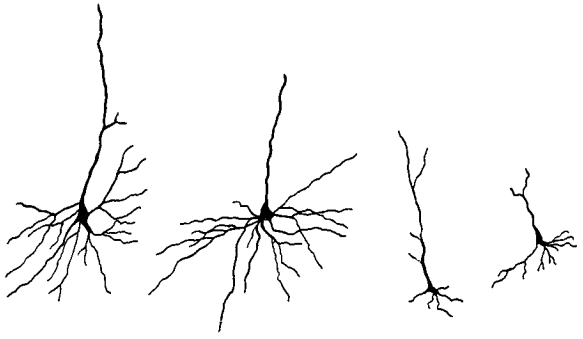


Abb. 46 Pyramidenzellen mittlerer Größe (II. Schicht) von homologen Teilen des Cortex von 2 verschieden großen Nagetieren. Links vom Wasserschwein, *Hydrochoerus capybara*; rechts vom Meerschweinchen, *Cavia cobaya*. Gleiche Vergrößerung. (Nach A. SPINA FRANCA NETTO.)

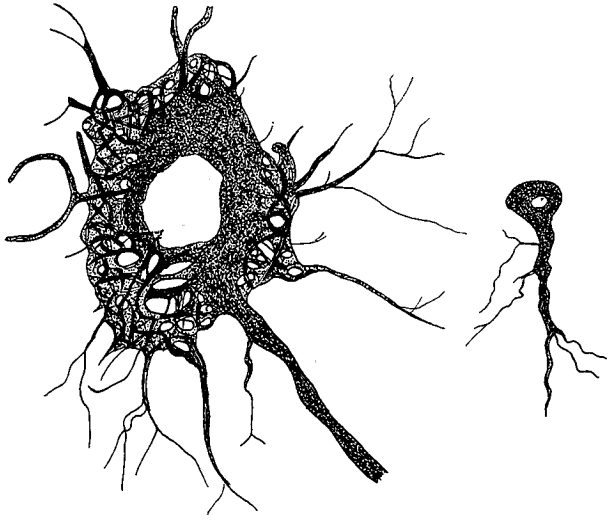


Abb. 47 Ganglienzellen des Grenzstranges des Sympathicus von Teleostiern verschiedener Körpergröße. Links von *Orthagoriscus mola* (50 kg), rechts von *Trigla corax* (340 g) (nach LEVI 1925).

Hausmaus von 5,6×4,8 μ (n = 64). Bei Zellzählungen auf homologen Knochenquerschnitten aus der Mitte des Jugale-Metajugale fand ich bei der europäischen Kohlmeise *(Parus m. major)* durchschnittlich 137 Kerne (Schnittdicke 8 μ), bei der kleineren Sundarasse *P. m. cinereus* nur 115 Kerne. Die Flächen dieser Knochenquerschnitte verhalten sich wie 100:86, die der Zellzahlen wie 100:84, d. h. die Zellgröße ist bei beiden Rassen fast gleich. Für weitere Zahlen

von Vertebraten vergleiche man besonders G. LEVI 1914, 1925, G. TEISSIER 1939, für Evertebraten E. G. CONKLIN 1912, H. LÖWENTHAL 1923, W. PARTMANN 1948 u. a. Die Zellen von Dauergeweben wie Nervengewebe, Muskelfasern, Linsenfasern usw. sind dagegen bei verwandten Arten meist an Zahl gleich, aber in der Größe stärker, oft körpergrößenproportional unterschieden (vgl. Abb. 47) (vgl. auch A. J. LINZBACH 1950 über Herzmuskelfasern).

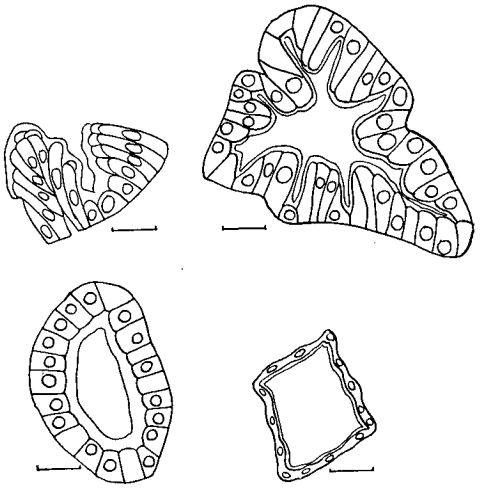


Abb. 48 Epithelzellen homologer Mitteldarmpartien bei Mücken verschiedener Körpergröße. Oben links: *Ctenophora atra*, rechts: *Theobaldia annulata*. Unten links *Lycoria spec.*, rechts: *Contarinia spec.* Maßstab: je 0,02 mm (nach W. PARTMANN).

Infolge dieser Differenzen von Zellzahl und Zellgröße zeigen viele Organe eine histologische Strukturänderung in Abhängigkeit von der Körpergröße. Kleine Säugetierarten haben z. B. in den LANGERHANSschen Inseln größere Zellen und einen relativ höheren Anteil des Inselgewebes am Pankreas als verwandte größere Arten (L. PADOUR 1950). Ähnlich verhalten sich verschieden große Haushuhnrassen (E. SCHLABRITZKY 1953). Die Glomeruli der Niere sind bei größeren verwandten Formen vermehrt (bei Wanderratten zählte ich auf medianen Längsschnitten 279—347, durchschnittlich 308, bei Hausmäusen 132 bis 159, durchschnittlich 146) und aus mehr Zellen zusammengesetzt (auf maximalen Schnitten, Schnittdicke 10 μ: bei Wanderratten 63—107, durchschnittlich 83 Kerne, bei der Hausmaus 45—69, durchschnittlich 54 Kerne). Eine Körpervergrößerung hat bei Schafrassen mehr eine Vergrößerung der Nierenkörperchen, bei Kaninchenrassen mehr eine Erhöhung ihrer Zahl zur Folge (E. SCHILLING 1951). Auch die Papillentypen der Nieren erwiesen sich als abhängig von der Körpergröße der Arten (J. SPERBER 1944).

Bei Insekten zeigen große Arten eine andere Mitteldarmstruktur als verwandte kleine Formen. Während letztere hier ein kubisches oder ein Plattenepithel aufweisen, besitzen große Formen ein Zylinderepithel (W. PARTMANN 1948, B. RENSCH 1948, Abb. 48). Diese phylogenetische Differenz entspricht den ontogenetischen Wachstumsgradienten. Die indirekte Flugmuskulatur von sehr kleinen Dipteren ist kompakt gelagert. Bei großen Arten sind die Muskelfasergruppen dagegen stark aufgeteilt (W. PARTMANN). Vor allem aber ist das Gehirn unterschieden. Bei großen Arten sind besonders die Corpora pedunculata viel stärker differenziert als bei verwandten kleinen Arten (Abb. 49, H. GOOSSEN 1949). Der damit erhöhten relativen Ausdehnung der Oberflächen der Neuropil-

massen entspricht auch eine absolut stark erhöhte Zahl von Globulizellen. Auf maximalen Schnittebenen etwa längs durch die Corpora pedunculata ergeben sich z. B. pro Schnitt bei dem Schwimmkäfer *Dytiscus marginalis* (Körperlänge 27 mm) 615 Globulizellkerne, bei dem verwandten kleinen *Ilybius fenestratus* (Körperlänge 12 mm) nur 188; beim Maikäfer (Körperlänge 20,6 mm) 1176, bei der verwandten kleinen *Phyllopertha* nur 624; bei der Hornisse, *Vespa crabro* (Körperlänge 22,2 mm), etwa 1000, bei der kleinen Faltenwespe *Ancristoceros parietinus* (Körperlänge 7,9 mm) nur etwa 500. Dieser stärkeren Differenzierung läuft meist ein komplizierteres Instinktleben parallel: kleine europäische Bienen und kleine europäische Faltenwespen zeigen keine sozialen Instinkte. Die Differenzierung der Corpora pedunculata ist also nicht nur, wie

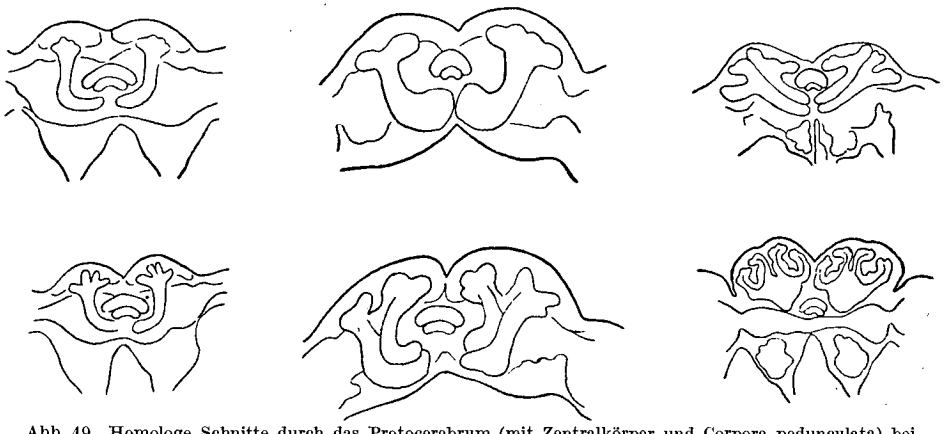


Abb. 49 Homologe Schnitte durch das Protocerebrum (mit Zentralkörper und Corpora pedunculata) bei 3 Paaren von verwandten Insekten jeweils verschiedener Körpergröße. Die obere kleinere Art jeweils viel stärker vergrößert. Links *Blattidae*: oben *Ectobius sylvestris*, unten *Blatta orientalis*; Mitte *Scarabaeidae*: oben *Phyllopertha horticola*, unten *Melolontha vulgaris*; rechts *Vespidae*: oben *Ancristocerus parietinus*, unten *Vespa crabro*. (Nach H. GOOSSEN.)

man früher annahm, der Ausdruck der phylogenetischen Entwicklungshöhe einer Insektengruppe. Natürlich gelten alle solchen Regeln nicht generell. Bei der australischen Riesenschabe *Macropanesthia rhinocerus* fand z. B. M. F. DAY (1950) keine besondere Steigerung in der Ausprägung der Corpora pedunculata oder anderer Organssysteme gegenüber mittelgroßen Schabenarten.

Von besonderer Bedeutung ist bei vielen poikilothermen Tieren schließlich auch die absolute Zunahme der Eizahl bei Körpergrößensteigerung, weil den Vermehrungsziffern natürlich eine hohe Bedeutung für die Selektionsvorgänge zukommt. Eine (unter Mitwirkung von Fräulein J. SCHEMANN) auf Grund der Angaben in BREHMS Tierleben (4. Aufl.), R. STERNFELD (1913), E. WALTER (1913), C. VOGT und B. HOFER 1909) sowie in der Darstellung der Aquarienfische von HOLLY, MEINKEN und RACHOW zusammengestellte Liste der Eizahlen (Tab. 17) verdeutlicht dies recht eindringlich. Es sind dabei die stärker brutpflegenden Arten fortgelassen (die generell eine viel niedrigere

Tabelle 17

Eizahlen großer und kleiner poikilothermer Vertebratenarten jeweils gleicher Ordnung oder Familie (nach HOLLY, MEINKEN und RACHOW, VOGT und HOFER, WALTER, STERNFELD und BREHMS Tierleben).

A. 1. Kleine Lacertilier		
Lacerta agilis	(18—23 cm)	4—14 Eier
Lacerta viridis	(30—40 cm)	4—13 Eier
Psammodromus algirus	(27 cm)	8 Eier
Eremias guttulata	(16 cm)	2—4 Eier
Agama stellio	(28 cm)	9 Eier
Draco volans	(11 cm)	3—4 Eier
Uromastix acanthinurus	(bis 50 cm)	8 Eier
Anolis carolinensis	(14—22 cm)	2 Eier
Tropidurus torquatus	(25 cm)	4 Eier
A. 2. Große Lacertilier und Krokodile		
Varanus niloticus	(170 cm)	24 Eier
Varanus griseus	(130 cm)	10—20 Eier
Varanus flavescens	(über 100 cm)	24 Eier
Iguana tuberculata	(140—160 cm)	10—35 Eier
Tubinambis teyuixin	(1000 cm)	50—60 Eier
Crocodilus niloticus	(bis 600 cm)	90—100 Eier
Crocodilus americanus	(bis 600 cm)	100 Eier
Gavialis gangeticus	(bis 500 cm)	40 Eier
Caiman niger	(bis 400 cm)	30—40 Eier
Alligator mississipensis	(bis 400 cm)	30—60 Eier
B. 1. Kleine Chelonier		
Emys orbicularis	(30—35 cm)	9—11 Eier
Testudo graeca	(20 cm)	8—15 Eier
Terrupene carolina	(13—17 cm)	5—6 Eier
B. 2. Große Chelonier		
Chelonia mydas	(110 cm)	300—400 Eier
Dermochelys coriacea	(150 cm)	1000 Eier
Testudo elephantopus	(150 cm)	10—14 Eier
C. 1. Kleine Ophidier		
Thyphlops vermicularis	(33 cm)	6 Eier
Tropidonotus natrix	(120—150 cm)	15—35 Eier
Tropidonotus tesselatus	(70—80 cm)	5—13 Eier
Zamenis gemonensis	(150 cm)	8—15 Eier
Coluber longissimus	(100—150 cm)	5—8 Eier
C. 2. Große Ophidier		
Python molurus	(bis 400 cm)	45 Eier
Python reticulatus	(bis 1000 cm)	96 Eier
Python sebae	(300—500 cm)	etwa 100 Eier
Eunectes murinus	(300 cm)	30—80 Eier
D. 1. Kleine Cypriniden		
Barbus oligolepis	(5 cm)	300 Eier
Barbus semifasciatus	(10 cm)	150—300 Eier
Brachydunio nigrofasciatus	(4,5 cm)	300 Eier
Brachydunio rerio	(5—6 cm)	400—500 Eier

D. 2. Große Cypriniden

Cyprinus carpio	(60—100 cm)	bis 300 000 Eier
Barbus fluviatilis	(bis 80 cm)	3000 bis 8000 Eier
Tinea vulgaris	(bis 70 cm)	300 000 Eier
Abramis brama	(50—70 cm)	140 000 Eier
Aspius rapax	(60—70 cm)	100 000 Eier

E. 1. Kleine Salmoniden

Salmo fontinalis	(20—45 cm)	7000 Eier
Salmo trutta	(25—40 cm)	1500—2000 Eier

E. 2. Große Salmoniden

Salmo salar	(50—150 cm)	10 000—40 000 Eier
Salmo hucho	(60—100 cm)	10 000—40 000 Eier

F. 1. Kleine Osphromeniden

Macropodus opercularis	(8—10 cm)	300—400 Eier
Betta pugnax	(10 cm)	100 Eier

F. 2. Große Osphromeniden

Osphromenus gourami	(bis 100 cm)	800—1000 Eier

G. 1. Kleine Cichliden

Haplochromis multicolor	(7 cm)	30—100 Eier
Apistogramma pleurotaenia	(7,5 cm)	40—150 Eier
Etroplus maculatus	(8 cm)	100—300 Eier

G. 2. Große Cichliden

Herichtys cyanoguttatus	(30 cm)	bis 500 Eier
Cichlasoma facetum	(30 cm)	300—1000 Eier
Hemichromis fasciatus	(30 cm)	1000 Eier

H. 1. Kleine Siluriden

Corydoras punctatus	(7,5 cm)	60—250 Eier

H. 2. Große Siluriden

Silurus glanis	(bis 220 cm)	60 000 Eier

Nachkommenziffer haben als nicht brutpflegende Arten), und es sind auch speziell nur in der Körpergröße deutlicher unterschiedene Gruppen dafür ausgewählt. Eine entsprechende Regel gilt wahrscheinlich auch für viele Arthropodengruppen. So konnte z. B. B. Petersen (1950) nachweisen, daß bei der Spinnenfamilie der Lycosiden die Nachkommenzahl von der Größe des Muttertieres abhängt, und auch W. Goetsch (1948) fand eine 8- bis 10fache Steigerung der Nachkommenzahl bei *Drosophila*, wenn diese durch Fütterung mit Vitamin T um 23 % ihrer Normalmaße vergrößert waren.

Da die sekundären Geschlechtsmerkmale vieler Tiere, soweit sie in Größendifferenzen des ganzen Körpers oder einzelner Organe bestehen, erst in der späteren Ontogenese deutlich werden (bei Wirbeltieren unter dem Einfluß der dann stärker wirksam werdenden Geschlechtshormone), gehören sie meist zu den positiv allometrisch wachsenden Strukturen. Infolgedessen gilt in verschiedenen Tiergruppen die Regel, daß die relative Sexualdifferenz mit steigender Körpergröße zunimmt (B. Rensch 1950). Diese Regel gilt allerdings nur bei Vergleich von Rassen eines Rassenkreises von einigermaßen ähnlichen Arten einer Gattung oder ähnlichen Gattungen einer Familie. Bei Vögeln wächst z. B. die relative sexuelle Größendifferenz zwischen den Geschlechtern mit steigender Körpergröße an, soweit die Männchen größer sind als die Weibchen. Sind ausnahmsweise die Weibchen größer, wie dies bei vielen Raubvögeln der Fall ist, so zeigt umgekehrt die kleinere Art die größere Sexualdifferenz. Es ist dies wohl darauf zurückzuführen, daß hier die sexuell bedingte negativere Wachstumsallometrie des Männchens entscheidend ist. (B. Rensch 1953). Besonders eindrucksvoll zeigt sich die Sexualdifferenzregel bei manchen Käfergruppen, bei denen im männlichen Geschlecht die Fühler exzessiver ausgebildet sind (so bei vielen Lamellicorniern: Abb. 50) oder die Haftapparate der Beine (Dytisciden), oder bei Säugetieren die Waffen (große gegenüber kleinen Hirscharten, Schweinearten, Pavianarten usw.). Diese Differenz hat zum Teil auch Auswirkungen im Verhalten bei der Fortpflanzung. Eine Große Trappe *(Otis tarda)* zeigt kompliziertere Balzbewegungen als eine Zwerg-Trappe *(O. tetrax)*, ein Auerhahn *(Tetrao)* oder ein Birkhahn *(Lyrurus)* mehr als ein Haselhahn *(Tetrastes)* usw.

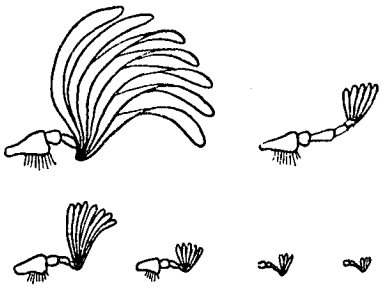


Abb. 50 Zunahme der geschlechtlichen Fühlerdifferenz mit der Körpergröße bei 3 *Scarabaeiden*-Arten. Oben: *Polyphylla fullo* ♂ und ♀ (24—34 mm), unten links *Melolontha vulgaris* ♂ und ♀ (20—25 mm), rechts: *Phyllopertha horticola* ♂ und ♀ (8—12 mm).

Physiologische Auswirkungen der Wachstumsallometrien

Bei der Besprechung der relativen Sexualdifferenz, der Augen- und Hirnstruktur war schon darauf hingewiesen worden, daß der durch die Körpergrößenänderungen bedingte Strukturwandel auch wichtige physiologische Auswirkungen hat. Dies ist nun in weitem Umfange festzustellen. Zunächst ist schon die Stoffwechselintensität unmittelbar von der Körpergröße abhängig. Wie bereits C. Bergmann (1847, 1855), M. Rubner (1883) und Ch. Richet (1885) erkannt hatten, ist bei homöothermen Tieren die Stoffwechselintensität und damit der O_2-Verbrauch der Oberfläche eines Tieres proportional. Da die Oberfläche bei Körpervergrößerung nur zweidimensional anwächst, das Körpervolumen aber dreidimensional, so ist der Wärmeverlust größerer Tiere relativ geringer, d. h. es werden weniger Kalorien zur Aufrechterhaltung der Körperwärme verbraucht werden. O. Kestner (1934) und H. Blank (1934) sind dagegen der Meinung, daß bei größeren Wirbeltieren die relativ geringere Größe der Organe mit hohem Sauerstoffverbrauch, wie

Leber und Niere, einen schwächeren Stoffwechsel bedingen. Die unverkennbar enge Bindung von Warmblütern an bestimmte Umwelttemperaturspannen, wie sie sich in der klimatischen Größenstaffelung geographischer Rassen ausdrückt (BERGMANNsche Regel), spricht meines Erachtens doch wohl mehr für eine Oberflächenabhängigkeit. Jedenfalls ist unbestritten, daß kleine homöotherme Tiere einen intensiveren Stoffwechsel haben als größere, und Entsprechendes gilt auch für die meisten poikilothermen Tiere und auch für Pflanzen (vgl. z. B. A. M. HEMMINGSEN 1950, L. VON BERTALANFFY 1951 u. a.). Für sehr große Warmblüter ist diese Regel allerdings einzuschränken. Wie W. VON BUDDENBROCK (1934) zeigen konnte, steigt bei Überschreitung eines gewissen Größenmaßes die Stoffwechselintensität (pro Gewichtseinheit) wieder stark an. Es liegt dies daran, daß bei großen Tieren die Muskelarbeit relativ stärker ist und damit einen höheren Anteil am Gesamtstoffwechsel hat, so daß dem Wärmeverlust nicht mehr die vorherrschende Bedeutung zukommt.

Die Abhängigkeit der Stoffwechselintensität von der Körpergröße hat zur Folge, daß größere Tierformen einen relativ geringeren O_2-Verbrauch in der Zeiteinheit haben, daß die Atemfrequenz und die Herzschlagfrequenz verringert ist (z. B. Maus 520—780 Schläge pro Minute, Schwein 60—80, Pferd 34—36, Elefant 25—28; Sperling 745—850, Nebelkrähe 378, Truthahn 93; vgl. Übersichten bei W. VON BUDDENBROCK 1924, E. STRESEMANN 1927 bis 1934 u. a.). Damit ist auch der Blutzuckerspiegel und zum Teil auch die Körpertemperatur bei großen Formen relativ niedriger (F. ERLENBACH 1938), und es ist die Umlaufzeit des Blutes verringert, der Blutdruck aber erhöht, die Körperbewegung relativ verlangsamt.

Die verminderte Stoffwechselintensität größerer Tiere wirkt sich nun auch in der Weise aus, daß diese Formen eine längere Ontogenesedauer haben, was sich sowohl in längerer Trächtigkeitsdauer (Tab. 18) oder Brutdauer (Tab. 19) auswirkt als auch im langsameren postnatalen Heranwachsen. So wird eine Hausmaus nach 5—6 Wochen geschlechtsreif, ein Kaninchen nach 5—8 Monaten, ein Biber nach 1 Jahre; ein Edelhirsch nach $1^1/_2$ Jahren, ein Elch nach $2^1/_2$ Jahren; ein Wolf nach $2^1/_2$ Jahren, ein Braunbär nach 3 bis 4 Jahren; ein Wildschwein nach $1^1/_2$ Jahren, ein Nilpferd nach 5—6 Jahren, usw. Diese verschiedenen Entwicklungszeiten deuten schon an, daß auch das Zeitmaß des Lebensablaufes und damit das Lebensalter von der Körpergröße abhängig ist. Ganz allgemein werden größere Warmblüter älter als verwandte kleinere, wie das durch die Tabelle 20 aufgezeigt wird. Die Beziehungen zwischen Wachstumsdauer und Lebensablauf konnte G. BACKMAN (1943) sogar derart mathematisch fassen, daß er die großen biologischen Etappen des Lebenszyklus wie Geburt, Geschlechtsreife, Altern und Lebensende unter Zugrundelegung der „Eigenzeit" jedes Organismus vorausberechnen konnte. Der Ablauf der „organischen Zeit" hat also bei allen Tieren eine prinzipiell ähnliche Gestalt, die von der für jedes Lebewesen verschiedenen physikalischen Zeit-

Tabelle 18
Dauer der Trächtigkeit bei verschieden großen Säugetieren jeweils gleicher Ordnung (nach I. KRUMBIEGEL und A. BREHM, L. HECK, M. HILZHEIMER 1930 und O. HEINROTH 1930).

Art	Trächtigkeitsdauer in Wochen
Igel *(Erinaceus)*	6
Maulwurf *(Talpa)*	4—6
Spitzmäuse *(Sorex)*	3—4
Braunbär *(Ursus)*	28—30
Waschbär *(Procyon)*	9
Marder *(Martes)*	9
Mauswiesel *(Mustela)*	5
Tiger *(Felis tigris)*	14—16
Leopard *(Felis pardalis)*	12—14
Hauskatze *(Felis ocreata dom.)*	8
Elch *(Alces)*	36
Edelhirsch *(Cervus)*	33—34
Damhirsch *(Dama)*	32
Elen-Antilope *(Taurotragus)*	34—36
Hirschziegenantilope *(Antilope)*	6
Rind *(Bos)*	41
Ziege *(Capra)*	21—22
Biber *(Castor)*	6
Kaninchen *(Oryctolagus)*	4
Hausmaus *(Mus)*	3
Schweinsaffe *(Nemertinus)*	33
Pinseläffchen *(Callithrix)*	13
Nilpferd *(Hippopotamus)*	34
Zwergflußpferd *(Choeropus)*	26
Wildschwein *(Sus)*	17

dauer weitgehend unabhängig ist. (Auf die damit verknüpfte, schon von E. MACH 1865 aufgeworfene, interessante Frage eines möglicherweise verschiedenen Zeitsinnes sei hier nur kurz hingewiesen).

Für die Frage eventueller Selektionsvorteile größerer gegenüber kleineren Tierformen und für das Problem der Höherentwicklung sind nun weiterhin die Veränderungen in den Leistungen von Hirn und Sinnesorganen von wesentlicher Bedeutung, die aus einer Körpergrößenzunahme resultieren. Augen großer Wirbeltiere haben anscheinend meist absolut mehr Sehzellen als Augen verwandter kleinerer Arten (exakte Zählungen bei Urodelen: A. MÖLLER 1950). Entsprechend haben große Insektenarten mehr Ommatidien als verwandte kleinere, so z. B. die Schmeißfliege *Calliphora vomitoria* 4585, die Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* 668 (W. PARTMANN 1948); der große Lederlaufkäfer *Carabus coriaceus* 4250, der mittelgroße *C. violaceus* 3200, das kleine *Bembidium*

Tabelle 19

Brutdauer bei verschieden großen Vögeln gleicher Ordnung (nach O. HEINROTH 1922).

Art	Körpergewicht des ♀ in g	Brutdauer in Tagen
Haubentaucher *Podiceps cristatus*	1000	25
Zwergtaucher *Podiceps ruficollis*	150—200	20
Fischreiher *Ardea cinerea*	1500	25—26
Zwergrohrdommel *Ardetta minuta*	150	16—17
Höckerschwan *Cygnus olor*	9000	35
Krickente *Anas crecca*	330	22
Seeadler *Haliaëtus albicilla*	5000	35
Turmfalke *Falco tinunculus*	220	28
Truthuhn *Meleagris gallopavo*	3500	28
Wachtel *Coturnix coturnix*	100	18
Bläßhuhn *Fulica atra*	650	22—23
Tüpfelsumpfhuhn *Porzana porzana*	80	18
Brachvogel *Numenius arquatus*	900	29½
Bekassine *Gallinago gallinago*	100	19½
Mantelmöve *Larus marinus*	1500	26
Zwergseeschwalbe *Sterna minuta*	40	21½
Krontaube *Goura coronata*	2000	28
Turteltaube *Streptopelia turtur*	160	14½
Graupapagei *Psittacus erithacus*	400	30
Wellensittich *Melopsittacus undulatus*	30	18
Uhu *Bubo bubo*	2750	33—36
Steinkauz *Athene noctua*	175	28
Kolkrabe *Corvus corax*	1300	20—21
Zebrafink *Taeniopygia castanotis*	12	11—12

rupestre 400 (K. LEINEMANN 1904). Die erhöhte Anzahl von einzelnen Sehelementen gestattet aber eine bessere Bildauflösung und damit die Möglichkeit einer Beantwortung kleinerer Details der optischen Reizgestalten.

Ein absolut größeres Hirn weist oft absolut mehr Ganglienzellen auf (speziell bei Insekten), und die meist, speziell bei Vertebraten, etwa körperproportional vergrößerten Ganglienzellen besitzen mehr dendritische Verzweigungen (s. o., Abb. 46) und damit kompliziertere Schaltmöglichkeiten. Außerdem nehmen bei phylogenetischer Körpergrößenzunahme die progressiven Hirnteile, speziell das Vorderhirn und darin wieder, wie wir sahen, die progressivsten bzw. kompliziertesten Regionen (bei Insekten die Corpora pedunculata) gewöhnlich an relativer Größe zu. Es besteht also die Möglichkeit, daß mit einer Körpergrößenzunahme evtl. auch eine Komplikation von Instinkten und plastischere zentralnervöse Leistungen verbunden sind. Ich ließ deshalb verschieden

Tabelle 20

Abhängigkeit der durchschnittlichen Lebensdauer von der Körpergröße. Verglichen wurden jeweils Säugetier-Arten gleicher Ordnung (Zahlenangaben nach E. KORSCHELT 1924, H. PRZIBRAM 1927, G. STEIN 1938).

Art	Durchschnittliche Lebensdauer in Jahren
Biber *(Castor)*	20—25
Murmeltier *(Arctomys)*	14
Hase *(Lepus)*	7—8
Meerschweinchen *(Cavia)*	4—5
Hausmaus *(Mus)*	1½
Rind *(Bos)*	20—25
Ziege *(Capra)*	12—15
Elch *(Alces)*	20
Reh *(Capreolus)*	15—16
Kamel *(Camelus)*	25—45
Lama *(Auchenia)*	15
Braunbär *(Ursus)*	40—50
Wolf *(Canis)*	12—15
Löwe *(Felis leo)*	20—25
Leopard *(Felis pardalis)*	14
Hauskatze *(Felis ocreata dom.)*	9—10

große Arten einer Verwandtschaftsgruppe auf Lernvermögen und Dauer des Behaltens prüfen. Bei Haushühnern konnte R. ALTEVOGT (1951) feststellen, daß die großen Rassen mehr visuelle Aufgaben nebeneinander zu beherrschen lernen (bis 7 Aufgaben) als Zwergrassen (bis 5 Aufgaben). Die kleinen Rassen lernen die einfachen Aufgaben, die großen Rassen die komplizierteren Aufgaben schneller. Außerdem behalten die großen Rassen das Erlernte länger. Weiße Mäuse lernen visuelle Aufgaben ebenfalls schneller als die größeren weißen Ratten (allerdings anfangs langsamer), aber sie vermögen gleichviel Aufgaben nebeneinander zu behalten wie die Ratten, und sie zeigen dabei im Mehrfachtest die besseren Leistungen. Dagegen behalten die Ratten wieder länger als die kleineren Mäuse (F. VON BOXBERGER 1953). Bei Vergleich von zwei verschieden großen Zahnkarpfenarten lernten die kleinen *Lebistes* mehr visuelle Aufgaben (4) als die größeren *Xiphophorus* (3), aber bei Transponierversuchen waren die Leistungen beider Arten etwa gleich und in allen Fällen behielt die große Art länger als die kleine (vgl. B. RENSCH 1953). Weiterhin konnte gezeigt werden, daß ein Säugetier mit einem absolut großen Gehirn, ein Indischer Elefant, besonders viele visuelle Aufgaben nebeneinander zu beherrschen lernt (bis zu 12), daß er relativ lange Zeit behält (z. B. nach 3 Monaten alle Aufgaben statistisch real beherrscht) und ziemlich schnell zu transponieren bzw. zu abstrahieren

lernt (B. RENSCH und R. ALTEVOGT 1953). Schließlich ergab es sich auch bei den Versuchen von O. KOEHLER und seiner Schule, daß Anzahlen von größeren Vogelarten besser erlernt und transponiert werden konnten als von verwandten kleineren Arten. Ein Kolkrabe leistete im ganzen mehr als Dohlen, große Papageien lernten mehr als kleinere Wellensittiche (vgl. O. KOEHLER 1939, 1943, K. SCHIEMANN 1939, H. BRAUN 1952).

Zusammenfassend kann also bisher festgestellt werden, daß zwischen verwandten Rassen oder Arten unterschiedlicher Körpergröße deutliche Differenzen hinsichtlich der Lernleistungen bestehen, die bezüglich des Lerntempos vielleicht zum Teil von der Stoffwechselintensität abhängen (kleine Formen schneller), und daß große Formen länger behalten.

Zusammenfassung über die komplexen Differenzen bei artlichen Unterschieden der Körpergröße

Die durch die Wachstumsallometrie der einzelnen Organe und histologischen Strukturen bedingten Proportionsverschiebungen und ihre physiologischen Auswirkungen sind eingehender besprochen worden, weil sie lehren, daß jede phylogenetische Änderung der Körpergröße außerordentlich komplexe Auswirkungen haben kann und daß mit ihrer Analyse ein kausales Verständnis der Ganzheitlichkeit bzw. „Harmonie" des Formenwandels ermöglicht wird. Wenn der COPEschen Regel entsprechend eine sukzessive Körpergrößensteigerung in einer Stammesreihe stattfindet, so können sich diese zunächst quantitativen Proportionsverschiebungen zu Änderungen des Bauplanes steigern, die auch qualitative neue Eigenschaften bedingen. Dies wird besonders deutlich etwa bei Arthropodenaugen, die ein Bildsehen nur gestatten, wenn wenigstens einige hundert Ommatidien vorhanden sind, oder bei den Zentralnervensystemen, bei denen infolge zunehmender Neuronenzahl eine stärkere Arbeitsteilung und damit der Einbau neuer und komplizierterer Instinktabläufe oder Wahlhandlungen möglich wird, oder bei Zähnen, die neue Funktionen erhalten können, wenn sie exzessiv groß werden (z. B. Proboscidier) usw.

Es ist dabei nun auch von Wichtigkeit, daß ebenfalls die Hormondrüsen, die ohnehin schon meist eine sehr komplexe Auswirkung auf die Entwicklung vieler Organe haben (vgl. den Abschnitt über konstruktive Gene, p. 138) gleichfalls ein allometrisches Wachstum zeigen, das sich auch, wie wir sahen, phylogenetisch auswirken kann.

Im einzelnen sind nun schon so viele Merkmale bekannt, deren Proportionen sich bei stammesgeschichtlicher Körpergrößenzunahme verschieben, daß wir damit bereits tatsächlich die Ganzheitlichkeit des größenbedingten Artenwandels weitgehend beurteilen können. Die Regelhaftigkeit der Verschiebungen wird dabei am eindrucksvollsten durch die Tatsache verdeutlicht, daß wir für

manche Tiergruppen mit durchschnittlich 70—90% Wahrscheinlichkeit voraussagen können, welche Eigenschaften eine Art bestimmter Größenordnung haben würde. Für eine Ratte von bisher noch nicht bekannter exzessiver, z. B. Bibergröße könnten wir z. B. voraussagen, daß sich eine solche Art von ihren bekannten kleineren Verwandten in folgenden Merkmalen unterscheiden würde. Relativ verkleinert wären Kopf, Gehirn, Hirnschädel im Verhältnis zum Gesichtsschädel, Hirnstamm im Verhältnis zum Gesamthirn, Augen, Cornea und Linse (im Verhältnis zum Bulbus), Ohren, Füße, Schwanz, Haare, Herz, Leber, Nieren, Pankreas, Thyreoidea, Nebennieren, Hypophyse. Relativ größer wären das Knochengewicht, relativ länger der Gesichtsschädel im Verhältnis zum Gesamtschädel, das Vorderhirn im Verhältnis zum Gesamthirn. Weiterhin wäre die Retina relativ (und wahrscheinlich absolut) dünner, die Ganglienzellschicht und die beiden Körnerschichten wären lockerer, die Zahl der Stäbchen und Zapfen relativ vermindert, im Vorderhirn wäre der Cortex 7-stratificatus relativ ausgedehnter, der Semicortex wäre relativ viel weniger ausgedehnt, die Hirnneuronen wären absolut größer, aber lockerer gelagert und viel Dentriten-reicher, Blutzellen, Knochenzellen und Bindegewebszellen wären kaum vergrößert, aber an Zahl stark vermehrt, das Inselgewebe wäre im Verhältnis zum übrigen Pankreas vermindert. Schließlich wären Stoffwechselintensität, speziell O_2-Verbrauch, Atemfrequenz, Herzschlagfrequenz und Blutumlaufszeit vermindert, der Blutzuckerspiegel niedriger, die relative Geschwindigkeit bei der Ortsbewegung vermindert, die Geschlechtsreife setzte später ein, die Trächtigkeitsdauer und die Lebensdauer wären verlängert, das Lernvermögen wäre erhöht, die Dauer des Behaltens erlernter Handlungen wäre verlängert.

Solche Voraussagen, wie sie hier für viele morphologische, anatomische, histologische, physiologische und entwicklungsphysiologische Merkmale angegeben wurden, sind nun natürlich auch von besonderer Bedeutung für die Beurteilung fossiler Tiere, denn viele der genannten Korrelationen können dazu beitragen, aus fossilen Bruchstücken oder gar Einzelteilen das ganze Tier zu rekonstruieren und darüber hinaus sogar etwas über seine histologischen, physiologischen und entwicklungsphysiologischen Eigenheiten auszusagen.

Für das Verständnis des Evolutionsgeschehens sind durch die spezifische Analyse der Allometrieverhältnisse und ihrer physiologischen Wirkungen aber zugleich auch wichtige Zusammenhänge geklärt worden. Wir wissen heute, daß sich die ontogenetischen allometrischen Korrelationen auch bei phylogenetischer Körpergrößenveränderung auswirken können, was besonders bei sukzessiver Größensteigerung entsprechend der COPEschen Regel von Bedeutung ist (vgl. das Kap. 6 B IV über Orthogenese), daß aber in vielen Fällen die speziellen Allometriekonstanten dabei abgewandelt sind, so daß nur die allometrische Gesamttendenz erhalten bleibt. Das letztere ergab sich besonders aus der Differenz des Allometrieexponenten für verwandte Arten und für Rassen

der gleichen Art, wie dies speziell für Kopf, Gehirn und Leber gezeigt worden war. Es hat sich aber auch ergeben, daß in einigen Fällen von Körpergrößensteigerung eine Proportionsverschiebung entgegen der allometrischen Tendenz der Hauptwachstumsphase erfolgt ist (z. B. relative Haar- und Federlänge, relatives Knochengewicht, relative Darmlänge, relative Ausdehnung des Holocortex 5-stratificatus usw.). Diese Fälle lehren uns, daß bei dem gewöhnlich mehrfachen Wechsel der einzelnen ontogenetischen Allometriephasen bald die eine, bald die andere Phase einmal verlängert oder verkürzt, intensiviert oder abgeschwächt sein kann, wenn dies mit Selektionsvorteilen verknüpft ist. Es sind also offenbar diese einzelnen Phasen jeweils von anderen Genen gesteuert bzw. bei der meist polygenen Bedingtheit jeder Phase durch andere Gene modifiziert.

Schließlich ist es aber auch wichtig, daß bei der besprochenen Analyse der transspezifischen Wandlungen mit den in den obigen Kapiteln besprochenen Untersuchungen das Studium der Merkmale abgelöst wird durch das Studium von Entwicklungs-Gradienten. Durch Mutationen werden nicht nur definitive Merkmale verändert, sondern einzelne Gradienten verlängert oder verkürzt, intensiviert oder abgeschwächt. Alle derartigen Änderungen können zunächst lediglich quantitativer Natur sein. Die besondere Bedeutung quantitativer Gendifferenzen hatte ja bereits R. Goldschmidt (1927) richtig erkannt, wenn die damalige Fassung seiner physiologischen Theorie der Vererbung die qualitativen Differenzen auch etwas unterschätzte. Und Goldschmidt war es auch, der zuerst in klarer Weise entwickelte, wie durch quantitative Differenzen Beschleunigungen und Verzögerungen in den einzelnen von den Genen in Gang gesetzten Reaktionsabläufen zustande kommen können, so daß sich die Punkte der gegenseitigen Beeinflussung beim ganzheitlichen Zusammenwirken im Laufe der Phaenogenese jeweils zeitlich verschieben und so auch zu morphologischen Differenzen führen müssen. Auch die ganzheitlichen Wandlungen, die „Koadaptationen", oder „Synorganisationen" (Remane) sind so also schließlich prinzipiell begreiflich auf der Grundlage von Mutation und Selektion.

Damit erhebt sich nun die Frage, wieweit das Zustandekommen der Körpergröße genetisch analysiert ist, wieweit speziell Einzelgene und wieweit das Zusammenwirken mehrerer Gene entscheidend ist. Zumeist ist offenbar das letztere der Fall. Kommt doch die Gesamtgröße weitgehend durch eine Addition der einzelnen Organe und Strukturen zusammen. Aus den Kreuzungsversuchen von C. O. Green (1930, 1931, 1934) mit verschieden großen Mäuserassen *(Mus musc. musculus, M. musc. bactrianus)* geht hervor, daß bei der Grössenausprägung mehrere Gene zusammenwirken, doch wird auch ein Faktor genannt (1934), der speziell Körperlänge und Körpergewicht, ein anderer, der die Femur- und die Tibialänge beeinflußt. Damit stimmen auch die Ergebnisse von F. H. Clark (1941) überein, der bei *Peromyscus*-Formen keine bzw. nur schwache Korrelationen zwischen den Längen von Schwanz, Fuß, Femur, Schädel und Mandibel fand. W. E. Castle, der selbst Kaninchen verschiedener Größe kreuzte (1931, 1934), wandte sich gegen die Annahme polymerer Faktoren (1936, 1941), weil es sich um Gene handelt, die nicht in gleicher Richtung wirken. So beeinflussen Wuchsgene die Entwicklungsrate des Embryos unmittelbar, während sich Pigmentierungsgene verschieden verhalten: braune Fellfarbe steigert, Bleifarbe hemmt das Wachstum. M. A. Jull und P. J. Quinn (1931) und H. Lauth (1935) kreuzten Hühnerrassen verschiedener Größe, wobei aber gleichfalls eine additive Wirkung mehrerer gleichsinniger Faktoren festgestellt wurde. Jedenfalls lagen keine klar analysierbaren Mendelverhältnisse vor.

In anderen Fällen erwies sich die Körpergröße als von nur einem Gen abhängig. Das ist z. B. der Fall bei dem hypophysären Zwergwuchs von Mäusen, bei dem ein für das Wachstum entscheidendes Hypophysen-Vorderlappen-Hormon ausfällt (vgl. G. O. Snell 1929, H. Grüneberg 1943, Ph. E. Smith und E. C. McDowell u. a.). Bei Zwergkaninchen fanden Ch. Schnecke (1941) und H. Nachtsheim (1943) je ein besonderes verursachendes Gen. Rezessive, geschlechtsgebundene Gene für Zwergwuchs bei Hühnern (dw.) stellte auch F. B. Hutt (1949) zusammen.

Entwicklungsgeschichtlich ist das Wachstum bei Warmblütern in erster Linie durch die Geschwindigkeit des postnatalen Wachstums bedingt. Bei der Geburt sind die Größendifferenzen im allgemeinen noch gering (W. E. Castle und P. W. Gregory 1929, O. Riddle, D. E. Charles und G. E. Cauthen 1932; vgl. Abb. 51). Es ist bei homöothermen Tieren daneben aber auch die Wachstumsdauer wesentlich für die Bestimmung der Körpergröße. So konnte N. J. Kalabuchov feststellen, daß Mäuse bei 21° C 60—80 Tage wachsen, bei 9—13° C dagegen bis zu 150—180 Tagen. Diese langsamer, aber so erheblich länger wachsenden Mäuse werden größer und später geschlechtsreif.

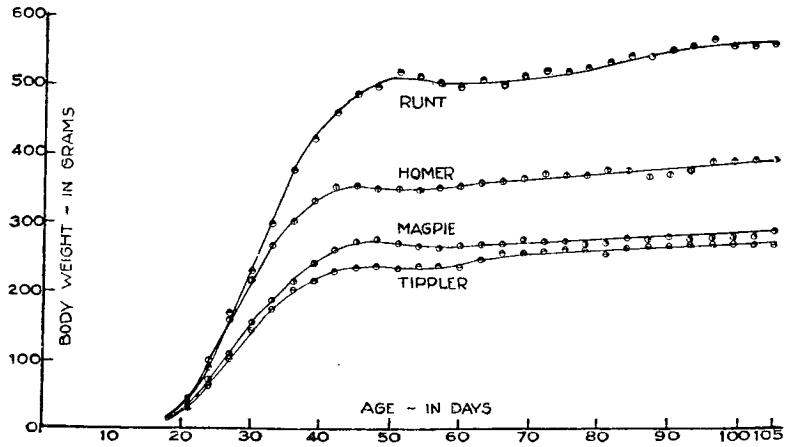


Abb. 51 Körperwachstum von 4 verschieden großen Taubenrassen. Abszisse: Lebensalter in Tagen. Ordinate: Körpergewicht in Grammen. (Nach RIDDLE, CHARLES und CAUTHEN 1932.)

Für die weitere Analyse der Wachstumsvorgänge ist die Feststellung von P. W. GREGORY und H. GOSS (1933) von Interesse, daß bei verschieden großen Kaninchenrassen der Glutathiongehalt frisch geborener Exemplare verschieden und der Körpergröße erwachsener Tiere proportional ist. Glutathion ist ein Tripeptid, das als Regulator von Stoffwechselvorgängen im Gewebe bekannt ist und wahrscheinlich auf die Zellteilungsrate einwirkt.

Insgesamt können wir also feststellen, daß die Körpergröße bald durch einzelne, bald durch mehrere Gene bedingt ist, die verschiedene Wachstumsgradienten in Gang setzen, wobei ein kompliziertes Zusammenspiel der Wirkungen („genic balance") in bestimmten ontogenetischen Stadien auftreten kann, wie dies auch E. W. SINNOTT und L. C. DUNN (1935) betonten.

Für die Selektion ist im Gegensatz dazu die Körpergröße stets ein Einzelmerkmal, mit dessen Förderung sich stets eine große Zahl von morphologischen, anatomischen, histologischen, physiologischen und entwicklungsphysiologischen Relationen verschiebt.

Das Differenzierungsgefälle

Die behandelten allometrischen Wachstumsverschiebungen und ihre vielfältigen Auswirkungen erfahren nun noch eine weitere Komplikation dadurch, daß am Körper insgesamt sowie an einzelnen Organen, besonders kenntlich an den Extremitäten, ein Differenzierungsgefälle vorliegt, das sich nicht nur im Zusammenhang mit Änderungen der gesamten Körpergröße eines Tieres, sondern jeweils auch für einzelne Körperabschnitte transspezifisch wandeln kann. J. S. HUXLEY (1932, Kap. IV, § 6) wies bereits auf das „Gesetz der anterioposterioren Entwicklung" hin, das besagt, daß vordere und proximale Körperpartien sich allgemein eher differenzieren als hintere und distale Abschnitte. Wir haben bei dieser Regel eine besondere Form der Wachstumsallometrie vor uns, insofern sich die zeitliche Folge der Wachstumskorrelationen auch schon im räumlichen Hintereinander ausprägt. Mutativ entstehende Abwandlungen der betreffenden Wachstumsgradienten können sich auch hier wieder bei der transspezifischen Evolution auswirken, da z. B. eine Beschleunigung des Differenzierungsgefälles zu stärkerer Reduktion hinterer bzw. distaler Abschnitte führen kann. Auch die oben erwähnte Verschiebung der Grenzen von Brust-, Lenden- und Schwanzwirbelabschnitten werden durch diese Regel verständlich, deren evolutive Seite meines Wissens zuerst von TH. EIMER und C. FICKERT (1899) beim Studium der Zeichnung von Schwimmvögeln erkannt worden war.

Das Differenzierungsgefälle kann sich aber auch in einer komplizierteren Verschiebung von Wachstumsgradienten auswirken, so daß sich etwa Proportionsdifferenzen ergeben, wie sie W. D'ARCY THOMPSON (1917) durch cartesianische Transformation erhielt. Derartige Verschiebungen eines Koordinatensystems machen z. B. wichtige transspezifische Bauplanänderungen verständlich, wie dies in den nebenstehenden Abbildungen 52 und 53 an der Entstehung

einer Sonnenfischgestalt *(Orthagoriscus)* aus dem *Diodon*-Typ und an der Herausbildung verschiedener Carapaxformen von Brachyuren gezeigt wird. Durch ähnliche Transformationen hatte auch bereits ALBRECHT DÜRER (1622, bzw. 1527) Proportionsdifferenzen des menschlichen Körpers konstruiert, die bestimmten Konstitutionstypen entsprechen.

Derartige Wuchsformtypen wurden von B. KLATT besonders an extremen Hunderassen, speziell Bulldoggen und Windhunden studiert. Er konnte es

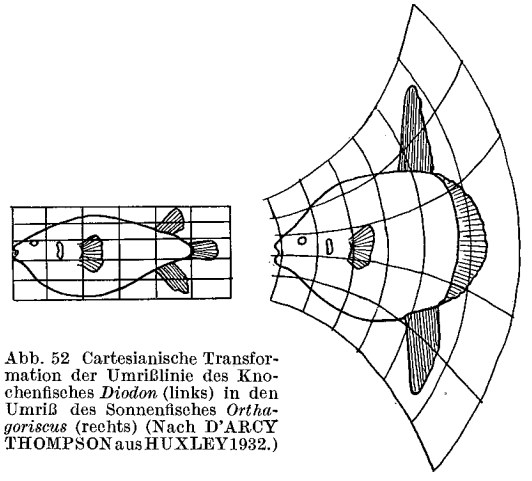


Abb. 52 Cartesianische Transformation der Umrißlinie des Knochenfisches *Diodon* (links) in den Umriß des Sonnenfisches *Orthagoriscus* (rechts) (Nach D'ARCY THOMPSON aus HUXLEY 1932.)

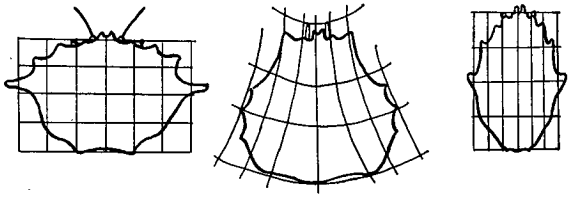


Abb. 53 Umrißlinien verschiedener Krebspanzer zur Veranschaulichung der Überführung vorkommender Typen ineinander durch cartesianische Transformationen. (Nach D'ARCY THOMPSON aus HUXLEY 1932.)

wahrscheinlich machen (vgl. besonders B. KLATT 1948, B. KLATT und H. OBOUSSIER 1951), daß bei Bulldoggen am Vorderende des Keims insgesamt ein verstärkter Wachstumsantrieb vorliegt, so daß Schädel, Hirn, Augen und Kopfmuskulatur von vornherein stärker angelegt werden als bei Windhunden. Von dieser relativen Vergrößerung werden deshalb auch so wichtige Hormondrüsen wie Hypophyse und Schilddrüse betroffen, während etwa die Nebennieren bei beiden Wuchsformtypen etwa gleich groß bleiben.

Wie wir bei der Besprechung der Orthogenese sehen werden, kann das Differenzierungsgefälle auch zum Verständnis vieler Rudimentationen beitragen, die oft distal stärker ausgeprägt sind als proximal oder im vorderen Körperabschnitt stärker als im hinteren.

Phylogenetische Größengrenzen und dadurch bedingte Konstruktionsänderungen

Wie wir in den Abschnitten 1—4 dieses Kapitels sahen, führen sukzessive Körpergrößenänderungen infolge von Wachstumsallometrien und körpergrößenabhängigen Selektionswirkungen oftmals zu weitgehenden morphologischen und physiologischen Abwandlungen eines Bauplanes. Derartige Körpergrößensteigerungen oder -minderungen können aber nur fortgesetzt werden, bis ein Maximum oder Minimum erreicht ist, bei dem die korrelierten Proportionsverschiebungen, Reduktionen oder Exzessivbildungen einzelner Organe biologisch nicht mehr tragbar sind. Solche phylogenetischen Größengrenzen müssen sich vor allem dann einstellen, wenn die Proportionsverschiebung einzelner Teile eine verschiedene Progression zeigt, weil z. B. flächenhaft wirksame Teile in der 2., andere Partien aber in der 3. Potenz anwachsen, oder wenn die Funktion der Gewebe eine weitere Verminderung oder Vermehrung der Zellzahl nicht zuläßt. Weil die Grenzgrößen meist schon Benachteiligungen im Konkurrenzkampf mit sich bringen, sterben Stammesreihen nicht selten mit derartigen Formen, speziell mit Riesenformen aus, oder sie unterliegen einer selektiv bedingten Konstruktionsänderung, die eine Fortsetzung der Körpergrößenzunahme oder -abnahme ermöglicht. Einige derartige Grenzsituationen seien im folgenden besprochen.

Die untere Größengrenze ist bei vielen Tiergruppen schon durch den zellulären Aufbau bedingt. Bekanntlich können Zellen nicht beliebig vergrößert oder verkleinert werden, weil Kern und Cytoplasma in einer funktionell durch Stoffwechsel und Genwirkung bestimmten Korrelation stehen und weil der Kern bis zum gewissen Grade durch die Größe der Chromosomen und daher auch durch die Zahl und die Größe der Gene bestimmt wird. Diese letztlich molekular bedingte Begrenzung der Zellgröße bestimmt auch die Größe einzelner Organe, die ein Minimum an Zellzahl nicht unterschreiten können, und damit die Körpergröße. Bei der Annäherung an die phylogenetisch erreichbare untere Größengrenze fallen meist auch mancherlei Sonderstrukturen und Sonderorgane fort, d. h. es findet eine Reduktion auf die unerläßlichen Strukturen statt.

Ein gutes Beispiel dafür bietet der winzige Meeres-Prosobranchier *Caecum glabrum* von 1 mm Länge und 0,2 mm Breite, den E. Götze (1938) anatomisch untersuchte. Diese Art hat etwa gleiche Zellgrößen wie große Prosobranchier, wie z. B. ein Vergleich von Kopf- und Darmepithel mit der Strandschnecke *Littorina littorea* lehrt. Infolgedessen besteht die Mitteldarmdrüse nicht wie bei anderen Schnecken aus einem massigen Geflecht von Drüsenschläuchen, sondern nur aus zwei tubulösen Schläuchen, und auch die Gonaden sind nur durch einen einfachen, gefalteten, tubulösen Schlauch repräsentiert. Eine weitere Reduktion dieser Organe wäre nicht möglich. Die wohl ausgebildeten Ganglien, speziell die Cerebralganglien, sind für den Körper gerechnet relativ sehr groß und stark massiert. Eine Kieme fehlt, da die zarte, bei einem derart kleinen Körper relativ sehr große Körperoberfläche eine ausreichende Hautatmung gewährleistet und die Diffusionsstrecken zu den Körpergeweben hin nur kurz sind.

Bei kleinsten Insekten fallen z. B. meist einige Tarsalglieder fort. Während die größeren Orthopteren, Coleopteren, Dipteren und Hymenopteren deren fünf aufweisen, zeigen die Zwergkäfer, die Ptiliidae (0,25—1,4 mm lang) und die ebenso kleinen Sphaeriidae nur drei, von denen eines auch undeutlich abgegrenzt ist, die winzigen Thysanopteren und die Mallophagen haben nur 1 bis 2 Glieder, die Siphunculaten nur eines. In der Landprosobranchierfamilie der Cyclophoridae besitzen alle größeren Formen (ein bis mehrere Zentimeter Schalendurchmesser) einen Penis, während dieses Organ bei den kleinen indoaustralischen *Moulinsia*-Formen (4—8 mm Schalenlänge) und den noch kleineren *Diplommatina*-Arten fehlt oder rudimentär ist (H. Tielecke 1939). Kleinste Turbellarien (Rhabdocoele) zeigen keine Darmverzweigungen, kleinste Cestoden keine Uterusverzweigungen.

Die untere Begrenzung der Körpergröße ist auch damit gegeben, daß bei kleinsten Formen einzelne Organe relativ zum Gesamtkörper ein Größenmaximum erreichen, das schon aus Raummangel nicht mehr überboten werden kann. Im Gegensatz zu größeren Insektenarten erfüllt z. B. das Gehirn bei kleinsten Arten die ganze Kapsel des ohnehin relativ sehr großen Kopfes, so bei kleinsten Gallmücken, Fliegen, Blattläusen (vgl. H. Goossen 1949, B. Rensch 1948). Bei kleinsten Gallmücken, Fliegen und Blattläusen ist auch der Thorax maximal von Flugmuskulatur erfüllt, während bei großen Insekten weite Gewebelücken und Hohlräume vorhanden sind (W. Partmann 1948, B. Rensch 1948). Der Mitteldarm solcher Arten hat oft nur noch Plattenepithel und vermag wahrscheinlich nicht mehr derart zu arbeiten wie bei größeren Arten. Vor allem können auch die Eier kleinster Arten eine bestimmte Größe nicht unterschreiten. Deshalb weisen die kleinsten Gastrotrichen und Rotatorien, der winzige Prosobranchier *Caecum glabrum*, anscheinend auch der kleinste Frosch *Phyllobates limbatus* jeweils nur ein reifes Ei auf. Kleinste Landschnecken, wie *Punctum pygmaeum*, *Vallonia*-Arten, *Vertigo*-Arten und *Pyramidula rupestris*, lassen jeweils nur 1—2 Eier heranreifen, der kleinste Zahnkarpfen, *Heterandria dispar*, gebiert jeweils wenige Junge in relativ geringen zeitlichen Abständen.

Bei homöothermen Tieren ist die untere Größengrenze vor allem auch durch die relativ starke Wärmeabgabe, d. h. durch Stoffwechselschwierigkeiten, bedingt. Wird für kleine Mäuse, Spitzmäuse und Vögel in einem Koordinatensystem das Körpergewicht auf der Abscisse, der Sauerstoffverbrauch pro Gramm Körpergewicht auf der Ordinate aufgetragen, so zeigt es sich, daß mit abnehmender Körpergröße der O_2-Verbrauch immer mehr anwächst, wobei die sich

für die Spitzmäuse und Vögel ergebende Kurve asymptotisch wird und damit erkennen läßt, daß bei Warmblütern eine untere Grenze von etwa 3,5 g Körpergewicht für Säugetiere und 2,0 g für Kolibris nicht unterschritten werden kann (vgl. Abb. 54, O. H. PEARSON 1950). Trägt man entsprechend in einem Koordinatensystem die relative Größe einzelner Organe kleinster Vögel oder Säugetiere ein, so ergeben sich übrigens ähnliche asymptotisch werdende Kurven, welche die erreichbare maximale Größe einzelner, bei kleinen Organen unverhältnismäßig groß werdender Organe anzeigen (z. B. Herz, Gehirn, Vogeleier, vgl. auch U. WELLENSICKS Angaben über den kleinsten Süßwasserfisch *Heterandria dispar*).

Die durch die genannten Faktoren bestimmte untere Größengrenze kann nun aber noch unterschritten werden, wenn phylogenetische Änderungen des Bauplanes eintreten, die eine weitere Verkleinerung zulassen. Derartige Konstruktionsänderungen an der unteren Größengrenze sind recht verbreitet. Bei kleinsten Säugetieren wird z. B. eine Umkonstruktion durch die relativ bedeutende pränatale Kopfgröße für die Beckenform erzwungen. Wie wir oben sahen (S. 147), haben kleine Säugerarten relativ größere Köpfe als große (erweiterte HALLERsche Regel). Weiterhin ist auch das Geburtsgewicht bei kleinen Arten (wohl allgemein) relativ bedeutender als bei vergleichbaren größeren Arten. So wiegt z. B. eine weiße Hausmaus nach G. BACKMAN (1943) bei der Geburt 1,47 g, d. h. 8,65 % des nach 10 Wochen, d. h. bei einsetzender Geschlechtsreife erreichten Gewichts (16,98 g) und 6 % des nach 18 Wochen erreichten Gewichts (24,51 g). Eine weiße Ratte wiegt nach H. H. DONALDSON (1924) dagegen bei der Geburt 5,4 g (netto), d. h. nur 3,8 % des nach 10 Wochen

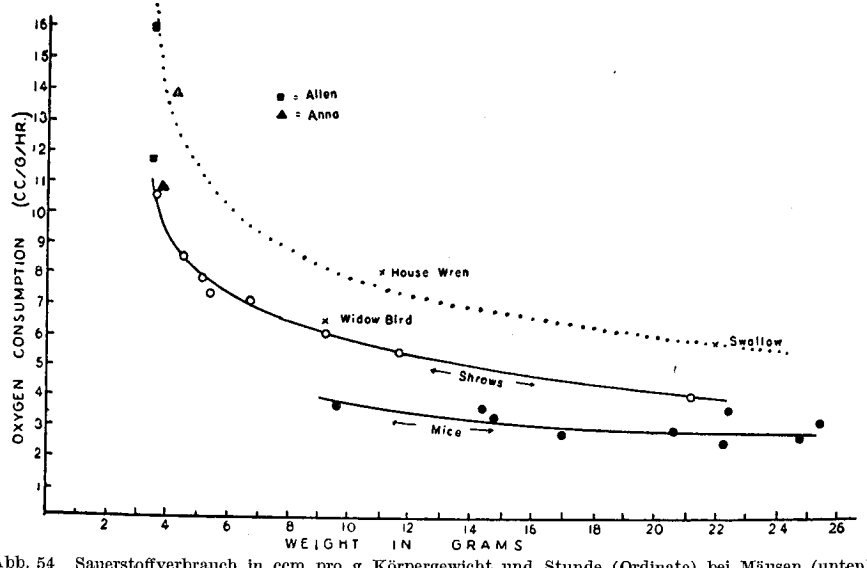


Abb. 54 Sauerstoffverbrauch in ccm pro g Körpergewicht und Stunde (Ordinate) bei Mäusen (unten), Spitzmäusen (Mitte) und kleinen Vögeln (oben). Abszisse: Körpergewicht in g. (Nach O. P. PEARSON 1950.)

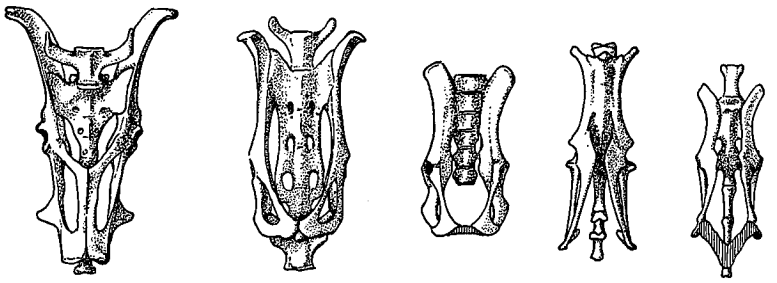


Abb. 55 Schwund der Schambeinsymphyse bei kleinsten Säugetieren. Becken auf ähnliche Größe gebracht. Von links nach rechts: Pampashase *(Dolichotis)* mit langer Symphyse, Mollmaus *(Arvicola amphibius)*; Igel *(Erinaceus)*, Maulwurf *(Talpa)*, Waldspitzmaus *(Sorex)*.

erreichten Gewichts (190,7 g). Da nun die Köpfe postnatal negativ allometrisch wachsen, haben die kleinsten Arten gerade bei der Geburt auch noch besonders große Köpfe. Damit können nun aber Schwierigkeiten beim Durchtritt des Jungtieres durch das Becken auftreten, falls letzteres nicht besonders weit gebaut ist.

Nun zeigen kleinste Säugetiere in der Tat eine in diesem Zusammenhange wohl noch nicht beachtete Umkonstruktion, insofern ihre Schambeinsymphyse nicht mehr geschlossen ist, durch ein Band oder durch Knorpel ersetzt oder auf eine fast punktförmige Berührung der beiden Pubes reduziert ist, so daß der knöcherne Geburtskanal leicht erweitert werden kann. Vergleichen wir dafür einmal die Becken verschiedener Nagetiere. Bei großen Formen wie Wasserschwein *(Hydrochoerus)*, Stachelschwein *(Hystrix, Erethizon)*, Hasen *(Lepus)*, Pampashasen *(Dolichotis)* und auch noch bei Eichhörnchen *(Sciurus)* und Springmäusen *(Jaculus)* ist die Schambeinsymphyse relativ lang. Kleine Formen dagegen zeigen generell eine nur punktförmige Berührung ohne knöcherne Verbindung, so daß die beiden Pubes bei Durchtritt des Fetus auseinandertreten können, so bei Ratten *(Epimys)* und noch ausgesprochener bei Mäusen *(Mus)*, Waldmäusen *(Apodemus)*, Feldmäusen *(Microtus)* (Abb. 55), Hirschmäusen *(Peromyscus)* usw. Bei den kleinen Taschenratten *(Geomys)* sind die beiden Schambeine im männlichen Geschlecht noch durch eine schmale knöcherne Brücke verbunden, während beim geschlechtsreifen Weibchen ein breiter ventraler Spalt die beiden Knochen trennt. Wie F. L. HISAW (1925) feststellte, findet diese Spaltbildung aber erst sekundär unter dem Einfluß von Follikelhormon statt und kann durch entsprechende Injektionen auch beim Männchen erzielt werden. Entsprechendes gilt auch, wie bereits R. OWEN feststellte, für die Meerschweinchen *(Cavia)*, die zunächst eine relativ lange Schambeinsymphyse aufweisen, die aber bei der Geburt weit auseinandertreten kann, da der Kopf des Fetus erheblich größer ist als der knöcherne Geburtskanal (man vergleiche die Röntgenbilder 76 und 77 bei K. DE SNOO, 1942, p. 96—97).

Parallele Verhältnisse finden sich bei den Insectivoren. Bei den Wasserratten- bis Igel-großen Elefantenspitzmäusen *(Macroscelides)* und bei den Eich-

hörnchen-großen *Tupaia* ist in beiden Geschlechtern eine normale knöcherne Schambeinsymphyse ausgebildet. Der Igel *(Erinaceus)* zeigt bereits einen nur durch Bänder verbundenen Spalt, und ähnlich sind auch die relativ großen Tanreks *(Centetes)*, Otterspitzmäuse *(Potamogale)* und Desmans *(Myogale)* gebaut. Bei unserem Maulwurf *(Talpa)* und in noch ausgesprochenerem Maße bei den kleinen Spitzmäusen *(Sorex)* stehen die Pubes dagegen in beiden Geschlechtern weit auseinander (Abb. 55). Schließlich ist auch erwähnenswert, daß die meisten Fledermäuse *(Vespertilionidae)* statt einer Symphyse ein Knorpelband zeigen, das bei älteren Männchen verkalken kann: kommen doch auch hier die Jungtiere, deren jeweils nur ein oder zwei geboren werden, verhältnismäßig groß zur Welt. Unter den Halbaffen sind z. B. bei dem kleinen Schlanklori *(Loris tardigradus)* die Pubes nur bis auf 1—2 mm genähert und durch ein Band verbunden.

Bei kleinsten Insekten genügt die Thoraxgröße nicht mehr für die Ausbildung von Muskulatur, die einen längeren Schwirrflug zuläßt. Es hat sich hier deshalb gleichfalls eine neue Konstruktion herausgebildet durch lange Bewimperung der Flügel, die durch Ausnützung der Zähigkeit der Luft einen Schwebemechanismus darstellt. Solche Flügelfransen haben sich konvergent entwickelt bei sehr heterogenen Gruppen: an Vorder- und Hinterflügeln von Thysanopteren, bei den kleinsten Hymenopteren *Alaptus* und *Prestwichia* (nur 0,2 mm lang), bei kleinsten Zorapteren und Corrodentiern, an den Hinterflügeln der 0,3—1,5 mm großen Zwergkäfer *(Ptiliidae)*, Punktkäfer *(Clambidae)* und *Sphaeriidae*, bei kleinsten Motten, wie *Lyonetta* usw.

Der nur 1 mm große Meeresprosobranchier *Caecum glabrum* bewegt sich nicht mehr wie andere Schnecken durch Kontraktion der Fußmuskulatur (die hier stark reduziert ist), sondern durch Wimperschlag (E. Götze, 1938).

Das Gefäßsystem der kleinsten Archianneliden besteht nicht wie bei größeren (etwa *Protodrilus)* aus einem System verzweigter Gefäße, sondern aus einem einheitlichen, den Magen dorsal und lateral umgebenden Blutsinus, so z. B. bei dem nur 0,3 mm langen *Diurodrilus* und bei dem 0,7—1,3 mm langen *Dinophilus gyrociliatus* (der daneben noch ein Ventralgefäß der Ovarialregion besitzt).

Sehr kleine freischwimmende Meerestiere, wie z. B. Fischlarven, Crustaceen, deren aktive Fortbewegung nicht genügt, um ein Absinken und um Meeresströmungen zu überwinden, zeigen eine Umkonstruktion durch Ausbildung von Schwebeeinrichtungen, die in Verlängerungen und Auswucherungen der verschiedensten Körperpartien bestehen.

Die Augen kleiner Molche, wie *Triturus vulgaris*, zeigen nicht nur, wie oben (S. 159) erwähnt, eine unverhältnismäßig dicke Retina mit sehr enger Zellagerung, sondern auch eine starke relative Minderung der Stäbchen zugunsten der Zapfen, die offenbar für die optische Orientierung wichtiger sind (vgl. H. Möller 1950). Die gleiche Änderung zeigt der kleinste Zahnkarpfen

Heterandria dispar im Vergleich mit größeren Formen wie *Lebistes* und *Xiphophorus* (U. Wellensieck 1953).

Es ist weiterhin kennzeichnend, daß lungenlose Urodelen, die ihren Sauerstoffbedarf also nur durch Hautatmung decken, zu Gattungen von geringer Körpergröße gehören, wie *Manculus*, *Hemidactylium*, *Plethodon*, *Desmognathus*, *Spelerpes* und *Oedipus*, welcher Gattung der winzigste Schwanzlurch *Oe. townsendi* von 3,8—4,2 cm Länge (nach R. Mertens 1933) angehört, ist doch nur bei derart kleinen Formen die Oberfläche im Verhältnis zur Körpermasse groß genug, daß die Hautatmung zur Gewinnung des notwendigen Sauerstoffs ausreicht.

Derartige „Konstruktionsänderungen" finden sich schließlich auch bei den (leider im einzelnen noch unbekannten) histologischen Grundlagen der erblich verankerten Instinkte. Da infolge der absolut geringen Zahl von Eiern der in ihrer Verwandtschaftsgruppe kleinsten Tierarten die Fortpflanzung oftmals nicht ausreichend gesichert ist, hat sich vorzugsweise bei solchen relativ kleinen Formen vielfach eine stärkere Brutfürsorge oder eine Brutpflege bzw. ein Lebendgebären entwickelt. Die europäische Bergeidechse *Lacerta vivipara*, die 8—10 Junge zur Welt bringt (oder Eier legt, aus denen die Jungen in kurzer Zeit schlüpfen), ist z. B. die kleinste der mitteleuropäischen Echsen (15—18 cm lang). Auch die lebendgebärende Kreuzotter *(Pelias berus*, 60 bis 80 cm lang) und die glatte Natter *(Coronella austriaca*, bis 75 cm lang) gehören zu den kleinen Schlangenarten. Bei den Amphibien legen allgemein die großen Arten viele Eier, ohne daß sich die Weibchen oder Männchen um die ausschlüpfenden Jungen kümmern, während sich unter den kleinsten Formen viele brutpflegende finden, so die kleine europäische Geburtshelferkröte *(Alytes obstetricans)*, das bekannte, winzige Fröschchen *Rhinoderma darwini* sowie die kleinen Arten der Gattungen *Nototrema*, *Dendrobates* u. a. Die kleine *Nectophryne* ist lebendgebärend. Die kleinen mitteleuropäischen Molche der Gattung *Triturus* treiben verstärkte Brutfürsorge, indem sie ihre Eier einzeln an Blättern anheften. Unter den Fischen sind gerade die winzigen Zahnkarpfen lebendgebärend. Brutpflege treiben die kleinen Seepferdchen *(Hippocampus)* und Seenadeln *(Sygnathus)*, die kleinen Stichlinge *(Gasterosteus)*, die kleinen Bitterlinge *(Rhodeus)*, die kleinen Makropoden *(Macropodus)* und Kampffische *(Betta)*. Auch unter den Maulbrütern sind viele Arten relativ klein *(Haplochromis* 7 cm, *Etroplus* 8 cm). Natürlich hat sich die vorteilhafte Eigenschaft der Brutpflege gelegentlich auch bei größeren Arten entwickelt (die Wabenkröte *Pipa* ist z. B. relativ groß, ♀ bis gegen 20 cm lang), hier insgesamt aber doch selten. Wir können also die phylogenetische Entwicklung der verstärkten Brutfürsorge und der Brutpflegeinstinkte sowie das Lebendgebären als Konstruktionsänderungen betrachten, die speziell durch das Annähern an die für die Gruppen jeweils typische untere Größengrenze ausgelöst wurden.

Eine Anpassung der Instinkte an die untere phylogenetische Größengrenze bei kleinen Vögeln gemäßigter und kühlerer Zonen, die infolge relativ großer Oberfläche einen starken Wärmeverlust kompensieren müssen, ist auch im Nestbau zu erkennen, der entweder in Baumhöhlen erfolgt (Blaumeise, *Parus caeruleus*, Tannenmeise, *P. ater*, Haubenmeise, *P. cristatus*, Baumläufer, *Certhia* usw.) oder zur Konstruktion allseitig geschützter Kugelnester geführt hat (Zaunkönig, *Troglodytes troglodytes*, Schwanzmeise, *Aegithalos caudatus*, Laubvögel, *Phylloscopus*, usw.) oder wie bei Goldhähnchen *(Regulus)* zu einem oben offenen, aber ungewöhnlich dicken Nest, in dem der brütende Vogel tief versenkt sitzt. Eine Sonderanpassung ist es wohl auch, daß die genannten Kleinvögel im Gegensatz zu ihren etwas größeren Verwandten in steter Bewegung sind (typisch hier auch das Schwanzklappen vieler Arten), wodurch die Stoffwechselintensität, die ohnehin bei kleinen Arten hoch ist, gesteigert wird. Ähnlich verhalten sich Zwergmäuse und Spitzmäuse.

Bei kleinsten Insekten ist die Ommatidienzahl oft so gering, daß ein Bildsehen stark reduziert oder unmöglich ist. Solche Arten reagieren deshalb im allgemeinen nicht auf gestaltete Auslösemechanismen. Unter den Arbeiterinnen der Ameise *Atta sexdens* haben die kleinsten (0,6 mm lang) jederseits nur 2—3 Ommatidien: die Zwergformen schleppen nicht, wie größere Arbeiterinnen (0,9—3,3 mm groß), Baumaterial heran, sondern betätigen sich fast nur im dunkeln Inneren des Nestes (W. Goetsch 1940).

Solche Proportionsänderungen der Organe und zwangsläufigen Konstruktionsänderungen an der unteren Größengrenze haben nun aber auch eine wichtige taxonomische Bedeutung. Es gibt nämlich in einigen Fällen ganze Gruppen von derartigen Organismen, die als besondere Kategorien aufgefaßt wurden oder noch werden, weil nicht genügend beachtet wurde, wie weit die Sondermerkmale nur durch die Kleinheit bedingt sind. Am kennzeichnendsten sind hier die Archianneliden. Diese Tiergruppe, die Arten von 0,25 bis 15 mm, ausnahmsweise *(Polygordius)* bis 10 cm Länge umfaßt, wurde als besondere Ordnung betrachtet (vgl. z. B. das Lehrbuch von Claus, Grobben und Kühn 1932), weil im Gegensatz zu den Polychaeten die Parapodien fehlen oder stark reduziert sind, das Gefäßsystem einfacher ist (zum Teil nur Darmblutsinus und Ventralgefäß), Klebeeinrichtungen, besonders am hinteren Körperende, vorhanden sind und Kopulationsorgane fehlen (bei Polychaeten vielfach vorhanden). Bei allen diesen Reduktionen und Konstruktionsänderungen (Wimperbewegung, stärkere Klebeeinrichtungen) handelt es sich aber offenbar nur um Folgeerscheinungen der starken Verkleinerung, und die Archianneliden stellen keine echte Kategorie dar. A. Remane (1932) hat denn auch wahrscheinlich machen können, daß 3 oder 4 Stammeslinien parallel aus Polychaeten heraus entstanden sind.

Derartige Betrachtungen werfen auch ein Licht auf die Klasse der Gastrotrichen, die nur 0,06—1,5 mm lang sind und entsprechend noch stärkere

Reduktionserscheinungen zeigen (ohne Coelom, meist ohne Protonephridien). Daß hier die unterste Grenze einer möglichen Verkleinerung erreicht ist, geht auch daraus hervor, daß die kleinsten Formen, wie *Ichthydium* und *Lepidoderma*, ein Ei entwickeln, dessen Länge mehr als die Hälfte der Körperlänge erreicht *(Lepidoderma concinnum* ist 92 μ lang, das Ei 54 μ). Es ist nun kennzeichnend, daß A. Remane beim Abwägen der Verwandtschaftsbeziehungen der Gastrotrichen schreibt: „Die Anneliden dagegen sind im Durchschnittstypus weit entfernt, zeigen jedoch in Formen, die in ihren Größenverhältnissen sich den Gastrotrichen nähern, eine auffallende Annäherung an diese . . .“ Eine ähnliche Beachtung der mit stark verminderter Körpergröße erzwungenen Proportionsverschiebungen und Umkonstruktionen — wobei besonders die Verringerung der Zellzahl zu berücksichtigen ist — wird auch für die taxonomische Beurteilung der Mesozoen wesentlich sein.

Die innerhalb eines Bauplanes erreichbare obere Größengrenze wird in vielen Fällen wieder durch das Mißverhältnis bestimmt, das beim Anwachsen von zweidimensional gegenüber dreidimensional wachsenden Organen oder Strukturen zustande kommt. Der flächenhaft wirkende Darm, der das dreidimensional anwachsende Körpervolumen zu versorgen hat, muß deshalb bei großen Tieren unverhältnismäßig lang und aufgewunden (oder verzweigt) werden.

Die Entwicklung eines riesigen Körpers erfordert meist auch eine Umstellung der Ernährung. So waren die kleinen Ahnen der Huftiere ursprünglich, ihrem Gebiß nach zu urteilen, vorzugsweise Insektenfresser, Kleintierfresser oder Allesfresser. Insekten oder andere Kleintiere stehen auf dem Lande im allgemeinen aber nicht in dem Ausmaß zur Verfügung, wie sie ein Riesentier benötigen würde. Deshalb sind die größten Säuger allgemein Pflanzenfresser, so Elefanten, Nashörner, Titanotherien, Pyrotherien, Einhufer, Paarhufer, Amblypoden (Riesenfaultiere) usw., oder es sind Raubtiere, die dann freilich stets erheblich geringere Größenmaxima aufweisen, weil sie beweglicher sein müssen, wie Großkatzen, Bären (die meist omnivor sind) und Wölfe. Und Entsprechendes gilt für die Vögel und Reptilien: alle großen Strauße, Emus, Kasuare und Nandus sind Pflanzenfresser (bzw. Allesfresser mit überwiegender Pflanzennahrung), und die größten Raubvögel, wie Adler, Harpyien und Geier, sind merklich kleiner, und die massigsten unter den Riesensauriern sind auch Pflanzenfresser (mit Ausnahme des gewaltigen Räubers *Tyrannosaurus)*. Diese Umstellung auf überwiegende Pflanzennahrung hat dann natürlich auch wieder viele weitere anatomische Konstruktionsänderungen zur Folge (Mahlzähne, Kaumagen, relativ noch längere Därme, andere Sinnesorgane und Instinkte usw.).

Da auch die Tragkraft von Flügeln flächenhaft, der zu tragende Körper aber dreidimensional anwächst, sind auch für alle Flugtiere obere Grenzen gegeben, die weiterhin jeweils durch die konstruktive Fähigkeit bestimmt wer-

den, die Flügelteile der Belastung entsprechend zu versteifen (vgl. K. MEUNIER 1951). Bei Wirbeltierflügeln ist dabei wiederum von Bedeutung, daß auch die Knochen als Stützorgane bei Größenzunahme nur im Verhältnis ihres Querschnittes, also zweidimensional, die zu tragende Körperlast aber dreidimensional anwächst.

Dieses Mißverhältnis erzwingt auch eine Konstruktionsänderung der Beine von Riesenwirbeltieren. Die großen Tiere müssen „unproportional" große Knochen haben, woraus sich eine gewisse Schwerfälligkeit der anatomischen Konstruktionen ergibt. Vor allem ist eine für elastische Bewegungen vorteilhafte Knickung der Extremitäten im Hüft-, Knie- und Tarsal- bzw. Inter-

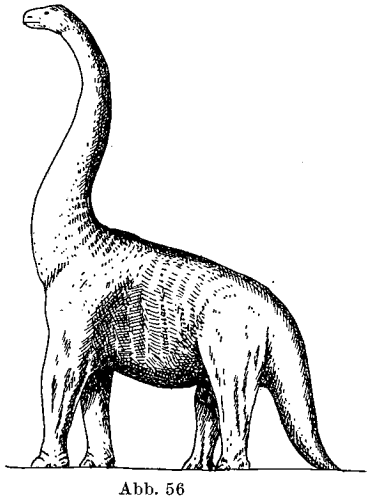


Abb. 56

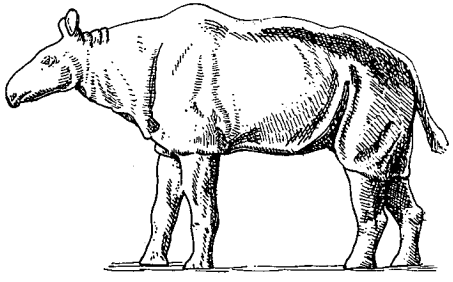


Abb. 57

Abb. 56 Rekonstruktion des größten Sauriers, Brachiosaurus, zur Veranschaulichung der Säulenbeine (nach ABEL).

Abb. 57 Rekonstruktion des größten Säugetiers, des oligozänen hornlosen Nashorns *Baluchitherium grangeri* (Rückenhöhe etwa 5,30 m) zur Veranschaulichung der Säulenbeine (nach GRANGER und GREGORY aus ABEL).

tarsalgelenk unvorteilhaft, und es findet deshalb bei Riesentieren allgemein eine Umkonstruktion in mehr oder minder starke senkrechte Säulenbeine statt, wie sie bei allen großen Huftieren, besonders Elefanten, Pferden, Rindern, Nashörnern, Titanotherien, straußartigen Vögeln (Ratiten), vor allem den ausgestorbenen Riesenformen *Dinornis* und *Aepyornis*, den 2 m hohen eocänen Riesenvögeln der Gattung *Diatryma*, aber auch den Riesensauriern, wie *Brachiosaurus*, *Brontosaurus*, *Diplodocus* usw., ausgeprägt sind (Abb. 56 und 57). Solche großen Formen können zudem nicht mehr als Grabtiere, Klettertiere oder Flugtiere leben und sind deshalb zumeist Lauftiere. Bei den Vögeln bedingt das wiederum einen Abbau der Flugmuskulatur und der Carina des Brustbeins und eine Größenreduktion der Flügel, wie sie alle zu massigen und damit flugunfähigen Vögel zeigen: Strauße, Kasuare, Emus, Nandus, Moas, *Diatryma*, *Alca impennis*, *Didunculus* usw.

Auch die Fortbewegung durch Wimperleisten im Wasser ist nicht proportional dem anwachsenden Körpervolumen, weil die Wimperelemente Zellorganelle darstellen und mithin nur in schwachem Maße phylogenetisch anwachsen können. Deshalb haben große Echinodermenlarven unverhältnismäßig komplizierte und oft gewundene Wimperbänder entwickelt, wie sie etwa eine Bipinnaria oder ein Pluteus im Gegensatz zur kleinen Dipleurula zeigt und wie sie die ganz exzessive Auricularia nudibranchiata zeigt (vgl. R. HESSE 1935, Abb. 146, p. 202).

Histologische Änderungen sind im allgemeinen bei Riesentieren von geringerer Bedeutung, da vorzugsweise die Zellzahl vermehrt ist und die Zellgrößen gegenüber kleinen Tieren nur verhältnismäßig unwesentlich erhöht sind. Aber die zellkonstanten Gewebe, wie speziell die Nervenzellen, zeigen doch auch recht erhebliche Strukturänderungen. So besitzen die riesigen Ganglienzellen großer Teleostier und großer Säugetiere neben den Dendriten und Neuriten noch einen gefensterten Zellteil mit lappigen Fortsätzen, sogenannten Paraphyten, deren Entwicklung von G. LEVI (1908, 1925) aufgehellt wurde (Abb. 47.).

Weitere Korrelationen. Materialkompensation

Neben den bisher besprochenen Korrelationen mehr genereller Art, wie sie mit der pleiotropen Auswirkung von Genen und den Wachstumsallometrien gegeben sind, wird nun die Gestaltung jedes Tierkörpers noch von vielen weiteren Korrelationen bestimmt, bei denen es sich um spezielle Beeinflussungen der Organe untereinander während ihrer Morphogenese (Pleiotropien im weiteren Sinne) handelt. Hier gilt vor allem die von K. PEARSON (vgl. M. A. WHITELEY und K. PEARSON 1900) entdeckte Regel, daß benachbarte Körperteile im allgemeinen engere Korrelationen zeigen als fernerliegende. Besonders deutlich wird das an serial angeordneten Teilen. So geht z. B. aus den Untersuchungen von W. W. ALPATOV und A. M. BOSCHKO-STEPANENKO (1928) hervor, daß bei den Fühlergliedern der Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus* (Abb. 58) die Korrelationskoëffizienten von benachbarten Gliedern höher sind (untere Figur: 0,63—0,78 %) als von Gliedern, die durch ein oder zwei andere getrennt sind (obere und mittlere Figur: 0,50—0,68 %). Weiterhin wird auch deutlich, daß die Korrelation zwischen dem proximalen 1. und dem 3. (0,68) und zwischen dem 1. und

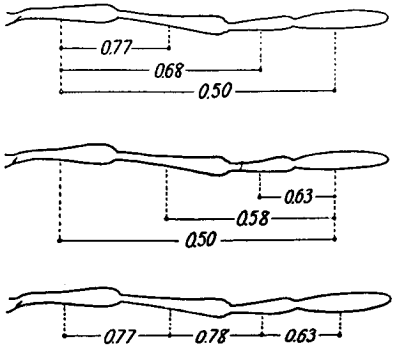


Abb. 58 Verteilung der Korrelationskoëffizienten zwischen den Fühlergliedern der Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus* (nach ALPATOV und BOSCHKO-STEPANENKO 1928).

2. (0,77) Gliede enger ist als zwischen dem 3. und 4. (0,63), d. h. es nimmt die Korrelation distalwärts ab. Dieser auch an anderen Beispielen erhärtete Befund ist wohl durch das oben besprochene anterio-posteriore bzw. distalwärts gerichtete Differenzierungsgefälle bedingt: die zuletzt ausdifferenzierten distalen Abschnitte stehen nicht mehr in so engen korrelativen, speziell auch kompensatorischen (s. u.) Beziehungen zum Gesamtkörper und damit zur Ernährungsbasis, so daß sie variabler sind.

Derartige Nachbarschaftswirkungen liegen nun zum Teil auch bei einer weiteren Gruppe korrelativer Beziehungen vor, die bei phylogenetischen Konstruktionsänderungen bedeutungsvoll sein können, aber in neuerer Zeit unbeachtet blieben: die Materialkompensationen. Von Andeutungen bei ARISTOTELES und einigen alten chinesischen und indischen Schriftstellern abgesehen (vgl. I. KRUMBIEGEL 1931), finden wir zuerst bei E. GEOFFROY ST. HILAIRE (vgl. 1822) die klare Erkenntnis eines „loi de balancement", demzufolge bei phylogenetischen Vergrößerungen einzelner Körperteile anderen Teilen Material entzogen wird, so daß diese verkümmern. Und dadurch angeregt, schreibt auch W. VON GOETHE in der Einleitung zu seiner „Vergleichenden Anatomie" (1807) diesem Gesetz eine gewisse Bedeutung zu. CH. DARWIN (1859) meint, daß manche Fälle anscheinender Kompensation nur dadurch zustande kommen, daß durch natürliche Auslese alles unnütze Gewebe eingespart werde. Er führt aber auch einige neue Beispiele für Materialausgleichung an, wie z. B. daß Hühner mit großen Federhauben gewöhnlich sehr kleine Kämme und solche mit großem Federbart sehr kleine Kehllappen haben. In größerem Umfange findet die Materialkompensation dann in G. H. TH. EIMERS Werk über die Entstehung der Arten (1888—1901) Berücksichtigung und speziell in dessen 3. Teil, der Studien über das Skelett der Wirbeltiere enthält (1901). Vor allem wird hier darauf hingewiesen, daß bei der Ausbildung stärkerer Hinterextremitäten die Rippen im Lendengebiet schwinden und andererseits auch häufig die Schwänze reduziert werden (Frösche gegenüber Salamandern, Paviane gegenüber Meerkatzen, Mensch), wie denn überhaupt „mit dem Grade der Ausbildung der Gliedmaßen die Wirbelsäule im ganzen verkürzt worden ist . . ." (1888, p. 174). Weiterhin haben auch W. ROUX in seiner Hypothese der Intral- bzw. Histonalselektion sowie A. WEISMANN in seiner Hypothese der Germinalselektion (Kampf der Determinanten um die Nahrung) Materialkompensationen bei ontogenetischen und phylogenetischen Wandlungen angenommen. Da eine unmittelbare kausale Beziehung zwischen der Reduktion eines Organs und der Vergrößerung eines anderen nun aber schwer nachweisbar und gelegentlich auch nicht sehr wahrscheinlich ist, wurde diesen Beziehungen in den letzten Jahrzehnten dann kaum noch Beachtung geschenkt, und I. KRUMBIEGEL (1931) sprach wohl ein sehr verbreitetes Urteil aus, wenn er schrieb (p. 202), daß „vom modernen Standpunkt aus die Beibehaltung einer Gesetzmäßigkeit im GOETHEschen Sinne nicht mehr möglich" sei. Meines Erachtens führt aber nun

eine ganzheitliche Betrachtungsweise doch in zahlreichen Fällen zu der Notwendigkeit, kompensatorische Beziehungen zwischen den Teilen eines Organismus vorauszusetzen, und ich habe auch bereits seit 1939 eine größere Anzahl von Beispielen besprochen (RENSCH 1939, p. 202—210; 1943a, p. 80; 1943b, p. 144—149; 1944, p. 19).

Für die Beurteilung der Kompensationserscheinungen bei der transspezifischen Evolution ist es von Vorteil, zunächst einmal entsprechende modifikatorische Vorgänge nach experimentellen Eingriffen zu vergleichen, weil hier die kausalen Beziehungen leichter zu überblicken sind. Es möge genügen, aus der Fülle der Beispiele einige charakteristische Fälle anzuführen. G. PASEWALDT (1888) und P. HACKENBRUCH (1888) hatten festgestellt, daß bei jungen Kaninchen und Meerschweinchen die Exstirpation eines Hodens oder eines Ovars zur Vergrößerung der anderen Gonade führt, und H. RIBBERT (1894) fand eine Hypertrophie der Milchdrüsen, wenn er bei zwei Monate alten Kaninchen 5 von den 8 Mammaranlagen entfernte. W. KOCHS (1897) konstatierte bei erwachsenen Salamandern nach Amputation der Vorderextremitäten eine kompensatorische Hypertrophie von Hinterextremitäten und Schwanz, bevor die Regeneration der Vordergliedmaßen deutlich wurde. Wird bei heranwachsenden dekapoden Krebsen, wie z. B. *Alpheus*, *Carcinus* usw., die rechts und links verschieden große Scheren aufweisen, die stärkere „Knackschere" abgeschnitten, so regeneriert hier nur eine schwächere „Zwickschere", während im Laufe der folgenden Häutungen die andere, nicht operierte Schere zur Knackschere statt zur Zwickschere wird, so daß also eine „Scherenumkehr" stattfindet (E. B. WILSON 1903, CH. ZELENY 1905, H. PRZIBRAM 1907). Wurde der Larve des Schwimmkäfers *Hydrous caraboides* ein Kiefer abgeschnitten, so verlor während der Regeneration der nichtoperierte andere Kiefer bei den nächsten Häutungen ein oder zwei Zähne. Hier führt also die Materialbeanspruchung während der Regeneration zu einem Materialentzug bei einem anderen Kiefer. Und Ähnliches ergab sich bei Exstirpation eines Hinterbeins eines Mehlwurms: es kam durch den Materialentzug bei der Regeneration zur Reduktion des Flügels der gleichen Körperseite beim fertigen Käfer (F. MEGUŠAR 1907). Nach Beinamputation bei *Mantis* stellte H. PRZIBRAM (1917) fest, daß in der aktivsten Regenerationsphase das normale Wachstum der Nachbarbeine vermindert war.

Bei all diesen Experimenten handelte es sich nun aber um Einzelfälle, es fehlte an einer variationsstatistischen Erhärtung, und vor allem waren andere Ursachen für die angenommene Materialkompensation, so etwa Wundreize, hormonale und nervöse Wachstumsreize usw., nicht ausgeschlossen worden. Ich habe deshalb entsprechende Experimente an Insektenbeinen noch einmal von meinem Schüler H. WILBERT (1953) an sehr umfangreichem Material durchführen lassen. Vor allem an der Stabheuschrecke *Carausius morosus* wurde dabei geprüft, ob das verstärkte Wachstum eines regenerierenden Beines

anderen Organen Material entzieht und ob sich der Ausfall eines Organs durch verstärktes Wachstum anderer Organe auswirkt. Solche Effekte waren nicht unwahrscheinlich, weil schon G. TEISSIER (1934) festgestellt hatte, daß die Wachstumsgeschwindigkeit eines Organs proportional ist der Menge der vorhandenen Nährstoffe.

WILBERT hatte bei 50 jungen, frischgeschlüpften Larven von *Carausius* Autotomie eines Hinterbeins veranlaßt und dann auf allen folgenden Häutungsstadien die relative Länge von Femur, Tibia und Tarsus aller Beine ermittelt. Es stellte sich dabei heraus, daß unter dem Einfluß des regenerierenden Beines speziell das kontralaterale Bein etwas verkürzt wurde. Es handelte sich nur

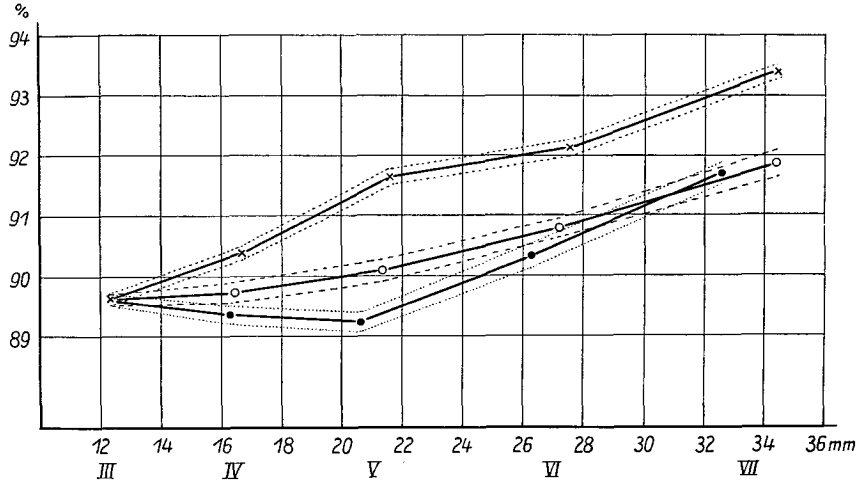


Abb. 59 Größenreduktion eines normalen Hinterbeins der Stabheuschrecke *Carausius morosus* unter dem Einfluß eines regenerierenden Hinterbeins (o), bzw. je eines regenerierenden Hinterbeins und contralateralen Mittelbeins (●). Obere Kurve (x): relatives Wachstum des Hinterbeins eines normalen Kontrolltieres. Ordinate: Länge des Hinterbeins in Prozent der Länge des Vorderbeins (je ohne Tarsen). Jeder Punkt = Durchschnitt von 50 Exemplaren. Punktiert jeweils Bereich des mittleren Fehlers. I—VII: Häutungsstadien. (Nach H. WILBERT.)

um eine Verminderung von 1—1,5%, die sich aber als statistisch real erwies. Am stärksten war die Wirkung beim 3. Häutungsstadium. Die Verkürzung wurde verstärkt, wenn zusätzlich auch noch ein Mittelbein autotomiert wurde, wie dies die nebenstehende Abb. 59 lehrt, bei der die Proportionen bei intakten Kontrolltieren zum Vergleich dargestellt wurden. Wurden auf jungen Stadien nun aber die Beine einschließlich der Coxa amputiert, so daß keine Regeneration eintrat, so machte sich diese Material-„Einsparung" nicht durch verstärktes Wachstum anderer Reize bemerkbar. Es erfolgte aber auch keine Verkürzung, d. h. auch die bei Regeneration erzielte Verkürzung des kontralateralen Beines kann nicht etwa auf Wundreiz oder nervösen Reiz, sondern darf wohl mit recht großer Wahrscheinlichkeit auf Materialkompensation zurückgeführt werden. Wurden nun beide Hinterbeine amputiert (ohne nachfolgende Regeneration), so konnte eine Zunahme des relativen Ovariengewichtes festgestellt werden (bei Berechnung wurde dem Körpergewicht das Gewicht der fehlenden Beine hinzuaddiert). Es zeigt sich also, daß auch benachbarte Organe ganz anderer Art von der Materialkompensation betroffen sein können. Eine entsprechende Kompensation ist deshalb auch anzunehmen zur Deutung der Befunde von W. RAMME (1931) an der Heuschrecke *Metrioptera roeselii*. Bei dieser normalerweise kurzflügeligen, flugunfähigen Art treten gelegentlich langgeflügelte Exemplare auf, bei denen aber die Ovarien und Hoden weitgehend reduziert sind.

Ein verhältnismäßig eindeutiger Fall von Materialkompensation liegt auch bei den sorgfältigen Studien von H. BRETSCHER und P. TSCHUMI (1951) an Amphibien-Extremitäten vor. Diese Autoren konnten feststellen, daß durch Materialmangel (chemisch erzielte Hemmung) eine oder mehrere Zehen wegfielen, daß aber nicht eine harmonische Reduktion des ganzen Fußes eintrat, weil der Ausfall jeweils zu klar definierbaren Realisationsstufen führt, die für die einzelnen Zehen verschieden sind. In diesem Zusammenhange ist auch die Tatsache von Interesse, daß ein in eine junge hungernde Amphibienlarve implantiertes Regenerationsblastem wegen seines stärkeren Wachstumsimpulses Nährstoffe an sich reißt und weiterwächst, obwohl die wirtseigenen Organe infolge des Hungerns ihr Wachstum eingestellt haben.

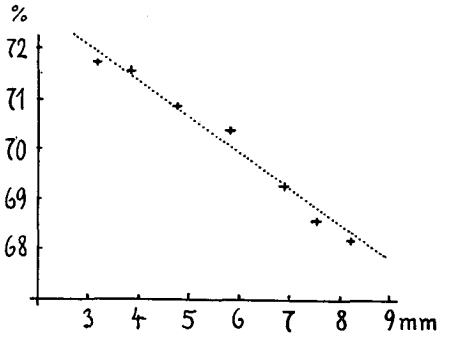


Abb. 60 Negative Korrelation zwischen absoluter Höhe des Hornes (Abszisse) und Kopfbreite in Prozent der Halsschildbreite (Ordinate) beim Mondhornkäfer *Copris lunaris* ♂ (nach RENSCH 1943). Jedes Kreuz = Durchschnitt von 4—5 Werten.

Derartige experimentelle Beispiele lehren, daß Materialkompensation möglich ist und damit auch bei phylogenetisch gesteigertem Wachstum einzelner Organe oder Körperteile angenommen werden kann. Aber man muß sich natürlich stets bewußt bleiben, daß es sich bei Beurteilung aller phylogenetischen Formwandlungen stets um Extrapolationen handelt, die mit der notwendigen Vorsicht und Skepsis durchgeführt werden müssen. Als derartige Beispiele seien hier außer den bereits erwähnten Fällen noch die folgenden auf Materialkompensation hinweisenden Differenzen zwischen verwandten Arten und Gattungen besprochen. Ist bei individuellen Varianten des männlichen Mondhornkäfers *(Copris lunaris)* das Kopfhorn verlängert, so ist gleichzeitig die relative Kopfbreite verringert (Abb. 60): Die Korrelationskurve macht dabei ein Anwachsen des Horns auf Kosten des übrigen Kopfpanzers wahrscheinlich. Sind bei individuellen Varianten von Prosobranchiern die Schalenstacheln verlängert, so ist im allgemeinen ihre Zahl vermindert (Abb. 61). Bei der indoaustralischen Süßwasserschnecke *Melania scabra* zeigten von 156

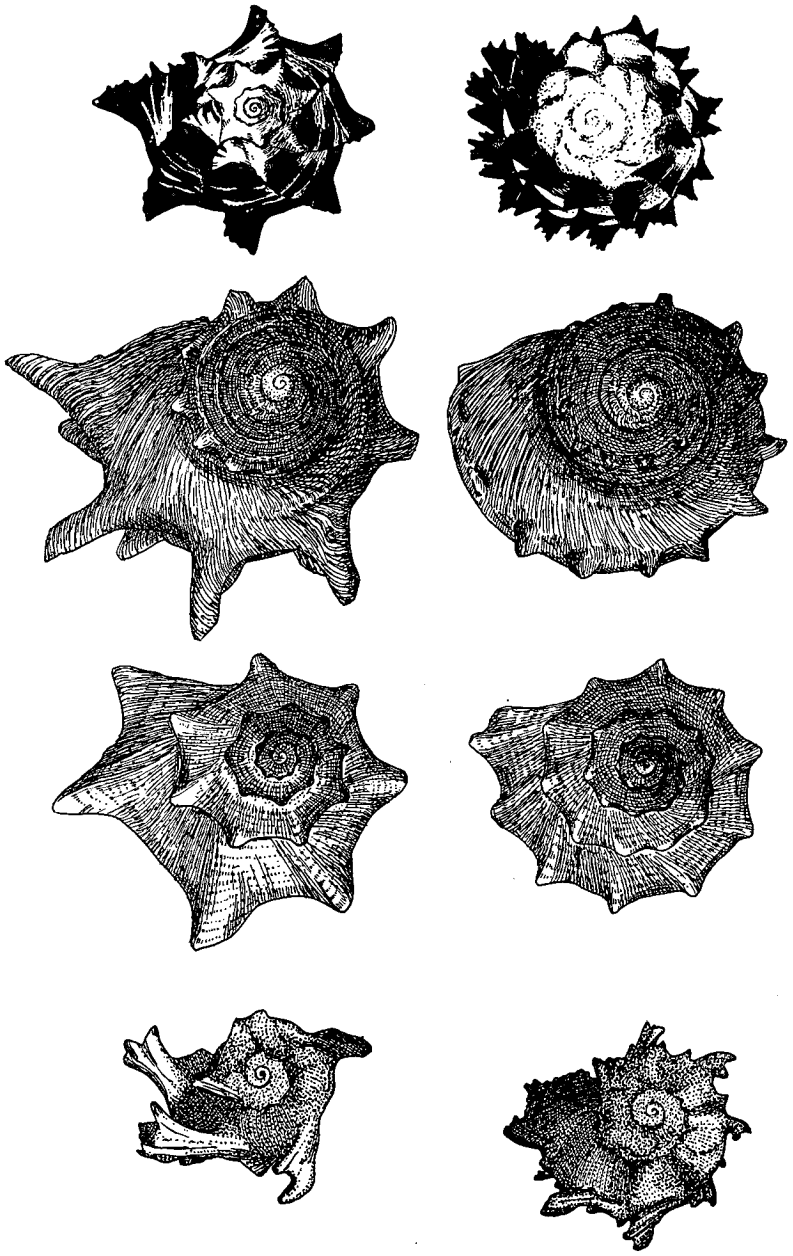


Abb. 61 Kompensatorische Beziehungen zwischen Stachelzahl und Stachellänge bei Prosobranchier-Schalen: 1. Reihe *Murex (Phyllonotus) radix*, 2. *Turbo cornutus*, 3. *Semifusus tuba*, 4. *Angaria laciniata* (nach RENSCH 1939).

untersuchten Schalen die 58 langstacheligen Exemplare auf dem letzten Umgange 4—10 Stacheln, 54 kurzstachelige dagegen 7—16 Stacheln und 44 stachellose Exemplare 10—24 Längsrippen. Geographische Rassen unserer Singvögel unterliegen zumeist einer klimaparallelen Differenzierung in der Weise, daß die Formen in kühleren Gebieten relativ spitzflügeliger sind als in wärmeren Zonen (Flügelschnittregel: B. RENSCH 1938). Es handelt sich dabei vor allem um eine relative Verlängerung der 2. bis 4. Handschwinge. Diese Vergrößerung wird erkauft durch stärkere relative Verkleinerung der 1. und 5. bis 7. Schwinge (Abb. 62). Daher ist auch beim Sprosser *(Luscinia luscinia)*,

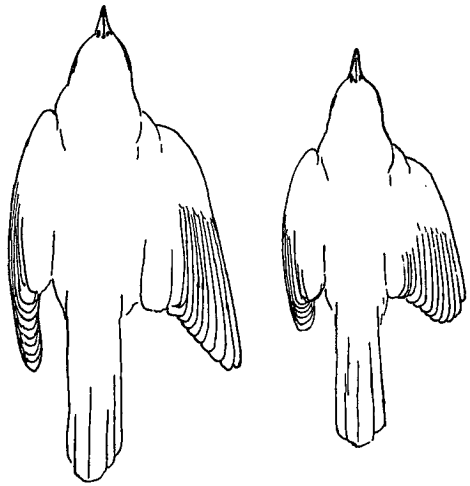


Abb. 62

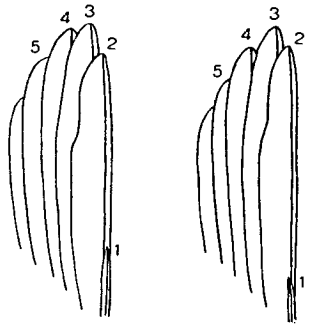


Abb. 63

Abb. 62 Änderung der Flügelspitze bei zwei Rassen des Drosselrohrsängers. Links: *Acrocephalus ar. arundinaceus* (Mitteleuropa); rechts: *A. ar. meyeri* (Bismarckarchipel). Zugleich zur Veranschaulichung der BERGMANNschen und ALLENschen Regel (nach RENSCH 1939).

Abb. 63 Flügelspitze von unten bei Nachtigall (links) und Sprosser (rechts) zur Veranschaulichung der kompensatorischen Reduktion der 1. Schwinge (nach RENSCH 1943).

der gegenüber der mehr südlich und westlich beheimateten Nachtigall *(L. megarhynchos)* einen spitzeren Flügel, d. h. eine relativ lange 2. und 3. Schwinge hat, die ohnehin rudimentäre 1. Schwinge relativ viel kürzer als bei der Nachtigall (Abb. 63).

Beziehungen zwischen Flügel und Gonaden, wie sie oben für *Metrioptera* besprochen wurden, liegen auch bei Schmetterlingen vor. Bei den im weiblichen Geschlecht flügellosen Arten der Familie der Psychiden und Heterogyniden sind die Weibchen durch vergrößerte Ovarien ausgezeichnet, und gleiches gilt auch für flügelreduzierte Lasiocampiden, Lymantriiden und Arctiiden. Auch geflügelte Arten der drei letzteren Familien haben schon etwas vergrößerte Ovarien, soweit die Weibchen „flugunlustig" sind, d. h. im Vergleich zur Körperlast relativ kleine Flügel aufweisen. Bei all diesen flügelreduzierten Arten sind auch fast immer Saugrüssel und Tympanalorgane der Weibchen

verkleinert, oder sie fehlen. Diese Ovarialvergrößerung sah F. EGGERS (1939), der diese Verhältnisse mit seinen Schülern bearbeitete, als eine Folge des durch Flugmuskelschwund im Rumpfe frei werdenden Raumes und damit als „phylogenetische, endogen geleitete Korrelation" an, während meines Erachtens die Annahme einer unmittelbaren Materialkompensation näherliegend ist.

Besonders deutlich ist die Materialkompensation bei manchen Säugetiergebissen. Das im Verhältnis zum Gesamtkörper schnelle, d. h. positiv allometrische Wachstum der Zähne (speziell bei der 2. Dentition) führte beim stammesgeschichtlichen Anwachsen der Körpergröße bei einigen Gattungen aus ganz verschiedenen Ordnungen zu exzessiv verlängerten Eckzähnen (Canini) oder Schneidezähnen (Incisivi). Extrem vergrößerte Eckzähne hatten z. B. die Säbelkatzen, wie *Smilodon* und *Machairodus*, doch fehlten diesen Gattungen dafür im Gegensatz zu den verwandten Katzen *(Felidae)* die

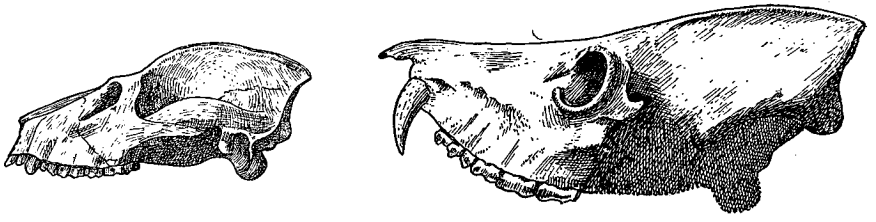


Abb. 64 Schädel von *Adapis parisiensis* (Obereocän Frankreichs) und Megaladapis edwardii (Jungquartär von Madagaskar) ohne Schneidezähne. Adapis $^1/_2$, Megaladapis etwa $^1/_4$ nat. Gr. (nach STEHLIN, v. LORENZ und WEBER, verändert).

1. Prämolaren, obwohl zwischen C und P_2 eine Zahnlücke vorhanden ist. Desgleichen wurde bei den Walrossen *(Odobenidae = Trichechidae)* von den riesigen Canini das Material für die 1. Prämolaren mitverbraucht, die bei den verwandten, mit normalen Canini ausgestatteten Robben (z. B. *Phoca)* erhalten geblieben sind. Das Warzenschwein *Phacochoerus* verliert im Gegensatz zu verwandten Gattungen bei der Ausbildung seiner unverhältnismäßig großen Hauer die oberen Schneidezähne und die beiden vorderen Prämolaren. Unter den ausgestorbenen Amblypoden findet sich in *Uintatherium* ein Genus mit riesigen Fangzähnen, doch fand hier die Kompensation durch völlige Reduktion der Schneidezähne statt, so daß für den Oberkiefer die Zahnformel lautet: I 0. C 1. P 3. M 3, während andere Gattungen der gleichen Ordnung mit kleineren Fangzähnen, wie *Pantolambda*, jederseits 3 Incisivi besitzen; Formel: 3. 1. 4. 3. Und Entsprechendes findet sich noch einmal bei den Halbaffen. Die jungquartären Riesenlemuren der Gattung *Megaladapis* besitzen im Oberkiefer riesige Canini und dafür keine Incisivi; Formel: 0. 1. 3. 3., die ursprünglichere Gattung *Adapis* mit normalen Canini hat dagegen obere Schneidezähne; Formel: 2. 1. 4. 3 (vgl. Abb. 64). Bei den Proboscidiern sind dagegen 2 Schneidezähne zu riesigen Stoßzähnen geworden. Dafür sind hier die Eckzähne und die restlichen Schneidezähne im Oberkiefer fortgefallen;

Formel: 1. 0. 3. Die wenig spezialisierte eocäne Gattung *Moeritherium* mit nur erst sehr wenig verlängerten 2. Incisivi hat insgesamt jederseits noch 3 Schneidezähne und zudem die Eckzähne; Formel: 3. 1. 3. 3. Auch bei den Nagetieren sind die Schneidezähne stark verlängert, und zwar in den Kiefer hinein. Sie wachsen ständig nach und verbrauchen mithin viel Baumaterial. Dafür sind auch hier die Eckzähne trotz vorhandener großer Zahnlücke nicht entwickelt und die Schneidezähne jederseits auf einen reduziert (Formel z. B. für den Biber, *Castor:* 1. 0. 1. 3). (Für Carnivora und Insectivora vgl. auch E. R. HALE 1940.)

Bei der bekannten Gattungsreihe der Pferde läßt sich eine zunehmende Materialkompensation an den Fingern und Zehen auch stufenweise verfolgen. Mit der Massenzunahme der III. Metacarpalia bzw. Metatarsalia und der III. Phalangen werden die II. und IV. Strahlen zunehmend reduziert, so daß sie von *Orohippus* (mittleres Eocän) über *Mesohippus* (unteres Oligocän) und *Merychippus* (mittleres und oberes Miocän) schließlich bei *Equus* (Pleistocän) unter Fortfall der Phalangen zu den bekannten Griffelbeinen (Metacarpus bzw. Metatarsus-Resten) reduziert werden. Embryonal werden auch bei *Equus* noch die Nebenmetapodien II und IV mit zehenartiger Gliederung angelegt, dann aber während des kräftigen Wachstums des III. Metapodiums reduziert. Gelangen ausnahmsweise einmal die Nebenmetapodien zur Entwicklung (Atavismen und Scheinatavismen), so ist meist der Hauptzeh schwächer entwickelt. Gerade dieser Befund macht die Annahme einer Materialkompensation wahrscheinlich (vgl. O. ABEL 1928 und O. KRÖLLING 1934),

Kompensationserscheinungen liegen ferner bei solchen Wirbeltieren vor, deren Schwanzregion in besonderem Maße verstärkt und zum wichtigsten Fortbewegungsorgan geworden ist wie bei Walen, Schleichen und Schlangen. In diesen Fällen sind die Hinterextremitäten mehr oder minder stark reduziert worden. Die Reihenfolge des phylogenetischen Abbaus der einzelnen Gliedmaßenabschnitte ist dabei umgekehrt wie ihre ontogenetische Ausprägung, d. h. die distalen Abschnitte fallen im allgemeinen zuerst fort, während Becken- und Femurreste sich am längsten erhalten. Gerade diese Tatsache spricht für die Kompensation, denn bei der Ausprägung der distalen Abschnitte ist der Gesamtkörper schon relativ groß und der Materialentzug durch die Bildung der kräftigen Schwanzregion ist absolut größer als bei der Anlage der proximalen Abschnitte. (Wir werden auf diese Reduktionserscheinungen noch einmal bei der Behandlung der orthogenetischen Entwicklungsreihen zu sprechen kommen.)

All die genannten Beispiele mögen zeigen, wie verbreitet wahrscheinlich die Materialkompensationen bei transspezifischen Konstruktionswandlungen sind. Dabei darf natürlich nicht übersehen werden, daß nur erst wenige Beispiele einigermaßen ausreichend geklärt worden sind und daß überhaupt der exakte Beweis für eine Materialkompensation meist sehr schwer zu erbringen ist, be-

sonders dann, wenn es sich um eine Auswirkung des Materialentzuges an nicht unmittelbar benachbarten Organen handelt. Wir müssen aber jedenfalls mit kompensatorischen Beziehungen rechnen, die oft auch die entwicklungsphysiologische Basis für manche pleiotropen Genwirkungen darstellen. Von besonderer Bedeutung ist die Materialkompensation auch für das Verständnis der phylogenetischen Reduktion von Organen, die bekanntlich durch eine am Merkmal ansetzende Selektion meist nicht geklärt werden kann, die aber durch Materialentzug infolge relativer Vergrößerung anderer Organe verständlich wird. Bei der Diskussion der Orthogenesen wird hierauf noch einmal eingegangen werden.

Insgesamt kann jedenfalls die Ganzheitlichkeit phylogenetischer Wandlungen auch durch das Studium der Materialkompensation einer exakten Analyse zugänglich gemacht und trotz dem hohen Komplikationsgrade der so mannigfaltigen Korrelationen dem kausalen Verständnis nähergebracht werden.

Die Frage der somatogenen Induktion

Die weitgehende Übereinstimmung erblicher Konstruktionswandlungen mit nichterblichen Änderungen, die durch entsprechende Umwelteinflüsse oder durch Gebrauch oder Nichtgebrauch entstanden, hat einzelne Forscher bis in die neueste Zeit hinein dazu geführt, eine „Vererbung erworbener Eigenschaften", korrekter ausgedrückt, eine somatogene Induktion anzunehmen. Es ist wohl vorauszusetzen, daß die meisten von ihnen sich der rein logischen Schwierigkeiten, die dieser Hypothese entgegenstehen, durchaus bewußt sind. Wir können sie mit V. Haecker kurz auf die Formel bringen: eine Ursachenkette a—b—c—d, welche die Einwirkung von Außenfaktoren (a) auf das Soma (b) und hier über irgendwelche Stoff- oder Energiewechselvorgänge (c) auf die Keimzellen kennzeichnet und dabei eine Abänderung im Keimplasma (d) hervorruft, kann nicht die Wirkung haben, daß eine ganz anders geartete Ursachenkette m—n—o—p, welche die ontogenetische Differenzierung eines Nachkommen vom Keimplasma über die Embryonalstadien zum erwachsenen Tier hin kennzeichnen mag, schließlich dieselbe Eigenschaft hervorbringt (p = b), die durch die Einwirkung von Außenfaktoren auf das Elterntier zustande kam. Dementsprechend haben auch kritisch durchgeführte Experimente immer wieder erwiesen, daß eine somatogene Induktion nicht nachweisbar ist.

Wenn trotzdem immer noch lamarckistische Auffassungen geäußert werden, so ist dies wohl auf die oft so verblüffenden Übereinstimmungen von Modifikation und Mutation zurückzuführen. Bei diesen Phänokopien handelt es sich ja nicht nur um eine phänotypische Gleichheit, sondern auch darum, daß die Außenfaktoren, an die eine derartige Erbänderung angepaßt ist, die gleichen

sind wie die, welche die Modifikation erzeugen. So sind z. B. erbliche größere Warmblüterrassen an kühlere Temperaturen angepaßt (Bergmannsche Regel), und durch Temperaturerniedrigung lassen sich auch experimentell größere Modifikanten hervorbringen. Entsprechendes gilt für die Parallelität zwischen Wärme, Luftfeuchtigkeit und Melaninpigmentierung, zwischen Temperatur und Geschlechtsreife usw. und vor allem für so viele anatomische Konstruktionen, wie z. B. die Verstärkung von Muskeln und Skeletteilen durch die gleiche Funktion, zu denen eine erbliche Verstärkung speziell befähigt.

Die Schwierigkeiten, die sich einer befriedigenden Deutung dieser so zahlreich nachweisbaren Phänokopien entgegenstellten, hatten auch mich selbst einmal vor 25 Jahren zu einer lamarckistischen Auffassung geführt (B. Rensch 1929). Ich hatte dabei nicht beachtet, daß bereits von C. Lloyd Morgan (1900, Kap. XIV) und von J. M. Baldwin (1902) eine Möglichkeit aufgezeigt worden ist, wie Modifikationen durch bestimmte Umwelteinflüsse auch eine erbliche Abwandlung einleiten können, die in gleicher Richtung liegt. Wird z. B. das Verbreitungsareal einer Art erweitert und dabei ein Gebiet besiedelt, das infolge bestimmter klimatischer Abweichungen zu besonderen Modifikationen führt (z. B. ein kälteres Gebiet, das zu einer modifikatorischen Vergrößerung einer Warmblüterform führt), so werden in diesem Raume späterhin dann auch Mutationen begünstigt, welche eine entsprechende Vergrößerung zeigen. Die Reaktionsnorm eines Tiers führt also zunächst nur zur Besiedlung eines Gebietes durch präadaptierte Modifikanten, die dann durch adaptierte, d. h. selektiv begünstigte Mutanten ersetzt werden können. Diese „organische Evolution", die auch durch Gebrauch oder Nichtgebrauch eines Organs modifikatorisch eingeleitet werden kann, entspricht also im Effekt recht weitgehend dem, was Lamarckisten richtig gesehen, aber durch die Annahme einer somatogenen Induktion falsch gedeutet hatten. Erst in neuerer Zeit ist durch die Untersuchungen E. T. Lukins (1936) und die Bücher von J. S. Huxley (1942) und I. I. Schmalhausen (1949) wieder auf diese Leitung der Richtung erblicher Umwandlung durch anfängliche Modifikation hingewiesen worden.

Eine Vererbung modifikatorischer Abänderungen kommt weiterhin auch in Frage bei Merkmalen, die nicht durch Chromosomen, sondern durch Plasmagene übertragen werden. Das gilt speziell für Protozoen und Bakterien, bei denen das Soma zugleich Keimzelle, bei denen also jede induzierte Änderung einer cytoplasmatischen Komponente, soweit sie zur identischen Reduplikation befähigt ist, zur dauernden, erblichen Veränderung führen kann. Vielleicht sind manche stabilen Änderungen von Protozoen- und Bakterienstämmen, die durch mehrfache Passagen von nichtnormalen Wirtsorganismen zustande kommen, auf solche Plasmagenänderungen zurückzuführen, bei denen dann eine klare Trennung zwischen Modifikation und Mutation erschwert ist (man vergleiche z. B. die Ergebnisse von T. M. Sonneborn und seinen Mitarbeitern).

Bei höheren Tieren wissen wir noch sehr wenig von Plasmagenen, soweit es sich nicht um Fälle matrokliner Vererbung handelt. Auf jeden Fall haben wir keinen Anlaß, etwa bei Gebrauch oder Nichtgebrauch von Organen ein „allmähliches Erblichwerden" im lamarckistischen Sinne auf diesem Wege anzunehmen. Solche lamarckistisch gedeuteten Beispiele lassen sich vielmehr zutreffender durch richtungslose Mutation und Selektion erklären.

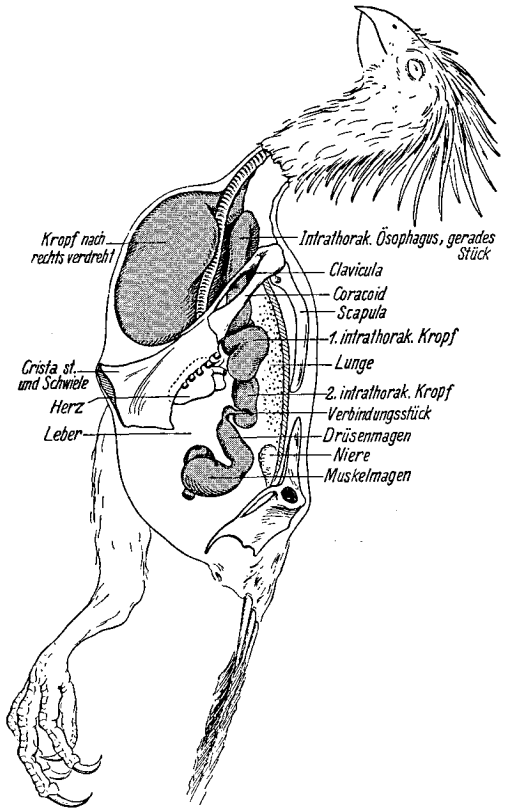


Abb. 65 Größenverhältnisse und Lagebezeichnung der Organe des Schopfhuhns *(Opisthocomus cristatus)* (nach BÖKER 1936).

Es mag dies an einem Beispiel ausgeführt werden, das ich den im übrigen außerordentlich wertvollen und anregenden Schriften H. BÖKERS entnehme. Es handelt sich um die Sonderanpassungen des südamerikanischen Zigeunervogels oder Schopfhuhns *(Opisthocomus)* (Abb. 65). BÖKER (1927, 1936, 1937) setzt voraus, daß dieser relativ großflügelige und langschwänzige, blattfressende Vogel von insektenfressenden Vögeln mit durchschnittlichen Flügel- und Schwanzproportionen abstammt und über weiche Pflanzennahrung zur Hartblatternährung überging. Diese hypothetische Herleitung ist durchaus wahrscheinlich, und wir wollen sie einmal als gegeben betrachten. Die phylogenetische Wandlung wurde nun nach BÖKER durch 5 Ursachen beherrscht, von denen jede eine anatomische Umkonstruktion auslöste, wie dies durch folgende Übersicht veranschaulicht wurde (1936, p. 274):

„Typus: Primärer Hubflug, Insektennahrung.

1. Ursache: weiche Pflanzennahrung.
1. Folge: echter Kropf.
2. Ursache: harte Pflanzennahrung.
2. Folge: Kropf S-förmig und sehr groß, . . . sehr muskulös und mit Nebenkröpfen. Epithel verhornt.
3. Ursache: Vordergewicht dadurch zu groß.
3. Folge: a) größerer Tragflügel,
b) längerer Schwanz,
c) Verlagerung des Kropfes in den Schwerpunkt.
4. Ursache: dadurch Raumbeengung im Ei.
4. Folge: Störung des Wachstums von Brustbeinkamm und Brustbeinmuskulatur, fortschreitender Flugverlust.
5. Ursache: dadurch Gefährdung der Art.
5. Folge: Kletteranpassung der Nestjungen."

BÖKER nimmt an, daß sich die „Betriebsreize" dabei als „Gestaltungsreize" auswirken, die unmittelbar anatomische Umkonstruktionen als „ganzheitsbezogene, sinnvolle, aktive Reaktionen" auslösen, und daß „nicht passives Zufallsgeschehen durch Mutation und Selektion" die Umkonstruktionen geschaffen haben kann. Nun kann man sich aber doch

eine solche Konstruktionsänderung lediglich auf der Grundlage richtungsloser Mutation und natürlicher Auslese denken, wobei aber die 5 Stufen BÖKERS gar nicht auftraten, da es nicht wahrscheinlich ist, daß sich etwa erst ein zu großes Vordergewicht herausbildet und dieses dann durch Kropfverlagerung und Flügel- und Schwanzvergrößerung kompensiert wird. Es wird sich vielmehr die Umwandlung so vollzogen haben, daß eine gewisse harmonische Ausgeglichenheit auf allen Stufen vorlag, da doch die Umweltauslese stets gleichzeitig an allen zur Umwelt in Beziehung stehenden Merkmalen angreift. Die phylogenetischen Wandlungen setzen dann ein mit gemischter Insekten-Pflanzen-Nahrung, wie sie so viele Vögel aufweisen. Nehmen wir an, daß die Stammesreihe dann keine Ausnahme von der COPEschen Regel (s. u.) darstellte, die Körpergröße also im Laufe der Entwicklung anwuchs, so ist es möglich, daß die Insektennahrung nicht mehr ausreichte oder Pflanzennahrung für den Vogel leichter zugänglich wurde (sind doch große Vögel, wie wir sahen, meist Pflanzenfresser oder Räuber). Damit waren unter den richtungslos mutativ entstandenen individuellen Varianten solche im Vorteil, die durch Schlunderweiterungen in der Lage waren, mehr Blätter aufzunehmen, als der Magen faßte. Da die natürliche Auslese immer in gleicher Richtung verlief (Orthoselektion), wurden so allmählich Kröpfe gezüchtet. Daß hier keine „Vererbung erworbener Eigenschaften" vorliegt, geht auch daraus hervor, daß die Kröpfe schon beim Embryo im Ei angelegt sind. Aber bei der Herausbildung des Kropfes mußte das Gleichgewicht natürlich jederzeit erhalten bleiben, und auf jeder Entwicklungsstufe blieb Flügel- und Schwanzgröße dem wachsenden Gewicht des Vorderkörpers entsprechend proportioniert, weil eben die Auslese alle Merkmale des Körpers gleichzeitig unter Kontrolle hat. Die Entwicklung größerer Extremitäten behinderte aber gleichzeitig die Brustbeinentwicklung im Ei. Eine Verschlechterung des Flugvermögens war jedoch tragbar, da zur Erlangung der Blattnahrung keine besonderen Flugleistungen mehr erforderlich waren. Ob die Kletteranpassung der Jungvögel eine Folge dieser Umkonstruktion ist (BÖKERS 5. Folge), darf schließlich als durchaus fraglich angesehen werden. Die geläufigere Annahme, daß es sich bei dieser Ausprägung von zwei bekrallten und zum Klettern tauglichen Fingern um ein Überbleibsel von Reptilienahnen handelt, liegt jedenfalls für eine solche primitivere Vogelgruppe, wie sie die Schopfhühner darstellen, näher. Wie man sieht, sind also auch solche komplizierten Umkonstruktionen deutbar, ohne neben den bisher analysierten Evolutionsfaktoren (Mutation und Selektion) noch ein „aktives anatomisches Reagieren" vorauszusetzen, das in völlig unerkennbarer Weise zum Erblichwerden der Konstruktion führen soll.

Zusammenfassung über transspezifische Konstruktionsänderungen

Bei all den in diesem Kapitel besprochenen Faktoren der Konstruktionsänderung — pleiotroper Genwirkung, allometrischer Verschiebung der Proportionen, durch Proportionsverschiebung bedingter Sonderauslese, Materialkompensation und anderen korrelativen Beziehungen, Umkonstruktionszwang bei Annäherung an die obere und untere mögliche Körpergröße — handelt es sich um „Systemeigenschaften" der organismischen Ganzheit, d. h. um Relationen, die nur mit steter Rückbeziehung auf den ganzheitlichen Zusammenhang geklärt werden können. Das Zusammenspiel all derartiger Faktoren (deren noch verschiedene weitere genannt werden könnten) ist im einzelnen sehr kompliziert, und wir stehen noch am Anfang der Analyse. Aber wir können doch bereits feststellen, daß jedenfalls eine Analyse durchaus möglich ist und daß wir in keiner Weise gezwungen sind, unbekannte evolutive Kräfte vorauszusetzen. Wohl gibt es anscheinend bestimmte „konstruktive Mutationen", die sich pleiotrop im

Sinne einer mehr oder minder harmonischen Verschiebung eines ganzen Bauplanes oder eines Organkomplexes auswirken, aber auch hier liegt kein Anlaß zu der Annahme vor, daß es sich nicht um richtungslose Mutanten handelt, die durch natürliche Auslese kontrolliert werden. Es soll nun jedoch keineswegs als wahrscheinlich bezeichnet werden, daß nur solche konstruktiven Gene für die transspezifische Evolution von Bedeutung sind. Es kann sich ebenfalls um ein sukzessives Hinzuselektionieren bestimmter miteinander harmonierender kleinerer Einzelmutanten handeln, wofür in manchen Fällen der Mangel von Korrelationen spricht. Es gibt also auch konstruktive (z. B. harmonisierende) Selektionswirkungen. So führte z. B. H. F. Clark (1941) den interessanten Nachweis, daß Körper und Skelettproportionen bei *Peromyscus*-Zuchtstämmen (Hirschmäusen) untereinander eine nur geringe Korrelation zeigen. Für die Unterschiede der Körperlänge insgesamt sowie der Schwanz-, Femur-, Fuß-, Schädel- und Mandibel-Länge sind jeweils spezifische Wachstums- (und Umwelts-) Faktoren anzunehmen.

III. Parallelbildungen

Durch paläontologische wie zoologische Untersuchungen sind zahlreiche Fälle bekannt geworden, in denen sich einzelne Merkmale, Organe oder ganze Baupläne bei verschiedenen Tierformen in paralleler Weise herausgebildet haben. Es handelt sich dabei zum Teil um Entwicklungslinien untereinander nahe verwandter Formen, zum Teil aber auch um systematisch fernstehende Gruppen, die erst sekundär wieder ähnlich geworden sind (Konvergenz). In manchen Fällen haben sich auch periodisch parallele Formen aus einer persistenten Stammesreihe abgespalten (Iteration). Insgesamt sind Parallelbildungen so häufig, daß K. Beurlen (1937, p. 87) sie als kennzeichnend für die Phase der Spezialisierung ansieht. Er ist der Auffassung, daß sie der Ausdruck einer „typischen Gestaltgesetzlichkeit" (S. 66) sind, die ja seiner Meinung nach eine autonome evolutive Kraft darstellt, welche durch Mutation und Selektion nicht ausreichend geklärt werden könne. E. Dacqué (1935) stellte weiterhin fest, daß vielfach die Parallelbildungen auch von heterogenen Formengruppen jeweils in der gleichen geologischen Epoche auftreten, und spricht deshalb von „Zeitsignaturen". Er versucht damit, die phylogenetischen Übergangsgruppen, wie z. B. die zwischen Reptilien und Säugern vermittelnden Theromorphen, auf bloße Ähnlichkeit zurückzuführen und stellt daraufhin die stammbaumartige Ableitung der stärker differierenden Baupläne voneinander in Zweifel.

Wenn sich nun manche dieser Parallelbildungen auch auf überraschend viele Einzelheiten der Körpergestalt und Organausprägung erstrecken und wenn eine Analyse des Zustandekommens noch nicht immer möglich ist, so können die Erscheinungen meines Erachtens doch prinzipiell durch richtungslose

Mutation und natürliche Auslese gedeutet werden, wobei allerdings die so komplizierten ganzheitlichen Beziehungen (Wachstumsallometrie, Kompensationen, pleiotrope Genwirkung usw.) geprüft werden müssen, die im vorigen Kapitel besprochen wurden.

Es ist nun zu beachten, daß phylogenetische Parallelbildungen sehr verschieden verursacht sein können. Zumindest sind die folgenden 3 Gruppen zu unterscheiden: 1. Parallelbildungen, die auf dem Gleichbleiben von Erbfaktoren beruhen, wobei es sich auch um parallele Mutation handeln kann; 2. solche, die durch parallele Selektion an homologen Strukturen oder Organen, und 3. solche, die durch parallele Selektion an analogen Strukturen oder Organen zustande gekommen sind. Häufig sind schließlich auch Fälle, die zugleich zu 2 oder allen 3 genannten Gruppen zu zählen sind.

1. *Parallelbildungen durch Gleichheit der Erbfaktoren*

Da neue Rassen und Arten durch Mutation einer begrenzten Zahl von Genen entstehen, so bleibt der weitaus überwiegende Teil des Erbgutes zunächst der gleiche. Speziell bei *Drosophila*-Arten ist der Nachweis einer solchen Homologie vieler Gene mehrfach erbracht worden durch Bastardierung und gleichzeitiges cytologisches Studium der Loci einzelner Gene an den Riesenchromosomen der Speicheldrüsen oder bei fernerstehenden Formen nur durch Parallelisierung der Genanordnungen in den Chromosomen mit den phänotypisch ausgebildeten Merkmalen (vgl. z. B. H. P. Donald 1936 und A. H. Sturtevant und C. C. Tan 1937). Die Abb. 66 zeigt als Beispiel bei dem 4. Chromosom von *Dr. pseudoobscura* und *Dr. miranda* die weitgehende Übereinstimmung der Chromomeren (markiert durch die gleichen Zahlen), die mehrfache Inversionen zeigen (Begrenzung durch die schwarzen Keile). Nur für die zwischen Fragezeichen eingeschlossenen Abschnitte (?—?) konnte eine Homologisierung noch nicht durchgeführt werden (Th. Dobzhansky und C. C. Tan 1936). Abb. 67 veranschaulicht die ganzen Chromosomensätze von *Dr. pseudoobscura* und *Dr. miranda*, wobei alle punk-

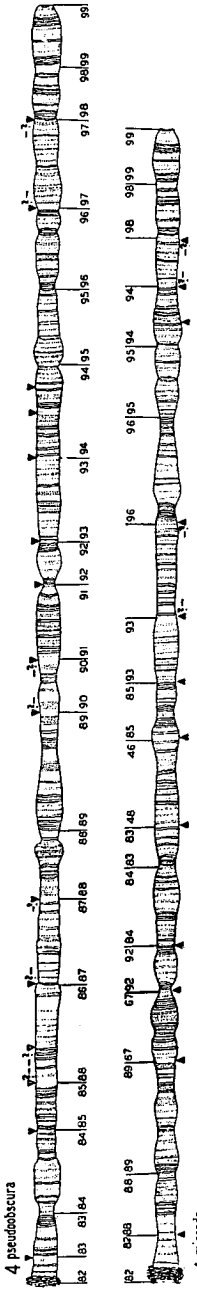


Abb. 66 Vergleich des 4. Riesenchromosoms von *Drosophila pseudoobscura* und *Dr. miranda* zur Veranschaulichung der Übereinstimmungen der Gen-Loci. An den Dreiecken beginnen jeweils Veränderungen in der linearen Anordnung der Gene. Nicht homologisierte Abschnitte sind zwischen ? eingeschlossen. (Nach DOBZHANSKY und TAN 1936.)

tierten Teile homologe Gene enthalten (zum Teil in invertierter oder translocierter Anordnung), während die nicht homologisierten Abschnitte schwarz dargestellt sind. Da bei nicht kreuzbaren Arten Schwierigkeiten der Ausdeutung entstehen, weil gelegentlich verschiedene Gene die gleiche oder ähnliche Wirkung bei der Ausprägung des Phänotyps haben, so führten G. Gottschewsky und C. C. Tan (1938) Transplantationen von Organanlagen aus: erwies sich nach Austausch der Anlage zwischen zwei Arten die Genwirkung noch als die gleiche, so handelt es sich um homologe Gene. Derart konnte die Homologie von Augenfarbgenen bei zwei genetisch stark unterschiedenen

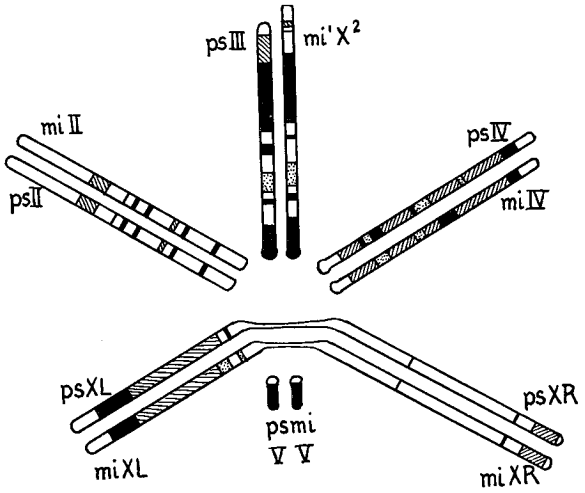


Abb. 67 Vergleich der Gen-Anordnungen von *Drosophila pseudoobscura* (ps) und *Dr. miranda* (mi). Strecken gleicher Genanordnung weiß, invertierte Strecken gestreift, Translokationen punktiert, Strecken, deren Homologie nicht festgestellt werden konnte, schwarz. (Nach DOBZHANSKY 1937.)

Arten, *Drosophila melanogaster* und *Dr. pseudoobscura*, ermittelt werden. Für *Dr. hydei* und *Dr. melanogaster* konnte W. P. Spencer (1949) eine Anzahl homologer Gene nachweisen, für *Dr. prosaltans* und *Dr. melanogaster* B. Spassky, S. Zimmering und Th. Dobzhansky (1950). Die Homologie der Haarfärbungsgene bei Säugetieren sowie verschiedener Gene bei Zahnkarpfen diskutierte neuerdings C. Kosswig (1948).

Dieser gleiche Genbestand kann natürlich auch Anlaß geben zu paralleler Mutation homologer Gene. Speziell die in mehreren *Drosophila*-Arten verbreiteten Mutanten white, yellow, miniature, notch, scute, facet u. a. sind deshalb als homolog anzusehen. Homologe Variationsreihen, wie sie N. J. Vavilov (1922) zuerst an Getreidearten festgestellt hat, entsprechen solcher Gemeinsamkeit der Gene und bestimmter Mutationen. Das gilt auch z. B. für das parallele Auftreten von ungebänderten, 1-, 2-, 3-, 4- und 5-gebänderten, hyalinbändrigen, getrennt- und verschmolzen-bändrigen individuellen Varianten der

europäischen Bänderschnecken *Cepaea hortensis*, *C. nemoralis* und *C. vindobonensis*.

Das Auftreten derartiger gleicher Merkmale, das auch bei fernerer Verwandtschaft noch vorkommt, hat V. Haecker (1925) als Paripotenz bezeichnet und eine Reihe von Beispielen dafür angeführt. Am bekanntesten sind Erscheinungen wie Albinismus, Melanismus, hypophysärer Zwergwuchs usw., die bei den verschiedensten Wirbeltieren in ähnlicher Weise ausgeprägt sein können, allerdings nicht immer auf homologen Genen beruhen. Als homolog ist z. B. anscheinend die dreiteilige Holländerscheckung bei Säugetieren zu betrachten, bei der die vordere und die hintere Körperpartie stark mit Melanin pigmentiert, die Körpermitte dagegen mehr oder weniger ausgedehnt weiß ist. Sie ist beim Hauskaninchen in gleicher Weise rezessiv erblich wie bei wilden Taschenratten der Gattung *Thomomys* (T. I. Storer und P. W. Gregory 1934).

Von den genetisch nicht eingehender analysierten Fällen von Parallelbildung durch wahrscheinliche Gleichheit bestimmter Gene seien nur einige Beispiele angeführt, die besonderes Interesse für die Evolutionsforschung haben. Ändern sich bei der Rassen- und Artbildung mehrere Merkmale infolge korrelativer Verknüpfungen gleichzeitig ab und handelt es sich bei einem solchen Merkmalskomplex um einen bei verschiedenen verwandten Arten wenigstens zum Teil homologen Genbestand, so können Parallelbildungen die phylogenetische (d. h. die systematische) Zusammengehörigkeit sehr stark verschleiern und zu Fehldeutungen führen. So gibt es z. B. unter den xerophilen Schnecken des Mediterrangebietes aus der Familie der Heliciden in verschiedenen, im Bau der Genitalien gut unterschiedenen Gattungen einzelne Formen, deren Schalen fast identisch ausgeprägt sind. Von besonderem Interesse ist nun dabei, daß hier die Bildung geographischer Rassen zu ungewöhnlich starken, aber ganz parallelen Änderungen geführt hat. Die zahlreichen Rassen der in Süditalien und Sizilien beheimateten Felsenschnecke *Murella muralis* haben überwiegend die stumpfkegelig-rundliche Normalform mit relativ glatter Oberfläche, wie sie auch die mitteleuropäischen Bänderschnecken zeigen (Abb. 68). In Westsizilien treten nun aber auch in eng umschriebenen Gebieten ganz flache, scharf gekielte und gerippte Formen auf, die man früher als besondere Arten benannte, die sich indes mit Übergangsformen als geographische Rassen anschließen (W. Kobelt 1881, B. Rensch 1937). Die genannten Schalenmerkmale erwiesen sich als erblich (B. Rensch 1937). Zumindest in zwei (vielleicht drei) voneinander durch Areale mit rundschaligen Rassen getrennten Gebieten sind diese gekielten Formen anscheinend unabhängig voneinander parallel ausgebildet worden: im Nordwesten der Insel von Trapani bis Calatafimi (isoliert auch am Kap San Vito) und an der Südwestküste bei Caltabelotta (bei Marsala). Auf Sardinien lebt nun ein verwandter Rassenkreis, der in fast identischer Weise die extreme Ausprägung rundlicher, glatter und

flacher, gekielter und gerippter Rassen wiederholt: *Tyrrheniberus villicus* (z. B. rundlich bei Oliena, gekielt bei Dorgali). Und die gleiche Parallelität zeigt sich noch einmal bei *Rossmaessleria subscabriuscula* in den Bergen bei Tetuan in Marokko (*R. s. boettgeri* rundlich, glatt, *R. s. subscabriuscula* flach, gekielt, rippig). Würde man die systematischen Beziehungen ohne Kenntnis der anatomischen Verhältnisse beurteilen — läge also das Material nur fossil vor —, so wäre auch nach Prüfung der Feinstruktur der Schalenoberfläche kein Zweifel darüber, daß die glatten, rundschaligen Formen einerseits und die flachen,

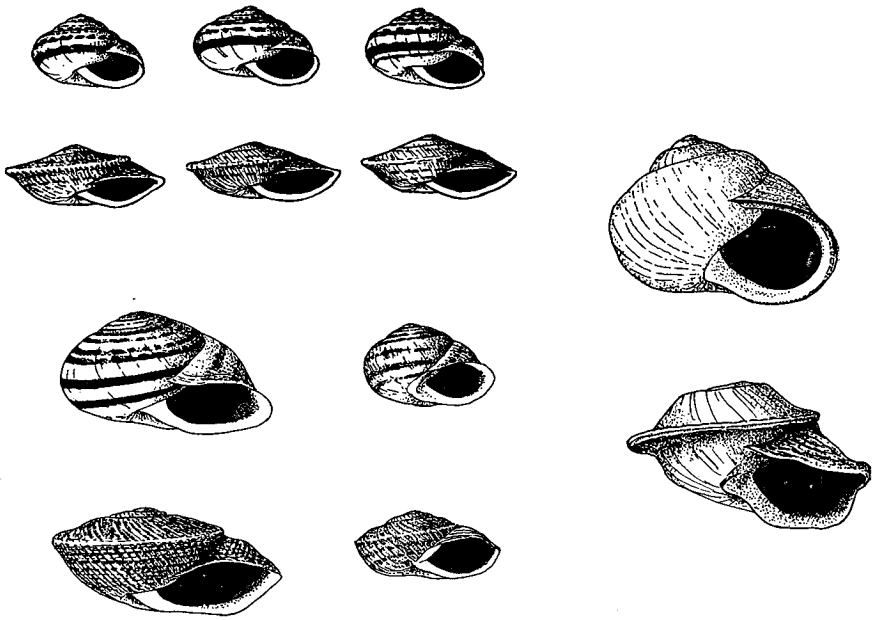


Abb. 68 Paralleles Auftreten von flachen, gekielten und gerippten Rassen bzw. Arten in verschiedenen normalerweise rundschaligen Trockenschnecken. Gattungen des Mittelmeergebietes. Obere Doppelreihe: links: *Murella muralis muralis* (Girgenti, Sizilien), darunter *M. m. segestana* (Alcamo, Sizilien), Mitte: *Tyrrheniberus* (v.) *villica* (Oliena, Sardinien), darunter: *T. (v.) sardonia* (Dorgali, Sardinien), rechts: *Rossmaessleria (s.) boettgeri* (bei Tetuan Marokko). — Untere Doppelreihe links: *Iberus gualt. alonensis* (Murcia, Spanien). darunter: *J. g. gualterianus* (Sierra Elvira, Spanien); rechts: *Levantina gyrostoma* (Tripolis), darunter: *L. leachi* (Tripolis). — Rechte Seite: *Eremina hass. hasselquisti* (Libysche Wüste), darunter: *E. h. zitteli* (nördl, Oase Siwah). (Nach RENSCH 1937.)

gekielten und gerippten Schalen aus Sizilien, Sardinien und Nordmarokko andererseits (irrtümlich) je zu einer Art bzw. zu einem Rassenkreis zusammenzufassen wären. Eine Mahnung für alle Paläontologen, die ihre taxonomischen Urteile auf Schalenmaterial zu gründen gezwungen sind! Nun wiederholt sich diese Ausprägung runder und gekielter und gerippter geographischer Rassen aber sogar auch in der weiteren Verwandtschaft der genannten Felsenschnecken noch mehrfach, so bei *Iberus gualterianus* an der spanischen Ostküste (die gekielte und gerippte Rasse *I. g. gualterianus* hier auch noch durch vertiefte Spirallinien skulpturiert), bei *Levantina gyrostoma* — *L. leachi* in Tripolis, im *Levantina-hierosolyma*-Rassenkreis in Palästina und bei der Wüstenschnecke

Eremina hasselquisti (Abb. 68) in der Libyschen Wüste (Rippung bei der scharf gekielten Rasse *E. h. zitteli* nördlich der Oase Siwah nur schwach angedeutet). Bei der mediterranen Trockenschnecke *Leucochroa candidissima* tritt ein stumpfer Kiel als häufige individuelle Variante in vielen Populationen auf, und bei den Trockenschnecken der Verwandtschaftsgruppe *Helicella* ist die Kielung und damit meist verbundene Rippung ein Art- bzw. Gattungscharakter (Gattungen *Jacosta, Xeroleuca, Sphincterochila).* Insgesamt erweist sich also eine große Verwandtschaftsgruppe von mediterranen Heliciden von solchen alternativen Parallelbildungen der Schalenausprägung beherrscht.

Unter fossilen Formen ist die Kiel- und Furchenbildung der Ammonoideen ein besonders kennzeichnendes Beispiel. So gibt es bei den Psiloceraten, Aegoceraten, Macrocephalen und Parahopliten jeweils Formengruppen mit Außenfurche oder mit Kiel. Aus *Psiloceras* entstehen einerseits *Schlotheimia*-Formen mit Außenfurche, andererseits gekielte *Arietites*. Aus *Aegoceras* entstehen die gefurchten *Phricoderoceras* wie auch die gekielte *Asteroceras obtusum*-Gruppe und das gekielte *Ophioceras raricostatum*. Daß es sich hier um vielen Ammonoideen gemeinsames Erbgut handelt, geht unter anderem daraus hervor, daß H. SALFELD (1921) unter Tausenden von normal gekielten *Hecticoceras punctum* ein Exemplar von der gleichen Lokalität mit einer peripheren Furche fand. Auch bei all diesen Ammonoideen hat die Überschätzung des taxonomischen Wertes dieser immer wieder parallel aufspringenden Merkmale zu falschen Zusammenfassungen Anlaß gegeben (Familie der Cosmoceratiden, Gattung *Hoplites* usw.). — In ähnlicher Weise ist auch die parallele Herausbildung enggelochter Terebrateln der Gattungen *Pygope*, *Pygites* und *Antinomia* aus tiefgeschlitzten Formen auf Formtendenzen zurückzuführen, die einer Verwandtschaftsgruppe eigen sind (S. S. BUCKMANN 1906, E. DACQUÉ 1935, S. 136—137).

Zahlreiche Parallelitäten der Flügelzeichnung sind bei Schmetterlingen der verschiedensten Familien zu finden. Wie aus den sorgfältigen Analysen von K. HENKE (1935, 1936), H. LEMCHE (1937), K. HENKE und G. KRUSE (1941) u. a. hervorgeht, sind die Zeichnungsmuster dieser formenreichen Ordnung auf eine beschränkte Zahl von Einzelsystemen zurückzuführen, die in wechselnder Weise kombiniert sind. Als wichtigste Einheiten wurden bestimmte „Feldgliederungen", die sich gegenseitig überdecken, und „Musterörter" festgestellt, für die bereits in mehreren Fällen eine gleiche ontogenetische Entstehung erwiesen wurde („Plastologie"), wodurch es wahrscheinlich wird, daß homologe Gene zugrunde liegen. Daneben treten auch „abhängige" Musterbildungen auf, wie z. B. Längsaderzeichnungen, bei denen zumindest der zugrunde liegende Aderverlauf zum Teil homolog ist. Der Ausfall einzelner Teile all dieser Zeichnungselemente folgt bestimmten Regeln. Besonders häufig tritt bei verschiedenen Familien ein dreizoniger Bindentypus mit einer hellen Kernzone und zwei dunklen Begleitzonen auf (Abb. 69). Innerhalb der hellen Kernzone kommen oftmals weitere Musterbildungen zustande. So wurde es denn auch möglich, ein

allgemeines Grundschema der Schmetterlingszeichnung aufzustellen (Abb. 70). Nach H. LEMCHES Studien (1935) kommt sogar allen Insekten ein gemeinsames „archaisches" Flügelmuster zu, das aus mehr oder minder parallelen Quer-

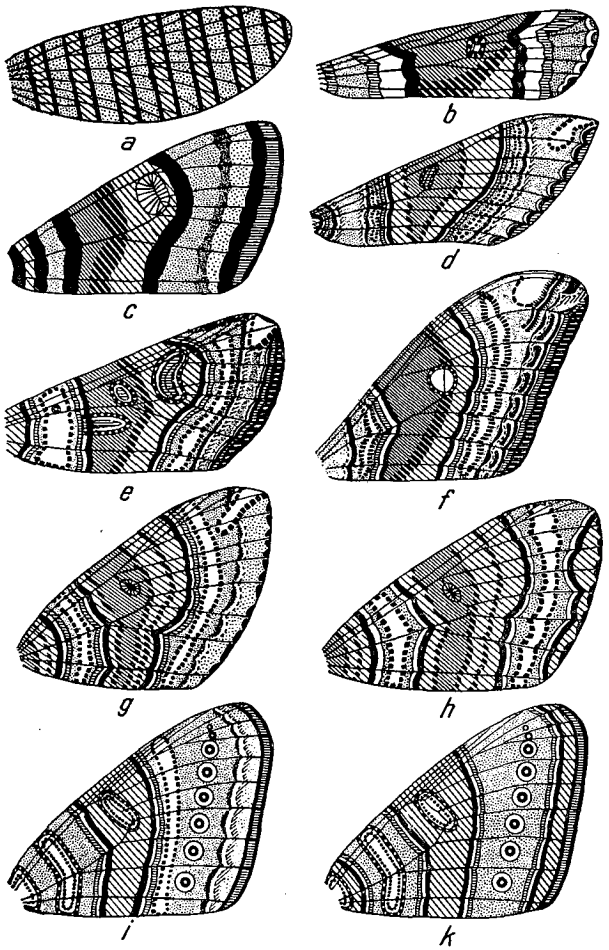


Abb. 69 Parallelitäten in den Feldgliederungsmustern verschiedener Schmetterlingsgruppen. a primitive Gruppen, besonders Tineiden und Tortriciden, b Ephestia und Pyraliden, c Arctiiden, d Sphingiden, e Noctuiden, f Saturniden, g und h Geometriden, i und k Nymphalodeen (nach HENKE 1941).

bändern besteht, die jeweils distalwärts an den Adergabelungen ansetzen und diese kreuzen.

Bei der so großen Zahl von Schmetterlingsarten wird es infolge dieser „Plastologien" (wahrscheinlich = Homologien infolge teilweise gleicher Gene) möglich, daß gelegentlich weitgehend übereinstimmende Zeichnungstypen in verschiedenen Familien auftreten. Leben nun einmal derart parallel gezeichnete Formen im gleichen Gebiete, und ist eine davon durch Ekelgeschmack vor

Feinden geschützt, so können Mimikriefälle zustande kommen, wobei natürliche Auslese die Ähnlichkeiten noch weiter zu steigern vermag. Derartige Fälle sind ja speziell unter Papilioniden, Danaiden, Heliconiden, Pieriden und Satyriden seit langem bekannt (man vergleiche z. B. die Farbtafeln bei A. WEISMANN 1913).

Wenn sich nun die Parallelbildungen auf Merkmale erstrecken, die in starker korrelativer Verknüpfung mit vielen anderen Merkmalen stehen, wenn also z. B. die Körpergröße sich parallel erhöht oder verringert und sich so infolge der Wachstumsallometrien die meisten Körperproportionen korrelativ verändern, so können in einer Verwandtschaftsgruppe Tierformen entstehen, die in sehr vielen Einzelcharakteren gleich oder ähnlich sind. Wir lernten ja bereits derartige Beispiele bei der Besprechung der Konstruktionsänderungen kennen (Kap. 6 B II). Erinnert sei hier nur an die Verkleinerung von 4 Polychaeten-Stammesreihen, deren weitgehende parallele Abwandlungen zur Aufstellung der systematischen Scheinkategorie der Archianneliden geführt haben. Bei der Besprechung der orthogenetischen Erscheinungen im nächsten Kapitel werden weitere einschlägige Beispiele besprochen werden (man vergleiche besonders die Veränderungen am Säugetierschädel bei Größenzunahme, Abb. 76). Gerade diese Fälle lehren, daß auch komplizierte Parallelbildungen auf der Grundlage von richtungsloser Mutation und Selektion zustande kommen können, wobei es sich allerdings bei vielen der parallelen Merkmale um „Systemeigenschaften", d. h. um typisch ganzheitliche Struktureigenheiten handelt.

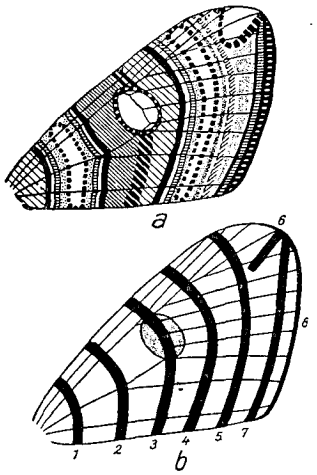


Abb. 70 Allgemeiner Bauplan für die Flügelzeichnung von Schmetterlingen. a Feldgliederungsmuster, b Schema der Musterorte bei Makrolepidopteren (Nach HENKE 1941).

Solche korrelativen Zusammenhänge sind zum Teil auch der Anlaß für die sogenannten Iterationen, d. h. für Wiederholungen ähnlicher Ausprägungen in zeitlicher Folge als mehrfache Abzweigungen von einem Konservativstamme. So konnte R. KAUFMANN (1934) in den oberkambrischen Alaunschiefern von Andrarum in Schonen (Südschweden) in zeitlicher Folge 6 Trilobiten-Arten der Gattung *Olenus* feststellen, die er als iterative Abspaltungen eines in dem untersuchten Profile nicht auftretenden Konservativstammes ansieht. Bei jeder der Arten können noch Früh-, Mittel- und Spätformen unterschieden werden, welche die gleichen Entwicklungstendenzen erkennen lassen: innerhalb der Art werden jeweils Kopf- und Schwanzschild sukzessive schmäler (Abb. 71), die Stirnsaumhöhe verringert sich, die Augen verbreitern sich, und die Schwanzstacheln werden, soweit vorhanden, relativ länger. Da auch während der Onto-

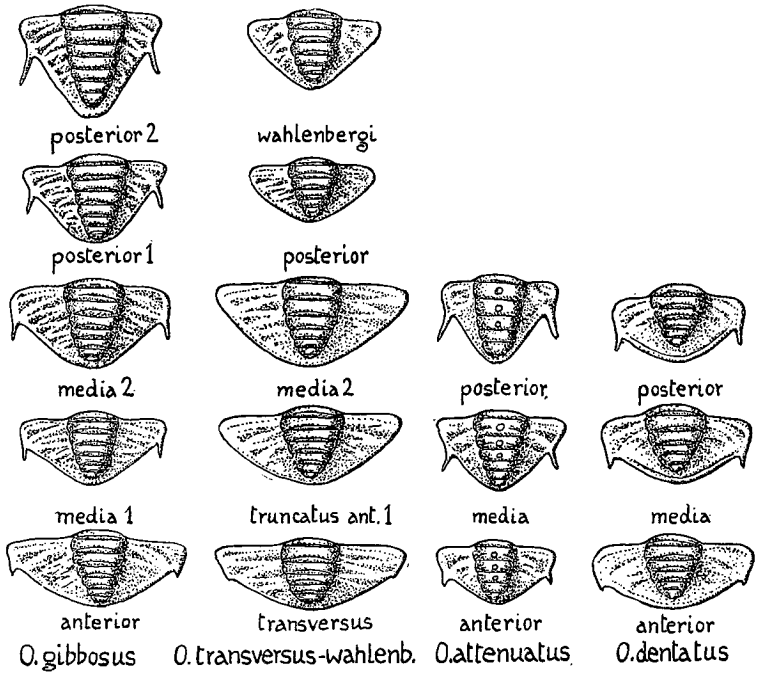


Abb. 71 Iterative, gerichtete Artabwandlung der Pygidien (von breit zu schmal) der Trilobitengattung *Olenus*. Von unten nach oben in zeitlicher Folge (nach KAUFMANN 1933, 1934).

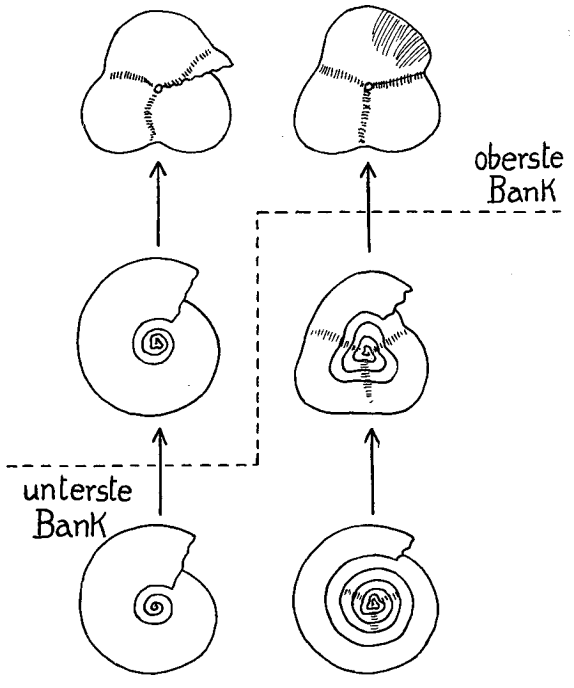


Abb. 72 Zwei parallele proterogenetische Stammesreihen der oberdevonischen Ammonoideen-Sammelgattung *Clymenia* aus einem Schichtkomplex von knapp 2 m Mächtigkeit. Von unten nach oben: links *Pachyclymenia abeli — Wocklumeria sphaeroides — Epiwocklumeria applanata;* rechts *Kamptoclymenia endogena — K. trivaricata — Parawocklumeria paradoxa* (nach SCHINDEWOLF 1936).

genese gleiche Proportionsverschiebungen auftreten, so kann angenommen werden, daß die iterative Wiederholung in der Phylogenese auf den gleichen korrelativen Zusammenhängen beruht.

Da Parallelbildungen meist nicht nur in ihrem Endstadium, sondern wegen der korrelativen Merkmalszusammenhänge (z. B. Wachstumsallometrien) auch während ihrer phylogenetischen Differenzierung ähnlich sind, kommt es nicht selten zur Ausprägung von sogenannten „Zeitsignaturen", die E. DACQUÉ (1935) eingehend besprochen hat. Ein charakteristisches Beispiel dafür ist die zeitlich parallele Ausbildung der dreieckigen Ammonoideen-Gattungen *Soliclymenia* und *Kamptoclymenia* im Oberdevon aus runden Formen *(Pachyclymenia* und *Kamptoclymenia endogena)*, die weiter aufwärts im gleichen Profil in beiden Linien dann gleichzeitig zu dreilappigen Formen *(Epiwocklumeria* bzw. *Parawocklumeria paradoxa)* führen (vgl. Abb. 72). O. SCHINDEWOLF (1936), der diese Formen studierte, spricht dabei (p. 44) wohl mit Recht bei der Dreiecksform von „dem daran gekoppelten Merkmal der Dreilappung". Bei anderen Fällen von sogenannten Zeitsignaturen, die E. DACQUÉ besprach, so vor allem bei den Theromorphen, handelt es sich nicht um Parallelbildungen, sondern um phylogenetische Übergangsformen, die dieser Forscher ja bekanntlich zwischen den größeren Bauplänen nicht annehmen mochte.

Parallelbildungen durch parallele Selektion

Die durch genetische Homologie verursachten Parallelbildungen sind phylogenetisch ganz anders zu werten als solche, die nur durch parallele Auslesewirkungen entstanden. Die eindeutigsten Beispiele dafür stellen Konvergenzentwicklungen dar, die an nicht homologen, d. h. an analogen Strukturen oder Organen abliefen. Es sind die Fälle, die M. NOWIKOFF (1929, 1930, 1938) unter dem Begriff der Homomorphie zusammenfaßte. Wenn sich z. B. verzweigte Schwebefortsätze bei planktontischen Crustaceen an den heterogensten Körperstellen, an Cephalothorax, Beinen, Abdomen oder Furca herausbildeten oder wenn sich federartige Kiemen bei Mollusken an verschiedenen Hauptpartien bildeten (z. B. auch Analkiemen wie bei *Doris)*, so haben wir es hier mit echten Konvergenzen zu tun, d. h. mit Entwicklungen, die, von einer heterogenen Anlage ausgehend, im Laufe der Phylogenese immer ähnlicher geworden sind.

Auch bei den oben bereits kurz erwähnten Schutzfärbungen und Schutzformen gibt es Fälle, bei denen sich auch ohne homologe Grundlagen oder mit nur zum Teil homologen Merkmalen Parallelitäten herausbildeten. So hat sich z. B. in der ungeheuren Formenfülle der Insekten eine Stabform, wie sie etwa die Stabheuschrecke *Dixippus*, die Hemipteren *Neides* und *Limnotrochus* sowie viele Wasserläufer (Gerriden) aufweisen, nur durch eine zunächst rein zufällige Kombination bestimmter Merkmale unabhängig voneinander parallel heraus-

gebildet. Hierbei wie auch bei den blattförmigen Körperbildungen läßt sich zeigen, daß sich alle charakteristischen Merkmale einzeln, d. h. unkombiniert auch sonst in den betreffenden Familien vorfinden (G. JUST 1934 a, b, 1936 a, b). Natürlich ist dann bei Annäherung an die Stab- oder Blattform wegen der Nützlichkeit derartiger Schutztrachten auch eine parallele Auslese anzunehmen, was ebenfalls für die häufig dabei zu beobachtende Verbindung mit schützenden Reflexen und Instinkten gilt (z. B. kataleptische Starrezustände bei stabförmigen Insekten mit Anlegen der Beine in der Längsachse des Körpers). Entsprechendes gilt für die so überraschend blattähnliche Musterung auf den Flügelunterseiten der bekannten Schmetterlinge *Kallima* und *Doleschallia*, die in schwächerer Ausprägung der verschiedensten Abstufungen bei vielen verwandten Gattungen in der Familie der Nymphaliden zu finden ist *(Discophora, Precis, Junonia, Euthalia, Amathusia, Stichophthalma, Zeuxidia, Lethe)*.

Wir pflegen nun aber auch von Konvergenzerscheinungen zu sprechen, wenn solche Parallelbildungen an homologen Organen oder Strukturen entstanden, falls dabei aber zuvor schon einmal eine größere Unähnlichkeit bestanden hat, die sukzessive zu immer ähnlicheren Strukturen verringert wurde. In diesen Fällen liegen zwar noch gemeinsame genetische Komponenten zugrunde, aber für die Parallelbildungen sind daneben die parallelen Selektionseinflüsse entscheidend gewesen. Dabei ist bekanntlich die Feststellung der beteiligten Homologien oft recht erschwert (A. REMANE 1952 nennt als Kriterien Gleichheit der Lage im Organismus, Gleichheit oder Ähnlichkeit der ontogenetischen Entwicklung und das Auftreten von phylogenetischen Übergangsformen; vgl. auch F. BALTZER 1950 über entwicklungsphysiologische Probleme der Homologie). Hierher gehören viele der Erscheinungen von „Entwicklungszwang", wie sie bereits im 4. Kapitel besprochen wurden.

Als charakteristisches Beispiel sei ferner die Flügelform von Singvögeln genannt. Wie ich 1934 (B. RENSCH 1938) nachweisen konnte, sind die Rassen kühlerer Gebiete durch spitzere und daher flugmechanisch günstigere Flügelform (relative Verlängerung der 2. bis 4. Handschwinge) vor den Rassen aus wärmeren Zonen ausgezeichnet (Abb. 62, 63). Da dieser Unterschied anscheinend bei allen in Frage kommenden Rassenkreisen ausgebildet ist und einen deutlichen Vorteil darstellt (Rassen kühlerer Zonen wandern oder streichen, solche aus warmen Ländern sind Standvögel), so kann hier mit großer Wahrscheinlichkeit eine parallele Selektion vorausgesetzt werden. Der gleiche Unterschied tritt aber auch bei wandernden gegenüber nicht wandernden Arten bzw. Rassenkreisen einer Gattung auf (F. KIPP 1936), wie dies die drei nebenstehend abgebildeten Flügel der mitteleuropäischen Grasmücken *Sylvia atricapilla*, *S. communis* und *S. borin* gegenüber den mediterranen Standvögeln *Sylvia undata* und *S. melanocephala* deutlich erkennen lassen (Abb. 73). Für Steinschmätzer-, Rotschwanz-, Pirol-Arten usw. gilt das gleiche. Es ist hier also

auch bei der transspezifischen Evolution eine Entstehung der Parallelbildung durch parallele Auslese vorauszusetzen.

Nicht weniger deutlich ist die parallele Selektionswirkung bei der Umgestaltung der Exkretionsorgane von Crustaceen, die aus dem Meere in Süßwasser eingewandert sind. Da in diesem Medium die Körpersäfte eine höhere Salzkonzentration aufweisen und deshalb Wasser durch Osmose in den Körper eindringt, mußten die Exkretionsorgane mehr Wasser entfernen, und es sind deshalb die Nierenkanälchen relativ länger geworden als bei Salzwassertieren. Dieser Unterschied findet sich parallel bei den verschiedensten Gattungen der Süßwasser- und Meeres-Ostracoden, -Isopoden, -Amphipoden und -Dekapoden. Und ganz entsprechend sind die Glomeruli von Süßwasserfischen allgemein größer als bei Meeresfischen (vgl. R. HESSE und F. DOFLEIN Bd. II, 1943, S. 159—160).

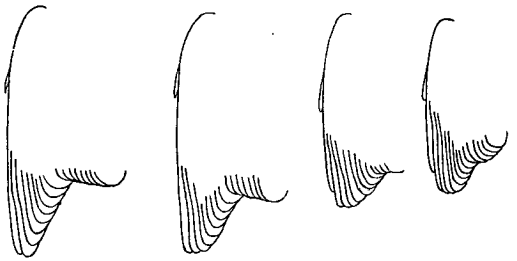


Abb. 73 Rundliche Flügel bei Standvögeln, spitze bei Zugvögeln. Von links nach rechts: 2 Standvögel, Provencegrasmücke *(Sylvia undata)* und Schwarzkopfgrasmücke *(S. melanocephala)*, und 2 Zugvögel, Mönchsgrasmücke *(S. atricapilla)* und Gartengrasmücke *(S. borin)*. (Nach KIPP 1942.)

Für die Nagetierfamilien der Heteromyiden und Geomyiden konnte A. E. WOOD (1937) nachweisen, daß in 4 Stammesreihen parallel schmelzfaltige, hypselodonte Backenzähne ausgebildet wurden. Auch bei anderen Nagetiergruppen (Leporiden, Castoriden, Microtinen u. a.) trat in Anpassung an feste Pflanzennahrung eine parallele Backenzahnentwicklung auf, und Entsprechendes gilt dann auch für manche Huftiergruppen (Boviden, Equiden). — Bildeten sich bei Vertebraten die oberen Eckzähne in exzessiver Weise aus, so entwickelte sich mehrfach am distalen Ende der Unterkiefer jederseits eine starke Verbreiterung, die eine Art Widerlager für die oberen Canini bildet. Dadurch erhielten die Schädel von verwandtschaftlich fernstehenden Tierformen einen ähnlichen Habitus, wie das die nebenstehenden Abbildungen eines Reptils, des Theriodontiers *Inostranzewia*, des Amblypoden *Bathyopsis*, des Marsupialiers *Thylacosmilus* und der Säbelkatzen zweier verschiedener Unterfamilien der Machairodontinae und der Felinae *(Eusmilus)* zeigen (Abb. 74). Verwiesen sei hier auch auf die vielerlei Parallelentwicklungen am Vogelschädel, wie sie in der Verknöcherung des Septum interorbitale bei hämmernden Formen (Spechte, manche Meisen), Verlängerung des Processus orbitalis anterior am Präfrontale

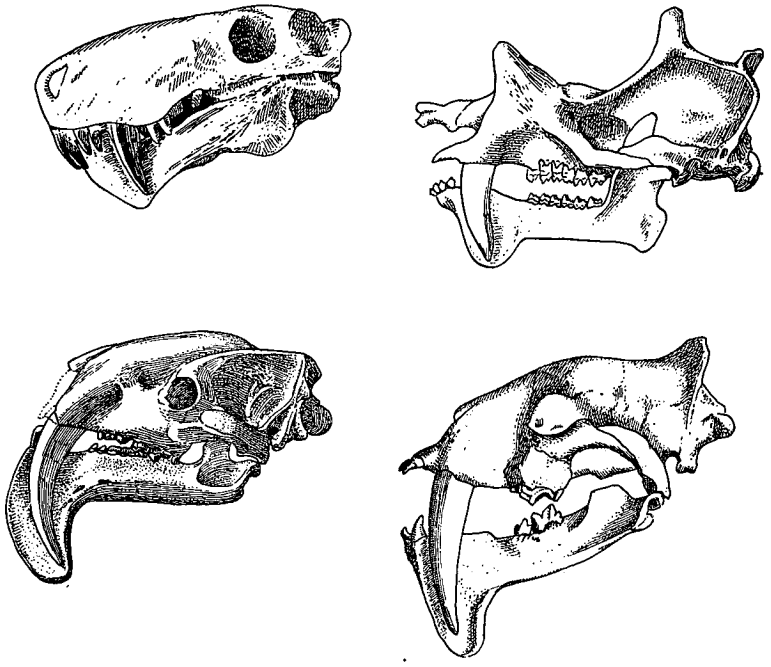


Abb. 74 Konvergente Entwicklung exzessiver oberer Eckzähne und eines Fortsatzes als Widerlager am Unterkiefer. Oben links Saurier *Inostranzewia alexandri*, rechts Amblypode *Uintatherium alticeps*. Unten links pliozäner Säbelbeutler *Thylacosmilus*, rechts Großkatze *Eusmilus sicarius*. (Nach HUTCHINSON, SCOTT, RIGGS und ABEL.)

bei starker Schnabelbeanspruchung (Papageien, Kernbeißer usw.) ausgeprägt sind (B. RENSCH 1924, A. MÜLLER 1925—1926).

Bei all den bisher genannten Beispielen, deren Zahl beliebig vermehrt werden könnte, handelt es sich um eine mehr oder minder weitgehende parallele Umbildung von genetisch gleichen oder ähnlichen Konstruktionen. Es ist das ein Vorgang, den E. RAY LANKESTER (1870) als Homoplasie, O. ABEL (1929) als „homodyname Funktion homologer Organe" bezeichnete.

Parallele Ausleseverhältnisse können nun weiterhin auch in der Zeitfolge mehrfach wiederkehren und dann Wiederholungen ähnlicher Formbildungen zur Folge haben, die seit E. KOKEN (1896) als Iterationen bezeichnet werden. So haben sich z. B. in der Familie der Pectiniden (Pilgermuscheln) im Lias *(Weyla)*, in der Kreide *(Neithea)* und im Tertiär *(Vola)* parallel Formen mit gewölbter Unterschale und flacher Oberschale herausgebildet („*Vola*"-Typ), was O. ABEL (1929, S. 307) mit Recht als eine Anpassung an den Aufenthalt auf sandigem Untergrund ansieht. Entsprechend haben sich bei verschiedenen Ammonoideen-Stammesreihen gekielte Schalen herausgebildet, was wahrscheinlich auch auf Auslese (Verringerung des Wasserwiderstandes beim Schwimmen) zurückzuführen ist. Selbst bei relativ schnellen und starken stammesgeschichtlichen Abwandlungen eines Bauplanes können gelegentlich

noch relativ weitgehende iterative Wiederholungen eines Typs zustande kommen. Das wird am besten verdeutlicht durch die übereinstimmenden Anpassungsmerkmale von Ichthyosauriern und Delphinen (Torpedoform, Verkürzung des Halses, Schwanzflossenbildung, Stabilisierungsflosse des Rückens, flossenartige Gestaltung der Vorderextremität, Vermehrung der Fingergliedzahl, Kieferverlängerung, Ausbildung spitzer isodonter Zähne, Lebendgebären), die ursprünglich sogar zu der Vermutung Anlaß gaben, daß sich die Delphine bzw. Wale allgemein unmittelbar aus Ichthyosauriern entwickelt hätten. — Ähnliches gilt für die so weitgehenden Übereinstimmungen des Beutelmaulwurfs *(Notoryctes)* mit den echten Maulwürfen *(Talpa)* und den unabhängig davon entwickelten Goldmullen *(Chrysochloris)*.

Überblicken wir noch einmal alle besprochenen Fälle, so können wir jedenfalls feststellen, daß auch die mannigfachen Parallelbildungen in keiner Weise Anlaß geben, besondere autonome Entwicklungskräfte vorauszusetzen. Wohl wird trotz prinzipiell richtungslosen Mutierens vielfach eine Entwicklungsrichtung festgelegt, aber diese Einengung kommt teils durch parallele Selektion, teils durch gemeinsames Erbgut bzw. homologe Gene zustande, die sich dann vielfach noch in weitgehenden korrelativen Verknüpfungen bei der Merkmalsbildung auswirken. Viele dieser Parallelerscheinungen sind noch nicht ausreichend analysiert, aber es liegen keine Anzeichen dafür vor, daß sie durch eine bisher noch unbekannte Gesetzmäßigkeit verursacht seien.

IV. Orthogenese

Fälle gerichteter Phylogenese und ihre Problematik

Im Hinblick auf die außerordentlich hohe Zahl der erblichen Variationsmöglichkeiten, wie sie mit der richtungslosen Mutation aller morphologischen und physiologischen Merkmale einer Tierform gegeben sind, und im Hinblick auf die vielseitigen Umweltbedingungen und ihren häufigen Wechsel durch Klimaschwankungen, Ausbreitungsänderungen usw. wäre eigentlich zu erwarten, daß der Evolutionsprozeß verhältnismäßig regellos, gewissermaßen in einem Zickzackkurs abläuft, indem vorteilhafte Änderungen bald bei diesem, bald bei jenem Organ gefördert und ungünstig wirkende Merkmale ausgemerzt werden oder zum Erlöschen der Form führen. Daß dies indes nicht generell der Fall ist, sondern daß bei vielen Stammesreihen für kürzere oder längere Perioden bestimmte Entwicklungsrichtungen eingehalten werden, gehört vielleicht zu den wichtigsten paläontologischen Erkenntnissen seit der Begründung der Evolutionslehre. Schon K. E. VON BAER (1876) hatte bei seinen kritischen Auseinandersetzungen mit DARWINS Ansichten, besonders mit Rücksicht auf die unverkennbare Höherentwicklung, den Begriff der „Zielstrebigkeit" gebraucht (weil seines Erachtens eine „Zweckmäßigkeit" ein Bewußtsein voraussetzt). C. VON

NAEGELI (1884) sprach von einem „Beharrungsgesetz" der organischen Entwicklung, das dem physikalischen Beharrungsgesetz entsprechen sollte und selbst „mechanischer Natur" sei. E. COPE (1884) und L. DÖDERLEIN (1887) waren dann die ersten, die an speziellen Stammesreihen nachzuweisen versuchten, daß die Auslese vorteilhafter Formen gelegentlich in einer immer gleichen Richtung erfolgt, die, wie speziell DÖDERLEIN betonte, dann auch noch eingehalten wird, wenn eine Steigerung der Zweckmäßigkeit nicht mehr möglich ist. Damit war ein Vorgang erfaßt worden, für den W. HAACKE (1893) die Bezeichnung der Orthogenesis schuf. Durch G. H. TH. EIMERS Untersuchungen über die gerichtete phylogenetische Entwicklung der Schmetterlingszeichnung (1897) wurde der Begriff dann geläufig und nun auch von den Paläontologen übernommen. Zu gleicher Zeit hatte A. GAUDRY (1896) erkannt, daß sowohl bei Wirbellosen als speziell auch bei Säugern eine generelle Größensteigerung in den Stammesreihen festzustellen ist, und E. COPE (1896) hatte unabhängig davon bei der Aufstellung seines noch zu besprechenden „law of the unspecialized" eine Größensteigerung als generelle Regel für die einzelnen Entwicklungsreihen erkannt. CH. DÉPÉRÉT (1909) begründete dann diese Regel später noch einmal ausführlicher, und seitdem wird ihr Bestehen nicht mehr in Zweifel gezogen.

Lange Zeit rätselhaft blieb dagegen die Verursachung der Orthogenese. H. F. OSBORN hatte 1905 den Begriff der Rectigradation eingeführt, der gerichtete Entwicklungsschritte umschreiben sollte, den er späterhin in etwas verschiedener Weise verwendete (vgl. O. ABEL 1927, p. 6—10), aber eine kausale Analyse war damit so wenig angebahnt wie mit seiner späteren Hypothese der Aristogenesis (1934), derzufolge kontinuierlich Mutationen in adaptiver Richtung auftreten. EIMER hatte zwar bereits eine kausale Erklärung mit der Annahme einer somatogenen Induktion („Vererbung erworbener Eigenschaften") versucht, und L. PLATE (1913) und andere waren ihm darin gefolgt, aber wie wir sahen, ist diese Theorie heute völlig unhaltbar geworden. L. PLATE (1933) hatte jedoch zugleich auch darauf hingewiesen, daß bei gerichteter Entwicklung zwei prinzipiell verschiedene Typen zu unterscheiden seien: nämlich solche Fälle, bei denen trotz Mutierens in vielen Richtungen eine immer gleichgerichtete Auslese (Orthoselektion) ein Fortschreiten der Entwicklung nur in einer Richtung zuläßt, und andererseits solche Fälle — eigentliche Orthogenese —, bei denen „eine bestimmt gerichtete Stammesentwicklung ohne Mitwirkung der Selektion" (p. 508) vorliegt. Die ersteren Fälle fügen sich also zwanglos in unser bisher entwickeltes Bild transspezifischer Evolution ein, und es gilt hauptsächlich nur, die letzteren zu erklären. Es handelt sich dabei nur um die entscheidende Frage: liegt hier keine gerichtete Auslese vor, oder können wir sie nur nicht ohne weiteres erkennen?

Viele Paläontologen und auch manche Zoologen sind der Ansicht, daß speziell bei der Überspezialisierung, d. h. der gerichteten Weiterentwicklung über

das Zweckmäßigkeitsmaximum hinaus bzw. bis zu offensichtlich unvorteilhaften Konstruktionen hin, von einer Auslese nicht die Rede sein könne, und sie sehen deshalb gerade in derartigen orthogenetischen Vorgängen einen Beweis für autonome Evolutionsgesetze. So schreibt z. B. E. HENNIG (1932, p. 24) über den Ablauf des Formwandels: „Kein neuer Fund kann die feste Erkenntnis beeinträchtigen, daß dieser Wandel eine Richtung innehält im Gegensatz etwa zur Veränderung des Erdoberflächenbildes, die natürlich nicht gesetzlos, aber doch gewissermaßen wahllos, unberechenbar erfolgt. Es kann also nicht die Außenwelt sein, die den Gang der Entwicklung in seiner Richtung bestimmt, sondern innere Gesetze des Lebens selber lenken ihn." Und E. SCHWEGLER (1941) meint bei der Besprechung der mehrfach bei Belemniten konvergent entwickelten exzessiven Rostrum-Verlängerung, daß „die Entwicklungsrichtung offenkundig ohne Zutun von Umweltseinflüssen zum Aussterben der betreffenden Zweige führt". F. VON HUENE (1940) spricht von einem „übergeordneten, die Gesamtheit einheitlich ordnenden und richtunggebenden Prinzip", das die Evolution beherrscht. H. WEHRLI (1938, 1940) stellt beim Studium der miocänen Pferde der Gattung *Anchitherium* fest: „Die Umwandlung scheint gerichtet, auf keinen Fall ungerichtet durch zufällige Mutanten und durch Auslese bedingt." Und über die Murmeltier-Evolution schreibt er: „Die phylogenetische Umwandlung des Alpenmurmeltieres läßt sich ebenfalls nicht mit richtungslosen Mutationen und Auslese erklären, vielmehr ist man geneigt, innere Kräfte anzunehmen, die dieses Tier in der einmal eingeschlagenen Richtung umgestalten." Ähnlich skeptisch äußert sich O. H. SCHINDEWOLF, so z. B. in einer seiner Arbeiten über die Stammesentwicklung der Cephalopoden (1942, p. 379): „Die Orthogenese, das Beharren und gesetzmäßige Fortschreiten in den einmal eingeschlagenen Entwicklungsbahnen, ist eine Tatsache und nicht etwa eine unbegründete Fiktion, die beiseite geschoben werden kann. Mit Hilfe der Selektion kann sie nicht erklärt werden." Und K. BEURLEN (1937, p. 72) urteilt über die Überspezialisierung: „Daß hier keine Zweckanpassung oder Zuchtwahl als eigentliche Kraft der Phylogenese wirksam ist, wo die Entwicklung vom Zweckmäßigen ins Unzweckmäßige, vom Nützlichen ins Schädliche vorschreitet, ist absolut eindeutig, nur autonome Eigengesetzlichkeit kann hier angenommen werden, welche unabhängig von Außeneinflüssen den stammesgeschichtlichen Formwandel aus der einmal gegebenen Gestaltgesetzlichkeit bestimmt." BEURLEN faßt dementsprechend die „gerichtete Ausgestaltung der einzelnen Formtypen" als das Hauptmerkmal der im übrigen auch durch Parallelbildungen gekennzeichneten Phase der Spezialisierung auf, die sich im „stammesgeschichtlichen Zyklus" an die Frühphase der explosiven Formaufspaltung anschließt und in einer „Spätphase der Riesenformenbildung und Überspezialisierung" ausklingt.

Bei allen derartigen Folgerungen wurde nun aber die ganzheitliche Auswirkung der Selektion nicht genügend beachtet, d. h. es wurde übersehen, daß

nicht Merkmale ausgelesen werden (an denen die Selektion nur angreift), sondern Gene, die sich vielfach pleiotrop auswirken in dem Sinne, wie wir dies bei der Besprechung von Korrelationen, besonders von Wachstumsallometrien und komplizierten Konstruktionsänderungen gesehen haben. Das wird am besten deutlich, wenn wir noch einmal die mit sukzessiver Körpergrößensteigerung verknüpften Merkmalsänderungen in dieser Beziehung betrachten. Dazu bedarf es aber erst einmal einer Diskussion der COPEschen Regel selbst.

Die COPEsche Regel

Die bereits im vorigen Abschnitt kurz besprochene, im wesentlichen von E. COPE (1896) und CH. DÉPÉRÉT (1907) begründete Regel einer sukzessiven Körpergrößensteigerung in den einzelnen Stammesreihen gibt die verbreitetste Form einer orthogenetischen Entwicklung wieder. Beispiele für diese Regel sind in großer Zahl aus praktisch allen größeren Tiergruppen und für alle geologischen Epochen beigebracht worden (man vergleiche außer E. D. COPE und CH. DÉPÉRÉT auch K. DIENER 1917, E. DACQUÉ 1935). Es hat sich dabei ergeben, daß die phylogenetische Größenzunahme sowohl für kurze Entwicklungsreihen als auch für viele große Kategorien insgesamt gilt. Allerdings können auch Gegenbeispiele angeführt werden.

Deshalb wird es zunächst wichtig sein, einmal nicht nur Beispiele zusammenzustellen, sondern wenigstens in großen Zügen eine ganze Tiergruppe darauf zu prüfen, ob alle zugehörigen und einigermaßen eindeutig beurteilbaren Stammesreihen der COPEschen Regel folgen bzw. wie hoch etwa der Prozentsatz von Ausnahmen ist. Als besonders geeignet erweisen sich die Säugetiere, bei denen die Größenänderungen besonders kenntlich zu sein pflegen. Nur von verhältnismäßig wenigen formenarmen Ordnungen, wie den Monotrematen, Dermopteren, Tubulidentaten und Pholidoten, kann die Phylogenie noch nicht beurteilt werden. In allen übrigen Fällen gibt es Formenreihen oder wenigstens einzelne Formen, die ein Urteil über die Größenänderungen gestatten.

Die Marsupialier sind in der oberen Kreide und im Eocän überwiegend durch kleinere, meist ratten- bis hasengroße Formen vertreten. Riesenformen treten dagegen erst im Pleistocän auf, wobei die Wombat-verwandten Gattungen *Diprotodon* und *Nototherium* Nashorngröße erreichen. Sehr groß waren in dieser Epoche auch weiterhin *Koalemus*, *Phascolonus* und *Sceparnodon* (die mit *Phascolomys* verwandt sind) sowie die Riesenkänguruhs *Sthenurus* und *Palorchestes*. Die rezenten Formen sind wieder durchschnittlich kleiner. — Von den Insectivoren sind schon aus der Oberkreide rattengroße Formen (Deltatheriiden) bekannt. Die Pantolestiden des Eocän erreichen bereits Stachelschweingröße. Klare Größensteigerung einzelner Stammesreihen ist aber bisher nicht zu erkennen. Das gleiche gilt für die Chiropteren. — Von den Xenarthra läßt sich die Phylogenese der heute lebenden Faultiere und Ameisenbären noch schlecht beurteilen. Dagegen sind unter den ausgestorbenen Gravigraden die miocänen

Gattungen noch ganz erheblich kleiner als die pleistocänen Riesenfaultiere, die mit *Megatherium* und *Mylodon* fast Elefantengröße, mit *Megalonyx jeffersoni* Rindergröße erreichen. Auch unter den Gürteltieren tritt *Chlamydotherium* von *Rhinoceros*größe erst im Pliocän und Pleistocän auf, während der miocäne Vorfahr *Hapalops* ganz erheblich kleiner ist. Eine eindeutige Größensteigerung zeigen auch die Glyptodontiden, deren miocäne Genera viel kleiner sind als die pliocänen und pleistocänen *Doedicurus* (4 m lang) und *Glyptodon* (2 m lang). — Die Rodentia weisen bisher keine klaren Größensteigerungen auf, doch tritt das flußpferdgroße *Megamys* (Chinchillidae) erst im Pliocän und Pleistocän auf, und das ist auch bei den westindischen Riesenbibern *Amblyrhiza*, *Elasmodontomys* sowie bei den nordamerikanischen *Castoroides* von Bärengröße der Fall. — Die Carnivoren lassen dagegen zahlreiche fossil gut belegte Stammesreihen mit sukzessiver Größensteigerung erkennen. Das gilt besonders für die Familie der Bären (Ursidae), Hyänen (Hyaenidae), Hunde (Canidae: hier schon einmal ein Seitenzweig, die obermiocäne Gattung *Dinocyon* von Bärengröße), Katzen (Felidae) und Schleichkatzen (Viverridae). Zudem stammen höchstwahrscheinlich alle diese Familien von eocänen Miaciden ab, die sämtlich relativ klein waren. Andere bereits im Eocän erloschene Zweige der Urraubtiere (Creodonta) haben es dagegen schon in dieser Epoche zu Bärengröße gebracht, wie *Pachyaena*, *Mesonyx* und *Arctocyon*. — Eine deutliche Größensteigerung zeigen auch die Cetaceen, deren Entwicklung mit dem Urwal *Protocetus* von nur etwa 60 cm Schädellänge im Mitteleocän einsetzt, allerdings in der obereocänen Gattung *Basilosaurus* (Alabama) schon einmal 18 m Körperlänge erreicht. — Für alle Huftierordnungen gilt generell, daß sie sich aus den relativ kleinen (bis höchstens wolfsgroßen) eocänen Protungulaten (so speziell bei Perissodactylen und Litopterna) oder unmittelbar aus den ebenfalls kleinen bis mittelgroßen eocänen Creodonta bzw. gemeinsamen cretaceischen Vorfahren beider Gruppen entwickelten. In allen Huftierordnungen sind also parallel große Formen erst später entwickelt worden. Am besten belegt ist die sukzessive Größenzunahme unter den Perissodactylen in den bekannten Pferdereihen, die mit fuchs- bis wolfsgroßen Formen im ältesten Tertiär beginnen. Eindeutige Größensteigerungen wurden ferner nachgewiesen für Stammesreihen der Titanotheriiden und Rhinocerotiden. Auch innerhalb der eocänen Lophiodontiden zeigte CH. DÉPÉRÉT (1907) in 4 Reihen eine parallele Größensteigerung von Tapir- bis über Nashorngröße auf. Die Artiodactylen folgen der COPEschen Regel besonders klar in der Familie der Cameliden, die von hasengroßen eocänen Formen, wie *Catodontherium*, im Oligocän zum nashorngroßen *Anthracotherium* führen und in anderen Reihen zu den heutigen Lamas und Kamelen. Unter den Hirschen (Cervidae) sind generell die miocänen Formen noch relativ klein (*Merycodus* im Obermiocän etwa rehgroß), und die Riesenformen, wie *Megaceros* und *Alces latifrons*, erscheinen im Pleistocän. Desgleichen sind die spättertiären Giraffiden (wie *Palaeotragus* des Unter-

pliocän) noch relativ klein. Unter den Notoungulaten fand z. B. eine Größenzunahme vom oligocänen *Propyrotherium* zu den miocänen Pyrotherien statt. Dagegen wurde mit einer Sonderform *Carolozittelia* schon im Untereocän Patagoniens Tapirgröße erreicht. — Ein starkes Anwachsen in mehreren Stammesreihen zeigen weiterhin die fossil so gut belegten Proboscidier, die mit dem kaum tapirgroßen *Moeritherium* im Eocän beginnen (aber wohl nur Verwandte der unmittelbaren Ausgangsformen darstellen). Das gilt sowohl für die Mastodontiden (*Palaeomastodon* des Oligocän viel kleiner als *Bunolophodon arvernensis* im Pliocän), für die Dinotheriiden (oligocäne Arten viel kleiner als *Dinotherium giganteum* und *D. gigantissimum* des unteren Pliocäns) und schließlich auch für die verschiedenen Reihen der Elephantiden, die ihre Maxima mit *Elephas primigenius* in Eurasien und *E. imperator* in Nordamerika erreichen (vgl. H. F. Osborn 1922, 1935). — Die heutigen Hyracoiden müssen als relativ klein angesprochen werden. *Megalohyrax eocaenus* war dagegen schon so groß wie ein Löwe. — Die Sirenia begannen im Eocän mit dem nur 1,5 m langen *Eotherium*, erreichen in dem pliocänen *Felsinotherium* 3,5 m Länge, um dann allerdings nicht weiter anzuwachsen (der rezente *Manatus* auch etwa 3,5 m lang). — Die Amblypoden setzten im unteren Eocän mit relativ kleinen Formen ein und wuchsen im mittleren und oberen Eocän mit *Loxolophodon* auf etwa 4 m Länge heran. — Die Primaten schließlich, die von kleinen cretaceischen Insectivoren herzuleiten sind, lassen eine Größensteigerung sowohl bei den Lemuroiden erkennen, die erst im Pleistocän Riesenformen hervorgebracht zu haben scheinen (so *Palaeopropithecus* von etwa 20 cm, *Megaladapis* von 31,5 cm Schädellänge; Vorfahr: *Adapis* von etwa 8 cm Schädellänge), als auch unter den Catarrhinen, die im Oligocän noch in kleinen Formen vertreten sind und erst im Unterpliocän mit *Dryopithecus giganteus* die Größe heutiger Menschenaffen erreichen. Auch für die spezielle menschliche Ascendenz gilt die Copesche Regel, da von den tarsioiden eocänen Vorfahren an über die oligocänen Catarrhinen und weiter über spättertiäre Anthropoiden und über die *Pithecanthropus*-Stufe bis *Homo* die Körpergröße stetig gesteigert ist. Die relative Massivität der Knochen lief dem vielleicht nicht immer parallel, worauf W. Weidenreich (1948) hinwies. — Schließlich kann auch noch festgestellt werden, daß sich alle Säugetierordnungen letztlich von den insgesamt kleinen mesozoischen Säugetieren herleiten.

Wir können also zusammenfassend sagen, daß in fast allen Fällen, in denen stammesgeschichtliche Reihen von Säugetieren bekannt geworden sind, eine sukzessive Größenzunahme unverkennbar ist und daß im übrigen zumindest die generelle Herleitung aller Riesenformen von kleinen Vorfahren sehr wahrscheinlich ist. Soweit Riesenformen schon frühzeitig bei einzelnen Tiergruppen auftreten, handelt es sich anscheinend um Endformen von Seitenlinien. Zumindest ist nicht das Gegenteil, d. h. die sichere Herleitung späterer kleinerer Formen

von solchen Riesenarten nachweisbar. Dagegen sind bisher nur vereinzelte Fälle von stufenweiser Größenabnahme bekannt geworden, so z. B. in der zu *Nannippus* führenden Pferdereihe oder bei den Zwergelefanten von Malta. Auch sind vielfach eiszeitliche Formen größer als die heutigen, aber sie sind meist nicht deren Vorfahren (wie dies bei *Elaphus*, *Bison* u. a. möglich ist), sondern gehören Seitenästen der Entwicklung an, wie das ja von Mammut, Riesenhirschen, Riesenfaultieren usw. bekannt ist.

Es würde zu weit führen, auch andere Tiergruppen in gleicher Vollständigkeit durchzusprechen. Es sei nur verwiesen auf die bekanntesten Beispiele unter den Mollusken. Die Cephalopoden beginnen im Unterkambrium mit der winzigen *Volborthella* von 5 mm Schalenlänge und führen im Silur zum ersten Male zu Riesenformen von 1—2 m Schalenlänge (*Endoceras*, *Orthoceras*). Andere Stämme enden mit Riesenformen im Lias (*Arietites* von 1 m Schalendurchmesser) und in der oberen Kreide (*Pachydiscus seppenradensis* mit 2,5 m Schalendurchmesser). Die Gastropoden beginnen gleichfalls im Kambrium mit relativ kleinen Arten und bringen größere Arten erst im jüngeren Paläozoikum hervor (z. B. im Unterkarbon *Pithodea* von 15 cm Höhe, *Tropidostropha* und *Schizostoma* von je 11 cm Durchmesser), während die riesigen *Cassis*, *Strombus*, *Semifusus* usw. erst im Tertiär auftreten. Die vom Kambrium bis heute persistierende Familie der Pleurotomariiden begann mit relativ kleinen Arten, während die größten heute leben. Auch die Nominat-Gattung *Pleurotomaria* selbst begann in der Trias mit kleinen Arten und führte bis zu der rezenten *Pl. adamsoniana* von 17 cm Höhe. Unter den gleichfalls mit kleinen Arten im Kambrium beginnenden Lamellibranchiaten treten eigentliche Riesenformen erst mit den fast $^1/_2$ m langen Inoceramen der Kreide auf. Die heute lebende *Tridacna gigas* von $1^1/_2$ m Schalenlänge und mehreren Zentnern Schalengewicht ist die größte Art ihrer im Eocän beginnenden Familie (Tridacnidae) und zugleich die größte Muschel überhaupt. Für die Sauriergruppen vergleiche man über die Größenzunahme auch E. A. Colbert (1948, Fig. 3).

Eine große Anzahl weiterer Beispiele aus den Gruppen der Foraminiferen, Korallen, Brachiopoden, Bryozoen, Echinodermen, Mollusken und Arthropoden besprach N. D. Newell (1949), der zusammenfassend feststellt, daß auch bei Evertebraten eine Körpergrößenzunahme in den Stammesreihen als der am generellsten verbreitete Typ gerichteter Entwicklung gelten darf.

Natürlich ist es auch hier wieder notwendig, zu prüfen, wie häufig Ausnahmefälle sind. Es scheint zunächst der Copeschen Regel zu widersprechen, wenn in der Prosobranchier-Gattung *Cerithium* schon im Eocän Arten bis zu $^1/_2$ m Länge auftreten (*C. giganteum*), während die größten Formen der Gegenwart kaum ein Drittel dieser Maße erreichen, oder wenn bei der Schneckengattung *Natica* eine Riesenform, *N. leviathan*, schon in der unteren Kreide auftritt, wenn es tertiäre Riesenaustern gibt (*Ostrea gigantea*, *O. crassissima* usw.),

riesige Orthoceren im Untersilur usw. Es ist aber wahrscheinlich, daß alle diese Riesenformen doch jeweils Endglieder kürzerer Seitenzweige darstellen, wobei die Entwicklung von kleineren Formen ihren Ausgang nahm. Jedenfalls ist zumindest nicht umgekehrt die Abstammung kleiner Formen von diesen Riesenformen erwiesen. Eine tatsächliche sukzessive Verkleinerung zeigt aber z. B. die im Lias α auftretende Ammoniten-Artenreihe *Scamnoceras angulosum* (Zone α 2c)—*Sc. angulatum* (α 2a + b)—*Saxoceras praecursor* (α 1f)—*S. costatum* (α 1f)—*S. angersbachense* (α 1e)—*S. schroederi* (α 1d) (vgl. W. LANGE 1941).

Eine Entwicklung zu kleineren Formen hin ist aber weiterhin vorauszusetzen bei der Mehrzahl der jeweils kleinsten Arten innerhalb eines Bauplans, weil bei ihnen ja, wie wir sahen, die Organe zum Teil gerade noch tragbare exzessive Proportionen erreichen und mancherlei Konstruktionsänderungen vorliegen. Solche extremen Konstruktionen können aber nicht den Beginn von Entwicklungsreihen repräsentieren. Dies wird z. B. deutlich, wenn wir die Flügeladerung kleinster flugfähiger Insekten mit der größerer Formen vergleichen (Abb. 75): die Adern zeigen hier unverkennbare Reduktionserscheinungen, was vor allem auch aus dem verschiedenen Reduktionsmodus in den einzelnen Gruppen kleinster Insekten hervorgeht. Ähnliches gilt z. B. für die Archianneliden, die offenbar nicht, wie der Name andeutet, lediglich Ausgangsformen, sondern zum Teil sekundäre Verkleinerungsformen von Polychaeten darstellen (s. o., S. 186). Als sekundär verkleinert anzusehen sind offenbar auch Zwergspitzmäuse, Kolibris (mit spezialisiertem Schwirrflug, vgl. M. STOLPE und K. ZIMMER 1939), Blütenpicker (Dicaeidae), kleine Meisen, kleinste Frösche, Schnecken von 1—2 mm Schalenlänge, Crustaceen usw. Insgesamt handelt es sich aber offenbar doch um Ausnahmen, d. h. die stammesgeschichtliche Größenzunahme ist anscheinend der häufigere Fall. Diese Ausnahmen finden sich vor allem bei Tiergruppen, bei denen eine Größenzunahme unvorteilhaft ist: bei Bewohnern von Kleinstbiotopen (Polychaeten, Gastrotrichen, Insekten des Mulms, Haarparasiten, intracellulären Parasiten usw.) und bei vielen flugfähigen Tieren, stammen doch Vögel und flugfähige Insekten anscheinend von mittelgroßen Typen ab (*Archaeopteryx*, Insekten des Karbons).

Wenn die COPESCHE Regel im ganzen also als gut begründet betrachtet werden kann und für die heterogensten Tiergruppen gilt, so ist nun zu untersuchen, ob sich dafür auch eine generelle Erklärung finden läßt, die nicht nur ein „Ignoramus" mit der Bezeichnung „autonome Entfaltungskraft" verschleiert, sondern die mit den weitgehend analysierten Vorgängen der richtungslosen Mutation, der natürlichen Auslese und der ganzheitlichen konstruktiven Verknüpfung von Merkmalen auskommt, wie wir sie im Kapitel 6 B II und III besprachen. Da bei jeder Tierform größere und kleinere erbliche Varianten auftreten, handelt es sich also praktisch um die Frage: ist die Größenzunahme bei den meisten Tieren und in der Mehrzahl der Auslesesituationen von Vorteil, so daß automatisch eine sukzessive

Größensteigerung in den Stammesreihen eintreten muß? Wenn eine solche Frage in derart (unvermeidlich) summarischer Weise natürlich auch nur mit verschiedenen Vorbehalten beantwortet werden darf, ist sie insgesamt doch wohl zu bejahen. Ich möchte dafür die folgenden Selektionsvorteile ins Feld führen:

1. Größere Formen sind im allgemeinen kräftiger und widerstandsfähiger, so daß sie häufig den kleineren individuellen Varianten im Daseinskampf überlegen sind. Eine derartige Konkurrenz setzt vielfach schon vor der Geburt ein. So entwickeln sich z. B. bei manchen Schnecken (*Buccinum*, *Purpura* u. a.) innerhalb jeder Eikapsel nur wenige kräftigere Eier, während die übrigen Eier als Nahrung verbraucht werden. Entsprechendes gilt für manche Haie (wie z. B. *Lamna*) und für den Alpensalamander (*Salamandra atra*). Bei Säugetieren, die mehrere Junge zur Welt bringen, pflegen die schwächsten Exemplare am ehesten tot geboren zu werden. Nach der Geburt setzt dann schon ein aktiver Daseinskampf um die Nahrung ein. Schwächliche Tiere sind auch einer Gefährdung durch Auskühlung stärker ausgesetzt, da ihre Temperaturregulation später einsetzt. Nach B. LEICHTENTRITTS Feststellungen (1919) können z. B. kräftige Kätzchen schon am 1. Lebenstage die Temperatur gut regulieren, während schwächliche Varianten zunächst noch stark auskühlen und erst am 2. Tage einigermaßen regulieren können.

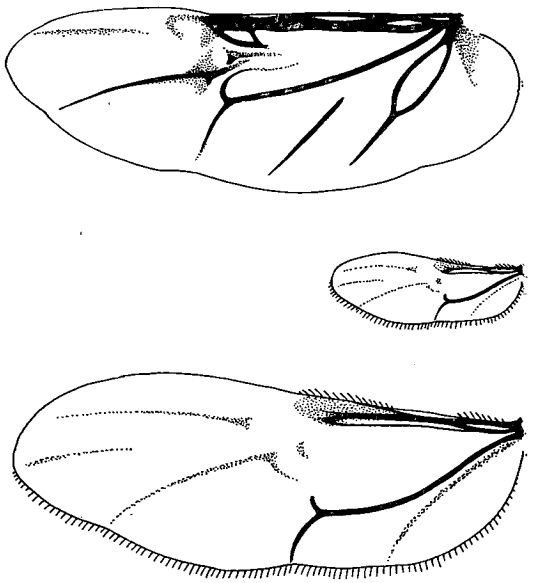


Abb. 75 Hinterflügel des großen Chrysomeliden *Melasoma populi*. Darunter des sehr kleinen Chrysomeliden *Haltica atra* mit reduzierten Adern. Darunter der gleiche Flügel auf die Größe des *Melasoma*-Flügels gebracht.

Bei Säugern werden weiterhin beim Saugen, bei Vögeln beim Betteln schwache Varianten von kräftigeren zur Seite gedrängt, so daß sie nicht selten zugrunde gehen. Auch die erwachsenen Tiere konkurrieren bei der Futtersuche. Bei der Flucht vor Feinden oder vor Witterungsunbilden wie auch beim eigenen Beutefang sind gleichfalls die kräftigeren und darum absolut schnelleren und ausdauernden Individuen im Vorteil (exakte Geschwindigkeitsangaben großer und kleiner Tiere bei W. VON BUDDENBROCK 1934). Unmittelbar deutlich wird die Größenauslese dann auch bei den Brunftkämpfen, wie sie von Wiederkäuern, wie etwa von Hirschen und Rindern, von Auer- und Birkhähnen,

Lachsen, Kampffischen, Hirschkäfern usw., bekannt sind, wie sie aber auch sonst im Tierreich allenthalben vorkommen. Hier haben meist nur die kräftigeren Männchen die Möglichkeit, Nachkommen zu erzeugen, während schwache Männchen gelegentlich sogar getötet werden. — W. E. Castle (1932) war der erste, der solche prae- und postnatalen Auslesevorgänge unter individuellen Varianten der gleichen Art zur Erklärung der Copeschen Regel heranzog.

Derartige Konkurrenzkämpfe spielen sich aber nicht nur infraspezifisch, sondern auch transspezifisch ab zwischen verschieden großen Arten beim Kampf um Nahrung und Raum, wie man dies etwa jährlich am Kampf verschiedener Vogelarten um eine Bruthöhle beobachten kann. Auch die klimatische Selektion kann sich derart auswirken, daß kleine Arten ausgemerzt werden und größere den frei gewordenen Biotop übernehmen. Da Arten sich in der Größe vielfach stärker unterscheiden als individuelle Varianten, so ist der Selektionsvorteil hier relativ groß und wäre in den Selektionsformeln meist mit wesentlich mehr als 1% einzusetzen. (Bei der Diskussion der mathematischen Grundlagen der phylogenetischen Entwicklungsgeschwindigkeit wird dieser erhöhte Selektionsvorteil bei transspezifischer Selektion oft übersehen.)

2. Wie wir schon bei der Besprechung der phylogenetischen Bedeutung der Körpergröße im Kapitel 6, II sahen, haben größere Formen infolge von positiven und negativen Wachstumsallometrien und von durch die Körpergrößensteigerung erzwungenen Ausleseprozessen im allgemeinen andere Körper- und Organproportionen als kleine Formen. Auch damit sind nun oftmals Selektionsvorteile gegeben, die sich bei infraspezifischer Auslese auswirken können. Einige Beispiele mögen zur Erläuterung genügen.

Bei vielen Tieren gehören gerade die Angriffs- und Abwehrwaffen zu den positiv allometrisch wachsenden Gebilden, d. h. große Varianten zeigen diese Organe nicht nur absolut, sondern auch relativ vergrößert. Das gilt für die Scheren vieler Krebse, die Mandibeln vieler Insekten, besonders der Hirschkäfer *(Lucanus)* und Ameisen, aber auch die Hörner und Geweihe von Wiederkäuern, die Fangzähne (Canini) von Säugetieren, besonders Raubtieren, Affen usw. Damit ist der Auslesevorteil der großen Varianten noch einmal besonders verstärkt (solange es nicht zu exzessiven und dann schließlich ungünstig wirkenden Ausprägungen kommt, wie z. B. beim Riesenhirsch).

Bei Wirbeltieren ist auch die relative Größenverringerung von Leber, Herz, Niere bei großen Tieren insofern von Vorteil, als dadurch in der Leibeshöhle verhältnismäßig mehr Platz bleibt für eine relative Vergrößerung des Darms und für das Heranwachsen von Embryonen, wodurch eine verlängerte Tragzeit, d. h. erhöhte Brutpflege ermöglicht wird. Bei Insekten gestattet die mit phylogenetischer Körpergrößenzunahme verbundene relative Verringerung von Flugmuskulatur (und Bauchmark) den Einbau von Tracheenblasen, d. h. von Organen, die für Wärmeisolation und Sauerstoffspeicherung von Vorteil sind.

Wie in Kap. 6 B II weiterhin ausgeführt wurde, ist bei größeren Säugetieren

der Hirnstamm relativ kleiner, das Pallium also relativ größer als bei kleineren Arten. [Es ist dies anscheinend eine selektiv bedingte Regel, denn zumindest beim Menschen entspricht sie der Ontogenese nicht. So errechnete ich nach den Angaben von Michaelis (in St. A. Siwe 1938) Werte für das Vorderhirn in Prozenten des Gesamthirns, die mit zunehmendem Alter keinen Anstieg erkennen lassen: männliches Kind von 2 Jahren: 86,1%, von 3 Jahren: 87,4%, von 4: 87,2%, von 5: 88,0%, von 6: 87,5%, von 8: 89,4%, von 9: 87,0%. Und die gleichen Berechnungen für die rechte Hemisphäre von Knaben nach Pfister aus Siwe entsprechen dem: 1. Jahr: 43,2%, $2^1/_2$ Jahre: 43,1%, $4^1/_2$ Jahre: 43,0%, $6^1/_2$ Jahre: 44,1%.] Die relativ größeren Vorderhirne großer Formen ermöglichen nun, wie wir wahrscheinlich machen konnten, kompliziertere assoziative Leistungen, d. h. vielgestaltigere und plastischere Beantwortungen von Umweltreizen, vor allem aber ein eindeutig längeres Behalten des Erlernten. Dazu kommen dann noch die weiter unten zu besprechenden Vorteile in der histologischen Struktur der Hirnganglienzellen.

3. Weiterhin sind es verschiedene histologische Unterschiede, die mit der Körpergröße verknüpft sind und biologische Vorteile bedingen. Wir hatten schon im vorigen Kapitel, speziell bei der Besprechung des winzigen Prosobranchiers *Caecum glabrum* gesehen, daß eine phylogenetische Steigerung der Körpergröße im wesentlichen durch eine Vermehrung der Zellzahl, nicht der Zellgröße zustande kommt. Die Zellgröße wächst zwar auch gewöhnlich etwas an, aber bei weitem nicht im Verhältnis der Körpergröße. Dies gilt allerdings nur für die die Körpergrößen weitgehend mitbestimmenden Knochenzellen sowie für die Epithelien, manche Drüsengewebe und Bindegewebe, nicht aber für die „Dauergewebe", wie Nervenzellen, Linsenzellen, Muskelfasern, Federradien usw., die aus einer mehr oder minder streng fixierten Zahl von Zellen zusammengesetzt sind. Das geht vor allem aus G. Levis Zellmessungen an Wirbeltieren hervor (1914, 1925, teilweise Nachdruck bei G. Teissier 1939). (Für Evertebraten vergleiche man z. B. E. G. Conklin 1912, H. Löwenthal 1923 u. a.) Es messen z. B. Leberzellen beim Rind *(Bos taurus)* 19,6×19,6 μ, beim nur 45 cm langen Kantschil *(Tragulus canchil)* 15,1 × 15,1 μ; beim Kaninchen *(Oryctolagus cuniculus)* 23,7×23,7 μ, bei der Wanderratte *(Epimys norvegicus)* 19,2×19,2 μ; beim Igel *(Erinaceus europaeus)* 20,4×20,4 μ, bei der Waldspitzmaus *(Sorex aranaeus)* 13,7×13 μ. Die Kerndifferenzen sind noch geringer, oder es haben die kleineren Arten sogar gelegentlich größere Kerne: Rind 6,1×6,1 μ, Kantschil 6,3×6,3 μ; Kaninchen 8,03×8,03 μ, Ratte 8,7×8,6 μ; Igel 7,7×7,7 μ, Spitzmaus 5,8×5,8 μ. Tiefe Zellen des Oesophagus-Epithels messen beim Kaninchen 7,1×12,2 μ, bei der Ratte 7,3×6,5 μ, bei der Feldmaus *(Microtus arvalis)* 5,8×8,5 μ; beim Igel 8,6×15,1 μ, bei der Spitzmaus *Sorex vulgaris* 5,1×10,6 μ. Für den gewundenen Teil der Nierenkanälchen fand ich selbst bei der Wanderratte als Kernmaße 5,8×5,1 μ (n = 52), bei der Hausmaus ♀ 5,6×4,8 μ (n = 64). Der Längsdurchmesser

der Kerne beträgt also bei der Maus 95,8%, der Querdurchmesser 94,3% von dem der Ratte. Die Kopf-Rumpf-Länge der untersuchten Mäuse betrug aber nur 39,5% von der der Ratten. Die Konstanz der Zellgröße bei Knochenkörperchen und Epithelzellen menschlicher Riesen und Zwerge hatte bereits TH. BOVERI (1904) nachgewiesen. Bei Zellzählungen auf homologen Knochenquerschnitten aus der Mitte des Jugale-Metajugale fand ich (bei Schnittdicke von 8 μ) bei der mitteleuropäischen Kohlmeise *(Parus major major)* durchschnittlich 137 Kerne, bei der kleineren Sunda-Rasse *P. m. cinereus* nur 115 Kerne. Die Flächen dieser Knochenquerschnitte verhalten sich wie 100 : 86, die der Zellzahlen wie 100 : 84, d. h. praktisch ist die Zellgröße bei den verschiedenen Rassen gleich.

Es sind also allgemein größere Tierformen aus mehr Zellen zusammengesetzt als verwandte kleine Formen, und diese Tatsache wirkt sich in mancherlei Beziehungen als Vorteil gegenüber den kleinen Tieren aus. Relativ leicht läßt sich dies für die Erythrocyten überblicken, die bei größeren Arten nicht oder nur wenig, jedenfalls keineswegs körpergrößenproportional größer sind als bei kleineren Arten gleicher Verwandtschaft, wie dies aus Tab. 21 hervorgeht, der ich tabellarische Zusammenstellungen über Vögel von F. GROEBBELS (1932, p. 112—114) zugrunde legte (vgl. auch E. SCHLABRITZKY, 1953, für Hühnerrassen). (Da für Vögel wegen der unterschiedlichen Hals- und Schnabellängen Gesamtlängenangaben keine geeigneten Vergleichswerte darstellen, berechnete ich eine theoretische „Gewichtslänge" als $\sqrt[3]{\text{Körpergewicht}}$.) Große Arten haben also relativ viel mehr Erythrocyten als kleine Arten, d. h. es steht relativ mehr adsorbierende Oberfläche zur Verfügung, als wenn die Zahl der Blutkörperchen gleich geblieben wäre und diese nur körperproportional angewachsen wären. Hat doch ein großer Körper relativ weniger Oberfläche als ein kleiner, da die Oberfläche im Quadrat, das Volumen aber in der 3. Potenz zunimmt. Eine rationellere Erythrocytenfunktion ist aber ein positiver Selektionswert, der sich bei infra- wie transspezifischer Auslese auswirken muß. Die relative Kleinheit der Erythrocyten großer Arten ist auch insofern von Vorteil, als die Kapillaren relativ feiner und damit relativ komplizierter sein können als bei kleinen Arten. Nun wird sich zwar in der Phylogenese die Atmung bei großen Tieren nicht wesentlich intensiver herausgebildet haben, als dies physiologisch erforderlich ist, es können aber dafür Überbeanspruchungen leichter ertragen werden, und es konnten andererseits Einsparungen vorgenommen werden: die Atembewegungen großer Tiere sind bekanntlich — entsprechend auch der allgemein relativ geringeren Intensität des Stoffwechsels — viel langsamer (nach E. BATAK 1921 Atemfrequenz pro Minute: Löwe 12, Leopard 15, Katze 24; Kaninchen 55, Meerschweinchen 80—85, Mäuse bis über 200—300; Kamel 10—11, Lama 19—22, usw.).

Tabelle 21

Erythrocytengröße verschieden großer, jeweils verwandter Vogelarten (nach Zahlenangaben von VENZLAFF bei F. GROEBBELS 1932).

Art	Gewichtslänge	Erythrocytengröße in μ	Erythrocytenlänge in % der Gewichtslänge
Larus marinus	11,45	15 : 7,5	0,0013
Larus ridibundus	6,54	15 : 7,5	0,0022
Cygnus olor	20,41	16 : 7,5	0,0008
Anas crecca	6,13	14,5 : 7	0,0023
Ardea cocoi	12,60	16 : 7,5	0,0013
Ixobrychus minutus	5,25	14,5 : 7	0,0028
Porphyrio poliocephalus	7,75	16 : 7,5	0,0021
Porzana porzana	4,40	14,7	0,0032
Pavo cristatus	15,87	16 : 7,5	0,0010
Coturnix coturnix	4,56	11,3 : 6,3	0,0025
Aquila chrysaëtos	16,63	15,5 : 7,5	0,0009
Falco tinunculus	6,54	13 : 7,5	0,0020
Bubo bubo	14,09	16 : 7,5	0,0011
Otus scops	5,37	14,5 : 7	0,0027
Corvus corax	11,45	15 : 6,3	0,0013
Passer montanus	3,11	12,5 : 6,3	0,0040

Wie wir bei der Besprechung der Retina von verwandten Vertebraten verschiedener Körpergröße sahen (vgl. p. 162), ist die Zahl der Sehzellen bei den großen Arten absolut größer. Ein großes Auge vermag also das auf die Retina geworfene Bild der Umwelt besser aufzulösen, und das Tier kann deshalb auch auf kleinere Details von Reizgestalten reagieren. Damit ist wiederum ein Selektionsvorteil gegeben, der sich bei der Konkurrenz verschieden großer Varianten einer Art und natürlich noch viel stärker bei der transspezifischen Konkurrenz zwischen Arten von noch bedeutenderer Größendifferenz auswirken muß. Weiterhin sind große Formen auch durch die besprochene Linsenregel bevorteilt: die relativ kleinere und relativ flachere Linse der größeren Formen gestattet eine weitgehendere Akkomodation als die sehr rundliche Linse kleiner Formen, die eine Fernakkomodation erschwert oder unmöglich macht.

Ganz Entsprechendes gilt für die Komplexaugen der Arthropoden. Da die Zellen der Ommatidien keine beliebige Vergrößerung zulassen, so haben große Arten allgemein auch mehr Ommatidien, was man bei allen Insektengruppen beobachten kann. Bei der Schmeißfliege *Calliphora vomitoria* (1 ♀) wurden von W. PARTMANN (1948) 4585 Ommatidien pro Auge gezählt, bei *Drosophila melanogaster* (2 ♀, Wildform) 663 und 672, bei der Stechmücke *Culex pipiens* (2 ♂) 480 und 498, bei einer kleinen Trauermücke (Lycoriine)

(4 ♂) von 3 mm Körperlänge 224—268 Ommatidien (weitere Zahlen bei K. LEINEMANN 1904, F. A. SCHILDER 1950). Die größere Ommatidienzahl größerer Formen gestattet eine entsprechend feinere Auflösung, während umgekehrt bei kleinen oftmals ein Bildsehen mit wenigen nach verschiedenen Richtungen weisenden Ommatidien gar nicht möglich ist (vgl. W. VON BUDDENBROCK 1924, p. 59).

Auch in der Struktur der Niere ergeben sich bei der phylogenetischen Größenzunahme Änderungen, die einen Selektionsvorteil bedeuten können. Auf exakten Medianschnitten durch die Niere einer Wanderratte zählte ich für jeden Glomerulus in 10 μ dicken Schnitten 63—107, durchschnittlich 83 Zellkerne, bei der Hausmaus 45—69, durchschnittlich 54 Kerne. Gleichzeitig ist bei der Ratte auch die Zahl der Glomeruli erhöht. Ich zählte auf medianen Längsschnitten deren 279—347, durchschnittlich 308, bei der Ratte und 132—159, durchschnittlich 146, bei Hausmäusen. Die Zunahme der Glomerulizahl und der Zellzahl, aus denen sie sich zusammensetzen, dürfte vielleicht ein rationelleres Arbeiten ermöglichen, als wenn die Glomerulizahl und Zellzahl konstant, aber die Zellen körperproportional vergrößert wären, weil dann die abscheidende Fläche relativ kleiner wäre. Ähnliche Vorteile ergeben sich wahrscheinlich auch bei anderen Geweben, wie z. B. Darmepithelien usw., aber eine exakte Beurteilung der Verhältnisse ist hier wie beim Nierengewebe leider bislang noch nicht möglich.

Schließlich ist auch die histologische wie cytologische Struktur der Hirnrinde von Säugetieren, wie wir in Kap. 6 B II sahen, bei großen im Vergleich mit verwandten kleineren Arten zum Teil als vorteilhafter anzusehen, weil die komplizierteren Regionen relativ ausgedehnter sind und weil die als „Dauerelemente" absolut größeren Neuronen absolut mehr Dendriten besitzen und somit komplexere Schaltungen ermöglicht werden.

Es sind insgesamt also mancherlei Vorteile, die für größere Tiere schon allein durch die histologischen Differenzen zustande kommen. Am schwerwiegendsten sind dabei wohl die Verbesserungen durch die erhöhten Anzahlen von Sinneszellen.

4. In Kap. 6 B II hatten wir weiterhin festgestellt, daß bei poikilothermen Tieren ziemlich generell die großen Arten erheblich mehr Eier legen bzw. mehr Junge zur Welt bringen. Auch bei Ovarien handelt es sich also um Gewebe, die bei phylogenetischer Körpergrößenzunahme hauptsächlich durch die Zahl der Zellen, weniger durch deren Größe zunehmen. Eine erhöhte Zahl von Nachkommen ist aber wieder ein wohl unbestreitbarer selektiver Vorteil. (Bei sehr starker Ausprägung der Brutpflege ist es dagegen offenbar meist vorteilhafter, weniger Junge zur Welt zu bringen, weshalb große Säugetiere gewöhnlich weniger Junge haben als kleine Arten.)

5. Wir hatten weiterhin bereits besprochen, daß auch der Stoffwechsel großer Säugetiere rationeller ist als bei kleinen Arten, weil die der Körperoberfläche

etwa proportionale Wärmeabgabe relativ geringer ist (vgl. auch I. KRUMBIEGEL 1933). Die BERGMANNsche Regel der Größenzunahme der Rassen eines Rassenkreises (zum Teil auch verwandter Arten) in kühleren Gebieten ist, wie wir sahen (S. 47), der Ausdruck der damit bedingten Ausleseverhältnisse (und zwar wohl durch die Winterminima: B. RENSCH 1939). Ich hatte nun schon vor längerer Zeit (B. RENSCH 1924, 1952) darauf aufmerksam gemacht, daß gerade die eindrucksvollsten und geläufigsten Beispiele der COPEschen Regel, die Größensteigerungen bei Säugetieren, zum Teil auch durch klimatische Selektion gedeutet werden könnten. Finden sich doch die entsprechenden Stammesreihen der Pferde, Elefanten, Nashörner, Raubtiere usw. zumeist in Gebieten, die im Laufe des Tertiärs eine sukzessive Temperaturabnahme aufweisen. Es handelt sich hier also gewissermaßen um die Auswirkung der BERGMANNschen Regel im zeitlichen Ablauf. Wie die Titanotheriiden lehren, die schon im Eocän eine gewaltige Größensteigerung zeigen, ist diese klimatische Auslese gewiß nicht die alleinige Ursache, sie kann aber jedenfalls in entscheidender Weise zum Zustandekommen der Körpergrößenzunahme beitragen.

Das wird besonders deutlich durch die so allgemeine Ausprägung von Riesenformen während der Eiszeit, die in fast allen Gebieten entsprechend der generellen Temperaturerniedrigung auf der Erde kennzeichnend sind. So finden wir auf den Nordkontinenten die gewaltigen *Elephas primigenius* (Mammut) und *E. imperator*, *Rhinoceros tichorhinus* (Wollhaarnashorn), *Hippopotamus major* (Riesenflußpferd), *Bison priscus* (Wisent), *Alces latifrons* (Riesenelch), *Megaceros*-Arten (Riesenhirsche), die zu den Litopterna gehörigen, mehr als kamelgroßen *Macrauchenia*, bärengroße *Castoroides* (Riesenbiber), Höhlenlöwen, *Felis spelaeus*, und Höhlenbären, *Ursus spelaeus*, die etwa ein Drittel größer als rezente Löwen bzw. Braunbären sind, den rindergroßen Gravigraden (Riesenfaultier) *Megalonyx jeffersoni* in Nordamerika und in Europa selbst unter den Maulwürfen die *Talpa magna*. — In Südamerika lebten zu gleicher Zeit all die großen Xenarthra, wie das nashorngroße Gürteltier *Chlamydotherium*, die Gürteltiere *Glyptodon* von 2 m und *Doedicurus* von 4 m Länge, die bis elefantengroßen Gravigraden (Riesenfaultiere) der Gattungen *Megatherium*, *Mylodon*, *Grypotherium* und *Scelidotherium*, ferner der nashorngroße Notoungulat *Toxodon* sowie der flußpferdgroße Nager *Megamys* (ein Chinchillide). Auf den Westindischen Inseln traten die Riesenbiber *Amblyrhiza* und *Elasmodontomys* auf und der bärengroße Gravigrade *Megalocnus*. — Im australischen Gebiete brachte das Pleistocän die nashorngroßen Riesenwombats (Phascolarctidae) der Gattungen *Diprotodon*, *Nototherium* und *Koalemus* hervor, die gleichfalls relativ sehr großen *Phascolonus* und *Sceparnodon* sowie die Riesenkänguruhs der Genera *Sthenurus* und *Palorchestes*. Unter den Vögeln erreichte ein Riesenemu von 30 cm Schädellänge, *Genyornis*, wahrscheinlich gewaltige Körpermaße. Auf Neuseeland brachte es zugleich ein Moa, *Dinornis*

maximus, auf 3,5 m Höhe. — Und auch auf Madagaskar entstanden relativ sehr große Halbaffen (Lemuroiden), wie *Palaeopropithecus* und *Megaladapis* von Menschenaffengröße. Im gleichen Raume lebten auch die Riesenstrauße der Gattung *Aepyornis*. — Wenn nun auch, wie dies bereits am Anfang des Kapitels besprochen wurde, Riesenformen in allen geologischen Epochen (mit Ausnahme des Kambriums) auftreten, so ist die Häufung derartiger Formen und ihr gewaltiges Ausmaß während der Eiszeit doch gewiß kein Zufall, zumal die meisten der genannten Gattungen jeweils die größten ihrer Familie überhaupt sind und in der wärmeren Jetztzeit gewöhnlich nur noch minder große verwandte Formen existieren. Die mit bedeutender Körpergröße verbundene relative Oberflächenverringerung war eben gerade in einer Periode extremer Abkühlung für Warmblüter ein Auslesevorteil von entscheidender Bedeutung.

6. Wie die Tab. 20 (S. 173) zeigt, haben größere Warmblüter allgemein auch eine größere Lebensdauer als verwandte kleinere Formen. Diese Regel gilt anscheinend auch für manche poikilothermen Tiergruppen. So leben unter den Reptilien z. B. die Krokodile und die Riesenschildkröten erheblich länger als kleine Arten. Das Weibchen des winzigen Archianneliden *Dinophilus gyrociliatus* (von 0,7 bis 1,3 mm Länge) lebt 2—3 Monate, das Männchen 8—10 Tage, der größere Polychaet *Pectinaria koreni* ist dagegen einjährig, *P. auricoma*, *P. belgica*, *Spirorbis*-Arten u. a. sind mehrjährig (vgl. A. Remane 1932). Auch dieses erhöhte Lebensalter kann sich als Selektionsvorteil auswirken, da den betreffenden Tieren mehr Zeit zur Verfügung steht, verschiedene Antigene zu erwerben und auch mehr Erfahrungen zu sammeln und dadurch im Daseinskampf plastischer zu reagieren. Ganz besonders gilt das natürlich für die höheren Tiergruppen.

7. Schließlich kann zur Erklärung der sukzessiven Größenzunahme in den Stammesreihen vielleicht auch noch ein Faktor herangezogen werden, der in gleicher Weise bei sämtlichen Tiergruppen (und auch bei Pflanzengruppen, soweit hier die Copesche Regel gilt) wirksam sein kann: das Luxurieren von Bastarden. Bei der Entwicklung von Arten nimmt ja infolge zeitproportionaler Mutation und steter Auslese im allgemeinen die individuelle Variabilität und die Bildung ökologischer und geographischer Rassen zu. Damit wächst auch die Heterozygotie an, und es häuft sich so die Möglichkeit einer Entstehung von Heterosis-Effekten (vgl. Th. Dobzhansky 1951, p. 121), die sich zum Teil in einer Steigerung der Körpergröße dokumentieren. Eine Deutung der Copeschen Regel auf dieser Basis wird besonders nahegelegt in Fällen, bei denen die unter 1—6 genannten Auslesevorteile nicht wahrscheinlich sind. So kann z. B. die in so vielen gesicherten Stammesreihen von Foraminiferen beobachtete Größenzunahme (vgl. Hiltermann, Newell) kaum durch Konkurrenzvorteile der jeweils größeren Varianten erklärt werden, falls man nicht Bastardüberlegenheit durch Heterosis mit in Rechnung stellt.

Zusammenfassend können wir also feststellen, daß die phylogenetische Körpergrößensteigerung eine ganze Reihe eindeutiger und mehr oder minder genereller Selektionsvorteile mit sich bringt und daß daher die Copesche Regel wohl durch infra- und transspezifische Auslese „richtungslos" entstandener größerer Varianten bzw. Arten erklärt werden kann. In besonderem Maße gilt das für die Säugetiere, welche die zahlreichsten und eindrucksvollsten Beispiele für die Regel liefern. Damit soll nun aber nicht etwa behauptet werden, daß nicht auch in manchen Fällen eine Verringerung der Körpergröße von Vorteil sein könne. Wenn es z. B. gilt, noch freie Klein-Biotope im dichten Laub, im Mulm des Bodens, zwischen den Sandkörnern der seichten Meeresufer usw. zu besiedeln, so wird eine jeweils entsprechende geringe Körpergröße gegenüber konkurrierenden größeren Formen einen hohen positiven Auslesewert haben. Eine Bevorteilung kleinerer Varianten kommt auch bei vielen fliegenden Tierarten in Frage, weil sie ein günstigeres Verhältnis von Flügelfläche (in der 2. Potenz anwachsend) zum zu tragenden Körpervolumen haben (in der 3. Potenz anwachsend).

Auch darf natürlich nicht verkannt werden, daß der intensivere Stoffwechsel kleiner Tiere ebenso einen Vorteil bieten kann wie die Kürze der Lebensdauer und die schnellere Generationsfolge. Deshalb gilt ja auch die Copesche Regel im allgemeinen nicht bei den so unendlich formenreichen Insekten. Soweit aber in den übrigen Tiergruppen eine stammesgeschichtliche Größenzunahme vorliegt, darf wohl unsere summative Erklärung durch die genannten Faktoren als ausreichend betrachtet werden. Zumindest sind wir keineswegs gezwungen, aus dem Bestehen der Copeschen Regel auf eine unbekannte, autonome, evolutive Kraft zu schließen. Richtungslose Mutation und natürliche Auslese genügen vielmehr bislang zur Deutung dieser Orthogeneseform.

Orthogenese von Organen

Mit der Deutung der Copeschen Regel durch generelle Selektion größerer Formen werden nun auch viele spezielle Orthogenesen einzelner Organe verständlich. Wir hatten ja im Kap. 6, II gesehen, daß viele Körperteile insofern in einer bestimmten Korrelation zum Gesamtkörper stehen, als sie relativ schneller, d. h. positiv allometrisch, oder relativ langsamer als dieser, negativ allometrisch wachsen. Derart positiv allometrisch vergrößern sich z. B. die meisten Zähne, die nach Verlust des Milchgebisses natürlich in einem schnelleren Tempo als der Gesamtkörper wachsen müssen. Wird nun eine Tierform im Laufe der Phylogenese größer, so werden damit auch die Zähne nicht nur proportionell zum Körper absolut größer, sondern wegen ihres beschleunigten Wachstums unverhältnismäßig größer und bei ganz großen Formen schließlich sogar exzessiv. Zähne sind also prädisponiert für eine spezielle orthogenetische Überentwicklung, und wir finden deshalb bei Riesenformen in zahlreichen

Fällen ganz extreme Ausprägungen, wie sie uns von Elefanten, Walrossen, Nilpferden, großen Schweinearten usw. geläufig sind. Nun sind Zähne aber zugleich funktionell sehr gebundene Organe, die sich nicht beliebig verändern dürfen. Es wird deshalb auch noch zumeist eine spezielle Gegenauslese einsetzen, die zu exzessive Varianten ausmerzt. Das gilt besonders für die Praemolaren und Molaren, deren Größe und Form wegen des Zusammenwirkens von Ober- und Unterkiefer sich nur in bestimmten Grenzen verändern darf. Die Schneide- und Fangzähne dagegen haben einen größeren Spielraum für ihre Ausprägung, und hier bringt das positiv allometrische Wachstum denn auch mit wachsender Körpergröße oft extreme Ausprägungen hervor.

In Abb. 76—77 sind derartige Orthogenesen veranschaulicht. Die Elefantenartigen (Proboscidier) stammen z. B. von Formen ab, die den Moeritherien des oberen Eocän ähnlich waren, die nur erst Schweine- bis Tapirgröße erreichten, ein vollständiges Gebiß hatten, bei dem aber die 2. Schneidezähne in Ober- und Unterkiefer bereits vergrößert waren. Mit dem Anwachsen der Körpergröße in den Stammesreihen wurden diese J_2 relativ immer größer und so allmählich zu 4 Stoßzähnen, wie sie *Palaeomastodon* und *Phiomia* des Oligocän zeigen, die bereits die Größe kleiner Elefanten hatten. Daraus entwickelten sich dann die größeren Mastodonten des Miocän und Pleistocän, die zum Teil im Unterkiefer keine Stoßzähne mehr hatten. Aus einem derartigen Typ bildeten sich weiterhin im Pliocän auch die Elefanten heraus, deren größte Typen, wie *Elephas primigenius* (Mammut) in Europa und Asien und *E. imperator* in Nordamerika, auch die relativ längsten Stoßzähne aufweisen. In einer anderen Entwicklungsreihe gingen schon im Oligocän umgekehrt die oberen J_2 verloren, und es entwickelten sich die bis mammutgroßen Dinotherien, die nur im Unterkiefer nach unten gerichtete Stoßzähne besitzen (vgl. H. F. Osborn 1922, 1935). — In der Familie der Katzen entwickelten sich aus dem etwa luchsgroßen *Hoplophoneus* des mittleren Oligocän, der bereits verhältnismäßig sehr lange obere Fangzähne besaß, über *Machairodus* des Miocän schließlich im Pleistocän die löwengroßen *Smilodon* mit ganz exzessiven oberen Fangzähnen (Abb. 77). Eine kleinere Gattung, die vielleicht einem Seitenast der Entwicklung angehört, *Eusmilus*, hat schon im frühen Oligocän exzessive Canini ausgebildet. — Auch unter den Halbaffen (Lemuroidea) bildeten sich aus kleinen, etwa katzengroßen Adapiden des Eocän im Pleistocän eine menschenaffengroße Riesenform *Megaladapis* (Abb. 65), bei der die oberen Fangzähne ungewöhnlich stark ausgeprägt und die oberen Schneidezähne dafür, wahrscheinlich kompensatorisch, in Fortfall gekommen sind. (Weitere Beispiele im nächsten Kapitel: Abb. 83, 84.)

In ähnlicher Weise prädisponiert für orthogenetische Exzessiventwicklung bei phyletischer Größensteigerung sind die Schnäbel der Vögel. Jungvögel zeigen bekanntlich generell relativ kurze Schnäbel. Das Wachstum dieses Organs ist also gleichfalls positiv allometrisch (Abb. 38). So sind denn auch bei

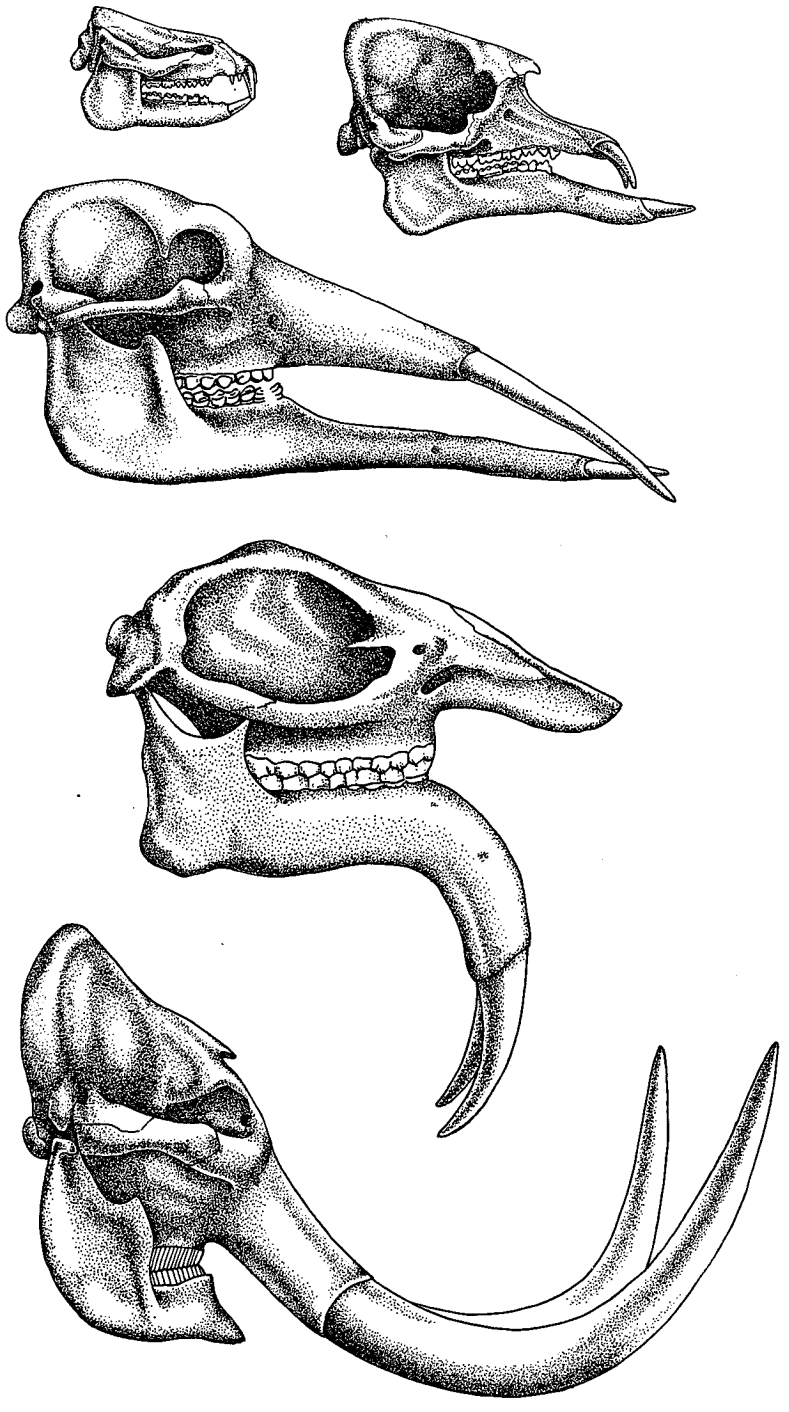


Abb. 76 Den Stammformen verwandte und exzessive Proboscidier. Von oben nach unten: *Moeritherium*, *Phiomia*, *Trilophodon*, *Dinotherium*, Wollhaarmammut. (Nach ROMER 1933.)

den großen Arten verschiedener Verwandtschaftsgruppen jeweils extrem große Schnabeltypen zu finden, so bei den größten Nashornvögeln (wie besonders *Ceratogymna*, *Dichoceros* u. a.), Tukanen (besonders *Rhamphastus*), Eisvögeln (*Dacelo*), Papageien (*Ara*), Pelikanen, Schnepfenvögeln (*Numenius*, *Limosa*, Abb. 38, *Recurvirostra*), Reihern (*Balaeniceps*) usw.

Auch positiv allometrisch wachsende knöcherne Auswüchse des Schädels, vor allem Geweihe und Nasenhörner zeigen oftmals eine unverhältnismäßige orthogenetische Größensteigerung während der phylogenetischen Körpergrößenzunahme. Die sehr kleinen miocänen Hirsche (wie z. B. *Merycodus*) haben noch Geweihe, welche nur wenig länger sind als der Schädel. Mit der wachsenden Körpergröße entstehen daraus dann aber schließlich die Riesenhirsche (*Megaceros*) des Pleistocän mit einem Geweih, dessen Äste ein Mehrfaches der Kopflänge erreichen. — Unter den Titanotherien führt eine in der Körpergröße zunehmende Reihe von *Manteoceras* (mittleres Eocän) über *Protitanotherium* (oberes Eocän) zu dem riesigen *Brontotherium* (unteres Oligocän): hier wächst das doppelte Nashorn in exzessiver Weise an (Abb. 82). (Man vergleiche auch *Triceratops*, *Pteranodon*, *Stegosaurus*, *Dimetrodon* bei der Besprechung der „Überspezialisierung" im nächsten Kapitel.)

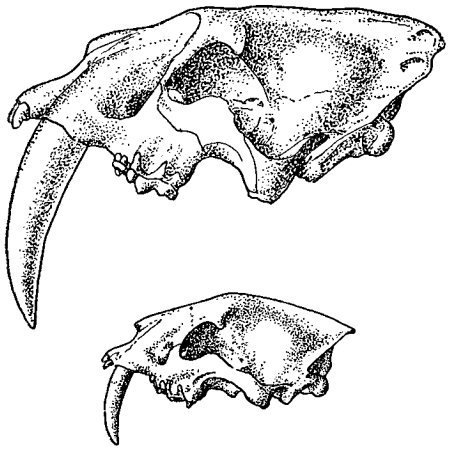


Abb. 77 Orthogenese bei Säbelkatzen. Unten *Hoplophoneus primaevus* (mittl. Oligocän Nordamerikas), oben *Smilodon californicus* (Pleistocän Nordamerikas). (Nach MATTHEW aus ABEL.)

Die Proportionen des Schädels ändern sich ebenfalls mit der wachsenden Körpergröße in charakteristischer Weise. Wir hatten ja bei der Besprechung der Wachstumsallometrie im Kap. 6 B II festgestellt, daß der Kopf bei größeren Tieren relativ kleiner wird, daß aber der Gesichtsteil dagegen meist positiv allometrisch wächst: junge Säugetiere haben allgemein einen gedrungeneren oder rundlicheren Schädel als alte, und entsprechend haben große Arten längere Gesichtsschädel als verwandte kleine, wie dies die Abb. 35 für Hauskatze und Löwe, Mauswiesel und Edelmarder, Ziesel und Murmeltier zeigt. Sehr deutlich ist diese Veränderung und Kräftigung des Gesichtsschädels, wie wir sahen, auch bei der Pferdereihe (Abb. 32). Automatisch damit verbunden ist wiederum auch eine relative Verstärkung der Zähne, was sich im Vordergebiß als relative Zahnvergrößerung, bei den Mahlzähnen aber mehr als Verbreiterung auswirken kann und damit eine Molarisierung der Prämolaren einleitet. Das hat dann weiterhin eine (wahrscheinlich kompensatorische) starke Reduktion des 1. Prämolaren und eine schwächere des letzten (3.) Molaren zur

Folge. Die so viel besprochenen Orthogenesen am Pferdeschädel sind wenigstens in ihrer Grundlage also schon durch die korrelativen Zusammenhänge mit der Körpergrößenzunahme bedingt, die, wie wir sahen, wohl infolge genereller Organisationsvorteile der größeren Formen selektiv zustande kommt. Daneben findet nun aber natürlich auf jedem phylogenetischen Stadium auch noch eine Sonderselektion durch spezielle Umweltfaktoren, besonders durch die Art des zur Verfügung stehenden Futters, statt (vgl. z. B. R. A. STIRTONS Untersuchungen, 1947, über die Entwicklung der Hypsodontie).

Es ist begreiflich, daß Paläontologen, die bisher die Allometrie noch nicht berücksichtigten, immer wieder solche Orthogenesen am Schädel als Musterbeispiel für noch unerklärte (bzw. autonome) Entwicklungstendenzen bezeichnen, zumal diese auch schon an verhältnismäßig kurzen Abschnitten der Phylogenese deutlich werden. Leider kann der Paläontologe nun aber die ontogenetischen Allometrien, d. h. korrelativen Beziehungen zum Gesamtwachstum nur in seltenen Fällen beurteilen. Er kann infolgedessen lediglich zurückhaltend sein in der Beurteilung einer Organorthogenese, und er kann zumeist ohne Kenntnis der korrelativen Zusammenhänge gar nicht behaupten, daß sich ein Organ ohne Auslese orthogenetisch entwickelt habe.

Natürlich soll damit in keiner Weise verkannt werden, daß viele Ausleseprozesse auch nur die Wachstumsgradienten einzelner Organe selbst treffen. Wir hatten dies ja in Kap. 6 B II an verschiedenen Fällen ausführlich besprochen. Ein letztes Beispiel möge dies noch einmal erläutern. Das Leben in der Steppe wird bei einem Huftier stets bewirken, daß vorzugsweise Varianten ausgemerzt werden, die nicht schnell genug beweglich, also zum Teil nicht langbeinig genug sind, deren Sinnesorgane den nahenden Feind nicht schnell genug anzeigen, deren Wasserhaushalt Trockenperioden nicht standhält usw. Da alle Stadien der phylogenetischen Umwandlung in immer wieder gleicher Richtung ausgelesen werden, wird auch auf diese Weise eine orthogenetische Entwicklung eintreten. Die Abänderung kann dabei der Wachstumsallometrie entgegengesetzt sein. Alle Huftiere leiten sich z. B. von insektenfresserähnlichen kleinen Vorfahren her, deren Beine ursprünglich sehr wahrscheinlich (so wie bei den heutigen Insektenfressern und Raubtieren) ein positiv allometrisches Längenwachstum aufwiesen (Jungtiere relativ kurzbeinig). Da es nun aber bei den werdenden Huftieren in der Steppe notwendig wurde, daß auch die Jungtiere möglichst bald nach der Geburt schnell zu laufen imstande sind, wurden entsprechende Wachstumsgradienten selektiv gefördert, und es bildete sich so eine negative Wachstumsallometrie der Beine, d. h. eine relative Langbeinigkeit der Jungtiere heraus, wie sie uns von Einhufern wie Paarhufern geläufig ist. Auch die relative Verlängerung des Darmes bei diesen größeren Formen entwickelte sich wohl phylogenetisch, wie wir sahen (S. 157), entgegen der Wachstumsallometrie.

Reduktion von Organen

In ganz analoger Weise, wie durch Körpergrößenzunahme bei positiver Wachstumsallometrie exzessive Organe entstehen, kann bei negativer Allometrie eine Reduktion und eventuell auch eine Rudimentation eintreten. Besonders treffende Beispiele dafür sind die Rudimentationen der Extremitäten bei Echsen und Schleichen. Wie O. SCHUSTER (1950) feststellte, wachsen generell die Beine der Echsen negativ allometrisch im Verhältnis zum Rumpf. Diese Tendenz muß also bei allgemeiner Körpergrößenzunahme oder bei einer speziellen Streckung des Rumpfes dazu führen, daß die Beine relativ kürzer und damit gelegentlich zu kurz werden, um die Fortbewegung der Tiere noch wesentlich mit zu übernehmen. Es überwiegt dadurch mehr und mehr die Schlängelbewegung des Rumpfes als Bewegungskomponente, und es kann dazu kommen, daß die Extremitäten so bedeutungslos werden, daß sie durch keine Sonderauslese mehr vor der Rudimentation bewahrt werden.

Es gibt nun eine ganze Anzahl von Arten, welche diesen Reduktionsprozeß bis zu verschiedenen Endstadien hin erkennen lassen. Man kann daher anatomische Artenreihen bilden, deren Anfangsglieder (bei Scinciden z. B. *Lygosoma*, *Scincus*, *Eumeces* usw.) noch normal funktionierende Beine, deren Endglieder aber nur mehr oder minder große Rudimente besitzen *(Seps, Ophiodes, Ophisaurus, Anguis)*. N. N. SEWERTZOFF (1931), der solche Reihen studierte, konnte feststellen, daß dabei die Zahl der präsakralen Wirbel sukzessive erhöht wurde, so daß der Körper immer gestreckter, schleichenhafter wurde. So entstanden zunächst eigenartige Mittelformen, wie sie z. B. durch die mediterrane Walzenechse *(Chalcides ocellatus*, Abb. 78) repräsentiert werden. Die Beine sind hier noch von normaler Gestalt, aber relativ schon so kurz, daß sie nur noch sehr unvollkommen zum Laufen beitragen können und der Bauplan geradezu unorganisch anmutet. Die Fortbewegungsweise wurde dadurch stärker schlängelnd, was sich nun seinerseits im Sinne einer Orthoselektion auswirken und zur weiteren Reduktion der Beine beitragen konnte. Das nächste Stadium wird dann durch Formen bezeichnet, die nur noch ganz kurze, funktionell unbrauchbare Extremitäten besaßen, wie dies die Erzschleiche *(Seps tridactylus)* zeigt. Schließlich verschwanden die Vorderbeine ganz, wie bei *Ophiodes striatus*, weil das anterio-posteriore ontogenetische Differenzierungsgefälle ja zuerst und am längsten andauernd den Vordergliedmaßen kompensatorisch das Baumaterial entzog und keine Sonderselektion der Beine dem mehr entgegenarbeitete. Der mediterrane Scheltopusik *(Ophisaurus apus)* besitzt schließlich nur noch winzige, völlig funktionslose Hinterbeinreste, und bei der Blindschleiche *(Anguis fragilis)* ist äußerlich überhaupt kein Rudiment mehr zu sehen. Erhalten blieb hier nur ein Becken mit einem winzigen Femurrest (Abb. 79). In einzelnen Fällen verlief dabei die Rudimentation aber noch insofern verschieden, als die zum Laufen nicht mehr geeigneten Beine wenigstens noch zum Graben benutzt wurden, wodurch eine entsprechende Selektion wirksam blieb, wie dies H. STEINER und G. ANDERS (1946) sehr schön an verschiedenen Echsenarten nachwiesen. Auch bei den Schlangen wurden die Hinterextremitäten zuletzt reduziert, wie dies die Rudimente bei *Python* und *Ilysia* lehren.

Zumeist verschwanden bei der Rudimentation der Extremitäten, und zwar sowohl bei Reptilien als auch bei Walen, die distalen Partien, d. h. die Phalangen zuerst, während Becken und Femur am längsten erhalten blieben. Es war dies schon von M. FÜRBRINGER (1870) erkannt worden. Auch bei rudimentären Insektenflügeln fehlen vorzugsweise die distalen Adern und Flügelpartien (Abb. 80). Es sind dies also die Teile, die zuletzt differenziert werden und denen daher am leichtesten von vorher ausgebildeten Körperabschnitten Material entzogen werden kann, zumal — speziell bei Wirbeltieren — der Körper während dieser Entwicklungszeit sehr stark anwächst. Dem entspricht es auch, daß nach W. LANDAUERS Untersuchungen (1931, 1934) eine kurzbeinige Hühnerrasse (creeper) dadurch zustande kommt, daß eine generelle Wachstumsverzögerung in dem Zeitraum zwischen der 36. und 72. Bebrütungsstunde gerade das in dieser Zeit bei normalen Hühnern besonders aktive Beinwachstum hemmt und dabei einerseits die größten Beinknochen (Femur) und andererseits die am spätesten angelegten distalen Teile am meisten (vgl. S. 197).

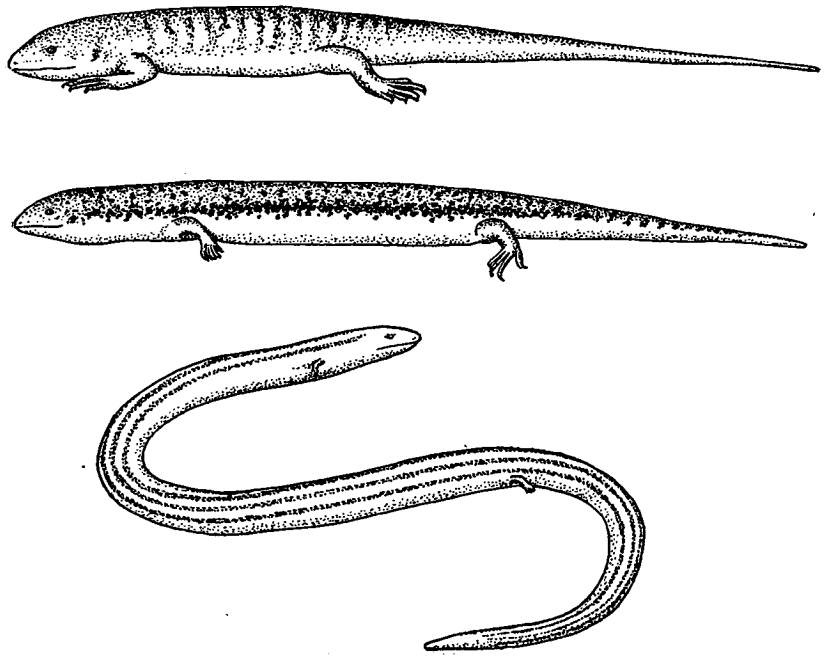
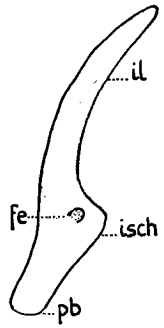


Abb. 78 Stadien sukzessiver Extremitätenreduktion bei Echsen. Von oben nach unten: *Eumeces algeriensis, Chalcides ocellatus, Ophiomorus tridactylus.*

In einigen Fällen treten die Rudimente bzw. noch normal entwickelte Anlagen nur in der Ontogenese auf, um dann in einem bestimmten Stadium wieder völlig abgebaut zu werden. A. N. SEWERTZOFF (1931) bezeichnete diesen Vorgang als Aphanisie. So wird beim Scheltopusik *(Ophisaurus apus)* z. B. zunächst auch eine vordere Extremität angelegt, die aber keine knorpeligen Skelettvorstufen entwickelt und wieder völlig schwindet (bis auf Scapula und Coracoid). Offenbar ist in solchen Fällen die Konkurrenz der Rumpfgewebe zu stark, so daß das Gewebematerial der Beinanlage wieder kompensatorisch verbraucht wird. Auch bei den Hinterextremitäten von Pferden werden ja an den Nebenmetapodien II und IV distalwärts zunächst zehenartige Gliederungen



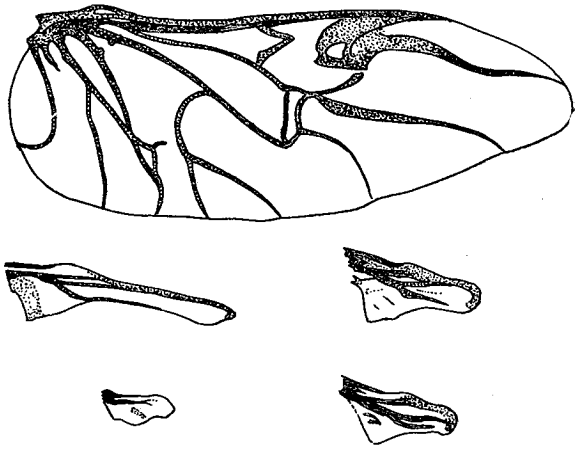


Abb. 79 Abb. 80

Abb. 79 Becken der Blindschleiche *(Anguis fragilis)* mit Femurrest (Fe). (Nach SEWERTZOFF 1931.)
Abb. 80 Ein unreduzierter und vier reduzierte Hinterflügel bei 5 Arten der Laufkäfer-Gattung *Poecilus* Oben: *P. cupreus*. Mitte links: *P. gebleri*, rechts *P. marginalis*. Unten links: *P. expansus*, rechts: *P. lepidus* (Nach MARAN 1927.)

angelegt, die wieder völlig verschwinden, während die Metatarsalia als Griffelbeine erhalten bleiben (O. KRÖLLING 1934). Aphanisie und Rudimentation im engeren Sinne sind also wohl nur dadurch unterschieden, daß im ersteren Falle auch die vorhandene Anlage noch aufgebraucht wird, im letzteren Falle dagegen allmählicher erfolgt, so daß ein Rudiment erhalten bleibt.

Die Erklärung der Rudimentation durch negative Wachstumsallometrie und Materialkompensation macht es nun auch verständlich, daß in so zahllosen Fällen Rudimente, d. h. doch an sich „unnütze" Gebilde, durch derart lange Epochen der Stammesgeschichte bei einem Tiertypus erhalten bleiben können (man denke etwa an die Hinterextremitätenreste von Walen, die durch die ganze Tertiärperiode bis zur Gegenwart hin bestehen bleiben): die erbliche Anlage ist nicht ausgefallen, und die ontogenetische Entwicklung des rudimentären Organs wurde nur so weit eingeschränkt, als der Materialentzug durch kräftiger wachsende Körperpartien dies bedingte. Eine unmittelbare Auslese

am Organ selbst findet nicht statt oder ist ohne wesentliche Bedeutung, denn sonst würde es ja jeweils vollständig verschwinden.

Die erhöhte Variabilität, die von vielen rudimentären Organen bekannt ist (man vergleiche z. B. die Darstellung der Hinterextremitäten von *Ophisaurus* bei SEWERTZOFF 1931, Textfig. 18 A—D; ferner die Abbildung der Hinterflügelrudimente des Laufkäfers *Carabus nemoralis* bei J. KRUMBIEGEL 1936), spricht im übrigen auch dafür, daß hier die Organ-Ontogenese durch kompensatorischen Materialentzug unterbrochen bzw. gemindert wurde. Es handelt sich eben um einen sekundären, unkonstruktiven Vorgang, der ein zuvor ausgeglichenes Korrelationssystem stört. Das zeigt sich weiterhin auch an den Reduktionstypen der Augen von Höhlenasseln (rechts und links oft ungleich) und Höhlenfischen (vgl. C. KOSSWIG 1937, 1949, C. und L. KOSSWIG 1940 und G. DE LATTIN 1939).

Dieses parallele Schwinden der Augen von Höhlentieren ist meines Erachtens den übrigen Rudimentationen entsprechend vielleicht am leichtesten durch Materialentzug zu erklären. Eine entsprechende Ernährungskonkurrenz gilt ja, wie wir sahen (vgl. S. 191), für alle wachsenden Gewebe. Erbliche Varianten, bei denen durch die Wachstumsgradienten anderer Organe den sich differenzierenden Augen Material entzogen wird, würden oberirdisch durch Auslese ausgemerzt werden, während sie in Höhlen erhalten bleiben können, weil andere für das Höhlenleben wichtige Organe (wie z. B. verlängerte Fühler und Beine zum Tasten) derart kompensatorisch wegen ihrer veränderten Wachstumsgradienten gefördert werden. Im übrigen kann die progressive Ausbildung der typischen Höhlentiermerkmale aber auch durch andere Faktoren gefördert werden, so vor allem durch ein Homozygotwerden entsprechender Varianten infolge Kleinheit der Population (vgl. C. und L. KOSSWIG 1936, 1937, G. DE LATTIN 1939), durch Koppelung von Reduktionserscheinungen mit Lichtscheuheit (W. LUDWIG 1942), die neuerdings auch von W. JANZER (1950) experimentell wahrscheinlich gemacht werden konnte, und schließlich auch durch Orthoselektion (z. B. immer gleichgerichtete Auslese von Varianten mit längeren Beinen und Fühlern oder zarterer, für Tastreize zugänglicherer Körperbedeckung). Doch soll auf die Fragen in diesem Zusammenhang nicht näher eingegangen werden.

So können alle orthogenetischen Entwicklungen doch immer wieder auf richtungslose Mutation, Selektion und Allelverlust durch Schwankungen der Populationsgröße zurückgeführt werden. Dazu kommt dann noch die schon einmal erwähnte (S. 66) Einschränkung der phylogenetischen Möglichkeiten infolge des speziellen Körperbaus, die sich z. B. an prädeterminierten Mustern erkennen läßt, wie sie die von der O. VOGTschen Schule bearbeiteten Eunomien zeigen. Ein Anlaß zur Annahme autonomer Entwicklungskräfte auf physiologisch unbekannter Grundlage liegt nicht vor. Wie wir sahen, sind zur Beurteilung der Orthogenese aber stets die komplexen ganzheitlichen Zusammenhänge

im Organismus zu beachten, wie sie sich besonders in den Wachstumsallometrien und Kompensationserscheinungen, aber auch in vielen anderen Korrelationen äußern. Solange wir gerichtete Organumbildungen isoliert betrachten, besteht immer die Gefahr, daß wir das Zustandekommen falsch beurteilen, weil die Auslese oft gar nicht an dem Organ selbst, sondern an einer irgendwie korrelierten Struktur ansetzt.

Es erübrigt sich für uns nun deshalb auch, ein biologisches „Trägheitsgesetz" anzunehmen, wie es O. Abel (1928) aufstellte, um die Erscheinungen der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung, der Orthogenesen und der progressiven Reduktion der Variabilität auf einen gemeinsamen Nenner zu bringen. K. Ehrenberg (1932) fügte auch das „biogenetische Grundgesetz" einem solchen Beharrungsgesetz ein. Alle diese Regeln der Evolution kommen durch Mutation, Selektion und korrelative Bindungen der Merkmale zur Ganzheit eines Individuums zustande, und der an sich richtig erkannte gemeinsame Faktor ist die Beharrung des Erbgutes.

C. Überspezialisierung, Degenerieren und Aussterben

I. Exzessivbildungen und „Überspezialisierung"

Die positive, manchmal auch die negative Wachstumsallometrie macht nun auch das Auftreten von Exzessivbildungen verständlich, die teils als Luxusbildungen ohne erkennbare oder ohne dem Materialaufwande entsprechende Funktion oder als sogenannte Überspezialisierungen in Erscheinung treten. Positiv allometrisch wachsende Organe, wie etwa Stoßzähne, Fangzähne, Geweihe, Schwanzfedern mancher Vögel usw., werden, wie wir sahen, mit der in den Stammesreihen meist zunehmenden Körpergröße automatisch immer exzessiver. Es zeigen deshalb jeweils die Endglieder der Entwicklung die extremste Ausprägung. Unter den heute lebenden Formen sind es infolgedessen jeweils meist die größten Arten, die durch exzessive Organausprägungen ausgezeichnet sind. Auf Abb. 81 sind z. B. einige der exzessivsten Käferformen aus 7 verschiedenen Familien dargestellt: es handelt sich dabei ausnahmslos um Riesenformen, wie der Vergleich mit einer jeweils daneben gezeichneten mittelgroßen Art der gleichen Familie lehrt. Die unproportionierte Vergrößerung betrifft dabei vorzugsweise Mandibeln, Thoraxfortsätze und Vorderbeine, doch sind bei Carabiden und Curculioniden auch die Köpfe und bei *Mormolyce* auch Fühler,

Abb. 81 Exzessivformen verschiedener Käferfamilien. Kleinere nichtexzessive Arten der jeweils gleichen Familien zum Vergleich. 1. *Deliathus incana* (Cerambycide), 2. *Macropus longimanus* (Cerambycide), 3. *Carabus serratus* (Carabide), 4. *Mormolyce phyllodes* (Carabide), 5. *Dynastes tityus* (Dynastide), 6. *Strategus titanus* (Dynastide), 7. *Dynastes hercules* ♂ (Dynastide), 8. *Chalcosoma atlas* (Dynastide), 9. *Mecynodera coxalgica* (Chrysomelide), 10. *Sagra buqueti* ♂ (Chrysomelide), 11. *Rhynchophorus ferrugineus* (Curculionide), 12. *Cyrtotrachelus dux* (Curculionide), 13. *Eutrachelus temmincki* (Curculionide), 14. *Euchirus longimanus* (Cetoniide bzw. Euchiride), 15. *Pelidnota aeruginosa* (Cetoniide), 16. *Chiasognathus granti* ♂ (Lucanide), 17. *Cladognathus giraffa* ♂ (Lucanide), 18. *Lissapterus howittanus* (Lucanide). (Nach HEYNE und TASCHENBERG 1908.)

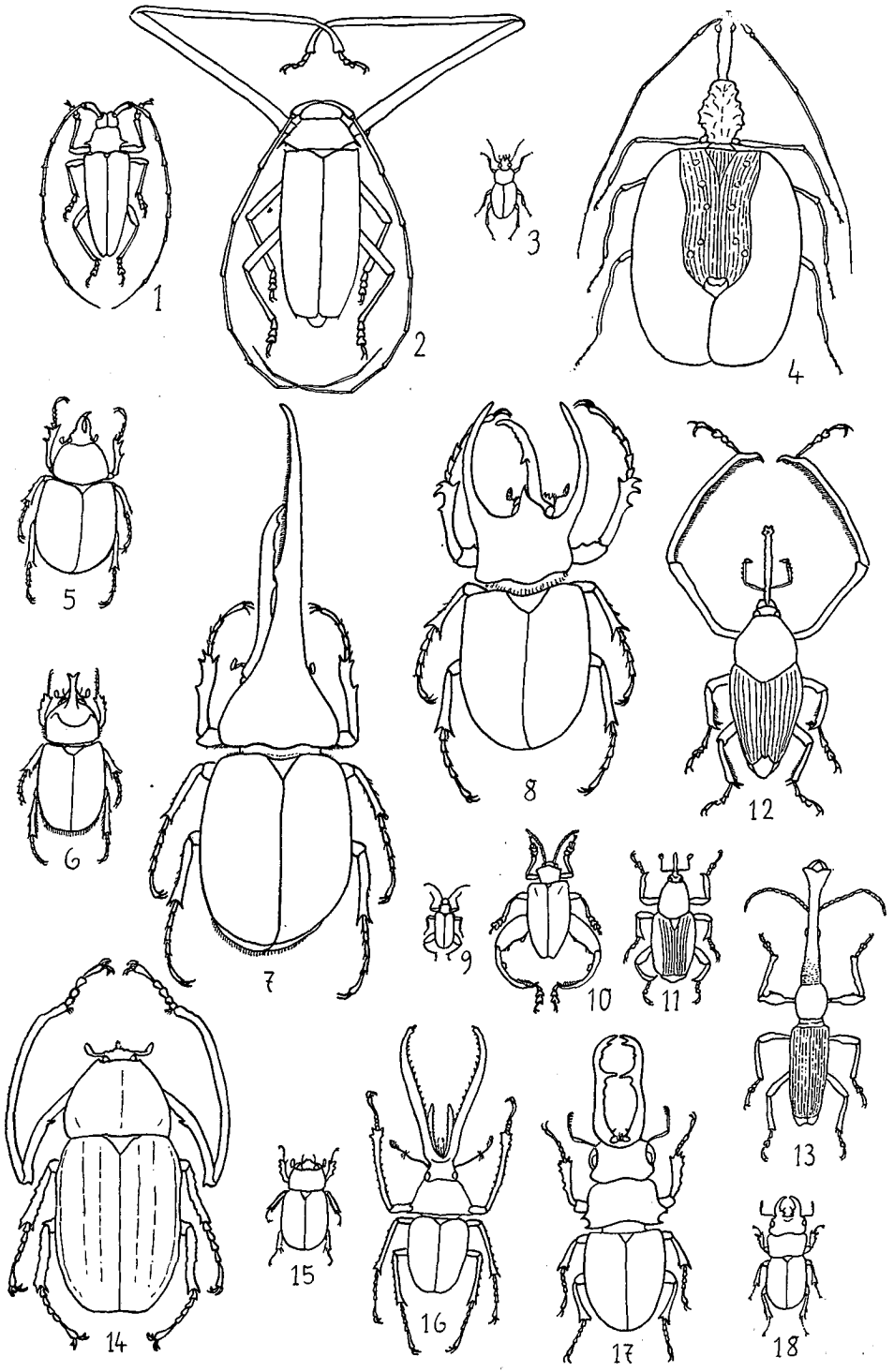


Abb. 81 Beschreibung nebenstehend.

Beine und Elytren, bei *Sagra* auch die Hinterbeine abnorm verändert. Natürlich gibt es auch einige kleinere Arten mit extremer Organausprägung (z. B. der Lucanide *Macrocrates femoratus* oder der Curculionide *Ludovix attenuatus:* vgl. die Tafeln von A. HEYNE und O. TASCHENBERG 1908), aber solche Fälle sind viel seltener, und fast nie handelt es sich um die kleinsten Arten einer Familie. Es besteht also selbst in diesen Fällen noch die Möglichkeit, daß es sich um große Endglieder der jeweiligen Stammesreihen handelt. Daneben kann natürlich auch eine Sonderauslese stattgefunden haben, die an dem fraglichen Organ angriff, weil es von größerer funktioneller Bedeutung war. Bei den beiden erwähnten Ausnahmen ist es z. B. wahrscheinlich, daß die Mandibeln des Lucaniden so wie bei unserem heimischen Hirschkäfer zugleich Waffen bei Paarungskämpfen sind und daß die extrem verlängerte Kopfform des Rüsselkäfers für die Nahrungserlangung wichtig ist.

In anderen Tiergruppen liegen die Verhältnisse ganz entsprechend. In dem auf S. 154 erwähnten Drongo-Rassenkreis *Dicrurus paradiseus* (vgl. CH. VAURIE 1949) haben die größten Rassen exzessive Hauben und z. T. Schwänze. Unter den auf S. 232 erwähnten Dinotherien, Mastodonten und Elefanten haben jeweils die größten Arten die relativ längsten Stoßzähne entwickelt. Beim Mammut schließlich führte diese Verlängerung wegen der vorhandenen Krümmungstendenz zu einer „sinnwidrigen" Ausprägung, indem die Zahnspitzen in erwachsenem Zustande nach oben und hinten zeigen. Bei dem pleistocänen *Elephas columbi* Nordamerikas führte die spiralige Krümmung sogar zu einer Drehung der Zahnspitze nach innen und hinten bzw. unten. Die Geweihe der größten Hirsche, wie der eiszeitlichen Riesenhirsche *(Megaceros)* oder des heute lebenden Wapiti *(Cervus canadensis)*, zeigen die relativ gewaltigste Ausprägung. Die größten Titanotherien *(Brontotherium)* haben die relativ längsten Nasenhörner (Abb. 82). Unter den zu den Notoungulaten gehörigen Astrapotherien sind die Canini am gewaltigsten bei der größten (mehr als nashorngroßen) Art *A. giganteum* ausgebildet (Abb. 83). Die rezenten Walrosse haben gleichfalls riesige Canini, die bei den kleinen obermiocänen Vorfahren der Gattung *Prorosmarus* relativ viel kleiner sind. Die Schweinegattung *Babirussa* von Celebes und Buru mit ringförmig gebogenen und nach oben gerichteten Hauern (Abb. 84) kann diese Zähne zum Wühlen und zur Abwehr kaum gebrauchen. Es ist nicht die größte lebende Schweineart, aber wahrscheinlich die größte ihrer speziellen Stammesreihe. — Die heutige Giraffe ist die größte und relativ langhalsigste Art. Das kleinere Okapi zeigt einen noch relativ kurzen Hals wie die pliocänen Giraffen. — Unter den Sauriern sind gleichfalls die Extremformen jeweils die größten ihrer Verwandtschaft. So war der mit 2 Reihen riesiger vertikaler Knochenplatten längs des Rückens versehene *Stegosaurus* der Unterkreide bis 9 m lang, *Triceratops* der Oberkreide mit riesigen Stirnzapfen und Nackenschild wurde 8 m lang, und auch unter den Flugsauriern entwickelten sich die exzessiv langen, zugespitzten, zahnlosen Kiefer und der kaum weniger

lange Supraoccipitalkamm bei *Pteranodon* der Oberkreide, der mit ausgebreiteten Schwingen 6—7 m klafterte. (Man vergleiche auch das S. 153 über exzessive Vogelschnäbel Gesagte.)

In allen diesen Fällen kann angenommen werden, daß sich die hypertelen Bildungen als allometrisch bedingte Nebenerscheinungen der Körpergrößensteigerung entwickelten. Sie wurden in Kauf genommen, solange sie biologisch noch tragbar waren. Die Auslese setzte eben in erster Linie an dem Merkmal Körpergröße an, deren Steigerung ja, wie wir im vorigen Kapitel sahen, so vielerlei Vorteile mit sich brachte. H. KRIEG (1937) definiert dementsprechend das Luxurieren als „eine Eigenschaft, welche den funktionell zweckmäßigen (nicht nur den notwendigen) Ausbildungsgrad überschritten, einen schädlichen Ausbildungsgrad aber noch nicht erreicht hat". Er sieht in der Ausprägung exzessiver Bildungen allerdings nicht eine allometrisch bedingte Zwangsläufigkeit, sondern ein „Abreagieren von Überschüssen in der Ernährungsbilanz", und er macht dafür geltend, daß es ja die durch die Fortpflanzung physiologisch weniger belasteten Männchen sind, die luxurierende Organe oder ein „motorisches Luxurieren" zeigen (z. B. „Brüllorgien der Brüllaffen, Schreitumulte der Papageien, Kuckucksvögel" u. a. auch außerhalb der Fortpflanzungszeit). Meines Erachtens lassen sich die beiden Ansichten aber durchaus vereinen, wenn man die allometrische Zwangsläufigkeit der hypertelen Bildungen als das Primäre ansieht (der auch kastrierte Weibchen unterliegen) und umgekehrt eine kompensatorische Reduktion der exzessiven Körperteile beim Weibchen infolge der stärkeren physiologischen Beanspruchung bei der Fortpflanzung als das Sekundäre.

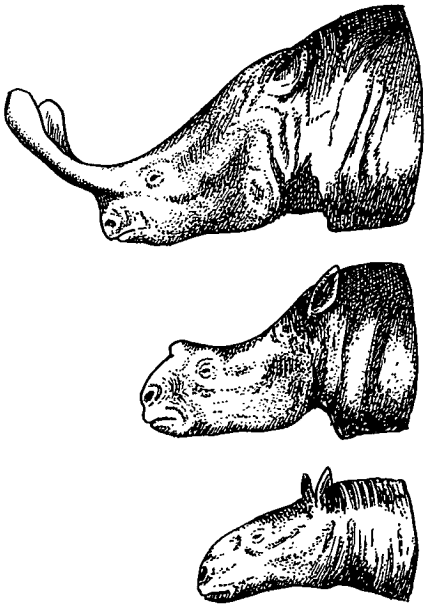


Abb. 82 Orthogenetische Entwicklung exzessiver Nasenhörner in einer Stammesreihe von Titanotherien. Unten *Manteoceras manteoceras* (mittl. Eocän), Mitte *Protitanotherium emarginatum* (ob. Eocän), oben *Brontotherium platyceras* (unteres Oligocän). (Nach OSBORN.)

Bisher haben wir hauptsächlich einzelne exzessive Merkmale besprochen, die durch allometrische Beziehungen zur Körpergröße zustande kamen. Es ist nun weiterhin zu bedenken, daß es auch sehr viele weitere Körperpartien gibt, die in schwächerem Grade positiv oder negativ allometrisch zum Gesamtkörper wachsen, die deshalb nicht zu Exzessivbildungen, aber doch beim Größerwerden der Formen schließlich zu wesentlichen Proportionsverschiebungen

führen. Die veränderten Proportionen geben aber dann zum Teil auch Anlaß zu neuen speziellen Auslesevorgängen, und so führt die Größensteigerung oftmals zu einer Lösung vorhandener Korrelationen und zu einer weitgehenden Wandlung des Bauplanes, die sich als „Degenerieren", aber auch als progressive konstruktive Änderung auswirken kann. Bei den Proboscidiern (Elefantenartigen) z. B. hat

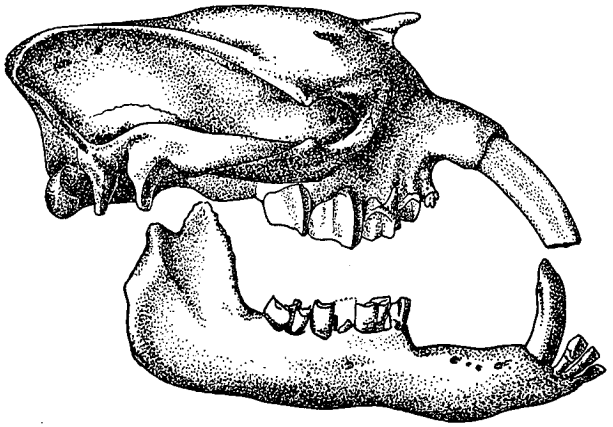


Abb. 83 Schädel von *Astrapotherium* mit exzessiven Zahnbildungen. (Nach WEBER 1927.)

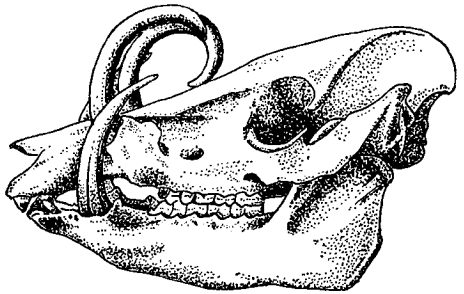


Abb. 84 Schädel des Hirschebers *Babirussa alifurus* mit exzessiven Eckzähnen. (Nach PLATE.)

das positiv allometrische Wachstum des Gesichtsschädels und der 2. Schneidezähne nicht nur zum kompensatorischen Ausfall der anderen Schneidezähne, Eckzähne und schließlich auch der Prämolaren geführt, sondern hat auch eine Sonderselektion eines Rüssels als Greiforgan befördert, wohl nachdem die Lippen infolge zu bedeutender Stoßzahnlänge zum Ergreifen der Nahrung nicht mehr in der Lage waren. Weiterhin führte die negative Wachstumsallometrie des Hirns und damit des Hirnschädels zu einer disproportionierten Schädelform, die in normaler Ausprägung nicht genug Ansatzfläche für die Nackenmuskeln und Rüsselmuskeln geboten hätte — Knochen als zweidimensional wirksame

Gebilde bedürfen einer überproportionalen Steigerung: vgl. das S. 188 Gesagte —, wenn nicht auch hier eine für Säugetiere ganz ungewöhnliche lamellöse Verdickung der Schädelknochen als Sonderentwicklung gefördert worden wäre. Der Zwang zu dem unverhältnismäßig massigen Knochenbau und die damit bedingte Körperschwere machte dann weiterhin die Ausprägung eines besonderen elastischen Sohlenpolsters notwendig. Weitere durch die wachsende Körpergröße erzwungene Konstruktionsänderungen sind mit der veränderten Richtung des Nasenkanals, der Ausbildung von Hirnzentren für die Rüsselinnervierung (Pyramidenbahn), der relativen Breite der Darmbeine usw. gegeben. Primärer Anlaß für alle diese Änderungen war aber die Körpergrößensteigerung. Verglichen mit den kleinen oligocänen Moeritherien, die zwar nicht als unmittelbare Elefantenvorfahren betrachtet werden, diesen aber in vielen prinzipiellen Baueigentümlichkeiten (speziell Schädelproportionen) entsprechen dürften, handelt es sich also um eine weitgehende Wandlung des gesamten Bauplanes, der nun zahlreiche Exzessivbildungen zeigt. Gäbe es keine rezenten und fossilen großen Proboscidier, so würde man einen solchen Bauplan mit Nasengreiforgan und derart extrem langen Schneidezähnen usw. vielleicht für biologisch undenkbar halten! In ähnlicher Weise führte die Körpervergrößerung auch beim Flußpferd (Schädel) und manchen anderen rezenten oder fossilen Riesenformen zur Lösung normaler Proportionen, zur exzessiven „Entartung" des Zahnbaues.

Schließlich dürfen wir nicht vergessen, daß Exzessivbildungen stets auch Entwicklungsmöglichkeiten sind, die unabhängig von gesteigerter Körpergröße und von anderen korrelativen Zusammenhängen richtungslos mutativ entstehen können und die erhalten bleiben, wenn sie nicht schädlich sind. Solche Bildungen erscheinen uns nur jeweils im Vergleich mit verwandten Formen als exzessiv. Dahin gehört z. B. die exzessive Ausprägung komplizierter chitinisierter Genitalarmaturen bei manchen Insektengruppen (es ist ja hier alles stammesgeschichtlich entwicklungsfähig, was im Sinne von Schlüssel und Schloß zusammenpaßt) oder die Ausbildung von extrem langen Penes bei den Nacktschnecken *Limax redii* und *L. gerhardti*, die mit 25—50 cm ein 3—8-faches der Körperlänge erreichen (vgl. B. PEYER und E. KUHN 1928, U. GERHARDT 1944). Auch extreme Verdrehungen von Körper- und Gefiederpartien, wie sie bei der Balz mancher Tiere, speziell bei Vögeln auftreten (Trappe *Otis tarda*, Strauß *Struthio camelus*, Paradiesvogelarten usw.), sind derartige Ausprägungsmöglichkeiten, die prinzipiell nichts anderes erzielen als die weniger exzessiven Balzhandlungen jeweils verwandter Arten. Die phylogenetische Steigerungsmöglichkeit von Balzhandlungen und manchen anderen Instinkthandlungen ist meines Erachtens schon deshalb gegeben, weil in verschiedenen Fällen experimentell erwiesen werden konnte, daß „supranormale" Attrappen konstruiert werden können, die stärker wirken als die normalen Auslöser (vgl. z. B. N. TINBERGEN und A. C. PERDECK 1950).

II. Altern von Stammesreihen und phylogenetisches „Entarten"

Diese Exzessivausbildungen gelten nun vielfach auch als Kennzeichen alternder Stammesreihen. E. HAECKEL (1866), der wohl als erster die „Verblühzeit" (Peracme) der Stammesreihen als besondere Phase erkannte, sah das Kennzeichen der Degeneration einer Gruppe zunächst nur „in einer Beschränkung und Verminderung ihres physiologischen Bestandes und Vermögens" (p. 322). Späterhin wurde aber vielfach auch von einem morphologischen Degenerieren oder von seniler Entartung bzw. Gerontismus gesprochen. A. HYATT (1894) hielt die maximale Einrollung von Ammonoideen, ihre starke Skulptierung und Komplikation der Lobenlinien für derartige Alterserscheinungen. CH. WACHSMUTH und F. SPRINGER (1897) schrieben bei der Diskussion der Crinoideen-Entwicklung: „extravagance of form and rank development in any group is the signal for its speedy extinction." Und C. E. BEECHER (1898, 1901) stellte fest, daß bei Rhizopoden, Korallen, Brachiopoden, Trilobiten, Ammonoideen und Vertebraten vor allem das Auftreten von bestachelten Formen kennzeichnend für das Altern von Stammesreihen sei. R. S. LULL (1925) erkannte bereits, daß eine solche „spinescence" bei Mollusken, Brachiopoden und Krebsen durch Lösung der normalen korrelativen Zusammenhänge zustande kommt: „In general, such excrescences seem like growth force ran riot, as though with the lessening vitality incident to racial old age, it is no longer adequately controlled." In noch schärferer Weise wurde dann in neuerer Zeit das Wesen der phylogenetischen morphologischen Degeneration als die von uns oben besprochene „Loslösung vom Gestalttypischen" (K. BEURLEN 1937, p. 86) charakterisiert. So schrieb auch E. HENNIG (1932, p. 33): „Ein gewisser Auflösungsvorgang, ein Verlust der durch allen Formwandel hin so lange aufrechterhaltenen Gesamtkonstitution ist unleugbar, er geht dem Absterben voraus." Man vergleiche dazu die weiter oben schon genannten Exzessivformen, wie *Brontotherium*, *Triceratops*, *Stegosaurus*, *Pteranodon* usw., die jeweils das Ende von Entwicklungsreihen bezeichnen. Auch T. GISLÉN (1938) betonte bei der Besprechung der Echinodermen-Entwicklung, daß Formen mit exzessiven und stark verkalkten Fortsätzen schnell ausstarben.

Manche dafür in der Literatur angeführten Beispiele sind allerdings wenig zutreffend. So wurden z. B. häufig die „Nebenformen" der Ammonoideenfamilie der Lytoceratiden zitiert, bei denen die normale Spiralform des Gehäuses „entartet" ist, in dem der letzte Umgang abgelöst ist, eine völlig offene Spirale oder eine Hakenform, eine sekundäre Stabform oder turmförmige Aufwindung vorliegt. Aber diese exzessiven Bildungen treten nun nicht etwa nur am Ende der vom unteren Jura bis zur obersten Kreide lebenden Familie auf, sondern die stabförmige *Baculina* findet sich schon im oberen Dogger (mittl. Jura), *Pictetia* mit offener Spirale schon im unteren und mittleren Lias, *Macroscaphites*

mit abgelöstem letztem Umgang und die hakenförmige *Hamites* in der unteren Kreide, die schraubenförmige *Turrilites* in Gault und Cenoman (Abb. 85). Es handelt sich mithin um eine Ammonoideenfamilie, bei der von vornherein eine genetische Labilität der Aufrollung vorliegt. Auch kann die Familie der Lytoceratiden kaum insgesamt als degenerative Endgruppe der Ammonoideen aufgefaßt werden, da sie ja rund 115 Millionen Jahre, d. h. mehr als ein Drittel der Lebensdauer der Ammonoideen (Unteres Devon bis oberste Kreide = rund 300 Millionen Jahre) existierte und andere Familien mit normaler Spirale zudem jünger sind (z. B. Desmoceratiden und Pulchelliiden: untere bis obere Kreide; Engenoceratiden: nur obere Kreide; Prionotropiden: Gault-Senon). Und ganz Entsprechendes gilt für die Nebenformen der Kosmoceratiden, einer

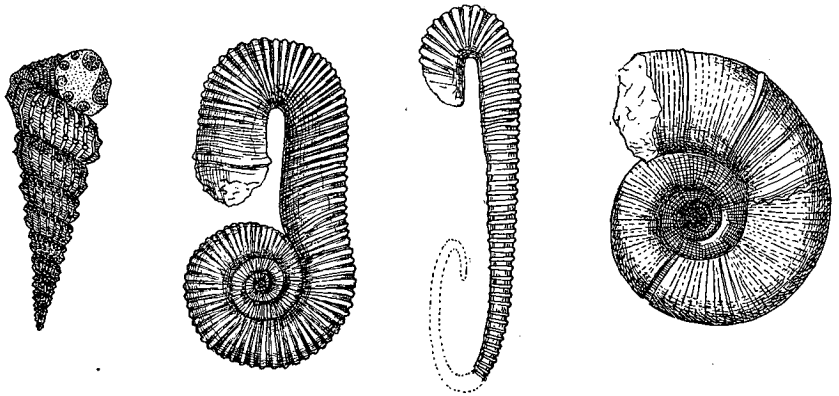


Abb. 85 Exzessive „Nebenformen" der Ammonoideen-Familie der Lytoceratiden. Von links nach rechts: *Turrilites catenatus* (Gault), *Macroscaphites iranii* (Neocom), *Hamites rotundatus* (Gault) und die normal gestaltete *Lytoceras liebigi* (Tithon). (Nach ZITTEL.)

Familie, die vom Dogger bis zur oberen Kreide (Senon) auftrat, und schon im Braunen Jura *Spiroceras* mit offener Spirale und in der Unteren Kreide *Crioceras* mit offener Spirale und völlig abgelöstem, hakenförmig umgebogenem letzten Umgang entwickelte (Abb. 86).

In einigen Fällen wurde aber auch nachgewiesen, daß zumindest unmittelbar vor dem Aussterben von Stammesreihen eine pathologische Degeneration auftritt. So konnte z. B. an den so reichen Höhlenbärenresten der Mixnitzer Drachenhöhle in Steiermark von O. ABEL festgestellt werden, daß bei der Bärenform der obersten, eiszeitlich späten Schichten ein hoher Prozentsatz von Knochenabnormitäten und von degenerierten Zwergtypen wie überhaupt eine anomale Breite der Variabilität auftrat. O. ABEL (1929) erklärte diese Erscheinung damit, daß gerade optimale Lebensbedingungen die Auslese verringert hätten und damit viele degenerative Varianten erhalten geblieben wären, und er ist geneigt, ähnliche Ursachen auch für das Aussterben anderer pleistocäner Großsäuger und auch der großen Saurier verantwortlich zu machen.

Späterhin hat dann auch C. L. FENTON (1931) in einer sehr umfassenden Studie über Formen der Brachiopoden-Gattung *Spirifer* aus den Hackberryschichten des oberen Devon den Nachweis zu erbringen versucht, daß manche älteren Glieder von Stammesreihen, die er innerhalb der einzelnen Arten bzw. Rassenkomplexe unterscheidet, durch zunehmende Runzel- und Querfaltenbildung ausgezeichnet sind oder daß sie Schalenverletzungen nicht mehr so gut ausgeheilt haben wie frühere Stadien. Der sorgfältigen Bearbeitung lagen mehr als 10 000 Individuen zugrunde, doch laufen die verschiedenen phyletischen Reihen leider großenteils parallel nebeneinander durch mehrere Horizonte durch, sodaß gerade der Nachweis des phyletischen Alterns nicht sonderlich zwingend ist. FENTON beruft sich dabei auf C. M. CHILD (1915), der auf Grund seiner zoologischen Regenerationsstudien zu der Ansicht gelangt, daß ein phylogenetisches Altern durch progressive Verschlechterung der Stoffwechselbedingungen des Plasmas auftreten könnte, womit eine unmittelbare Parallele zum individuellen Altern gegeben sei.

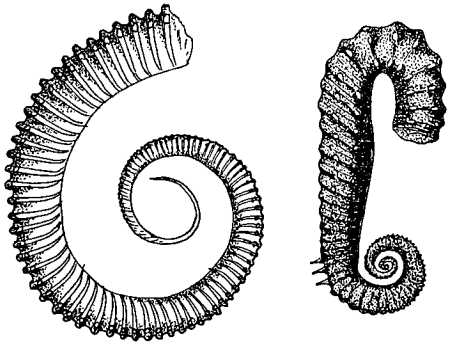


Abb. 86 Exzessive „Nebenformen" der Ammonoideen-Familie der Kosmoceratiden. Links *Spiroceras bifurcatum* (Dogger), rechts *Crioceras (Ancyloceras) matheronianum* (Neocom). (Nach ZITTEL.)

Es bleibt abzuwarten, ob sich derartige physiologische Alterserscheinungen noch mehrfach bei alternden Stammesreihen nachweisen lassen (vgl. auch B. OTTOW 1950, s. u.). Bislang halte ich es für wahrscheinlicher, daß es sich dabei nur um einen der Wege des phyletischen Alterns handelt. Ein rein morphologisches Degenerieren im eigentlichen Sinne des Wortes, d. h. ein Entarten, ein Entfernen vom Gestalttypischen einer Gruppe scheint mir der weitaus häufigere Typ zu sein. Denn ähnlich wie es viele verschiedene Wege der Artbildung und auch der transspezifischen Evolution gibt, existieren wohl auch verschiedene Wege des phyletischen Alterns.

Vor allem aber ist festzustellen, daß in unzähligen Fällen Stammesreihen zugrunde gehen, ohne daß an den letzten Formen irgendwelche morphologischen oder pathologischen Degenerationserscheinungen erkennbar sind. Das gilt z. B. für alle die aus-

gestorbenen Gruppen, die keine Riesen- und Exzessivformen ausbildeten wie unter den Primaten die Tarsioidea, Adapiden, Archaeolemuriden, unter den Protungulaten die Phenacodontiden, Meniscotheriiden, Mioclaeniden, unter den Creodonta die Miaciden usw. (vgl. auch A. REMANE 1951).

III. Aussterben von Stammesreihen

Daß nicht immer ein Zusammenhang zwischen Bauplanentartung und dem Aussterben der betreffenden Stammeslinie besteht, wird noch deutlicher, wenn wir die verschiedenen Ursachen des Aussterbens betrachten (vgl. auch H. F. OSBORN 1906). Hier lassen sich folgende Fälle unterscheiden: 1. Stammesreihen können zugrunde gehen, weil sie von konkurrenzüberlegenen Formen verdrängt werden. 2. Zwangsläufige Exzessivbildungen, darunter auch Riesenwuchs allein, oder zu einseitige Spezialisierung an bestimmte Umweltbedingungen können die Formen ungeeignet machen, sich gegenüber neuen Konkurrenten zu halten oder sich Umweltänderungen durch Konstruktionsänderung (selektiv) anzupassen. 3. Stärkere Umweltänderungen allein (Klimaänderungen, neue Feinde, usw.) können genügen, auch nicht-exzessive Formen auszurotten. Einzelne Arten können auch durch Krankheiten oder Seuchen aussterben. 4. Die Formen können infolge infraspezifischer Konkurrenz, d. h. infolge ihrer eigenen Weiterentwicklung, verschwinden. — Schließlich können die Formen auch mehr oder minder unverändert persistieren d. h. bis zur Gegenwart fortleben. Betrachten wir nun einmal diese Möglichkeiten etwas genauer.

1. Wir hatten schon bei der Besprechung der explosiven Formenaufspaltung (S. 113) festgestellt, daß Tiergruppen durch neuentstandene bzw. neu zugewanderte, konkurrenzüberlegene Gruppen schnell verdrängt werden können. So erlöschen z. B. die Urraubtiere (Creodonta) im oberen Eocän mit dem Beginn der Feliden und Caniden (speziell Cynodictinen). Die im oberen Eocän fast völlig aussterbenden Tarsioidea werden von den im Oligocän beginnenden Catarrhinen abgelöst. Die Paläodictyopteren verschwinden im Oberkarbon mit dem Aufblühen höherer Insektenordnungen. Am Ende der Trias werden die Mesoammonoideen von den Neoammonoideen abgelöst usw. Degenerationserscheinungen der aussterbenden Tiergruppen sind dabei meist nicht nachzuweisen. Wohl aber konnte in vielen Fällen wahrscheinlich gemacht werden, daß die konkurrenzunterlegenen Formen ungenügende oder „fehlgeschlagene" Anpassungsrichtungen zeigen, wie dies etwa das Gebiß der Titanotherien lehrt (vgl. S. 123). Bei Vertebraten war die Konkurrenzunterlegenheit oft auch mit der relativen Kleinheit des Hirns gegeben (Amblypoden, Titanotheriiden, Creodonta usw.).

Eine solche transspezifische Konkurrenz wirkte sich z. B. auch auf die südamerikanische Fauna, speziell auf die dort lebenden Xenarthra und Toxodonten dezimierend aus, als eine pliocäne Landverbindung die Einwanderung von Artiodactylen, Perissodactylen, Carnivoren usw. vom nordamerikanischen

Kontinent ermöglichte. Die weitgehende Vernichtung der bodenständigen Fauna in Australien und Neuseeland durch die Einführung holarktischer Tiere (z. B. die Verdrängung des Beutelwolfs, *Thylacinus*, und des „Teufels", *Sarcophilus*, auf dem australischen Festlande durch den Dingo) ist ein weiteres bekanntes Beispiel (vgl. auch T. S. PALMER 1898). Auch hier zeigen die aussterbenden Formen im allgemeinen keine Degenerationserscheinungen. Es erübrigt sich wohl, diese bekannten Tatsachen näher auszuführen.

2. Von größerem theoretischem Interesse sind aber die Fälle, bei denen die Ursache des Aussterbens weniger oder gar nicht durch Konkurrenten, sondern durch die eigene Entwicklungsrichtung bedingt ist. Hier handelt es sich also um Gruppen oder Einzelformen, bei denen eine zwangsläufige Phylogenese zum Aussterben führt und die Annahme autonomer Entwicklungstendenzen besonders naheliegt.

Das Studium fast aller formenreichen Stammesreihen läßt erkennen, daß die Spezialisierung im allgemeinen anwächst. Die so viel diskutierte Entwicklung der Pferde z. B. führte von kleinen omnivoren, mehrzehigen Protungulaten zu spezialisierten, einzehigen Lauftieren mit Mahlzähnen, die auf harte Pflanzennahrung eingestellt sind. Aus mehr oder minder omnivoren, kleinen Urraubtieren *(Creodonta)* entwickelten sich die spezialisierten Feliden, Caniden, Musteliden mit Brechscherengebiß und besseren Sinnesorganen. Aus einem frühen Seitenzweig entstanden über relativ kleine Urwale *(Archaeoceti)* mit raubtierhaftem Gebiß, flossenartigen Vorderextremitäten und Schwimmschwanz schließlich die riesigen Bartenwale, die ganz auf Planktonnahrung eingestellt sind, usw. Die Wandlungen waren weitgehend zwangsläufig, da die Varianten mit besseren Anpassungen im Daseinskampf, besonders im infraspezifischen, bevorteilt waren. Oftmals kam es damit auch zu einer immer engeren Stenökie. Diese jeweils in der Gegenwart bestehenden Vorteile schlossen aber Gefahren für die Zukunft ein: bei starken Umweltänderungen vermochten sich viele dieser Spezialisten nicht mehr umzustellen, zumal verloren gegangene Körperteile (z. B. Zehen, Eckzähne) sich in gleicher Form nicht wieder bilden konnten (vgl. das auf S. 131ff. über Irreversibilität Gesagte). So gingen bei der Umwandlung des *Yoldia*meeres in den *Ancylus*-See alle stenohalinen Meerestiere zugrunde. Bei der eiszeitlichen Vernichtung der präglazialen Waldgebiete in Innerasien wurde die Waldfauna fast völlig vernichtet. In Ostafrika zogen sich bei der postglazialen Versteppung die Waldbewohner zunächst auf die inselhaften Waldrelikte zurück, um schließlich mit diesen großenteils zu verschwinden. Nur unverhältnismäßig wenige Formen vermochten sich auf das Steppenleben umzustellen wie z. B. die Eichhörnchen der Gattung *Xerus*, die Grabtiere wurden (vgl. E. LÖNNBERG 1929). Die selektiv zwangsläufige Spezialisierung führt also oftmals in eine Sackgasse, aus der es keinen Ausweg mehr gibt (vgl. auch H. F. OSBORN 1906 und H. DECUGIS 1941).

Aus einer solchen Sackgasse kann gelegentlich die Phylogenese wieder herausführen, wenn dann die Differenzierung gewissermaßen noch einmal umkehrt, indem die Spezialisierungen dadurch verringert werden, daß sich der Bauplan „verjugendlicht", d. h. daß die noch weniger spezialisierte Jugendphase relativ verlängert wird und spezialisierte Endstadien ausfallen. Wir werden solche Fälle bei der Diskussion der Neubildung von Bauplänen besprechen (vgl. Kap. 6E). Aber insgesamt sind anscheinend Selektionslagen selten, die eine derartige Umkehr begünstigen. Oft spielt dabei auch ein Funktionswechsel von Organen und Strukturen eine Rolle.

Als besonders ungeeignet für eine Umstellung bei Umweltänderungen, wozu auch der Wechsel von konkurrierenden Tierformen, Feinden, Krankheitserregern usw. zu rechnen ist, erwiesen sich natürlich stets die Exzessivformen, die ja, wie wir sahen, oft auch gleichzeitig Riesenformen sind. Aus riesigen Huftieren oder aus den im Körperbau noch am ehesten dazu geeigneten tapir- bis elefantengroßen Gravigraden (Riesenfaultieren bzw. Riesenameisenbären) konnten sich nicht Klettertiere, Grabtiere oder Flugtiere entwickeln, worauf schon A. R. WALLACE (1891, S. 607) hinwies. Gut geeignet für derartige Konstruktionsänderungen waren dagegen stets kleine, wenig spezialisierte, z. B. omnivore Tierformen, die wegen der mangelnden Spezialisierung zumeist keine große Formenfülle entwickelt haben. Es handelt sich hier um die schon von ERNST HAECKEL (1866) erkannten „Generalisten". In ihrer vollen Tragweite waren diese Tatsachen zuerst von E. D. COPE diskutiert und in seinem "law of the unspecialized" festgelegt worden. COPE schrieb (p. 172): "The validity of this law is due to the fact that the specialized types of all periods have been generally incapable of adaptation to the changed conditions which characterized the advent of new periods ... Such changes have been often specially severe in their effects on species of large size ... On the other hand plants and animals of unspecialized habits have survived ... Animals of omnivorous food habits would survive where those with required special food would die. Species of small size would survive a scarcity of food, while large ones would perish ...". Diese höchst bedeutsame Entwicklungsregel hat sich immer wieder bestätigt, und sie kann auch umgekehrt als heuristisches Prinzip zur Aufdeckung von Ahnenformen Anwendung finden.

Das Aussterben von Riesenformen wird dann, wie wir sahen, noch weiterhin dadurch gefördert, daß häufig auch infolge positiver Wachstumsallometrien als Nebenerscheinung der Größenauslese Exzessivorgane entstanden sind, deren relative Größe bereits die Grenze des biologisch Tragbaren darstellt. Für derartige Formen kann ein verhältnismäßig minimaler Umweltwechsel und vor allem jede neu auftretende transspezifische Konkurrenz zu schneller Ausrottung führen. Viele Riesentypen existierten deshalb nicht nur als Art, die ja meist relativ kurzfristig auftritt, sondern als Konstruktionstyp nur relativ kurze geologische Epochen hindurch.

A. R. Wallace (1891, p. 607) und später vor allem E. Devaux (1928) hatten angenommen, daß auch die bei Riesentieren allgemein festzustellende Verzögerung der Geschlechtsreife und die damit verbundene Verminderung der Nachkommenzahl sowie die längere Gefährdung der Jungtiere infolge verlängerter Wachstumsperiode zur Ausrottung beigetragen haben. Hier ist indessen zu bedenken, daß die Verringerung der Nachkommenzahl der großen Säugetiere durch eine erhöhte Brutpflege wahrscheinlich völlig kompensiert wird, denn auch poikilotherme Tiere mit Brutpflege zeigen eine sehr weitgehende Verminderung der Nachkommenzahl und sind trotzdem nicht selten geworden. Und eierlegende Großtiere haben, wie wir bereits besprachen, sogar eine besonders große Nachkommenschaft.

3. In einer Anzahl von Fällen mag das Aussterben auch durch eine unmittelbare Vernichtung von Arten zustande gekommen sein. Exakte Unterlagen dafür haben wir wenig, doch sind manche der diskutierten Vermutungen nicht von der Hand zu weisen. So hat die erwähnte pliocäne Einwanderung von Caniden, Feliden und speziell von Machairodontinen (Säbelzahnkatzen) in Südamerika sehr wahrscheinlich zum Untergang vieler der wenig wehrhaften Zahnarmen (Xenarthra) geführt. Durch die Einführung von neun indischen Mungos *(Herpestes mungo)* auf Jamaika im Jahre 1872, die sich außerordentlich schnell vermehrten, wurden in kurzer Zeit vernichtet: fast alle Ratten, der Nager *Capromys*, viele Arten von Schlangen, Eidechsen, Landkrabben, Schildkröten, die bodenbrütenden Tauben *Columbigallina passerina* und *Geotrygon montana* sowie der Sturmvogel *Aestrelata caribboea* (T. S. Palmer 1898).

Auch Krankheiten und Epidemien haben vielleicht gelegentlich Arten von beschränkterer Verbreitung ausgelöscht. So konnte z. B. B. Ottow (1950) durch Untersuchung sehr umfangreichen Knochenmaterials der in historischer Zeit ausgestorbenen, flugunfähigen Riesentaube *Pezophaps solitaria* nachweisen, daß diese Art in fast allen Individuen an einer offenbar erblichen Knochenerkrankung litt, die in den Bereich der Osteogenesis dysplastico-exostotica zu rechnen ist. Eine solche Erkrankung hätte möglicherweise auch ohne Zutun des Menschen zum Aussterben der Art führen können. Auch von Höhlenbären ist ja bekannt, daß sie relativ häufig an Knochentuberkulose und an Arthritis deformans litten (G. Tavani 1951).

Das Erlöschen von über mehrere Kontinente hinweg oder in mehreren Ozeanen verbreiteten Tiergruppen ist aber derart nicht zu erklären. Vor allem ist es der generelle scharfe Faunenwechsel zwischen der obersten Kreide und dem untersten Tertiär, der die Möglichkeit einer unmittelbaren Ausrottung immer wieder nahelegte, denn hier verschwinden die bis dahin so formenreichen Dinosaurier, Plesiosaurier (M), Mesosaurier (M), Ichthyosaurier (M), Pterosaurier, die Ammoniten (M) und Belemniten (M) (bis auf ganz vereinzelte Nachzügler), die Rudisten (M), Inoceramen (M), Nerineen (M) und andere

Gruppen. Es sind also gerade weit verbreitete Meerestiergruppen (M), die untergehen. Vielleicht ist auch hierbei die Konkurrenzüberlegenheit höherer Gruppen entscheidend gewesen, denn diese wichtige geologische Zeitenwende fällt ja zusammen mit dem Aufblühen der Säugetiere und Vögel und im Meere der Knochenfische und größerer Haie. Daß sich dabei die schon seit der oberen Trias existierenden Säugetiere nicht schneller gegenüber den großen Sauriern durchgesetzt hatten, liegt möglicherweise daran, daß die Homöothermie zunächst eine relativ geringe Konkurrenzüberlegenheit darstellte. War doch in der Juraperiode und im Paleocän das Klima auf der Erde generell anscheinend sehr ausgeglichen warm (M. Schwarzbach 1950), so daß auch die poikilothermen Tiere praktisch relativ homöotherm, zumindest aber „warmblütig" waren (vgl. auch B. Rensch 1952).

Es kann schließlich auch noch mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß kosmische Ursachen für das Aussterben der Riesensaurier verantwortlich waren. Es besteht vor allem die Möglichkeit, daß vorübergehend zu wenig ultraviolettes Licht einstrahlte, denn die in 40 bis 50 km Höhe befindliche ozonreiche Schicht, welche die kurzwelligen Strahlen absorbiert, weist auch heutzutage wenigstens an den Polen eine starke Schwankung auf (P. Götz 1931). Da Vitamin D meist unter dem Einfluß ultravioletter Strahlung im Tierkörper gebildet wird, könnte also zeitweilig eine Avitaminose eingetreten sein, die vielleicht gerade bei großen Wasserwirbeltieren, die ohnehin weniger bestrahlt werden als Landtiere, zur Rachitis der Jungtiere geführt hat. An konkreten Belegen für diese Annahme fehlt es jedoch.

Wenig wahrscheinlich ist wohl die von A. Audova (1929) ausgesprochene Hypothese, daß zeitweilig die Temperatur für das Erbrüten der Eier von Riesensauriern nicht ausreichte, denn einmal ist nicht sicher, ob die Riesensaurier Eier legten, zum anderen müßten davon doch all die übrigen Saurier, welche diese Zeitenwende überlebten, darunter die großen Krokodile, genau so betroffen worden sein, und vor allem war das Klima an der Wende zum Tertiär sehr wahrscheinlich ausgesprochen warm.

Wohl aber können manche wärmeangepaßten Formengruppen im Pliocän und Pleistocän infolge der generellen Abkühlung der Erdoberfläche zugrunde gegangen sein. So starben z. B. in dieser Zeit sehr viele charakteristische Tiergruppen im östlichen Atlantischen Ozean aus, wie S. Ekman (1935) nachwies.

4. Auf das Verschwinden vieler Tierformen durch infraspezifische Konkurrenz, d. h. durch Überlegenheit einzelner erblicher Varianten, brauchen wir nicht einzugehen, denn hier handelt es sich ja um den normalen Ablauf der Phylogenese, bei dem eine Art sukzessive durch eine andere ersetzt wird.

Wir können uns aber noch die Frage vorlegen, welche der drei besprochenen Möglichkeiten des Aussterbens wohl die verbreitetste war. Überblicken wir dazu möglichst viele Stammesreihen mit einigermaßen gesicherter Stufenfolge, so ergibt sich ein deutliches Vorherrschen des Aussterbens infolge

transspezifischer Konkurrenzunterlegenheit. Das Aussterben infolge der zunehmenden Spezialisierung, deren Gefahren nicht vermieden werden können, weil sie in der Zukunft liegen, während die Auslese aber von den Faktoren der jeweiligen Gegenwart beherrscht wird, tritt dagegen etwas zurück, so auffällig auch gerade der Untergang der Riesen- und Exzessivformen ist. Und es ist auch dabei der letzte Anstoß, der zum Untergange führt, nicht notwendig ein „innerer", sondern zumeist wohl eine Konkurrenzunterlegenheit gegenüber weniger exzessiven Gruppen, denn man darf sich wohl all diese exzessiven Formen, von Menschen in geeigneten Biotopen gehegt, als durchaus lebensfähig denken.

Jedenfalls bleibt stets zu beachten, daß es verschiedene Typen des Aussterbens gibt, die allein oder kombiniert wirksam gewesen sein können, und daß auch das Aussterben infolge zwangsläufigen Riesenwuchses (Copesche Regel) und damit oft automatisch verknüpfter Exzessivbildungen durch Auslesevorgänge zustande kommt und keinen Anlaß für die Annahme einer unbekannten Entwicklungsautonomie bietet. Und dann sei auch nicht vergessen, daß das Aussterben von Tiergruppen keine gesetzmäßige Phase eines Entwicklungscyklus darstellt, denn alle Ascendenten der heutigen Tierformen haben sie ja nie durchgemacht, und auch die Ascendenten der meisten in den jüngeren Erdepochen ausgestorbenen Gruppen haben einen langen und sehr mannigfachen Wandel erfahren, bis es schließlich einmal zum Aussterben kam.

D. Auswirkung der Evolution auf verschiedenen Stadien des Individualcyclus

I. Verursachung und Klassifizierung phylogenetischer Abwandlungen der Ontogenese

Alle Evolution beruht letztlich auf Mutation von Genen, Chromosomen, des ganzen Genoms oder des Cytoplasmas der Keimzellen. Damit ist materiell der ganze Individualcyklus zumindest in der Struktur der Chromosomen abgewandelt. Die morphologisch oder physiologisch kenntliche Auswirkung der Mutation kann dementsprechend in der ganzen Ontogenese von den Furchungsteilungen an deutlich werden. Zumeist ist sie aber, wie wir dies schon im 2. Kapitel kurz besprachen, erst in späteren Stadien sichtbar. Die mutativ abgeänderten Merkmale können nun weiterhin insofern einen sehr verschiedenen Einfluß auf die Ontogenese ausüben, als sie manchmal durch Steuerung vornehmlich nur einer einzigen Reaktion (vgl. die Ausprägung der Augenpigmente bei Insekten oder die Argininsynthese bei *Neurospora*) wirksam werden, während sie in anderen Fällen längere Ontogeneseperioden oder gar die gesamte Ontogenese abändern. Neben qualitativen Abwandlungen treten dabei besonders häufig

quantitative Änderungen auf, die durch Beschleunigungen (Accelerationen) oder Verlangsamungen (Retardationen) der Ontogenese, einzelner Ontogenesephasen oder der Ontogenese nur einzelner Organe oder Strukturen, d. h. durch Heterochronien, zustande kommen. H. Schmidt (1925) hatte bei Studien an Ammonoideen festgestellt, daß Entwicklungsbeschleunigung (Tachymorphie) und Entwicklungsverlangsamung (Bradymorphie) zu den normalen Formen der Variation gehören. Bei dem oberkarbonischen *Eumorphoceras reticulatum* erreichen z. B. manche Formen das sogenannte „*dorsalis*"-Stadium früh und sind dann in erwachsenem Zustande enggenabelt, während andere Individuen aus der gleichen Bank (Fundort Gevelsberg) infolge langsamer Entwicklung auch in erwachsenem Zustande noch relativ weitgenabelt bleiben. Da Beschleunigungen und Verlangsamungen das Gefüge der normalen Reaktionsabläufe bei der Differenzierung gelegentlich stark verschieben, vermögen sie manchmal sehr weitgehende Änderungen, auch solche von ausgesprochen konstruktiver Natur, hervorzubringen, wie wir dies schon im Kapitel 6 B II besprachen. Weiterhin kann die individuelle Entwicklung durch Ausfall einzelner Phasen eine Abkürzung (Abbreviation) oder durch Hinzufügung zu den Endstadien eine Verlängerung (Prolongation) erfahren.

Gerade durch solche Änderungen im Entwicklungstempo einzelner Phasen oder einzelner Organe und Strukturen, durch die sich das ganze Gefüge der ontogenetischen Reaktionsketten verändert und die Proportionierung der Organe und Gewebe abgewandelt wird (vgl. Kap. 6 B II), können sich nun auch manche Erbfaktoren, die selbst unverändert bleiben, nicht mehr in der normalen Weise oder eventuell auch gar nicht mehr auswirken. Dadurch können gewissermaßen viele Merkmale potentiell bleiben oder nur bei seltenen Genkombinationen oder speziellen Modifikationen wieder manifest werden (wie z. B. manche gelegentlichen „Atavismen"). Die fast stets so weite Reaktionsnorm wird dadurch zum Teil verständlich (Extrem: Heteromorphosen).

Mit der Weite der Reaktionsnorm steht es andererseits auch wieder in Zusammenhang, daß manche Strukturen sich überhaupt erst mit dem Einsetzen der Funktion, also letztlich modifikatorisch ausprägen. Die Struktur der Lunge von Amphibien wird z. B. autonom vorgebildet, doch unterbleibt die normale Ausprägung der Gewebe, wenn die Tiere künstlich an der Lungenatmung gehindert werden (vgl. A. A. Maschkowzeff 1937). Bei höheren Wirbeltieren treten die endgültigen Strukturen dagegen schon im vorfunktionellen Stadium auf. Die mangelnde Ausprägung der Sehsphäre im Vorderhirn bei Hunden, deren Augen durch Vernähen der Lider nach der Geburt nicht in Funktion treten (H. Berger 1901), erläutert diese Beziehungen zwischen Erbanlagen und Umwelt in ähnlicher Weise.

Wir sehen also, daß insgesamt außerordentlich vielseitige Wandlungen mit jeder Veränderung einzelner Ontogenesephasen verknüpft sein können. Um

nun zu ermitteln, welche Änderungen der Ontogenese im tatsächlichen Ablauf der Phylogenese die häufigeren oder vorherrschenden sind, muß man zunächst natürlich die fossilen Urkunden vergleichen. Leider sind diese nun im ganzen ziemlich dürftig. Nur in wenigen Fällen ist uns die ontogenetische Entwicklung einzelner Merkmale bei den Arten einer Stammesreihe bekannt. Am günstigsten sind die Schalenstrukturen von Mollusken, weil hier nicht selten die Sukzession der ontogenetischen Änderungen auch an erwachsenen Schalen noch deutlich ist, so z. B. die Zunahme der Skulpturen von Schneckengehäusen oder die Wandlung der Lobenlinien, d. h. der Anwachslinien der einzelnen Kammern bei Ammonoideen. Auch sind von manchen Wirbeltieren Skelettproportionen verschiedener Jugendstadien bekannt. Stets fehlt es aber an einer Kenntnis der frühen Ontogenese fossiler Tiere.

Es ist deshalb notwendig, verwandte Arten oder Arten verwandter Gattungen oder Familien rezenter Tiere zu vergleichen, soweit wir von ihnen annehmen dürfen, daß sie von einer gemeinsamen Ahnform abstammen. In solchen Fällen können wir die gesamte Ontogenese daraufhin prüfen, wieweit sie bei zwei Arten morphologisch identisch ist und wann sich Gabelpunkte der Entwicklung finden. Derartige phänogenetische Studien, wie sie schon von V. Haecker (1918, 1925) in klarer Erkenntnis ihrer Bedeutung propagiert wurden, sind besonders von J. Sewertzoff und seiner Schule (vgl. 1931), aber auch von anderen Autoren durchgeführt worden. Überblicken wir die bis heute vorliegenden Resultate, so können wir feststellen, daß die phylogenetischen Abänderungen der Ontogenese auf den verschiedensten Entwicklungsstadien deutlich werden können. In manchen Fällen weichen die beiden Ontogenesen schon von den Furchungsstadien oder von der ersten Anlage der Organe an voneinander ab: es liegt eine Archallaxis im Sinne von Sewertzoff vor. In anderen Fällen liegt der sichtbare Gabelpunkt der verglichenen Entwicklungszeiten später: es handelt sich um Deviationen verschiedener Art. Manchmal betrifft die Abweichung auch nur frühere oder mittlere Stadien, um dann beim Heranwachsen des Tieres wieder sukzessive geringer zu werden. Es kann aber auch eine Hinzufügung zu den Endstadien, eine Anabolie im Sinne Sewertzoffs vorliegen. Weiterhin können auch Zwischenstadien unterdrückt werden (Abbreviationen), und auch durch Accelerationen und Retardationen kann die Differenz der verglichenen Reihen kompliziert werden. Beim Vergleich fossiler Ontogenesen ganzer Stammesreihen läßt sich schließlich manchmal auch feststellen, daß Merkmale, die ursprünglich in späteren Stadien auftreten, im Laufe der Phylogenese sukzessive immer früher erscheinen oder daß Jugendmerkmale sukzessive auf immer spätere Stadien übergreifen, daß Proterogenesen vorliegen.

Wir wollen nun für alle diese Fälle einzelne charakteristische Beispiele besprechen, um daran die Regelhaftigkeiten der phylogenetischen Ontogeneseänderung aufzuzeigen und um zu prüfen, welche Entwicklungswandlungen vorherrschen bzw. welchen davon eine besondere Bedeutung für die Entstehung neuer Organe und Strukturen sowie neuer Baupläne zukommt.

II. Archallaxis

W. Garstang (1922) hatte eine Evolution durch Abänderung früher Stadien der Ontogenese als Neogenese bezeichnet. A. N. Sewertzoff (1931) sprach von Archallaxis, wenn „schon die erste embryonale Anlage des Organs bei den Nachkommen von Anfang an in einer bestimmten Richtung verändert wird". In solchen Fällen findet eine Rekapitulation im Sinne der biogenetischen Regel (s. u.) also nur von solchen Stadien statt, die vor der Anlage des betreffenden Organs auftreten. Von einer solchen Organ-Archallaxis muß man meines Erachtens nun auch noch eine totale Archallaxis unterscheiden, bei der auch schon die früheste Ontogenese Abweichungen gegenüber der phylogenetischen Ausgangsform zeigt.

Die für eine vollständige kausale Analyse wünschenswerte genetische Grundlage einer archallaktischen Abänderung läßt sich natürlich im allgemeinen nur bei infraspezifischen Differenzen ermitteln. So zeigt z. B. die Mutante minute 1 von *Drosophila melanogaster* schon am Ei Form- und Farbunterschiede (Y. C. Li 1927). Bei transspezifischen Abänderungen lassen sich die genetischen Grundlagen zunächst nicht ausreichend klären, da Kreuzungsexperimente von Arten und Gattungen zumeist zu letalen Bastardbildungen oder zu Unfruchtbarkeit der Nachkommen führen. Wir bleiben also auf vergleichende Ontogenesestudien angewiesen, die nun aber durch Transplantations- und Explantationsexperimente eine derartige Vertiefung erfahren können, daß mit der Beurteilung der Entwicklungspotenzen, Affinitäten und Induktionswirkungen von einzelnen Furchungszellen und Organanlagen auch Rückschlüsse auf die genetischen Ursachen eine festere Grundlage erhalten.

Eine totale Archallaxis ist morphologisch am leichtesten bei Ontogenesetypen kenntlich, bei denen schon Ei und erste Furchungsstadien eine Differenzierung zeigen, d. h. bei Tierformen mit Mosaikeiern. Als Beispiel sei die Entwicklung des Oligochaeten *Pachydrilus lineatus* (Familie der Enchytraeidae) genannt, die nach A. Penners' Untersuchungen (1930) von der des verwandten *Tubifex rivulorum* schon von der Eizelle an Abweichungen zeigt. Es fehlen hier die Polplasmen, die für *Tubifex* kennzeichnend sind (Abb. 87), und es ist infolgedessen mehr Dottermaterial vorhanden. Bei der einsetzenden Entwicklung wird damit eine ungewöhnliche Vergrößerung der beiden Somatoblasten bedingt, die den größten Teil des Keimes ausmachen, so daß die Entodermzellen an Masse zurücktreten, während diese bei *Tubifex* die Hauptmasse des Keimes bilden. Das hat zur Folge, daß sich der Keimstreif relativ wenig ventralwärts krümmt und nicht wie bei *Tubifex* spiralig aufrollt und daß weiterhin die paarige Anlage des Zentralnervensystems sich verhältnis-

mäßig spät vereinigt und im Gegensatz zu *Tubifex* die Ausprägung des Darmes eher beendet ist als die des Bauchmarks. Auch schließt sich der Urmund zuletzt am Vorderende, bei *Tubifex* dagegen zuerst am Hinterende. So haben also die miteinander verwandten Oligochaeten *Pachydrilus* und *Tubifex* eine in allen Stadien vom Ei an recht stark unterschiedene Embryogenese.

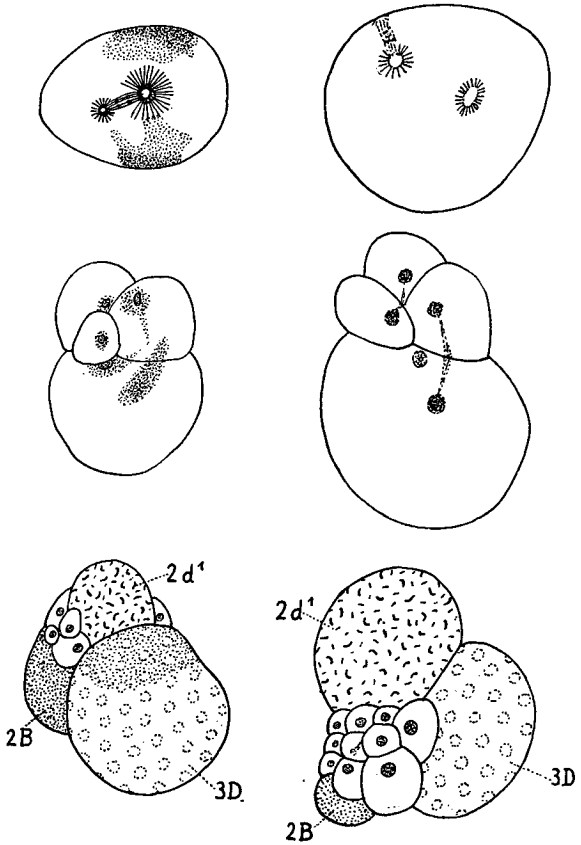


Abb. 87 Unterschiede zweier Oligochaetenarten in den ersten Furchungsstadien. 1-, 4- und 17-Zellenstadium von *Tubifex rivolorum* (links) und *Pachydrilus lineatus* (rechts). Polplasma punktiert. Homologe Blastomeren gleich gekennzeichnet. (Nach PENNERS 1922 und 1930.)

Bei Echinodermen ist die frühontogenetische Sonderung vieler artlicher und gattungsmäßiger Merkmale durch Bastardierung, durch Aufzucht isolierter Blastomeren und Blastomerengruppen sowie vor allem auch durch die Keimblattchimären festgestellt worden. Es sei dafür verwiesen auf L. VON UBISCHS schöne Studien, wie sie z. B. 1933 einmal zusammengefaßt wurden. Die 4 Mikromeren des 16-Zellen-Stadiums von Seeigeln wandern normalerweise in das Blastocoel ein und bilden hier nach weiteren Teilungen zwei Anhäufungen, welche die skelettbildenden Elemente liefern. In solche Blastulae wurden nun 4 fremde Mikromeren einer anderen Seeigelart transplantiert, oder es wurde die animale Hälfte des 8-Zellen-Stadiums isoliert, die dann nur noch Ektoderm zu bilden vermag, aber auch zur Blastula heranwächst, in die 4 fremde Mikromeren implantiert werden konnten. Wurden in eine solche Halbblastula von *Echinocyamus pusillus* Mikromeren von *Parechinus miliaris* transplantiert, so entwickelten sich daraus herkunftsgemäß *Parechinus*-Skelettstäbe, und entsprechend verhielten sich reziproke Chimären. Wurden in Ganzblastulae von *Parechinus microtuberculatus* Mikromeren von *Echinocardium cordatum*, d. h. von einer Form mit stark abweichendem Larvenskelett, implantiert, so entstand eine Mischung aus beiden Skelettypen, d. h.

die Mikromeren beider Formen zeigten gleichfalls ihre arteigenen Gestaltungstendenzen (Abb. 88). Ein Bastard beider Arten bildete ein prinzipiell ähnliches Larvenskelett. Nur wenn die beiden vereinten Arten ohnehin Skelette vom gleichen Typ aufwiesen, wie z. B. *Parechinus miliaris* und *Paracentrotus lividus*, entstanden bei den Keimblattchimären normale Skelette, wobei aber in etwa 25 Prozent der Fälle die zusätzlichen Mikromeren zur Ausprägung überzähliger Skelettstücke Veranlassung gaben. Es zeigt sich also auch bei Seeigelformen eine frühontogenetische Differenzierung von Gattungsmerkmalen. Ein Vergleich der normalen Entwicklung der fraglichen Formen würde die frühzeitige Differenziertheit der Mikromeren noch nicht erkennen lassen, da es sich ja um Regulationseier handelt, die z. B. noch auf dem 64-Zellen-Stadium durch Isolation der 12 oberen animalen Zellen einschließlich der Mikromeren eine ganze Larve entstehen lassen *(Paracentrotus)*.

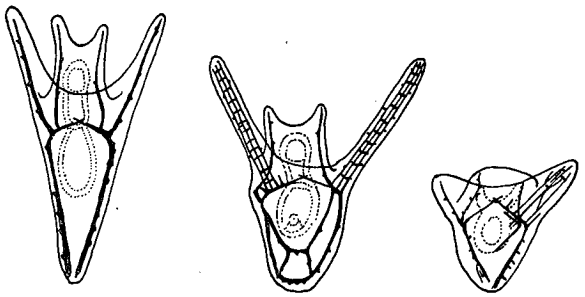


Abb. 88 Frühontogenetische Sonderung der Artmerkmale bei Echinodermen. Von links nach rechts: Pluteus von *Parechinus miliaris*, *Echinocyamus pusillus* und Keimblattchimäre von *Par. miliaris*-Keim mit zusätzlichen *Echinocyamus*-Mikromeren. (Nach v. UBISCH 1933.)

Auch zwischen den Molchen *Triturus alpestris* und *Tr. palmatus*, deren Kreuzung keine lebensfähigen Bastarde liefert, wurden Chimären hergestellt, indem nach der Gastrulation zwei Keimhälften zu einem Ganzkeim vereinigt wurden (H. RUTZ 1948). Solche aus artlich verschiedenen Vorder- und Hinterhälften bestehenden Exemplare ließen gleichfalls eine arttypische Entwicklung erkennen, während bei Kombination von praesumptiver Rücken- und Bauchhälfte die erstere für die Größe, Zeichnung und den Zeitpunkt der Metamorphose ausschlaggebend wird.

Eine totale Archallaxis liegt auch in solchen Fällen vor, in denen vorzugsweise das Entwicklungstempo zweier verwandter Tierformen von den Furchungsteilungen an ein verschiedenes ist. Bei vier verschieden großen Ringtauben-Zuchtrassen, die O. RIDDLE, D. E. CHARLES und G. E. CAUTHEN (1932) untersuchten, ist es z. B. deutlich (Abb. 51), daß die Differenzen nach der Geburt zunächst minimal sind, um dann etwa vom 20. bis zum 45. Tage durch das verschiedene Wachstumstempo schnell zu starken Unterschieden zu führen. Ähnliches stellte E. G. CONKLIN (1912) an vier verschieden großen

Schneckenarten der Gattung *Crepidula* fest, wobei zwar auch schon die Eigröße differiert, aber keineswegs im Verhältnis der erwachsenen Tiere. Auch verschieden große geographische Rassen des Schwammspinners *(Lymantria dispar)* beginnen mit gleicher Eigröße, um dann erst in den Raupenstadien in Größe und Zeichnung Differenzen herauszubilden (R. GOLDSCHMIDT 1933). Die beiden Plattfische *Pleuronectes platessa* und *Pl. flesus*, deren Embryonalentwicklung L. VON UBISCH (1950) verglich, unterschieden sich schon in der Eigröße und der Chromosomengröße, zugleich aber auch in den Entwicklungsraten, obwohl die entsprechenden Embryonalstadien sonst außerordentlich ähnlich sind. Bei drei verschieden großen Zahnkarpfenarten der Gattungen *Xiphophorus*, *Lebistes* und *Heterandria* stellte U. WELLENSIEK (1953) fest, daß hier die Geburtsgröße noch wenig differiert und daß dann die artlichen Größendifferenzen durch verschiedenes Wachstumstempo bedingt sind. Es sind die Wachstumskurven für ♂ und ♀ bis zur männlichen Geschlechtsreife praktisch identisch, dann erst gabeln sich die Kurven, indem die ♂♂ langsam nur noch wenig, die ♀♀ aber weiterhin relativ schnell größer werden. Wir sehen also, daß eine archallaktische Differenzierung durch Änderung des Wachstumstempos sehr verbreitet ist.

Ähnlich verhält es sich mit der Organ-Archallaxis, bei der entweder schon die erste Organanlage zweier verwandter Formen differiert oder bei der das Wachstumstempo oder die Differenzierungsrichtung schnell zu einer Divergenz der Ontogenese führen. Als besonders charakteristisch sei hier zunächst die von A. SEWERTZOFF (1931) angeführte Herausbildung der verschiedenen Anzahl von Körpersegmenten bei Echsen und Schlangen genannt, die mit der verschiedenen Differenzierungsgeschwindigkeit der mesodermalen Ursegmente gegeben ist. Bei Insekten mit wenig ausgeprägten Larvensonderheiten, d. h. bei den Heterometabolen, läßt sich häufig eine frühzeitige Differenzierung feststellen, die durch die einzelnen Stadien hindurch allmählich zu den endgültigen Unterschieden der Imagines hinführt. Das wurde z. B. für zwei Arten der Orthopteren-Gattung *Chortippus* durch G. SPETT (1931) nachgewiesen *(Ch. albomarginatus* und *Ch. parallelus)*. Schon in der ersten postembryonalen Altersstufe, d. h. unmittelbar nach dem Schlüpfen, zeigen die kleinen Larven Artunterschiede in starker Ausprägung, so daß also die Ausprägung der spezifischen Differenzierung schon bei der embryonalen Anlage der Organe eingetreten sein muß. Es handelt sich dabei sowohl um quantitative Unterschiede als auch um Differenzen der Wachstumsgeschwindigkeit. Ähnliche Verhältnisse dürften nicht nur bei den meisten heterometabolen, sondern auch bei holometabolen Insekten vorliegen, denn, von den coenogenetischen Sonderbildungen der letzteren abgesehen, zeigen ziemlich allgemein die früh geschlüpften Larven schon artliche und gattungsmäßige Differenzen, die mithin pränatal angelegt wurden. Da die Entwicklungsgeschwindigkeit von Organen zumeist über längere Ontogeneseperioden hinweg konstant zu sein pflegt und da

R. GOLDSCHMIDT (1924—1933) sogar infraspezifische Differenzen bei Schwammspinnerrassen *(Lymantria dispar)* auf sehr frühen Entwicklungsstadien feststellte (vor allem Entwicklungsgeschwindigkeit, auch Zellgröße, nicht Eigröße), so ist es sogar wahrscheinlich, daß wir es in allen diesen Fällen mit Abweichungen in frühen Ontogenesestadien zu tun haben.

Auch bei der Organ-Archallaxis sind wieder Transplantations- und Explantationsversuche besonders aufschlußreich. Heteroplastische Transplantationen zwischen den Molcharten *Triturus taeniatus*, *Tr. alpestris* und *Tr. cristatus* haben ergeben, daß viele Organanlagen schon auf frühen Stadien determiniert sind und sich herkunftsgemäß in spezifischer Ausprägung entwickeln. Bei Transplantation von Epidermis auf frühen Gastrulastadien verwischte sich

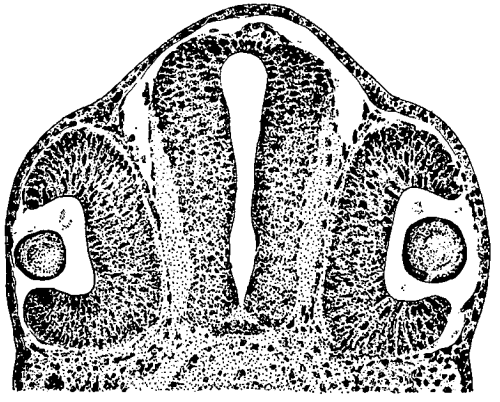


Abb. 89 Flachschnitt durch den Kopf einer Larve von *Triton cristatus*, in den Linsen- und Cornea-Anlage der kleineren Art *Tr. taeniatus* implantiert wurden (10 Tage nach der Operation). Die Linse entwickelt sich herkunftsgemäß, d. h. für den Augenbecher zu klein. (Nach ROTMANN 1939.)

zunächst die Artspezifität etwas, wurde dann aber wieder deutlich und blieb auch nach der Metamorphose erhalten. Auch die Hautdrüsen scheinen artspezifisch zu bleiben (E. ROTMANN und T. J. MACDOUGALD 1936). Heteroplastische Transplantationen von entsprechendem Material früher Gastrulastadien führten auch zu herkunftsgemäßen bzw. chimärischen Ausbildungen von Haftfäden (E. ROTMANN 1935). Auf dem Schwanzknospenstadium heteroplastisch ausgetauschte Beinanlagen entwickeln sich herkunftsgemäß, und bei Austausch präsumptiven epidermalen oder mesodermalen Materials der Beinanlagen bilden sich chimärische Extremitäten (E. ROTMANN 1933). Auch die bei *Triturus cristatus* und *Tr. taeniatus* verschiedene Linsengröße erwies sich nicht als durch den Augenbecher determiniert, sondern kommt durch eine spezifische Gestaltungstendenz zustande, was besonders dadurch deutlich wird, daß die in einen *cristatus*-Augenbecher transplantierte *taeniatus*-Linsenanlage beim Weiterwachsen relativ zu klein wird (E. ROTMANN 1939) (Abb. 89). Bastarde von *Triturus taeniatus* und *Tr. cristatus* zeigen dementsprechend auch schon in frühesten Entwicklungsstadien Sondereigenschaften (W. W. POPOFF 1935). Andererseits

erwies sich Entoderm im späten Gastrula- und auch noch im Neurulastadium als nicht spezifisch determiniert und wurde bei heteroplastischer Transplantation harmonisch beim Aufbau des Wirtsdarmes und seiner Derivate eingegliedert (B. J. BALINSKY 1938).

Eine frühe Differenzierung zeigen auch viele Organanlagen der beiden Axolotl-Arten *Ambystoma punctatum* und *A. tigrinum*, bei denen gleichfalls Beinanlagen, Herzanlage, Ohrbläschen, Linsenanlage usw. experimentell ausgetauscht wurden. Die Transplantate wuchsen im wesentlichen herkunftsgemäß heran, zeigten meist aber auch eine gewisse Modifikation in Richtung auf die Organausprägung im Wirtstier. So wuchsen z. B. die kleineren Ohrbläschen von *A. punctatum* in *A. tigrinum* zu etwas größeren Organen heran, als sie *punctatum* zukommen (D. RICHARDSON 1931, 1932), die Beinanlagen des größeren *A. tigrinum* verursachten eine Hypertrophie des kleineren Wirts- *(punctatum-)* Schultergürtels (J. L. SCHWIND 1932). Ein Ersatz des 6.—8. Somiten von *A. punctatum* durch die gleiche Region des größeren *A. tigrinum* führte zu einer Erhöhung des daraus gebildeten Muskelvolumens (S. R. DETWILER 1938). Andererseits führte eine Substitution des Brachialgebiets der Rückenmarksanlage zu einer wirtsspezifischen Ausprägung des Neuralrohrs (S. R. DETWILER 1931).

Eine frühe Differenzierung der Organanlagen wurde weiterhin auch durch heteroplastische Transplantationen bei Frosch- und Krötenarten erwiesen. Hier zeigt sich aber auch der interessante Fall, daß die Linsenbildung bei einzelnen Arten in verschiedener Weise bedingt ist. Beim Grasfrosch, *Rana temporaria*, bildet sich die Linse nur unter dem Einfluß des Augenbechers, so daß bei autoplastischer und homoplastischer Transplantation an beliebiger Stelle der Körperhaut Linsen induziert werden können. Beim Springfrosch, *R. arvalis*, entsteht die Linse dagegen auch unabhängig vom Augenbecher, und vom Schwanzknospenstadium an ist die nicht prädeterminierte Körperhaut zur Linsenbildung nicht befähigt. Bastarde von *R. arvalis* und *R. temporalis* verhalten sich im Transplantationsexperiment wie *arvalis* (W. W. POPOFF 1935). Bei der Wechselkröte *(Bufo viridis)* ist die Induktionskraft des Augenbechers schwächer als bei der Grauen Kröte *(B. vulgaris)*. Wird ein *viridis*-Augenbecher unter das Rumpfepithel von *vulgaris*-Larven transplantiert, so induziert er keine Linse, während dies bei der reziproken Transplantation der Fall ist (N. J. LASAREFF 1938). Man vergleiche weiterhin auch die schönen Resultate, die F. BALTZER (1950 a, b) mit xenoplastischen Transplantationen zwischen *Triturus*- und *Rana*-Arten und zwischen *Triturus* und *Salamandra* sowie *Triturus* und *Bombinator* erzielte.

Die entwicklungsmechanisch genauer analysierten Amphibien und Echinodermen lassen also auch für die Organe einen weitgehend archallaktischen Evolutionstyp erkennen. Offenbar ist dieser Evolutionstyp also sehr verbreitet.

III. Definitive Deviationen und Heterochronien

Als Deviation bezeichnete A. N. SEWERTZOFF (1931) mit V. FRANZ (1924) ein „Abirren" der Entwicklungsrichtung auf mittleren Stadien der Ontogenese, wie es schon von F. MÜLLER und später von A. NAEF gekennzeichnet worden war. Eine genauere Definition, was unter frühen, mittleren und späteren Stadien zu verstehen ist, wurde nicht gegeben, doch lehren die Beispiele, daß dabei nicht die ganze Ontogenese, sondern nur die spezielle Morphogenese der einzelnen Organe in drei Abschnitte gegliedert werden soll. Das Wesen der Deviation besteht nun darin, daß die Abänderung nicht nur in einer mittleren Entwicklungsphase einsetzt, sondern daß sie in einer Richtung liegt, die nicht als „Addition" zu den vorhergehenden Stadien (s. u.) aufgefaßt werden kann, sondern als ein Abirren vom Gruppentypischen. Da nun nach SEWERTZOFF ein entsprechendes Abirren auf späteren Stadien zu den Anabolien gerechnet wird, so ist der Unterschied der beiden Entwicklungstypen kein sehr scharfer. Es ist deshalb zu empfehlen, die Anabolien auf die Fälle einer Verlängerung der Morphogenese (als Vermehrung der Stadien, nicht als zeitliche Verlängerung) zu beschränken und alles phylogenetische Abweichen von der phylogenetischen Entwicklung auf mittleren wie auf späten Stadien als Deviation zu bezeichnen. Natürlich sind hier die Grenzen nicht scharf, da auch Addition und Deviation einzelner Komponenten wohl zumeist gemischt sind.

Dieses Abweichen im Laufe der individuellen Entwicklung kann nun ein definitives sein, d. h. die Morphogenese kann von einem bestimmten Stadium an von dem der Stammform abweichen und bis zum adulten Stadium hin zunehmend differieren, oder es kann sich auch auf frühontogenetische oder mittlere Stadien beschränken (frühontogenetische bzw. intermediäre Deviation bzw. Coenogenese) und später mehr oder minder weitgehend zur Entwicklungsrichtung der Stammform zurückführen. In diesem Abschnitt soll nun zunächst nur von den definitiven Deviationen die Rede sein. Sie sind offenbar in der Stammesgeschichte der Tiere und Pflanzen sehr häufig.

Für Wirbeltiere führte A. N. SEWERTZOFF als Beispiel die Ausbildung der Nasengruben von Fischen an. Sie legen sich zunächst stets als paarige Gruben an, auf deren Boden sich Falten bilden, die nun entweder eine radiäre Anordnung haben (z. B. Salmoniden) oder auf eine pilzförmige Falte beschränkt bleiben *(Belone, Scombresox* u. a.). Im ersteren Falle wird die Nasengrube zudem durch eine Brücke überdeckt, im letzteren nicht.

Ein ähnliches Beispiel ist mit der Differenzierung der Glandulae mucosae und des Pfeilsacks bei unseren mitteleuropäischen Bänderschnecken gegeben. Bekanntlich unterscheiden sich *Cepaea nemoralis* und *C. hortensis* außer durch die braunschwarze bzw. weiße Färbung der Schalenmündung und zum Teil etwas abweichende Bändervarianten auch dadurch, daß der Pfeilsack bei *hortensis* relativ viel kleiner ist, die Glandulae mucosae aber relativ länger und

mehr spindel- oder keulenförmig (statt zylindrisch) sind (Abb. 90). Die Zahl der Schläuche schwankt bei *nemoralis* jederseits zwischen 3 und 5, bei *hortensis* zwischen 2 und 4. Auch sind die Liebespfeile erheblich kleiner und etwas mehr gekrümmt und die 4 Längsleisten noch einmal in 2 Schneiden geteilt. Diese

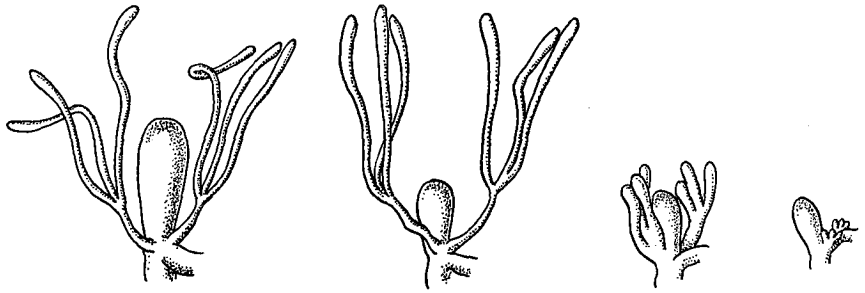


Abb. 90 Pfeilsack und Glandulae mucosae der Bänderschnecken *Cepaea nemoralis* (links) und *C. hortensis* (Mitte). Rechts anschließend zwei viel stärker vergrößerte Jugendstadien, bei denen die Unterschiede der beiden Arten noch nicht kenntlich sind.

Differenzen sind auf mittleren Entwicklungsstadien der Organe schon kenntlich. Aber bei der ersten Anlage der Organe ist noch kein deutlicher Unterschied in der Form der auswachsenden Glandulae mucosae zu sehen (Abb. 90, rechts), und auch die späteren Größendifferenzen der Pfeilsäcke sind noch nicht zu beurteilen. Ähnliches gilt für die Entwicklung der Kieferunterschiede. Da auch die Ausprägung der ersten Umgänge bei beiden Arten öfters die gleiche ist, so sind jugendliche Individuen meist noch nicht zu identifizieren. (Womit nicht gesagt sein soll, daß durch ein noch eingehenderes Studium doch noch Differenzen aufgedeckt werden könnten.) Ein gutes Beispiel für eine Deviation ist auch die relativ späte Differenzierung von Sehzellen in Stäbchen und Zapfen aus zunächst mehr zapfenartigen Vorstufen bei Amphibien (vgl. G. Birukow 1949). Weitere Beispiele ließen sich in großer Zahl zusammenstellen.

Bei allen diesen Beispielen ist natürlich stets zu bedenken, daß es sich bei dieser Betrachtung um die morphologische Differenzierung handelt. Dabei müssen wir uns aber vor Augen halten, daß generell die embryonale Gestalt vieler Organe mit rundlichen und eiförmig gestalteten Gebilden beginnt, die ohnehin nicht viel Möglichkeiten für spezifische morphologische Abweichungen bieten. Die noch zu besprechende allgemeine Ähnlichkeit früher Embryonalstadien verwandter Gruppen ist wohl weitgehend dadurch bedingt. Vergleicht man aber solche Stadien genauer miteinander, so sind doch oft noch Unterschiede zu finden, besonders natürlich bei verwandtschaftlich etwas fernerstehenden Gruppen. Auf Abb. 91 sind z. B. vergleichbare frühe Stadien der Hirnentwicklung bei drei mit einander verwandten Säugetierordnungen (Insectivora, Chiroptera, Dermoptera) nach den sorgfältigen Untersuchungen von K. H. Krabbe (1942) dargestellt: die Differenzen der verschiedenen Ordnungen sind in den Größenverhältnissen und der Gestaltung der einzelnen Hirnabschnitte so bedeutend, wie man sie zunächst wohl nicht erwarten würde.

Soweit nun morphologische Unterschiede früherer Stadien in keiner Weise kenntlich sind, wie es bei manchen Fällen von Deviation der Fall sein mag, bleibt nun natürlich auch immer noch zu fragen, ob nicht der vorauszusetzende abweichende Chemismus einiger Gewebe, speziell ihre gegenseitige Einwirkungsmöglichkeit (z. B. Induktionsfähigkeit und Affinität), färberisch oder experimentell (z. B. durch Transplantation oder Explantation) nachgewiesen werden kann (vgl. die oben genannten Arbeiten von Baltzer, Rutz, von Ubisch usw.). Eine genauere entwicklungsphysiologische Analyse wird also wohl nicht selten Zwischentypen zwischen Deviation und Archallaxis erkennen lassen. Unsere Gliederung der Abänderungstypen der Phylogenese soll ja auch nur ein gewisses Schema für die Diskussion der einzelnen Fälle bieten.

Zu den Deviationen sind nun schließlich auch die zahllosen Fälle zu rechnen, in denen die Entwicklungsgradienten nur einzelner Organe oder Strukturen beschleunigt oder verlangsamt sind. Es handelt sich hier um Heterochronien, wie sie ganz ähnlich auch durch Abänderung der gesamten Körpergröße zustande kommen (vgl. die ausführlichen Darstellungen in Kap. 6 B II und 6 B IV), denn die Relationen verschieben sich ganz entsprechend, wenn die Körpergröße erblich konstant bleibt und nur einzelne Organe ihre Proportionen ändern. Auch die in diesem Kapitel besprochenen Beispiele für Deviation beruhen zumindest zum Teil auf solchen Heterochronien. Es möge deshalb hier genügen, auf die weite Verbreitung dieses Typs hinzuweisen. Für die Analyse

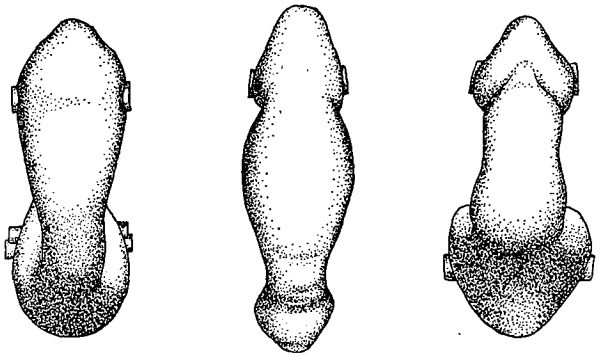


Abb. 91 3 vergleichbare frühe Stadien der Hirnentwicklung. Von links nach rechts: *Talpa europaea* von 2 mm Embryonenlänge, *Vespertilio* sp. von 2,2 mm, *Galeopithecus* von 4 mm. Hirne von oben. (Nach Krabbe 1942.)

der Deviationen können auch Experimente mit Modifikationen aufschlußreich sein, wenn die entwicklungsphysiologischen Vorgänge denen entsprechen, die bei erblichen Differenzen auftreten: vgl. dazu z. B. K. Henkes Studien über die Entstehung von Zelldichten in *Drosophila*-Flügeln (1950, 1951).

Soweit die Phylogenese nur durch Deviationen, nicht durch Archallaxis abgeändert wird, muß es dazu kommen, daß die ersten Abschnitte der Morphogenesen verwandter Arten, Gattungen oder noch größerer systematischer Einheiten mehr oder minder gleichbleiben. Darauf beruht also im wesentlichen das von K. E. von Baer (1828) aufgestellte „Gesetz der individuellen Entwicklung", demzufolge sich in der Ontogenese die allgemeinen Merkmale vor den speziellen entwickeln, also die Merkmale der Klasse vor denen der Ordnung, die der Ordnung vor denen der Familie usf. Ch. Darwin (1859) erklärte dieses „Gesetz der embryonalen Ähnlichkeit" damit, daß die Änderungen der Phylogenese im allgemeinen in späterem Alter einsetzen. Er wies dabei auch auf Ausnahmen hin, wie sie z. B. mit der Bildung von Larvenanpassungen gegeben sind oder dadurch zustande kommen, daß „die aufeinanderfolgenden Abänderungsstufen schon in sehr früher Lebenszeit erfolgen" oder „in einer früheren Lebensperiode vererbt werden, als worin sie entstanden" sind (p. 531). Leider begnügte er sich mit kurzen Andeutungen, und es ist daraus zu entnehmen, daß ihm das Problem noch fernlag, wie denn die Differenzierung der großen Baupläne zustande kam, d. h. wie bei dem ganz überwiegend ontogenetisch späten Eintritt der Abänderungen schließlich doch bei der Ausbildung von höheren Kategorien wie z. B. der Klassen auch die frühen Embryonalstadien schon weitgehend verändert wurden. Im übrigent trifft aber die Baersche Regel für die höheren Kategorien im allgemeinen zu. So entwickeln sich z. B. die typischen Merkmale der Familie der Lerchen (Alaudidae), die mit der besonderen Laufbeschilderung, Ausprägung von Gaumenknochen usw. gegeben sind, später als die Merkmale der Ordnung der Singvögel (Passeres) und diese wieder später als die Klassenmerkmale der Vögel. Und bei niederen Kategorien bzw. bei infraspezifischer Differenzierung gilt die Baersche Regel meist zumindest in ihrer Umkehrung: daß nämlich Gene, die bei vielen Formen auftreten, als relativ alt angesehen werden können. Wenn z. B. der dominante Faktor „bobbed" bei sechs *Drosophila*-Arten nachgewiesen wurde, so ist ihm ein relativ hohes phylogenetisches Alter zuzuerkennen. Dem entspricht es auch, daß der Faktor bereits den Ablauf der Reifeteilung beeinflußt (H. Luers 1937).

IV. Frühontogenetische und intermediäre Deviationen (Coenogenesen)

In vielen Fällen treten im Laufe der Phylogenese in frühen oder mittleren Ontogenesestadien stärkere Abwandlungen ein, die aber nicht entsprechend starke Differenzen der erwachsenen Tiere zur Folge haben, sondern allmählich wieder abklingen und zur Norm zurückführen. Es handelt sich hier um Coenogenesen („Störentwicklungen") im Sinne E. Haeckels, die meines Erachtens noch einmal in frühontogenetische und intermediäre Deviationen untergeteilt werden können. Die frühontogenetischen Deviationen können dabei

verschieden bedingt sein. Es kann sich entweder darum handeln, daß anfänglich verschiedene Entwicklungswege, speziell hinsichtlich des Furchungs- und des Gatrulationstyps, möglich sind, wobei bald der eine, bald der andere Weg eingeschlagen wird (zum Teil auch rein modifikatorisch bedingt), oder darum, daß eine erbliche Anpassung an verschiedene Umweltbedingungen für diese ersten Entwicklungsstadien vorliegt. Bei intermediären Deviationen ist gewöhnlich das letztere der Fall, so z. B. bei der Anpassung von Larvenformen an verschiedene Biotope. (M. L. Verrier, 1950, sprach dabei von „konvergenter Poecilogonie".)

Das eklatanteste Beispiel für solche frühontogenetische Deviation wurde kürzlich von O. Steinböck und B. Ausserhofer (1950) beschrieben. Das Turbellar *Prorhynchus stagnatilis* zeigt zwei grundverschiedene Typen der Furchung (vielleicht in Abhängigkeit von den jeweiligen Temperaturverhält-

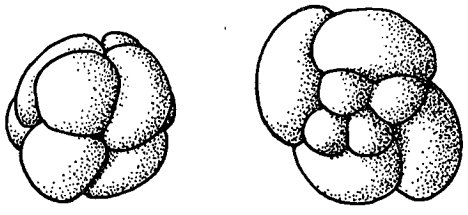


Abb. 92 Zwei verschiedene 8-Zellenstadien des Turbellars *Prorhnychus stagnatilis*. Links fast äqual und radiär gefurcht, rechts stark inäqual und spiralig. (Nach STEINBÖCK und AUSSERHOFER.)

nissen). Es kann eine radiäre Furchung stattfinden, die zu einem 8-Zellen-Stadium mit fast gleich großen Blastomeren führt. Es kann aber auch eine Spiralfurchung stattfinden, bei der sich je 4 stark unterschiedene Makromeren und Mikromeren bilden (Abb. 92). Der junge Embryo kann sich weiterhin als Vollkeim (Pleroblast) innerhalb des Dottermaterials entwickeln, oder er kann als Hohlkeim (Koiloblast) die Dottermasse umwachsen. Mit diesen beiden Wegen der frühen Ontogenese verschiebt sich dann auch die Reihenfolge der Organanlagen. Der Bau des erwachsenen Turbellars wird aber in beiden Fällen identisch.

Bei artlicher, gattungs-, familien- oder ordnungsmäßiger Differenzierung sind starke frühontogenetische Abweichungen, denen die viel geringere Differenz der erwachsenen Stadien nicht entspricht, natürlich viel häufiger. Bekanntlich bildet z. B. der Kalkschwamm *Sycon* eine Amphiblastula, bei der sich dann die schlanken begeißelten Mikromeren in die Makromerenkalotte einwölben. Bei dem Kalkschwamm *Clathrina* entsteht die definitive Anordnung der beiden Zelltypen dagegen in der Weise, daß Komplexe begeißelter Zellen an mehreren Stellen durch die großen, anfänglich im Innern der Larve gelegenen Zellen durchbrechen, um sich im Innern zu einer Geißelkammer zu vereinigen. — Bei *Aurelia aurita* kann die Gastrulation nur durch Invagination

oder zugleich auch durch polare Einwucherung vor sich gehen. Allgemein gastrulieren die Semaeostomae durch Invagination. Bei den Stauromedusen entsteht das Entoderm dagegen durch polare Einwucherung, und es entsteht keine Urdarmhöhle. Die Cubomedusen gastrulieren durch multipolare Einwucherung und anschließende Delamination, und die Coronatae vereinen Invagination mit polarer Einwucherung (vgl. M. E. THIEL 1936—1938 und Abb. 2 bei B. RENSCH 1953). Die Unterschiede der erwachsenen Quallen entsprechen diesen prinzipiellen Differenzen in der Gastrulation nicht.

Entsprechendes gilt für Polychaeten, bei denen z. B. *Eupomatus* durch Invagination gastruliert, während *Nereis* (mit Sterroblastula) das Entoderm durch Epibolie und *Ctenodrilus* durch polare Einwucherung bildet. Auch bei Prosobranchiern tritt bei dotterarmen Eiern eine Coeloblastula und eine Invaginationsgastrula auf (*Vivipara, Planorbis, Limax*, usw.), bei dotterreichen, daher stark inäqual sich furchenden Eiern eine Sterroblastula und entsprechend Gastrulation durch Epibolie (*Crepidula, Purpura* usw.), bei *Patella* bildet sich das Entoderm durch polare Einwucherung.

Auch Anuren, die normalerweise durch Epibolie und Invagination gastrulieren, zeigen manchmal eine sehr abweichende frühe Ontogenese. Nach den Untersuchungen von W. G. LYNN (1942) und W. G. LYNN und B. LUTZ (1946) hat die brasilianische Gattung *Eleutherodactylus*, bei der freilebende Larven nicht auftreten, sehr dotterreiche Eier, so daß die (noch nicht bekannte) Furchung wahrscheinlich mehr oder minder discoidal ist. Der junge Embryo liegt anfänglich ähnlich wie bei Reptilien auf einer Dotterkugel, die mit Gefäßen umsponnen ist. Äußere Kiemen entwickeln sich nicht. Die erwachsenen Tiere weichen aber nicht vom Habitus verwandter Gattungen mit normaler Entwicklung ab (Abb. 3 bei B. RENSCH 1953).

Schließlich ist es ebenfalls bei Formen mit Metagenesis, die als verlängerter Individualcyclus aufgefaßt werden kann (s. u.), nicht selten so, daß die erste Generation, z. B. die Polypengeneration von Hydrozoen, sich wesentlich stärker unterscheidet als die spätere Geschlechtsgeneration, die Meduse. Infolgedessen existiert ja auch für diese Tiergruppe noch eine doppelte systematische Gliederung, eine für die Polypen und eine für die Medusen, und es gehören darin bislang manchmal die Angehörigen einer Medusenfamilie in ihrer ungeschlechtlichen Generation zu mehreren Polypenfamilien (und umgekehrt, vgl. H. BROCH 1924).

Noch viel häufiger sind intermediäre Deviationen, d.h. Fälle, bei denen die frühe Ontogenese wenig Differenzen zeigt, die Larvenstadien weitgehend Anpassungen an die jeweils entsprechenden Umweltverhältnisse entwickelt haben, die erwachsenen Tiere aber wieder morphologisch sehr viel ähnlicher sind. So können z. B. bei Prosobranchiern vollentwickelte Veligerlarven ausgebildet sein, oder es können diese ganz fehlen (z. B. *Vivipara*), ohne daß deshalb die erwachsenen Tiere in ihrer Organisation einen wesentlichen bzw. einen dadurch

bedingten Unterschied aufweisen. Oder es können die Larven sehr abweichende Sonderbildungen zeigen, ohne daß der Bauplan des adulten Tieres betroffen wird, wofür besonders die in Körperform und Atmungseinrichtungen so weitgehend verschiedenen Mückenlarven (Abb. 16) zu nennen sind (*Culex* mit Tracheenatmung), *Corethra* (mit Hautatmung), *Tendipes* (mit Hautatmung

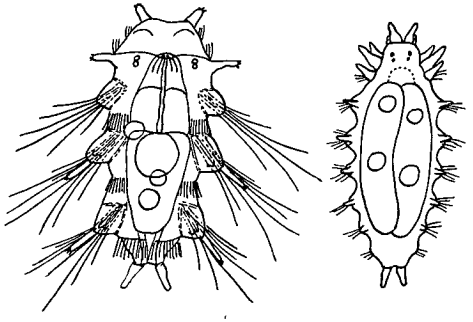


Abb. 93 Links planktogene, rechts nereidogene Larve des Polychaeten *Nereis dumerili*. (Nach WILSON, HEMPELMANN und FRIEDRICH.)

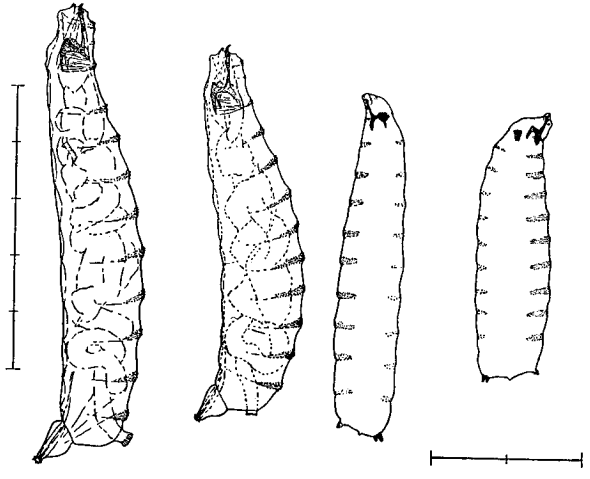


Abb. 94 Frühe Differenzierung einer Mutante von *Drosophila melanogaster*. Von links nach rechts: frisch geborene Larve der Normalform, ebensolche Larve der Mutante *chubby*, (Maßstab: je 0,1 mm); erwachsene Larve der Normalform und von *chubby* (Maßstab: je 1 mm). (Nach DOBZHANSKY und DUNCAN 1933.)

und Blutkiemen) usw. Ja es können sogar bei der gleichen Art ganz verschiedene Larvenformen auftreten. So erzeugt der Polychaet *Nereis dumerili* bei eintretender Geschlechtsreife bestimmter Segmente (Epitokie) planktogene Larven, bei ausbleibender Epitokie nereidogene, nicht schwimmfähige Larven (Abb. 93). Als genetisch geklärtes Beispiel für eine intermediäre Deviation im infraspezifischen Bereich sei schließlich noch auf das bei *Drosophila melanogaster* von TH. DOBZHANSKY und F. N. DUNCAN (1933) im II. Chromosom lokali-

sierte, rezessive Gen „chubby" verwiesen, das eine erheblich gedrungenere Gestalt der Larven und Puppen, aber nur eine relativ schwache, entsprechende Differenz der Imagines bedingt (Abb. 94). Da schon die frischgeschlüpften Larven die Abweichung zeigen, muß die Ausprägung schon embryonal vor sich gehen.

Insgesamt können wir also feststellen, daß frühontogenetische wie intermediäre Deviationen sehr verbreitet sind und daß solche frühen und oft sehr weitreichenden morphologischen Abänderungen der Ontogenese keinen Einfluß auf die Ausprägung des adulten Habitus zu haben brauchen.

V. Addition zu den Endstadien (Anabolien)

Die Abänderung der späten Ontogenese durch Hinzufügung weiterer Stadien, die A. N. SEWERTZOFF (1931) als Anabolie, C. R. de BEER (1940) als Hypermorphosis bezeichnet hat, ist anscheinend gleichfalls ein relativ häufiger Weg phylogenetischer Wandlung. Es liegt das wohl daran, daß unter den durch Mutation richtungslos auftretenden Wandlungen die Veränderungen früher und mittlerer Stadien der Embryogenese eher zum Absterben oder zur Vitalitätsminderung führen, weil damit viel mehr Reaktionsabläufe bis zum Erreichen des erwachsenen Stadiums betroffen werden. So werden solche Mutanten also in viel stärkerem Maße durch Selektion ausgemerzt werden, als wenn es sich um eine Verlängerung der Morphogenese, um eine Anfügung neuer Stadien am Ende der Entwicklung handelt. Als charakteristisches Beispiel führt SEWERTZOFF die Kieferausprägung des Fischchens *Belone acus* an, dessen Larven bei 10 mm Länge in der Kopfform noch verwandten Percesoces, wie z. B. *Atherina hepsetus*, ähnlich sind, um in der folgenden Wachstumsphase infolge exzessiven Wachstums erst des Unterkiefers, dann auch des Oberkiefers zu der Exzessivform mit Pinzettenschnabel zu führen (Abb. 95). Als entsprechende weitere Beispiele werden genannt die Ausprägung der horizontal gedrehten Brustflosse und der dorsoventralen Abplattung des Körpers beim Angler *(Lophius)* sowie der Kopfform beim Seepferdchen *(Hippocampus)* und der drei freien Randstrahlen an der Brustflosse der *Trigla*-Arten. Wie wir sehen, handelt es sich um Fälle, bei denen Wachstumsallometrien wesentlich sind, wie wir sie im Kapitel 6BII, IV besprochen haben. Man könnte als weitere Fälle also etwa die Ausprägung der langen Vogelschnäbel nennen, deren Wachstum im wesentlichen nur durch das postnatale Wachstum bestimmt wird (Abb. 79), oder die Entwicklung des Gesichtsschädels oder einzelner exzessiver Zähne, Hörner, Geweihe usw. bei Säugetieren.

Unter diesen letzteren Beispielen finden sich vor allem auch solche, die sich auf fossile Tiere beziehen. SEWERTZOFF hatte zwar mit Recht darauf hingewiesen, daß paläontologische Studien von Ahnenreihen wegen der Möglichkeit

falscher Einordnung von Seitenlinien einen kaum weniger hypothetischen Charakter haben als die Untersuchung rezenter Formenreihen, welche die Richtung einer phylogenetischen Wandlung verdeutlichen, aber deshalb wird es natürlich doch stets wichtig sein, die Verhältnisse bei fossilen Stammesreihen zu berücksichtigen. Die Geweihbildung miocäner Hirsche führte z. B. nur bis zum Sechsender, während pliocäne und quartäre Formen über die in den ersten Jahren angelegten wenigsprossigen Geweihbildungen hinaus zu

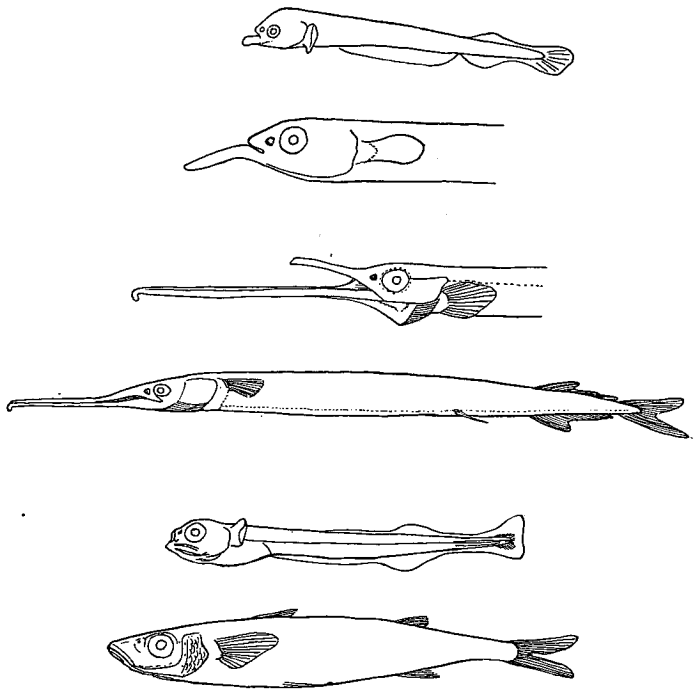


Abb. 95 Kieferwachstum von *Belone acus* als Addition zu den Endstadien. Von oben nach unten: Fische von 10 mm, 21 mm, 91 mm Länge und erwachsen. Darunter zum Vergleich die verwandte *Atherina hepsetus* von 12 mm Länge und erwachsen, ohne exzessive Kiefer. (Nach SEWERTZOFF 1927.)

Acht-, Zehn-, Vierzehnendern usw. führen. Der Höhlenbär *(Ursus spelaeus)* durchläuft in seiner Ontogenese Stadien, die nach K. EHRENBERGS Untersuchungen (1932) durchaus der hier gut zu beurteilenden Vorfahrenreihe entspricht (wobei einzelne spezielle Abweichungen, z. B. der Mangel eines Prämolaren beim Höhlenbären, allerdings keineswegs übersehen werden sollen). So wird unterschieden ein dem braunbärenartigen *Ursus etruscus* vergleichbares *U. arctos*-Stadium, weiterhin ein *U. deningeri*-Stadium, das dann erst mit dem Abschluß des Wachstums durch das *U. spelaeus*-Stadium ersetzt wird. Diese Parallelität zwischen Ontogenese und Phylogenese ist vor allem an den Gliedmaßenproportionen und noch eindeutiger am Schädel zu erkennen, der bei einem etwa einjährigen Höhlenbären dem eines etwa dreijährigen Braun-

bären entspricht, beim zwei- bis dreijährigen Höhlenbären so wie beim erwachsenen *U. deningeri* gestaltet ist, dann schließlich darüber hinauswächst und nun durch bedeutendere Größe und vor allem durch steilere Stirnpartie sowie Mangel der ersten Prämolaren (infolge Materialkompensation?) die Kennzeichen des erwachsenen *U. spelaeus* erhält (Abb. 96). Bei derartigen Beispielen einer phylogenetischen Größensteigerung ist nun allerdings zu bedenken, daß

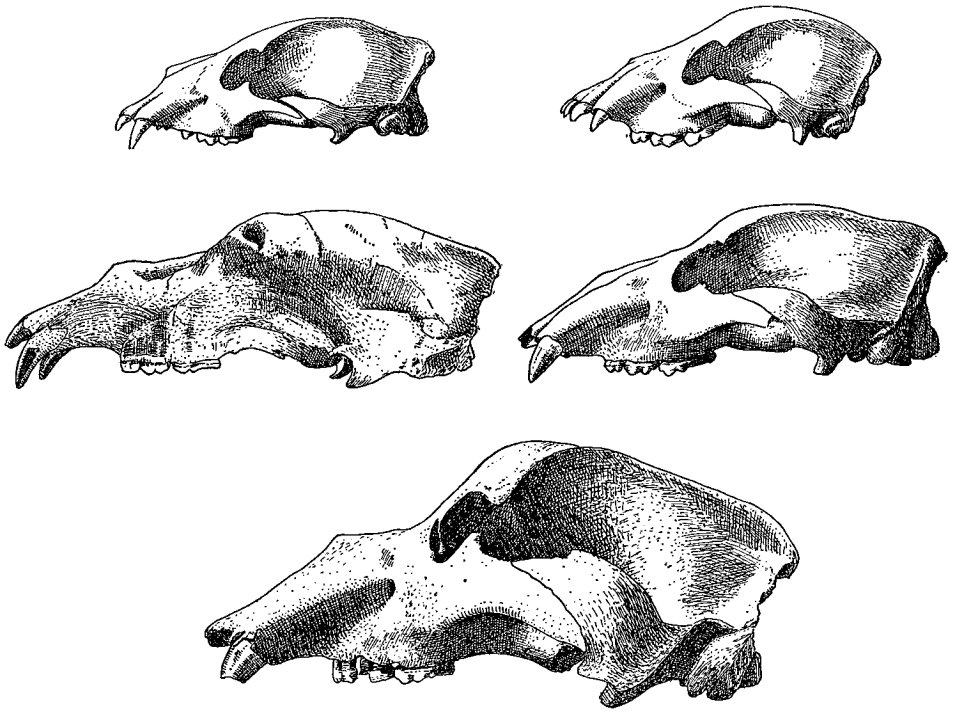


Abb. 96 Links Oberschädel eines etwa 3jährigen Braunbären *(Ursus arctos)*, darunter eines erwachsenen *Ursus deningeri*. Rechts Oberschädel des Höhlenbären *(U. spelaeus)*, oben etwa 1jährig *(arctos*-Stadium), darunter 2—3jährig *(deningeri*-Stadium). Ganz unten eines erwachsenen Höhlenbären *(spelaeus*-Stadium). (Nach EHRENBERG.)

wahrscheinlich das Wachstum der großen Formen nicht nur verlängert, sondern auch stark beschleunigt ist, so wie dies große und kleine Rassen rezenter Tiere und meist auch verwandte große und kleine Arten zeigen. Diese Wachstumsbeschleunigung ist aber eine oft relativ früh einsetzende Änderung. Daß eine Wachstumsbeschleunigung auch beim Höhlenbären wahrscheinlich ist, geht meines Erachtens z. B. auch daraus hervor, daß bei ausgewachsenen Exemplaren die Weite des Beckenausganges kaum größer war als beim lebenden Braunbären und daß mithin die Geburtsgröße des Höhlenbären wohl etwa der des Braunbären entsprach (K. EHRENBERG 1925).

Als Beispiel einer infraspezifischen Differenzierung durch Addition zu den Endstadien kann die Herausbildung der relativen Gehirngröße bei großen

Haushuhnrassen genannt werden, wie wir sie auf S. 151 besprachen. Hier entspricht die relative Hirngröße junger Riesenhühner exakt der gleichgroßer, erwachsener Zwerghühner (die der Größe der wilden Stammform entsprechen). Bei der Ausbildung der Augen von Wirbeltieren liegen die gleichen Beziehungen vor, und hier ist auch noch mit der zunehmend weniger gedrängten Lagerung der Retinazellen und der zunehmend geringeren Körnerschichtdicke bei der phylogenetischen Größenzunahme ein solches Weiterschreiten der ontogenetischen Tendenzen über die bei kleinen adulten Arten erreichte Endstruktur hinaus gegeben.

SEWERTZOFF (1931, p. 274) machte nun bereits darauf aufmerksam, daß es sich nicht in allen Fällen bei dieser Addition um ein Weiterschreiten (im Sinne F. MÜLLERS) („overstepping" DE BEERS) handelt, sondern z. T. auch um das Einschlagen einer neuen Entwicklungsrichtung am Ende der Morphogenese. Wir sahen dies ja z. B. am Verlust eines Prämolaren beim Höhlenbären.

Man könnte nun natürlich auch hier, wie bei der Deviation, den berechtigten Einwand erheben, daß in manchen der genannten Fälle eine stärkere Ausdifferenzierung der Abweichung zwar erst in der letzten Phase der Entwicklung stattfindet, daß aber frühe Embryonalstadien nicht daraufhin geprüft wurden, ob denn hier nicht doch auch die Sonderheiten der Endphase schon irgendwie kenntlich angebahnt sind. Leider fehlt es nun sehr an derartigen embryologischen Untersuchungen, die bei näher verwandten Formen den exakten „Gabelpunkt" der Divergenz während der Ontogenese — im Sinne der von V. HAEKKER (1918, 1925) geforderten phänogenetischen Analyse — festzustellen gestatten. Die technische Schwierigkeit ist dabei vor allem auch damit gegeben, daß die Beschreibungen verschiedener Autoren meist nicht ausreichend vergleichbar sind. Als Beispiel einer derartigen Untersuchung könnte aber wohl der von A. PENNERS (1922, 1923, 1929) durchgeführte Vergleich der Entwicklung zweier zur gleichen Familie (Tubificidae) gehörenden Oligochaeten, *Tubifex rivulorum* und *Peloscolex benedeni*, angesprochen werden. Hier ergab sich eine fast völlige Gleichheit der ersten Furchungsteilungen, der Größenverhältnisse zwischen Makromeren und Mikromeren, der Lagebeziehungen der einzelnen Zellen, der Keimblätterbildung und der Differenzierung der Urkeimzellen und des Darms. Die Charakteristika der Gattung *Peloscolex* gegenüber *Tubifex*, die cuticularen Hülsenpapillen, die undeutliche Gabelspitzigkeit der ventralen Borsten usw., sind also in den frühen und mittleren Entwicklungsstadien noch nicht durch kenntliche Differenzen vorbereitet.

Soweit es sich um echte Additionen zu den Endstadien handelt, gilt natürlich die BAERsche Regel, daß sich die artlichen oder gattungsmäßigen Merkmale nach den Familien- und Ordnungsmerkmalen entwickeln, und es ist auch eine Rekapitulation der phylogenetischen Vorfahrenreihen damit verknüpft. Es handelt sich dabei, wie wir am Beispiele des Höhlenbären oder der Hirschgeweihe sahen, tatsächlich einmal um ontogenetische Wiederholung von Merkmalen erwachsener Vorfahren *(Ursus etruscus*- und *U. denin-*

geri-Merkmale), eine Möglichkeit, die lange Zeit bestritten worden war. Nun gibt es, wie besonders S. LEBEDKIN (1937) hervorgehoben hat, neben den Anabolien im engeren Sinne, d. h. den verhältnismäßig kurzen und auf engere Verwandtschaftsgruppen beschränkten Hinzufügungen auch „Typus-Rekapitulationen", bei denen generell Struktureigentümlichkeiten großer taxonomischer Gruppen in der Reihenfolge ihrer phylogenetischen Entstehung wiederholt werden. Hier setzt die Wiederholung schon auf früheren ontogenetischen Stadien ein, auf denen die betreffenden Organe wohl denen der erwachsenen Vorfahren im Bauplan entsprechen, aber natürlich noch nicht den histologischen Differenzierungsgrad des adulten Tieres besitzen. In solchen Fällen entsprechen also embryonale Strukturen der Nachfahren solchen embryonalen Strukturen der Vorfahren, die bei diesen zugleich auch als adulte ausgebildet werden, d. h. also schon „definitive" Merkmale sind (vgl. J. J. JESHIKOV 1933, 1937). So wird z. B. bei der Ontogenese der Säugetiercochlea zunächst ein Stadium erreicht, bei dem die Basilarpapille noch nicht spiralig aufgerollt ist, sondern nur erst einen gebogenen Schlauch darstellt wie bei den Reptilien, aber sie ist auf dieser Stufe bei Säugern noch nicht funktionsfähig. Und noch deutlicher ist dies bei regressiver Entwicklung. Bei den Bartenwalen werden embryonal viele Zähne angelegt, sie verkalken auch noch, werden dann aber noch vor der Geburt wieder resorbiert. Ähnlich entwickeln sich bei den Larven der Störe *(Acipenser)* normale Zähne, die auch eine Zeitlang funktionieren, um dann aber wieder resorbiert zu werden, so daß Jungfische bereits zahnlos sind.

Die Anabolien, die nur eine mehr oder minder kurze Schlußphase der Ontogenese, abändern, machen also den Vorgang einer Wiederholung stammesgeschichtlicher Merkmale in der Ontogenese, die viel diskutierte Rekapitulation, verständlich, sie sind untrennbar damit verbunden, wie besonders SEWERTZOFF betont hat. Es können also umgekehrt alle Fälle von Rekapitulation, soweit sie sich auf die letzten Embryonalstadien beziehen, als Beispiele für Anabolien (im weiteren Sinne, bzw. Sukzessionen von Anabolien gelten, und dadurch wird es erleichtert, die Häufigkeit und die Bedeutung dieses Evolutionstyps abzuschätzen. Nun finden allerdings im allgemeinen nur solche Rekapitulationen Beachtung, bei denen es sich um Entwicklungs-Umwege handelt, d. h. um Ontogenesen, die rein konstruktiv betrachtet viel direkter erfolgen könnten. Aus der außerordentlich großen Zahl der einschlägigen Beispiele sei noch einmal hingewiesen auf die Zahnanlagen, die wieder resorbiert werden, ehe sich Zähne ausbilden, wie bei Vögeln und bei Ameisenbären (Myrmecophagiden), oder ehe die mehr oder minder ausgebildeten Zähne in Funktion treten, wie bei Bartenwalen (Mystacoceti s. o.) und im vorderen Kieferabschnitt bei Erdferkeln (Tubulidentaten) sowie bei Gürteltieren *(Dasypus:* vor 7—9 permanenten Zähnen des Unterkiefers 5 kleine verkalkte Zähne, die im Zahnfleisch verborgen bleiben und hier wieder resorbiert werden). Ähnliche Entwicklungsumwege sind gegeben mit der embryonal getrennten Anlage später zu einer

Einheit verschmolzener Knochen (z. B. Anlage der Metacarpalia II und IV bei Rindern, wobei II später mit dem Canon verschmilzt, oder der getrennten Anlage des Os centrale im Carpus des Elefanten, das später mit dem Scaphoid verschmilzt usw.), mit der embryonalen Ausbildung einer Chorda dorsalis oder von Kiementaschen bei Landwirbeltieren, mit der Anlage von Vornieren und Urnieren bei den Amnioten, von Kiemen bei Amphibien, die sich auf dem Lande entwickeln (Gymnophionen) bzw. vivipar sind, mit der bipolaren embryonalen Vorstufe unipolarer Ganglienzellen bei höheren Vertebraten usw. Daß diesen Entwicklungsvorstufen oft besondere Funktionen zukommen, so etwa den Kiemen eine Ernährungs-, den Vor- und Urnieren eine Exkretionsfunktion, der Chorda eine induzierende Wirkung (über die morphogenetische Bedeutung der Primitivanlagen vgl. z. B. F. E. LEHMANN 1938), ist in diesem Zusammenhange ohne wesentliche Bedeutung: es sind doch Umwege der Entwicklung, die durch direkte, zum endgültigen Bauplan führende Konstruktionen ersetzt sein müßten, wenn sie nicht einmal durch Additionen zu den Endstadien zustandegekommen wären.

Nun gibt es daneben aber noch viel zahlreichere Fälle, bei denen die artlichen, gattungs- oder familienmäßigen Sondermerkmale durch Abwandlungen zustandekommen, die eine umweglose Weiterentwicklung in nur abweichender Richtung darstellen. Auch in diesen Fällen wird ja der frühe und mittlere Abschnitt der Ontogenese rekapituliert. Beispiele sind z. B. die Ausprägung von Hörnern bei Paarhufern, die auf ähnlicher Grundlage beginnend verschiedene Länge, Krümmung oder Skulpturierung erreichen können, oder die Veränderung von Zahl, Größe und Form von Höckern oder Schmelzleisten auf Backenzähnen oder auch die Ausbildung von Federn auf einer histologischen Grundlage, die zunächst den Schuppenanlagen entspricht (vgl. B. S. MATVEIEV 1932) usw. Alle diese Fälle sind also mit einzurechnen, wenn es gilt, die Häufigkeit phylogenetischer Wandlungen durch Anabolie abzuschätzen. Für eine generellere Bedeutung der Anabolien im weiteren Sinne spricht schließlich auch die Tatsache, daß viele bekannte und für ganze Tierstämme oder Klassen charakteristische Larvenformen wie besonders Cysticerci, Trochophorae, Nauplien oder die Pantopodenlarven im wesentlichen nur den Kopfteilen der erwachsenen Tiere entsprechen. Die 3 Beinpaare der Nauplien werden zur 1. und 2. Antenne und zu den Mandibeln, bei den Protonymphon-Larven der Pantopoden werden daraus Cheliceren, Palpen und das 3., noch nicht zu den Gangbeinen gehörige Extremitätenpaar, und bei Trochophora-Larven wächst der Wurmkörper erst im Metatrochophora-Stadium heraus. Die eigentliche Körperbildung stellt also hier eine sehr auffällige Addition zu den phylogenetischen, den Larven ähnlichen Vorstadien dar. Wenn auch die Zahl exakter phänogenetischer Vergleiche ganzer Ontogenesen noch viel zu gering ist, können wir also doch wohl schon soviel sagen, daß eine Evolution durch Anabolie zumindest als sehr verbreitet gelten darf.

VI. Palingenesen, Proterogenesen und Neotenie

Bei den bisher in diesem Kapitel besprochenen Abwandlungen der Ontogenese hatten wir zunächst noch außer acht gelassen, ob die Änderungen bei jeder Art einer Stammesreihe beliebig waren oder ob die Richtung der Umbildung in der Kette des Descendenten gleichblieb. Solchen gerichteten Wandlungen der Morphogenese kommt nun eine besondere Bedeutung zu, weil die Hypothesen über die Entstehung neuer Baupläne sich zum Teil auf diese Erscheinungen gründen. Orthogenetische Änderungen der individuellen Entwicklung können auf verschiedene Weise zustande kommen. Es kann die Dauer der Ontogenese sukzessive verlängert oder verkürzt werden, und es können dadurch am Ende der Differenzierung neue Stadien sukzessive angefügt werden oder fortfallen, oder es kann bei etwa gleichbleibender Entwicklungsdauer die Entwicklung des ganzen Körpers oder einzelner Organe beschleunigt oder verlangsamt sein, was ebenfalls zur Hinzufügung oder zum Fortfall von Endstadien führen kann, oder es können sowohl Entwicklungsgeschwindigkeit als auch Entwicklungsdauer sukzessive verändert sein. Es können aber auch durch selektive Prozesse in verschiedenen Phasen der Ontogenese einzelne Stadien, z. B. Entwicklungsumwege ausfallen, was sich gleichfalls insgesamt als Abkürzung in rein morphologischer Beziehung auswirken kann (z. B. der Ausfall von Veliger-Stadien bei Süßwasserprosobranchiern). Schließlich kann sich auch ohne Änderung des Entwicklungstempos eine Merkmalsontogenese oder die Gesamtontogenese in der Weise verschieben, daß Merkmale, die zunächst nur für frühe Ontogenesestadien typisch sind, sich im Verlauf der Phylogenese auf immer späteren Stadien manifestieren. Da nun die Einflüsse von Änderungen der Entwicklungsdauer und der Entwicklungsgeschwindigkeit oft nicht klar zu trennen sind, wollen wir aus der Fülle der Möglichkeiten zusammenfassend nur die Abkürzungen und dann die Verschiebungen von Merkmalen auf spätere Embryogenese-Stadien (Proterogenese) besprechen.

A. Die sukzessive Abkürzung der Ontogenese durch Fortfall einzelner Stadien ist mit verschiedenen Ausdrücken belegt worden, von denen die neutrale Bezeichnung Abbreviation wohl die umfassendste ist. Sie entspricht zum Teil der Palingenese (Auszugsentwicklung) im Sinne von E. Haeckel, genauer der Lipopalingenese S. S. Buckmans (1900) sowie der Tachygenesis T. Nevill Georges (1933) und begreift das „Gesetz der Jugendpräponderanz" R. Wedekinds (1927), d. h. die Verschiebung von Altersmerkmalen auf Jugendstadien mit ein (vgl. auch O. H. Schindewolf 1946). Der darauf aufbauende Begriff der „Neomorphose" (K. Beurlen 1937) wird bei der Besprechung der Entstehung neuer Baupläne im nächsten Kapitel zu behandeln sein.

Als Beispiel für Abkürzungen durch sukzessiven Wegfall von Endstadien sei

etwa der Fortfall der II. und IV. Phalangen in der Entwicklungsreihe der Pferde genannt. Bei den frühtertiären Formen bis zum miocänen *Merychippus* hin sind hier noch alle 3 Phalangen-Glieder entwickelt. Beim unterpliocänen *Pliohippus lullianus* wird dann bei den II. und IV. Phalangen nur noch ein einheitlicher Knochen angelegt, der aber ohne besondere Präparation nicht sichtbar ist, und bei rezenten Pferden ist die getrennte Anlage der Phalangenrudimente nur noch an Jugendstadien kenntlich (O. Abel 1928).

Ähnlich verhalten sich viele andere Rudimentationen, zu denen auch solche physiologischer Art gehören. So wiesen G. Hinsche (1932) und I. Krumbiegel (1938, 1941) z. B. nach, daß manche Amphibien kämpferische Haltungsreaktionen zeigen, die von unbekannten Vorfahren, vielleicht von Stegocephalenartigen Ahnen zurückgeblieben sind, daß weiterhin flugunfähige Insekten und Vögel noch Flugbewegungsreflexe zeigen, wenn sie in bestimmter Weise frei in der Luft bewegt werden, daß schließlich stummelschwänzige Affen und Katzenformen den Schwanzstummel noch nach Art einer Balancierstange, d. h. wie einen normal fungierenden Schwanz benutzen usw.

Abkürzungen des Entwicklungsverlaufs treten auch sonst bei regressiver Entwicklung häufig auf, so speziell bei allen Parasiten, die fast stets von Formen abstammen, welche mehr oder kompliziertere Organe, vor allem Sinnesorgane und Bewegungsorgane, besaßen.

Wenn es sich nun nicht nur um einen Fortfall der Endstadien handelt, sondern mittlere Stadien, also z. B. Entwicklungsumwege, ausgefallen oder abgekürzt sind, so kann auch der Fall eintreten, daß Merkmale, die ursprünglich in späteren Stadien ausgebildet werden, im Laufe der Phylogenese schließlich schon in früheren Stadien auftreten. Das Vorderhirn von *Equus* zeigt z. B. schon eine Faltung auf Stadien, die in der Größe dem fossilen *Eohippus* entsprechen, einem Pferdevorfahren, der auch im erwachsenen Stadium noch keine Vorderhirnfaltung aufweist (T. Edinger 1948). Komplizierte Lobenlinien treten bei mesozoischen Ammonoideen schon in Jugendstadien auf, bei denen die stammesgeschichtlichen Vorfahren noch sehr einfache Lobenlinien besitzen. Es ist aber kennzeichnend, wie selten es doch im ganzen zu solchen Rückverschiebungen von Organ- und Merkmalsausprägungen kommt, d. h. in welch hohem Prozentsatz im Tierreich die regressiven Entwicklungen nur auf einem Abbau der Endstadien (und gleichzeitigen Deviationen) beruhen.

B. Es ist das Verdienst O. H. Schindewolfs (1925, 1936), nachdrücklich darauf aufmerksam gemacht zu haben, daß manche Stammesreihen sich in der Weise orthogenetisch fortentwickeln, daß kennzeichnende Merkmale sich zunächst nur auf frühontogenetischen Stadien anlegen, um dann im Laufe des phylogenetischen Formenwandels auf immer spätere überzugreifen und schließlich auch das adulte Stadium zu erreichen. Diese als Proterogenese bezeichnete Erscheinung war schon am Ende des vorigen Jahrhunderts von M. Neu-

MAYR bei Kreide-Ammoniten festgestellt und dann von A. P. PAVLOV bei den Simbirskiten der unteren Kreide durch die Bezeichnung des Jugendstadiums als „phase prophétique" gekennzeichnet worden, ohne indes später die gebührende Würdigung zu finden (vgl. O. H. SCHINDEWOLF 1940, p. 377). Auch R. WEDEKIND wies schon 1914 an oberkarbonischen Goniatiten nach, „daß neue Charaktere auch in der Jugend erworben werden und dann allmählich auf die Altersstadien übergreifen". Die Proterogenese steht also im Gegensatz zum palingenetischen Ablauf, da bei derartigen Entwicklungsreihen gerade die Altersstadien die Stammesgeschichte rekapitulieren. Dieser proterogenetische Evolutionstyp kann im einfachsten Falle dadurch zustande kommen, daß die Entwicklung des gesamten Organismus verlangsamt wird und beim Wachstumsabschluß, der oftmals mit dem Eintritt der Geschlechtsreife hormonal bedingt ist, dann eine noch relativ jugendliche Ausprägung vorliegt. Eine solche Retardation wird immer dann gefördert werden, wenn sie von Vorteil ist, wie dies z. B. bei den Primaten, aber auch bei anderen großen Säugetieren der Fall ist, bei denen mit einer Verlängerung der Wachstumsperiode die Zeit der Brutpflege und auch die Zeit der Ausprägung komplizierter Assoziationen im Zentralnervensystem erhöht wurde. Eine derartige Verjugendlichung bezeichnete L. BOLK (1926) als Fetalisation, C. R. DE BEER (1930) als Pädomorphose, A. W. MIJSBERG (1931) als Diametagenese, R. WEDEKIND (1927) sprach von einem „Gesetz der Alterspräponderanz". (Auch G. H. TH. EIMER, 1897, hatte schon einen früheren oder späteren Stillstand der Entwicklung von Färbungs- oder Formausprägungen beachtet und dafür den Begriff der Epistase bzw. Genepistase geschaffen. Er dachte dabei aber nicht an Hemmungserscheinungen im Sinne einer Verjugendlichung, sondern wollte nur die verschiedenen Stufen der phylogenetischen Weiterentwicklung kennzeichnen, also eher Fälle von Additionen zu den Endstadien damit deutlich machen.)

In manchen Fällen kann die Fetalisation auch zur Geschlechtsreife in einem ausgesprochenen Jugend- oder Larvenstadium führen, wie dies bei Axolotln *(Ambystoma)* bekannt ist und wie es für andere Urodelen mit persistenten Kiemen vielleicht auch vorausgesetzt werden kann. Hier würde es sich also um eine phylogenetische Neotenie handeln. Sie bildet sich heraus, wenn die neotenen Merkmale von Vorteil sind, wie dies z. B. R. MARGALEF (1949) an Süßwasser-Crustaceen erweisen konnte (bessere Verteidigung gegen Räuber, kürzere Entwicklungscyclen usw.).

Nun kann eine Proterogenese aber auch ohne zeitliche Verzögerung der Morphogenese zustande kommen, wenn ein Merkmal, daß zunächst nur in frühen Ontogenesestadien auftritt, sein Wachstum im Verhältnis zum Gesamtkörper in zunehmendem Maße beschleunigt, also mehr und mehr positiv allometrisch wird. Dieser Fall scheint z. B. bei einem der Musterbeispiele SCHINDEWOLFS, der *Lituites*-Reihe vorzuliegen. Hier handelt es sich um unterordovicische Nautiloideen (Endoceraceen), die in tieferen Horizonten (Vaginatenkalk Horizont B 3 b) nur als Formen mit gestrecktem Anfangsabschnitt *(Rhynchorthoceras)* auftreten, in etwas höheren Schichten *(Platyurus*-Kalk, Horizont C 1 a) in gleicher Form und daneben mit nur im Anfangsabschnitt eingerollten Gehäusen *(Ancistroceras, Lituites)*, während in späteren Schichten *(Chiron*-Kalk, C 1 b) daneben auch noch aufgerollte Typen *(Cyclolituites)* auftreten (Abb. 97). Sehen wir einmal von eventuell möglichen Bedenken gegen die damit vorausgesetzte Stammesentwicklung ab, so könnte hier eine Orthoselektion angenommen werden, weil eine stärkere Einrollung einen Vorteil für die Fortbewegung bedeutet. Es hätten sich dann also die Asymmetrien der Gehäusebildung, die zur Einrollung führten, in wachsendem Maße eher ausgeprägt

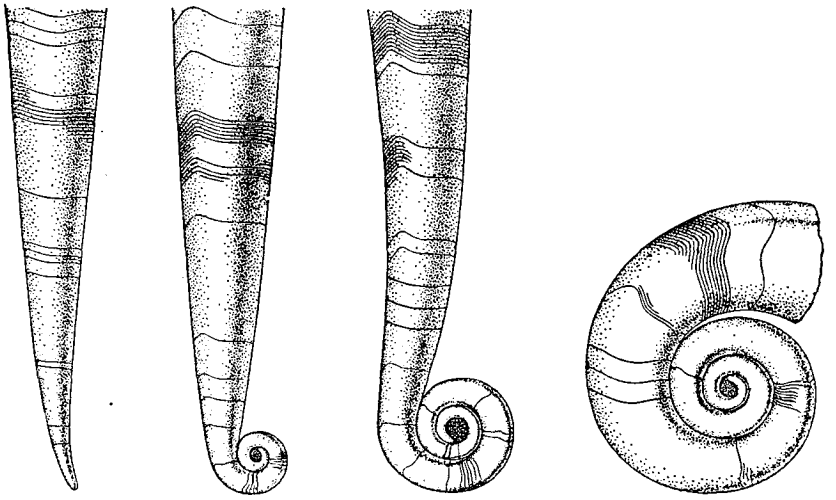


Abb. 97 Proterogenetisch fortschreitende Einrollung der Schale bei einer mutmaßlichen Stammesreihe unterordovizischer Nautiloideen. Von links nach rechts: *Rhynchorthoceras, Ancisorthoceras, Lituites, Cyclolituites.* (Nach SCHINDEWOLF 1936.)

als die symmetrischen Bildungen, die zum geraden Weiterwachsen des Endabschnittes des Gehäuses führten. SCHINDEWOLF unterscheidet zwar nicht zwischen diesen Fällen einer zunehmenden Acceleration einer Merkmalsentwicklung und der Retardation der Gesamtentwicklung, doch wird es vielleicht angebracht sein, die beiden Möglichkeiten als Proterogenese im engeren Sinne und Pädomorphose bzw. Fetalisation auseinanderzuhalten. Natürlich können auch beide Fälle gemischt sein. Ein gutes Beispiel ist auch gegeben mit dem Übergang von einem breitnierenförmigen zu einem hochmündig-herzförmigen Windungsquerschnitt bei zwei parallelen Ammoniten-Stammesreihen des Braunen Jura *(Macrocephalites — Cadoceras — Quenstedticeras* und *Macrocephalites — Kepplerites — Kosmoceras)*, und auch hier könnte man die Umwandlung wegen der Bevorteilung schmälerer, gekielter Gehäuse beim Schwimmen durch Orthoselektion gut verstehen. Innerhalb der *Kosmoceras*-Reihen fand ebenfalls

R. BRINKMANN (1929), daß an den jugendlichen Schalen der phylogenetische Fortschritt jeweils am größten ist.

C. R. DE BEER und O. H. SCHINDEWOLF (1936) möchten den proterogenetischen Entwicklungsabläufen (s. lat.) eine besondere Bedeutung bei der Entwicklung neuer Baupläne zuerkennen. Wir werden darauf im nächsten Kapitel (6 E) zu sprechen kommen. Hier mag es genügen festzustellen, daß es sich um eine Abwandlungsform der Ontogenese handelt, die in nicht wenigen Fällen nachweisbar ist, insgesamt allerdings wohl erheblich seltener auftritt als die bisher besprochenen Typen der Archallaxis, Deviation und Addition zu den Endstadien.

VII. Generationswechsel

Die Ontogenese kann schließlich noch dadurch abgewandelt werden, daß aufeinanderfolgende Individualcyclen nicht identisch sind, daß ein Generationswechsel eintritt. Im einfachsten Falle handelt es sich um eine Metagenesis, bei der voneinander abweichende, ungeschlechtlich und geschlechtlich entstehende Generationen miteinander abwechseln. Es können aber auch alle Generationen aus Geschlechtszellen hervorgehen, dabei aber parthenogenetisch und zweigeschlechtlich vermehrte in verschiedener Weise miteinander abwechseln. Es ist nun in diesem Zusammenhange nicht notwendig, alle diese Fälle im einzelnen genauer zu erläutern. Wichtig ist hier nur, die Problematik solcher Komplikationen in ihrer Bedeutung für den Evolutionsvorgang kurz zu diskutieren.

Die Metagenesis bietet keine theoretischen Schwierigkeiten. Wir können sie auffassen als einen normalen Individualcyclus, bei dem nur auf einem bestimmten Stadium, z. B. einem Larvenstadium, eine ungeschlechtliche Vermehrung eingeschaltet ist. Diese Vermehrung zwingt uns, von einer neuen Generation zu sprechen, aber außer der Einschaltung dieses Vermehrungsschrittes braucht zunächst keine prinzipielle Änderung des nun in zwei oder mehr Generationen weiterhin normal ablaufenden „ontogenetischen" Gesamtcyclus aufzutreten. Ein charakteristisches Beispiel ist mit *Echinococcus granulosus* gegeben, dessen Cysticercus sich einige Male durch Knospung vermehrt, ohne daß die Gesamtentwicklung vom Ei bis zum geschlechtsreifen Wurm wesentlich von der der verwandten *Taenia*-Arten abweicht. Bei anderen Tiergruppen wie etwa den Hydrozoen und Scyphozoen ist eine solche Metagenesis allgemeine Norm geworden und ihr Unterbleiben, wie bei *Hydra*, wohl sekundär durch die Anpassung an das Leben im Süßwasser bedingt (Schwierigkeiten der Osmoregulation bei den Medusen).

Weniger leicht zu verstehen sind die verschiedenen Typen der Heterogonie, bei denen jede Generation aus Keimzellen entsteht. Hier erhebt sich die Frage, wie es denn möglich ist, daß das gleiche Genom die Herausbildung von oft weitgehend abweichenden Individuen in rhythmischem Wechsel veranlassen kann. Da das Eintreten des Generationswechsels nur bestimmten Arten eigentümlich

ist, könnte man zunächst vermuten, daß hier ein autonomer Ablauf von verschiedenen Generationsausprägungen vorliegt. Wenn der Generationswechsel mit dem Wechsel von Diplophase und Haplophase zusammenfällt, so kann die verschiedene Ausprägung der Generationen dadurch ganz oder zum Teil bedingt sein. Wie aber in anderen Fällen ein solcher reversibler Wechsel des Genoms (der Chromosomen oder des Cytoplasmas der Gameten) zustande kommen könnte, ist bisher nicht bekannt. Wahrscheinlich ist deshalb, daß ein Wechsel von Außenfaktoren die Ontogenese in labilen Phasen derart beeinflußt, daß eine anders geartete Generation auftritt. Das ist besonders naheliegend in den zahlreichen Fällen, bei denen der Generationswechsel mit einem Biotopwechsel (bei Parasiten z. B. Wirtswechsel) verbunden ist oder bei denen parthenogenetische Generationen unter optimalen, geschlechtliche unter verschlechterten Umweltbedingungen (speziell durch nicht mehr optimale Temperatur) zustande kommen. Cladoceren, Rotatorien und Blattläuse (Aphiden) z. B. vermehren sich im Sommer parthenogenetisch und erst im Herbst geschlechtlich. Bei vielen Blattläusen und Gallwespen (Cynipiden) ist auch der Generationswechsel mit einem Wechsel der Wirtspflanzen verbunden. Wie komplex die Bedingungen sein können, welche den Generationswechsel hervorrufen, geht z. B. aus den von A. LUNTZ (1926) an dem Rotator *Pterodina elliptica* durchgeführten Untersuchungen hervor. Bei Kultivierung in Nährlösung von 0,01 % und bei einem P_H von 6,8—7,6 sowie konstanter Fütterung mit dem gleichen Flagellat (z. B. *Chlamydomonas)* ist die Vermehrung rein parthenogenetisch. Futterwechsel führt zur Entstehung von Männcheneiern und Dauereiern, aber erst in der darauf folgenden Generation, und auch nur bei den angegebenen P_H-Werten. Bei anderen P_H-Werten ist der Futterwechsel wirkungslos. Bei Übertragung der Kultur in eine höhere Konzentration (0,1 %) entstehen miktische Weibchen, allerdings erst aus dem letzten (= 5.) entwickelten Ei. Aber auch hier ist die Konzentrationsänderung wirkungslos, wenn nicht der genannte P_H-Bereich vorliegt. Die genetische Komponente ist also bei dieser Art nur mit der Fähigkeit gegeben, parthenogenetische oder Männchen- oder Weibcheneier hervorzubringen, zur Auslösung des Generationswechsels bedarf es dagegen stets bestimmter Außenfaktoren. Diese verschiedenen inneren und äußeren Bedingungen sind nun jedoch in zahlreichen anderen Fällen von Heterogonie, speziell bei Insekten noch nicht bekannt und von einer ausreichenden Klärung der Evolution derartiger Generationswechsel kann noch nicht die Rede sein (man vgl. auch die Zusammenfassung bei M. HARTMANN 1947).

VIII. Häufigkeit der Typen ontogenetischer Abwandlung und ihre evolutionistische Bedeutung

Überblicken wir noch einmal all die verschiedenen Typen der Ontogenese-Abwandlung während der Phylogenese, so müssen wir zunächst feststellen, daß die primäre Richtungslosigkeit aller Evolution, die letztlich durch

die Richtungslosigkeit der spontanen Mutation bedingt ist, auch bei der transspezifischen Differenzierung der ontogenetischen Abläufe noch unverkennbar ist, da alle biologisch tragbaren Abwandlungen jeweils in einer Reihe von Fällen realisiert sind (vgl. Kap. 4). Damit ist zugleich gesagt, daß auch in diesem Falle kein Anlaß vorliegt, besondere autonome Evolutionsfaktoren vorauszusetzen, welche über die Wirkung von Mutation und Selektion hinaus eine bestimmte Richtung der Ontogenese-Abwandlung bedingen. Auch die palingenetischen und proterogenetischen Abwandlungen, die sich über ganze Stammesreihen erstrecken können, lassen meist einen selektiven Vorteil im Sinne einer fortschreitenden Anpassungsrichtung vermuten. Damit soll natürlich nicht behauptet werden, daß es nicht noch unbekannte richtende Faktoren geben könnte. Bisher sind wir nur meines Erachtens nicht gezwungen sie anzunehmen, und wir müssen uns hüten, vorschnell unbekannte und unanalysierte Faktoren einzusetzen, die allzu leicht die Erkenntnis des realen Evolutionsgeschehens verschleiern würden.

Die relative Häufigkeit der einzelnen Typen phylogenetischer Abwandlung der Ontogenese läßt sich allerdings bisher noch kaum abschätzen, weil es dafür noch zahlloser phänogenetischer Detailuntersuchungen bedarf. Wir können heute nur sagen, daß Archallaxis und frühe Deviation in vielen Fällen nachweisbar sind, daß aber insgesamt wohl doch die Fälle von später Deviation und Addition zu den Endstadien überwiegen, durch welche die Ontogenese weniger Störungen erleidet, weil das Reaktionsgefüge bei der Differenzierung von Organen und Strukturen weniger gestört wird.

Im übrigen aber müssen wir uns auch darüber klar sein, daß die in den vorigen Unterkapiteln durchgeführte Systematisierung der verschiedenen Typen nur den Sinn haben soll, die verschiedenen Wege der Phylogenese zu analysieren. In Wirklichkeit liegen fast bei jeder transspezifischen Wandlung, die doch mit vielen Merkmalsänderungen verbunden ist, gemischte Typen vor, bei denen höchstens der eine oder andere Typ vorherrschend oder für einige wichtige Strukturen besonders sinnfällig ist.

Vor allem aber ist auch zu fragen, ob wir überhaupt ein zuverlässiges Urteil über die Evolutionstypen gewinnen können, wenn wir nur die Divergenz der „Merkmale" feststellen und nicht die Divergenz der unmittelbaren Genwirkung, die doch häufig pleiotrop zu denken ist. Vergleichen wir dafür z. B. einmal die Wirkungsweise des rezessiven Allels a, das bei der normal schwarzäugigen Mehlmotte *Ephestia kühniella* Rotäugigkeit bedingt (E. Becker 1938). Die Rotäugigkeit der Imagines bildet sich erst in der Puppe heraus, weil ein bestimmter Wirkstoff fehlt, der bei der Wildform, d. h. bei Anwesenheit des Allels a+, von Augenimaginalscheiben, Hirn und Gonaden gebildet wird. Die Rotäugigkeit könnte demnach als Abänderung eines späten Stadiums, d. h. als Beispiel einer Addition zu den

Endstadien angesprochen werden. Der Mangel dieses Wirkstoffs bei der rotäugigen Rasse macht sich aber auch schon in allen Larvenstadien, vom Schlüpfen an, bemerkbar, insofern die Haut farblos (statt rötlich), die Raupenaugen nur schwach pigmentiert (statt stark pigmentiert) und die Hoden farblos (statt rotbraun) sind. Im Hinblick auf diese Merkmale könnte die Mutante a auch als Abweichung auf mittleren Stadien, d. h. als Deviation aufgefaßt werden. Nun wird durch das Allel a aber schließlich auch die Entwicklungsgeschwindigkeit herabgesetzt und damit eine noch zeitiger einsetzende Abänderung verursacht, die auch als Archallaxis bezeichnet werden könnte. Bei den *Drosophila*-Mutanten vermilion und cinnabar liegen ähnliche Verhältnisse vor, nur ist die Ausfärbung der Imaginalaugen hier ein noch klareres Beispiel für Addition zu den Endstadien, weil der Wirkstoff, der auch schon früh bei den Larven nachweisbar ist, erst 1—3 Stunden nach der Verpuppung in höherer und wirksamer Konzentration gebildet wird.

Zu beachten sind in diesem Zusammenhang auch die Versuche O. Kuhns an Salamanderlarven (1933), die erkennen ließen, daß während der Ontogenese die Reaktionsbereitschaft für Schilddrüsenhormonreize von den einzelnen Organen zu verschiedenen Zeiten erworben wird. Schon bei Larven mit deutlich sichtbarem Dotterbauch und Fadenkiemen enthalten die Schilddrüsen einige Follikel mit geringer Kolloidbildung, die dann schnell zunimmt. Nun reagieren z. B. Kiemen, Epidermisverhornung und Leydigsche Zellen schon auf dem Dottersackstadium auf Thyroxin, während die mesodermale Pigmentierung erst auf einem späten, geburtsbereiten Stadium oder erst nach längerem Freileben im Wasser anspricht. Hautdrüsen reagieren nur in ihrer Entwicklungsphase, die Epidermisverhornung kann dagegen ständig durch den Hormonreiz zustande kommen. Da es viele Hormone und viele Gene gibt, die sich in verschiedenen Stadien der Entwicklung auswirken, so darf also die Bedeutung einer Einteilung von Evolutionsänderungen nach dem Zeitpunkt ihres Einsetzens in der Ontogenese nicht überschätzt werden. Ungeachtet dessen kommt aber natürlich den Begriffen der Addition zu den Endstadien, Deviation und Archallaxis doch eine praktische Bedeutung zu.

Man könnte annehmen, daß die wesentlichen transspezifischen Evolutionsvorgänge, speziell soweit sie die Herausbildung neuer Konstruktionstypen und neuer Organe bewirken, durch Archallaxis zustande kommen, durch welche die gesamte Ontogenese morphologisch kenntlich abgewandelt wird. Es ist deshalb wichtig, festzustellen, daß es, wie wir sahen, auch viele weitgehende frühontogenetische Deviationen gibt, die im Laufe der Ontogenese allmählich wieder zur Norm zurückführen und die praktisch ohne Einfluß auf die Gestaltung des erwachsenen Stadiums sind. Andererseits sind nicht wenige entscheidende Abwandlungen der Baupläne und Neubildungen von komplizierten Organen vorzugsweise durch späte Deviationen und Additionen zu den Endstadien zustande gekommen. Die

Blasenaugen von Mollusken mit Cornea, Linse, Retina und Pigmentisolierung der Sehzellen z. B. verdanken ihre Entstehung offenbar schrittweise durch Selektionsvorgänge geförderten Mutationen, die zunächst nur zur Vermehrung lichtempfindlicher Zellen, zur Einfaltung als Grubenauge und dann als Blasenauge und schließlich zur Linsen- und Corneabildung führten, wie dies anatomische Reihen wahrscheinlich machen, die wir unter rezenten Arten aufstellen können (vgl. das in Kap. 6 E Gesagte sowie Abb. 101). Alle diese Abänderungen gehen auf späten Ontogenesestadien vor sich, und die Augen sind deshalb z. B. bei Heliciden noch bei erwachsenen Tieren nach Fühlerverlust regenerierbar. Auch die Federn, die hochgradig differenziert sind und zur Herausbildung des Flugvermögens und der gesamten Organisation der Vögel von entscheidender Bedeutung waren, sind Bildungen, die als späte Deviationen und Additionen zu den Endstadien über eine zunächst den Reptilienschuppen homologe Anlage hinausführen. Auch setzt die für die Höherentwicklung der Vertebraten so entscheidende relative Vorderhirnvergrößerung erst auf mittleren Embryonalstadien ein.

Die erwähnten frühontogenetischen Änderungen, die wieder zur Norm zurückführen, und viele archallaktische Abwandlungen der Phylogenese lehren auch, daß die von K. E. von Baer (1928) aufgestellte Regel viele Einschränkungen erleidet. In der Mehrzahl der Fälle sind allerdings die frühontogenetischen Stadien bei verwandten Tierformen und Tiergruppen ähnlicher als spätere Stadien, aber es können auch Merkmale höherer Kategorien erst nach den Merkmalen niederer Kategorien in der Ontogenese deutlich werden. Das ist z. B. der Fall bei der Entwicklung des Anuren *Eleutherodactylus nasutus*, bei dem die Embryonalentwicklung in mancher Beziehung (Dottersack) für Amphibien untypisch beginnt, oder auch bei den soeben erwähnten Vögeln, bei denen das Klassenmerkmal der Federbildung einsetzt, nachdem schon viele Ordnungs-, Familien- und zum Teil auch Gattungsmerkmale (z. B. Halswirbelzahlen oder die Konstellation von Gaumenknochen) differenziert wurden.

Auch die viel diskutierte biogenetische Regel hat natürlich eine beschränkte, wenn auch keineswegs zu unterschätzende Gültigkeit. Sie beruht ja zum Teil auf der Baerschen Regel, soweit diese als „Gesetz der konservativen Vorstadien" (A. Naef 1917) zutrifft. Eine echte Rekapitulation der Phylogenese (nicht nur ein Beibehalten von bestimmten ontogenetischen Vorstadien) liegt wahrscheinlich nur in wenigen Fällen von Addition zu den Endstadien, wie etwa bei der Ausbildung einiger Merkmale des Höhlenbärenschädels, vor. Bei archallaktischen Änderungen gilt die biogenetische Regel nicht.

E. Evolution neuer Konstruktionstypen und neuer Organe

I. Die Entstehung neuer Konstruktionstypen

In den letzten Kapiteln war, besonders bei der Besprechung der Konstruktionsänderungen, der Orthogenese und der Überspezialisierung (Kap. 6 C), an zahlreichen Beispielen wahrscheinlich gemacht worden, daß auch Gattungen, Familien und eventuell noch höhere Kategorien durch Fortwirken von Mutation und Selektion entstehen können, ohne daß zusätzliche autonome Entwicklungskräfte vorausgesetzt zu werden brauchen. Damit ist nun aber natürlich noch nicht bewiesen, daß die transspezifische Evolution generell nach dem Muster der infraspezifischen Differenzierung abläuft. Es bleibt vielmehr noch zu fragen, ob denn die auf den „Zufälligkeiten" der jeweiligen Umweltsituationen basierende Auslese genügen kann, um aus einer primär richtungslosen, mutativen Formwandlung zur Herausbildung völlig neuer Organe und zur Differenzierung ganz neuer Baupläne zu führen. Diese Frage ist in neuerer Zeit besonders von seiten der Paläontologie immer wieder gestellt worden, und diese Disziplin war hier zu einer Skepsis auch besonders berechtigt, weil die in präkambrischen Zeiten zu suchenden Übergangsformen zwischen den Tierstämmen (Phyla) nicht bekannt sind und auch für verschiedene Klassen und Ordnungen die historische Verknüpfung noch fehlt oder hypothetisch ist, und weil auch die rezente Tierwelt trotz der außerordentlich hohen Zahl der vorhandenen Formen und Formengruppen rein morphologisch Lücken zwischen den höheren Kategorien aufweist, die nicht durch Zwischenformen ausgefüllt sind. Dazu kommt noch, daß sich die an zahlreichen fossilen Funden kontrollierbare Neubildung von Konstruktionstypen in späteren Epochen oftmals mehr oder minder sprunghaft oder jedenfalls unverhältnismäßig schnell vollzieht (vgl. Kap. 6 A). So liegt also die Ansicht nahe, daß die Entstehung neuer Baupläne, wie etwa der Säugetiere, der Insekten oder der Gastropoden, oder auch kleinerer Gruppen, wie der Fledermäuse, der Käfer oder der Muscheln, durch prinzipiell andere Faktoren geleitet sein könnte als die Ausgestaltung dieser Baupläne durch Einpassung in die verschiedensten Biotope. Man unterschied deshalb auch terminologisch die Bauplanänderung als Aromorphose (A. N. Sewertzoff 1931) oder eigentliche Phylogenese (A. E. Parr 1926) oder als Typostrophismus (O. H. Schindewolf 1950) von der Idioadaptation (Sewertzoff) oder Adaptiogenese (Parr), also von der Anpassungsentwicklung, bzw. in genetischer Beziehung den „Erbstock" von den mendelnden Genen (L. Plate 1913) oder bauplanändernde Mutationen von den experimentell studierten „Realmutationen" (A. Remane 1939), bzw. „Systemmutationen" von Genmutationen (R. Goldschmidt 1940, 1948).

Bei einer Diskussion dieser Fragen ist es natürlich zunächst wichtig, festzustellen, was man unter „Bauplänen" oder „Typen" verstehen will (vgl. die

Kritik von W. Gross 1943). Wir wollen hier ganz allgemein die Merkmale einer höheren systematischen Einheit damit bezeichnen und das hier zu behandelnde Problem präzisieren, indem wir speziell die Frage zu beantworten suchen, ob die Phylogenese der Merkmalsgruppen, welche Ordnungen, Klassen und Stämme (einschließlich ihrer Zwischenkategorien) charakterisieren, durch einen prinzipiell anderen Prozeß zustande gekommen sind, als er für die infraspezifische Evolution typisch ist, und ob dabei besondere autonome evolutive Kräfte vorauszusetzen sind.

Die Paläontologen und Zoologen, welche die Ansicht vertreten, daß die Entstehung neuer Baupläne und neuer Organe nicht ausreichend durch richtungslose Mutation und natürliche Auslese zu klären ist, neigen zumeist dazu, besondere große Mutationssprünge anzunehmen, die einander eventuell in gleicher Richtung folgten. Wie wir nun bereits in Kapitel 6 A besprachen, sind solche Großmutationen im Tierreich fast stets letal. Soweit sie erfolgreich waren, treten sie meist nur als Verdopplungen von Strukturen in Erscheinung. Bei der Diskussion der Konstruktionsänderungen (Kap. 6 B II) hatten wir aber andererseits auch festgestellt, daß es bestimmte „konstruktive Gene" gibt, die eine vielseitige bzw. „ganzheitliche" und mehr oder minder harmonische Auswirkung haben. Und es hat sich weiterhin, wie wir im letzten Kapitel sahen, die Ontogenese nicht selten schon von frühesten Stadien an abgewandelt. Diese Tatsachenreihen können in ihrem Zusammenwirken gewiß relativ schnell dahin führen, daß ein Bauplan weitgehend verändert wird. Aber es handelt sich dann doch dabei nicht um einen großen mutativen Sprung.

Wir können auch nicht einmal behaupten, daß solche konstruktiven Gene etwa gerade für Bauplanänderungen typisch sein müßten, denn sie tragen ja in gleichem Maße gerade auch zur Ausgestaltung vorhandener Baupläne bei, wie besonders die Verschiebungen durch Wachstumsallometrien lehren. Und es sind auch die frühontogenetischen Änderungen des Individualcyclus nicht nur bei durchgreifenden Bauplanänderungen zu finden, denn sie sind ja auch schon zwischen den Arten einer Gattung, etwa zwischen *Triturus*- oder *Rana*-Arten, verbreitet. Wir sahen zudem, daß manche wesentlichen Bauplanänderungen auch durch späte Deviationen und Addition zu den Endstadien zustande gekommen sind. Trotzdem wird insgesamt aber archallaktischen Änderungen und konstruktiven Genen möglicherweise doch eine besondere Wirksamkeit bei der Entstehung neuer Konstruktionstypen zuzusprechen sein.

Für Paläontologen lag und liegt es natürlich immer wieder nahe, aus den Lücken in fossil sonst gut belegten Stammesreihen auf große Entwicklungssprünge zu schließen. Es ist wohl nicht notwendig, dieses so viel diskutierte Thema hier noch einmal in extenso zu behandeln (vgl. z. B. J. Weigelt 1943). Bislang sind noch Jahr für Jahr die Lücken der Überlieferung in vielen Tiergruppen verengert oder geschlossen worden, wie die Durchmusterung der paläontologischen Zeitschriften lehrt. Es sei darum auch nur noch einmal verwiesen auf die 1938 erfolgte, so außerordentlich wichtige Entdeckung des $1^1/_2$ m langen lebenden Crossopterygiers *Latimeria chalumnae* (vgl. W. Gross 1939), die uns zeigt, daß diese Fischordnung nicht, wie man bis dahin annahm, seit der Kreide ausgestorben ist, sondern die ganze Tertiärzeit hindurch bis zur Gegenwart fortbestand, ohne daß dies bislang durch fossile Funde bekannt geworden wäre. Auch eine derart gewaltige Fundlücke, wie sie z. B. zwischen den rezenten Cyclostomen und ihren paläozoischen Verwandten, den Ostracodermen klafft, sollte stets zur Vorsicht hinsichtlich des Schlusses von Überlieferungslücken auf Entwicklungssprünge mahnen.

Andererseits dürfen wir nicht verkennen, daß gerade beim ersten Auftreten neuer Konstruktionstypen solche Lücken besonders häufig sind, so daß der phylogenetische Anschluß an ältere Stammesreihen nur durch vergleichend-anatomische Erwägungen gegeben ist. Man denke an den Beginn der sonst mit so vielen Übergängen belegten Reihen der Equiden, an das erste Auftreten der Proboscidier, der Cetaceen, der Amphibien usw. G. G. Simpson (1944) hat diese Tatsache auch zahlenmäßig belegt, indem er nachwies, daß bei fast allen bekannten Säugetierordnungen die zeitliche Länge der bekannten Stammesreihen erheblich länger ist als die der noch unbekannten Ursprungsreihen. Wie bei der Besprechung der „explosiven" Entwicklungsphase am Anfang der Stammesreihen aber bereits ausgeführt wurde (Kap. 6 A), sind diese Lücken vor allem durch die viel schnellere Phylogenese gegeben, der beginnende neue Konstruktionstypen unterliegen. Handelt es sich doch hier meist entweder um den Übergang zu völlig neuen Biotopen (Cetaceen, Amphibien), durch welche die Selektion stark beschleunigt wird oder um das Auftreten konkurrenzüberlegener Neukonstruktionen, die ein schnelles Verdrängen der primitiveren Formen gestattet, die zuvor die in Frage kommenden Biotope besiedelten. G. G. Simpson (1944) macht auch mit Recht darauf aufmerksam, daß die neuen Konstruktionstypen anscheinend zunächst in kleinen Populationen auftraten, wodurch eine schnellere Evolution gegeben ist, zugleich aber auch eine Spärlichkeit fossiler Funde resultiert.

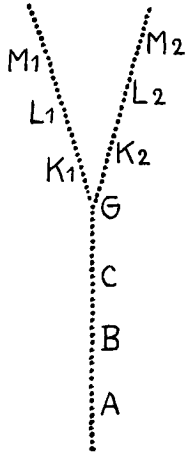


Abb. 98 Schema der Spaltung zweier Stammesreihen zur Erläuterung der Seltenheit von Zwischenformen, die den Gabelpunkten genau entsprechen.

Es kommt weiterhin noch hinzu, daß Zwischenformen zwischen den verschiedenen Bauplänen, die wirklich morphologisch intermediär sind, stets auch deshalb außerordentlich selten sein müssen, weil am Stammbaum die Periode der Zweispaltung ja nur eine ganz kurze Phase, und wenn wir es schematisch darstellen (Abb. 98), nur einen Punkt bedeutet. Es ist also stets viel wahrscheinlicher, daß ein Fossilfund aus der Zeit vor der Spaltung (A, B, C) oder nach der Spaltung (K_1, L_1, M_1, oder K_2, L_2, M_2) oder von einer benachbarten

Seitenkette (S, T, U) stammt, als daß er gerade dem Gabelpunkt (G) entspricht. Im übrigen kann die Deutung von Lücken der fossilen Überlieferung als große Entwicklungssprünge, der stets die Mißlichkeit einer negativen Beweisführung anhaftet, ohnehin nur für Gruppen versucht werden, für die besonders günstige Erhaltungsbedingungen vorliegen wie etwa Mollusken, Säugetiere usw. Und hier ist nun zu beachten, daß gerade in den formenreichen Gruppen die morphologischen Lücken zwar deutlich, aber vielfach nicht sonderlich groß sind, so daß etwa für bestimmte Stammeslinien der Ammonoideen oder der Huftiere (z. B. Differenzierung des pferdeartigen Typs aus kleinen, omnivoren vielzehigen Protungulaten ähnlich *Hyopsodus)* oder der Raubtiere (z. B. Gabelung der Creodonta in Felidae, Viverridae, Mustelidae, Procyonidae, Ursidae, Canidae usw.) keineswegs eine plötzliche, grundlegende Bauplanänderung angenommen zu werden braucht. Für so skeptische Hypothesen wie die Apogenesis Przibrams, die Stammstrauch-Vorstellung Westenhöfers oder die noch weitergehende Skepsis Dacqués liegt also kein Anlaß vor.

Vor allem aber darf doch nun auch andererseits nicht unterschätzt werden, wie groß die Zahl der bekannten Übergangsformen von einem Bauplan zum anderen ist. Wenn wir nicht verlangen, daß eine solche Zwischenform genau den Gabelpunkt der Stammesreihen darstellt (s. o.), sondern uns damit zufriedengeben, daß sie morphologisch vermittelt, historisch etwa in der zu erwartenden Übergangsepoche aufgetreten ist und einer konvergierenden Ascendenzreihe angehört, so lassen sich doch nicht wenige Beispiele angeben. Für die Tierstämme ist zwar kein Nachweis zu erwarten, da die vermittelnden Formen in präkambrischen Zeiten gelebt haben müssen, aus denen nicht viele durch sekundäre Deformationen unveränderte Fossilien vorliegen, aber zwischen vielen Tierklassen und -ordnungen sind fossile Zwischenformen bekannt geworden. Wir wollen uns hier auf die am besten bekannten Konstruktionstypen der Wirbeltiere beschränken. Unter den Säugetierordnungen sind die bauplanmäßig scharf umrissenen Raubtiere über die frühtertiären Creodonta, die Unpaarhufer über die Protungulaten, die Primaten über die Tarsioidea und Lemuroidea mit den Insectivoren der Kreidezeit so eng verbunden, daß die Zuordnung paleocäner und früheocäner Formen zur einen oder anderen Ordnung gelegentlich Schwierigkeiten bereitet. Die Wale schließen sich durch die eocänen Urwale (Archaeoceti, z. B. *Protocetus)* mit noch normalzähnigem Gebiß, freien Halswirbeln, weit nach vorn gelegenen Nasenöffnungen usw. gleichfalls relativ eng an die Creodonta an. Die Sirenen sind durch *Eotherium* aus dem Eocän in Bezahnung und Beckenform den primitiven Huftieren angenähert. Ähnliches gilt für die Proboscidier im Hinblick auf die oligocänen Moeritherien. Insgesamt ist die Klasse der Säugetiere durch die in vieler Beziehung intermediären obertriassischen Theromorphen (mit säugerähnlich differenziertem Gebiß, reduziertem Quadratum, langem äußerem Gehörgang, doppeltem Condylus occipitalis, z. T. drüsenreicher Haut und Haaren usw.)

so eng mit den Reptilien verbunden, daß es z. B. gerade bei der ältesten Säugetiergattung *Tritylodon* aus der oberen Trias, besonders mit Rücksicht auf das noch am Unterkiefer ansitzende Os articulare nicht sicher ist, ob sie nicht noch zu den Reptilien gerechnet werden kann (vgl. W. G. Kühne 1943 sowie E. Hennig 1947). Andererseits verbinden die Archaeopterygiformes die Vögel verhältnismäßig gut mit den Reptilien. Die so scharf umrissene Ordnung der Schildkröten wird durch den permischen *Eunotosaurus* mit primitiven Cotylosauriern verknüpft. Diese Stammgruppe der Reptilien selbst bietet wiederum in fast allen Merkmalen Übergänge zu den Amphibien, d. h. zu Stegocephalen. Hier klaffte nun lange Zeit eine bedeutende Lücke zu der nächstverwandten Fischordnung der Crossopterygier. Aber der vor einigen Jahren entdeckte, zu den Ichthyostegalia zu rechnende Stegocephale *Elpistostege watsoni* vermittelt nun so gut (Abb. 99), daß man I. St. Westoll (1938) durchaus zustimmen

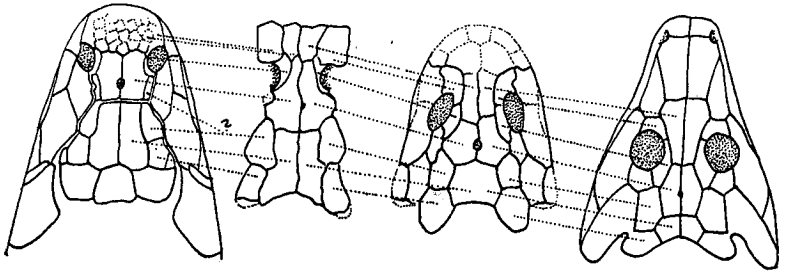


Abb. 99 Zwischenformen zwischen Crossopterygiern und Stegocephalen. Von links nach rechts: Crossopterygier *Dipiplopterax* (mittleres Devon), Zwischenform Stegocephale *Elpistotege* (unterstes Ober-Devon), *Ichthyostegopsis* (oberes Ober-Devon oder frühes Karbon), *Actinodon* (unteres Perm). Homologe Knochen durch punktierte Linien verbunden. (Nach WESTOLL 1938.)

kann, der von einer „perfect transition between the Crossopterygian and Ichthyostegid patterns of dermal bones" spricht. Die Tetrapoden scheinen sich also sehr schnell im Oberen Devon herausgebildet zu haben, weil der Übergang zum Landleben eine intensive Selektionswirkung mit sich brachte. Auch der Nachweis E. Jarviks (1942), daß die Anuren und die Stegocephalen im Schädelbau den osteolepiformen, die Urodelen den porolepiformen Crossopterygiern außerordentlich nahekommen, überbrückt schon in rein morphologischer Beziehung die Kluft zwischen den beiden Tierklassen. Schließlich ist auch nicht zu verkennen, daß die kieferlosen, extremitätenlosen Agnathen des Silur mit Kiemendarm, unpaarer Nasenöffnung, unvollständigem Labyrinth usw. vom Stamm (oder Unterstamm) der Vertebraten insgesamt zu den Acraniern überleiten.

Andererseits ist die Kluft zwischen sehr vielen Tierstämmen und -klassen wenigstens rein morphologisch durch eine große Zahl von überleitenden rezenten Typen überbrückt. So vermitteln die Cnidosporidier mit ihrem mehrzelligen Sporenstadium, in mancher Beziehung auch die Mycetozoen (= Myxomyceten) mit ihren vielkernigen Plasmodienstadien und andererseits

die Mesozoen mit nur einer Körperzellschicht (Somatoderm) und Gonaden zwischen Protozoen und Metazoen. Die kriechenden flachen Ctenophoren (wie *Coeloplana, Ctenoplana)* mit bewimperter Sohle, bauchständiger Mundöffnung, faltigem, ektodermalem Schlunde, Exkretionsorganen und Wimperflammen, Mikromerenbildung und Andeutung von Spiralfurchung verknüpfen die sonst so heterogenen Baupläne der Coelenteraten und der Turbellarien. Unter letzterer Tiergruppe weisen Formen wie *Leptoteredra* mit echtem After auf höhere Würmer hin. Parasitäre Turbellarien und ektoparasitäre Trematoden vermindern den Abstand zwischen diesen beiden Tierklassen. Cestoden mit netzartigem Exkretionssystem und terminalem Porus und mit fehlender Differenzierung von Scolex und Proglottiden *(Nesolecithus, Amphilina* u. a.) verknüpfen diese Klasse mit den Trematoden. Nemertinen vermitteln rein morphologisch in verschiedenen Merkmalen (z. B. Coelom, Gefäßsystem, Larvenform) zwischen Scoleciden und Anneliden. Die Onychophoren *(Peripatus)* wiederum stellen Zwischenformen dar zwischen Anneliden (ungegliederte Beine, Hautmuskelschlauch ohne Chitinbildungen, Nephridien, äquale Furchung) und Arthropoden (Beinkrallen, Rückengefäß mit Ostien, Tracheen ohne Spiralversteifung), während durch die wurmförmigen, schalenlosen Solenogastres und die Placophoren (mit zunächst etwas segmentierter, Trochophora-ähnlicher Larve und segmentaler Anordnung der Kiemen in der Mantelhöhle) der Anschluß der Mollusken an die Anneliden hergestellt wird.

Diese Beispiele mögen genügen, um zu erweisen, daß trotz allen noch klaffenden Lücken doch bereits der Ableitung vieler großer Stämme und Klassen wenigstens in rein morphologischer Beziehung keine derartigen Schwierigkeiten entgegenstehen, daß skeptische Ansichten über die Unmöglichkeit gegenseitiger phylogenetischer Beziehungen berechtigt wären.

Bei der Diskussion derartiger Übergangs- und Stammformen scheint mir der nicht selten vorgebrachte Einwand unwesentlich zu sein, daß eine als Vorstufe in Frage kommende Gruppe „allgemein" zu spezialisiert sei (man vgl. z. B. Fuhrmanns Besprechung der Cestoden-Herleitung und vor allem Bresslaus Darstellung der Turbellarien-Abstammung in Kükenthal-Krumbachs Handbuch für Zoologie 1928—1933). Es genügt, daß eine Gattung oder eine Art den Anschluß herstellt, d. h. einer hypothetischen Stammform ähnlich geblieben ist, denn alle übrigen Formen müssen ja ohnehin Spezialisierungen darstellen und Seitenzweigen angehören. Die Anschlußformen sind natürlich besonders unter kleinen und wenig differenzierten Formen zu suchen. Wenn z. B. die Genitalien der meisten größeren Turbellarien relativ kompliziert erscheinen, so sind dies z. T. nur Auswirkungen der Schwierigkeiten, die eine Ernährung größerer Körper ohne Blutgefäßsystem mit sich bringt. Die kleinen Rhabdocoelen bieten daher viel leichtere systematische Ableitungsmöglichkeiten.

Fassen wir unsere bisherigen Feststellungen zusammen, so dürfen wir also als wahrscheinlich annehmen, daß auch in all den Fällen, in denen konkrete

paläontologische Belege für den allmählichen Übergang von einem Konstruktionstyp zum anderen, d. h. etwa zwischen zwei Ordnungen, zwei Klassen oder zwei Stämmen, fehlen, doch solche Zwischenformen einmal vorlagen und daß die Lücken in der Ascendenz nur auf mangelnde Fossilisation, beschleunigte Entwicklung beim Auftreten neuer Konstruktionstypen und z. T. auch Kleinheit der betreffenden Populationen zurückzuführen sind.

Demgegenüber sieht nun O. H. Schindewolf (1936, 1950) diese Lücken als Beweise für sprunghafte Entstehung neuer Konstruktionstypen an. Und auch R. Goldschmidt (1940, 1948) ist der Meinung, daß Großmutationen dabei entscheidend waren. Solche Großmutationen sind zwar normalerweise letal, gelegentlich sollen aber derartige „hopeful monsters" einmal geeignete Biotope gefunden haben, in denen der neue Bauplan dann sofort ein adäquates Milieu fand.

O. H. Schindewolf hat speziell die Hypothese aufgestellt, daß neue Baupläne (wie z. B. der des *Archaeopteryx)* deshalb „plötzlich und sprunghaft" aufgetreten seien, weil die Umprägung von einem Typus zum anderen durch Proterogenese erfolgt, d. h. sich zunächst nur an Embryonalstadien manifestiert und mit seinen Abänderungen sukzessive auf spätere Jugendstadien und schließlich auch auf das Altersstadium übergreift. Vergleicht man nur Altersstadien, so müsse daher ein Sprung von einem Typ zum anderen vorliegen. „Die Suche nach einer Reihe allmählicher Übergangsformen zwischen zwei Typen, die uns schrittweise die Herausgestaltung des neuen Typenplanes veranschaulichen, bleibt damit vergeblich; denn diese haben niemals existiert" (p. 22). Eine solche Auffassung mag zunächst möglich erscheinen. Es ist aber zu bedenken, daß sich auf dem Wege der Proterogenese zunächst nur einzelne Merkmale oder Merkmalsgruppen abändern und daß es sich bei Schindewolfs Beispielen auch nur um Art- oder Gattungsunterschiede handelt. Ein völlig neuer Bauplan erfordert aber so weitgehende Umgestaltungen, daß die vorauszusetzende gleichzeitige proterogenetische Bildung vieler neuer Merkmale als extrem unwahrscheinlich angesehen werden muß. Der von Schindewolf zitierte und als „treffend" bezeichnete Satz (p. 59) „Der erste Vogel kroch aus einem Reptilienei" wird deshalb wohl von keinem Zoologen gutgeheißen werden können. Zudem sahen wir ja im vorigen Kapitel, daß ein proterogenetischer Ablauf der Phylogenese ohnehin nicht allzu häufig zu sein scheint.

Noch etwas spekulativer, aber letztlich doch vielleicht diskutabler sind die von K. Beurlen (1937) z. T. in Anlehnung an G. R. De Beer (1930) entwickelten Vorstellungen über die Neubildung von Bauplänen durch die sogenannte „Neomorphose". Es wird hier vorausgesetzt, daß gelegentlich eine Verjugendlichung einer Stammesreihe einsetzt, indem der Individualcyclus mehr und mehr abgekürzt wird: „Die ganze vorhergehende somatische Differenzierungsentwicklung wird also zurückgenommen und der jugendliche,

plastische, noch nicht ausdifferenzierte, daher noch umbildungsfähige Organismus kann sich infolgedessen neu ausdifferenzieren" (p. 204). Es werden hier also die beiden bekannten und von uns in früheren Kapiteln besprochenen Erscheinungen, daß grundlegende Neubildungen speziell von wenig differenzierten Formen ihren Ausgang nehmen (COPES „law of the unspecialized") und daß die Phylogenese oftmals eine Abbreviation durch Abkürzung einzelner ontogenetischer Phasen zeigt, vereint, um eine Bauplanänderung verständlich zu machen. Es wird dabei allerdings übersehen, daß normalerweise die Abbreviation mit gleichzeitigen Hinzufügungen und Weiterdifferenzierungen einhergeht, da ja die Phylogenese infolge steter Selektion immer wieder zu Anpassungen führt. Eine sukzessive weitgehende Verjugendlichung bereits spezialisierter Baupläne und eine dann wieder einsetzende Neugestaltung eines nun ganz abweichenden Bauplanes müßte aber vor allem erst einmal an eindeutigen, fossil belegten Stammesreihen nachgewiesen werden, was bisher meines Wissens noch nicht geschah. Ungeachtet dessen ist jedoch darauf hinzuweisen, daß bei vielen Tieren eine phylogenetische Verkleinerung, die doch trotz der Wirksamkeit der COPEschen Regel in vielen Fällen eintrat, sehr häufig eine gewisse Verjugendlichung zur Folge hat. Wie wir im Kapitel 6 B II sahen, haben z. B. kleine Säugetiere einen relativ größeren Hirnschädel mit geringer entwickelten Cristae und relativ kürzerem Gesichtsschädel, andere relative Bein- und Ohrlängen, einen intensiveren Stoffwechsel, eventuell auch relativ geringere Sexualdifferenzen usw. Nach solchen phylogenetischen Körpergrößenreduktionen könnte dann sehr wohl eine neue Entwicklungsrichtung begonnen werden, zumal kleine Tiere ohnehin für eine Umstellung der Lebensweise (etwa zum Grabtier oder Klettertier hin) besser präadaptiert sind als große. In einem beschränkten Umfange ist eine „Neomorphose" theoretisch durchaus möglich. (Man vergleiche aber auch für die Annahmen BEURLENS die kritische Besprechung von W. GROSS 1943).

Den Hypothesen von SCHINDEWOLF, BEURLEN und GOLDSCHMIDT über Typenbildung liegt nun die Vorstellung zugrunde, daß Spezialisierung und Bildung neuer Baupläne zwei prinzipiell verschiedene Vorgänge seien und daß deshalb zur Erklärung der Typenbildung nach einem grundlegend anderen Vorgange gesucht werden müsse, als ihn die normale Evolution darstellt. Wenn an dieser Voraussetzung auch richtig ist, daß neue Konstruktionstypen oftmals relativ schnell entstanden und dann meist lange Zeit verhältnismäßig zäh beibehalten und nur „ausgestaltet" wurden (vgl. Kap. 6 A, B), so ist demgegenüber aber noch einmal zu betonen, daß manche Baupläne sich andererseits relativ langsam herausdifferenziert haben und dabei keinem anderen Evolutionsmodus gefolgt sind, als er von normaler Rassen-, Art- und Gattungsdifferenzierung bekannt ist.

Wenn wir z. B. nur *Eohippus (= Hyracotherium)* aus dem Eocän und die rezenten Pferdeartigen (Wildpferde, Wildesel, Zebras) kennen würden, so würden wir gewiß schon von zwei verschiedenen Konstruktionstypen sprechen, denn die eocänen Arten sind noch mehrzehig, besitzen andere Schädelformen, hintereinanderliegende Hirnabschnitte mit noch relativ kleinem, kaum gefaltetem Vorderhirn und ein durchaus anderes Gebiß mit mehrwurzeligen Höckerzähnen. Nur, weil wir viele sukzessive Übergangsstadien kennen, rechnen wir *Eohippus* und *Equus* zur gleichen Familie, d. h. es entscheiden hier stärker historische als morphologische Tatsachen für die Zusammenfassung. Die Konstruktionsänderung ist dabei aber so allmählich erfolgt, daß W. D. MATHEW (1914) sogar vermeinte, den Grad der morphologischen Umbildung als Zeitmaß verwenden zu können. Wenn letzteres nun auch nicht ganz den Tatsachen gerecht wird, wie schon O. ABEL (1918) betonte, so liegt hier doch jedenfalls kein völlig abweichender Evolutionstyp, etwa im Sinne einer Neomorphose vor.

Zu einer ganz entsprechenden Schlußfolgerung würden wir gelangen, wenn wir etwa nur eocäne und oligocäne Moeritherien und die heutigen Elefanten kennen würden. Auch hier weichen die letzteren mit ihren einzigartigen Stoßzähnen, mit ihren in der Einzahl vorhandenen, zusammengesetzten Mahlzähnen mit Schmelzleisten, mit den eigenartigen Knochenhöhlen des Schädels, dem Greifrüssel usw. so entscheidend von den frühtertiären Moeritherien mit dem so vollständigen höckerzähnigem Gebiß ab, daß wieder nur die sukzessiven Zwischenformen Anlaß gaben, auch schon die Moeritherien den Proboscidiern zuzurechnen.

Auch lassen z. B. viele Vogelordnungen keinerlei vom normalen abweichenden Evolutionsmechanismus vermuten. Sie sind vielmehr oftmals nur durch ausgesprochene Anpassungsmerkmale und durch wechselnde Kombination von bestimmten Charakteren gekennzeichnet. So haben die Taubenartigen (Columbae) röhrenförmige Nasenöffnungen mit weicher Wachshaut, keine Nasendrüsen, Konturfedern ohne Afterschaft, 10 Handschwingen, einen Kropf, der oft zur Fütterung der Jungen ein bestimmtes Sekret absondert, keine Gallenblase. Die Hühnerartigen (Galli) haben derbere Füße, eine höher eingelenkte Hinterzehe, Konturfedern mit Afterschaft, 10 Handschwingen, tiefere Ausschnitte am Hinterende des Sternums, Kropf ohne Sekretabsonderung für Jungenfütterung, eine Gallenblase. Die Seetaucher (Colymbi) sind langzehig, haben als Wassertiere Schwimmlappen an den Zehen, kurze Flügel mit 11 Handschwingen, sehr kurzen Schwanz, Federn wieder mit Afterschaft, Nasendrüsen und auch eine Gallenblase usw.

Schließlich sei in diesem Zusammenhange auch noch einmal darauf hingewiesen, daß doch alle rezenten und fossilen Tierstämme, -klassen und -ordnungen zunächst das Bild weitgehenden Ausschöpfens der biologisch überhaupt tragbaren Möglichkeiten bieten und nicht etwa autonom erscheinende, gerichtete Umbildungsvorgänge erkennen lassen. Für alle Baupläne sind ja die Grundfunktionen die gleichen: Nahrungs- und Sauerstoffaufnahme, Resorption und Energiegewinnung, Speicherung, Abscheidung und Exkretion,

Reizaufnahme und Reizbeantwortung sowie Fortpflanzung und Formwandel. Aber in der Ausführung der Funktionen sind phylogenetisch alle erdenklichen Wege beschritten worden. Alle genannten Funktionen können in einer einzigen Zelle ablaufen (Protozoen) oder mit mehr oder minder weitgehender Arbeitsteilung von verschiedenen differenzierten Zellgruppen übernommen sein (Metazoen). Die Nahrung wird bald durch die ganze Körperoberfläche aufgenommen (Sporozoen, Trematoden, Cestoden usw.), bald durch eine Mundöffnung, bald wird die Nahrung aktiv ergriffen, bald herbeigestrudelt, wie bei Ciliaten, Korallen oder Tentaculaten. Die Aufschließung der Nahrung erfolgt bald intracellulär, wie bei Protozoen und Coelenteraten, bald extracellulär, bald intraintestinal, bald extraintestinal, wie bei Spinnen, in einem Sackdarm, wie bei Turbellarien und Trematoden, oder in einem kontinuierlichen Nahrungsstrom eines mit After versehenen Darmes. Die Energiegewinnung kann anoxybiont oder oxybiont erfolgen, die Sauerstoffaufnahme durch die Körperoberfläche, durch Kiemen, Lungen oder Tracheen, mit Einschaltung des Blutgefäßsystems oder ohne dieses zustande kommen. Gespeichert werden können Eiweiß oder Fett oder Kohlenhydrate in den verschiedenartigsten Zusammensetzungen. Äußerst vielgestaltig sind weiterhin die Fortpflanzungserscheinungen bei den einzelnen Bauplänen ausgebildet: ungeschlechtliche oder geschlechtliche Vermehrung, Metagenese oder Heterogonie bis zu kompliziertesten Individualzyklen, Automixis, Konjugation, Kopulation mit den heterogensten Übertragungsmechanismen der Fortpflanzungszellen. Und nicht weniger sind zur Ausführung der Funktionen in der Körperform alle erdenklichen Gestalten verwirklicht, von der Kugelform der Seeigel bis zur Fadenform der Nematoden, von der radiären Form der Coelenteraten und Echinodermen bis zur mehr oder minder bilateralen Symmetrie der Wirbeltiere, von gegliederten bis zu ungegliederten Körpern, von extremitätenlosen bis zu solchen, die fast nur aus Extremitäten zu bestehen scheinen, wie die Pantopoden (mit Teilen von Darm, Gonaden und Exkretionsorganen in den Beinen), von sessilen über kriechende, grabende, schwimmende, schwebende, kletternde, laufende und springende bis zu fliegenden Typen. Gerade diese Mannigfaltigkeit aller morphologischen und physiologischen Sonderheiten der tierischen Baupläne läßt doch eine Richtungslosigkeit ihrer Entstehung erkennen, die durchaus zur Richtungslosigkeit der Mutation und der „Zufälligkeit" der Auslesebedingungen in Beziehung gesetzt werden kann. Mit dieser Richtungslosigkeit hängt es auch zusammen, daß die kennzeichnenden Merkmale von höheren Kategorien vor allem von Familien und Ordnungen keineswegs die für die Morphogenese wichtigsten Merkmale zu sein brauchen, sondern nicht selten verhältnismäßig gleichgültige (d. h. nur für eine bestimmte Lebensweise wichtige) Merkmale darstellen.

II. Die Entstehung neuer Organe

Von den Verfechtern autonomer evolutiver Gestaltungskräfte wird meist in folgender Weise argumentiert. Mutationen stellen zunächst Störungen in der Merkmalsentwicklung dar, die sich daher im allgemeinen als schädlich, d. h. großenteils letal oder vitalitäts- oder fertilitätsmindernd auswirken. Die jeweils verhältnismäßig wenigen Erbabweichungen, die keinerlei Schädigung bedingen oder sogar einen positiven Selektionswert aufweisen, können alle morphologischen und physiologischen Merkmale betreffen. Es erscheint nun ganz ausgeschlossen, daß lediglich durch natürliche Auslese, die doch durch die „zufälligen" jeweiligen Umweltfaktoren bedingt ist, solche richtungslosen, „zufälligen" Mutanten derart angehäuft werden, daß es zur Bildung eines sinnvollen, völlig neuen Organs, etwa einer Niere, eines Auges oder gar eines Gehirns, kommen kann, weil dafür doch die verschiedensten histologischen Sonderdifferenzierungen (z. B. beim Auge Linse, Glaskörper, Cornea, Retina mit Sinnes-, Pigmentzellen usw.) und vor allem auch eine harmonische Zusammenfügung ganz heterogener Organsysteme (z. B. Blutgefäße, Tränendrüsen, schützende Bindegewebs- oder Knochensubstanz der Nachbarschaft, Neuronen einschließlich ihrer zentralen Verknüpfungen für die auf Lichtreize hin erfolgenden Reflexe, Instinkte und Handlungen) notwendig sind. Diese Argumentation verkennt nun aber, daß sich neue Organe zumeist nicht als etwas so absolut Neues herausbilden, sondern daß sie auf bereits vorhandenen histologischen Differenzierungen und auf vorhandenen Organsystemen aufbauen, die eine sehr lange phylogenetische Entwicklung hinter sich haben können (wie z. B. die Neuronen, das Gefäßsystem, Struktur-induzierende Stoffe usw.), und daß die Entstehung neuer Organe keineswegs immer zielstrebig erfolgte, sondern daß mancherlei Umwege gemacht wurden und häufig auch ein mehr oder minder weitgehender und manchmal mehrfacher Funktionswechsel dabei eintrat.

Betrachten wir dafür zunächst einmal die bekannte Phylogenese der drei Hörknöchelchen der Säugetiere, wie sie heute ziemlich allgemein angenommen wird. Der Hammer (Malleus) hat sich aus dem Articulare entwickelt, d. h. einem Knochen, der von den Fischen bis zu den Reptilien das proximale Ende des Unterkiefers bildet und diesen gelenkig mit dem Oberkiefer verbindet. (Eingeschlossen ist bei Säugetieren noch das Goniale, das aber ebenso wie der Hammer selbst embryonal aus Meckelschem Knorpel hervorgeht.) Der Amboß (Incus) ging aus dem Quadratum hervor, an dem von den Fischen bis zu den Reptilien der Unterkiefer gelenkig ansetzt. Der Steigbügel (Stapes) schließlich stammt von proximalen Teilen des Hyoidbogens ab, der bei Knochenfischen zunächst als Hyomandibulare (Kieferstiel) die Funktion hat, den Kieferapparat mit dem Hirnschädel zu verbinden, aber schon bei der Entwicklung der Amphibien zur winzigen stabförmigen Columella reduziert

wurde und nun schon als Hörknöchelchen, d. h. schalleitendes Verbindungsstück zwischen Trommelfell und innerem Ohr, dient, um dann bei der späteren Umbildung der Reptilien in Säugetiere noch tiefer in den Schädel hereinzurücken und nun als Stapes nur noch das innere Glied in der Kette der Hörknöchelchen darzustellen. Alle drei Hörknöchelchen, die bei Säugern die Schwingungen des Trommelfells auf die Perilymphe des inneren Ohres übertragen, hatten also ursprünglich eine andere und jeweils voneinander verschiedene Funktion, und der Funktionswechsel hat sich auf ganz verschiedenen Epochen einer langen Phylogenese vollzogen. Es war dabei von Bedeutung, daß es sich um zum Gesamtschädel negativ allometrisch wachsende Knochen handelt, wie dies die unverhältnismäßig starke Ausprägung bei neugeborenen Säugetieren lehrt (Abb. 100). Die Paukenhöhle, in der diese Knöchelchen liegen, geht auf das sogenannte Spritzloch der Elasmo-

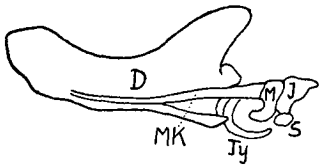


Abb. 100 Unterkieferanlage eines Känguruh-Fetus *(Macropus)* zur Veranschaulichung der noch relativ bedeutenden Größe von Hammer (M), Amboß (J) und Steigbügel (S). D = Dentale, Ty = Tympanicum, MK = Meckelscher Knorpel. (Nach BROOM aus HILZHEIMER und HAEMPEL 1913.)

branchier bzw. allgemein auf eine Kiemenspalte zurück, der zunächst respiratorische Funktion zukam. All diese phylogenetischen Wandlungen der Hilfsapparate des Ohres verliefen also nicht von vornherein zielstrebig, und es liegt kein Anlaß zu der Annahme vor, daß sie nicht einer größeren Anzahl von mutativen Änderungen und Ausleseprozessen ihre Entstehung verdanken, daß also z. B. bei der zunehmenden Vereinigung von Visceral- und Neurocranium und der zunehmenden Festigung des Schädels von entbehrlich werdenden und ohnehin negativ allometrisch wachsenden Knochen, wie Hyomandibulare, Quadratum und Articulare, jeweils kleinere Knochenvarianten von Vorteil waren, sobald diese wegen ihrer unmittelbaren Nachbarschaft zum Ohr, das sich beim Übergange zum Landleben stärker herausbildete, für eine isolierte Schallübertragung vom Trommelfell her Bedeutung gewannen.

Entsprechend läßt sich auch bei vielen anderen Organphylogenesen feststellen, daß die ersten Entwicklungsstufen zunächst eine ganz andere Funktion hatten oder daß sie verhältnismäßig unwichtige Sonderbildungen darstellten, um dann erst später bei einem Wechsel von Biotop und Lebensweise eine entscheidende Bedeutung zu erlangen. Als die paarige Schwimmblase bei einigen Fischen auch als Lunge benutzt wurde, war damit zunächst nur ein zusätzlicher Atemmechanismus gegeben, der es einigen abseitigen Fischtypen ermöglichte, auch in sauerstoffarmen Gewässern zu leben oder, wie beim heute

lebenden *Protopterus*, Trockenperioden im Schlamme vergraben zu überstehen. Erst beim Übergang zum Landleben gewann dieses neue Atemorgan seine hohe Bedeutung und wurde dann allmählich bei höheren Reptilien zu dem schwammigen Gebilde weiterentwickelt, dessen außerordentlich große Gesamtoberfläche schließlich eine so intensive Sauerstoffaufnahme gestattete, daß damit eine der wichtigsten Voraussetzungen für die Herausbildung der Homöothermie gegeben war. Auch hier ist die ganze Organphylogenese durchaus unter der Voraussetzung richtungsloser Mutation und natürlicher Auslese jeweils oberflächenreicherer Varianten begreiflich.

Die Benutzung der Brustflossen von Fischen als elastisches Stützorgan war zunächst nur eine belanglose Nebenfunktion für solche Formen, die mit ihrem Körper dem Untergrund auflagen. Erst als bestimmte Crossopterygier-Gruppen zu Stegocephalen und damit zu Landtieren wurden, erhielten diese Vorderextremitäten eine wichtige Bedeutung, die bis zu den Primaten hin bestehen blieb. Und die zum Schwimmen so gut eingerichteten „Flossen" der Pinguine haben sich aus Flügeln entwickelt, die zunächst wahrscheinlich ähnlich wie bei manchen Lummen und Alken (Alcidae) als Flugorgane kaum noch brauchbar waren und nur nebenbei zum Rudern unter Wasser benutzt wurden. Die Flügel der Vögel, die für den Bauplan dieser Tierklasse eine entscheidende Voraussetzung bildeten, können gleichfalls anfänglich ihre Tätigkeit auch nur als Nebenfunktion neben dem Klettern ausgeübt haben, wie dies der Bau der Archaeopterygiformes wahrscheinlich macht.

Bei all den angeführten Beispielen können wir nicht mit Sicherheit angeben, auf welchem Stadium der Ontogenese die einzelnen Schritte der Organumwandlungen einsetzten, aber es liegt in vielen Fällen die Annahme nahe, daß es sich nicht etwa nur um archallaktische Änderungen, sondern oft auch um abweichende Entwicklung in den Endstadien der Morphogenese handelt. Das gilt in besonderem Maße für die Phylogenese der Blasenaugen. Wie wir schon im 4. Kapitel sahen, sind diese hochdifferenzierten Organe mehrere Male im Tierreich völlig unabhängig voneinander konvergent entwickelt worden. Bei den Coelenteraten, Anneliden, Gastropoden und Echinodermen gibt es nun aber auch Grubenaugen und Augenflecke, die sich im Sinne von „anatomischen Reihen" jeweils derart nebeneinanderstellen lassen, daß sie die vermutliche Phylogenese von einer einfachen Anhäufung von Sehzellen (Augenflecken) bis zu den mit Linsen versehenen Blasenaugen verdeutlichen (vgl. R. HESSE und L. PLATE 1924). So hat unter den Polychaeten *Eunice* flache Scheibenaugen, die nur eine Anhäufung von wenigen Sehzellen darstellen, zwischen denen hohe pigmenthaltige Epidermiszellen stehen, die auch ringsum den Sehzellenkomplex abschirmen. Die Cuticula ist über dem Augenfleck ganz schwach linsenartig erhoben. Bei *Ranzania* sind die Augenflecke schon etwas becherartig eingestülpt, wobei ein Cuticularzapfen in den Becher hineinragt. Die Sehzellen enthalten zugleich das Pigment. Bei *Scyllis* und noch vollkommener bei

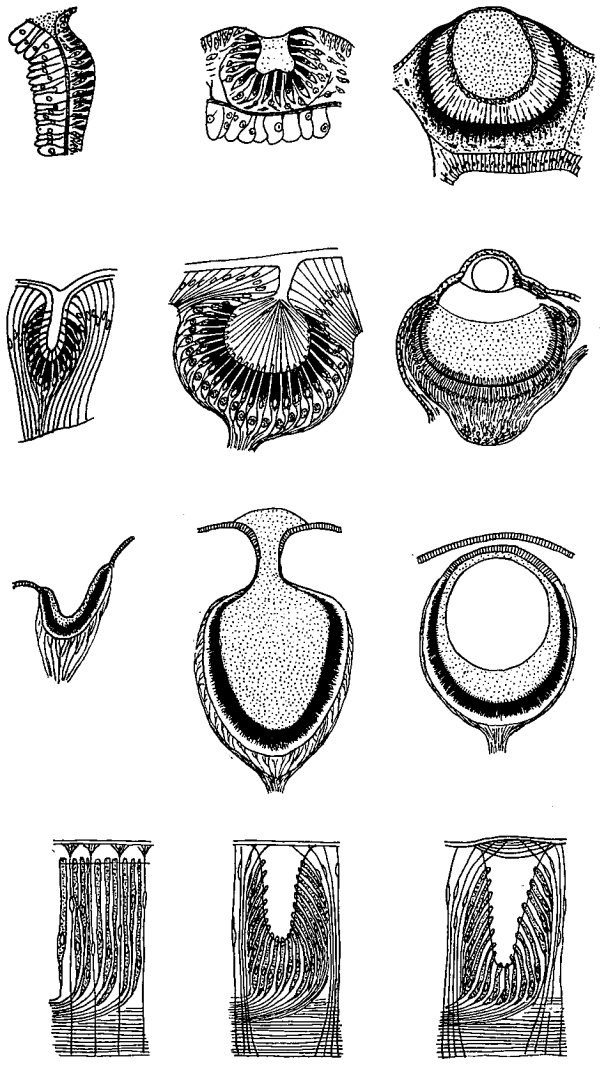


Abb. 101 Parallele anatomische Reihen der Augenentstehung. 1. Reihe Coelenteraten: *Catablema*, *Sarsia* und *Charybdaea*, 2. Reihe Polychaeten: *Ranzania*, *Scyllis* und *Vanadis*, 3. Reihe Gastropoden: *Patella*, *Haliotis* und *Murex*, 4. Reihe Echinodermen: *Astropecten muelleri*, *Astropecten aurantiacus* und *Asterias glacialis* (nach HESSE, SCHEWIAKOFF, PFEFFER und PLATE).

Nereis sind Sehzellen und besondere Pigmentzellen um einen blasigen Hohlraum angeordnet, der von einem Glaskörper erfüllt ist. Bei *Vanadis* schließlich ist auch noch eine kugelige, strahlensammelnde Linse unter einer vorgewölbten Cornea ausgebildet, und die Zahl der Retinazellen ist bedeutend größer (Abb. 101). Ganz entsprechende anatomische Reihen lassen sich für die Gastropoden aufstellen. So hat z. B. *Patella* schwach vertiefte Grubenaugen, *Haliotis*, *Trochus* u. a. haben blasig vertiefte Grubenaugen, die von einem Glaskörper

erfüllt sind, *Murex* und viele andere Prosobranchier und Pulmonaten haben dann weiterhin auch eine Linse entwickelt. Und wiederum ähnliche Entwicklungsreihen sind bei den Coelenteraten z. B. mit den Gattungen *Catablema*—*Sarsia*—*Charybdaea* oder bei den Echinodermen mit *Astropecten mülleri*—*A. aurantiacus*—*Asterias glacialis* gegeben. Nun entwickeln sich aber bei allen vier genannten Tiergruppen die Augen erst gegen das Ende der Morphogenese hin. Die Larvenformen haben keine oder andersartige Photorezeptoren. Die Bildung so vollendeter Organe, wie sie die Blasenaugen darstellen, kann also mit großer Wahrscheinlichkeit auf Additionen zu den Endstadien bzw. späte Deviationen zurückgeführt werden.

Und daß derartige Organe überhaupt in so zahlreichen Fällen konvergent, aber im einzelnen mit jeweils verschiedener „Spezialkonstruktion" entstanden (vgl. das S. 78 Geagte) — wobei die gemeinsame Grundlage nur die Fähigkeit darstellt, nervöse Zellen an der Oberfläche als Photorezeptoren auszubilden —, spricht weiterhin dafür, daß die Organbildung nicht durch autonome Kräfte, sondern unter dem Einfluß von Auslesebedingungen, unter einem Entwicklungszwang, zustande kam. Die mutative Vermehrung von Sehzellen ist eine auf vielen phylogenetischen Stufen gegebene Möglichkeit, die meist einen positiven Selektionswert hat. Die Einwölbung zum Grubenauge kann manchmal schon eine Folge dieser lokalen Sehzellenvermehrung sein. Sie hat die wichtige Folge, ein Richtungssehen zu ermöglichen, was seinerseits wieder einen Auslesevorteil bedeuten kann. Und auch die mutativ durchaus gegebene Möglichkeit einer Vorschaltung stärkerer lichtbrechender Substanz kann durch Selektion zur Linsenbildung führen. Mutation und Selektion genügen also, um die Bildung von Blasenaugen wenigstens theoretisch verständlich zu machen.

In diesem Zusammenhange sei auch noch einmal auf das 4. Kapitel verwiesen, in dem auseinandergesetzt wurde, wie bestimmte Umweltverhältnisse einen Entwicklungszwang ausüben, der nicht nur eine konvergente Umbildung, sondern auch eine Neubildung von Organen, wie z. B. von Myzetomen, Stridulationsorganen, Schwimmbeinen usw., zur Folge hat. Daher können ja gleiche Organe auch auf ganz verschiedenartiger ontogenetischer Grundlage entstehen. Die Vasa Malpighii z. B. entstehen bei Insekten aus dem Ektoderm, bei Spinnen aus dem Entoderm. Schrilleisten und Schrillzähne können sich bei Insekten aus Abschnitten von Beinen, Flügeln, Thorax oder Abdomen bilden, wenn nur das Zirpen überhaupt erst einmal von Vorteil ist, weil Schallsinnesorgane vorhanden sind. Und andererseits kann bei nächstverwandten Formen ein Organ gebildet sein oder fehlen: der Haifisch *Mustelus laevis* z. B. besitzt eine durch den Dottersack gebildete Placenta, bei den zur gleichen Gattung gehörigen ovoviviparen Arten *M. vulgaris* und *M. antarcticus* stehen die Embryonen morphologisch in keiner Beziehung zur Uteruswand.

III. Zusammenfassung

Insgesamt können wir also feststellen, daß für die Herausbildung neuer Organe und neuer Baupläne kein prinzipiell anderer Vorgang als für Rassen-, Art- und Gattungsdifferenzierung vorausgesetzt zu werden braucht, d. h. daß Mutation und Selektion auch hier die wesentlichen Evolutionsfaktoren darstellen. Mutationen, die harmonische Abänderungen schon von frühontogenetischen Stadien an bedingen, haben dabei manchmal vielleicht eine besondere Bedeutung, doch können auch späte Deviationen und Additionen zu den Endstadien zur Bildung völlig neuer Organe führen. Eine gewisse Richtungslosigkeit auch der Bauplanbildung ist unverkennbar. Sie wird durch eine Begrenzung der konstruktiven Möglichkeiten selektiv oft eingeengt, doch zeigen Organphylogenesen trotzdem mancherlei Umwege der Phylogenese, da die ersten Stadien oft nur erst eine nebensächliche Bedeutung haben und nicht selten ein grundlegender Funktionswechsel eintritt. Wenn nach der Erfindung des Explosionsmotors in unverhältnismäßig kurzer Zeit neue Baupläne von Maschinen unter Einpassung in die verschiedensten „Biotope" entstanden, wie Automobile, Traktoren, Motorboote, Dreschmaschinen und Flugzeuge, so ist dies ein prinzipiell entsprechender Vorgang, wie wenn sich nach „Erfindung" der Warmblütigkeit (infolge zunehmender Intensivierung der Stoffwechseltätigkeit) und des komplizierten Zentralnervensystems die verschiedenen Baupläne der Säugetiere bildeten, wie Fledermäuse, Paarhufer, Raubtiere, Wale usw. Entscheidend für den Zerfall in viele Baupläne ist in beiden Fällen nicht nur die primäre Erfindung einer überlegenen Konstruktion, sondern das Vorhandensein von vielen Biotopen, die eine sehr verschiedenartige Einpassung erfordern, wobei wiederum in beiden Fällen auf dem Wege natürlicher Auslese jede fortschrittliche Änderung die alten Konstruktionen verdrängt. Die Neubildung von Organen und Bauplänen ist andererseits aber auch außerhalb der „explosiven" Phasen der Phylogenese möglich.

Organ- und Bauplan-Neubildungen treten vorzugsweise in der explosiven Phase mit beschleunigter Stammesentwicklung auf. Eine „Neomorphose", d. h. eine Verjugendlichung mit anschließender phylogenetischer Umbildung in neuer Richtung, kann gelegentlich wirksam sein. Notwendig ist sie nicht für die Entstehung von neuen Konstruktionstypen und neuen Organen. Und auch für die Annahme bisher noch unanalysierter autonomer Evolutionskräfte liegt keine Notwendigkeit vor, zumal die Lücken zwischen den Bauplänen zumindest in morphologischer Beziehung wohl häufiger überbrückt sind, als dies nach manchen stammesgeschichtlichen Diskussionen der Fall zu sein scheint.

Mit diesen prinzipiellen Feststellungen soll nun aber andererseits ganz und gar nicht der Eindruck erweckt werden, daß etwa alle Organ- und Bauplanbildungen bereits ausreichend „geklärt" oder „erklärt" werden könnten. Sie

sind vielmehr im einzelnen vielfach noch recht dunkel. Nur erscheint es bislang unnötig, dafür vom übrigen Evolutionsgeschehen völlig abweichende Faktoren vorauszusetzen. Notwendig ist bei der Klärung der Phylogenesen eine detaillierte vergleichende Ontogeneseforschung, d. h. eine Phänogenetik und eine immer eingehendere Analyse der so außerordentlich komplexen, d. h. „ganzheitlichen" Auswirkungen aller Mutations- und Selektionsvorgänge, wie wir sie im Kapitel 6 B II doch vorzugsweise erst an relativ übersichtlichen Beispielen kennenlernten.

7. Die Anagenese (Höherentwicklung)

A. Entwicklung der Fragestellung

Wenn wir darauf verzichtet haben, für alle bisher besprochenen Vorgänge infra- und transspezifischer Evolution besondere richtende bzw. autonome Evolutionskräfte vorauszusetzen, und auch die Bildung der großen Hauptäste des tierischen Stammbaumes nur auf richtungslose Mutation und Selektion und die damit gegebenen Systemfaktoren bei der Umkonstruktion von Bauplanganzheiten zurückführen, so bleibt doch immer noch zu fragen, ob nicht die Tatsache der Höherentwicklung — das „Aufrechtstehen" des Stammbaumes, wie wir am Anfange dieses Buches einmal sagten — besondere autonome Entwicklungskräfte erschließen läßt. Unterscheiden wir doch in allen längeren, fossil belegten Stammesreihen primitivere und fortgeschrittene Formen, und auch den gesamten Stammbaum lassen wir mit „niederen" Tiergruppen beginnen und in verschiedenen Ästen zu „höheren" führen. Gewiß ist mit Recht mehrfach eingewendet worden, daß auch niedere Tierarten in ihrer Art „vollkommen" sein können, daß sie in ihren Platz im bewohnbaren Raume nicht schlechter eingepaßt sind als höhere Tiere, aber an dem Vorhandensein eines Höher und Niederer ist damit noch nicht gezweifelt. Den kleinen Säugerformen der Jura- und Kreidezeit gegenüber sind fraglos die meisten heutigen Säugetiere höher organisiert, so wie Insekten als höher organisiert angesprochen werden als Anneliden, aus denen sie hervorgingen, oder als einfachste Protozoen, von denen vermutlich alle tierische Phylogenese ihren Ausgang nahm. Worauf auch immer die Höherentwicklung zurückgeführt werden mag, auf gesteigerte Komplizierung, zunehmende Rationalisierung, Erweiterung der Umwelt usw., was dann im einzelnen zu prüfen sein wird: es umfaßt jedenfalls diese in vielen verschiedenen Zweigen feststellbare Höherentwicklung einen Problemkreis, der neben den bisher behandelten Fragen der kleinen und großen Stammbaumverzweigungen, der Kladogenese, besteht und den ich deshalb vorschlug, mit einem besonderen Terminus als Anagenese zu charakterisieren.

(P. C. Sylvester-Bradley 1951 wies mich zwar darauf hin, daß schon W. Hyatt 1875 den Terminus „Anagenesis" in einem anderen Sinne verwendet habe, und er schlägt vor, „Phylogenesis" für den stetigen Vorgang der Fortentwicklung und „Phylogenie" für die spezielle Stammesgeschichte zu verwenden. Ich fürchte aber, daß dies Verwirrung schaffen könnte, da man bisher diese beiden Termini in allen Sprachen als Synonyma behandelt und da mit „Phylogenesis" gerade das Wesentliche der Höherentwicklung nicht erfaßt wird. Ich möchte es deshalb doch bei dem nun schon von nicht wenigen Autoren übernommenen Begriff der Anagenesis belassen, da kein anderer Terminus die Höherentwicklung so eindeutig kennzeichnet.)

Die für die Fragen der Höherentwicklung grundlegende Erkenntnis der tierischen Stufenfolge ist uralt. Sie ist schon angedeutet in der ältesten „Evolutionsdarstellung"

Anaximanders (610—547 v. Chr.), der aus dem Urschlamm erst fischartige Lebewesen, dann Landtiere und zuletzt den Menschen hervorgehen ließ, und spricht sich in voller Klarheit in Aristoteles' Reihenfolge der neun von ihm aufgestellten Tiergruppen aus. In der modernen Naturforschung war G. Cuvier der erste, der die Höherentwicklung der Faunen in den aufeinanderfolgenden Erdzeitaltern erkannte. Zugleich hatte Erasmus Darwin in seiner „Zoonomia" (1794—1798) eine „Vorstellung der stufenweisen Bildung und Veredlung der tierischen Welt" in freilich noch ziemlich spekulativer Form entwickelt. J. de Lamarck (1819) baute dann seine, nun viel umfassender begründete Theorie der Artbildung und der Höherentwicklung von den „unvollkommensten" bis zu den „vollkommensten" Tieren und weiter zum Menschen gleichfalls auf die natürliche Abstufung der Organismen auf, und er charakterisierte die Höherentwicklung auch bereits genauer als zunehmende Komplizierung der Organisation und entsprechende Vermehrung der Fähigkeiten, die durch ein „konstantes Naturgesetz" hervorgebracht werde. Dieses Gesetz wird nicht näher analysiert, und es ist anzunehmen, daß Lamarck dabei an besondere, autonome Entwicklungskräfte dachte. Zuvor hatte aber auch Goethe schon bei seinen noch nicht klar phylogenetisch gedachten Ableitungen zur Morphologie die Idee einer Vervollkommnung entwickelt (Einleitung 1807), die er charakterisierte als zunehmendes „Unähnlicherwerden" der Teile eines Organismus, d. h. als zunehmende Differenzierung und zugleich als zunehmende „Subordination der Teile", d. h. zunehmende Zentralisation. Damit waren bereits die beiden wesentlichen Momente der Höherentwicklung erkannt, die von späteren Bearbeitern dann immer wieder hervorgehoben wurden, so von H. Milne-Edwards (1851) und von H. E. Bronn (1853), der außerdem auch Arbeitsteilung, Konzentrierung, Verminderung der Zahl von Einzelteilen und Verlagerung von Teilen nach innen als wichtig ansieht (über die Geschichte des Vervollkommnungsgedankens vergleiche man V. Franz 1920, 1924 und G. Uschmann 1939). Auch Ch. Darwin beschäftigte sich im 4. Kapitel seines Werkes über die Entstehung der Arten (1859) mit dem Problem der Höherentwicklung. Unter Hinweis auf K. E. von Baers Ausführungen hält auch er zunehmende Differenzierung und zunehmende Teilung der physiologischen Arbeit für die wesentlichsten Merkmale, weist aber auch auf die steigende geistige Entwicklung und für den Wirbeltierstamm auf die wachsende Annäherung an den Menschen hin. Er setzt jedoch keinerlei autonome Kräfte dabei voraus, sondern hält die Vervollkommnung für eine unmittelbare Folge der natürlichen Auslese, die ständig Nützliches züchtet. Daß es heute trotzdem auch noch niedere Tierformen gibt, führt er darauf zurück, daß diese Formen nicht mit höher differenzierten in Konkurrenz traten (wie Fische und Säugetiere; Beuteltiere, Zahnarme, Nager und Affen in Südamerika). Und im 11. Kapitel stellt Darwin noch einmal fest, daß einige Formen „für einfachere Lebensbedingungen passend erhalten werden" mußten. Auch E. Haeckel (1879, p. 253—254) führte als Kennzeichen des phylogenetischen Fortschrittes Arbeitsteilung, Zahlverminderung gleichartiger Teile und Zentralisation an und unterschied davon bereits fortschreitende Anpassung, die nicht zur Höherentwicklung führt.

Späterhin ist diese zutreffende Beurteilung vielfach aber wieder übersehen und die Rückführung der Höherentwicklung auf natürliche Auslese in Zweifel gezogen worden. C. von Naegeli (1864) hatte bei der Diskussion der Artbildung von einem „Vervollkommnungstrieb" gesprochen, den er allerdings letztlich auf „Molekularkräfte" zurückführen wollte. A. Gaudry (1896), der besonders die Zunahme der Sinnes- und Nervenleistungen in den Stammesreihen nachzuweisen bemüht war, schrieb (p. 209): „il me semble que l'activité divine s'est manifestée d'une manière continue", und S. Korschinsky (1899) sah in der „Tendenz zum Fortschritt" eine „fundamentale innere, von äußeren Bedingungen unabhängige Eigenschaft".

In neuerer Zeit hat sich dann vor allem V. Franz (1920, 1924, 1935) und durch ihn angeregt L. Plate (1925, 1928) mit dem Problem beschäftigt. Der letztere wies darauf hin, daß es sich bei der Vervollkommnung, außer um zunehmende Arbeitsteilung, um Vermehrung von Größe und Zahl der Elemente, Entstehung neuer Elemente, ontogenetische Verbesserungen, Steigerung der Fruchtbarkeit und der Ausbreitung handele, obwohl hochdifferenzierte Formen nicht immer artenreicher und weiter verbreitet sein müssen als niedere (z. B. Anthropoiden gegenüber den übrigen Affen). Er definierte (1928, p. 757):

„Biologische Vervollkommnung besteht in harmonischer Zunahme der Zahl, der Komplikation und der Leistungsfähigkeit der Anpassungen." „Vervollkommnung ist daher identisch mit Zweckmäßigerwerden" (p. 758). Dieser Satz führt also die Vervollkommnung auf natürliche Auslese zurück. Aber er kann nicht befriedigen, denn es wäre danach ja jede fortschreitende Anpassung, jede Spezialisierung bereits eine Vervollkommnung. Wir sehen daraus, daß durch die Identifizierung von Höherentwicklung mit Vervollkommnung das Problem noch nicht ganz zur Lösung gebracht ist. Und Entsprechendes gilt auch für die noch ausführlicheren Darlegungen von V. Franz, der 1935 vor allem nachweist: „Der Vollkommenheitsgrad eines Organismentypus (Art, Gattung, Ordnung usw.) ist um so höher, je mehr von seinen Funktionen in bezug auf Daseinserhaltung durchschnittlich von positivem und hohem Ertrag sind" (p. 36). Es handele sich dabei um Vermehrung, Verstärkung und Beschleunigung aller Funktionen. Der erhöhte Nutzeffekt würde wiederum eine Entstehung der Vervollkommnung durch natürliche Auslese verständlich machen. A. N. Sewertzoff (1931, Kap. VIII) nannte dagegen als wichtigstes Kennzeichen der „morphologisch-physiologischen progressiven Evolution oder Aromorphose" die Erwerbung neuer Eigenschaften, welche „die Energie ihrer Lebenstätigkeit steigern" und „bei vielen verschiedenen, schädlichen Veränderungen durch die Umgebung für die Tiere vorteilhaft sind".

Trotz diesen vielen zutreffenden Feststellungen fehlt es indes auch in neuester Zeit nicht an skeptischen Stimmen. So schrieb der Paläontologe E. Hennig (1929, p. 27): „All das Fortschreiten von der einfachsten Zelle bis zum Wirbeltiere und zur höchsten Pflanze ist nur bei einseitiger Aufgabenstellung als reiner Fortschritt, gewiß nicht als biologische Vervollkommnung zu bewerten." „Die Richtung des Aufstiegs: unermeßliche Komplizierung, ein Sinn, biologisch gesprochen, nicht mit Gewißheit aufweisbar." E. Dacqué (1935) leugnet nicht die Vervollkommnung, sieht darin aber nicht die Wirkung natürlicher Auslese, sondern autonomer Entwicklungskräfte. K. Beurlen (1937) sieht die „Typusvervollkommnung" auch in einer „Umwelterweiterung" und „erweiterten Autonomie der Eigengestaltung, d. h. einer Stärkung des autonomen organischen Strukturprinzips" (p. 221), das ja seines Erachtens auf einen „Willen zur Eigengestaltung" (p. 222) zurückzuführen ist. Auch W. Zimmermann (1938, p. 141) meint, daß „noch niemand gezeigt hat, wie man in objektiver Weise zwischen heutigen ‚höheren' und ‚niederen' Lebewesen unterscheiden kann". Und so ließen sich noch weitere skeptische Zitate aus jüngerer Zeit anführen.

Eine befriedigendere Stellungnahme zur Frage der Höherentwicklung (die mir bei der Abfassung der 1. Auflage dieses Buches am Kriegsende noch nicht zugänglich gewesen war) finden wir dann erst wieder in dem hervorragenden Werke „Evolution, the modern synthesis" von J. Huxley (1942). Ohne Diskussion der oben genannten historischen Grundlagen werden hier als Kriterien genannt: Zunahme der Komplikation, Entwicklung dominanter Typen, die befähigt sind, in viele Formen aufzuspalten, die eine größere Herrschaft über die Umwelt und eine größere Unabhängigkeit von der Umwelt besitzen, und generelle Verbesserung in der Wirksamkeit der Lebensprozesse. Huxley hält es nicht für notwendig, zur Erklärung der Höherentwicklung unbekannte autonome Evolutionskräfte anzunehmen, und ist überzeugt, daß nur natürliche Auslese dafür maßgebend war.

Es wird nun notwendig sein, zu untersuchen, wieweit alle bisher von verschiedenen Autoren genannten Faktoren zutreffend sind und ob sie ausreichen, das wichtige Problem der Höherentwicklung zu erklären. (Eine briefliche Diskussion mit J. Huxley zeigte, daß auch dieser Forscher noch nicht voll befriedigt ist von der bisherigen Analyse.) Eine eingehendere Prüfung der Verhältnisse scheint mir auch deshalb notwendig zu sein, weil zwei Faktoren, die Erweiterung der Umwelterkenntnis und die Zunahme der Plastizität von Strukturen und Funktionen, bisher noch nicht ausreichend berücksichtigt worden sind. Bei unserer Darstellung wird dann auch die neueste Besprechung des Problems durch G. G. Simpson (1949) Berücksichtigung finden.

B. Nachweis der Anagenese

Wird die Stoffwechselintensität von Tierformen durch Feststellung des Sauerstoffverbrauches pro Kilogramm Körpermasse und Stunde berechnet, so ergibt sich für das einzellige *Paramaecium* ein Wert von 2310 ccm, für den Regenwurm von 51 ccm, für die Ackerschnecke *Deroceras agrestis* von 319 ccm, für den Barsch von 78 ccm, für die Maus von 4130 ccm und für das Pferd von 220 ccm (vgl. W. von Buddenbrock 1924—1928). Wir sehen daraus, daß der Stoffwechsel eines Protozoons unverhältnismäßig intensiv sein kann und daß er bei Wirbeltieren nicht prinzipiell höher ist als bei Wirbellosen. Niedere und höhere Tiere zeigen also in dieser Beziehung keine Unterschiede in der „Vollkommenheit". Und wenn wir mit Darwin (1859, Kap. 11) sagen, daß doch alle heutigen Arten ihren ausgestorbenen Vorläufern überlegen sein müssen, weil sie diese im Daseinskampfe überwanden, so ist auch dieses Überlegensein nicht ohne weiteres mit einer Höherentwicklung gleichzusetzen, denn wir sahen ja bei der Besprechung der Spezialisierung (S. 250), daß es sich zunächst meist nur um den einseitigen Vorteil einer zunehmenden Anpassung an spezielle Umweltbedingungen handelt und daß damit durchaus ein Nachteil für die zukünftige Entwicklung gegeben sein kann: nämlich ein Mangel an Umstellungsfähigkeit bei stärkeren Umweltänderungen. Daher sind solche Reihen mit zunehmender Spezialisierung trotz des „Überlegenseins" jeder Stufe so oft zum Aussterben verurteilt. Die großen Linien der Stammesgeschichte, welche die eigentliche Höherentwicklung kennzeichnen, gehen infolgedessen gerade von den lange unspezialisiert bleibenden Typen aus („law of the unspecialized"). Trotzdem ist es üblich, auch bei längeren Stammesreihen mit zunehmender Spezialisierung von primitiveren und fortgeschritteneren Formen zu sprechen.

Derartige Erwägungen zeigen uns, daß der Sprachgebrauch nicht einheitlich ist und daß es nützlich sein wird, Vervollkommnung und Höherentwicklung im engeren Sinne zunächst nicht zu identifizieren und letztere als Anagenese genauer zu charakterisieren. Das wird aber am besten nicht durch Vorwegnahme einer Definition geschehen, sondern durch eine Prüfung des Tatsachenbestandes und eine Analyse der dabei erkannten Merkmale der Höherentwicklung. Mit Rücksicht auf die ausführliche Besprechung des Problems durch Franz, Plate und Huxley können wir uns dabei allerdings auf die wichtigsten Punkte beschränken.

Zunächst wird es wichtig sein, sich noch einmal kurz vor Augen zu halten, welche generellen „Vervollkommnungen" den tierischen Stammbaum insgesamt kennzeichnen. Wir wollen dabei nur die Kette von Änderungen in den Konstruktionstypen berücksichtigen, die ihre besondere Bedeutung damit dokumentieren, daß sie nach geschehener „Erfindung" in der Kette aller darauffolgenden Formen beibehalten wurden.

Als erste derartige „Erfindung" ist wohl die Entstehung von Nucleo-

proteidmolekülen anzunehmen, die der identischen Vermehrung fähig waren, die sich also kontinuierlich fortpflanzen konnten und damit die Voraussetzung schufen, Belebtes zu entwickeln (vgl. Kap. 8). Wenn sich solche „lebende Materie" zu Lebewesen entwickeln sollte, mußte sie weiterhin eine zunehmende Komplikation ihrer Zusammensetzung entwickeln, und sie mußte Varianten entstehen lassen, die sich in die variablen Umweltbedingungen durch Auslese so einpassen konnten, daß sie erhalten blieben. Dafür waren aber stets auch Moleküle bzw. Molekülgruppen notwendig, welche innerhalb des sich nur in dynamischem Gleichgewicht befindlichen Komplexes des Lebendigen konstant blieben. Derartige Gene finden sich deshalb bei sämtlichen Lebewesen. Bei weiter erhöhter Komplikation war fernerhin das Zusammentreten von Genen zu Chromosomen eine wichtige und deshalb generell beibehaltene Erfindung, weil damit eine Konstanz hinsichtlich der gleichzeitigen und gleichmäßigen Verteilung der Gene bei Vermehrung primitivster Lebewesen garantiert war. Die Chromosomen gewannen dabei an Bedeutung in dem Maße, als die Auflockerung der absoluten Konstanz durch Genmutation zu Varianten führte, die eine Anpassung an den Wechsel der Umweltbedingungen garantierten. Die Erleichterung der Kombinationsbildung durch geschlechtliche Fortpflanzung war dabei offenbar einer der Faktoren, der zur Herausbildung der Sexualität führte, die deshalb ebenfalls generell beibehalten wurde. Die Erfindung der Zelle als Elementarbaustein war günstig, weil bei größeren Organismen nur eine Nahwirkung der Gene auf das benachbarte Cytoplasma und damit also auch eine schärfere Abgrenzung dieses Wirkungsbereiches eine erbliche Strukturkonstanz sicherte. Das Beibehalten der zelligen Struktur ermöglichte dann weiterhin eine Spezialisierung und Arbeitsteilung im Zellengefüge. Die Erfindung von Nervenzellen z. B. war eine Neukonstruktion, die nicht wieder aufgegeben wurde, weil eine damit vermittelte Erregungsleitung eine Reizbeantwortung fern vom Reizort ermöglichte (z. B. Kontraktion von Extremitätenmuskeln, wenn optische Signale Gefahr anzeigen). Die Zusammenfügung von solchen Neuronen zu einem Zentralnervensystem war von Vorteil und wurde deshalb nach seiner jeweiligen Erfindung generell beibehalten, weil damit die Koordinierung vieler Erregungen die erbliche Herausbildung von Reflexen und Instinkten und durch Residuenbildung („Gedächtnis") die Verwertung von Erfahrungen ermöglichte.

In entsprechender Weise ist die Entstehung der Stoffwechselorgane und ihre wachsende rationellere Wirksamkeit durch eine solche Kette geglückter Erfindungen zustande gekommen, die dann jeweils beibehalten wurden (vgl. auch R. Hesse 1929).

Im Gegensatz zu den Pflanzen, welche die Nährstoffe direkt von der Umwelt aufnehmen konnten und deshalb oberflächenreiche, d. h. irgendwie verzweigte Aufnahmegebilde entwickeln mußten, bestand für vielzellige Tiere die Notwendigkeit, innere Höhlen zu entwickeln, in denen die aufgenommene Nahrung

längere Zeit verweilen kann, um hier chemisch aufgeschlossen zu werden. So entstand die Darmhöhle, die bei Coelenteraten und Plathelminthen zunächst sackförmig war. Es bedeutete nun einen wichtigen Fortschritt, als ein After erfunden wurde, der ein kontinuierliches Durchlaufen der Nahrung durch den Körper ermöglichte. Dieser Darmtyp wurde daher bei allen weiteren Umgestaltungen der Baupläne bis zu den heutigen Vertebraten, Arthropoden, Mollusken usw. beibehalten. Bei den Nermertinen, deren Darm in Körperparenchym eingebettet ist, wurde die Nahrung zunächst durch die Tätigkeit der Körpermuskulatur bei der Ortsbewegung im Darm weiterbefördert. Es bedeutete eine weitere Verbesserung, als nun bei den Anneliden ein Coelom entstand, innerhalb dessen der Darm selbständiger und durch eigene Muskulatur zu peristaltischen Bewegungen befähigt wurde. Mit dem Fortfall der metameren Unterteilung des Coeloms wurde der Darm schließlich auch zur Schlingenbildung, d. h. zu wesentlicher Ausdehnung über die Körperlänge hinaus befähigt, wodurch die Möglichkeit der Nahrungsresorption wesentlich erhöht wurde (so bei Sipunculoiden, Mollusken, Arthropoden; bei Vertebraten wahrscheinlich von anderen wurmartigen Vorfahren her). Alle diese baulichen Vervollkommnungen blieben nach ihrer Entstehung jeweils erhalten.

Parallel damit entwickelte sich eine funktionelle Unterteilung des Darmtraktes: im vorderen Abschnitt bildeten sich vielfach Kauapparate zur Zerkleinerung der Nahrung (Mandibeln der Insekten, Radula der Mollusken, Zähne der Wirbeltiere, Kaumagen der Vögel usw.), die Fermentabsonderung beschränkte sich auf den vorderen und mittleren Darmabschnitt, die Resorption wurde vorzugsweise auf den mittleren und hinteren Abschnitt verlegt, während der Endabschnitt die Vorbereitung der Defäkation übernahm. Es erübrigt sich, diese bekannten Verhältnisse im einzelnen darzustellen. Es kann wohl auch davon abgesehen werden, die parallelen generellen Fortschritte der chemisch-physiologischen Vorgänge zu besprechen, wie etwa die Zunahme der Zahl und die funktionelle Hintereinanderschaltung der Verdauungsfermente, die zunehmend vermehrte und rationellere Wirksamkeit von Blutfarbstoffen usw.

Alle diese Beispiele, die sich durch Besprechung noch weiterer Organsysteme oder durch Kennzeichnung der zunehmenden Verbesserung auch der histologischen Struktur beliebig vermehren ließen, mögen genügen, um die Tatsache zu erhärten, daß gerade die großen Linien der Phylogenese einen Struktur- und Funktionswandel zeigen, der als generelle Vervollkommnung bezeichnet werden kann. Wenn wir einleitend feststellten, daß nicht alle Weiterbildung von „primitiveren" zu fortgeschritteneren Formen eine „Vervollkommnung" bedeuten muß, so gilt diese Einschränkung also nicht für die generelle Vervollkommnung bei der Stufenfolge der Konstruktionstypen, wie sie unseren vergleichend morphologisch, embryologisch, physiologisch und pa-

läontologisch fundierten Stammbaumvorstellungen entspricht. Da jede der besprochenen „Erfindungen", jeder Schritt zur generellen Vervollkommnung positiven Selektionswert hat, so ist eine zunächst in diesem Sinne verstandene „Höherentwicklung" also prinzipiell auch durch natürliche Auslese erklärbar.

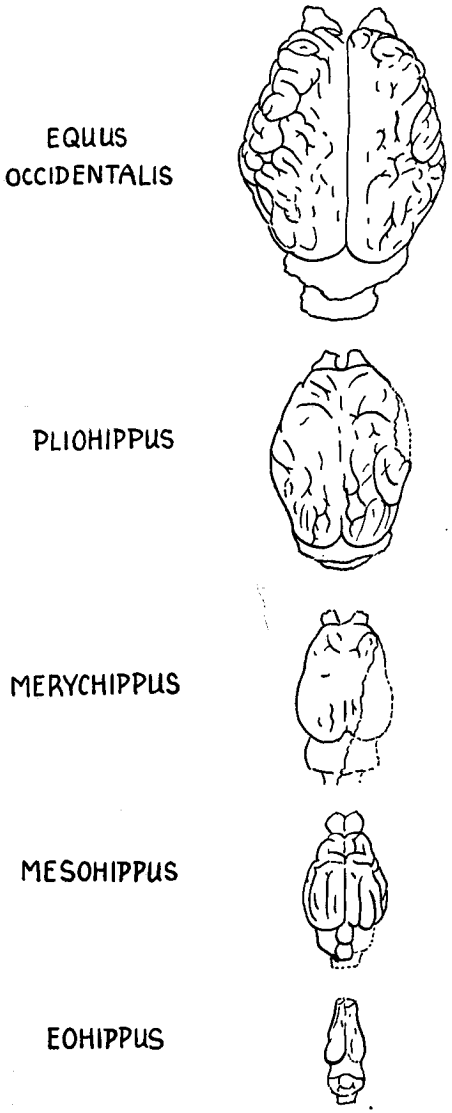


Abb. 102 Hirnausgüsse von Schädeln der Pferdereihe (in gleicher Vergrößerung). (Nach T. EDINGER.)

Ehe wir nun die Merkmale der Vervollkommnung näher untersuchen, wird es wichtig sein, ausdrücklich festzustellen, daß eine generelle Vervollkommnung in allen großen Tierstämmen und vielen Tierklassen vorliegt, deren Phylogenese wir einigermaßen klar überschauen können. Hier können relativ kurze Hinweise genügen.

Der Darmtraktus zeigt, wie wir sahen, eine zunehmende Komplikation und fortschreitende funktionelle Verbesserung unter Beibehaltung jeweils „geglückter Erfindungen" in den verschiedensten Gruppen. Über die generelle Vervollkommnung des Darmbaues bei Würmern und Arthropoden sprachen wir bereits. Viele Stufen des funktionellen Fortschrittes zeigen weiterhin vor allem die Wirbeltiere. Bei den Agnathen ist die Differenzierung des Darmrohres gering, die Oberfläche ist nur durch eine Längsfalte vergrößert. Bei höheren Fischen und Amphibien nimmt die Unterteilung und die relative Länge des Darmes zu. Bei Reptilien wird die innere Darmoberfläche durch Falten vergrößert, bei Säugetieren durch die noch viel wirksameren Zotten.

Augen entwickelten sich offenbar aus einfachen Grubenaugen heraus zu Blasenaugen mit Linse parallel bei Coelenteraten, Polychaeten, Gastropoden, Lamellibranchiern. Bei den Vertebraten ist die stufenweise generelle Vervollkommnung wieder ganz eindeutig. Agnathen zeigen noch keine morphologische Differenz von Stäbchen und Zapfen und keine Akkomodation. Bei höheren Fischen ist die Akkomodation durch Linsenbewegung sehr beschränkt, bei Reptilien und noch mehr bei Säugetieren sehr vollendet durch Ausnutzung der Elastizität der Linse.

Ein Zentralnervensystem wird zunehmend relativ größer und differenzierter innerhalb der Anthropoden (Phyllopoden bis Insekten), innerhalb der Mollusken (Amphineuren bis Cephalopoden) und innerhalb der Vertebraten (Agnathen bis Säugetiere). Dabei wurden generelle Fortschritte parallel auch in den verschiedensten Klassen und Ordnungen entwickelt, was schon E. LARTET (1868) und vor allem O. C. MARSH (1874) feststellten. Das Hirn von *Archaeopteryx* war relativ klein und zeigte eine reptilienhafte Proportionierung mit verhältnismäßig kleinem Vorderhirn gegenüber später entstandenen Vogelordnungen (T. EDINGER 1929). Das Gehirn von Säugetieren war relativ klein und fast reptilienhaft bei *Eohippus* gegenüber *Equus* (vgl. T. EDINGER 1948), ähnlich bei Creodonten gegenüber späteren Carnivoren (T. EDINGER 1950), bei Halbaffen gegenüber Affen und speziell den zuletzt entstandenen Anthropoiden und Hominiden. Dabei ist z. B. in der Pferdereihe eine ganz allmähliche relative Vergrößerung insgesamt und eine relative Vergrößerung und zunehmende Faltung des Vorderhirns festzustellen, wie dies durch Schädelausgüsse belegt werden konnte (Abb. 102).

Diese Beispiele mögen genügen, um die Tatsache einer parallelen Anagenese in vielen Stämmen, Klassen und Ordnungen des Tierreiches zu erhärten und um andererseits zu kennzeichnen, welcher Art die damit erzielten generellen Vervollkommnungen sind. Es sei indes betont, daß wir in manchen Fällen auch dann phylogenetisch später entwickelte Formen als höhere bezeichnen, wenn die Umwandlungen nicht ohne weiteres als Verbesserungen angesprochen werden können. Die ersten Landtiere unter den Arthropoden oder unter den Vertebraten waren ihren Vorfahren zunächst nur hinsichtlich der Anpassung an den neueroberten Biotop außerhalb des Wassers überlegen, aber gewiß nicht den höchst entwickelten Wasserformen ihrer Kategorie allgemein.

C. Analyse der Anagenese

Bei der einleitenden historischen Darstellung hatten wir gesehen, daß die Faktoren, welche zur Höherentwicklung beitragen, im einzelnen noch verschieden bewertet werden. Meines Erachtens dürfen wir wohl die folgenden Kennzeichen der Anagenese als wesentlich betrachten: 1. Zunahme der Komplikation, 2. Rationalisierung der Strukturen und Funktionen (wobei die oft festzustellende Zentralisierung einbegriffen ist), 3. spezielle Komplikation und Rationalisierung von Zentralnervensystemen (mit eventuell vorauszusetzender paralleler psychischer Progression), 4. Zunahme der Plastizität von Strukturen

und Funktionen, 5. Zunahme der Unabhängigkeit von der Umwelt und zunehmende Beherrschung der Umwelt (= Progression der Autonomie). Diese Faktoren, die auch noch weitere, von manchen Autoren genannte Merkmale der Höherentwicklung einbegreifen, mögen nun im einzelnen besprochen werden.

I. Zunahme der Komplikation

Aus dem kurzen historischen Überblick in der Einleitung zu diesem Kapitel geht hervor, daß alle Autoren seit LAMARCK, die sich mit dem Problem der Höherentwicklung und der Vervollkommnung beschäftigt haben, zumindest darin übereinstimmen, daß sie die zunehmende Differenzierung als ein Hauptkennzeichen betrachten. Wie wird nun diese Differenzierung erreicht, und worauf beruht ihr Wert?

Protozoen können, wie wir sahen, wegen des begrenzten Wirkungsbereiches der Zellkerne eine bestimmte Zellgröße nicht überschreiten, falls sie nicht mehrkernig, polyenergid werden. Eine Vergrößerung von Individuen als erste Voraussetzung gesteigerter Komplikation wird aber in rationeller Weise nur erreicht, wenn die Kernwirkungsbereiche durch Zellwände getrennt werden, wenn also Metazoen entstehen. Da nun bei Zellkomplexen die Umwelt der einzelnen Zellen, z. B. der äußeren und der inneren, eine verschiedene ist, so ist mit der Bildung von vielzelligen Organismen auch eine Differenzierung der Strukturen und Funktionen verbunden. Diese Differenzierung muß fortschreiten in dem Maße, wie die zunehmende Gewebedifferenzierung und damit gegebene erste Organbildung (man denke etwa an das ektodermale und das entodermale Keimblatt der Coelenteraten) nun auch für die einzelnen Gewebe innere Umweltdifferenzen mit besonderer selektiver Auswirkungsmöglichkeit auf die verursachenden Gene schafft. Derart ist mit rein quantitativ, auf die Teilungsrate einwirkenden Mutationen auch schon der Keim für eine Differenzierung gebildet.

Mit der weiteren Zunahme der Körpergröße, die auf jedem phylogenetisch erreichten Stadium eine mögliche Variationsrichtung darstellt, wächst dann allgemein auch die Möglichkeit an, die vorhandenen Organe weiter zu differenzieren, neue Organe zu bilden und so den Tierkörper insgesamt immer mehr zu komplizieren.

Von Bedeutung sind dabei jeweils besonders solche Mutanten, die ein positiv allometrisches Wachstum einzelner Gewebepartien einleiten, weil dies ja die Voraussetzung für die Mehrzahl der Organneubildungen ist. Man denke dabei an das Hervorwuchern der Cirren und Parapodien bei Polychaeten, der Insektenflügel, der ersten Extremitätenanlagen bei Fischen, der Federn und Haare, der Neuralrinne, der Augenbecher, der Labyrinthbögen, der Basilarpapille oder des Neopalliums bei Vertebraten usw. Wir haben es hier also mit einem bei der Phylogenese vieler Tiergruppen feststellbaren, bisher viel zu wenig beachteten Prinzip zu tun, daß Neubildungen durch rein quantitative Vergrößerung einzelner Gewebepartien vor allem deshalb eine besondere Bedeutung haben, weil sie zunächst nicht normal in Anspruch genommen sind und infolgedessen sekundär mit neuen Funktionen „gefüllt werden können". Auf diese Weise führte z. B. auch eine positive Wachstumsallometrie des Vorderhirns im Verhältnis zum Gesamthirn zur Übernahme vieler Assoziationsleistungen durch diesen bei Amphibien-Reptilien vorherrschend werdenden Hirnabschnitt, und das positiv allometrische Wachstum der Pars dorsalis medialis bei Amphibien war möglicherweise der Anlaß für die Entstehung der Hirnrinde der höheren Wirbeltiere (vgl. A. NOLTE 1953). In der Hirnrinde konnten dann lokale Gewebevermehrungen (als jederzeit mögliche Plusvarianten) als zusätzliche, besondere Assoziationsgebiete mit Funktionen gefüllt werden, wie dies vor allem für Stirn- und Schläfenlappen bei Primaten gilt, wo dann bekanntlich die BROCAsche Region durch Inanspruchnahme als motorische Sprachregion entscheidend zur Menschwerdung beitrug (vgl. Kap. 7 D sowie B. RENSCH 1953).

Natürlich kann nun die Zunahme der Komplikation zeitweilig auch durch sekundäre Vereinfachungen abgelöst werden, ohne daß deshalb der anagenetische Fortschritt unterbrochen wird. Wir werden im nächsten Unterkapitel sehen, daß dies sogar die Regel ist, weil sekundäre Vereinfachungen häufig eine rationellere Funktion ermöglichen.

Die morphologische Komplizierung wird oft auch noch von einer chemischen Differenzierung begleitet, die durch die ungeheure Mannigfaltigkeit der möglichen Eiweißverbindungen und der nicht weniger vielgestaltigen Kombinationsmöglichkeiten der im Körper überhaupt vorhandenen Verbindungen gegeben ist. Diese Vielheit des Möglichen ist hier so groß, daß anscheinend bei jeder Art- und Rassenbildung entsprechende Änderungen erfolgen, wie dies besonders die Präcipitinreaktionen sowie die Papierchromatographie zeigen. Wie TH. MOLLISON (1938) nachweisen konnte, ist dabei die Evolution (besonders bei Säugetieren) anscheinend allgemein in viel stärkerem Maße durch eine Zunahme an neuen Einheiten der Eiweißstruktur, sogenannten Protealen, als durch das Verschwinden früherer Einheiten charakterisiert. Auch in diesem Falle tragen also rein quantitative Veränderungen zum Fortschritt der Differenzierung bei. Das gilt auch z. B. für die sukzessive Steigerung der relativen Blutmenge in der Phylogenese der Wirbeltiere oder für das Ansteigen des für die Intensivierung der Funktionen so wichtigen Hämoglobingehaltes, der durchschnittlich folgende Werte erreicht: bei Fischen 5,7 g auf 100 ccm Blut, bei Amphibien 6,3 g, bei Reptilien 6,9 g, bei Vögeln 12,4 g, bei Säugetieren 15 g (vgl. W. VON BUDDENBROCK 1924—1928, p. 304).

II. Fortschreitende Rationalisierung

Ein zweites Merkmal der Höherentwicklung, das gleichfalls von fast allen erwähnten Autoren als wichtig erkannt wurde, ist mit etwas verschiedenen Bezeichnungen umschrieben worden. GOETHE sprach von zunehmender Subordination der Teile, LAMARCK von abnehmender Verwicklung der Organe, BRONN von Arbeitsteilung, Konzentrierung, Zentralisierung und Verlagerung von Organen nach innen (Internierung), VON BAER, MILNE-EDWARDS und DARWIN vor allem von der Teilung der Funktion, HAECKEL, FRANZ und PLATE wieder vorzugsweise von Zentralisierung und Leistungsverbesserung, FRANZ schließlich 1935 auch von der Steigerung des Nutzeffektes. Ich glaube, alle diese Bezeichnungen als Rationalisierung der Strukturen und der Funktionen zusammenfassen zu können. Das Wesentliche dabei ist einerseits die Tendenz zur Arbeitsteilung, die eine Intensivierung der Leistung ermöglicht und die bei serial vorhandenen Organen oder Strukturen vom meist primären Polyisomerismus zum Anisomerismus führt, wie dies besonders in der Ausprägung der Heterodontie bei Vertebraten, speziell Fischen, Theromorphen und Säugern, und in wachsender Arbeitsteilung der Extremitäten von Crustaceen oder der Mundgliedmaßen von Insekten zum Ausdruck kommt (vgl. auch W. K. GREGORY 1935). Andererseits ist mit der Rationalisierung häufig, aber keineswegs immer, eine Vereinfachung verbunden, nicht im Sinne einer regressiven Entwicklung, sondern im Sinne einer Verbesserung der Leistung durch Einsparung und Zusammenfassung unnötiger Einzelteile (Zahlverminderung gleichartiger Teile: HAECKEL 1879), deren Entstehung durch die Zufälligkeiten der in der Grundlage meist zunächst ungerichteten Phylogenese gegeben sind. Musterbeispiel dafür ist die zunehmende Verminderung der Zahl der Schädelknochen in der Phylogenese von Fischen zu Säugetieren hin, die sogenannte WILLISTONsche Regel. So haben Crossopterygier noch etwa 150 Schädelknochen, der Mensch dagegen nur 28 (vgl. Abb. 103). In vielen Fällen ist diese Vereinfachung mit einer zunehmenden Zentralisierung gegeben, wie dies schon an der eben erwähnten Vereinheitlichung der Schädelkapsel, besonders auch an der Ausbildung von Herzen statt vieler pulsierender Blutgefäßabschnitte bei Anneliden und bei Chordaten (Fortschritt von Acraniern zu Agnathen) sowie an der Entwicklung von speziellen Atemorganen oder von zentralen Nervensystemen zu erkennen ist. Diese Vereinfachung und Zentralisierung steht dabei völlig in Parallele zur Rationalisierung unserer menschlichen Werkzeuge und Maschinen. Man vergleiche dafür etwa die komplizierten Schlösser des Mittelalters mit der einfachen Struktur eines modernen Patentschlosses, die komplizierten Verstrebungen an den Flügeln der ersten Flugzeuge mit modernen Typen, die mit vielen Rudern angetriebenen Galeeren mit einem durch eine Schraube angetriebenen Schiff.

Es ist nun von Bedeutung, daß auch hier bereits quantitative

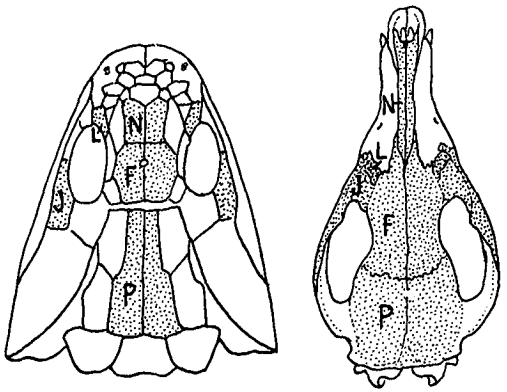


Abb 103 Verringerung der Kopfknochenzahl im Laufe der Stammesgeschichte: links Schädel des Crossopterygiers *Osteolepis* (Devon), rechts eines Hundes. Punktiert: N = Nasale, F = Frontale, P = Parietale, J = Jugale, L = Lacrymale bzw. Präfrontale. (Nach WATSON und WIEDERSHEIM, verändert.)

Mutation, die zunächst nur die Zellzahl erhöht, unmittelbar rationalisierend wirken kann. Eine Vermehrung der Sehzellen in der Retina z. B. erhöht die Auflösungsmöglichkeit der Reize in einer Weise, daß damit eine Beantwortung immer feinerer Einzelheiten von Reizgestalten, psychologisch ausgedrückt ein Übergang vom Richtungssehen zum Bildsehen, möglich wird. Eine Vermehrung der Ommatidienzahl bei Arthropoden hat eine entsprechende Wirkung. Auch ermöglicht die zunehmende Verlängerung eines Zahntyps, etwa des Eckzahnes, unmittelbar die Verwendung als Fangzahn, d. h. es wird eine Arbeitsteilung schon durch relativ geringfügige quantitative Veränderungen bedingt. Entsprechendes gilt für die zunehmende Teilung der Herzkammer bei Reptilien, die schließlich zur Versorgung der Körperarterien mit unvermischtem, sauerstoffangereichertem Blut führt. Es bedarf also nicht etwa immer eines komplizierteren Zusammenspiels von Selektionsvorgängen, um eine Rationalisierung zu bewirken. Im übrigen ist auch für die Rationalisierung natürlich kennzeichnend, daß sie vorteilhafte Eigenschaften umfaßt, daß sie also von der natürlichen Auslese jederzeit gefördert wird.

Diese Rationalisierung führt damit auch häufig zur Entwicklung neuer „dominanter" Konstruktionstypen, die befähigt sind, in viele weitere Formen aufzuspalten, worauf besonders J. HUXLEY (1942) hinwies. Es ist also mit der Rationalisierung im Sinne der in den ersten Unterkapiteln besprochenen „generellen Vervollkommnung" die Fähigkeit zu weiterem Fortschritt gegeben (vgl. auch G. G. SIMPSON 1949).

III. Spezielle Komplikation und Rationalisierung von Nervensystemen

DARWIN (1859) hatte bereits speziell für die Wirbeltiere die zunehmende geistige Entwicklung und die damit gegebene Annäherung an den Menschen als ein Kennzeichen der Vervollkommnung angegeben, E. LARTET (1868),

O. C. Marsh (1874) u. a. hatten durch Studium der Hirngrößen fossiler Wirbeltiere diese Ansicht gestützt, und A. Gaudry (1896) hatte bei seiner zusammenfassenden Betrachtung auch für die Wirbellosen den „progrès de l'intelligence" und den „progrès de la sensibilité" nachgewiesen, wie dies den zoologischen Erkenntnissen der Stufenfolge in der Ausbildung von Hirn und Sinnesorganen entsprach. Wie wir bei dem speziellen Nachweis der Anagenese im Abschnitt B dieses Kapitels sahen, ist eine zunehmende Differenzierung des Nervensystems insgesamt und in vielen histologischen Einzelzügen tatsächlich eines der markantesten Kennzeichen der Höherentwicklung. Derartige nervöse Vervollkommnung findet sich bei der Herausbildung von Mollusken, speziell Cephalopoden, von Arthropoden aus Polychaeten, von Anneliden aus primitiveren Würmern, von Scoleciden aus Ctenophoren-ähnlichen Vorfahren, von Coelenteraten aus tieferstehenden nervenlosen Metazoen, und sie findet sich noch ausgesprochener bei Wirbeltieren. Und es ist kennzeichnend, daß bei Phylogenesen, über deren anagenetischen Charakter man im Zweifel sein kann, wie etwa bei der Entwicklung der Pulmonaten aus Prosobranchiern, auch das Nervensystem und die Sinnesorgane keine eindeutigen Verbesserungen zeigen. So können wir also die Vervollkommnung gerade dieser mit relativ sparsamem Energieaufwand arbeitenden Organsysteme als besonders charakteristisch für die Anagenese bezeichnen. Wir behandeln sie daher hier kurz noch einmal getrennt von den besprochenen Merkmalen der Differenzierung und der Rationalisierung, denen sie sich einordnet.

Den Selektionswert speziell nur dieser Verbesserungen gegenüber anderen Fortschritten der Organisation abzuschätzen, ist natürlich sehr schwer. Zumindest bei den Wirbeltieren dürfte er aber vielfach von entscheidender Bedeutung gewesen sein, denn die Fruchtbarkeit war bei den primitivsten Reptilien wohl nicht größer als bei den Amphibien der gleichen Epoche und bei den mesozoischen Säugetieren nicht größer als bei den derzeitigen Reptilien, und die Körperkraft war jeweils geringer, da die neuen Gruppen mit relativ kleinen Formen begannen (Copesche Regel, vgl. Kap. 6 B IV). Aber die Wendigkeit in der Einstellung zu wechselnden Außenfaktoren war durch die Verbesserung von Sinnesorganen und Nervensystem, vor allem auch durch die außerordentliche Verfeinerung der Haut- wie der Muskelinnervierung so gesteigert, daß die Vernichtung, speziell der Jungtiere, vermindert wurde und bei der Konkurrenz um Nahrung und Raum (z. B. Bruthöhlen usw.) eine klare Bevorteilung entstand. So ist denn wohl auch die Ausrottung von so vielen südamerikanischen Beuteltieren und Zahnarmen (Xenarthra) beim jungtertiären Einbruch nordamerikanischer Raubtiere, Huftiere und Affen über die nun geschlossene Landschwelle von Panama in gleicher Weise als „Gehirnsieg" zu werten wie die Verdrängung primitiver endemischer Säugetiere in Australien und Neuseeland durch die eingeführten höheren Formen (Monodelphier). Daß

gerade die Jungtiere, die der Ausmerzung stets in besonders hohem Maße anheimfallen, bei höheren Tieren einen besonderen Schutz durch ein schon bei der Geburt hohes relatives Hirngewicht erworben haben, geht auch daraus hervor, daß das negativ allometrische Wachstum des Gehirns hier viel ausgeprägter ist. Ein Affe oder ein Mensch haben bei Geburt ein im Vergleich zum Altersstadium viel höheres relatives Hirngewicht als etwa ein Beuteltier, bei dem der Abfall der Hirngröße im Verhältnis zur Körpergröße allmählicher erfolgt.

Nun ist auch für die Zunahme der Funktionstüchtigkeit des Zentralnervensystems, wie wir sahen, eine rein quantitative Steigerung, d. h. eine Vermehrung der Zellteilungen, bereits entscheidend wichtig. E. Dubois (1930) hatte die interessante Hypothese aufgestellt, daß die Hirnvergrößerung der Vertebraten nicht allmählich, sondern sprungweise erfolgt, und zwar derart, daß sich jeweils das Großhirngewicht infolge einer zusätzlichen Teilungsrate der Zellen verdoppele (vgl. S. 151). Beim Nachweis dieser vorausgesetzten Regel muß nun auch der Tatsache Rechnung getragen werden, daß verschieden große Individuen einer Art sich durch die Größe der Neuronen des Vorderhirns bei gleichbleibender Zahl unterscheiden. Entsprechendes gilt für nächstverwandte, verschieden große Arten, die noch zur gleichen Cephalisationsstufe gehören, d. h. nicht durch eine Teilungsrate mehr oder eine weniger unterschieden sind. Diese funktionelle Abhängigkeit von der Körpergröße läßt sich berechnen nach der Funktionsformel: Hirngewicht = Cephalisationsfaktor mal $^5/_9$ Potenz des Körpergewichts ($E = k \cdot P^{5/9}$). Bei Beurteilung von Totalgewichten der Hirne mußte weiterhin berücksichtigt werden, daß speziell das Hinterhirn (Metencephalon) und das Nachhirn (Medulla oblongata) bei den einzelnen Säugetiergruppen einen sehr verschiedenen Prozentsatz ausmachen.

Werden alle diese Momente in Rechnung gestellt, so ergibt sich nach Dubois ein sprungweises Ansteigen der Cephalisationsstufe im Sinne einer jeweiligen Verdoppelung des Vorderhirngewichts. R. Brummelkamp (1939, a, b, c) prüfte diese Verhältnisse an einer großen Zahl von Nagetier-, Huftier-, Amphibien- und Fischgehirnen nach und kam dabei zu der Feststellung, daß die Cephalisierungssprünge kleiner sind und einer geometrischen Reihe nach dem Modulus $\sqrt{2}$ entsprechen: $(\sqrt{2})^0 — (\sqrt{2})^1 — (\sqrt{2})^2 — (\sqrt{2})^3$ usw., was der Reihe entspricht: 1 — 1,42 — 2 — 2,83 — 4 — 5,67 usw. (Dargestellt durch Eintragen der Logarithmen des Hirngewichts und des Körpergewichts in ein Koordinatensystem: die Werte ordnen sich dann annähernd in untereinander parallelen Geraden an, deren Richtung der $^5/_9$ Potenz entspricht und deren Abstände voneinander der eben genannten Reihe der Cephalisierungssprünge entsprechen.)

Obwohl diese Resultate an nicht geringem Material gewonnen wurden (es wurden 32 Nagetiere und 56 Ungulaten-Arten untersucht), muß man sie meines Erachtens doch mit Skepsis betrachten, weil meist nur Formen mit klaren

Größendifferenzen berücksichtigt wurden. Es wäre wünschenswert, daß in Zukunft noch Formenreihen mit allmählichen Größendifferenzen und dabei auch geographische Rassen und Grenzfälle von Rasse und Art verglichen würden. Zudem wiesen S. T. Bok und M. J. van Erp Taalman Kip (1939) nach, daß homologe Rindenausschnitte von Hausmaus, Wanderratte, Meerschweinchen etwa die gleiche Zellzahl aufweisen, obwohl die Formen nach Brummelkamp nicht alle zur gleichen Cephalisationsstufe gehören. Vor allem hatten wir aber schon bei der Diskussion des allometrischen Wachstums (Kap. 6 B II) feststellen können, daß für einzelne Hirnrindenregionen unterschiedliche und während der Ontogenese wechselnde Wachstumsgradienten vorliegen (K. W. Harde 1949), die sich auch phylogenetisch verschieden verhalten (Ch. Schulz 1951, B. Rensch 1953), denen also voneinander unabhängige Erbfaktoren zugrunde liegen. Das drückt sich beim Menschen auch darin aus, daß eine nicht geringe Variation in der Ausprägung einzelner Hirnpartien besteht, daß z. B. bei großen Musikern die Temporallappen, bei großen Rednern die Sprachzentren relativ umfangreich sind (vgl. z. B. K. Kleist 1934). Auch diese Varianten sind aber offenbar erblich, da dies ja für die parallelen psychischen Eigenschaften gilt (musikalische Begabung usw.). Schließlich sind durch D. Sholl (1948) auch die von E. Dubois errechneten Hirnexponenten selbst in Zweifel gezogen worden. So können wir insgesamt also wohl nur soviel als wahrscheinlich annehmen, daß die Erhöhung der Cephalisationsstufe, d. h. die Vermehrung der Neuronenzahl im Vorderhirn überhaupt häufig in irgendwelchen Sprüngen erfolgt.

Dubois war der Ansicht, daß diese Erhöhung des Cephalisationsgrades eine autonome Vervollkommnung darstelle, die unabhängig von Ausleseprozessen sei, und J. Versluys (1939, p. 15) folgte ihm darin aus der Erwägung heraus, daß die Erhöhung der Neuronenzahl jeweils erst sehr viel später von den Tieren (er bespricht speziell die letzten Vorfahrenstufen des Menschen) ausgenützt worden seien. Beide Autoren leugnen andererseits keineswegs die selektive Bedeutung der Neuronenvermehrung. Meines Erachtens können wir aber auch hier in Ermangelung einer exakten Schätzungsmöglichkeit des Selektionswertes nur generell feststellen, daß die Erhöhung der Ganglienzahl einen eindeutigen Selektionsvorteil darstellt und daß eine Förderung aller Plusmutanten und damit eine sukzessive Zunahme des relativen Hirngewichts die unausbleibliche Folge ist und für die Annahme eines autonomen Vorganges keine Notwendigkeit besteht, was für die Beurteilung der Phylogenese der parallelen psychischen Entwicklung von großer Bedeutung ist (vgl. dazu Kap. 10).

IV. Zunahme der Plastizität von Strukturen und Funktionen

Den Merkmalen, deren Steigerung wir als charakteristisch für die Anagenese bezeichnen konnten, kommt vielfach eine Eigenschaft zu, die bei früheren Diskussionen des Problems meines Erachtens nicht genügend beachtet wurde und die deshalb hier noch einmal kurz gesondert besprochen werden soll: die Zunahme der Plastizität. Höhere Tierformen sind nämlich oft gerade dadurch von niederen unterschieden, daß sie Organe, Strukturen oder physiologische Eigenschaften entwickelt haben, deren Vorteil vor allem in einer größeren Breite der Reaktionsfähigkeit besteht, so daß die Individuen in der Lage sind, auch auf sehr verschiedene Umweltbedingungen in jeweils relativ günstiger Weise zu antworten. Um dies zu belegen, kann es hier genügen, einige markante Beispiele kurz aufzuzählen, ohne die jedem Biologen bekannten Tatsachen ausführlicher zu erläutern.

Es seien wieder in erster Linie die Wirbeltiere herangezogen, deren phylogenetische Stufenfolge am besten gesichert ist. Eine Zunahme der Regulationsfähigkeit treffen wir hier z. B. in der Entwicklung der Stoffwechselorgane an. Mundspeicheldrüsen und Pancreas nehmen in der Entwicklungsreihe der Vertebraten nicht nur an relativer Größe und Vielseitigkeit der sezernierten Stoffe zu, sondern werden auch regulierbarer, insofern die Sekretion in steigendem Maße auf nervösem bzw. hormonalem Wege gesteuert werden kann. Das hochentwickelte Pancreas der Säugetiere beginnt seine Tätigkeit wenige Minuten, nachdem die Geschmacksnerven im Munde erregt wurden. Es wird aber auch durch ein Hormon, das Sekretin, auf dem Wege über die Blutbahn angeregt, sobald saurer Speisebrei in den Dünndarm eintritt. Dabei ist auch die Fermentabgabe insofern regulierbar, als bei vorherrschender Kohlehydratnahrung die abgeschiedene Protease größtenteils inaktiv bleibt, während sie bei Fleischnahrung aktiviert ist. Auch die Leber ist ein Organ, das seine für den Stoffwechsel so wichtige, weitgehende Regulationsfähigkeit durch Glykogen- oder Fettspeicherung und -abbau erst bei der Entwicklung der Fische aus Acraniern (bzw. ähnlichen Formen) entwickelt hat. Sie ist auch bei den Agnathen noch relativ klein. Vor allem aber ist mit der Herausbildung der Homöothermie bei Vögeln und Säugetieren ein physiologischer Mechanismus wirksam geworden, der durch eine ganze Reihe von Regulationsvorgängen eine für die physiologischen Abläufe optimale Temperatur annähernd konstant erhält: durch chemische Regulation (Glykogenabbau und -aufbau durch nervös regulierte Hormonmengen bestimmt, nervös reguliertes Kältezittern, Winterschlaf), durch nervös geleitete physikalische Regulation (Abkühlung durch Schweißdrüsensekretion, Hecheln oder Kapillarenerweiterung; Instinkte, den extremen Temperaturen durch Aufsuchen von Höhlen usw. zu entgehen, Wanderungen) und durch länger andauernde physikalische Regulation (erblicher, jahreszeitlicher Wechsel der Haarkleid- oder Federdichte; Verlängerung

wachsender Haare bei Aufenthalt in kühlerer Umwelt; modifikatorischer jahreszeitlicher Wechsel des subkutanen Fetts). Bei wechselndem Aufenthalt in verschiedenen Höhenlagen, dem manche Homöothermen ausgesetzt sind, kommt dazu noch die Fähigkeit zu modifikatorischer Steigerung der Anzahl roter Blutkörperchen zum Ausgleich des abnehmenden Sauerstoffgehalts.

Manche Körperabschnitte haben im Laufe der Wirbeltierphylogenese eine zunehmend vielseitigere Bewegungsmöglichkeit erworben. So hat vor allem der Halsabschnitt eine Ausbildung erfahren, die von den Reptilien an eine zunehmende Drehbarkeit des Kopfes, d. h. eine Hinwendung der hier lokalisierten Sinnesorgane auf die jeweiligen Reizquellen und eine entsprechende Hinwendung der Mundöffnung zur Nahrung gestattete. Zugleich wurde das Muskelsystem der Zunge immer komplizierter, so daß schließlich die für vielseitige Kaubewegungen und für die Stimmbildung so geeignete Säugetierzunge entstand. Auch die Extremitäten, vor allem die Hände der Primaten, wurden derart allseitig beweglich und vielseitig verwendbar.

Der Vorteil größerer Beweglichkeit des ganzen Tieres führte auch dazu, daß stärker gepanzerte Tiergruppen trotz des gewaltigen Vorteils dieser Eigenheit vielfach wieder verschwanden, um nackthäutigen oder schwach und beweglich gepanzerten Formen Platz zu machen. So gingen die im Silur vorherrschenden Panzerfische, die Ostracodermen, ebenso wieder zugrunde wie die Panzerlurche, die Stegocephalen, und die großen Panzerechsen des Mesozoikums. Statt dessen vermehrten sich vor allem die leicht beschuppten Knochenfische, die nackten Amphibien und die mit kleinen beweglichen Schuppen geschützten Echsen und Schlangen. Entsprechend wurden die durch eine Schale geschützten, im Mesozoikum so außerordentlich zahlreichen Ammonoideen im Känozoikum durch die nackten Cephalopoden ersetzt, deren es heute immerhin mehr als 600 Arten gibt (vgl. auch A. Gaudry 1896, G. Stromer 1944).

Die bereits erwähnte Verbesserung der Seheinrichtungen der Wirbeltiere, d. h. die zunehmende Befähigung zu immer vollkommenerer Akkomodation, Adaptation und Pupillenveränderung, ist bei diesen Beispielen einer gesteigerten Regulationsfähigkeit gleichfalls zu nennen. Ganz besonders gilt das aber wieder für die wachsende Komplizierung des Zentralnervensystems. Damit wurden immer kompliziertere Instinkte und vor allem aber Wahlhandlungen möglich, d. h. Reizbeantwortungen, die nicht mehr nach einem starren, ererbten Schema ablaufen, sondern sich den tausendfältigen Umweltsituationen jeweils in geeigneter Weise anpassen können. In seiner höchsten Ausprägung als einsichtiges Handeln, wie es außer dem Menschen mit mancherlei Einschränkungen auch zumindest schon den meisten Primaten und vielen Raubtieren zugesprochen werden kann, stellen diese nervösen Abläufe dann gewissermaßen eine Reihe von Experimenten dar — psychologisch parallel: das „Spiel der Motive" —, bei denen die motorische

Innervierung von Muskelgruppen als Antwort auf die gegebene Reizsituation solange unterbleibt, bis die beste Beantwortungsmöglichkeit im rein intrazerebralen Ablauf erprobt wurde. Eine Regulation des Verhaltens wird dabei dann auch insofern ermöglicht, als die Tierformen das ihren Bedürfnissen am meisten gemäße Milieu jeweils selbst aussuchen können (man vergleiche etwa K. Herters Versuche mit „Temperaturorgeln", in denen die Tiere das ihnen am meisten zusagende Temperaturgebiet aktiv aufsuchen). Aber auch fast alle komplizierteren Instinkte sind mit solchen Handlungen durchsetzt, so vor allem auch die periodischen Wanderungen der Vögel sowie vieler Säugetiere (Rentiere, Steppentiere, Fledermäuse) und Fische, die ihrerseits eine außerordentlich nützliche Regulation zur Vermeidung von Verlusten durch ungünstige Umwelteinflüsse darstellen.

Es erübrigt sich wohl, entsprechende Beispiele zunehmender Regulationsfähigkeit auch für die Stämme der wirbellosen Tiere zusammenzustellen. Zumindest die besprochene Komplikation von Nervensystem und Sinnesorganen schafft ja auch hier eine Grundlage für zunehmend feiner regulierte Einstellungen zu den Umweltverhältnissen. Andererseits darf aber natürlich auch nicht verkannt werden, daß manche wichtigen Regulationsfähigkeiten im Laufe der Stammesgeschichte wieder verlorengingen: so die jederzeitige Encystierungsfähigkeit so vieler Protozoen, Cercarien usw., das weitgehende Regenerationsvermögen von Amphibien gegenüber Reptilien und Homöothermen, die starke Modifikabilität vieler Tiere usw. Vor allem wirkte dabei wohl häufig die zunehmende Spezialisierung der Ausbildung von Merkmalen entgegen, die für viele Umweltsituationen eingerichtet sind.

Schließlich sei auch noch auf ein sehr wesentliches generelles Regulationsmerkmal hingewiesen, das sich schon bei den niedersten Lebewesen entwickelte: die Sexualität. Nur durch die Befruchtung wurde die ständige Mischung der Genkombinationen ermöglicht, die für die immer wieder notwendige selektive Neuanpassung an die wechselnden Umweltbedingungen notwendig war, worauf schon A. Weismann (1913, Bd. 2, 29; Vortrag) mit Nachdruck hingewiesen hatte. Die geschlechtliche Vermehrung hat sich daher in allen Klassen und Ordnungen erhalten, obwohl zumeist auch die Möglichkeit einer agamen Fortpflanzung bestand.

V. Zunahme der Umwelt-Unabhängigkeit und der Autonomie

Als Kennzeichen der Höherentwicklung ist, besonders von L. Plate, N. Sewertzoff, K. Beurlen, J. S. Huxley und G. G. Simpson, ferner auch die Umwelterweiterung angegeben worden, die sich zunächst darin ausprägt, daß die Formenmannigfaltigkeit der Gruppen und die Ausdehnung der bewohnten Areale zunahm. Wie bereits erwähnt, ist das meist eine Folge der erreichten konstruktiven Überlegenheit, die es gestattet, viele von konkurrenz-

unterlegenen, tieferstehenden Formen eingenommenen Biotope noch einmal neu zu besetzen und sich dabei zu spezialisieren (vgl. auch Kap. 6 A). Es gibt aber hier, wie schon PLATE betonte, auch viele Ausnahmen. So sind die anthropomorphen Affen z. B. zumindest heute (vielleicht nicht im Pliocän) weniger weit verbreitet und viel artenärmer als tieferstehende Affen, die Holocephalen artenärmer als die primitiveren Selachier.

Wohl aber kann man sagen, daß mit der Anagenese im allgemeinen eine individuelle Erweiterung der Umwelt, eine Zunahme der Autonomie, d. h. der persönlichen Selbständigkeit, verbunden ist. Das ist in erster Linie bedingt durch die zunehmende Zahl und die Verbesserung der Sinnesorgane sowie durch die Komplikation des Nervensystems, die schließlich beim Menschen zu einer Beherrschung der Umwelt führte. Aber auch die Homöothermie machte die höchsten Vertebratengruppen weitgehend unabhängig von den speziellen Umweltverhältnissen, was sich unter anderem auch darin kundtut, daß es nur diesen Tierformen gelang, in größerer Artenzahl auch die hocharktischen Landgebiete zu besiedeln. Als allgemeines Kennzeichen der Autonomie kann also einerseits die stärkere Unabhängigkeit vom Wechsel der Umweltfaktoren gelten und andererseits die Zunahme der internen bzw. intern ausgelösten physiologischen Abläufe.

VI. Regressionen

Infolge der Richtungslosigkeit aller Mutation ist nun auf jeder erreichten phylogenetischen Stufe aber auch die Möglichkeit zu regressiver Entwicklung gegeben. Biotope, die zu sessiler oder parasitärer Lebensweise geeignet waren, boten z. B. derart vereinfachte Möglichkeiten der Nahrungsaufnahme (Herbeistrudeln bzw. Aufenthalt in überreich vorhandener geeigneter Nahrung, z. B. im Darminhalt anderer Tiere), daß viele Merkmale höherer Organisation, die in erster Linie für den Nahrungserwerb entstanden waren, wieder abgebaut werden konnten, so vor allem Bewegungsorgane, Sinnesorgane und kompliziertere Nervensysteme. Die Zahl der Biotope, die für ein derart bequemes Schlaraffenleben geeignet sind, ist insgesamt nicht allzugroß. Doch ist zu beachten, daß z. B. nach W. ARNDTS Zählungen (1940) rund ein Viertel der Tierarten Deutschlands zooparasitär lebt (fast drei Viertel davon gehören den Insekten an, die sich meist nur als Larven parasitisch ernähren).

Auch regressive Entwicklung einzelner Organe, wie z. B. der Extremitäten, die zuvor bereits anagenetische Verbesserungen darstellten, ist natürlich jederzeit möglich, wenn diese Organe vorübergehend keine Vorteile mehr bieten. Musterbeispiele dafür sind die verschiedenen Gruppen von Schleichen, d. h. von fußlosen Eidechsen, die sich konvergent aus Formen mit normaler Gliedmaßenausprägung entwickelten, wie die Anguiden, Pygopodiden und Amphisbaeniden. Wie die Reihen mit zunehmender Gliedmaßenreduktion wahrscheinlich machen (vgl. Abb. 104), hat bei vielen Echsengruppen eine Streckung des Rumpfes dahin geführt, daß die Extremitäten, die sich schon bei den Amphibien-Vorfahren als günstige Fortbewegungswerkzeuge durchgesetzt hatten, wieder unwichtig wurden, weil der Bauch beim Laufen nicht mehr frei über dem Boden gehalten werden konnte, der Reibungswiderstand also ohnehin relativ groß wurde und deshalb die technisch an sich vollendetere Schlängelbewegung des ganzen Körpers, die ohne rückläufige Phase fungiert (im Gegensatz zur Extremitätenbewegung), vorteilhafter wurde. Die relativ langbeinigen

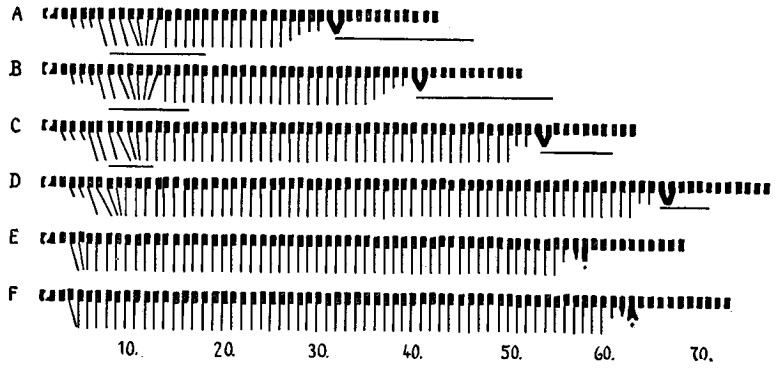


Abb. 104 Abhängigkeit der Extremitätenreduktion von der Vermehrung der präsakralen Wirbel bei Echsen. A *Eumeces schneideri*, B *Chalcides ocellatus*, C *Ophiomorus tridactylus*, D *Ophiodes striatus*, E *Ophisaurus apus*, F *Anguis fragilis*. Relative Extremitätenlänge durch waagerechten Strich angedeutet. (Nach SEWERTZOFF 1931.)

Agamiden, die beim Laufen den Leib genügend über den Boden erheben können, haben charakteristischerweise diese rückläufige Entwicklung in keiner ihrer Reihen durchgemacht.

Alle derartigen Regressionen lehren in gleicher Weise wie die Dauergattungen bzw. die dauernde Beibehaltung primitiverer Baupläne bis zur Gegenwart hin, daß eine generelle Tendenz zur Höherentwicklung nicht vorliegt. Eine Anagenese ist nur eine der Möglichkeiten der Entwicklung, die durch Merkmale gekennzeichnet ist, die einen generellen Selektionsvorteil bedeuten.

VII. Zusammenfassung

Unsere Betrachtungen haben ergeben, daß die Anagenese durch verschiedene Merkmale gekennzeichnet ist, von denen die wichtigsten die Komplikation und die Rationalisierung in Form und Funktion von Organen und Strukturen sind. Die übrigen Kennzeichen, der spezielle Fortschritt der Zentralnervensysteme und die vorauszusetzende parallele psychische Höherentwicklung, die Zunahme der Plastizität von Strukturen und Funktionen, die wachsende Unabhängigkeit von der Umwelt und die damit verknüpfte Progression der Autonomie, sind im wesentlichen nur Sonderfälle und Folgeerscheinungen von

Komplikation und Rationalisierung. Immerhin kann jeder der genannten Faktoren schon allein eine Höherentwicklung bedingen. Von großer Bedeutung ist es, daß die Hauptfaktoren der Anagenese bereits durch rein quantitative mutative Abänderungen zustande kommen können.

Die Zunahme der Komplikation einer Struktur bietet sehr häufig einen Auslesevorteil, weil damit die Möglichkeit weiterer Arbeitsteilung gegeben ist. Alle anderen genannten Faktoren bedeuten fast stets einen Selektionsvorteil. Da nun auf jeder phylogenetischen Stufe die Zunahme der Komplikation und der Rationalisierung eine Möglichkeit der spontanen, zeitproportionalen, richtungslosen Mutation darstellt, kommt die Höherentwicklung insgesamt zwangsläufig zustande. Das entspricht der schon von DARWIN geäußerten Auffassung, daß die natürliche Zuchtwahl unvermeidlich zur allmählichen Vervollkommnung vieler Stammesreihen führen müsse. Es besteht also keine Notwendigkeit, einen „Vervollkommnungstrieb" oder ein „Vermögen der Selbststeigerung" anzunehmen, wie dies unter wechselnden Bezeichnungen von LAMARCK, NAEGELI, KORSCHINSKY, DACQUÉ, WOLTERECK, BEURLEN u. a. vorausgesetzt wurde.

Ein interessanter philosophischer Aspekt ergibt sich, wenn man im Sinne einer generellen Kausalität den zeitlichen Ablauf als völlig determiniert betrachtet. Dann würde die gesamte Phylogenese einschließlich der zukünftigen Entwicklung als bereits eindeutig bestimmte „Gestalt" aufgefaßt werden können, und neben den causae efficientes könnte im Sinne von ARISTOTELES von causae formales gesprochen werden. (Dieses Problem ist im übrigen zunächst unabhängig von der Frage, ob es berechtigt ist, die Zeit als 4. Dimension den 3 räumlichen Dimensionen anzufügen, wie dies in der modernen Mathematik üblich ist. Bei metageometrischen Konstruktionen kann dies ja bekanntlich in logisch einwandfreier Form durchgeführt werden, weil die dafür notwendigen Eigenschaften aller 4 Koordinaten gleich sind. Bei einer erkenntnistheoretischen Beurteilung der von uns erlebten Wirklichkeit sind wir dagegen zu einer solchen Gleichsetzung einer 4. Dimension mit den 3 anderen Dimensionen nicht berechtigt, da die zeitlichen Eigenschaften von den räumlichen in wesentlichen Punkten abweichen: im stetig wandernden Präsenzpunkt, in der Unmöglichkeit der Richtungsänderung, in den Kausalbeziehungen zwischen den Gliedern einer zeitlichen Reihe, die den Gliedern einer räumlichen Reihe abgehen: vgl. TH. ZIEHEN 1934.)

Da nun, wie erwähnt, die Höherentwicklung auf jeder phylogenetischen Stufe nur eine Möglichkeit darstellt, können natürlich auch gelegentlich Regressionen auftreten, oder es kann das anagenetische Niveau unverändert bleiben.

Oftmals sind sogar zunächst nicht einmal die großen Bauplanänderungen, die zur Entstehung neuer Klassen oder gar neuer Stämme (Phylen) führen, mit Anagenesen verknüpft. Primitive Mollusken z. B., wie etwa Chitonen oder Patellen, sind gewiß nicht ohne weiteres als höherentwickelte Tierformen gegenüber den Polychaeten anzusprechen, und die ersten devonischen Collembolen sind wahrscheinlich kaum höher organisierte Lebewesen gewesen als ihre Vorfahren. Es handelt sich vielmehr zunächst nur um Anpassungen an neue Umweltverhältnisse. Die eigentlichen Anagenesen setzten erst mit der weiteren

Ausgestaltung dieser Baupläne ein, wobei schließlich bei den genannten Beispielen die höherentwickelten Cephalopoden bzw. geflügelten Insektenordnungen zustande kamen.

Ein zur Anagenese führender Entwicklungszwang konnte jeweils nur dann einsetzen, wenn entsprechende Auslesefaktoren wirksam waren. Es gab jederzeit auch Biotope, die nur für relativ einfach konstruierte, primitive Lebewesen geeignet waren, und hier hielten sich — zum Teil als „Dauertypen" — Protozoen, niedere Würmer, Urinsekten und andere Gruppen bis zur Gegenwart, weil sie mit höher organisierten Typen gar nicht in Konkurrenz traten. Und es gab andere Biotope, wie etwa die weiten Räume des Meeres, in denen Tiere mit sehr abweichenden Bauplänen gleichfalls nicht in Nahrungs- oder Raumkonkurrenz miteinander gerieten, so daß sich etwa im Bereich des Pelagials Coelenteraten und Pteropoden, Cephalopoden und Crustaceen, Tunicaten und Fische nebeneinander behaupten konnten.

Damit berühren wir nun das Problem, welche Gründe denn dafür entscheidend sind, daß eine Organismengruppe sich höher entwickelt und eine andere nicht. Wie wir bereits feststellten (Kap. 6 C), wirkt sich die natürliche Auslese im allgemeinen in der Weise aus, daß eine zunehmende Anpassung an die jeweilige Umwelt stattfindet und daß die Phylogenese damit oftmals in eine Sackgasse führt, die bei stärkeren Umweltänderungen ein Aussterben zur Folge hat, wenn nicht durch Funktionswechsel, gelegentlich vielleicht auch durch die erwähnte Verjugendlichung (Neomorphose) ein Ausweg gefunden wird. Höherentwicklung setzt also ein gewisses Unspezialisiertbleiben im Sinne von COPES „law of the unspecialized" voraus, aber ein Unspezialisiertbleiben, das mit Zunahme der Komplikation oder der Rationalisierung oder mit beiden einhergeht. Alle diese drei Merkmale sind Möglichkeiten der Mutationsrichtung auf jeder phylogenetischen Stufe. Treffen sie zusammen, so kommt es zur Höherentwicklung.

Ganz ähnlich liegt das Problem in der Ökologie. Normalerweise wirkt sich die natürliche Auslese in einer wachsenden Einpassung in den jeweils bewohnten Biotop, d. h. in einer Zunahme der Stenökie aus. Die unter bestimmten Umweltbedingungen mögliche Ausprägung bzw. Beibehaltung einer Euryökie stellt aber einen Vorteil im Sinne einer „generellen Vervollkommnung" dar und erweist sich im gleichen Maße als günstig für künftige Weiterentwicklung wie das Unspezialisiertbleiben morphologischer Strukturen.

D. Bemerkungen zur Ascendenz des Menschen

Schon ARISTOTELES hatte festgestellt, daß die Affen viele morphologische Merkmale mit dem Menschen gemeinsam haben. Seitdem galt eine systematische Verwandtschaft von Affen und Menschen als wissenschaftliche Gewißheit. LINNÉ verteidigte ausdrücklich seine anatomisch begründete Einbeziehung der

Menschenaffen, dieser „Cousins des Menschen", wie er sich ausdrückte (vgl. H. SCHMIDT 1918), in die Gattung *Homo*, und auch GOETHE suchte nach dem Zwischenkiefer beim Menschen, weil er von der Einheit des Bauplans überzeugt war. Eine unmittelbare phylogenetische Herleitung des Menschen von Affen ist dann in eindeutiger Weise erstmalig von J. LAMARCK (1809) versucht und später ausführlich von TH. HUXLEY (1863), K. VOGT (1863), E. HAECKEL (1865, 1874) und CH. DARWIN (1871) begründet worden. Seit dieser Zeit ist durch sehr zahlreiche Fossilfunde die menschliche Ascendenz soweit belegt worden, daß ein Teil des verzweigten Stammbaumes der Hominiden geklärt werden konnte. Wenn auch noch viele Einzelfragen offen geblieben sind, so dürfen wir doch sagen, daß mindestens alle denkbaren Stufen bekannt sind, welche den heutigen Menschen morphologisch mit Menschenaffen verbinden (Stufe der Neandertaler, *Pithecanthropus*-Stufe, *Australopithecus*-Stufe). (Vgl. O. ABEL 1931, H. WEINERT und J. LECHTER 1936, G. HEBERER 1940, 1951, 1952, CH. VON KROGH 1943, W. GIESELER 1943, R. BROOM und G. W. H. SCHEPERS 1946, H. WEINERT 1947 usw.) Wenn gelegentlich versucht wurde, den menschlichen Stammbaum unter Ausschaltung der Affen unmittelbar von primitiveren Säugetieren herzuleiten (E. COPE, H. F. OSBORN, M. WESTENHÖFER), so war dabei wohl auch die von verschiedenen Seiten geäußerte Vorstellung nicht ohne Einfluß, daß die Affenverwandtschaft etwas Herabwürdigendes bedeute, während wir doch gerade dadurch, daß wir in den Affen ein Zerrbild des Menschen erblicken, die engen morphologischen und biologischen Beziehungen anerkennen.

Wohl aber haben wir uns zu fragen, warum denn unter den mannigfachen Konstruktionstypen höherer Tiere gerade die Affen zur Menschwerdung führten und welche phylogenetischen Vorgänge für diese letzte Stufe der Höherentwicklung entscheidend waren. Mit Rücksicht auf die sehr ausgedehnte Literatur können wir uns hier ganz kurz fassen.

Zunächst ist es von Bedeutung, daß die betreffenden äffischen Vorfahren nicht zu stark spezialisiert waren („law of the unspecialized"). Gebiß und Verdauungsorgane erlaubten eine omnivore, nicht einseitig angepaßte Lebensweise. Das Baumleben führte zur Beibehaltung der „primitiven", d. h. unspezialisierten Hand, die zum Greifen im Gezweig geeignet war, dabei aber auch die allseitige Beweglichkeit und die entsprechende starke, unmittelbar vom Vorderhirn ausgehende Innervierung durch die Pyramidenbahn erhielt. Das Greifklettern führte zugleich zur aufrechten Haltung des Rumpfes mit all seinen wichtigen Folgen für einen späteren Übergang zu aufrechtem Gehen am Boden.

Was die Phylogenese des menschlichen Fußes anlangt, so kann nicht nachdrücklich genug auf die so menschenhafte Fußbildung des Berggorillas (und ihre Ähnlichkeit mit der Proportionierung beim menschlichen Embryo) hingewiesen werden (Abb. 105), die uns lehrt, wie schnell aus dem Greiffuß der

übrigen Menschenaffen (Zwischenform der gewöhnliche Gorilla) ein reiner Lauffuß werden kann. Gerade bei diesem für die Herausbildung der Menschen so entscheidenden Wechsel der Bewegungsweise, bei dem die werkzeugschaffende Hand vollends frei wurde, ist wohl ein gewisser Entwicklungszwang anzunehmen. Die menschliche Descendenzreihe zeigt von den Halbaffen an die Auswirkung der COPEschen Regel einer phylogenetischen Größenzunahme. Diese Vergrößerung ist aber fraglos für das Klettern nicht vorteilhaft, und es sind die kleinen und mittelgroßen Affenarten daher auch gewandtere Kletterer als Gorilla, Orang-Utan und Schimpanse. So wurden wohl auch die *Australopithecus*-ähnlich zu denkenden Vorfahren der *Pithecanthropus*-Stufe vor allem wegen ihrer Körpergröße zum Leben auf dem Boden veranlaßt, und es wird uns verständlich, daß die Beine eher als der Schädel menschenhaft wurden. Das Bodenleben begünstigte wieder die bei Hominiden im Gegensatz zu Anthropoiden typische Wendung der caudalen Rumpfachse nach vorn.

Abb. 105 Der menschenähnliche Fuß (Abguß) des Berg-Gorillas *(Gorilla beringeri)*. (Nach GREGORY.)

Von entscheidender Bedeutung war dann natürlich weiterhin die absolute und relative Vergrößerung des Gehirns und die relative Zunahme und immer feinere Arbeitsteilung des Vorderhirns (stärkerer Auslesevorteil plastischen Handelns, als die vielseitig verwendete Hand völlig frei wurde). Diese Merkmale hatten wir ja bereits als generelle Kennzeichen der Höherentwicklung in vielen Reihen der Wirbeltiere kennengelernt.

Schon die Menschenaffen sind gegenüber den Makaken nicht nur durch eine bedeutende Vergrößerung des Vorderhirns ausgezeichnet, sondern auch dadurch, daß die Lokalisation der Rindenfelder viel schärfer und differenzierter geworden ist und z. B. in den motorischen Zentren der vorderen Zentralwindung bereits weitgehend menschenähnlich geworden ist (vgl. E. TH. VON BRÜCKE 1934). Die Weiterentwicklung von vermutlich ähnlich strukturierten jungtertiären Menschenaffen zum Menschen hin war nun nicht nur durch die Zunahme des Frontalhirns charakterisiert (R. BRUMMELKAMP 1938), wie dies vielfach angenommen wurde, sondern in erster Linie durch die Entwicklung des Sprachzentrums, der BROCAschen Region (Abb. 106), die dem Affenhirn noch fehlt [beziehungsweise, wenn eine homologe Partie vorhanden ist (K. PEDEN und G. VON BONIN 1947: *Hapale*), noch nicht als Sprachzentrum verwendbar ist]. Wir wissen nicht, ob diese Entwicklung auf der *Pithecanthropus*-Stufe schon erfolgt war, ob sie erst mit der Neandertaler-Stufe einsetzte und

ob sie sprunghaft oder allmählich vor sich ging. Jedenfalls wird in diesem Zusammenhange die so auffällig langsame, sich über Jahrhunderttausende erstreckende Zunahme der Kulturhöhe von der *Pithecanthropus*-Stufe zur Neandertaler-Stufe (also die so geringfügige Verbesserung von der rohen „Handspitze" des *Sinanthropus* zum etwas stärker bearbeiteten Faustkeil) besonders zu beachten sein. Es könnte dies damit im Zusammenhange stehen, daß es an „Begriffen" im Sinne des heutigen Menschen noch mangelte. Aufgefundene Werkzeuge fossiler Hominiden werden als „prähistorische Gedankenpetrefakten", wie sie M. VERWORN (1910) einmal sehr treffend bezeichnete, ohnehin stets die hauptsächlichen Kennzeichen geistiger Höherentwicklung darstellen.

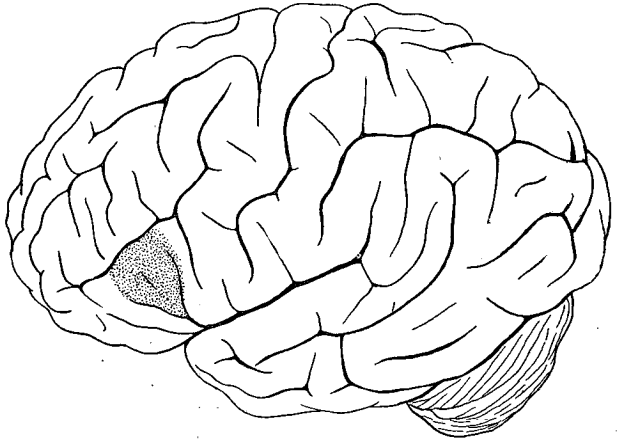


Abb. 106 Linke Hemisphäre eines menschlichen Hirns mit Kennzeichnung des motorischen Sprachzentrums (BROCAsche Region). (Nach RAUBER und KOPSCH.)

Andererseits ist aber auch zu bedenken, daß die heute lebenden Anthropoiden, speziell Schimpansen, zu vielerlei einsichtigen Handlungen befähigt sind, daß sie einfache Kausalzusammenhänge erkennen, relativ komplizierte Apparate zu bedienen lernen (z. B. auch Jeeps oder Fahrräder geschickt steuern) und daß sie selbst den Gebrauch von Gegenständen als Werkzeuge spontan „erfinden" können (vgl. W. KÖHLER 1921, R. M. YERKES 1945, H. HEDIGER 1952 usw.).

Weiterhin sei kurz auf die zunehmende „Fetalisation" eingegangen, die für die menschliche Phylogenese charakteristisch ist. L. BOLK (1926) hat überzeugend nachgewiesen, daß die Verzögerung der individuellen Entwicklung und die etwas weniger starke (und daher zum Körperwachstum dysharmonische) Verspätung der Geschlechtsreife dem Menschen die lange Jugendzeit ermöglicht, die zum Lernen, d. h. zur Vermehrung der Assoziationen, und zu entsprechend vielseitigerem und stärker regulativem Handeln von so entscheidender Bedeutung ist, und die zugleich auch durch den Zwang zu verlängerter Betreuung der Kinder die Grundlage für die menschliche Gesellschaftsbildung darstellt. Diese

Veränderung führt BOLK auf eine sukzessive Verzögerung und Verminderung in der Produktion von Hormonen, speziell des Hypophysenvorderlappens zurück, die schon bei den Affen einsetzte. (Es wäre natürlich auch möglich, eine primäre Verlangsamung der Zellteilungen anzunehmen, die erst sekundär eine Verzögerung der Hypophysenfunktion bedingt.)

Bei einer derartigen phylogenetischen Verjugendlichung haben wir es also mit einem Vorgang zu tun, welcher der im Kapitel 6 E diskutierten Neomorphose entspricht. Voraussetzung für die Verzögerung der Geschlechtsreife und des Wachstumsabschlusses war die Reduktion der Nachkommenzahl auf 1—2, eine Reduktion, die offenbar auch mit der Körpergröße gekoppelt ist, denn sie findet sich ebenfalls bei großen Huftieren, bei Elefanten, größten Nagern usw. Das Stehenbleiben der Hominiden hinsichtlich der spärlichen Körperbehaarung und der Kiefergröße auf einem Stadium, wie es etwa dem der Anthropoiden bei der Geburt entspricht, ist in mancher Beziehung vielleicht auch als Anpassungsnachteil anzusehen, wie dies schon J. VERSLUYS (1939) hervorhob, der die BOLKsche Hypothese mit E. DUBOIS' von uns bereits kritisierter Annahme einer sprunghaften Vorderhirnzunahme durch Zellverdoppelung verknüpfte. Dieser Nachteil konnte aber in Kauf genommen werden, weil die Verjugendlichung und die Hirnvergrößerung eine Plastizität im Verhalten ermöglichte, die wesentlich größere Vorteile mit sich brachte.

Diese Plastizität ist nun auch in genetischer Beziehung gegeben. Der Mensch, der anscheinend — zumindest von der *Pithecanthropus*-Stufe an — jederzeit nur einen großen geographischen Rassenkreis bildete (vgl. auch E. MAYR 1950), hatte zunächst einzelne Sonderrassen entweder durch klimatische Selektion (erbliche Hautfarbe, erbliche Fähigkeit zu stärkerer oder schwächerer Fettablagerung, zum Teil auch Körpergröße entsprechend der BERGMANNschen Regel, vgl. z. B. B. RENSCH 1935) oder durch vorherrschenden Mutationsdruck, speziell in kleineren Populationen (richtungslos mutierte Ohrform, Nasenform, Haarstruktur usw.) herausgebildet. Diese Rassen vermischten sich aber infolge steter Wanderungen in zunehmendem Maße, und so bildet heute der Mensch das am stärksten polymorphe Lebewesen (vgl. auch J. B. S. HALDANE 1948), das auch aus diesem Grunde begünstigt ist bei der Besiedlung der heterogensten Biotope und bei der Herausbildung immer vielgestaltigerer psychischer Leistungen.

Es ist nun von besonderem Interesse, daß viele der für die Menschwerdung entscheidenden Merkmale (Hirnvergrößerung, Verjugendlichung usw.) durch rein quantitativ wirkende Mutationen zustande kamen, d. h. durch Mutationen, die auf jeder phylogenetischen Stufe eine Entwicklungsmöglichkeit darstellten.

Damit erhebt sich nun die entscheidende Frage, ob auch die Entwicklung dieses höchsten Lebewesens nur durch Mutation, Selektion, Wirkungen der Populationsgröße und Isolation zustande gekommen ist. BOLK, VERSLUYS und

nicht wenige andere Autoren glaubten dies nicht annehmen zu dürfen und setzten deshalb richtende autonome Faktoren voraus. Meines Erachtens ist aber eine solche Skepsis nicht gerechtfertigt. Auch die Hirnvergrößerung, die Entwicklung eines motorischen Sprachzentrums, die Verlängerung der Jugendperiode, der aufrechte Gang mit dem dadurch bedingten Freiwerden der Hand für Werkzeugbenützung waren entscheidende Selektionsvorteile. Die menschliche Entwicklung war also weitgehend nezessitiert, und sie fügt sich durchaus dem phylogenetischen Geschehen ein, das auch in tierischen Stammesreihen eine Höherentwicklung bedingte. Gerade bei der menschlichen Phylogenese sind die charakteristischen Merkmale der Anagenese — Zunahme der Komplikation, der Rationalisierung, der Plastizität der Strukturen wie des Verhaltens, der Unabhängigkeit gegenüber der Umwelt und der Autonomie auch gegenüber allen anderen Lebewesen — besonders deutlich ausgeprägt. Letztlich war es ein Gehirnsieg, daß der Mensch die Welt zu beherrschen lernte, so wie es ein Hirnsieg war, wenn die Carnivoren die Creodonten und die Affen die Halbaffen verdrängten.

Wird nun der Mensch, der in seinem heutigen Typus erst seit etwa 30000 bis 90000 Jahren, d. h. in 1000 bis 3000 Generationen existiert, die eingeschlagene Evolutionsrichtung fortsetzen? Wird sich das Hirn noch weiter differenzieren? Ist es überhaupt möglich und sinnvoll, diese Frage zu diskutieren? Es ist gewiß, daß derartige Prognosen stets etwas bedenklich sind. Wir wollen uns deshalb auf einige wenige konkrete Tatsachen beschränken.

Seit menschliche Kulturen entwickelt worden sind, seit es möglich ist, sich den Umwelteinflüssen durch Wohnung, Kleidung, künstlich veränderte Ernährung, durch medizinische Maßnahmen usw. zu entziehen, ist die natürliche Auslese weitgehend eingeschränkt, die für die Zwangsläufigkeit der Höherentwicklung entscheidend war. Selbstverständlich werden auch heute noch die Schwachen und Anfälligen leichter von Krankheiten hinweggerafft als resistentere Individuen, und auch heute noch gehen schwache und möglicherweise auch geistig unterlegene Völker leichter zugrunde als stärkere. Auch heute noch wirkt eine sexuelle Auslese wenigstens überwiegend in der Weise, daß Krüppel und besonders „häßliche" Individuen, d. h. solche, die dem angeborenen optimalen Auslöseschema (vgl. K. Lorenz 1943) bei der Wahl des Ehepartners am wenigsten entsprechen, weniger leicht zur Erzeugung von Nachkommenschaft, d. h. zur Heirat gelangen. Aber insgesamt ist die Auslese doch sehr stark reduziert, und in Kriegszeiten findet sogar für wichtige Merkmale des männlichen Geschlechts eine Gegenauslese statt, indem die kräftigeren und mutigeren in einem höheren Prozentsatz vernichtet werden (über die mathematische Auswirkung der Gegenauslese vgl. N. von Hofsten 1951). Zugleich aber ist die Nachkommenschaft gerade kulturell hochstehender Menschen willkürlich stark eingeschränkt. Auch ist die Vermehrungsrate der einzelnen Rassen eine sehr unterschiedliche, und es ist ein wichtiges Rechenexempel, die prozentuale rassische Zusammensetzung der Menschheit in 100, 200 oder 500 Jahren abzuschätzen.

Andererseits ist der Mensch hinsichtlich seiner weiteren Evolution aber zu einer Sonderstellung gelangt, die völlig einzigartig im Reiche der Organismen ist. Angeborene Instinktabläufe, die das Leben der meisten Tiere in gesicherten Bahnen verlaufen lassen, sind auf ein Minimum reduziert. Dem Jagdinstinkt stehen vielfach schon starke Hemmungen entgegen, Tiere zu verletzen, zu quälen, zu töten. Ein Sammelinstinkt wirkt sich meist nur noch in einem „Leerlauf" aus, wie es das Sammeln von Briefmarken, von Münzen, von Kupferstichen usw. zeigt. Nur die Fortpflanzungsinstinkte, besonders hinsichtlich der Auswahl optimaler angeborener „Auslöseschemata", d. h. „schöner" Ehepartner, sind noch unvermindert. Selbst die Anzahl zweckmäßiger angeborener Bewegungen ist sehr gering, worauf schon Th. Ziehen (1924, p. 527) hinwies.

Dafür hat der Mensch aber infolge der ungeheuren Komplikation seines Gehirnes eine völlig neue Evolutionsmöglichkeit eingetauscht. In viel stärkerem Maße als bei Menschenaffen sind „freie" Handlungen möglich, d. h. können die motorischen Beantwortungsmöglichkeiten einer gegebenen Situation durch einen gewissermaßen experimentellen Ablauf im Gehirn ausprobiert werden (Zusammenspiel von Bahnungen und Hemmungen; psychisch gesprochen: Spiel der Motive), ehe die geeignetste Beantwortung, d. h. die motorische Innervierung der handelnden Organe einsetzt. (Zumeist setzt schon zuvor eine Erregung der für die Handlung in Frage kommenden Organe ein, kenntlich an Aktionspotentialen). Dabei ist der Mensch gegenüber den Anthropoiden nun noch ganz entscheidend dadurch bevorteilt, daß er ein motorisches Sprachzentrum (Brocasche Region) besitzt. Er ist damit in der Lage, die visuellen, auditiven und anderen Abstraktionen, die sich bei ihm gebildet haben, mit gesprochenen (bzw. sprechbaren) Wörtern zu benennen. Mit der vielleicht mit der Herausbildung der *Pithecanthropus*stufe einsetzenden Entwicklung der Sprache und des Sprachzentrums im Vorderhirn wurde derart ein ganz neuer Typ von Allgemeinvorstellungen möglich, bei dem ähnliche Individualvorstellungen in erster Linie immer mit den zugehörigen akustischen und motorischen Sprachkomponenten assoziiert wurden. So denkt der heutige Mensch vorzugsweise in Wörtern, weniger in unbenannten Bildern (wie sie z. B. beim Träumen vorherrschen), und darauf ist wohl in erster Linie seine Befähigung zu schnellerem, zu stärker abstrahiertem Denken und zu komplizierteren Begriffsbildungen, zu Phantasie- und Spekulationsvorstellungen begründet. Auch hier war die Förderung durch natürliche Auslese ohne weiteres gegeben, denn vermöge der Phantasie konnten auch künftige Situationen vorgestellt werden, es konnten Pläne gebildet, Erfolge vorbereitet und Gefahren vermieden werden (vgl. auch Th. Ziehen 1924).

Hier war nun auch ein anderes Merkmal von großer Bedeutung, das der Mensch von seinen äffischen Vorfahren übernahm: die soziale Lebensweise.

Auch der Mensch ist ja ein „zóon politikón". Mit Hilfe der Sprache war er nun in der Lage, nicht nur (wie viele Tiere) seine Erregungen und Stimmungen, sondern auch seine Erfahrungen, d. h. die von ihm gebildeten Abstraktionen, seinen Hordengenossen mitzuteilen. Diese konnten daher ihrerseits schneller zutreffend handeln und weitere und kompliziertere Abstraktionen bilden und vermitteln. So wurde die Sprache zur Grundlage einer Traditionsbildung, die durch Erziehung in der verlängerten plastischen Jugendphase von Generation zu Generation schnell gesteigert werden konnte. Damit war nun eine Entwicklungsmöglichkeit gegeben, die von der tierischen Evolution prinzipiell abweicht, bei der nicht erst neue Gene erworben und ausgelesen zu werden brauchen[1]). Erst durch diese Ergänzung der „biologischen Vererbung" durch „soziale Vererbung" (Th. Dobzhansky) konnten menschliche Kulturen entstehen. Dabei wurde auch ein neuer Typus von Arbeitsteilung möglich, insofern Führende und Geführte, Erfinder und Nachahmer, Kopf- und Handarbeiter in den immer komplizierter werdenden sozialen Gemeinschaften einander ergänzen konnten.

Hochkulturen konnten aber erst durch geistige Erziehung, durch planmäßigen Unterricht der Kinder und vor allem durch die Erfindung der Schrift zustande kommen. Mit der Produktion von Büchern war dabei eine Förderung von ganz prinzipieller Bedeutung verbunden: die hier niedergelegten Erfahrungen ergänzten unmittelbar das Gedächtnis, sie stellten gewissermaßen „extracerebrale Assoziationsketten" von wachsender und letztlich fast unbegrenzter Komplikation dar, die beliebig an die physiologisch knüpfbaren Assoziationsketten des Gehirns selbst angeschaltet werden konnten. Wesentlich ist dabei, daß die in der Literatur niedergelegten Erfahrungen und Abstraktionen der gesamten Menschheit nun weit über das Fassungsvermögen des Einzelnen hinausgehen. Wir können mit Hilfe der extracerebralen Assoziationsketten Denkprozesse vollführen, für welche die Gedächtnisspuren des einzelnen in keiner Weise genügen würden. So konnte sich eine Weltkultur und auch ein globaler Erkenntnisstandard herausbilden im Sinne eines Reticulums, das die Menschen stärker als die Individuen irgendeiner Tierart miteinander verknüpft. Deshalb hat sich auch in zunehmendem Maße die Tendenz entwickelt, daß die überindividuelle Tradition über das Einzelindividuum dominiert. Bestimmte Sitten, Denkrichtungen, Glaubensrichtungen, Moden usw. beherrschen das Denken des Menschen, und Verwaltungsapparate, Institute, Ämter, Zeitschriften usw. sind dauernder als die damit jeweils befaßten Individuen.

Andererseits wurde mit der nichterblichen Anreicherung erworbener geistiger

[1]) Als ich am Kriegsende diese Zusammenhänge erstmalig darstellte, glaubte ich, etwas völlig Neues zu sagen. Kurz vor dem Erscheinen der 1. Auflage dieses Buches erhielt ich dann von J. Huxley sein Werk über Evolution, in dem ich zu meiner Freude die gleichen Gedankengänge fand (p. 573 ff.).

Fähigkeiten, mit Unterricht und Literatur der Umweltzwang, der die Phylogenese der Tiere leitete, zur Freiheit. Ob es sich dabei um eine absolute Freiheit handelt oder ob nur der ungeheure Komplikationsgrad der assoziativen Abläufe die letztlich vorhandene Determiniertheit nicht überschauen läßt, soll hier nicht diskutiert werden (vgl. auch R. Seidenberg 1950).

Jedenfalls wurde es möglich, dem Dasein, dessen Ablauf für alle Tiere eine einfache Gegebenheit darstellt, einen Sinn zu geben, der freilich immer nur menschliche Zielsetzung sein kann. Einen apriorischen, „absoluten" Sinn des Daseins anzunehmen, liegt für den Biologen keine Veranlassung vor, und er würde vor einigen Jahrzehntausenden, d. h. auf niederen Stufen der menschlichen Entwicklung schon gar nicht denkbar sein. Selbst den heutigen kulturell primitiveren Menschenrassen liegt eine solche Zielsetzung noch völlig fern.

Wichtig wird es aber stets sein, daß sich die Menschheit des nichterblichen Charakters ihrer derzeitigen geistigen Höhe stets bewußt bleibt. Jederzeit ist mit der Vernichtung oder Unterdrückung der materiellen Grundlagen der geistigen Kultur, d. h. eben ihrer Literatur und mit dem Abreißen ihrer geistigen Tradition ein Rückfall auf primitive Stufen möglich, wie es manche unverkennbaren Rückschritte der letzten Jahrzehnte bereits gezeigt haben. Es muß also unser Ziel sein, unsere künftige kulturelle Phylogenese selbst in die richtigen Wege zu leiten und im Zeitalter der Atomwaffen dafür zu sorgen, daß wir nicht auch wie so viele tierische Stammesreihen an einem exzessiv entwickelten Organ, in diesem Falle an unserem Gehirn, zugrunde gehen. Gefahren, wie aber natürlich auch noch mehr Vorteile, sind vor allem damit gegeben, daß die Weiterentwicklung der menschlichen Technisierung im wesentlichen zwangsläufig erfolgt: das jeweils Rationellere setzt sich automatisch durch und macht den technischen Fortschritt unaufhaltsam.

8. Die Evolution des Lebenden

A. Problematik der Urzeugung

Wenn wir es nach dem derzeitigen Stande unseres Wissens für wahrscheinlich ansehen dürfen, daß auch für die Höherentwicklung im Tierreich und selbst für die Herausbildung des Menschen keine autonomen evolutiven Kräfte vorausgesetzt zu werden brauchen, so bleibt nun noch die Frage zu prüfen, ob denn nicht andererseits für den Beginn aller Phylogenese, für die erste Entstehung des Lebenden, völlig anders geartete Faktoren anzunehmen sind, als wie sie in der weiteren Stammesentwicklung wirksam waren. Und es ist dabei weiterhin zu fragen, ob überhaupt eine allmähliche Entwicklung belebter Organismen aus Anorganischem denkbar und diskutabel ist. Die Beantwortung dieser auch philosophisch so bedeutsamen Frage führt über das biologische Fachgebiet hinaus, und sie wird auch noch keineswegs endgültig sein können, weil sich die damit verknüpften Untersuchungen derzeit in einer Phase lebhafter Entwicklung befinden und weil neben verschiedenen wichtigen Ergebnissen auch noch viel Hypothetisches zugrunde gelegt werden muß. Wir wollen uns deshalb auf eine verhältnismäßig kurze Diskussion der für unsere Fragestellung entscheidenden Probleme beschränken. Für eine historische Übersicht über „Urzeugungs"-Hypothesen sei verwiesen auf L. Pasteurs klassische Schrift (1862) sowie auf die Publikationen von H. Schmidt (1918) und E. D. Lippmann (1933).

Angesichts des noch so weitgehend spekulativen Charakters der hier anzustellenden Betrachtungen über eine Entstehung des Lebenden könnte man nun vielleicht überhaupt geneigt sein, sich mit einem „Ignoramus" zu bescheiden. L. von Bertalanffy urteilte im 1. Bande seiner „Theoretischen Biologie", (1932): „Wir können nur unsere totale Unkenntnis hinsichtlich dieses Problems bekennen." Und der große Physiologe H. J. Jordan (1929), der die Urzeugungstheorie gar als „die unsinnigste aller Hypothesen . . ." bezeichnete, wies mit Recht darauf hin, daß einem Aufbau von Aminosäuren und noch mehr von Eiweißstoffen aus anorganischer Umwelt praktisch unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstehen, daß Leben „nicht die Eigenschaft eines homogenen Stoffes, sondern die Leistung eines Systems sei" und daß alle Analogien mit „Maschinen" abwegig seien, weil diese keine in sich geschlossenen Ablaufsketten darstellen, sondern offene Ketten sind, die ohne Anschluß des Menschen keinen Sinn haben. Trotz allen diesen durchaus berechtigten Bedenken läßt sich aber andererseits nicht verkennen, daß mit den Rickettsien, Viren und

Bacteriophagen in den letzten Jahrzehnten Organismen bzw. organismenhafte Gebilde bekannt geworden sind, die sich in einer abgestuften Reihe anordnen lassen, die in mancher Beziehung zwischen Lebewesen und Unbelebtem vermittelt und mit der uns zumindest modellmäßig ein möglicher Weg einer entsprechenden Phylogenese angedeutet ist.

Die klassische Feststellung „omne vivum e vivo" hat sich bisher noch immer bewahrheitet, d. h. wir kennen nichts Lebendes, das nicht von Lebendem abstammte. Es ist deshalb eine berechtigte Frage, von welcher Art Belebtem denn die niedersten bekannten Protisten, etwa die kleinsten und einfachsten Bakterien herstammen.

Man könnte der Frage ausweichen, indem man annimmt, daß die Stammesentwicklung der Bakterien auf anderen Weltkörpern vor sich gegangen ist, deren Verhältnisse wir nicht ausreichend beurteilen können. Eine solche zuerst von dem Arzt H. E. Richter (1865), dann auch von dem Physiker W. Thomson (Lord Kelvin) und von H. Helmholtz, schließlich besonders von dem Astronomen S. Arrhenius entwickelte Panspermie-Hypothese (vgl. auch H. Schmidt 1918 und K. Lundmark 1930) besagt, daß Bakteriensporen auf kosmischem Staub oder durch Strahlungsdruck von einem Weltkörper zum anderen gelangen können (durch Strahlungsdruck z. B. vom Mars zur Erde schon in 20 Tagen, vom Jupiter in 80 Tagen, vom Alpha Centauri in 9000 Jahren), wobei die niedrigen interstellaren Temperaturen nicht schaden und die Keimkraft fast beliebig lange konservieren würden. Hält man eine solche kosmische Impfung von Gestirnen für gegeben, die allerdings wegen der extremen Trockenheit des Weltenraumes und der starken, für alles Lebende so gefährlichen, kurzwelligen Strahlung recht unwahrscheinlich ist, so müßte aber trotzdem gefragt werden, aus welchen Vorstufen sich denn Bakterien entwickelt haben könnten, und dies läßt sich auch für die Verhältnisse auf unserer Erde diskutieren.

B. Merkmale des Lebenden

Wenn wir uns mit einer Phylogenese des Lebenden befassen wollen, so ist es zunächst unerläßlich, die Merkmale zu bezeichnen, welche die belebten Organismen von nichtbelebter anorganischer oder organischer Materie unterscheiden. Die Angaben der Literatur sind hier nicht ganz übereinstimmend, doch werden zumeist in Anlehnung an W. Roux (1915) angegeben: Stoff- und Energiewechsel (speziell Assimilation), Wachstum, Entwicklung, Fortpflanzung, Reizbarkeit und Regenerations-, Restitutions- oder auch allgemeiner Regulationsfähigkeit (vgl. z. B. H. Sierp 1939). H. Driesch (1909, 1932) fügte noch hinzu: Anpassung, Instinkt, Intelligenz. Die beiden letztgenannten Merkmale können wir indes bei einer allgemeinen Betrachtung fortlassen, da sie nur auf Grund sehr vager Analogieschlüsse den niedersten Tieren zugesprochen werden können und den Pflanzen fehlen. Über Regenerations- bzw. Restitutionsfähigkeit niederster Bakterien lassen sich wenig sichere Angaben machen, und es sind deshalb auch diese Merkmale nicht als unerläßlich anzusprechen. Entsprechendes gilt für die Regulationsfähigkeit, soweit man nicht darunter ganz allgemein die Einpassung des Lebenslaufs in eine bestimmte Umwelt verstehen will, was sich auch als Anpassung bezeichnen läßt. Die übrigen Merkmale sind mit

M. HARTMANN (1927) zweckmäßig zusammenzufassen als Stoff- und Energiewechsel, Reizerscheinungen und Formwechsel.

Es ist nun schon vielfach betont worden, daß auch diese Merkmale nicht etwa dem Belebten ausschließlich eigen sind. Wie O. LEHMANN (1906, 1907) nachwies, zeigen die sogenannten flüssigen Kristalle, wie etwa die fließendkristallinische Modifikation des Paraazooxyzimtsäureäthylesters, auch Wachstum (durch Intussuszeption), Formwechsel (Streckung und Schlängelung), „Fortpflanzung" (Selbstteilung) und selbständige Wiederherstellung gestörter Struktur. Und A. JOHNSEN (1930) zeigte, daß auch normale Kristalle Restitutions- und Vermehrungsfähigkeit besitzen (bei Verbiegung z. B. „freiwilliger" Zerfall in kleinere Kristalle von ungestörter Struktur = Rekristallisation), daß an „Silikatgewächsen" (Eisenchlorid in Wasserglaslösung) „Reizerscheinungen" (Heliotropismus und Galvanotropismus) erkennbar sind, und daß auch eine Umweltanpassung vorliegen kann, indem oftmals beim Anwachsen der Kristalle der schwächere, von Lösungsmitteln schneller angegriffene, pyroelektrisch analoge Pol bevorzugt wird. So bleibt kein Merkmal übrig, das belebten Organismen ausschließlich zukommt, und das Leben ist mithin nicht durch einzelne Eigenschaften zu kennzeichnen, sondern als Leistung eines Systems, wie dies vor allem H. J. JORDAN, L. VON BERTALANFFY u. a. betonten. Dabei ist aber zu beachten, daß es sich um ein System handelt, dessen wesentliche Grundlage stets Eiweißstoffe, und zwar Nucleoproteide sind. Meines Erachtens empfiehlt es sich deshalb, den Begriff „System" konkreter zu fassen und zu definieren: Lebende Organismen sind Eiweißstoffe (speziell Nucleoproteide) enthaltende, individualisierte Systeme, die Stoff- und Energiewechsel, Formwechsel und Reizerscheinungen zeigen, die aber trotz den dabei durchlaufenen Veränderungen jeweils eine langfristige, sich über sehr zahlreiche Generationen erstreckende, spezifische Systemkonstanz der einzelnen Formwechselphasen aufweisen. Eine solche Charakterisierung würde für die „klassischen" Organismen, d. h. die zellig organisierten Tiere und Pflanzen bis zu den einfachsten Bakterien und Spirochaeten herab gelten. (Das Merkmal der zelligen Organisation könnte daher auch in diese Definition aufgenommen werden. Es ist davon aber abgesehen worden, weil zumeist große Viren noch als belebt angesehen werden.)

Stellen wir uns eine beliebige Ascendenzreihe vor, die von den einfachsten Bakterien noch weiter herabführt bis zu unbelebter Substanz hin, so wäre zu erwarten, daß die in der Definition genannten Merkmale sukzessive undeutlicher bzw. schwerer abgrenzbar würden oder daß sukzessive die Zahl der Lebensmerkmale geringer wird. Nun kennen wir eine solche Ascendenzreihe nicht. Wohl aber kennen wir eine große Zahl von Organismen und organismenartigen Gebilden, für welche die genannte Verringerung der Merkmale des Lebenden kennzeichnend ist. Sie können sogar bis zum gewissen Grade in

einer Reihe angeordnet werden, durch die Lebendes mit Nichtlebendem verbunden wird, eine Reihe, die uns wenigstens modellmäßige Vorstellungen über Entwicklungsmöglichkeiten von Lebendem aus Unbelebtem gestattet. Wir sind deshalb heute gezwungen, diesem Problem nicht mehr auszuweichen oder es mit einem kurzen „Ignoramus" abzutun.

C. Organismenreihe mit abgestufter Reduktion der Lebensmerkmale

Die Bakterien und die Cyanophyceen weichen bekanntlich von den übrigen Protisten dadurch ab, daß sie keinen Zellkern besitzen. Wohl aber lassen Bakterien noch scharf umgrenzte, kernartige Körperchen erkennen, die sich vor jeder Zweiteilung des ganzen Körpers verdoppeln. Chromosomen wurden in diesen Nucleoiden noch nicht festgestellt. Es ist jedoch in ihnen Thymonucleinsäure nachgewiesen worden, und es ist anzunehmen, daß sie Gene enthalten, da viele Mutationen bekannt sind. Allerdings können Änderungen der Umweltbedingungen, z. B. bei pathogenen Arten durch Übertragung auf andere als die üblichen Wirtstiere, oft starke Modifikationen hervorrufen, die durch zahlreiche Passagen konstant bleiben. Leider ist dabei meist schwer zu entscheiden, ob und wieweit die Abweichung nicht etwa durch eine Auslese erblich verschiedener Stämme zustandegekommen ist. Dabei kommt auch eine Selektion von Plasmagenen in Frage. Bakterien besitzen stets eine Zellmembran. Sie sind meist 1—10 μ groß, doch gibt es auch noch erheblich kleinere Formen wie den *Micrococcus prodigiosus* von 150 m μ (= 0,15 μ) Durchmesser.

Einfacher strukturiert als Bakterien sind nun zahlreiche organismenähnliche Gebilde, die als Viren, Rickettsien, Anaplasmiden usw. bezeichnet werden, die aber untereinander wieder außerordentlich heterogen sind. Ein Teil davon darf wohl mit Recht noch zu den Organismen gerechnet werden, obwohl bereits einzelne dafür notwendige Characteristica fehlen.

Unmittelbar an die Bakterien schließen sich zunächst die Rickettsien an (vgl. z. B. GILDEMEISTER, HAAGEN, WALDMANN 1939, H. RUSKA 1950), die Erreger des Fleckfiebers und verwandter Erkrankungen. Sie sind kugel- oder stäbchenförmig und besitzen eine Zellmembran. Die Vermehrung geschieht durch Teilung. Chemisch sind sie ähnlich kompliziert aufgebaut wie Bakterien. Sie unterscheiden sich von den letzteren aber dadurch, daß sie nur in Gegenwart lebender Zellen züchtbar sind. Es fehlt ihnen also eine für das Wachstum notwendige Komponente, vielleicht ein Ferment, das nur lebende Gewebe zu bieten vermögen. Möglicherweise sind sie durch die parasitäre Lebensweise sekundär vereinfacht worden, wobei bestimmte, für die Vermehrung notwendige Stoffe dann vom Wirtsorganismus geliefert wurden. Wir dürfen sie also wohl noch zu den Lebewesen rechnen.

Das gleiche gilt wohl auch noch für eine Reihe von Formen ähnlicher Größenordnung (200—700 m μ), die von H. RUSKA und K. POPPE (1947) als Cysti-

cetes zusammengefaßt wurden (vgl. auch H. RUSKA 1950). Es handelt sich hier um morphologisch z. T. recht polymorphe Gebilde, die oft als Bläschen mit Längseinstülpung oder mit Fortsatz ausgebildet sind (Abb. 107). Sie haben keine echte Zellmembran, sondern eine Hülle von wechselnder Formbeständigkeit. Chemisch sind sie sehr kompliziert, d. h. sie enthalten neben Nucleotiden auch Kohlehydrate, Lipoide und Fermente. Die Vermehrung geht auf verschiedenen Wegen vor sich: durch Zweiteilung, Gonidienbildung, Zerfall von „Einschlußkörpern" usw. Zu diesen Cysticetes gehören die Erreger der Bronchopneumonie der Maus, der Pleuropneumonie des Rindes, der Erreger der Psittakose, aber auch die von SEIFFERT aus Komposterde isolierten Organismen, die Abwasserorganismen von LAIDLAW und ELFORD u. a. Die letzteren Formen, aber auch z. B. die Erreger der Pleuropneumonie des Rindes sind auf unbelebten Nährböden vermehrungsfähig.

Als dritte Gruppe schieben sich zwischen den Bakterien und den unten besprochenen Viren die sogenannten „Anaplasmiden" ein, zu denen die Erreger der *Bartonella*-Krankheiten des Menschen und der Tiere (*Bartonella*, *Anaplasma* usw.) gehören. *Bartonella bacilliformis* tritt in Erythrocyten in stäbchen-, hantel- oder kokkenförmigen Typen auf, bildet aber keine Sporen (vgl. W. KIKUTH in GILDEMEISTER, HAAGEN und WALDMANN 1939). Sie ist auf Nährböden ohne Gegenwart lebender Zellen züchtbar.

Die drei bisher genannten Gruppen können mit Rücksicht auf ihre komplizierte chemische Zusammensetzung, die eine Assimilation spezifischer Komponenten nötig macht, und mit Rücksicht auf ihren Vermehrungstyp und ihren Formwechsel noch als einfacher als Bakterien organisierte Lebewesen angesprochen werden. Eine solche Zuordnung wird nun aber zweifelhaft bei den von H. RUSKA (1950) als „organisierte Virusformen" zusammengefaßten Krankheitserregern. Es handelt sich dabei um Viren verschiedener Größe, die aus Nucleoproteiden, Fettstoffen und z. T. auch Fermenten aufgebaut sind. Das hierher gehörige Vaccine-Virus z. B. ist 210×260 mμ groß, würfelförmig, besitzt eine pepsinresistente Hülle, enthält Fette, Biotin, Katalase, Phosphatase und Polynucleotidase. Das Influenza-Virus, das Kugeln und Fäden von 80—100 m μ Größe bildet, enthält gleichfalls Fette. Aber auch bei dem kugeligen Pferde-Encephalomyelitis-Virus, das mit 40—50 m μ weit unterhalb der Sichtbarkeit des Lichtmikroskops bleibt, ist ein hoher Prozentsatz von Fett neben den Nucleoproteiden nachgewiesen worden. Alle diese Formen, zu denen auch Geflügelpest-Virus (100 m μ), Mumpsvirus (180 m μ) u. a. rechnen, sind nur in Gegenwart lebender Zellen züchtbar. Die Vermehrungsweise ist meist nicht ausreichend bekannt. Mit Lebewesen haben diese „organisierten" Viren also noch das Vorhandensein eines Nucleoproteids, eine artliche Konstanz sowie eine gewisse „Assimilation" gemeinsam, die ja die Grundlage für die spezifische Zusammensetzung aus verschiedenen chemischen Komponenten darstellt.

In die Nähe dieser Virengruppe sind die Bacteriophagen einzuordnen, die an Bakterien „parasitieren" und Kugeln von 12—40 m μ Durchmesser oder Stäbchen mit rundlichem Polstück von 35×140 m μ oder noch etwas größere Keulen bilden. Kopfteil und Fortsatz sind chemisch verschieden zusammengesetzt. In T_2-Phagen wurde Fett nachgewiesen. Es ist nun neuerdings wahrscheinlich gemacht worden, daß diese Phagen nur mit ihrem Nucleinsäure-Anteil in die Bakterienzelle eindringen, der hier die Herstellung neuer Phagen durch das Bakterien-Plasma bewirkt. Es ist daher auch möglich, daß bei Infektionen eines Bakteriums mit 2 Phagen-„Arten" neue Formen entstehen, welche die Merkmale beider Typen vereinen (vgl. M. DELBRÜCK und W. T.

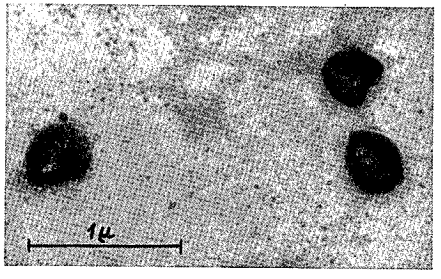


Abb. 107 *Cystidium gönnertianum* = Virus der Bronchopneumonie der Maus (Elementarkörper). (Nach H. RUSKA).

Abb. 108 Tabakmosaik-Virus. Elektronenmikroskop. Aufnahme. Vergr. 27 000fach. Seitlich bedampft. (Nach G. SCHRAMM und M. WIEDEMANN 1951).

BAILEY 1947, A. D. HERSHEY 1947). In ähnlicher Weise darf man auch bei einfachen tierpathogenen Viren annehmen, daß sie sich nicht unmittelbar identisch reduplizieren, sondern daß sie den Eiweißbildungsapparat der tierischen Zellen veranlassen, Virusteilchen zu bilden. Solche Viren sind dann also sicherlich nicht mehr als besondere Lebewesen, sondern als „entartete Zellbausteine" zu betrachten.

Nicht zu den Lebewesen rechnen daher allgemein auch alle die „makromolekularen Viren", die nur aus einem Nucleoproteid bestehen und z. T. kristallin dargestellt werden können, aber nach Umkristallisation durchaus vermehrungsfähig bleiben. Hierzu gehört z. B. das Tabakmosaikvirus (Abb. 108), das erstmalig 1935 von W. M. STANLEY rein dargestellt wurde, das Tabaknekrose-Virus, das Kartoffel-X-Virus, Maul- und Klauenseuche-Virus, Poliomyelitis-Virus usw. Die einzelnen Teilchen bilden entweder Kugeln von

19—26 m μ Durchmesser, die sich zu Oktaedern (Rüben-Gelbmosaik-Virus), zu Würfeln (Tabaknekrose-Virus: Abb. 109) oder Dodekaedern zusammenfügen (Tomaten-Bushy-Stunt-Virus), oder Stäbchen mit 3zähliger Symmetrie (möglicherweise enge Spiralen) wie das Tabakmosaik-Virus (15×280 m μ), Kartoffel-X-Virus (15×430 m μ) usw. Das kleinste makromolekulare Virus ist vielleicht das Maul- und Klauenseuche-Virus, das kugelige Teilchen von etwa 12 m μ Durchmesser bildet.

Eine eingehendere Analyse des Tabakmosaik-Virus durch G. SCHRAMM (1943) ließ erkennen, daß das Tabakmosaik-Virus aus einem Proteingerüst besteht, das aus hexagonalen, wie Geldstücke (eventuell etwas schraubig) hintereinandergereihten Untereinheiten besteht, von denen jede 1 Molekül Nucleinsäure gebunden hat. Das Molekulargewicht wurde mit 46000000 errechnet.

Es ist nun von großer Wichtigkeit, daß auch diese makromolekularen Viren Mutationen aufweisen. Beim Tabakmosaik-Virus beruhen sie anscheinend auf einer Umfaltung der Polypeptidkette im Eiweißanteil, wobei ein Teil der Nucleinsäure fester an das Protein gebunden wird, so daß diese Säuregruppen bei $p_H 6$ nicht mehr dissoziationsfähig sind (G. SCHRAMM 1948).

Wenn wir nun auch diese makromolekularen Viren als elektronenmikroskopisch darstellbare, kristallisierbare Nucleoproteide, und mithin nicht als Lebewesen ansprechen können, so darf aber nicht übersehen werden, daß sie doch noch drei für Lebewesen entscheidende Merkmale aufweisen: die Proteidnatur, die Fähigkeit einer identischen Vermehrung (wenn vielleicht auch nicht als unmittelbare Selbstreproduktion) und damit eine Konstanz über lange Ketten von „Generationen" hinweg und schließlich die Mutabilität. Rein morphologisch und physiologisch betrachtet, d. h. unter Ausschaltung aller phylogenetischen Ableitungsmöglichkeiten, haben wir also eine abgestufte Reihe von Organismen und organismenähnlichen Gebilden vor uns, die sukzessive weniger Merkmale des Lebenden aufweisen und die sukzessive kleiner werden bis zur Größe von großen Proteidmolekülen herab: 1. Bakterien — 2. Rickettsien, Anaplasmiden, Cysticetes — 3. organisierte Viren, aus verschiedenen chemischen Komponenten bestehend — 4. makromolekulare Viren. Der Übergang vom Belebten zum Unbelebten liegt innerhalb dieser Reihe, und es ist nur eine Frage der Definition, wo wir die für unser Weltbild so entscheidende Begrenzung des Lebenden ansetzen wollen, d. h. ob wir nur die Bakterien oder auch noch die Rickettsien und Cysticetes oder auch noch die organisierten Viren einbeziehen wollen. Als entscheidende Grundeigenschaften aber bleiben die Proteidnatur und die Fähigkeit zu einer identischen Vermehrung (wofür die Nucleinsäuren verantwortlich zu sein scheinen), in der gewissermaßen die Fähigkeit der Assimilation und der Fortpflanzung zusammenfließen. Es sei aber noch einmal betont, daß eine tatsächliche phylogenetische Herleitung des Lebenden über die genannten Vorstufen in keiner Weise möglich ist. Wie müssen vorerst zufrieden sein, daß hier modellmäßig eine Stufenreihe gegeben ist, die es wenigstens gestattet, das Problem der „Urzeugung" überhaupt ernsthaft zu diskutieren. Ob ähnliche frei lebende Vorstufen noch zu finden sind oder ob sie nur am Beginn der irdischen Lebensentwicklung auftraten und wieder ausstarben, weil sie neben den sich bildenden Bakterien nicht existieren konnten (wenn nicht als deren Parasiten wie die Bacteriophagen), entzieht sich unserer Kenntnis. Wohl aber bieten die erkannten Stufen die Möglichkeit, die Entstehung des Lebens als einen allmählichen Vorgang anzusehen, bei dem die erste Bildung von vermehrungsfähigen Nucleoproteiden der wichtigste Schritt war.

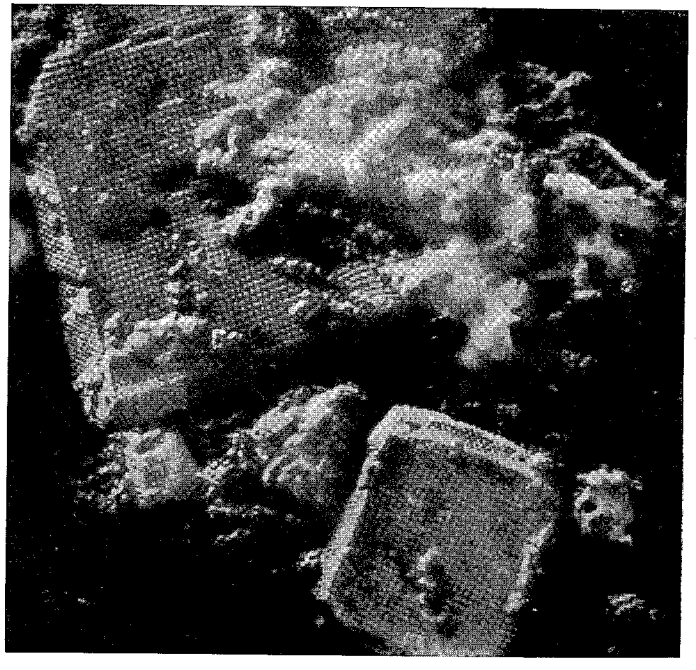


Abb. 109 Elektronenmikroskopische Aufnahme von Kristallen des Tabaknekrose-Virus mit regelmäßig angeordneten Molekülen. Vergr. 68 000fach. (Nach MARKHAM, SMITH und WYCKOFF.)

Es ist nun von großer Bedeutung, daß die makromolekularen Viren prinzipiell von ähnlicher Beschaffenheit sind wie die Gene, insofern sie Nucleoproteide darstellen, die sich identisch vermehren können. Auch einzelne Gene, speziell die am besten vergleichbaren Plasmagene sind noch keine Organismen, aber es sind Gebilde, die als wesentlichste Komponenten eines Organismus anzusprechen sind, weil sie mit ihrer identischen Vermehrungsfähigkeit die Bildung konstanter Generationen und mit ihrer Mutabilität eine Evolution ermöglichen.

Leider wissen wir zur Zeit noch zu wenig von der Vermehrungsweise von makromolekularen Viren und von Genen. Zunächst glaubte man in beiden Fällen an eine identische Selbstreduplikation. FRIEDRICH-FREKSA (1940) hatte auch schon eine relativ einfache Hypothese zum Verständnis dieses wichtigen Vorgangs entworfen. Da für die spezifische Struktur eines Eiweißmoleküls das Ladungsmuster der positiven Ladungen der Hexonbasen maßgebend ist, nahm er an, daß sich hier Nucleinsäure mit negativer Ladung anlagert. Solche negativen Stellen können dann ihrerseits wieder als Anlagerungsorte für solche Eiweißbruchstücke dienen, die Teile des Ladungsmusters der positiven Ladungen enthalten. P. JORDAN (1944) führte demgegenüber die Selbstreduplikation auf die von der Quantenmechanik erkannte Resonanzanziehung zurück, d. h. auf die Anziehung einer Anzahl thermisch rotierender Gruppen, deren Rotationen sich wechselseitig beeinflussen (vgl. auch L. VON BERTALANFFY 1944 sowie N. DEHLINGER und E. WERTZ 1942). Bisher ist es noch unbekannt, wieweit eine solche Selbstreduplikation bei Viren und Genen in Frage kommt. Wie erwähnt, ist zumindest bei manchen Viren und Phagen der Vermehrungsprozeß insofern ein anderer, als diese Parasiten den Eiweißbildungsapparat der Wirtszelle zur Produktion der spezifischen Virustypen anregen. Anscheinend ist aber auch bei dieser „Anregung" zumindest der Nucleinsäureanteil der Viren von entscheidender Bedeutung. Wie aber auch diese Fragen gelöst werden, es ist kein Hinweis vorhanden, daß die identische Vermehrung von Viren und Genen einen spezifisch „vitalen" Vorgang darstellt, der sich nicht dem normalen mikrophysikalischen Geschehen einfügt. Auch für die sukzessive Herausbildung der ersten Merkmale des Lebenden brauchen also nicht etwa prinzipiell unbekannte, autonome, evolutive Kräfte vorausgesetzt zu werden.

Im übrigen sei aber noch einmal betont, daß wir von einem Verständnis der „Urzeugung" weit entfernt sind. Das Studium der Viren hat lediglich ergeben, daß modellmäßig Gebilde vorliegen, die in verschiedenen Stufen zwischen echten Organismen und unbelebten Molekülen vermitteln und die einzelne für das Lebende wesentliche Eigenschaften aufweisen.

D. Die Evolution von Nucleoproteiden

Ein ganz anderer, noch schwerer lösbarer Problemkreis ist mit der Frage gegeben, wie es denn zur Entstehung der für das Lebende unerläßlichen vermehrungsfähigen Proteide, speziell von Nucleotiden, auf der Erde kommen konnte. Die erste Bildung von Peptiden, ihre Zusammenfügung zu Proteinen, die Bildung von Purin- und Pyrimidinbasen und von Pentosen und die Bildung von Nucleinsäuren durch Vereinigung dieser Komponenten und Phosphorsäure, die Vereinigung von Proteinen mit Nucleinsäuren zu Nucleotiden, die Entstehung einer Vermehrungsfähigkeit dieser Nucleotide und ihre Vereinigung mit anderen organischen Substanzen, speziell mit Fermenten, zu echten primitivsten Organismen — all diese Fragen verbleiben vorläufig noch weitgehend im Bereich spekulativer Erwägungen. Sie seien deshalb nur kurz behandelt.

Von prinzipieller Bedeutung ist hierbei nur, daß Denkmöglichkeiten zur Erklärung einiger der Fragen vorhanden sind, wie sie schon von E. PFLÜGER (1875), später dann besonders von A. J. OPARIN (1936), R. BEUTNER (1938) und J. D. BERNAL (1951) entwickelt wurden. So konnten aus ersten Kohlenstoffverbindungen durch Reaktion mit Wasserdampf Alkohole, Zucker und organische Säuren entstehen, die ihrerseits mit dem gleichzeitig gebildeten Ammoniak reagieren konnten, wobei sich die Bildungsmöglichkeit von Aminosäuren ergab. Eine Polymerisation und Kondensation von N-haltigen Kohlenstoffverbindungen bis zu Aminosäuren wurde wahrscheinlich vor allem durch UV-Strahlung gefördert, die auf der Erde sehr stark war, solange eine Ozonhülle noch fehlte. Kompliziertere organische Verbindungen kamen in der Zeit vor der Entstehung des Lebenden auf der Erde auch durch zahlreiche elektrische Entladungen zustande (was auch experimentell erweisbar ist). J. D. BERNAL wies noch speziell auf die Möglichkeit hin, daß erste Eiweißmoleküle durch Adsorption von Aminosäuren an Ton- und Quarzmoleküle zustande kommen konnten. Zucker, Aminosäuren und einfachste Proteine konnten anfangs erhalten bleiben, weil Mikroorganismen noch fehlten. Wie es zur Entstehung der so komplizierten Nucleoproteide kam, ist aber trotz all den genannten Möglichkeiten vorläufig noch recht rätselhaft.

Von noch größerer Wichtigkeit ist die Frage, wie es zur Bildung von vermehrungsfähigen Nucleotiden kommen konnte. Wir können etwa annehmen, worauf P. JORDAN (1945) zuerst hinwies, daß unter den sich bildenden Proteiden einmal rein zufallsmäßig auch solche auftraten, die irgendeiner Form der Selbstvermehrung fähig waren. Diese konnten dann infolge ihrer steten Vermehrung vorherrschend werden. Es würde sich bei dieser ersten Einleitung der Evolution des Lebenden also ganz ähnlich wie bei den dann folgenden Mutationen jeweils um einen einmaligen Vorgang gehandelt haben. Aber auch Selektionsprozesse sind dann vorauszusetzen, da die betreffenden Nucleoproteide nur in „Biotopen" vermehrungsfähig bleiben konnten, die entsprechendes Baumaterial boten. So konnte sich eine Anpassung an bestimmte Bereiche herausbilden, und infolge der Verschiedenheit der Umweltbedingungen konnte eine Differenzierung in verschiedene „Arten" einsetzen. Die Grundfaktoren aller Evolution sind also möglicherweise schon im Entwicklungsbereich der Vorstufen des Lebens wirksam gewesen. Möge der bislang noch so weitgehend spekulative Charakter all dieser Erwägungen über die „Urzeugung" bald durch ein besser gefestigtes Tatsachenwissen auf den so interessanten Grenzgebieten von Astronomie, Geologie, Geochemie und Biologie abgelöst werden können!

9. Autogenese, Ektogenese und Bionomogenese

Durch alle Kapitel dieses Buches zieht sich wie ein roter Faden die Frage, ob die der Rassen- und Artbildung zugrunde liegenden Faktoren, d. h. Mutation, natürliche Auslese, Schwankungen der Populationsgröße und Isolationsmittel, genügen, um auch die transspezifische Evolution zu erklären, oder ob nicht doch für die großen Linien der Evolution besondere autonome evolutive Kräfte vorauszusetzen sind. Bisher sahen wir keine Notwendigkeit dafür, weder bei der Betrachtung der kladogenetischen Divergenz, d. h. der Differenzierung der höheren Kategorien ganz allgemein, noch bei der Analyse der speziellen Tatsachen der Orthogenesen, der Parallelbildungen, der ganzheitlichen und „harmonischen" Konstruktionsänderungen sowie der stammesgeschichtlichen „Cyclen" insgesamt, noch schließlich bei der Diskussion der Höherentwicklung einschließlich der Menschheitsentwicklung oder bei der ersten Entstehung des Lebendigen. Mit dieser negativen Feststellung ist das Fehlen autonomer Entwicklungskräfte natürlich nicht definitiv bewiesen. Wir haben aber doch jedenfalls keine Veranlassung zu einer Annahme völlig unanalysierter Faktoren, solange wir nicht dazu gezwungen sind. Und an dieser Einstellung ändert natürlich auch die Tatsache nichts, daß wir uns wohl bewußt sind, von einer ausreichenden Kenntnis der komplexen „Systembeziehungen" bei den ganzheitlichen Wandlungen in vielen Fällen noch weit entfernt zu sein. Denn so weit Analysen bisher möglich waren, kamen wir stets mit den eingangs genannten Faktoren aus. Die gesamte Evolution verlief unseres Erachtens also nicht als Autogenese, sondern weitgehend als Ektogenese, d. h. in steter Abhängigkeit von den Faktoren der Umwelt. Nur die stete spontane Mutation könnte man als autogenetischen Anteil des Evolutionsgeschehens auffassen. L. Plate (1913), der diese treffenden Bezeichnungen schuf, identifiziert etwas weitergehend die Autogenese geradezu mit der vitalistischen, die Ektogenese mit der „mechanistischen" (besser: kausalistischen) Auffassung.

Eine derartige ektogenetische Deutung aller Evolution mag vielen Menschen unbefriedigend erscheinen. Bedeutet sie doch, daß richtungslose spontane Mutation durch die „Zufälligkeiten" der jeweiligen Auslese- und Isolationsverhältnisse die Entstehung aller Tier- und Pflanzenformen mit ihren meist so wunderbar zweckmäßig konstruierten Körpern und harmonischen Lebensabläufen hervorgehen ließ, daß schließlich selbst wir Menschen auf diese Weise zustande kamen und daß möglicherweise ebenfalls die erste Bildung von Lebewesen bzw. von vermehrungsfähigen Nucleoproteiden schon von „Zufälligkeiten" chemischer Bindungen und von zufälligen Umweltverhältnissen ab-

hing, die eine Vermehrung gestatteten. Unsere Beurteilung der Evolution kommt hier in Berührung und eventuell in Konflikt mit philosophischen und eventuell auch mit religiösen Vorstellungen und Maximen. Demgegenüber muß aber betont werden, daß eine Abneigung gegen eine Auffassung im Bereich exakter Wissenschaft nur auf wissenschaftlichen Argumenten gegründet sein sollte. Deshalb sei hier zunächst kurz auf die Beurteilung der „Zweckmäßigkeit" und der „Zufälligkeit" und damit allgemein der Kausalität eingegangen. Weitere mit der Evolutionsforschung verknüpfte naturphilosophische Probleme werden in den letzten beiden Kapiteln dieses Buches besprochen werden.

In erster Linie hat die oft so vollendete und manchmal durch das Zusammenspiel recht komplizierter Abläufe erzielte Zweckmäßigkeit in Bau und Funktion der Lebewesen Zweifel laut werden lassen, ob richtungslose Mutation und zufällige Selektionslage als verursachende Faktoren ausreichen. (Man vgl. z. B. die neueren Schriften von L. Cuénot 1941, R. S. Lillie 1945, A. Vandel 1949). In dem vorliegenden Buche ist versucht worden, diesen Zweifel zu zerstreuen durch Besprechung der Analysierbarkeit auch sehr komplexer Strukturen. Darüber hinaus sei hier nur noch darauf hingewiesen, daß die zahllosen Zweckmäßigkeiten, die wir allenthalben antreffen, doch eigentlich Selbstverständlichkeiten sind. Unverständlich wäre es, wenn nicht — so wie ganz parallel bei menschlichen Erfindungen — überwiegend Zweckmäßiges, sondern Unzweckmäßiges sich erhalten hätte (was übrigens schon Empedokles erkannte). Die Bildung von unzweckmäßigen Organen, Luxusstrukturen, unnötigen Rudimenten ist angesichts der steten Ausleseprozesse, denen alle Organismen unterliegen, eigentlich das auffälligere Problem.

Weiterhin wird vielfach an dem Begriff der „Zufälligkeit" in unbegründeter Weise Anstoß genommen. Die Zufälligkeit der Mutation und der Selektionslagen, die mit aller Gesetzlichkeit, der die Welt unterliegt, nicht in Einklang zu stehen scheint, braucht aber gar nicht im Sinne einer negativen Wertung beurteilt zu werden. Nur scheinbar bedeutet Zufall Gesetzlosigkeit, in Wahrheit wird damit nur unsere Unkenntnis des komplizierten Zusammenwirkens kausaler Beziehungen bezeichnet, wie es gerade im Bereich des Lebenden allenthalben festzustellen ist. Auch viele physiologische Vorgänge sind wegen des ganzheitlichen Zusammenwirkens unzähliger Einzelvorgänge nicht völlig kausal analysierbar, und doch lehren uns exakt umschreibbare „Bilanzformeln", daß das „Fließgleichgewicht" lebender Organismen kausal determiniert ist. Man vergleiche dazu besonders den Versuch einer Mathematisierung dieser Phänomene in L. von Bertalanffys so anregender „Theoretischer Biologie" (1932, 1942). Und für die Evolution zeigen uns all die in diesem Buche besprochenen Zwangsläufigkeiten gleichfalls, daß es sich um kausal determiniertes Geschehen handelt. Alle Naturforschung kann nur Kausalforschung sein, wie besonders auch M. Hartmann (1927) betonte. Die Vitalisten vermochten daher auch keine davon unterschiedene besondere Lebensgesetzlich-

keit nachzuweisen, wenn sie auch den jeweils unanalysierten Rest der Erkenntnis mit entsprechenden Ausdrücken (Entelechie, Psychoide) belegten. Es ist kennzeichnend, daß deshalb auch die Grenze für diese angeblich autonomen Lebenskräfte sich ständig mit der zunehmenden Kausalanalyse verschiebt. Es ist andererseits das Verdienst der Vitalisten, speziell H. DRIESCHS, immer wieder auf die Ganzheitsbeziehungen hingewiesen zu haben, die im Bereich des Lebenden alle Abläufe beherrschen. Dieses Vorwiegen ist aber offenbar nur eine Folge der ungeheuren Komplikation (die ja bereits jedes Eiweißmolekül zeigt), nicht etwa ein Charakteristikum des Lebens. „Gefügegesetzlichkeit" zeigen auch alle anorganischen Gebilde, wie uns schon die völlig neuen Eigenschaften des Kochsalzes (NaCl) beim Zusammentreten des Leichtmetalls Natrium mit dem giftigen Gase Chlor lehren.

Einer rein kausalistischen Auffassung des Evolutionsvorganges stehen aber noch einmal zwei letzte Bedenken entgegen, die keinesfalls übersehen werden dürfen. Das eine ist mit der Tatsache gegeben, daß möglicherweise alles Lebende durch die bisher von uns absichtlich vernachlässigten Bewußtseinsvorgänge gekennzeichnet ist. Wir kennen diese Vorgänge zunächst nur von uns selbst, doch ist der Analogieschluß auf ein Vorhandensein zunächst bei höheren Tieren, weiterhin in abgestufter Ausprägung auch bei niederen Tieren und schließlich wegen der vorauszusetzenden lückenlosen phylogenetischen Reihe in irgendeiner Form eventuell auch bei allen Organismen durchaus naheliegend. Nun handelt es sich hier aber um Komponenten, die stets bestimmten physiologischen Prozessen der Nerven und Sinnesorgane parallel laufen und für die kein Eingreifen in die kausalen Abläufe exakt nachweisbar ist. Es handelt sich um „Epiphänomene", die ihrer eigenen Gesetzlichkeit, eben der Parallelgesetzlichkeit, unterliegen. Wir können deshalb von ihnen in diesem Kapitel absehen, das zunächst nur die Frage der Evolution im Bereich der lückenlos geschlossenen Kausalgesetzlichkeit behandeln soll. Es wird aber in einem Schlußkapitel das höchst bedeutsame Problem der parallelen Evolution dieser Bewußtseinserscheinungen noch besonders besprochen werden.

Ein zweites Bedenken gegen eine rein kausale Erklärung der Evolution ist mit dem Umstand gegeben, daß neuerdings auch im Bereich der Naturwissenschaft die generelle Gültigkeit der Kausalgesetze in Zweifel gezogen wurde. Mikrophysikalische Vorgänge sind nicht kausal determinierbar, und es ist besonders von N. BOHR und P. JORDAN die Vermutung ausgesprochen worden, daß akausale Prozesse bei lebenden Organismen auch in den makrophysikalischen Bereich hinein verstärkt und entscheidend wirksam sein könnten. Der Leugnung einer generellen Kausalität im atomaren Bereich liegt bekanntlich die HEISENBERGsche Unbestimmtheitsrelation zugrunde. Sie besagt, daß sich Mikroabläufe nicht eindeutig vorausberechnen lassen, weil die Meßinstrumente nicht feiner sein können als der Gegenstand der Beobachtung selbst, so daß eine Trennung zwischen einem beobachteten Vorgang und dem

mit dem Beobachtungsakt unvermeidbar verknüpften Eingriff nicht mehr möglich ist. Das Produkt der Ungenauigkeiten, mit denen zueinander konjugierte Größen, wie Ort und Geschwindigkeit eines Elektrons, beobachtet werden, kann daher nie unter die Größenordnung der PLANCKschen Konstante herabgedrückt werden. Die Quantenmechanik ist also auf statistische Berechnungen von Häufigkeitsprozenten angewiesen. Wenn es aber unmöglich ist, alle Bedingungen eines Vorganges zu erkennen, so folgern die meisten Mikrophysiker, dann hat es auch keinen Sinn mehr, für derartige Ereignisse Ursachen anzunehmen. Diese quantenphysikalische Komplementarität, die nicht sinnlich vorstellbar, sondern nur noch gedanklich mit mathematischen Formeln darstellbar ist[1]), wird nun von N. BOHR und P. JORDAN in Beziehung zu der „inneren Freiheit des Lebendigen" gesetzt. Besonders der letztere stellte ausführlich dar (1932, 1945), daß auch bei der Analyse des Lebenden „ein gewisser Rest unüberwindbar bleiben könnte — daß es also auch im Biologischen eine (natürlich heute noch nicht genauer abgrenzbare) Komplementarität gäbe — von der man dann nicht zweifeln würde, daß sie mit der quantenphysikalischen Komplementarität innerlich in Verbindung steht ...". P. JORDAN hat nun eine Hypothese der Verstärkerwirkungen entwickelt, derzufolge bestimmte Steuerungszentren von mikrophysikalischer Feinheit nach dem Prinzip der Lawine anwachsende Wirkungen in den makrophysikalischen Bereich hinein entfalten könnten. Als Beispiele führt er unter anderem an die entwicklungsphysiologische Auswirkung von Genen, die Induzierung einer Genmutation durch eine einzige Ionisierung infolge eines „Treffers" einer harten Strahlung, die Tötung von Bakterien, die schon mehrere Millionen Lichtquanten ertragen haben, durch wenige Quanten, die ein bestimmtes Steuerungszentrum treffen, und er weist auf die Möglichkeit ähnlicher Verstärkungsvorgänge bei nervenphysiologischen Vorgängen hin.

Diese geistreichen und anregenden Hypothesen sind indes nicht unwidersprochen geblieben. Besonders E. BÜNNING (1935, 1943) und E. ZILSEL (1935) haben darauf aufmerksam gemacht, daß die wichtigsten Lebensvorgänge, wie Zellatmung, Stoffaufnahme in die Zelle und Reizwirkungen, mit Hilfe makrophysikalischer Gesetze erklärt werden konnten und daß das Leben insgesamt sehr wahrscheinlich als Großvorgang angesehen werden muß, bei dem der Indeterminismus der Quantenmechanik ausgeglichen ist. Alle bisher bekannten molekularen Feinstrukturen sind nicht einmalig, sondern stets in sehr großer Anzahl in allen Zellen vorhanden. Das gilt auch für alle Reizstoffe. Die Wirkung eines Gens kann durchaus streng kausal vorgestellt werden. Und BÜNNING (1943) wies vor allem mit Recht darauf hin, daß es prinzipiell

[1]) Meines Erachtens ist die viel besprochene Unanschaulichkeit nicht erwiesen: Alles, was räumliche Komponenten enthält, kann modellmäßig auch „anschaulich" gemacht werden, d. h. mit räumlichen Vorstellungen gedacht werden. Es fehlt aber bisher an einem denkbaren Modell.

nicht aussichtsreich erscheinen könne, eine Lösung der letzten biologischen Fragen aus einer Ermittlung von Zentren mit „gesteigertem" Leben zu erhoffen, da das Leben ein Problem der Organisation vieler in Wechselwirkung stehender Teile sei. Für die Beurteilung nervenphysiologischer Abläufe betonte E. ZILSEL (1935), daß hier überdies das TALBOTsche Gesetz maßgebend sei, das besagt, daß bei schnell schwankenden Reizen für die biologische Reaktion nur der zeitliche Mittelwert des Reizes maßgebend ist. „Höchstwahrscheinlich ist also jeder Bewußtseinszustand einem statistischen Durchschnitt aus ungeheuer zahlreichen atomaren Elementarprozessen zuzuordnen, wobei es auf den genauen Verlauf des einzelnen Elementarvorganges gar nicht ankommt." (Man vergleiche auch M. HARTMANN 1937.)

Schließlich kann aber auch in Zweifel gezogen werden, ob die HEISENBERGschen Unbestimmtheitsrelationen überhaupt die Aufhebung des Kausalitätsbegriffes im Bereich des Mikrophysikalischen notwendig machen. Setzt doch die betreffende Überlegung, wie auch E. BÜNNING (1943) hervorhob, gerade die Kausalität voraus, „indem sie mit einer unvermeidbaren kausalen Wechselwirkung zwischen Objekt und Mittel der Beobachtung rechnet". Die Mikrovorgänge verlaufen ja auch nicht beliebig, sondern sind auf bestimmte mögliche Fälle beschränkt, für die quantenmechanisch bestimmte Häufigkeitsprozente berechnet werden können: „Für den Einzelfall sind sie vieldeutig, statistisch dagegen eindeutig vorausberechenbar. Die Quantenmechanik vergleicht also Kleinvorgänge keineswegs mit völlig ‚willkürlich', völlig ‚beliebig' handelnden, ‚beseelten' Menschen, sondern mit einem leblosen Würfel, der, geworfen, eine genau angebbare Reihe zulässiger Endpositionen einnehmen kann."

Vor allem aber scheint es nicht angängig, die Vorausberechenbarkeit von Ereignissen als unerläßliches Kriterium der Kausalität anzusprechen. Makrophysikalische Vorgänge lassen sich vorausberechnen, und diese Tatsache führte zu der stillschweigenden Voraussetzung, daß physikalisches Geschehen unabhängig vom Beobachtungszusammenhang erfaßt werden könne. Wie G. HERMANN (1935) ausführte, besagt das Kausalgesetz aber doch zunächst nur, daß nichts geschieht, was nicht in allen physikalisch feststellbaren Merkmalen durch frühere Vorgänge verursacht ist. „In diesem Sinne ist die lückenlose Kausalität nicht nur mit der Quantenmechanik vereinbar, sondern wird nachweislich von ihr vorausgesetzt." Die Quantenmechanik hat also die Gültigkeit des Kausalgesetzes nicht widerlegt, sondern hat nur seine Definition von Prinzipien befreit, die nicht notwendig mit ihm verbunden sind. Wenn es auch praktisch zunächst „keinen Sinn" haben mag, bei quantenphysikalischen Feststellungen von Kausalität zu sprechen, so ist damit noch keine Akausalität erwiesen (vgl. auch R. B. LINDSAY, 1948).

So liegt also bisher trotz der mikrophysikalischen Bedingtheit speziell der strahleninduzierten und wahrscheinlich auch der spontanen Genmutation keine

Notwendigkeit vor, akausale Vorgänge für den Evolutionsprozeß anzunehmen und autonome Entwicklungskräfte auf dieser Basis zu fordern. Kennzeichnend für alle Phylogenese ist also nicht irgendwelche letzte „Freiheit", sondern die strenge kausale Gebundenheit. Insofern liegt also keine Autogenese vor. Aber auch der Begriff der Ektogenese ist etwas unbefriedigend, weil in ihm so stark die mißverständlichen „Zufälligkeiten" der Umweltwirkungen zum Ausdruck kommen. Um die Einordnung in die kausale Gesetzlichkeit zu betonen und alle besprochenen Regelhaftigkeiten („Gesetze") der Evolution als letzte Auswirkungen komplizierter Kausalzusammenhänge zu kennzeichnen, könnte man deshalb vielleicht zutreffender von einer Bionomogenese sprechen, d. h. von einer Entwicklung der Gesetze (bzw. Regelhaftigkeiten) des Lebenden.

10. Evolution der Bewußtseinserscheinungen

A. Einleitung

Wie im vorigen Kapitel schon angedeutet wurde, haben wir nun noch eine letzte bedeutungsvolle Tatsachengruppe daraufhin zu prüfen, ob sie nicht doch einen autonomen Ablauf der Evolution bedingen könnte: die bisher absichtlich unberücksichtigt gelassenen Bewußtseinstatsachen. Wir wollen darunter hier nicht nur die willkürlichen Denkzusammenhänge verstehen, die gelegentlich als „bewußtes Erleben" bezeichnet werden, sondern alle Komponenten des uns unmittelbar im Bewußtsein, d. h. in einem Bewußtseinszusammenhang Gegebenen, also Empfindungen (bzw. Wahrnehmungen), Vorstellungen und ihre Verknüpfungen zu Begriffen, Schlüssen und Urteilen, Gefühle und Willensregungen. All diese Tatsachen sind zunächst nur dem eigenen Ich als unmittelbare Wirklichkeit, als Phänomene, gegeben, doch setzen wir sie mit Sicherheit gleichfalls bei anderen Menschen voraus, mit großer Wahrscheinlichkeit auch bei höheren Wirbeltieren und in einfacherer Form wohl auch für zumindest sehr viele Gruppen niederer Tiere.

Im Zusammenhang mit der vorliegenden Darstellung sind nun vor allem vier hauptsächliche Fragen von Bedeutung: 1. Ist es wahrscheinlich, daß auch eine Evolution dieser Bewußtseinserscheinungen stattgefunden hat? 2. Bis zu welchen Tiergruppen „herab" können wir mit wissenschaftlich begründeter Wahrscheinlichkeit Empfindungsqualitäten, Vorstellungen, Begriffsbildungen, Gefühle und Willensprozesse annehmen? 3. Ist eine Beeinflussung der somatischen Evolution durch Bewußtseinstatsachen möglich? 4. Wie fügt sich die Evolution von psychischen Phänomenen in ein philosophisches Weltbild ein?

Die Grundlagen für die Prüfung dieser Fragen bieten uns die tierische Verhaltenslehre bzw. die Tierpsychologie sowie die Humanpsychologie und die Erkenntnistheorie. Wir verlassen mit entsprechenden Diskussionen also oftmals das Gebiet der reinen Naturwissenschaften und begeben uns in Wissensgebiete, deren außerordentlich umfangreiche Literatur für den Biologen kaum überblickbar ist. Trotz langjähriger entsprechender Studien des Verfassers besteht damit die Gefahr einer unvollkommenen Berücksichtigung einschlägiger Arbeiten. Andererseits kann aber auch nicht verkannt werden, daß von seiten der heutigen Philosophie die Ergebnisse der Biologie vielfach nicht genügend berücksichtigt werden. Es mag dies zum Teil einen äußeren Grund haben, insofern nach Spaltung der alten philosophischen in geisteswissenschaftliche und naturwissenschaftliche Fakultäten die Philosophie der ersteren Wissenschaftsgruppe zugerechnet und von ihr gefördert wurde (d. h. die Lehrstühle

besetzt wurden). Aber gerade dadurch ist es naheliegend geworden, den naturphilosophischen Teil der Probleme auch von der reinen Naturwissenschaft her in Angriff zu nehmen, zumal, wie wir sahen, die Ergebnisse von unmittelbarer Bedeutung für letzte biologische Fragen sind.

Nun ist die gegenwärtige Philosophie leider sehr uneinheitlich. Sie ist zum Teil fast rein geisteswissenschaftlich, zum sehr geringen Teil naturwissenschaftlich orientiert (man vergleiche etwa die Zeitschrift „Philosophia naturalis" oder die vor einem Jahrzehnt erschienene Zeitschrift „Erkenntnis" und die dort angestrebte „metaphysikfreie" Wissenschaftslehre). Es ist daher notwendig, der speziellen Erörterung der oben genannten Fragen jeweils eine kurze Darstellung des eigenen erkenntnistheoretischen Standpunktes vorauszuschicken, wobei Ergebnisse der Naturwissenschaften, der Psychologie und Logik zum Teil eingeschlossen sind. Dieser Standpunkt ist charakterisiert durch eine Entwicklungslinie, wie sie etwa durch die Namen Descartes, Spinoza, Locke, Berkeley, Hume, Condillac, Kant, Spencer, Mach, Wundt, Ziehen gekennzeichnet ist. Vor allem die ungewöhnlich kritischen und zum nicht geringen Teile auch ganz neuartigen Ergebnisse Theodor Ziehens (1898, 1913, 1924, 1934, 1939) — eines ehemaligen Psychiaters — erscheinen mir als eine für Naturwissenschaftler diskutable Basis erkenntnistheoretischer Erörterungen. Natürlich sind auch ganz andere erkenntnistheoretische Standpunkte möglich und derzeit verbreitet. Von ihrer Diskussion muß aber im Rahmen dieses Buches Abstand genommen werden, zumal viele der für die Evolution von Bewußtseinserscheinungen wichtigen Probleme weitgehend unabhängig davon sind.

Um den Gedankengang zu erleichtern, seien zunächst (im Unterkapitel B) nur die psychologischen Tatsachen besprochen, die für das Verständnis einer Phylogenese von Phänomenen unerläßlich sind. Weitere erkenntnistheoretische Erörterungen werden dann späterhin jeweils erst bei den zu besprechenden Problemen (vor allem im Unterkapitel E) eingeschaltet werden.

B. Übersicht über die zu diskutierenden Bewußtseinstatsachen

Um unsere Diskussion nicht vorzeitig mit erkenntnistheoretischen Gedankengängen zu belasten, die erfahrungsgemäß vielen Biologen (leider) fernliegen, sei zunächst einmal im Sinne eines naiven Realismus vorausgesetzt, daß „psychische" und „materielle" Komponenten prinzipiell verschiedener Art seien. (Wir werden sie später genauer als die Parallelkomponenten und die kausalgesetzlichen „Reduktionsbestandteile" kennzeichnen.) Welche Komponenten können wir nun bei unseren eigenen psychischen Erlebnissen unterscheiden, und in welchen Beziehungen stehen sie zueinander? Erst wenn wir dies festgestellt haben, können wir versuchen, etwas über die mögliche Phylogenese der einzelnen psychischen Faktoren auszusagen.

In wachem Zustande stellt unser psychisches Erleben einen sich ständig wandelnden Komplex von Phänomenen dar, aus denen sich die einzelnen Faktoren nicht immer ganz eindeutig herauslösen lassen. Jede eingehendere Analyse macht es aber dann doch deutlich, daß letztlich nur zwei Gruppen von Grundphänomenen vorliegen: Empfindungen und Vorstellungen. Vorstellungsgruppen mit starken Gefühlsbetonungen werden vielfach „Gefühle" genannt, und manche gerichteten Vorstellungsabläufe pflegen wir als Willens-

prozesse zu bezeichnen. Die primären Erlebnisse, auf denen alle anderen Phänomene basieren, sind Empfindungen. Ihre Eigenschaften, die wie bei allem unmittelbar Gegebenen nur charakterisiert, nicht definiert werden können, sind Qualität, Intensität, Lokalität, Temporalität, Gefühlston und eventuell noch Eindringlichkeit. Die Qualitäten (rot, süß, cis usw.) kommen sicherlich den materiellen „Dingen" nicht zu, sondern die ihnen parallel laufenden physiologischen Prozesse finden erst in den Sinnesorganen statt (z. B. wenn Lichtstrahlen bestimmter Wellenlänge in den Zapfen der Retina bestimmte chemische Reaktionen auslösen). Sie lassen sich in manchen Fällen in Stufenreihen ordnen, bei denen aber kein Nullpunkt vorliegt. Die Intensität unterscheidet sich demgegenüber durch eine Seriabilität mit festem Nullpunkt. Die einzelnen Stufen sind aber nicht im geometrischen Sinne meßbar, sondern nur abschätzbar und insofern den Qualitätsstufen etwas ähnlich. Die dreidimensionale Lokalität ist nicht nur seriabel, sondern lückenlos gegeben und kann auf willkürlich gewählte Nullpunkte bezogen werden. Sie ist wahrscheinlich in den „materiellen Dingen" (korrekter gesagt: in den Kausalkomponenten) in sehr ähnlicher Weise gegeben. Dies gilt auch für die eindimensionale Temporalität, die lückenlos und stetig gegeben ist, in der physikalischen Welt (besser: in den Kausalkomponenten) aber durch beliebigen Nullpunkt geordnet werden kann, während sie als erlebtes Phänomen (d. h. parallelgesetzlich) durch den wandernden Gegenwartspunkt ausgezeichnet ist. Im Gegensatz zu den bisher genannten Eigenschaften ist ein positiver oder negativer Gefühlston nicht obligatorisch. Er kann auch fehlen. Ob wir mit H. H. Weber (1941) weiterhin auch noch die Eindringlichkeit, ein sogenanntes „Empfindungspotential", als Empfindungseigenschaft hinzufügen können oder ob dafür Verschmelzungen mit anknüpfenden Vorstellungen bzw. mit deren Intensität und Gefühlstönen verantwortlich zu machen sind, wie mir nicht unwahrscheinlich erscheint, bedarf noch weiterer Untersuchungen. Hierher gehört auch die durch von Hornbostel (1931) erwiesene intermodale Parallelität von „hellen" und „dunklen" Qualitäten, z. B. auch Gerüchen. Die Tatsache, daß dabei helle Gerüche den Tonus erhöhen, dunkle ihn erniedrigen, kann meines Erachtens auch für eine Wirkung paralleler Intensitäten und Gefühlstöne angesprochen werden. Es ist von Interesse, daß nach P. von Schillers Untersuchungen (1933) diese Parallelität auch bei Wirbeltieren angenommen werden kann: Fische, die dressiert waren, von einem halb hellen und halb dunklen Behälter den ersteren Teil anzuschwimmen, wählten auch zwischen verschiedenen Düften den hellsten aus oder umgekehrt.

Ganz allgemein ist ohnehin die Beurteilung reiner Empfindungen praktisch unmöglich, da sich stets Vorstellungen unmittelbar daran anknüpfen, ohne welche die Empfindungen nicht in unseren Bewußtseinszusammenhang eingehen können. Zudem sind uns normalerweise nicht einzelne Empfindungen gegeben, sondern „Gestalten". Es ist deshalb gerechtfertigt, nur diese durch Vorstellungsanknüpfung modifizierten und meist gestalteten Empfindungen als unmittelbar Gegebenes anzusprechen und dafür die Bezeichnung „Wahrnehmungen" zu verwenden.

Alle Vorstellungen leiten sich von Erinnerungsbildern der Empfindungen ab. Die unmittelbaren, unverarbeiteten Erinnerungsbilder, die primären Vorstellungen, unterscheiden sich von den zugrunde liegenden Empfindungen nur durch geringere sinnliche Lebhaftigkeit. In den zugehörigen Kausalkomponenten, d. h. den nervenphysiologischen Vorgängen ist der Unterschied damit gegeben, daß Empfindungen normalerweise durch Reize der Umwelt ausgelöst werden, Vorstellungen dagegen durch zentrale Erregungen (meist durch assoziative Verknüpfungen).

Ob Residuen (Engramme) von nervösen Abläufen für die einzelnen Sinnesgebiete im Hirn ziemlich scharf lokalisiert sind, wie es auch neuere Untersuchungen immer wieder wahrscheinlich machten (man vergleiche C. von Economo und C. N. Koskinas 1925, E. Th. von Brücke 1934, K. Kleist 1934, J. G. Dusser de Barenne 1937, A. E. Kornmüller 1935, 1937), oder ob die Residuen jeweils durch physiologische Prozesse von großen Teilen oder vom ganzen Zentralnervensystem bestimmt sind (vgl. z. B. J. von Kries 1898, O. Bumke 1923, E. Th. von Brücke 1934, K. Goldstein 1927, Graham Brown 1927, Sh. J. Franz 1926), ist noch nicht entschieden. Eine Klärung ist auch davon abhängig, ob man die Prozesse, denen Empfindungen und denen Vorstellungen parallel laufen, in den gleichen oder in getrennten histologischen Strukturen voraussetzt. Der letztere Standpunkt wurde z. B. von Th. Ziehen (1924) mit guten Gründen verfochten. Ich selbst neige zu einer stark abweichenden Auffassung hinsichtlich der physiologischen Prozesse, denen die Empfindungen und Vorstellungen parallel laufen (derartige Parallelkomponenten fast ausschließlich in den Sinnesorganen, das Hirn nur als Schaltwerk, Residuen als Faserbahnungen: vgl. B. Rensch 1952). Für die Frage der speziellen Phylogenese von Empfindungen und Vorstellungen sind diese psychophysischen Probleme aber zunächst noch nicht wesentlich.

Zwischen Empfindungen und Vorstellungen vermitteln die Halluzinationen, die durch zentrale Erregungen zustande kommen, aber gleiche (oder stärkere) sinnliche Lebhaftigkeit besitzen wie Empfindungen. Eine ähnlich vermittelnde Stellung nehmen in mancher Beziehung auch die Anschauungsbilder der Eidetiker ein.

Bei mehrfachen gleichen oder ähnlichen Empfindungs- und Vorstellungsabläufen entstehen durch Schwinden der speziellen zeitlichen und räumlichen Einordnung in die Erlebnisreihe sekundäre Vorstellungen, d. h. Begriffe, und zwar zunächst primäre Individualbegriffe (z. B. einer speziellen gelben Rose) und dann weiterhin durch Zusammenfassung ähnlicher Begriffe sekundäre Individualbegriffe (z. B. Rose). Noch stärkere Abstraktionen liefern dann die Allgemeinbegriffe (z. B. Blume).

Bei dieser Begriffsbildung sind die viel diskutierten Differenzierungsfunktionen wirksam, die zu den unmittelbaren psychischen Gegebenheiten gehören. Es sind dies 1. die analytische Funktion, die wir soeben erwähnten, durch die eine Abstraktion von der räumlichen und zeitlichen Einordnung der Einzelerlebnisse zustande kommt, 2. die Kategorialfunktion, d. h. die Bildung von Beziehungsvorstellungen der Gleichheit, Ungleichheit, Ähnlichkeit, des Gleichbleibens und der Veränderung, und 3. die synthetische Funktion. Die Funktionen sind zugleich wichtig für die Vorgänge der Ideenassoziationen und der damit bedingten Urteilsassoziationen, für welche die Dekkung der im Urteil verbundenen Vorstellungen oder Begriffe bzw. irgendeine andere feste Beziehung der räumlichen und zeitlichen Individualkoëffizienten wesentlich ist (z. B.: „die Rose ist gelb": Rose und gelb an demselben Orte und zu derselben Zeit). Physiologisch, d. h. kausalgesetzlich, ist dabei also das Zusammenfallen von zwei Erregungskomplexen kennzeichnend. Die Häufung von sich deckenden Allgemeinbegriffen führt zum Zusammentreten von Urteilen zu Schlüssen (z. B. Fliegen haben sechs Beine; Käfer, Schmetterlinge, Heuschrecken usw. haben sechs Beine; also: Insekten haben sechs Beine). Bei Urteilen wie Schlüssen liegen keine neuen Parallelkomponenten vor, sondern es handelt sich nur um die Auswirkung der Differenzierungsfunktionen auf die Vorstellungen.

Weiterhin ist für unsere Untersuchungen von Bedeutung, daß das „Ich" keine primäre, a priori gegebene Einheit darstellt, wie Th. Ziehen nachwies (vgl. besonders 1915, § 14—20), sondern daß es sich hier nur um den Zusammenhang von psychischen Prozessen durch die Bindung an ein Zentralnervensystem handelt. Der besondere Charakter der Ich-Vorstellung kommt im wesentlichen dadurch zustande, daß nur die Empfindungen meines Körpers allgegenwärtig sind im Gegensatz zu Empfindungen über die Umwelt, da das Hirn ja mit dem Körper in dauernder Verbindung ist. Nur am eigenen Körper sind weiterhin aktiv kinästhetische Empfindungen möglich, und nur bei den Empfindungskomplexen meines eigenen Körpers sind besonders starke Gefühlstöne besonders häufig, wie Schmerz, Hunger, Sexualgefühle usw. So resultiert in früher Kindheit erst allmählich eine primäre Ich-Vorstellung, die durch Erinnerungsbilder meiner körperlichen Erlebnisse und weiterhin durch zusammenfassende dominierende Vorstellungskomplexe über individuelle Neigungen, Maximen des Handelns usw. zu einer sekundären Ich-Vorstellung, d. h. einer Vorstellung meiner Persönlichkeit wurde. Durch primitive Vorstellungen von Materie und Seele kommt es dann schließlich auch zur Vorstellung einer Ich-Seele, die Ziehen die tertiäre Ich-Vorstellung nennt und die von so vielen anderen Philosophen unnötigerweise auf eine besondere Ich-Intuition zurückgeführt wird. Gerade weil ich erkenne, daß mein eigenes Ich nicht als primäre Einheit gegeben ist, ist der Analogieschluß auf das Vorhandensein von Mit-Ichs eine durchaus berechtigte transgressive Vorstellung, was für die Fortführung dieses Analogieschlusses in der tierischen Ascendenzreihe von besonderer Bedeutung ist.

Ob die Aufmerksamkeit ein primäres Phänomen darstellt, ist noch nicht ausreichend geklärt. Die Auswahl unter gleichzeitig auftretenden Empfindungen ist durch deren Intensität, Gefühlston und Assimilierbarkeit, d. h. Übereinstimmung mit früheren Erinnerungsbildern gegeben, und die Auswahl, d. h. die Erregbarkeit von Vorstellungen untereinander ist abhängig von ihrer Deutlichkeit, vom Gefühlston und von ihrer Konstellation. Der spezifische Charakter des Aufmerkens ist nur bedingt durch die jeweils begleitenden Einstellungs- und Akkomodationsbewegungen der Sinnesorgane, deren Ablauf wir empfinden.

Dominante, intensive und relativ positiv gefühlsbetonte Vorstellungen schweben beim Assoziationsablauf vor, überwiegen Hemmungen von Gegenvorstellungen und führen zur motorischen Beantwortung oder zur Fortsetzung der Assoziationen in bestimmter Richtung. „Wir können nicht denken, wie wir wollen, sondern wir müssen denken, wie die gerade vorhandenen Assoziationen bestimmen" (TH. ZIEHEN 1924, p. 498). Bei tierischen Willensäußerungen, z. B. in Labyrinthversuchen, ist diese Determiniertheit wegen des viel beschränkteren Spiels der Motive natürlich noch viel verständlicher (s. u.). Willensprozesse sind also wohl als spezifische Phänomene zu betrachten, sie erhalten aber ihren spezifischen Charakter nur durch die genannten Vorstellungsbeziehungen. (Die Voluntaristen halten den Willen demgegenüber für ein primäres Phänomen, dem sie sogar — wie z. B. A. SCHOPENHAUER — eventuell einen Primat im Seelenleben zuschreiben.) Der anscheinend für die Selbständigkeit der Willensphänomene sprechende Charakter des „Entschlusses" erhält offenbar sein spezifisches Gepräge nur durch vorausgehende Spannungsempfindungen in den zu verwendenden Muskeln, Sinnesorganen usw. (kinästhetische Präparationsempfindungen) und die damit verbundenen zentripetalen kinästhetischen Erregungen. Eine Freiheit des Willens wird schließlich auch dadurch vorgetäuscht, daß Residuen (Engramme) das Handeln mit beeinflussen können, denen keine Parallelkomponenten zugeordnet sind (die also in der sonst üblichen Weise ausgedrückt nicht „bewußt" werden).

Schließlich bleibt nur noch zu fragen, ob etwa die Gefühle, Stimmungen und Affekte als primäre Phänomene angesprochen werden müssen. Positive oder negative Gefühlstöne verschiedener Intensität kommen ja den meisten Empfindungen (sensorielle Gefühlstöne) und Vorstellungen (intellektuelle Gefühlstöne) als deren Eigenschaften zu. Gefühlstöne können von zusammenhängenden Vorstellungen aufeinander übertragen werden, wodurch „Stimmungen" zustande kommen können. Möglicherweise spielen dabei im parallellaufenden physiologischen Geschehen chemische Änderungen des Blutes eine Rolle. Ob stets nur Lust- und Unlustgefühle auftreten oder noch weitere qualitativ verschiedene Gefühlstöne anzuerkennen sind, ist noch umstritten. Man vergleiche dafür z. B. die verschiedenen Gefühlstöne eines Dur- und eines Mollakkords und auch die oben erwähnten „dunklen" und „hellen" Qualitäten verschiedener Modalitäten. Aber jedenfalls handelt es sich bei den so viel genannten komplizierten „Gefühlen", wie Liebe, Neid usw., schon nicht mehr um reine Gefühlstöne, sondern um verschieden gefühlsbetonte komplexe Vorstellungen.

So erkennt die hier gezwungenermaßen kurz und fast nur andeutungsweise vorgetragene psychologische bzw. erkenntnistheoretische Analyse als Grundbestandteile des als unmittelbare und unbezweifelbare Wirklichkeit mit unserem Bewußtsein Gegebenen nur die Empfindungen mit ihren verschiedenen Eigenschaften und die daraus abgeleiteten Vorstellungen an, bei deren Zusammentreten die eigentümlichen und in ihrer Auswirkung gleichfalls als unmittelbare Gegebenheit zu betrachtenden Differenzierungsfunktionen wirksam sind. Aufmerksamkeit, Willensregungen, Gefühle, Stimmungen und Affekte enthalten dagegen keine anderen psychischen Grundkomponenten, als wie sie mit Empfindungen und Vorstellungen gegeben sind.

Wie schon am Schlusse der Einleitung (A) erwähnt, ist es nun aber zum Verständnis der folgenden Unterkapitel nicht notwendig, den vorgetragenen erkenntnistheoretischen Standpunkt zu teilen. Es genügt, die damit begründete Einteilung der Phänomene und die Beurteilung ihrer gegenseitigen Beziehungen zur Kenntnis zu nehmen.

C. Phylogenese der Bewußtseinserscheinungen insgesamt

Fast von allen Menschen wird vorausgesetzt, daß den meisten Tieren Bewußtseinsprozesse in irgendeiner Form zukommen, d. h. daß ihnen zumindest Empfindungen und Gefühlsregungen sowie ein mehr oder minder beschränktes Gedächtnis zuzusprechen sind. Diese aus einer außerordentlich vielfältigen Erfahrung gewonnene Erkenntnis hielt aber auch einer philosophischen Kritik stand, und so lassen sich denn entsprechende, mehr oder minder eingehend begründete Angaben durch die ganze Geschichte der Philosophie hindurch verfolgen. Schon in der ältesten indischen Philosophie findet sich die Weisung, alle Lebewesen zu achten und nicht zu töten, wie dies besonders durch das berühmte „Tat tvam asi!" = „Das bist Du" in den Upanishaden (etwa 800 v. Chr.) niedergelegt ist. Und der große indische Philosoph SHANKARA lehrte im 8. Jahrhundert n. Chr., daß die Tiere von den Menschen nur graduell unterschieden und mit geringerer Erkenntnisfähigkeit begabt seien.

Der griechische Arzt ALKMAION von Kroton (um 520 v. Chr.) glaubte, daß die Tiere im Gegensatz zum Menschen zwar wahrnehmen, aber nicht begreifen. Entsprechende Auffassungen vertraten ANAXAGORAS und ARISTOTELES, der allen Tieren Empfindung, Erinnerung, Zorn, Trieb, Freude und Schmerz, aber keine Vernunft zuerkannte („Über Sinn und Sinnliches", Werke 1847, Bd. 2). AUGUSTINUS schrieb in seinen „Bekenntnissen" (um 317 n. Chr.): „Denn Gedächtnis haben Vieh und Vogel auch, wie fänden sie sonst Nest und Lager wieder und manches andere, woran sie sich gewöhnt." Einer der wichtigsten Sätze in SPINOZAS „Ethik" (II, 7. Hilfssatz, Anm.) lautet: „Omnia, quamvis diversis gradibus, animata sunt." J. LOCKE erkannte in seinem berühmten „Essay concerning human understanding" (1690) den Tieren nicht nur Empfindung (perception), sondern auch Gedächtnis (retaining) zu, ja es hätten (p. 276): „. . . some of them in certain instances reason".

So ist es verständlich, daß schon am Anfang und in der Mitte des 19. Jahrhunderts bei der Diskussion der Deszendenztheorie eine Entwicklung der Bewußtseinserscheinungen mit in den Kreis der Betrachtungen gezogen wurde. Bereits J. DE LAMARCK (1809) hob die Zunahme der geistigen Fähigkeiten bei der Höherentwicklung des Tierreichs hervor. CH. DARWIN verwies im 8. Kapitel seiner „Entstehung der Arten" (1859) auf die Entwicklung psychischer Fähigkeiten, und H. SPENCER (1880) formulierte das Problem ganz klar (p. 306): „Wenn das Nervensystem sich schrittweise entwickelte, so müssen notwendig auch die damit zusammenhängenden Formen des Bewußtseins, welche ja nur die Korrelationsvorstellungen dieser komplizierten Strukturen und Funktionen sind, gleichfalls stufenweise entstanden sein." Es ist indes bei der Behandlung dieser Fragen vielfach nicht die notwendige Kritik geübt worden, um anthropomorphistische Deutungen der psychischen Leistungen von Tieren zu vermeiden. Erst der Behaviourismus, die Verhaltenslehre, befreite

die Forschung von voreiligen psychologischen Interpretationen, indem sie lediglich nerven- und sinnesphysiologische sowie ethologische Untersuchungen gelten ließ. Damit ist nun freilich das Problem der tierischen Psyche nicht aus der Welt geschafft worden, aber man behielt doch kritischer im Auge, daß die Annahme von Empfindungen, Vorstellungen, Affekten usw. auf mehr oder minder vagen Analogieschlüssen beruht. Die Gefahr aller reinen Verhaltensforschung liegt natürlich darin, daß der Wert gesicherter Analogieschlüsse in dieser Beziehung unterschätzt wird und das für unser Weltbild so bedeutungsvolle Problem tierischer Bewußtseinserscheinungen undiskutiert bleibt.

Wenn wir nun in diesem Kapitel aber gerade die psychischen Komponenten (Parallelkomponenten) phylogenetisch behandeln wollen, so müssen wir uns also zunächst klar darüber sein, welcher Art die notwendigen Analogieschlüsse sind und welches Gewicht wir ihnen beizulegen haben. Als unmittelbare Wirklichkeit im Sinne erlebter Phänomene, d. h. unmittelbarer Gegebenheit, bestehen ja alle Bewußtseinstatsachen nur für das eigene Ich. Wenn ich auf Grund zahlloser Feststellungen über das meinem eigenen ähnliche Verhalten von Mitmenschen, über ihre ähnliche Struktur und über ihre Aussagen (als meine Phänomene nur bestimmte Gehörsempfindungen mit angeknüpften Vorstellungsreihen gegeben) folgere, daß meinen Mitmenschen Empfindungen, Vorstellungen, Gefühle usw. prinzipiell gleicher Art wie mir selbst zuzuschreiben sind, so ist das schon ein Analogieschluß. Ich werde diesem Schlusse aber mit Recht eine sehr hohe Wahrscheinlichkeit — vulgo: Gewißheit — zuschreiben müssen, wenn ich überhaupt Wissenschaft treiben will. Entsprechende Rückschlüsse für primitivere Menschenrassen, für Neandertaler, für *Sinanthropus* oder *Pithecanthropus* werde ich nicht mit der gleichen Gewißheit machen, aber ich werde nicht daran zweifeln, daß auch noch den primitivsten Vormenschen überhaupt Empfindungen, Vorstellungen, Gefühle, Affekte und Willensregungen zuzuschreiben sind. Und ich werde solche Folgerungen im Hinblick auf die verbindenden Aszendenzreihen auch für die höchsten Säugetiere ziehen. Hier wird aber nun das Aussehen und Verhalten zunehmend menschenunähnlicher, und das gilt noch mehr für die Gruppe der reptilien- und fischartigen Vorfahren, die doch als lückenlose Aszendenzreihe vorauszusetzen ist und die weiterhin zu habituell nun gänzlich andersartigen Wirbellosen zurückführt. Wir müssen deshalb exakter formulieren, welche Kriterien wir für die Annahme von psychischen[1]) Gegebenheiten bei Tieren haben (vgl. auch Th. Ziehen, 1921).

Die in der älteren Literatur so oft herangezogene Zweckmäßigkeit der Reaktionsbewegungen kann auf keinen Fall als Kennzeichen für das Vorhandensein von psychischen Komponenten gewertet werden, da sie ja generell

[1]) „Psychisch" hier stets dem üblichen Sprachgebrauch folgend verwandt: zu bedenken bleibt immer, daß auch die Kausalkomponenten nach der weiter unten skizzierten erkenntnistheoretischen Einstellung „psychisch" sind.

durch Auslese schon rein kausalgesetzlich zustande kommen kann und auch ohne begleitende Parallelkomponenten häufig feststellbar ist (z. B. zweckmäßiges Öffnen des Pylorus, Darmperistaltik usw.).

Viel näher liegt es schon, Gedächtnis bzw. die nachweisbare Gewöhnung als Charakteristikum von psychischen Vorgängen heranzuziehen, wie dies viele Forscher taten. Doch auch dieses Merkmal versagt, da es entsprechende Vorgänge gibt, für die begleitende psychische Komponenten allgemein nicht angenommen werden. Dahin gehören z. B. die Dauermodifikationen von Protozoen, die ja durch eine „Gewöhnung" an Umweltwirkungen zustande kommen können. E. Hering (1870) und R. Semon (1905) glaubten sogar, Gedächtnis und Vererbung in lamarckistischer Deutung als prinzipiell entsprechenden Vorgang auffassen zu können, und manche Autoren sind ihnen darin gefolgt. Auch die charakteristischerweise so genannte „Sensibilisierung" eines Tierkörpers durch Injektion bestimmter Stoffe, d. h. die zunehmende Reaktionsbereitschaft für die Hervorbringung von Antikörpern, oder andererseits die Immunisierung zeigen „gedächtnisartige" Eigenschaften, und das gleiche gilt auch für anorganische Vorgänge, wie sie z. B. mit dem allmählichen Einschleifen von maschinellen Getrieben, Motoren usw. oder weil sie mit Grammophonplatten und Magnetophonbändern gegeben sind.

Etwas zutreffender wäre es dann schon, assoziatives Gedächtnis, d. h. Lernfähigkeit oder eventuell Wahlvermögen als Charakteristikum für das Auftreten von psychischen Vorgängen anzusehen. Doch auch hier lassen sich anorganische Parallelen finden. Am besten läßt sich dies verdeutlichen, wenn wir in Gedanken einmal eine Maschine konstruieren, die sich auf bestimmte „Reize" in Bewegung setzt und die es „lernt", bei zwei gleichzeitigen Reizen den besser „eingeübten" „auszuwählen". Wir wollen uns dabei auf eine gedanklich möglichst einfache Form beschränken. Praktisch läßt sich ein derartiger „Roboter" erheblich eleganter konstruieren. Man denke sich einen kleinen Kasten auf sechs Rädern, an dessen Vorderwand ein Loch mit einer Sammellinse angebracht ist (Abb. 110), hinter der sich in geringem Abstand nebeneinander zwei Platten aus metallischem Selen befinden. Dieses Metall hat ja die Eigenschaft, bei Belichtung seine elektrische Leitfähigkeit zu verlieren. An jeder Platte ist eine kleine Maschine angebracht, die drei der Räder in Gang setzt. Nun sind je drei Räder nach halblinks und drei nach halbrechts gerichtet. Die ganze Apparatur ist so geschaltet, daß bei Einfallen eines Lichtstrahls schräg von links vorn nur die rechte Selenplatte beleuchtet wird und von hier nur die drei Räder in Bewegung gesetzt werden, die den Kasten ein Stück nach links vorwärts auf die Lichtquelle zu bewegen. Entsprechendes gilt für den Strahleinfall von rechts vorn und die gerichtete Bewegung dorthin. Bei wechselnder Einschaltung eines Lichtes macht die Maschine also jeweils die zugeordnete Bewegung zur Lichtquelle im Sinne einer „positiven Phototaxis". Dabei wären, um die Bremswirkung der jeweils stillstehenden

Räder aufzuheben oder stark zu vermindern, die Stützen so mit Gelenken versehen zu denken, daß diese unbenutzten Räder beim Schleifen am Boden schräg gegen ihre normale Bewegungsrichtung etwas zur Seite klappen (während sie in der Bewegungsrichtung stabil sind.)

Wir bringen weiterhin an allen Rädern noch Bremseinrichtungen an, die sich verhältnismäßig schnell abschleifen können und damit sukzessive wirkungsloser werden. Nun „üben" wir mit dieser Maschine eine Zeitlang „phototaktische" Bewegung nach links vorn. Die auf den Licht-„Reiz" erfolgende „Reaktionsbewegung" wird dabei durch Abschleifen der Bremsen zunehmend schneller erfolgen: unser tierischer Roboter „lernt". Nur gelegentlich bieten wir

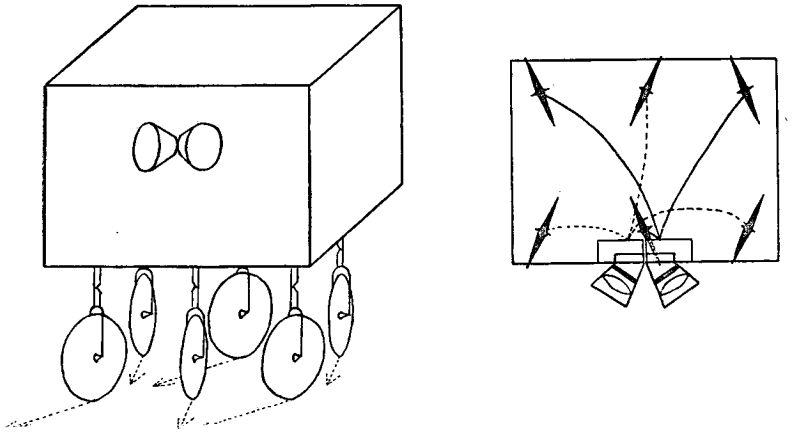


Abb. 110 Künstlicher Roboter (vgl. Text). Rechts Schema der Stellung und Schaltung der schräg nach links vorn und schräg nach rechts vorn gerichteten Räder (schwarz). Vorn die „Selen-Augen". Die Maschinerie zum Antrieb der Räder wurde fortgelassen.

zwischendurch auch Lichtreize von rechts vorn, so daß die dorthin gerichteten Bewegungen kaum eingeschliffen werden. Nach genügender „Lernzeit" bieten wir nun gleichzeitig zwei gleichstarke Lichtreize von rechts vorn und von links vorn. Nun werden alle sechs Räder in Gang gesetzt. Die drei nach halblinks strebenden mit den stark abgeschliffenen Bremsen werden sich aber schneller und wirkungsvoller betätigen, d. h. die Gesamtbewegung wird nach links vorn erfolgen, und die nach halbrechts gerichteten Räder werden wieder gelenkig zur Seite klappen: die Maschine „wählt" also den linken Weg, den sie „gelernt" hat.

Schließlich können wir auch den Assoziationsvorgang imitieren. Wir bringen an dem Kasten noch einen Thermoregulator an, der von einem bestimmten Temperaturgrad an einen Stromkreis schließt, von dem aus gleichfalls alle sechs Räder in Gang gesetzt werden, aber nur in viel schwächerem Grade als beim Lichtreiz. Nun „üben" wir eine Zeitlang Lichtreiz von links vorn + Temperaturreiz. Jetzt werden sich vom Thermoregulator aus zwar alle sechs Räder

in Gang setzen, aber die drei nach halbrechts gerichteten doch nur sehr schwach, so daß sie die Halblinksbewegung nicht verhindern können. Nach Ablauf der notwendigen „Lernzeit", d. h. nach dem stärkeren Abschleifen der Bremsen an den Halblinksrädern, lassen wir nun ausschließlich den „Temperaturreiz" einwirken. Nun drehen sich langsam alle Räder, aber die eingeschliffenen halblinks gerichteten doch schneller und wirkungsvoller, und es resultiert eine Bewegung nach halblinks. Unser Roboter hat also die beiden Reize „assoziiert" und führt nun so wie ein Tier die eingelernte Bewegung auch dann aus, wenn nur der diffuse, nicht gerichtete Wärmereiz geboten wird[1]).

Ich hoffe, daß dieses Gedankenexperiment nun nicht im Sinne eines „l'homme machine" mißverstanden wird. Es soll nur zeigen, daß auch assoziatives Gedächtnis, Lernfähigkeit oder Wahlvermögen keine ausreichenden Kriterien für die Erschließung tierischer Bewußtseinsprozesse bilden können. Ähnliche Analogien liegen übrigens auch bei den elektronischen Rechenautomaten vor: sie besitzen ein Speicherwerk, das einem Gedächtnis entspricht, und ein Kommandowerk, das z. B. selbsttätig bestimmte Operationen durchführt, sobald eine Koinzidenz bestimmter Zustände im Verlauf des Rechenganges eintritt, was einem „Wahlvermögen" entspricht. (Man vergleiche weitere Analogien bei N. Wiener 1948.)

So bleiben für unsere Analogieschlüsse auf tierische Bewußtseinstatsachen nur bestimmte morphologische, anatomische und histologische sowie bestimmte hirn- und sinnesphysiologische Kriterien, d. h. wir können dem Menschen ähnliche Phänomene nur auf Grund der abgestuften Ähnlichkeit der fraglichen Merkmale erschließen. Beim Menschen wissen wir, ganz speziell auf Grund pathologischer Erfahrungen, daß für Empfindungen und Vorstellungen die Sinnesorgane, das Nervensystem und speziell das Gehirn notwendig sind. Wir wissen weiterhin, daß für die Bildung von Begriffen und Urteilen bestimmte Gebiete der Vorderhirnrinde unerläßlich sind, während Stimmungen und Affekte stark vom Zwischenhirn abhängig sind (W. R. Hess 1948 usw.). Die weitgehende histologische Gliederungsmöglichkeit in der Vorderhirnrinde in zahlreiche Regionen und Areae (vgl. C. von Economo und G. N. Koskinas 1925), das elektrophysiologisch unterschiedene Verhalten dieser Gebiete (vgl. A. E. Kornmüller 1937, H. Schäfer 1942) und viele pathologische Befunde haben zu einer starken Aufteilung der Hirnrinde in Funktionsgebiete geführt, deren physiologischer Tätigkeit ganz spezifische psychische Prozesse zugeordnet werden (vgl. z. B. K. Kleist 1934). Es ist aber umstritten, ob eine solche strenge Zuordnung angenommen werden darf (vgl. z. B.

[1]) Nach der Niederschrift dieses Roboterexperiments fand ich bei F. J. J. Buytendijk (p. 57) einen Hinweis auf eine von Hammond konstruierte Maschine mit „photoelektrischen Augen", die sich wie ein phototaktisches Tier einer jeweiligen Lichtquelle zu bewegt. Eine nähere Beschreibung ist mir leider nicht zugänglich, und ich vermag deshalb nicht zu beurteilen, in welchen Punkten sie eventuell mit unserem besprochenen Roboter übereinstimmt. — Vgl. auch: R. Strehl „Die Roboter sind unter uns", Oldenburg 1952.

Gr. Brown 1927, K. Goldstein 1927), und wir müssen zugestehen, daß wir nicht einmal angeben können, ob Empfindungen und Vorstellungen physiologischen Prozessen in den gleichen oder in verschiedenen Rindengebieten parallel laufen. Histologisch sind die psychischen Prozesse an Vorgänge in Sinnes- und Nervenzellen gebunden. Aber auch hier wissen wir nicht, welche Vorgänge als die eigentlichen psychophysischen Prozesse anzusehen sind. Diese Schwierigkeiten veranlaßten mich, durch eine neue psychophysische Hypothese einer Lösung dieses Lokalisationsproblems näherzukommen (B. Rensch 1952). Es wird dabei angenommen, daß Empfindungen wie Vorstellungen im wesentlichen physiologischen Prozessen in den Sinnesorganen parallel laufen und dem Hirn und speziell der Vorderhirnrinde vorzugsweise die Funktion zukommt, den Bewußtseinszusammenhang und die ungeheuer komplizierten assoziativen Schaltungen zu bewerkstelligen. Diese Hypothese steht besonders gut im Einklange mit dem, was wir über die Phylogenese von Sinnesorganen und Nervensystem wissen, und auch mit den tierpsychologischen Erfahrungen, doch wollen wir bei unseren folgenden Erörterungen zunächst einmal davon absehen.

Wenn wir nun feststellen wollen, in welchem Ausmaße Analogieschlüsse auf Bewußtseinserscheinungen im Tierreich möglich sind, so müssen wir zunächst in der Ascendenzreihe des Menschen verfolgen, wie weit die genannten, für unsere eigenen Parallelprozesse unerläßlichen morphologischen Strukturen vorhanden sind. Affen und speziell Menschenaffen weisen eine Hirnstruktur auf, die der des Menschen (und wahrscheinlich mehr noch der von *Pithecanthropus*-ähnlichen Formen) morphologisch wie histologisch und auch elektrophysiologisch hinsichtlich der Lage der einzelnen cortikalen Zentren weitgehend entspricht. Nur der Bereich des Stirnhirns und des Temporallappens ist etwas weniger differenziert, und es fehlt die motorische Sprachregion. Die Sinnesorgane sind gleichfalls von prinzipiell entsprechendem Bau. Mit Rücksicht auf den für viele Stufen nachgewiesenen und theoretisch lückenlosen phylogenetischen Zusammenhang werden wir deshalb den Affen psychische Prozesse zugestehen, so wie es dem naiven Beurteiler selbstverständlich erscheint. Und wir werden diesen Analogieschluß wohl auch auf andere Säugetiere mit abweichenden, zum Teil primitiveren, aber prinzipiell ähnlich strukturierten Hirnen ausdehnen können, wobei die Ähnlichkeit der Ausdrucksbewegungen mit denen des Menschen (z. B. Wut, Freude, Angst bei Hunden), ihr Lernvermögen usw. noch hinzukommen. Natürlich fehlen offenbar kompliziertere Vorstellungsabläufe, aber wir wollen ja zunächst nur das mögliche Vorhandensein von psychischen Komponenten überhaupt diskutieren.

Die Säugetiere haben sich in der oberen Trias aus Theromorphen entwickelt, wobei der Übergang speziell in der Hirnstruktur offenbar ein sehr allmählicher war, denn Schädelausgüsse frühtertiärer Säugetiere, wie z. B. von *Eohippus* (Abb. 102) oder von manchen Urraubtieren (Creodonta), belehren uns, daß hier das Vorderhirn noch relativ klein und ungefaltet war und daß die einzelnen Hirnabschnitte noch stärker hintereinander lagen, wie dies bei Reptilien der Fall ist (vgl. T. Edinger 1948, 1950). Bei heutigen Reptilien ist die Vorderhirnrinde nur 3schichtig (nicht wie bei Säugetieren großenteils 7- oder 5schichtig). Die 5 Hirnabschnitte und auch die Sinnesorgane haben aber noch eine prinzipiell ähnliche Ausprägung wie bei Säugetieren. Das gilt auch noch für Amphibien und für Fische, bei denen das Vorderhirn keine mehrschichtige Rinde mehr besitzt, relativ klein ist und vorzugsweise nur als Riechhirn funktioniert, während die Verknüpfungen der Seherregungen im Mittelhirn erfolgen. Aber auch Fische zeigen ein weitgehendes Lernvermögen, sie unterliegen optischen Täuschungen wie wir Menschen (K. Herter 1953), zeigen bei schwierigen Aufgaben eine „Unentschlossenheit", d. h. ein „Spiel der Motive" und an der Grenze ihres zentralnervösen Leistungsvermögens auch neurotische Erscheinungen. Es liegt also kein Anlaß vor, wegen des Mangels einer Vorderhirnrinde den Fischen das Vorhandensein wenigstens einfacher psychischer Prozesse, wie Empfindungen, einfache Vorstellungen (= Gedächtnis), Affekte usw., abzusprechen. Zudem sind, wie wir sahen, auch beim Menschen Affekte und Stimmungen weitgehend an das Zwischenhirn gebunden.

Unterhalb der Wirbeltiere verläßt uns die stammesgeschichtliche Überlieferung, und wir sind im wesentlichen auf eine vergleichend-anatomisch begründete Fortsetzung der Ascendenzreihe angewiesen. Zugleich fallen die meisten der bisher für die Analogieschlüsse herangezogenen morphologischen und physiologischen Kriterien fort. Speziell sind die Zentralnervensysteme von gänzlich anderem Bau als ein Vertebratenhirn. So besteht also prinzipiell die Möglichkeit, hier mit der Reihe der Analogieschlüsse aufzuhören und für alle Wirbellosen keine psychischen Komponenten mehr vorauszusetzen. Nun stehen einer solchen Auffassung aber auch verschiedene Bedenken gegenüber, die insgesamt doch stärker dafür sprechen, Empfindungen sowie einfache Vorstellungen (= Gedächtnis), Gefühle und Willensregungen auch den Evertebraten, speziell Insekten, Spinnen, Tintenfischen usw., zuzusprechen. 1. Die histologischen Grundlagen der parallelen physiologischen Kausalvorgänge, d. h. Neuronen und Sinneszellen, kommen den Evertebraten in ganz entsprechender Weise zu. Das Zentralnervensystem von Tintenfischen oder von Hymenopteren oder Käfern ist zudem von erheblicher Komplikation, und z. B. Tintenfischaugen sind von fast wirbeltierhafter Konstruktion. 2. Das plastische Verhalten von höheren Insekten und Tintenfischen, besonders das zum Teil ziemlich weitgehende Lernvermögen, wie z. B. bei Bienen, läßt es unberechtigt erscheinen, diesen Tieren psychische Prozesse abzusprechen, wenn solche bei niedersten Vertebraten, wie etwa bei Fischen oder beim Neunauge *(Petromyzon)*, angenommen werden. 3. Der Stammbaum ist aus lückenlosen Reihen allmählich ineinander übergehender Formen zusammengesetzt zu denken. Unterhalb der Agnathen setzt sich ja die Reihe doch vermutlich über Acranier, wie sie uns heute nur noch vom einseitig spezialisierten Lanzettfischchen *(Branchio-*

stoma) her bekannt sind, zu primitiveren Evertebratengruppen hin fort. Es muß deshalb als unwahrscheinlich gelten, daß etwas so fundamental anderes, wie es das „Psychische" gegenüber dem „Materiellen" darstellt (erkenntnistheoretisch exakter: die von der Kausalgesetzlichkeit fundamental abweichende Parallelgesetzlichkeit, s. u.), irgendwo gänzlich neu in einer allmählich sich wandelnden Formenkette aufgesprungen ist.

Besonders aus dem letztgenannten Grunde muß es umgekehrt als wahrscheinlich betrachtet werden, daß wenigstens primitive, im einzelnen vielleicht noch wenig differenzierte Empfindungen mit positiven und negativen Gefühlsbetonungen und auch einfachste Vorstellungen, d. h. Gedächtnisleistungen, all den Evertebratengruppen zukommen, die überhaupt Nerven- und Sinneszellen, d. h. „psychophysische Strukturen", besitzen. Das primitive Lernvermögen von niederen Würmern und Aktinien (vgl. H. Pieron 1908, G. Bohn 1903) entspricht einer solchen Annahme (wenn wir es auch nicht als ausreichendes Kriterium betrachten können, s. o.). Das erste Auftreten von „psychischen" Komponenten (Parallelvorgängen) könnte man also in einer stammesgeschichtlichen Periode vermuten, in der sich Coelenteraten herausbildeten. Den Spongien, Mesozoen und Protozoen würden dann Empfindungen abzusprechen sein.

Aber auch hiergegen könnte wieder die Stetigkeit der phylogenetischen Änderungen, das „synechologische Argument", wie Th. Ziehen (1921) es nannte, ins Feld geführt werden. Das Aufspringen der prinzipiell andersartigen (akausalen) psychischen Gesetzlichkeit (Parallelgesetzlichkeit) im allmählichen Flusse der Stammesentwicklung kann deshalb nicht als sehr wahrscheinlich angesehen werden, weil Nerven- und Sinneszellen doch auch nur Differenzierungen darstellen, bei denen Eigenschaften aller Zellen, die Reizbarkeit und die Leitfähigkeit für Erregungen bzw. begleitende elektrische Potentiale, verstärkt worden sind. Zudem liegen in den Neuronemen der Ciliaten mit ihren Konnektiven und Kommissuren und in den hier mit großer Wahrscheinlichkeit festgestellten Sinneselementen Strukturen vor, die auch bereits für die Reizaufnahme und Reizleitung spezialisiert sind (vgl. z. B. J. von Gelei 1936, 1939 a, b). Den Ciliaten ist weiterhin auch ein Lernvermögen zuerkannt worden (vgl. besonders F. Alverdes 1937, F. Bramstedt 1935), das allerdings bisher noch mit beachtlichen Gründen in Zweifel gezogen wurde (O. Koehler 1939, U. Grabowski 1939, F. Alverdes und F. Bramstedt 1939). Auch kann sich wohl kein Beobachter dem Eindruck entziehen, daß das plastische Verhalten von Ciliatengattungen, wie bei den mit einem „Rüssel" umhertastenden *Dileptus* oder *Lacrymaria*, geradezu Analogien mit höheren Würmern *(Stylaria*, Archianneliden) aufweist. Aber auch wenn Gedächtnis und Wahlvermögen beim Handeln bislang als unwahrscheinlich angesehen werden, so ist damit das Auftreten von Empfindungen doch immer noch möglich. Und dies gilt um so mehr, als allen Vorstellungen letztlich Empfindungen zugrunde liegen, so

daß also am Anfang einer Evolution der Parallelgesetzlichkeit ohnehin nur erst Empfindungen zu erwarten sind.

Wenn wir das synechologische Argument bis zu den Protisten herab gelten lassen, wobei selbstverständlich der bei den höchsten Wirbeltieren noch so „sichere" Analogieschluß in immer stärkerem Maße ungewisser geworden ist, so würde sich nun die Frage erheben, ob wir annehmen können, daß die Entstehung des „Psychischen" (der Parallelgesetzlichkeit) mit der des Lebendigen zusammenfällt. Ehe wir diese Frage zu beantworten suchen, wird es aber von Vorteil sein, sich erst einmal genauer klarzumachen, in welcher Weise die Zahl der psychischen Komponenten beim Zurückverfolgen der Ascendenzreihen vermindert wird und welche Phänomene wir denn mit einiger Wahrscheinlichkeit als die phylogenetisch ältesten betrachten können. Als Fazit der bisherigen Betrachtung wollen wir aber schon festhalten, daß es prinzipiell nicht unwahrscheinlich ist, daß psychische Prozesse allen Lebewesen in irgendeiner Form zukommen, wenn wir dies auch nur durch eine Kette von Analogieschlüssen mit zunehmend verminderter Sicherheit folgern können.

D. Phylogenese der einzelnen Phänomene

Die Ascendenz der „Seele" oder des „Psychischen" — in unserer Terminologie genauer als Ascendenz der Parallelkomponenten zu umschreiben (da alles Gegebene „psychisch" ist) — ist seit Aristoteles und dann eingehender seit Lamarck viel diskutiert worden. Es würde aber viel zu weit führen, im Rahmen dieses Kapitels etwa eine zusammenfassende und kritische Darstellung all der zahlreichen geäußerten Ansichten zu geben (verwiesen sei hier nur auf J. von Uexküll 1909, G. Kafka 1914, L. T. Hobhouse 1915, F. Tiney 1938). Beabsichtigt ist vielmehr nur eine kurze Diskussion der Evolution von den psychischen Komponenten, die erkenntnistheoretisch exakt bezeichnet werden können. Wir beschränken uns dabei auf folgende wesentliche Fragen: 1. Wieweit lassen sich bei Rückwärtsverfolgung der tierischen Descendenzreihen auf Grund der erwähnten Analogie noch Empfindungen, Gefühlsbetonungen, Stimmungen und Affekte für wahrscheinlich halten? 2. Wieweit primäre Vorstellungen (Gedächtnis)? 3. Wieweit sind sekundäre Vorstellungen, d. h. Abstraktionen und Generalisationen, anzunehmen, und wieweit sind dabei die Kategorialfunktionen wirksam? 4. Wieweit sind im Tierreich die Vorstufen von Urteilen und Schlüssen und damit „Einsicht" in Zusammenhänge vorauszusetzen? Nach Klärung dieser im Sinne einer eigentlichen „Tierpsychologie" gestellten Fragen können wir dann eine Einfügung unserer Resultate in ein erkenntnistheoretisch fundiertes Weltbild versuchen.

I. Phylogenese der Empfindungen

Von der Fülle von Reizen, die jeden Organismus ständig treffen, veranlassen nur verhältnismäßig wenige eine Erregung, nämlich solche, die eine biologische Bedeutung für den betreffenden Organismus haben. Wir Menschen haben z. B. keine Sinnesorgane für die Perzeption von elektrischen und magnetischen Reizen, von Radiowellen, aber auch nicht von Lichtwellen unterhalb 395 mμ Wellenlänge oder von Schallwellen oberhalb von 20000 Schwingungen pro Sekunde. Trotzdem ist die Zahl der Qualitäten beim Menschen und ganz entsprechend wohl auch zumindest bei allen Warmblütern außerordentlich hoch. Unterscheiden wir doch über hundert bunte Farbtöne, zahllose Geruchsqualitäten, Klänge und Töne, Tast-, Druck-, Zug-, Schmerz-, Temperaturqualitäten usw. Zugleich sind bei Mensch und höheren Wirbeltieren vielfach auch die absoluten Grenzen der Empfindungsfähigkeit erreicht worden. Würde z. B. unsere Retina noch empfindlicher sein, so würden Unregelmäßigkeiten der Lichtemission registriert werden, die ein weniger adäquates Bild der Umwelt vermitteln würden, und bei einer noch weitergehenden Steigerung der Hörfähigkeit würde die Bewegung der Luftmoleküle störend hörbar werden (vgl. W. Trendelenburg 1943, p. 181).

Verfolgen wir nun die Descendenzreihen von den Warmblütern rückwärts zu poikilothermen Wirbeltieren etwa herab bis zu Fischen, so wird die Zahl der nach Analogieschlüssen vorauszusetzenden Sinnesqualitäten noch nicht sehr vermindert (im Gegensatz zur Minderung der Komplikation von Gedächtnisleistungen bzw. der parallel laufenden Hirnstruktur). Erst bei Evertebraten ist eine zunehmende Verarmung von Qualitäten anzunehmen, wie sie der Verarmung der Sinnesorgane entspricht. In vielen Gruppen fällt hier speziell die Modalität der Tonempfindungen und der statischen Empfindungen fort, die Geruchs- und Geschmacksqualitäten sind durch eine einheitliche Gruppe chemischer Qualitäten ersetzt, und auch die übrigen Modalitäten sind ärmer an Qualitäten.

Diese Verarmung legt die interessante Frage nahe, ob denn anzunehmen ist, daß jeweils einzelne Qualitäten im Laufe der Stammesgeschichte völlig neu hinzutreten oder ob einzelne Qualitäten und Modalitäten durch allmähliches Divergieren aus einer gemeinsamen Grundqualität hervorgehen. Schon Demokrit hielt ja alle Empfindungen für Modifikationen des Tastsinnes, und einer ähnlichen Auffassung neigten mit H. Spencer (1855, 1882) auch verschiedene neuere Autoren zu. Von W. Wundt, F. Leydig, O. und R. Hertwig, W. H. Nagel u. a. wurde deshalb auch von Universalsinnesorganen bei niederen Tieren gesprochen, die für verschiedene Sinnesreize in gleicher Weise empfänglich wären, ohne daß indes damit immer auch eine plurimodale Universalempfindung vorausgesetzt wurde. Diese letztere Vorstellung entwickelte erst G. H. Th. Eimer (1888) in voller Schärfe, und L. Plate (1924) schloß sich ihm an:

„Licht-, Hör-, Riech- und Schmeckreize werden ursprünglich nicht als solche, sondern als Tastreize empfunden."

Wir dürfen uns nun aber nicht verhehlen, daß diese Schlußfolgerungen völlig unsicher sind. Der Einheitlichkeit der Reaktion (Zuwenden zum Reiz oder Fortwenden) braucht doch keineswegs eine einheitliche Empfindung zugrunde zu liegen. Auch wir Menschen wenden uns wegen sehr verschiedener Empfindungen von einem Reize fort. Und für eine ausreichende Beurteilung der parallelgesetzlichen Verknüpfung der Empfindungen mit den letzten zugrunde liegenden physiologischen Komponenten bzw. entsprechenden morphologischen Strukturen reichen unsere Kenntnisse zumeist nicht aus. Vor allem ist zu bedenken, daß der Einheitlichkeit einer Empfindung nicht eine Einheitlichkeit der auslösenden Reize zugrunde zu liegen braucht. Die Empfindung grün kann z. B. durch eine Reizung mit Lichtstrahlen der Wellenlänge 520 mμ zustande kommen, aber auch durch gleichzeitige Reizung mit verschiedenen Wellenlängen, nämlich etwa von 585 und 470 mμ, die allein je eine Gelb- bzw. Blauempfindung bedingen würden. Und durch gleichzeitige Reizung mit Strahlen der verschiedensten Wellenlängen kann die einheitliche Empfindung weiß zustande kommen. Entsprechend erweisen sich die meisten unserer als einheitlich erlebten Geschmacksempfindungen als Verschmelzungen von Geschmacks- und Geruchsempfindungen mit Tastempfindungen. Andererseits stellt jede im Laufe der Stammesgeschichte neu auftretende Qualität etwas prinzipiell Neues dar, parallel der Neuartigkeit des entsprechenden chemischen oder physikalischen Primärvorganges bei der Umwandlung des neuen Reizes in Erregung. Auch wir Menschen vermögen deshalb ja die von uns erlebten Qualitäten nicht zu definieren und nur durch generelles Anderssein als andere Qualitäten zu kennzeichnen. (Es ist daher unmöglich, einem Farbenblinden klarzumachen, wie man selbst Farben erlebt.)

Immerhin liegen nicht wenige Hinweise dafür vor, daß wenigstens in manchen Fällen die Empfindungen sich allmählich aus einander entwickelten. Beweisend für solche Möglichkeiten sind zunächst natürlich nur die von uns Menschen selbst erlebbaren Übergänge. Im Bereich des Gesichtssinnes kann z. B. eine Farbempfindung gleitend in eine Hell-Dunkel-Empfindung übergehen. Jedes Spektrallicht tritt farblos über die Empfindungsschwelle und wird erst nach einem für die einzelnen Farben verschieden großen „farblosen Intervall" farbig erlebt (vgl. Th. Ziehen 1924, p. 190). Die Sinneszellen, die Stäbchen und Zapfen, entwickeln sich ontogenetisch und phylogenetisch entsprechend aus intermediären Vorstufen (wie sie sich z. B. in der Retina der Cyclostomen und mancher Selachier finden). Im Bereich der Geruchsempfindungen weisen die hochinteressanten Selbstbeobachtungen des Physiologen F. B. Hofmann (1926) auf solche allmählichen Empfindungsdifferenzierungen hin. Er berichtet, daß bei ihm nach einem eitrigen Katarrh der Nasenhöhle zunächst das Geruchsvermögen völlig verlorengegangen war und

daß dann bei der allmählichen Wiederkehr die Geruchsqualitäten zunächst nicht die normalen waren (p. 251): „Verdünnte Essigsäure und entsprechend verdünnte Buttersäure rochen ganz gleich. Später wurde der Geruch differenzierter." „Eine weitere Ähnlichkeitsreihe betraf Benzol, Toluol und Xylol, die anfangs gleich rochen, später sich immer mehr voneinander unterschieden."

Es ist also mindestens denkbar, daß eine allmähliche Evolution der Qualitäten der chemischen Sinne stattgefunden hat und daß bei niederen Tieren nur erst wenige universalere Qualitäten oder schließlich nur erst eine Grundqualität vorlag. Dafür sprechen auch die Erfahrungen O. Mangolds (1943) an Regenwürmern. Diese Tiere reagieren auf alle vier Grundqualitäten des Geschmacks, auf süß, bitter, sauer und salzig, und zwar in relativ niedrigen Prozentsätzen. Aber bei kombinierter Anwendung entsprechender Reize summieren sich hier die Reaktionen derart, daß es möglich ist, nur eine positiv und eine negativ betonte Reaktion auf eine einheitliche Geschmacksqualität vorauszusetzen. Wir dürfen nun aber nicht vergessen, daß es sich hier um Schlußfolgerungen aus verhältnismäßig einfachen Reaktionen von Regenwürmern handelt und daß es sehr wohl auch möglich ist, daß die Regenwürmer über verschiedene Geschmacksqualitäten verfügen, diese aber in gleicher Weise beantworten. Und auch bei den oben genannten, beim Menschen festgestellten Übergängen zwischen Qualitäten ist es wahrscheinlich, daß sie jeweils sich ändernden chemischen Vorgängen in den Sinneszellen parallel laufen.

Es liegt nahe, hier auch die zuerst von E. Mach angenommene Entwicklung der Gehörsempfindungen aus Vibrationsempfindungen und damit letztlich aus Tastempfindungen zu erwähnen. Für die Vibrationsempfindung betonte M. von Frey (1926, p. 107): „... daß es kaum möglich ist, durch einfache Selbstbeobachtung zu entscheiden, ob eine bestimmte Empfindung als formale Modifikation einer bereits bekannten oder als eine besondere Qualität bzw. Modalität zu bewerten ist." Doch auch bei diesen Ableitungen ist zu bedenken, daß die Sinneszellen für Hören und für Tastempfindungen sehr verschieden gebaut sind und daß auch bei Insekten Schallschwingungen mit Tympanalorganen, Erschütterungen aber mit den etwas anders gebauten Subgenualorganen registriert werden (vgl. H. Autrum 1941).

Insgesamt kommen wir also zu der Schlußfolgerung, daß es nicht möglich ist, zu entscheiden, ob oder wieweit die zunehmende Vermehrung von Sinnesqualitäten und -modalitäten im Laufe der Stammesgeschichte jeweils neuen chemischen oder physikalischen Grundvorgängen entspricht und daher gewissermaßen sprungweise, ähnlich wie kleine Mutationsschritte, die psychischen Komponenten vermehrt werden, oder ob hier auch Veränderungen auf Grund rein psychischer Gesetzlichkeiten (= Parallelgesetzlichkeiten) dazukommen (wie dies etwa nahegelegt wird

durch die Entstehung der Qualität „grün" durch zwei Lichtstrahlenarten, die allein geboten „Blau"- bzw. „Gelb"-Empfindung bedingen).

Wenn wir das Vorhandensein von Sinnesorganen, von Nervenzellen und von entsprechenden Sinnesreaktionen der Tiere als Anzeichen für das Vorhandensein von jeweils entsprechenden psychischen Qualitäten werten wollen und wenn wir unsere Analogieschlüsse mit Rücksicht auf die Lückenlosigkeit der Stammesreihen bis zu den Protozoen herab verfolgen wollen, was zumindest durchaus diskutabel ist (vgl. Unterkapitel 10 C), so können wir aber gewiß nicht annehmen, daß dabei etwa alle Empfindungsqualitäten in eine einzige zusammenflössen. Es ist dann vielmehr wahrscheinlich, daß hier schon eine unverhältnismäßig hohe Zahl von Grundempfindungen den verschiedenen psychophysischen Prozessen in der einen Zelle zugeordnet sind: Licht-, Tast-, Temperaturempfindungen, chemische Empfindungen und möglicherweise auch Schmerzempfindungen und Hungerempfindungen. Da nun selbst größere Bakterien noch Photo-, Chemo-, Thigmo- und Thermotaxien zeigen, wobei auch das Webersche Gesetz des Konstantbleibens der relativen Unterschiedsschwelle gilt (nachgewiesen bei chemischen Reizen), so können wir auch bei diesen primitiven Lebewesen eventuell schon verschiedene Modalitäten voraussetzen. Damit berühren wir nun schon die Frage nach der ersten Entstehung von psychischen Komponenten überhaupt, die wir aber erst im Rahmen allgemeinerer erkenntnistheoretischer Erörterungen (Kap. 10 E) behandeln wollen.

Bisher haben wir nur die auffälligsten Eigenschaften der Empfindungen, die Qualitäten, behandelt. Es ist nun aber auch von Bedeutung, kurz drei weitere Eigenschaften zu besprechen: die Lokalität, die Temporalität und den Gefühlston (von der Behandlung der Intensität mag hier abgesehen werden).

Die Eigenschaft der Räumlichkeit kommt allen Empfindungen zu, wenn sie auch bei Geschmacks- und Geruchsempfindungen verhältnismäßig unbestimmt sein kann. Mit der Phylogenese der verschiedenen Sinne entwickelte sich deshalb im Tierreich ein Sehraum, ein Tastraum, ein Vestibularraum, ein Hörraum usf., und diese Lokalempfindungen können zu einer einheitlichen Raumanschauung verschmelzen, wie wir Menschen sie erleben. Erleichtert wird bei uns dieser Verschmelzungsprozeß durch die bei allen Modalitäten in gleicher Weise festgestellte Homogenität des Raumes bzw. die Homogenität aller räumlichen Teilstrecken (im Unterschied von den inhomogenen Empfindungsqualitäten). Offenbar entspricht der erlebte Raum dem physikalischen Raum sehr weitgehend (im Gegensatz zu den Qualitäten). Es ist daher anzunehmen, daß auch bei den höheren Tieren eine einheitliche Raumanschauung vorliegt. Niedere Tiere, wie etwa Würmer, die noch keinen Vestibularapparat und keine Hörorgane und unvollkommene Sehorgane besitzen, werden natürlich einen „engeren" Raum haben, der im wesentlichen durch Verschmelzung der (möglichen) Empfindungen zustande kommt, die den Erregungen der

mosaikartig angeordneten Tangorezeptoren und Chemorezeptoren entsprechen. Das Vorhandensein einer Rechts-Links-Lokalisation ist bei Regenwürmern durch Dressurversuche bereits ermittelt worden. Bei Coelenteraten, die noch kein Zentralnervensystem besitzen, ist es dagegen nicht unwahrscheinlich, daß die Lokalität der einzelnen Empfindungen noch wenig miteinander verschmilzt und sich noch in mannigfacher Weise überlagert und somit die Anpassung an die Einheitlichkeit des physikalischen Raumes („Reduktraumes": s. u. Unterkapitel E) noch sehr unvollkommen ist (vgl. auch TH. ZIEHEN 1934, p. 133).

Für die Temporalität der Empfindungen dürfte gleichfalls eine Evolution nur in sehr beschränktem Ausmaße anzunehmen sein, da die zeitliche Ordnung der Empfindungen offenbar der physikalischen Zeit („Redukt-Zeit") sehr weitgehend entspricht. Doch ist es möglich, daß sich auch hier bei niederen Tieren die Temporalität verschiedener Empfindungen noch zum Teil überlagert, ohne zu einer einheitlichen Zeitanschauung (nicht zu verwechseln mit einer Vorstellung von der Zeit) zu verschmelzen.

Die positiven und negativen Gefühlstöne stellen verhältnismäßig labile und nicht obligatorische Eigenschaften der Empfindungen dar, die nicht nur vom Reiz, sondern auch von den Gefühlstönen vorhergegangener und assoziativ angeknüpfter Vorstellungen und Empfindungen abhängig sind (Irradiation, Stimmung usw.). Dem entspricht es, daß sie einer verhältnismäßig schnellen Evolution fähig sind. So ist z. B. bei manchen primitiveren Menschenrassen die negative Gefühlsbetonung von Dissonanzen und die positive von Konsonanzen noch nicht so entwickelt wie etwa beim modernen Europäer. Da positive und negative Gefühlsbetonungen allen Sinnesqualitäten zukommen können, ist anzunehmen, daß ihre physiologische Grundlage in sehr allgemeinen Erscheinungen zu suchen ist. Starke Gefühlsbetonungen sind vielfach mit Residuen früherer Erlebnisse (guten oder schlechten Erfahrungen), vor allem aber mit vielen angeborenen Instinkthandlungen wie Verhalten zu Feinden, Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung verknüpft, d. h. mit Handlungen, die für das Fortbestehen des Individuums und der Art die wichtigsten sind. Die jeweils relativ stärkste positive Betonung entscheidet dabei vielfach unter verschiedenen möglichen Handlungen darüber, welche davon zur Ausführung gelangt: z. B. bei Gefahr zu fliehen statt sich in gleicher Richtung weiter zu bewegen, oder Fortpflanzungshandlungen zu beginnen, statt der Nahrungssuche nachzugehen (Fortpflanzungsstimmung übertönt Freßstimmung) usw. Die biologische Wichtigkeit der Gefühlsbetonungen zur Sicherung des Lebensablaufes spricht in besonderem Maße dafür, daß wir Empfindungen bei allen Tieren voraussetzen können. Es ist bezeichnend, daß wir auch bei Protisten noch von „Schreck"-Reaktionen, von Thermo-„Philie" usw. zu sprechen gewöhnt sind. —

Wir können also zusammenfassend feststellen, daß für die Qualitäten und die Gefühlstöne der Empfindungen eine allmähliche Evolution in vielen kleinen Stufen angenommen werden kann, daß aber für die Lokalität und für die Temporalität ein solcher Wandel wahrscheinlich nur geringfügig war.

II. Phylogenese der Vorstellungen

Wie wir dies in den Unterkapiteln B und C bereits besprachen, sind alle Vorstellungen durch Residuen vorhergehender Empfindungen bedingt. Es handelt sich gewissermaßen um abgeschwächte Empfindungen, die durch zentrale Erregungen ausgelöst werden. Die einfachste Form, die primäre Vorstellung ist die unveränderte bzw. höchstens unvollständige Erinnerung an eine individuelle Empfindung. Wenn wir Tieren Empfindungen zugestehen, so können wir ihnen mit demselben Recht also zumindest auch primäre Vorstellungen zugestehen. So wie beim Menschen ist dann die sinnliche Lebhaftigkeit der Vorstellungen wahrscheinlich wesentlich geringer als die der Empfindungen. Dies gilt natürlich nur für Tiere, für die ein Gedächtnis nachgewiesen wurde. Aber das ist ja herab bis zu den Coelenteraten festgestellt worden. Den hierbei vorauszusetzenden Assoziationen entspricht es, daß bei Coelenteraten bereits subepitheliale Ganglienzellen auftreten, die keine Zweige zum Epithel und zu den Muskeln senden, also assoziative Elemente darstellen (vgl. B. HANSTRÖM 1928). Wieweit das Netz der Neuroneme von Ciliaten zu einfachsten Gedächtnisleistungen befähigt, kann noch nicht endgültig entschieden werden (man vergleiche die oben genannte Diskussion ALVERDES-KOEHLER sowie z. B. das von JENNINGS aufgedeckte vierfache Reaktionsvermögen von *Stentor* auf Reize, bei dem auch F. J. J. BUYTENDIJK eine „einfachste Art der Gewohnheitsbildung" annimmt).

Für das Zustandekommen aller einfacheren Vorstellungen ist im übrigen auch ein Ausleseprozeß als wesentlich anzusehen. Es ist im Leben eines Tieres von Vorteil, auf qualitativ mehr oder minder gleiche Erlebnisse, die in der Zeitfolge auftreten, in dem Sinne zu reagieren, daß ein gleich bleibendes Objekt vorgestellt wird. Wenn etwa im Auge eines Tintenfisches nacheinander 5 ähnliche Reize auftreten, die dem Schema eines vorbeischwimmenden Beutetieres entsprechen, so ist es vorteilhaft, die Erinnerungen zu einer einheitlichen Vorstellung eines Beutetieres zusammenzufassen und damit prinzipiell anders zu reagieren, als wenn 5 ähnliche Reize gleichzeitig auftreten. So dürfte schon bei Tieren die Vorstellung eines gleichbleibenden „Trägers" der Empfindungen (im Sinne einer einfachen Reduktionsvorstellung, s. u. Abschnitt E) gebildet werden, eine Vorstellung, die später beim Menschen infolge der Sprachbezeichnung noch verstärkt wurde und bei philosophierenden Menschen schließlich zum Substanzbegriff führte. (Trotz der tiefen phylogenetischen Verwurzelung ist indes erkenntnistheoretisch ein solcher Träger der Empfindungseigenschaften keineswegs eine Denknotwendigkeit: vgl. TH. ZIEHEN 1934, § 20).

Da nun im Leben aller Tiere bestimmte Empfindungen mehrfach bzw. in steter Wiederholung auftreten, wobei aber jeweils einige Modifikationen auftreten (z. B. täglich wiederholte Wahrnehmung der Umgebung, der Beutetiere usw., doch oftmals in abweichender Beleuchtung, etwas veränderter Stellung usw.), so werden sich meist auch sekundäre Vorstellungen gebildet haben, d. h. es sind Abstraktionen vorgenommen worden, so daß eine Art Begriff entsteht, in den nur die Komponenten eingehen, die allen Empfindungen des betreffenden Gegenstandes gemeinsam sind, während die zufälligen Individualkomponenten jeder einzelnen Empfindung fortfallen. Von menschlichen Begriffen sind aber diese tierischen Begriffe normalerweise dadurch prinzipiell unterschieden, daß sie nicht mit einem Wortklang verbunden sind. Wir Menschen denken ja vorzugsweise in Wörtern, worauf bekanntlich unser hohes Abstraktionsvermögen beruht. Es gibt allerdings daneben auch unbenannte Begriffe. Wir können etwa einen Begriff einer uns unbekannten Pflanze entwickeln, die wir mehrfach sahen, für die wir aber keinen Namen haben. Tiere haben nur solche durch Erfahrung gewonnenen averbalen Begriffe, und zwar höhere Wirbeltiere wahrscheinlich in relativ großer Zahl. [Die daneben auftretenden Empfindungen von „Auslösemechanismen", die bestimmte Instinkthandlungen zum Ablaufen bringen, wie z. B. die rote Unterseite des männlichen Stichlings (vgl. K. Lorenz, N. Tinbergen), haben in ihrer auf wenige Hauptmerkmale reduzierten Form vielleicht gewisse Ähnlichkeiten mit den averbalen Begriffen.]

Wieweit die averbalen Begriffe in den Stammesreihen der Tiere abwärts reichen, ist schwer zu entscheiden. Wahrscheinlich ist, daß sie zumindest bei Arthropoden regelmäßig vorkommen (z. B. optische Merkmale in der Nähe eines Bienenstockes bei wechselnder Beleuchtung), daß aber weiterhin auch bei allen Tieren, die des Lernens fähig sind, gewisse Abstraktionen notwendig sind, weil die Reizlagen nie völlig identisch sind. Andererseits sind averbale Vorstellungen bei Evertebraten, speziell auch bei Insekten, schon deshalb von nicht so großer Bedeutung, weil Verluste am Individuenbestande durch Fehlreaktionen infolge mangelnder Erfahrung angesichts der hohen Überproduktion von Nachkommen wenig bedeutungsvoll sind.

Überraschend ist es, daß bei Wirbeltieren dagegen auch sehr abstrakte averbale Begriffsbildungen festgestellt werden konnten. Am deutlichsten ist dies bei den Zahlvorstellungen von Vögeln und Säugetieren, die auf Grund der von O. Koehler und seinen Schülern in großem Umfange und mit sehr exakter Methodik durchgeführten Versuche erschlossen werden können. (Vgl. besonders O. Koehler 1941, 1943, 1949, W. Arndt 1939, E. Marold 1939, H. Braun 1952, M. Hassmann 1952.) Die Experimente lehrten, daß Tauben, Wellensittiche, Amazonen- und Graupapageien, Dohlen, Elstern, Kolkraben und Eichhörnchen lernen können, bestimmte Anzahlen im anschaulichen Vergleich gebotener Mengen (z. B. Futterkörner) zu unterscheiden, auch

wenn durch immer wieder wechselnde Anordnung der Objekte eine „Figurenhilfe" unmöglich wurde. Sie können weiterhin lernen, zeitlich „auf X zu handeln", d. h. nach einer bestimmten Anzahl sukzessiv gebotener Körner mit Fressen aufzuhören, auch wenn die Sukzessivdarbietungen in verschiedenen zeitlichen Abständen (1 Sek. bis 1 Min.) erfolgten, also eine „Rhythmushilfe" ausgeschaltet war. Die höchste erlernbare Anzahl lag in beiden Versuchsgruppen bei 7. Einige Tiere waren auch in der Lage, Doppel- und Dreifachaufgaben zu erlernen, d. h. schließlich durcheinander auf verschiedene „Anweiser" (Farben, Formen, Geräusche usw.) jeweils auf eine andere Anzahl zu reagieren (ihr Handeln, also die Futteraufnahme nach einer bestimmten Zahl x, y, z zu beschränken). E. Marold (1939) betont dabei, daß der Schluß auf ein „Mit-

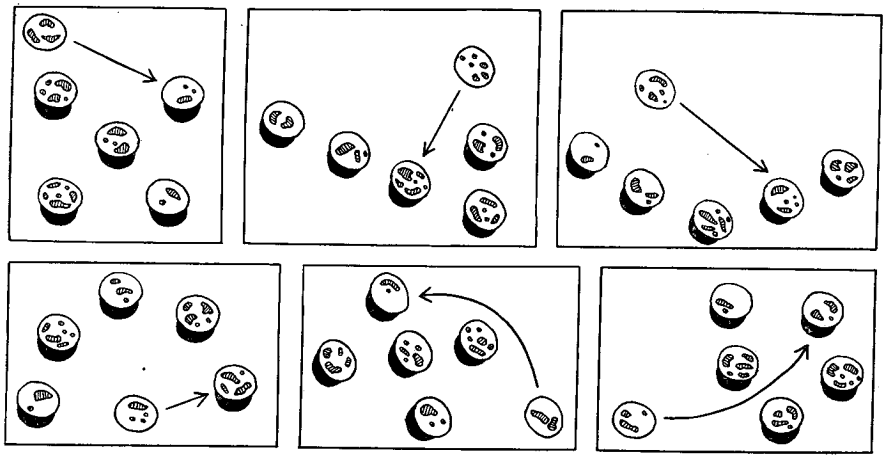


Abb. 111 Eine Folge richtiger Lösungen der Wahl nach Muster eines Kolkraben. Musterscheibe mit 2—6 Flecken verschiedener Lage und verschiedener Größe. Pfeile verbinden jeweils die Musterscheibe mit dem gewählten Napf gleicher Punktzahl. (Nach O. Koehler.)

zählen" der Vögel, „genauer gesagt, auf qualitative Verschiedenwertigkeit der Reihenglieder der Handelnsvorsätze" zumindest bislang noch nicht notwendig ist, sondern daß „es genügt, eine fallende positive Gefühlstönung der Reihenglieder anzunehmen, deren Grad mit hinreichender Abgrenzung nach einmaliger Passivbegrenzung behalten werden kann". Und O. Koehler, in dessen Sinne dies ausgesprochen wurde, fügte (1941) hinzu, daß natürlich in keinem dieser Fälle eine „Einsicht" in das Wesen der Zahlenreihe vorliegt. Wieweit wir hier aber trotzdem schon von einem averbalen Zahlbegriff sprechen können, wird durch die erstaunlichen Resultate verdeutlicht, die Koehler und seine Schüler mit einem Kolkraben und mit Amazonen- und Graupapageien erzielten. Der Kolkrabe war in der Lage, unter 5 Scheiben mit 2, 3, 4, 5 und 6 aufgeklebten, verschieden großen und verschieden angeordneten Plastilinstückchen, die ebensoviele Futterschälchen bedeckten, jeweils den Deckel auszuwählen und herabzustoßen, der eine Anzahl aufwies, die etwas davor auf einem

am Boden liegenden Musterdeckel geboten war (Abb. 111; O. KOEHLER 1943). Ein Graupapagei lernte es, in einer entsprechenden Schälchenreihe, deren Deckel 2, 3 oder 4 Punkte aufwiesen, jeweils den Deckel zu öffnen, dessen Punktzahl mit der Zahl zuvor gehörter Töne übereinstimmte (H. BRAUN 1952). Neuerdings gelang es O. KOEHLER auch nachzuweisen, daß Mäuse bei komplizierten Labyrinthdressuren die „Gestalt" des Weges erlernen und dementsprechend auch in einer spiegelbildlichen Anordnung die nun jeweils entgegengesetzten Wendungen an den einzelnen Ecken in richtiger Reihenfolge durchführen.

Von besonderer Bedeutung ist nun weiterhin die Frage, ob bei Tieren auch bereits eine Ich-Vorstellung in irgendeiner Form entwickelt worden ist. Wie wir in dem einleitenden Abschnitt (A) über die erkenntnistheoretische Gliederung der Phänomene bereits feststellten, ist im Gegensatz zu verbreiteten

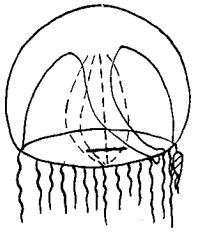


Abb. 112 Bewegung des Magenstiels der Hydromeduse *Tiaropsis indicans* nach der Stelle des Schirmrandes, an der ein kleiner Krebs gefangen wurde. (Nach v. BUDDENBROCK).

philosophischen Vorstellungen das „Ich" nicht als primäre, a priori gegebene Einheit anzusehen, sondern als ein Begriff, der sich erst ontogenetisch (beim Kind in den ersten Lebensmonaten) wie phylogenetisch entwickelt hat. Als entscheidend für die Bildung der Ich-Vorstellung hatten wir mit TH. ZIEHEN angenommen: 1. die Allgegenwärtigkeit der Empfindungen des eigenen Körpers (im Gegensatz zu Empfindungen über die Umwelt), 2. die aktiv kinästhetischen bzw. alle propriozeptiven Empfindungen (auch die reziproken Empfindungen bei Berührungen des eigenen Körpers) und 3. die starken Gefühlstöne bei Empfindungen am eigenen Körper (Schmerz, Hunger, Durst, Sexualempfindungen). Alle diese Komponenten treten aber schon relativ früh im Tierreich auf, und es kann sich daher eine primäre Ich-Vorstellung bilden, sobald die Tiere im Laufe der Phylogenese überhaupt zur averbalen Begriffsbildung befähigt sind. Eine primitivere Vorstufe einer Ich-Vorstellung wäre also möglicherweise bereits Coelenteraten zuzugestehen, falls wir hier überhaupt Parallelkomponenten voraussetzen wollen. Manche Medusen, wie speziell die danach genannte *Tiaropsis indicans*, aber auch *Sarsia*, *Gonionemus* u. ä. haben die Fähigkeit, beim Fang eines Beutetieres durch einen Schirmtentakel mit dem Magenstiel sehr genau zu der betreffenden Schirmstelle hinzutasten (Abb. 112). Es könnte damit eine wahrscheinlich stark gefühlsbetonte Empfindung des eigenen Körpers verbunden sein. Wenn nun viele Coelenteraten auch ein gewisses Lernvermögen aufweisen, und wenn sie eventuell auch kurzfristig Erinnerungen, d. h. primäre Vorstellungen über die Empfindungen am eigenen Körper haben sollten, so könnten sie diese aber doch wahrscheinlich nicht von anderen Erinnerungen „unterscheiden". Ein Erlebnis im Sinne eines Ich-Zusammenhanges liegt also nicht vor, sondern höchstens bei steter Wiederkehr der Erlebnisse eine erste andeutungsweise Vorstufe. Das Beispiel wurde nur gewählt, um zu zeigen, wie früh in der Stammesentwicklung der Tiere die notwendigen Komponenten auftreten können.

Aber auch die Anfänge einer sekundären Ich-Vorstellung sind schon im Tierreich möglich, sobald Erinnerungsbilder der eigenen körperlichen Erlebnisse und weiterhin dominierende Vorstellungskomplexe über individuelle Eigenheiten möglich sind. Wenn z. B. unter den Hühnern einer zusammengehörigen Schar bestimmte, dauernd beibehaltene, nicht nur von der körperlichen Kraft bedingte Rangordnungen herrschen — daß also regelmäßig das Huhn A das Huhn B weghackt, beide das Huhn C, dieses das Huhn D, das aber seinerseits eventuell wieder das Huhn B hackt —, so ist anzunehmen, daß hier auch die Anfänge einer sekundären Ich-Vorstellung insofern vorliegen, als jedes Huhn schon eine gewisse Vorstellung von der Wertigkeit der eigenen Persönlichkeit hat, und D. KATZ und A. TOLL (1923), die diese Verhältnisse untersuchten, sprachen auch von „Charakterunterschieden" der beobachteten Tiere. Noch deutlicher dokumentierten sich Ich-Vorstellungen bei Untersuchungen von E. DIEBSCHLAG (1940) an Haustauben. Auch in einem Taubenschlage besteht eine Rangordnung. Jede Taube hat ihren Ruheplatz, der durch besonderes „Imponiergehabe" den Stockgenossen bekannt gemacht und in Platzordnungskämpfen verteidigt wird. DIEBSCHLAG nahm nun eine Taube von tieferer Rangordnung aus dem Schlage heraus und steigerte allmählich ihren „Mut", indem er ausgestopfte Tauben näherte und diese zurückzog, sobald die Taube nach ihnen hackte. Schließlich wurde diese Taube so „selbstsicher", daß sie jede sich nähernde Attrappe „verjagte". In den Schlag zurückgebracht, blieb dieser Mut zunächst bestehen: die Taube besiegte ehemals ranghöhere Stockgenossen und wurde schnell zum Despoten des Stockes. Als jedoch eine ausgestopfte Taube in den Stock gestellt wurde, war sie unsicher, was die anderen Stockgenossen zu neuen Platzordnungskämpfen ermutigte, in denen diese siegten. Wenn hierbei natürlich auch instinktive Verhaltensweisen stark vorherrschen (man vgl. den erhöhten „Mut" eines Stichlingsmännchens in der Nähe seines Nestes), so ist doch unverkennbar, daß vorauszusetzende Vorstellungen der Taube die Grundbedingungen einer Ich-Vorstellung erfüllen.

Schließlich dürfte auch die Fähigkeit zur Nachahmung von Handlungen anderer Individuen, d. h. die Übertragung visueller Vorstellungen auf Bewegungsvorstellungen des eigenen Körpers in manchen Fällen die Entwicklung einer Ich-Vorstellung bei Tieren fördern.

Wenn wir mit TH. ZIEHEN (1924) Willensprozesse auf Vorstellungsfolgen zurückführen, die durch dominante Vorstellungen bzw. durch die Konstellation

der Empfindungen und Vorstellungen bedingt sind, so müssen wir sie auch im Tierreich voraussetzen. Wenn ein Fisch vom Experimentator durch eine im Wasser dazwischengestellte Glasscheibe verhindert wird, einen Futterbrocken zu erreichen, so sind seine Schwimmbewegungen an der Glasscheibe einschließlich eventueller Umwege um die Scheibe herum immer durch die Wahrnehmung des Brockens als einer dominanten, positiv gefühlsbetonten Empfindung bestimmt. Letztlich ist es nur eine Frage der Definition, wieweit man ähnliche Vorgänge bei noch niederen Tieren als Willensprozesse bezeichnen will. Besonders kommen wir dann an die Grenze echter Willenshandlungen, wenn die leitenden Empfindungen und Vorstellungen durch erbliche Instinkte ersetzt sind, d. h. wenn etwa ein Auslösemechanismus die Handlungen bestimmt. Die jeweilige „Stimmung", z. B. Freßstimmung, Fortpflanzungsstimmung, entscheidet dann darüber, welchem Reize ein Tier folgt (z. B. Anflug eines Schmetterlingsmännchens auf eine verschiedenartig bewegte Attrappe, die auch dann noch verfolgt wird, wenn das Nachfliegen an anderen, aber z. Zt. schwächer wirkenden Auslösern, z. B. Blüten, vorbeiführt). Bei menschlichen Triebhandlungen haben wir es übrigens mit einer ganz ähnlichen Determination der Handlung (bzw. des Vorstellungsablaufes) durch eine Stimmung (z. B. Wut, Sexualstimmung) statt durch den „freien" Willen zu tun.

III. Urteile, Schlüsse, einsichtige Handlungen

Es erscheint möglich, die Bezeichnung Urteil einmal nicht im humanpsychologischen Sinne auf ein Erfassen mit Worten umschriebener psychischer (parallelgesetzlicher) Zusammenhänge zu beschränken, sondern als dafür wesentlich nur anzusehen, daß bei assoziativ verbundenen Vorstellungen oder (nicht an Wortklangbildern assoziierten) Begriffen eine ganze oder teilweise Deckung von Komponenten oder eine andere bestimmte Beziehung der räumlichen oder zeitlichen Individualkoëffizienten erfaßt wird (vgl. Unterkapitel A). In diesem erweiterten Sinne kommen Urteilsprozesse allen Tieren zu, die in einem Dressurexperiment erfassen, erstrebtes Futter mit einem bestimmten Reiz, etwa dem Farbsignal „rot" oder dem Tonsignal „c" zu verbinden und unter anderen assoziativen Verbindungen (Futterstreben und Violett oder Futterstreben und Ton f) auszuwählen — vorausgesetzt natürlich immer, daß wir im Sinne unserer oben besprochenen Analogieschlüsse der betreffenden Tierform überhaupt Parallelprozesse zugestehen. Die Evolution der menschlichen Urteile wäre dann also so zu denken, daß zunächst ohne Verknüpfung mit Worten schon ein „Begriff" bzw. eine sekundäre Individual-Vorstellung „Rot" bzw. „c" mit dem Futterstreben verknüpft wird in dem „Urteil": „(bei) Rot (ist) Futter". Mit Rücksicht auf die prinzipiell so wesentliche Wortlosigkeit möchte ich vorschlagen, die tierischen Vorstufen der menschlichen psychischen Vorgänge als averbale Urteile zu unterscheiden. In beschränktem Umfange treten sie wahrscheinlich auch bei Menschen auf, speziell bei „Ungebildeten". Die parallel laufenden neurophysiologischen Vorgänge wären dabei also in vereinfachten (nicht mit einem Sprach- und Wortzentrum verbundenen) assoziativen Verbindungen zu sehen, die über andere Verbindungen dominieren, d. h. besser gebahnt oder mit stärkeren Akzenten versehen sind (entsprechend einer Aufmerksamkeitshinwendung oder positiven Gefühlsbetonung). Die zugehörigen psychischen Prozesse (Parallelkomponenten), d. h. der eigentümliche Vorgang des Erkennens von Ähnlichkeit, Gleichheit usw. ist damit natürlich in keiner Weise „erklärt". Es handelt sich hier um letzte, nicht weiter analysierbare Gegebenheiten (Phänomene), die wir nicht definieren, sondern nur unter Verweis auf dieses Erleben charakterisieren können.

Derartige averbale Urteile könnten wir mithin möglicherweise nicht nur niederen Wirbeltieren, sondern zumindest auch höheren Evertebraten, speziell Insekten und Cephalopoden, zusprechen. Dabei ist aber natürlich immer zu bedenken, daß diese Urteilsformen bei all den Nicht-Warmblütern noch von geringer biologischer Bedeutung sind, bei denen die urteilsmäßige Verknüpfung durch erbliche Instinktabläufe ersetzt ist. Wie uns die schönen Untersuchungen von K. Lorenz (1940, 1943) und N. Tinbergen (1942, 1951) und ihren Schülern gezeigt haben, wirkt dabei die Wahrnehmung eines Auslösemechanismus in der Weise, daß eine erblich festgelegte Reaktion (Erbkoordination) daraufhin erfolgt. Der Unterschied zum averbalen Urteil liegt also hier im wesentlichen nur darin, daß die Erfassung der Deckung bestimmter Komponenten (z. B. für das Stichlingsweibchen: rote Unterseite bedeutet Männchen) nicht durch Erfahrung gewonnen wird, sondern als erblicher Auslösemechanismus gegeben ist. Daß Instinktabläufe deshalb unbewußt erfolgen, ist übrigens keineswegs wahrscheinlich.

Das Zurücktreten von abstrakteren Begriffen, aber auch von einfacheren Vorstellungen gegenüber den Empfindungen wird sich wohl vor allem so auswirken, daß in der Psyche der Tiere Empfindungskomplex und „Ding" noch identisch ist. Gilt dies doch schon in nicht geringem Maße für primitivere Menschen. Bei den Tieren bleibt dann vollends „Umwelt" und „Innenwelt" noch verschmolzen als das elementar Gegebene. Beim Tier ist nach Buytendijk daher „die Verbundenheit mit dieser Umwelt fast so innig wie die Einheit seines Leibes" (vgl. auch H. Volkelt 1914). Wir Menschen können uns deshalb am ehesten in eine tierische Psyche einfühlen, wenn wir von unseren Erlebnissen solche Komplexe zum Vergleich heranziehen, bei denen wir nur geringe Vorstellungsanknüpfungen erleben, etwa wenn wir einmal nur „mit allen Sinnen" beim Essen sind, uns Sexualempfindungen überlassen usw.

Die averbalen Urteile konnten eine größere Bedeutung erst erlangen, nachdem die Zahl ähnlicher assoziativer Komplexe, zwischen denen bei der Urteilsbildung ausgewählt wird, im Laufe der Phylogenese so zahlreich geworden waren, daß sie der Vielzahl der fast stets reizphysiologisch außerordentlich kom-

plexen und wechselnden Umweltlagen entsprechen konnten. Man denke in diesem Zusammenhange vor allem auch an die fast unvorstellbare Zunahme der Assoziationsmöglichkeiten, die sich dadurch ergab, daß die Zahl der Ganglienzellen in einem Säugetiergehirn mehrere Millionen betragen kann (beim Menschen schließlich sogar auf etwa 13 Milliarden anstieg) und daß die meisten dieser Neuronen über sehr zahlreiche Dendriten verfügen (vgl. Abb. 113). Sobald aber einmal diese assoziativen Verbindungsmöglichkeiten vielseitig genug geworden waren, begannen die averbalen Urteile wichtig zu werden. Wegen ihres Selek-

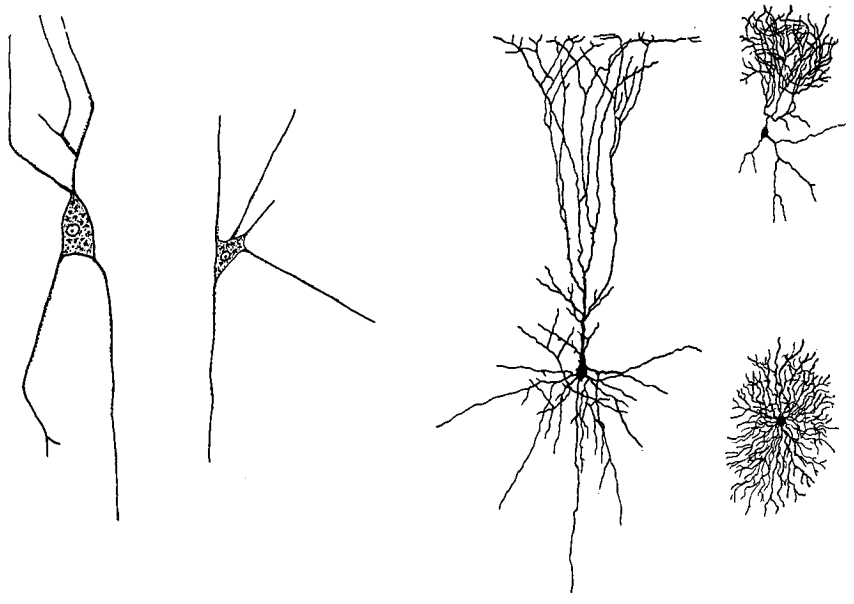


Abb. 113 Phylogenetische Zunahme der Dendritenzahl bei den Neuronen. Links: zwei multipolare Ganglienzellen aus dem ektodermalen Nervenplexus der Qualle *Rhizostoma* (nach BOZLER aus HANSTRÖM). Rechts: Ganglienzellen aus der Großhirnrinde des Menschen und zwar eine motorische Pyramidenzelle (III. Schicht) und zwei sensorische spindelförmige Körnerzellen. (Nach KÖLLIKER und CAJAL aus v. ECONOMO und KOSKINAS).

tionsvorteils wurden sie daher, d. h. in ihrer neurophysiologischen Grundlage, selektiv gefördert. Die Anpassung der Urteilsformen an die kausalgesetzlich bestimmte „materielle" Welt (= Welt der Reduktionsbestandteile) mußte dabei dazu führen, gerade die drei Grundfunktionen der Komparation, der Analyse und der Synthese zu entwickeln, die für die Verwertung der Reize bei den Handlungen im täglichen Dasein in erster Linie notwendig sind und auf denen auch alle komplizierteren Urteilsformen basieren (man vergleiche KANTS „Kategorien" und ihre kritische Besprechung bei TH. ZIEHEN 1913).

Auch die Verbindung von averbalen Urteilen zu averbalen Schlüssen kann zumindest für manche Vögel und Säugetiere vorausgesetzt werden. Schlüsse liegen offenbar schon bei dem von O. KOEHLER studierten „Zählvermögen" vor, soweit die Tiere, wie z. B. der Kolkrabe (Abb. 111), eine Punktzahl aufsuchen,

die jeweils erst durch ein zuvor wahrgenommenes Anweisemuster angegeben wurde. In Worten ausgedrückt würde der averbal ablaufende Schluß z. B. etwa lauten: Mustertafel zeigt 3 Punkte, also Futter da, wo eines der dahinterstehenden Schälchen einen Deckel mit 3 Punkten trägt.

Die Fähigkeit, derartige averbale Schlüsse zu machen, besteht also in einem Erfassen von Beziehungen (W. KÖHLER: „schlichtes Erfassen von Bedeutungen"), das in der neueren Tierpsychologie gewöhnlich auch als einsichtiges Handeln (= insight = reasoning) bezeichnet wird.

Das Wesentliche scheint mir dabei zu sein, daß der nervöse Ablauf entsprechender Handlungen nicht direkt vom Reizkomplex auf ererbten (Instinkte) oder erlernten Bahnen nach einer Zeit des Ausprobierens im Sinne von Versuch und Irrtum die motorische Antwort auslöst, sondern daß intracerebrale assoziative Abläufe zwischengeschaltet sind, die gewissermaßen experimentell schon im Hirn die günstigste Reaktionsmöglichkeit ausprobieren, was psychologisch als „Spiel der Motive" bezeichnet wird. Die psychischen Komponenten (Parallelkomponenten) eines solchen Ablaufes pflegen wir als „Nachdenken" zu bezeichnen, und ich stehe nicht an, diesen Terminus auch für die Tierpsychologie zu verwenden. Man kann sich den zugeordneten physiologischen, d. h. kausalen Ablauf dabei doch als völlig determiniert vorstellen: die Aktionsströme durchlaufen komplizierte, assoziativ verknüpfte Bahnen, die sich gegenseitig fördern oder hemmen und die zu verschiedenen motorischen Feldern ziehen, aber nur dort einen ausreichenden Effekt hervorbringen, wo sie in genügender Stärke (infolge besonders „eingefahrener" Bahnen oder als Resultante verschiedener Erregungszuflüsse: vgl. M. VERWORN 1920) ankommen. Einer solchen Vorstellung entspricht auch die Tatsache, daß schon beim Spiel der Motive oder beim Vorstellungsablauf ohne motorisches Resultat Aktionsströme in Muskelgruppen nachweisbar sind, die für die Beantwortung des Reizkomplexes in Frage kommen (vgl. z. B. ALLERS und SCHEMINSKY 1926, H. BERGER 1937 usw.), oder daß hier sogar leichte Einstellungs- und Intentionsbewegungen auftreten (vgl. TH. ZIEHEN 1924, p. 483 ff.). Bei diesem Spiel der Motive, bei dem Hemmungen von ungünstigen motorischen Beantwortungsmöglichkeiten hervorgerufen werden können, handelt es sich nun also um zunächst noch nicht verwirklichte zukünftige Reaktionsmöglichkeiten. Die Einsicht ist mithin zugleich Voraussicht und man kann wohl MC DOUGALL (1931) weitgehend zustimmen, wenn er geradezu beides identifiziert: „Insight is foresight". Die damit gegebene, außerordentlich erhöhte Plastizität des Handelns ist im Daseinskampf natürlich stets von Vorteil, und so mußte eine Fortentwicklung höherer Tiere mit einer Steigerung der Einsicht parallel laufen.

Weitere Beispiele für einfache einsichtige Handlungen sind schon mit vielen Umweglösungen höherer Tiere gegeben. Wenn ein Tier ein Ziel (etwa einen Futterbissen) anstrebt, aber durch ein dazwischengestelltes Gitter am Errei-

chen des Futters gehindert wird, so kann es durch Versuch und Irrtum den Umweg finden oder indem Versuch und Irrtum nur intracerebral als Spiel der Motive abläuft und derart zuerst „theoretisch" die richtige Lösung für den einzuschlagenden Weg gefunden wird. Im letzteren Fall liegt der Beginn einsichtigen Verhaltens vor.

Der Beginn einsichtigen Verhaltens ist weiterhin auch mit der echten Nachahmung gegeben, d. h. mit der Verknüpfung von visuellen oder akustischen Wahrnehmungen und Vorstellungen von anderen Individuen mit Bewegungs-Vorstellungen des eigenen Körpers. Es handelt sich ja hier nicht um beliebige zufällige Assoziationen, sondern um Übertragungen, bei denen positiv gefühlsbetonte Vorstellungen über die unmittelbare Zukunft der eigenen Tätigkeit den Assoziationsverlauf bestimmen. Im allgemeinen ist aber die Fähigkeit nachzuahmen im Tierreich, selbst bei Affen, viel geringer entwickelt, als gewöhnlich angenommen wird. Auch bei Papageien, manchen Stargattungen, sowie manchen anderen Singvögel, die viele Laute überraschend schnell nachzuahmen lernen, ist es möglich, daß dabei oftmals nur latente Assoziationen wachgerufen werden. Gewiß ist dies bei der Auslösung von Instinkten. Wenn in einer Kükenschar ein Tier zum ersten Male trinkt, folgen meist auch viele andere dem Beispiel, und wenn man mit dem Bleistift auf den Boden klopft, kann man die Küken zum Picken anregen (vgl. C. Lloyd Morgan 1909). In solchen Fällen handelt es sich nicht um „echte", d. h. auf einem Schlusse aufbauende Nachahmung, sondern um Auslösung einer Freßreaktion oder einer Freßstimmung. Immerhin bedarf gerade das Nachahmen von Tieren noch einer sorgfältigen Analyse unter genauer Beachtung der dabei auftretenden bzw. wahrscheinlichen assoziativen Abläufe. Die komplizierteren Schlüsse vermögen unter allen Tieren bekanntlich die Menschenaffen, speziell Schimpansen durchzuführen (W. Köhler 1921, R. M. u. A. W. Yerkes 1929 usw.), die Werkzeuge ohne Dressur zu verwenden wissen. Sie benutzen Stöcke zum Herabschlagen hochhängender Früchte, zum Graben oder als Waffe, sie schieben abseits stehende leere Kisten unter eine hochhängende Frucht und türmen auch mehrere Kisten übereinander, um von der obersten Fläche her das Ziel zu erlangen usf. Aber auch Kapuzineraffen sind, wie J. A. Bierens de Haan (1940) nachwies, zu derart einsichtigem Kistenauftürmen befähigt. Es ist wichtig, daß Affen bei Bewältigung solcher Aufgaben vielfach nicht der Versuch und Irrtums-Methode folgen, sondern die Lösungen sehr häufig spontan finden, daß also Versuch und Irrtum nur im Zentralnervensystem durchprobiert wurde. Es handelt sich mithin hier bereits um schöpferische Lösungen, die durch die starke Ähnlichkeit mit entsprechenden menschlichen Handlungen auch die Annahme ähnlicher parallellaufender psychischer Komponenten besonders nahelegen.

Wenn mit den genannten einsichtigen Handlungen die tiefe Kluft zwischen primitiven, heute lebenden Menschen und den höchsten Säugetieren an einer

wichtigen Stelle überbrückt erscheint, so darf man sich aber andererseits auch nicht darüber hinwegtäuschen, welch prinzipieller Unterschied und welcher enorme Vorteil für das Denken des Menschen damit gegeben ist, daß dieser im wesentlichen in Wörtern denkt, d. h. daß die zugeordneten hirnphysiologischen Vorgänge von den verschiedensten Hirnfeldern her Verknüpfungsmöglichkeiten mit der motorischen Sprachregion, der Brocaschen Region besitzen, die den Affen noch fehlt. Dadurch wurde für den Kulturmenschen ja erst die Unterscheidung der „Dinge" von den Wahrnehmungen und Vorstellungen möglich. Es ist in dieser Beziehung von großem Interesse, daß für den primitiven Menschen eine solche Differenzierung nur erst in geringem Maße gegeben ist und daß, worauf Th. Ziehen (1934, p. 31) hinwies, selbst in der älteren griechischen Literatur ein Terminus für Materie noch fehlt. Und es ist ja bekannt, wie es heute auch der naive Kulturmensch meist noch nicht fertigbringt, den „Dingen" die Qualitäten (rot, süß, hart) abzusprechen oder gar die übrigen Eigenschaften seiner Empfindungen und Vorstellungen kritischer zu werten. Für alle Tiere ist Wahrnehmung und Ding also in weitem Maße identisch.

Aber nicht erst beim Menschen, sondern schon bei höheren Tieren beginnt trotzdem bereits die entscheidende Zerlegung der erlebten Phänomene in wechselnde „psychische" Komponenten (Parallelkomponenten) und konstante „Materie" (Kausalkomponenten). Und schon ein Affe erfaßt Kausalzusammenhänge, wenn er die heterogensten Gegenstände benutzt, um eine hochhängende Frucht herabzuschlagen oder wenn er Kisten unter der Frucht auftürmt. Parallel mit dem Verlust so vieler ererbter Instinkte und mit der Gefährdung durch die wachsende Handlungsfreiheit setzt also schon bei höheren Tieren eine zunehmende Anpassung an die Wirklichkeit der kausalgesetzlichen „materiellen" Welt (an die „Reduktwirklichkeit" s. u.) ein, die beim Menschen dann zur Beherrschung dieser materiellen Welt führt. Der eindeutige Vorteil, der mit diesem phylogenetischen Vorgange verknüpft ist, hat die selektive Förderung jeweils begünstigter Typen gefördert. Es ist deshalb anzunehmen, daß sich alle Entwicklung von Denkvorgängen infolge dieser Bevorteilung und infolge der steten Korrektur falscher Abstraktionen durch die „Außenwelt" immer nur in sehr ähnlicher Weise vollziehen kann. M. Verworn (1910, 1920) sagte daher mit Recht (1920, p. 39): „Wenn auf dem Mars oder irgendeinem anderen Weltkörper denkende Wesen sich finden, dann ist ihr Denken von derselben Art wie unser Denken." Es ist meines Erachtens von sehr wesentlicher Bedeutung für die Beurteilung des gesamten Evolutionsprozesses, daß die schon mehrfach in dieser Schrift besprochene Zwangsläufigkeit (vgl. Kap. 4) auch gerade bei der Entwicklung unserer Denkformen anzunehmen ist.

Der so gewaltige Entwicklungsschritt vom Affen zum Menschen ist nun vor allem auch damit gegeben, daß der Mensch durch die Vielfältigkeit seiner Erfahrungen in noch heute stetig wachsendem Ausmaße in den Stand gesetzt

wurde, bestimmte Einsichten wegen ihrer hohen Verläßlichkeit als Wahrheiten zu betrachten. Wie sehr diese Wahrheiten freilich nur durch Erfahrungen bzw. durch den Mangel gegenteiliger Erfahrungen bedingt sind, können wir leicht beobachten, wenn wir eine Abbildung der Mondoberfläche betrachten: liegen hier die Lichter und Schatten der Höhenzüge so verteilt, daß sie dem Lichteinfall einer Lampe entsprechen, neben der wir das Bild ansehen, so erscheinen die Gebirge erhaben, und wir sind von der „Wahrheit" dieser Verhältnisse überzeugt. Drehen wir aber nun das Bild um 180 Grad herum, so daß ungewohnterweise die Richtung des Lichteinfalls der Lampe der Schattenverteilung auf dem Bilde zuwiderläuft, so sehen wir die Mondgebirge als Vertiefungen. Ähnliches liegt vor beim anscheinenden Schrägstehen von senkrechten Bauten, wenn wir im Zuge oder im Flugzeug in scharfer Kurve unsere eigene Körperachse unmerklich verändern oder wenn wir mit der Zungenoberfläche die unteren Schneidezähne berühren usw. Wahrheit ist für uns also die Übereinstimmung mit der vorherrschenden Erfahrung. Und selbst die „Gewißheit" geometrischer Axiome (z. B. gerade Linie = kürzeste Verbindung zwischen zwei Punkten) entsteht nur durch Erfahrung, wenn diese auch zum entscheidenden Teil in einem Ausprobieren der Möglichkeiten in unserer Vorstellung besteht (= paradigmatische Schlüsse im Sinne ZIEHENS).

E. Einfügung der Evolution von Phänomenen in ein philosophisches Weltbild

Unsere Betrachtungen über eine mögliche Phylogenese von Bewußtseinskomponenten konnten sich letztlich nur auf eine Kette von Analogieschlüssen gründen, die bei höheren Säugetieren noch einen hohen Grad von Gewißheit haben, dann aber beim weiteren Rückverfolgen von Stammesreihen zunehmend vager werden. Wir können zusammenfassend folgende Abstufung feststellen. 1. Einsichtige Handlungen führen in beschränktem Umfange zumindest Affen und Raubtiere durch, 2. Handlungen, die auf ein Zusammentreten von averbalen Urteilen zu averbalen Schlüssen schließen lassen, finden sich auch noch bei manchen Vogelgruppen (Psittaciden, Corviden). 3. Averbale Urteile lassen sich auf Grund des Verhaltens auch noch bei vielen Evertebraten annehmen. Dabei müssen wir uns aber darüber klar sein, daß ein solches „Urteil" ohne gedachte Wortkomponenten dem normalen menschlichen Urteil nur in den psychischen Grundtatsachen entsprechen würde. 4. Für averbale Begriffe gilt das gleiche. 5. Vorstellungen, zumindest im Sinne primärer Vorstellungen können wir bei allen Tieren vermuten, bei denen überhaupt Gedächtnisleistungen modifizierend in ihr Verhalten eingreifen, d. h. herab bis zu niederen Evertebraten. 6. Empfindungen können wir auf Grund der vorauszusetzenden Lückenlosigkeit des Stammbaumes („Omne vivum e vivo") und der allmählichen Übergänge bei allen Tieren annehmen, die Sinnesorgane bzw.

Sinnesreaktionen zeigen, d. h. eventuell „herab" bis zu den Protozoen. Mit den Empfindungen wären hier also auch deren Eigenschaften vorauszusetzen, d. h. auch Gefühlstöne.

Damit würden wir aber einfachste psychische Komponenten einer Organismengruppe zugestehen, die einige Gruppen enthält, die sich auch in das Pflanzenreich hinein erstrecken wie Flagellaten und Mycetozoen (= Myxomyceten). Da nun auch höhere Pflanzen Sinnesreaktionen zeigen (Tropismen, Taxien), denen z. T. Potentialschwankungen parallellaufen, die prinzipiell denen tierischer Erregungen ähneln, so erhebt sich die Frage, ob denn auch bei den Pflanzen noch Empfindungen auftreten könnten. Wir können diese Frage natürlich ebensowenig entscheiden wie für Protozoen, aber mit Rücksicht auf den stammesgeschichtlichen Zusammenhang dürfen wir sie jedenfalls nicht etwa mit Sicherheit verneinen. Wir müssen vielmehr zugestehen, daß bei Pflanzen die Möglichkeit eines Auftretens von Empfindungen einer uns selbstverständlich im einzelnen völlig unbekannten Art besteht. Allerdings wären die Empfindungen nicht untereinander verknüpft und schon deshalb von unseren menschlichen, in einem „Bewußtseinsstrom" eingebetteten Wahrnehmungen prinzipiell verschieden.

Andererseits führt die Frage von Empfindungen bei Protozoen auch zu dem Problem des ersten Auftretens von psychischen Komponenten überhaupt. Man könnte angesichts der vagen Schlußfolgerungen, die schon für die entsprechende Beurteilung von Protozoen nötig waren, eine noch weitergehende Diskussion mit einigem Recht ablehnen. Wir werden aber sehen, daß eine erkenntnistheoretische Behandlung der Frage gerade auch wieder die Analogieschlüsse bis zu niedersten Lebewesen herab stützen kann. Letztlich handelt es sich hier um das noch allgemeinere Problem, ob es überhaupt wahrscheinlich ist, daß sich irgendwann einmal in der Welt das „Psychische", korrekter gesagt, die Parallelgesetzlichkeit (s. u.), neu herausgebildet hat. Wir werden diese Frage am besten in der Weise diskutieren, daß wir zunächst eine von der eigenen Auffassung abweichende Darstellung zu Worte kommen lassen.

F. HEMPELMANN (1926, Kap. XIV), der die Behandlung des Problems mit einer bei Biologen leider sonst seltenen, klaren, erkenntnistheoretischen Stellungnahme verband, kam zu der Ansicht, daß das Bewußtsein in der Phylogenese wahrscheinlich spontan und plötzlich aufgesprungen ist. Er hält Protozoen und Pflanzen mit Sicherheit für unbeseelt und das Auftreten von Empfindungen, Gefühlen usw. selbst bei Insekten für fraglich. „Es ist durchaus möglich, daß den weitaus meisten Tieren überhaupt kein Bewußtsein zukommt" (p. 620). Als Gründe für diese Auffassung führt HEMPELMANN folgendes an: 1. in unserem persönlichen Erleben erweist sich das Bewußtsein als diskontinuierlich, d. h. durch Schlaf, Ohnmacht oder Narkose unterbrochen; 2. auch das Vorhandensein von Empfindungsschwellen lehrt, daß die Bewußtseinstatsachen diskontinuierlich aufspringen; 3. auch kompliziertes Hirngeschehen

kann ohne Parallelprozesse ablaufen (man könnte hier speziell auch auf die von HEMPELMANN nicht genannten automatisierten Handlungen wie Treppensteigen usw. verweisen); 4. auch das Leben ist anscheinend plötzlich entstanden, da es nichts „Halblebendes" gibt.

Nun sind diese Gründe aber wohl doch nicht so stichhaltig, wie es zunächst scheinen mag. 1. Die Diskontinuität unseres eigenen Bewußtseins ist kaum exakt zu erweisen. Wir können nur feststellen, daß der „Ich-Zusammenhang" gelegentlich unterbrochen ist. Die Ermittelung der Kontinuität unseres Bewußtseins bedeutet ein Sicherinnern, daß wir in der Vergangenheit Bewußtseinsprozesse hatten. Auch bei Unterbrechung des Zusammenhangs könnten aber in einzelnen Gebieten psychische Prozesse ablaufen, deren wir uns bei Wiederanknüpfung des Bewußtseinszusammenhangs nicht erinnern können, weil das Sicherinnern vermutlich doch durch irgendeine Form der Festigung, eben der verbindenden und in ihrer Tätigkeit vorübergehend (z. B. durch mangelnde Durchblutung bzw. O_2-Versorgung) gestörten Bahnen erfolgt. Gewiß kann man über die dem Sicherinnern zugrunde liegenden hirnphysiologischen Prozesse auch anderer Meinung sein, aber beweisend ist jedenfalls HEMPELMANNS erstes Argument nicht. 2. Das Vorhandensein von Empfindungsschwellen ist rein physiologisch dadurch bedingt, daß eine Erregung erst durch Reizvorgänge von einer gewissen Stärke zustande kommt. Diese Abschirmung der biologisch unwichtigen, unterschwelligen Reize hat sich phylogenetisch meist derart entwickelt, daß mit der Komplikation und Verfeinerung der Sinnesorgane die Schwellenwerte zunehmend herabgesetzt wurden. Damit ist schon angedeutet, daß die psychischen Prozesse nicht an absolute Schwellen gebunden sind, sondern prinzipiell auch bei Vorgängen auftreten können, die z. B. bei Gesichtsreizen die Grenze des Atomaren erreichen. Weiterhin ist zu bedenken, daß mit Überschreiten der jeweils bestehenden Schwelle der psychische Vorgang nicht plötzlich in voller Stärke einsetzt, sondern mit niederen Intensitäten, die ein allmähliches Entwickeln möglich erscheinen läßt. 3. Daß auch kompliziertes Hirngeschehen, z. B. eine automatisierte Handlung, ohne parallele psychische Prozesse ablaufen kann, besagt zunächst nichts gegen die Vorstellung einer allmählichen Phylogenese der Parallelprozesse. Im übrigen wissen wir auch hier nicht, ob nicht doch Bewußtseinsprozesse parallellaufen, die nur nicht in den Ich-Zusammenhang eingegangen sind. (Wir können uns z. B. automatisierter Handlungen erinnern.) 4. Die Plötzlichkeit der Entstehung des Lebendigen, die HEMPELMANN zum Vergleich heranzieht, hatten wir bereits im Kapitel 8 als unwahrscheinlich bezeichnen können.

Man könnte den von HEMPELMANN angeführten Gründen für eine Plötzlichkeit des Auftretens der Empfindungen aber noch einen weiteren zufügen: die in eine Reihenfolge gebrachten Qualitäten der Empfindungen zeigen im Gegensatz zu den Intensitäten keine Annäherung an einen Nullpunkt. Offenbar ist dies durch die spezifische Ausprägung der Sinnesorgane bedingt. Im menschlichen Auge gibt es nur Sehpurpur und im einzelnen noch nicht genauer analysierte Zapfensubstanzen, bei deren Umsetzungen entsprechend bestimmte Qualitäten auftreten. Die allmähliche phylogenetische Entwicklung der Qualitäten auseinander und ihr Beginn mit niedersten Intensitäten nach vorhergehender Empfindungslosigkeit, bleibt deshalb doch möglich. Ganz generell ist aber mit allen diesen Einwänden nichts gegen die Möglichkeit gesagt, daß Bewußtseinskomponenten von jeher existieren und, soweit sie auftreten (und dann eventuell diskontinuierlich), spezifischen physiologischen Abläufen stets und unabdingbar im Sinne einer gesetzmäßigen Verknüpfung zugeordnet sind. Und es muß dann weiterhin als prinzipiell unwahrscheinlich erscheinen, daß eine derart fundamentale Gegebenheit, wie sie die parallelgesetzliche Verknüpfung von „psychischen" und physiologischen Abläufen im Sinne eines gesetzmäßigen Zusammenhanges darstellt, irgendwann im Laufe einer allmählichen und stets kontinuierlichen Phylogenese plötzlich aufgesprungen ist.

Mit EDINGER, RICHET u. a. nur die Wirbeltiere für „beseelt" zu halten, oder nur allen mit Neuronen ausgestatteten echten Metazoen Parallelprozesse zuzuerkennen, liegt meines Erachtens schon aus diesem Grunde keine Veranlassung vor. Viel eher können wir nach allem, was wir bisher diskutierten, mit TH. FECHNER, W. WUNDT, TH. ZIEHEN, L. PLATE u. a. bei allem Lebenden psychische Prozesse in irgendeiner Form (Parallelprozesse) annehmen[1]). Gegen eine solche Hypothese läßt sich, wie erwähnt, jedenfalls kein zwingender Grund anführen, wenn auch andererseits die dafür genannten Analogieschlüsse eine immer schwächere Beweiskraft haben, je weiter wir uns im System von den höheren Wirbeltieren entfernen (vgl. auch TH. ZIEHEN 1921).

Nun ist aber auch, wie wir dies im 8. Kapitel besprachen, die Grenze zwischen dem Lebenden und dem Unbelebten stark verwischt durch die Stufenreihen, die uns mit Mikrokokken, Rickettsien, großen und kleinen Viren und Phagen, wenn auch nicht phylogenetisch, so doch morphologisch und physiologisch gegeben sind. Es besteht auch hier wieder die Schwierigkeit, mit einem bestimmten Grade des sukzessiven Auftretens der fundamentalen Lebenseigenschaften plötzlich das Aufspringen „erster" psychischer Prozesse anzunehmen. Andererseits besteht aber prinzipiell auch die Möglichkeit, gleichfalls dem Unbelebten und damit dem Anorganischen primitivste „psychische" Komponenten, exakter Parallelprozesse zuzusprechen.

Eine derartige hylopsychistische Auffassung wird zunächst den meisten Biologen sehr fernliegen. Es läßt sich indes mancherlei zu ihren Gunsten anführen, wobei es sich neben unseren besprochenen vergleichend-tierpsycho-

[1]) Wie tief die Vorstellung einer „Beseeltheit" zumindest aller Tiere in der Vorstellungswelt der Menschheit verankert ist, lehrt ja auch der in indischen Religionen seit mehr als drei Jahrtausenden verbreitete Seelenwanderungsglaube.

logischen Feststellungen hauptsächlich um Tatsachen der Erkenntnistheorie, schließlich aber auch sogar um Tatsachen der Mikrophysik handelt.

Da viele Biologen heute einer philosophischen Betrachtungsweise fernstehen, ist es notwendig, etwas weiter auszuholen. Es wird dies zugleich zum Verständnis des letzten Unterkapitels beitragen. Wenn wir über das uns hier interessierende Verhältnis des sogenannten „Psychischen" zum sogenannten „Materiellen" Klarheit gewinnen wollen, so ist dies nur auf der Grundlage exakter Erkenntnistheorie möglich. Alle erkenntnistheoretischen Betrachtungen müssen von dem ausgehen, über dessen Wirklichkeit kein Zweifel bestehen kann, da wir es unmittelbar erleben (und daher auch nicht definieren können), d. h. von dem Gegebenen: von Empfindungen, Vorstellungen, Urteilsvorgängen, „Gefühlen" und Willensregungen. Von einer Rose etwa kann ich mit Gewißheit angeben, daß ich rote und grüne Farbempfindungen habe, daß Tastempfindungen und Geruchsempfindungen hinzukommen, daß letztere von einem angenehmen Gefühl begleitet sind und daß all diese Empfindungen mit Denkvorgängen, d. h. mit Erinnerungsvorstellungen und Urteilen verknüpft sind, so z. B. mit dem Urteil „das ist eine Rose" oder „das ist eine Blume". All dies als unmittelbare Gewißheit Gegebene, diese Phänomene („Erscheinungen") im Sinne KANTS (ZIEHEN sagt treffender Gignomene = „Werdnisse", da nicht nur „Erscheinungen" in Frage kommen und auch kein Schein, sondern Gewißheit vorliegt) sind also etwas „Psychisches". Ob außerhalb meines Ichs eine „materielle" Rose vorhanden ist, weiß ich nicht so gewiß, oder ich kann es jedenfalls nur auf Grund verschiedener Schlußfolgerungen behaupten, wobei die mehrfache Wiederholung sehr ähnlicher Komplexe von Phänomenen, die ich in der Zeitfolge erlebe, und die Aussagen anderer „Ichs" von entscheidender Bedeutung für die Annahme der „Dieselbigkeit" der Rose sind. Als Biologe werde ich aber dabei einräumen, daß eine Rose außerhalb meiner eigenen Empfindungen und Vorstellungen zumindest nicht rot „ist", sondern daß diese Empfindung erst nach der Erregung von Zapfenzellen meiner Netzhaut durch Lichtstrahlen einer bestimmten Wellenlänge zustande kommt, daß sie auch nicht „duftet", sondern daß sich aus ihr nur bestimmte Moleküle lösen, die in meiner Riechschleimhaut chemische Prozesse auslösen, die zur angenehmen Geruchsempfindung führen, und daß die Blüte schließlich auch nicht „weich" ist, sondern daß diese Empfindung durch Stoß von Molekülen an meiner tastenden Hand bedingt ist. Und über die Masse, welche diese „materielle", qualitätenlose (nichtrote, nicht-duftende, nicht-weiche) Rose außerhalb meines Ichs zusammensetzt, belehrt mich die moderne Physik, daß ihr letztlich keine geometrischen Eigenschaften mehr zukommen (HEISENBERG), daß sie Korpuskel- und Wellencharakter in gleicher Weise hat (daher „Wellikel") und daß sie sich damit vorläufig jeder gedanklichen Nachbildung entzieht. So bleibt auch rein naturwissenschaftlich betrachtet von einer „materiellen" Rose nichts mehr übrig, das den „Dingen" im Sinne einer Betrachtung des naiven Realismus entspricht.

Nun ist ein Gegensatz von Materiellem und Psychischem aber erkenntnistheoretisch gar nicht gegeben, und es läßt sich, wie besonders TH. ZIEHEN (1934) überzeugend darlegte, kein Unterscheidungsmerkmal zwischen diesen angeblich so gegensätzlichen Komplexen angeben. Es ist nicht so, daß etwa, wie behauptet wurde, nur Materielles räumlich, beweglich, teilbar wäre, denn auch Gesichtsempfindungen sind räumlich geordnet, zeigen Bewegung und lassen Teile unterscheiden. Ein psychophysischer Dualismus besteht also gar nicht. Wohl aber lassen sich in den Phänomenen, zunächst in den Empfindungen, auf denen sich die Vorstellungen prinzipiell aufbauen, zwei Bestandteile unterscheiden, von denen die einen (z. B. die Wellenlänge) sich nach den Kausalgesetzen verändern, während die anderen (die Farbqualitäten) ihnen durch eine besondere Parallelgesetzlichkeit zugeordnet sind. Auch die Kausalkomponenten sind also „psychischer" Natur, und die Bezeichnung „psychisch" ist daher erkenntnistheoretisch entbehrlich und sogar verwirrend, da sie einen Gegensatz zu materiell involviert. Alles „Sein" ist für uns Menschen zunächst mit den Phänomenen (mit dem „Psychischen") gegeben, wie dies schon BERKELEY mit der Gleichsetzung „esse = percipi" aussprach. Es gehen somit an einem neutralen „letzten Etwas" (das aber nicht als substantieller „Träger" zu denken ist und deshalb besser auch nicht mit KANT als „Ding an sich" bezeichnet wird) kausalgesetzliche Änderungen vor sich, die von den Physikern letztlich als energetische bezeichnet werden, und andererseits parallelgesetzliche Änderungen, die primär als Empfindungen auftreten. Eine dritte Gesetzlichkeit, die logische, gilt für beide Bereiche.

Es ist nun die wichtigste philosophische Frage, ob auch außerhalb der Phänomene, d. h. außerhalb des Erlebten oder Erlebbaren eine „extraphänomenale" Wirklichkeit besteht. Wir pflegen dies ja gemeinhin ohne weiteres vorauszusetzen (so etwa, daß auch eine von keinem Lebewesen erblickte Rose wirklich sei). Zu einer solchen Vorstellung gelangen wir hauptsächlich durch Elimination der qualitativen und intensiven Eigenschaften der Empfindungen (des Rot, der Geruchsempfindung, des Weich usw., s. o.), d. h. durch einen Reduktionsvorgang. ZIEHEN bezeichnet daher die so gewonnenen reinen Kausalkomponenten, d. h. die Empfindungsbestandteile, für die nur noch die Kausalgesetzlichkeit gilt, als „Redukte". Die Lokalität der Empfindungen bleibt im Gegensatz zu den Qualitäten in ihrer Dreidimensionalität in den Redukten erhalten (und zwar im Sinne der euklidischen geometrischen Gesetzmäßigkeit). Die von KANT angenommene absolute „Subjektivität" unserer Raumanschauung ist nicht beweisbar. (Wohl ist aber zuzugestehen, daß die undefinierbare Eigentümlichkeit des Raumerlebnisses mit seinem oben—unten, rechts—links und vorn—hinten und seiner kontinuierlichen Ausfüllung des Gesichtsfeldes zu den Parallelkomponenten zu rechnen ist, daß also die räumlichen Eigenschaften der Redukte zum Unterschied von den lokalen Empfindungsmerkmalen besser als lokativische bezeichnet werden.) In entsprechender Weise bleibt auch die Temporalität der Empfindungen bei der Reduktion auf das Kausalgesetzliche mit ihrer Eindimensionalität, Stetigkeit und Nullpunktlosigkeit erhalten (aber auch hier ist das Vorhandensein eines wandernden Präsenzpunktes in der Empfindungszeit eine parallelgesetzliche Komponente, die uns veranlaßt, mit ZIEHEN nur von „temporativischen" Eigenschaften der Redukte zu sprechen). So kann nach Reduktion von allem Parallelgesetzlichen eine unerlebte, extraphänomenale Reduktwirklichkeit angenommen werden, die bei phylogenetischer Entwicklung von geeigneten Sinnesorganen erlebt werden kann. Mit dieser Annahme wird das positivistische Prinzip der Immanenz, d. h. der Beschränkung aller erkenntnistheoretischen Aussagen auf den Bereich des Gegebenen, der Phänomene, überschritten, aber nur im Sinne von transgredienten, aus dem Gegebenen gewonnenen (also nicht transzendenten) Schlußfolgerungen. Mit seiner Betonung des „psychischen" Charakters alles Gegebenen und der Ablehnung von „Materiellem" bleibt ein solcher „reduktiver (transgredienter) Realismus", wie ZIEHEN diese Richtung selbst nennt, doch immer noch im Bereich des Idealismus.

Die Parallelkomponenten, d. h. die parallelgesetzlichen Veränderungen der Phänomene zeichnen sich vor den Kausalkomponenten dadurch aus, daß sie qualitativer (ungeordnet oder Reihen ohne Nullpunkt) oder jedenfalls nicht nur quantitativer Natur sind wie die kausalgesetzlichen Änderungen (man vergleiche etwa die Farbenreihe und die Reihe der zugeordneten Wellenlängen). Sie sind nicht autonom, sondern stets bestimmten Kausalprozessen in Sinnes- oder Nervenzellen zugeordnet im Sinne einer völligen Parallelität, d. h. zwischen der letzten erregenden Kausalkomponente und der Empfindung ist kein Weg nachweisbar, Zwischenglieder fehlen. Umgekehrt ist die Weghaftigkeit für die kausalgesetzlichen Änderungen gerade kennzeichnend (weshalb die falsche Charakterisierung eines „Materiellen" durch die Räumlichkeit einen richtigen Kern hat). Für manche nervösen Vorgänge im Hirn läßt sich deshalb auch der Ablauf von der primären Erregung im Sinnesorgan über mannigfache Erregungen zentraler Ganglienzellen bis zur Erregung eines motorischen Erfolgsorgans in lückenloser Kette wahrscheinlich machen, wie dies schon M. VERWORN (1912, 1920) in seiner Mechanik des Geisteslebens versuchte, und nur bestimmten Stellen dieses Ablaufs sind Parallelprozesse zugeordnet (etwa bestimmte Empfindungen und Vorstellungen, das „Spiel der Motive" usw.). Die Parallelveränderungen sind nicht postponiert, sondern laufen instantan ab. Sie sind also von den Kausalkomponenten völlig unterschieden, d. h. durchaus akausal. Hier haben wir also eine Grenze des Kausalen erreicht, nicht schon in komplexen physiologischen Abläufen, in denen eine solche Grenze von den Vitalisten an jeweils wechselnden Stellen gesetzt wird. Erst hier bei der Zuordnung von Parallel- zu Kausalvorgängen können wir vom Irrationalen sprechen, d. h. von einer Zuordnung, die wir nicht weiter erklären, die wir nur erleben können.

Kehren wir nun zu unserer phylogenetischen Fragestellung zurück. Wir hatten festgestellt, daß die Möglichkeit besteht, auch bei einzelligen Lebewesen noch Parallelkomponenten anzunehmen, und daß vielleicht darüber hinaus die Parallelgesetzlichkeit ebenso „ewig" ist wie die Kausalgesetzlichkeit. Es wären also auch bei Molekülen und Atomen Parallelkomponenten in irgendeiner Form vorauszusetzen. Diese können aber erst dann als solche erfaßt werden, wenn die betreffenden Moleküle zur psychophysischen Substanz (Nerven- und Sinneszellen) eines Lebewesens gehören, so daß sich die Parallelkomponenten in einen Bewußtseinszusammenhang einfügen, der „erlebt" werden kann. Eine solche hylopsychistische Auffassung wird noch erleichtert durch die Tatsache, daß, wie erwähnt, derzeit selbst physikalisch die „Materie" in Energiefelder („Wellenpakete") also etwas eigentlich „Immaterielles" aufgelöst ist.

Man könnte nun aber gegen eine hylopsychistische Auffassung den Einwand erheben, daß sich mit dem Auftreten neuer Parallelkomponenten, z. B. der Gehörsempfindungen, auch neue Parallelgesetze ergeben haben, daß also die Parallelgesetzlichkeit eine Evolution durchgemacht hat und mithin überhaupt einmal — zunächst nur im Rahmen des irdischen Ablaufs betrachtet — „angefangen" hat im Gegensatz zur Kausalgesetzlichkeit, die unveränderlich besteht, wenn die Kausalwirkungen sich auch komplizieren konnten. Th. Ziehen (1913, p. 249) stellte in diesem Sinne zusammenfassend fest: „komplizierte Komplexe von Reduktionsbestandteilen werden von der unveränderlichen Kausalgesetzlichkeit geschaffen und zerstört und wieder geschaffen und zerstört, und dementsprechend kommen und gehen die Parallelwirkungen mit ihren neuen Gesetzen". Indes darf man einen solchen fundamentalen Unterschied hinsichtlich der Existenzdauer der beiden Gesetzlichkeiten meines Erachtens wohl doch in Zweifel ziehen. Betrachten wir zunächst nur die Entwicklung der Erde bzw. unseres Sonnensystems, so ist festzustellen, daß nicht nur die Parallelkomponenten, sondern auch die Kausalkomponenten eine Entwicklung ihrer Gesetzlichkeit durchmachten: solange es sich nur erst um einen Gasball handelte, existierten noch keine Gesetze des osmotischen Drucks, der Siedepunktserhöhung und Gefrierpunktserniedrigung, keine Hebelgesetze, Pendelgesetze usf. Wohl waren diese Gesetze implicite in den bereits herrschenden Gesetzen der Gravitation, der Diffusion usw. enthalten, aber es ist doch auch ebensowohl vorstellbar, daß die Gesetze der Zuordnung von Parallelkomponenten zu bestimmten kausalen Vorgängen sich in gleicher Weise entwickelt haben.

Wir wollen nun diese erkenntnistheoretischen Fragen hier nicht weiter ausspinnen und lediglich feststellen, daß eine hylopsychistische Vorstellung mit vielen Erkenntnissen der Naturwissenschaft gut in Einklang zu bringen ist und vielleicht den Anforderungen am besten genügt, die wir an ein universales Weltbild stellen müssen. Spinozas berühmter Satz: „Omnia, quamvis diversis gradibus, anima sunt" ist daher in irgendwelchen Modifikationen (auf identistischer wie parallelistischer Grundlage) von vielen Philosophen übernommen oder doch als möglich bezeichnet worden. Verwiesen sei hier nur auf E. Mach, W. Wundt, E. von Hartmann, E. Haeckel, Th. Fechner, Th. Ziehen u. a. Für den Zoologen ist in diesem Zusammenhange auch die Auffassung H. Spemanns (1943) von Interesse, der vor allem auf Grund der Tatsache, daß eine ursprünglich zur Bildung von Haut bestimmte Zellgruppe bei frühzeitiger Transplantation in die Kopfregion auch Hirn bilden kann, zu der Ansicht kam, „daß der Organismus in allen seinen lebendigen Teilen ‚beseelt' ist" .... „daß wir also auf Teilen des Körpers stehen und gehen, mit denen wir auch denken könnten, wenn sie sich an anderer Stelle des Ganzen entwickelt hätten".

F. Parallelprozesse und somatische Evolution

Hylopsychistischen Vorstellungen heutiger Biologen liegt nun allerdings in vielen Fällen auch das Bestreben zugrunde, damit eine vitalistische Auffassung zu stützen. Verführt doch die Unmöglichkeit, manche Lebensvorgänge z. Zt. ausreichend kausal analysieren zu können, nur allzu leicht dazu, das Eingreifen von Parallelprozessen in die kausalen Abläufe anzunehmen im Sinne einer psychophysischen Wechselwirkung. Die Freiheit des menschlichen Willens liefert dabei oftmals das Modell für derartige Hypothesen einer Entelechie (Driesch), einer Zellintelligenz (Pauly) oder eines „élan vital" (Bergson). Wie wir sahen, ist es aber wahrscheinlich, daß die Willensvorgänge keine prinzipiell andersartigen Parallelkomponenten enthalten, sondern daß sie durch den nezessitierten Vorstellungsablauf verständlich werden. Und gerade im Tierreich ist der Wille gewiß nicht „frei", sondern von der Stärke der Erregung und ihrer Gefühlsbetonung (Stimmungen) und auch von den ererbten Assoziationsbahnen abhängig. Vor allem aber liegt kein Anzeichen dafür vor, daß in den nervenphysiologischen Abläufen die Kausalreihen nicht ebenso lückenlos abliefen, wie bei allen anderen physiologischen Prozessen. Es ist weder theoretisch zu erwarten noch praktisch feststellbar, daß etwa irgendwo die Kausalgesetzlichkeit durchbrochen wäre bzw. eine Lücke aufwiese, in der nun die kausalen Parallelprozesse „eingreifen", d. h. doch selber als „Ursache" wirken könnten. Die Parallelkomponenten sind im Gegenteil gerade wegen ihres steten Parallellaufens so bezeichnet worden (man hat sie deshalb auch als Epiphänomene angesprochen).

Als noch viel unwahrscheinlicher muß natürlich gelten, daß die Parallelkomponenten der Willensvorgänge (z. B. „élan vital") auch final in nichtnervöse physiologische Abläufe eingreifen könnten, wie dies von manchen Vitalisten speziell zur „Erklärung" noch unanalysierter, entwicklungsphysiologischer Prozesse angenommen wird. Erklärt wird jedoch dadurch nichts, sondern es wird nur ein unbekannter Vorgang mit einem Begriff umschrieben, dem keine tatsächlichen Feststellungen zugrunde liegen. So besagt es z. B. gar

nichts, wenn R. Woltereck (1940) voraussetzt, daß ein „ontisches Zentrum", ein „unräumliches Innen" sich „materiell ausdrückt", „auf andere Sachverhalte intendiert" usw. (Wobei wir ganz davon absehen, daß allen Empfindungen als Eigenschaft auch Lokalität zukommt, ein „unräumliches Innen" also auch erkenntnistheoretisch nicht verständlich ist und daß ein bildlicher Vergleich wie „innen" und „außen" gar nichts erklärt).

Und ganz Entsprechendes gilt nun auch für die gelegentlich aufgetauchte Hypothese, daß Willensprozesse die großen Züge der Evolution beherrschten, wie dies neuerdings vor allem von K. Beurlen (1937) ausgesprochen wurde (p. 222): „Es ist der Trieb, eine autonome, eigene Gestaltung zu verwirklichen, d. h. also ein Wille zur Eigengestaltung" (vgl. auch F. Schuh, 1937). Derartige Auffassungen waren gerade bei Paläontologen vielleicht noch am ehesten verständlich, solange die allenthalben erkennbaren orthogenetischen Reihen und die immer wiederkehrende „Gestalt" (der Cyclus) der stammesgeschichtlichen Abläufe unerklärbar erscheinen konnten. Ich hoffe, nun aber mit diesem Buche gezeigt zu haben, daß auf Grund der heutigen zoologischen Kenntnisse auch diese Regelhaftigkeiten einer Analyse und einer Deutung zugänglich sind und daß wir deshalb auch nicht das Eingreifen von Parallelprozessen in den sonst so lückenlosen Kausalablauf zu fordern brauchen.

11. Schlußbetrachtungen

Überblicken wir noch einmal die so vielgestaltigen Probleme der transspezifischen Evolution und die bei ihrer Analyse an Hand eines ungeheuren Tatsachenmaterials gewonnenen Ergebnisse, so dürfen wir wohl feststellen, daß sich ein Gesamtbild gestaltet, das an nicht wenigen Stellen noch unfertig ist, dessen wesentliche Linien indes doch bereits festliegen. Wenn manche Sonderfragen bislang auch noch mit einem „Ignoramus" beantwortet werden müssen, so scheint es doch nicht notwendig, ein „Ignorabimus" hinzuzufügen, wie es einst durch du Bois-Reymond geschah. Die schon von W. Harvey am Beginn des 17. Jahrhunderts ausgesprochene und immer wieder erhärtete Erkenntnis: „Omne vivum e vivo" veranlaßt uns, auch da, wo Lücken in der Überlieferung vorliegen, die ungeheure Formenmannigfaltigkeit der Organismen einem einheitlichen Stammbaum zuzuordnen. Es ist ein mächtiger Stammbaum mit vielen Ästen, darunter auch toten, an dessen feinsten Verzweigungen aber jeweils auf ungeheure Individuenzahl verteilt das Leben weiterglimmt, das den gegenwärtigen Stand des Erbstromes anzeigt, der den ganzen Stammbaum zu einer Einheit verbindet. Diese Formenaufspaltung ist letztlich durch die stetige ungerichtete Mutation bedingt und durch die jeweiligen Ausleseverhältnisse in bestimmte Richtungen gelenkt. Der Vorgang der Formenbildung ist, wie wir sahen, weitgehend zwangsläufig bestimmt.

Trotz der Großartigkeit des entworfenen Evolutionsbildes wird sich aber wohl mancher Biologe auch nicht verhehlen, daß ihm ein wesentlicher Zug unbefriedigend erscheint: die Erklärung auch der Höherentwicklung der Organismenwelt und selbst der Herausbildung des Menschengeschlechts durch die „Zufälligkeiten" der im ganzen richtungslosen Mutation und der natürlichen Auslese. Ist doch, wie wir in diesem letzten Kapitel sahen, mit der somatischen Evolution auch die Entwicklung der Parallelkomponenten, die Herausbildung unserer Empfindungs-, Vorstellungs-, Willens- und Gefühlsvorgänge unlösbar verknüpft.

Nun hatten wir schon bei der Besprechung der Höherentwicklung nachdrücklich darauf verwiesen, daß mit dem Begriff der Zufälligkeit nur die Unanalysierbarkeit äußerst komplexer, im einzelnen aber durchaus kausal determinierter Abläufe umschrieben wird. Und das „Unbefriedigtsein" ist gewiß kein ausreichender Einwand und dürfte eigentlich nur ein Ansporn sein, die noch unvollkommenen Ergebnisse weiter zu vertiefen, aber es hat doch seine Wurzel wohl in dem Gefühl, daß diese Resultate mit manchen Zügen unseres übrigen Weltbildes nicht harmonieren. Meines Erachtens sind nun aber diese Bedenken

gegenstandslos. Gerade die Tatsache, daß wir erkennen, wie das Weltgeschehen einschließlich aller einzelnen Vorgänge der somatischen wie der „psychischen" Evolution eingebunden ist in die große Dreigesetzlichkeit, die kausale, die parallele und die logische, führt doch zu einem Weltbilde von gewaltiger Erhabenheit. Wir wollen dabei auch noch einmal bedenken, daß dieses Weltbild ein idealistisches ist, da uns primär nur „Psychisches" gegeben ist, ein Gegensatz von Subjekt und Objekt, von Materie und Seele gar nicht besteht und auch eine abstrahierte „Reduktwelt" des Naturforschers nicht außerhalb des „Bewußten" gesucht zu werden braucht. Die Dreigesetzlichkeit des Gegebenen, die uns auch speziell die Vorstellung einer „Allbeseelung" nahelegt (wobei wir natürlich nicht nur an den menschlichen Ich-Zusammenhang des Seelischen denken dürfen), läßt sich gewiß auch mit einem rein geisteswissenschaftlich erarbeiteten Weltbilde in Einklang bringen. Es ist eine Frage der persönlichen Einstellung, ob man derartige hylopsychistische Vorstellungen einer theistischen Gesamtauffassung einfügen will, ob man mit SPINOZA von einem „deus sive mundus" oder mit GOETHE von einer „Gott-Natur" spricht, oder ob man sich ohne diese oder ähnliche in der Geistesgeschichte der Menschheit geläufig gewordenen Umschreibungen mit dem Eingefügtsein in die letztlich nicht erfaßbare Weltgesetzlichkeit genügen läßt.

Literaturverzeichnis

O. ABEL: Das Entwicklungstempo der Wirbeltierstämme. Schrift. Ver. Verbreit. naturwiss. Kenntn. Wien 58, 91—120, 1918. — Ders.: Lehrbuch der Paläozoologie. Jena 1920. — Ders.: Das biologische Trägheitsgesetz. Biol. Generalis 4, 1—102, 1928. — Ders.: Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena 1929. — Ders.: Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere. Jena 1931. — W. ADAM: Cephalopoda. In: Res. Sci. Croisières „Mercator", vol. 3. Mém. Mus. Hist. Nat. Belge 2. sér., fasc. 21, 1941. — I. AGRELL: Studies of the postembryonic development of Collemboles. Arkiv f. Zool. 41, A, Nr. 12, 1948. — W. B. ALEXANDER: The index of heron population 1940. Brit. Birds, 34, 1941. — ALLERS und SCHEMINSKY: Über Aktionsströme der Muskeln bei motorischen Vorstellungen und verwandten Vorgängen. Pflügers Arch. 212, 1926. — W. W. ALPATOV: Über die homogame und pangame Paarung im Tierreiche. Zool. Anz. 62, 329—331, 1925. — W. W. ALPATOV and A. M. BOSCHKO-STEPANENKO: Variation and correlation in serially situated organs in insects, fishes and birds. Amer. Naturalist 62, 409—424, 1928. — R. ALTEVOGT: Vergleichend-psychologische Untersuchungen an Hühnerrassen stark unterschiedener Körpergröße. Z. f. Tierpsychol. 8, 75—109, 1951. — F. ALVERDES: Das Lernvermögen der einzelligen Tiere. Z. f. Tierpsychol. 1, 1937. — F. ALVERDES und F. BRAMSTEDT: Erwiderung auf das KOEHLERsche Nach- und Schlußwort. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1939, 470—473. — D. AMADON: The Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepanididae). Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 95, Art. 4, 1950. — U. D'ANCONA: Der Kampf ums Dasein. Eine biologisch-mathematische Darstellung der Lebensgemeinschaften und biologischen Gleichgewichte. 196 S., Berlin 1939. — Ders.: Grandezza nucleare e poliploidismo nelle cellule somatiche. Monit. zool. ital. 50, 225—231, 1939. — K. ANDER: On the correlation between body length and ovopositor length in Ensifera (Salt.). Opuscula Entomologica, 1948, 64—68. — R. CH. ANDREWS: A remarkable case of external hindlimb in a Humpback Whale. Amer. Mus. Novit. 9, 1921. — W. D'ARCY-THOMPSON: Growth and form. Cambridge 1917. — C. U. ARIENS-KAPPERS: Feinerer Bau und Bahnverbindungen des Zentralnervensystems. In: BOLK, GÖPPERT, KALLIUS, LUBOSCH, Handb. vergl. Anat. d. Wirbelt. Bd. 2, 1. Hälfte, 319—486, Berlin-Wien 1934. — ARISTOTELES: Über Sinn und Sinnliches. Werke übers. von S. A. KREUZ, Bd. 2, Stuttgart 1847. — L. ARMBRUSTER, H. NACHTSHEIM und TH. ROEMER: Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. Z. ind. Abstammungs- und Vererbungsl. 17, 273—355, 1917. — W. ARNDT: Abschließende Versuche zur Frage des „Zähl"-vermögens der Haustaube. Z. f. Tierpsychol. 3, 88—142, 1939. — W. ARNDT: Der prozentuale Anteil der Parasiten auf und in Tieren im Rahmen des aus Deutschland bisher bekannten Tierartenbestandes. Z. f. Parasitenkunde 11, 684—689, 1940. — Ders.: Die Anzahl der bisher in Deutschland (Altreich) nachgewiesenen rezenten Tierarten. Zoogeogr. 4, 28—92, 1941. — Ders.: Das „philippinische Elefantenohr" *Spongia thienemanni* n. sp. Zugleich ein Überblick über unsere bisherige Kenntnis des Vorkommens geographischer Rassen bei Meeresschwämmen. Arch. f. Hydrobiol. 40, 381—442, 1943. — S. ARRHENIUS: Das Werden der Welten, 1907. — A. AUDOVA: Aussterben der mesozoischen Reptilien. Palaeobiologica 2, 1929. — C. AUERBACH: Chemical mutagenesis. Biol. Rev. Cambridge 24, 355—391, 1949. — H. AUTRUM: Über Gehör und Erschütterungssinn bei Locustiden. Z. f. vergl. Physiol. 28, 580—637, 1941.

E. BABAK: Die Mechanik und Innervation der Atmung. In: WINTERSTEIN, Handb. vergl. Physiol. Bd. 1, 2. Hälfte, 265—1027, Jena 1921. — G. BACKMAN: Wachstum und organische Zeit. Bios Bd. 15, Leipzig 1943. — K. E. VON BAER: Über die Entwicklungsgeschichte der Tiere. Königsberg 1828. — Ders.: Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. Petersburg 1876. — E. BALDI: Différents mécanismes d'isolement au sein de populations de crustacés planktiques. In: Symposium sui fattori ecologici e genetici

della speciazione negli animali. La Ricerca Scientif. 19, Suppl., 1949. — Ders.: Phénomène de microévolution dans les populations planktiques d'eau douce. Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich 95, 89—114, 1950. — J. M. Baldwin: Development and evolution. New York and London 1902. — B. J. Balinsky: On the determination of entodermal organs in Amphibia. C. R. Ac. Sci. Paris (N. S.) 20, 215—217, 1938. — F. Baltzer: Chimären und Merogone bei Amphibien. Revue Suisse Zool. 57, 93—114, 1950 (a). — Ders.: Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution. Rev. Suisse Zool. 57, 451—477, 1950. — E. D. Bartels: Studies on hereditary dwarfism in mice 3. Development of the adrenals in dwarf mice. Acta path. scand. (Kobenh.) 18, 20—35, 1941. — Basler: Arch. ges. Physiol. 143, 1911. — M. Bates: Hybridization experiments with *Anopheles maculipennis*. Amer. J. Hyg. 29, 1—6, 1939. — R. Bates, Th. Laanes and O. Riddle: Evidence from dwarf mice against the individuality of growth hormone. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 33, 446—450, 1935. — H. Bauer: Karyologische Notizen I. Über generative Polyploidie bei Dermapteren. Z. f. Naturforsch. 2b, 63—66, 1947. — H. Bauer und N. W. Timoféeff-Ressovsky: Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. In: Heberer, Evolution d. Organismen, 335—429, Jena 1943. — G. W. Beadle: Genes and the chemistry of the organism. Science in Progress 5, 166—196, 1947. — E. Becker: Die Gen-Wirkstoff-Systeme der Augenausfärbung bei Insekten. Naturw. 26, 433—440, 1938. — C. E. Beecher: The origin and significance of spines. A study in evolution. Amer. J. Sci., ser. 4, vol. 6, 1—20, 125—136, 249—268, 329—359, 1898. — Ders.: Studies in evolution, 1901. — G. R. de Beer: Embryologie and evolution. Oxford 1930. — Ders.: Embryos and ancestors. Oxford 1940. — D. Beheim-Schwarzbach: Über den taxonomischen und isolierenden Wert der Forcepsvariationen einiger Caraboidea. Z. Morph. Ökol. 39, 21—46, 1943. — N. Beklemishev und A. N. Zhelochovtsev: Die geographische Verbreitung von *Anopheles maculipennis* und seiner Unterarten in URSS. Med. Parasitol. 6, 819—835, 1937 (russ., franz. Zus.). — L. Benick: Die höhlenbewohnende Silphide *Choleva holsatica*, ein Beispiel für die Altersbestimmungsmöglichkeit rezenter Tierformen. Verh. 7. Intern. Kongr. Entom. Berlin 1, 16—25, 1939. — J. Beninde: Zur Naturgeschichte des Rothirsches. Monogr. Wildsäugetiere. Bd. 4, Leipzig 1937. — Ders.: Die Fremdblutkreuzung (sog. Blutauffrischung) beim deutschen Rotwild. Z. f. Jagdkde., Sonderh., Neudamm und Berlin 1940. — S. B. Benson: Geographic variation in *Neotoma lepida* in Arizona. Occas. Pap. Mus. Zool. Un. Michigan, Nr. 317, 1935. — E. S. Berg: Nomogenesis or evolution determined by law. London 1926. — Ders.: Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas. Zoogeogr. 1, 107—208, 1933. — Ders.: Die bipolare Verbreitung der Organismen und die Eiszeit. Zoogeogr. 1, 449—484, 1933. — Ders.: Über die amphiboreale (diskontinuierliche) Verbreitung der Meeresfauna in der nördlichen Hemisphäre. Zoogeogr. 2, 393—409, 1935. — H. Berger: Experimentell-anatomische Studien über die durch den Mangel optischer Reize veranlaßten Entwicklungshemmungen im Occipitallappen des Hundes oder der Katze. Arch. f. Psychiatrie 33, 1901. — Ders.: Physiologische Begleiterscheinungen psychischer Vorgänge. In: Bumke und Foerster, Handb. Neurol. Bd. 2, 492—526, 1937. — Ders.: Das Elektrencephalogramm des Menschen. Nova Acta Leopoldina, Bd. 6, B, Nr. 39, Halle (S.) 1938. — C. Bergmann: Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. Götting. Stud. 1847, I. Abt., 595—708. — C. Bergmann und R. Leuckart: Anatomisch-physiologische Übersicht des Thierreichs. 2. Aufl. Stuttgart 1885. — C. Ch. Beringer: Die Urwelt. Die Geschichte der Erde und des Lebens. Stuttgart 1951. — J. Berlioz: La vie des Colibris. Paris 1944. — J. D. Bernal: The physical basis of life: London 1951. — L. von Bertalanffy: Stoffwechseltypen und Wachstumstypen. Biolog. Zentralbl. 61, 510—532, 1941. — Ders.: Theoretische Biologie. 2 Bde. Berlin 1932 und 1942, 2. Aufl. Bern 1951. — Ders.: Bemerkungen zum Modell der Elementareinheiten. Naturwiss. 32, 26—32, 1944. — Ders.: Das biologische Weltbild. Bd. 1. Bern 1949. — Ders.: Metabolic types and growth types. Amer. Naturalist 85, 111—117, 1951. — K. Beurlen: Funktion und Form in der organischen Entwicklung. Naturwiss. 20, 1932. — Ders.: Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena 1937. — R. Beutner: Life's beginning on the earth. Baltimore 1938. — J. A. Bierens de Haan: Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung. Leiden 1940. — L. C. Birch,

Th. Park and M. B. Frank: The effect of intraspecies and interspecies competition of the fecundity of two species of flour beetles. Evolut. 5, 116—132, 1951. — G. Birukow: Entwicklung des Tages- und des Dämmerungssehens im Auge des Grasfrosches (*Rana temporaria L.*). Z. vergl. Physiol. 31, 322—347, 1949. — F. Blair: Population density, life span, and mortality rates of small mammals in the Blue-Grass Meadow and Blue-Grass-Field Associations of Southern Michigan. Amer. Midland Naturalist 40, 395—419, 1948. — W. F. Blair and W. E. Howard: Experimental evidence of sexual isolation between three forms of mice of the cenospecies *Peromyscus maniculatus*. Contrib. Labor. Vertebr. Biol., Michigan, Nr. 26, 1944. — H. Blank: Tiergröße und Stoffwechsel. Pflügers Archiv 234, 310—317, 1934. — F. S. Bodenheimer: Der Massenwechsel in der Tierwelt. Grundriß einer allgemeinen tierischen Bevölkerungslehre. Atti 11. Congr. Intern. Zool. Padova (1930). Arch. Zool. Ital. 26, 98—111, 1931. — H. von Boetticher: Die Formenkreisbildung bei den Raken, Gattung *Coracias* Linnaeus. Senckenbergiana 22, 362—369, 1940. — Ders.: Artenkreise oder Gattungen und Untergattungen. Z. f. Naturwiss. (Halle) 94, 52—60, 1941. — Ders.: Die Verwandtschaftsbeziehungen der afrikanischen Papageien (*Poicephalus* und *Agapornis*). Zool. Anz. 145, 10—27, 1944. — G. Bohn: Sur les mouvements oscillatoires des *Convoluta roscoffensis*. Compt. Rend. Ac. Sci. Paris, 137, 1903. — S. T. Bok: The branching of the dendrites in the cerebral cortex. Proc. Kon. Ak. Wetensch. Amsterdam 39, Nr. 10, 1936. — S. T. Bok and M. J. van Erp Taalman: The size of the body and the size of the number of the nerve cells in the cerebral cortex. Acta Neerland. Morphol. 3, 1—22, 1939. — H. Böker: Über die Ontogenese hochdifferenzierter anatomischer Konstruktionen. Verh. anatom. Ges. 36: Anat. Anz. 63, Erg.-Heft, 96—108, 1927. — Ders.: Artumwandlung durch Umkonstruktion, Umkonstruktion durch aktives Reagieren der Organismen. Acta biotheoret., A, vol. 1, 17—34, 1935. — Ders.: Was ist Ganzheitsdenken in der Morphologie. Z. ges. Naturwiss., 1936, 253—276. — L. Bolk: Das Problem der Menschwerdung. Jena 1926. — P. Borey: Contribution a l'étude génétique et biogéographique de *Zygaena ephialtes* L. Rev. Suisse Zool. 48, 1—90, 1941. — Th. Boveri: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904. — F. von Boxberger: Vergleichende Untersuchungen über das visuelle Lernvermögen bei weißen Ratten und weißen Mäusen. Z. f. Tierpsychol. 9, 433—451, 1953. — F. W. Braestrup: Progressive clines. Nature 156, 337—339, 1945. — F. Bramstedt: Dressurversuche mit *Paramaecium caudatum* und *Stylonychia mytilus*. Z. f. vergl. Physiol. 22, 490—516, 1935. — A. Brandt: Sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux. Bull. Soc. Imp. Naturalistes, Moscau 40, 525—543, 1867. — H. Braun: Über das Unterscheidungsvermögen unbenannter Anzahlen bei Papageien. Z. f. Tierpsychol. 9, 40—91, 1952. — A. Brehm: Die Säugetiere. In: Brehms Tierleben: Bearb. von L. Heck und M. Hilzheimer, 4 Bde., Leipzig und Wien 1912—1916. — H. Breider: Eine Erbanalyse von Artmerkmalen geographisch vikariierender Arten der Gattung *Limia*. Z. Vererbungsl. 71, 441—499, 1936. — E. Bresslau: Turbellaria. In: Kükenthal-Krumbach, Handb. d. Zool., Bd. 2, I. Hälfte (1), 52—320, Berlin und Leipzig 1928—1933. — A. Bretscher und P. Tschumi: Gestufte Reduktion von chemisch behandelten *Xenopus*-Beinen. Rev. Suisse Zool. 58, 391—398, 1951. — St. Breuning: Monographie der Gattung *Carabus* L. Bestimm. Tab. europ. Coleopt. H. 104—110, Troppau 1932—1936. — Ders.: Beitrag zur Wertung der Geschlechtsorgane für die Systematik. Z. Morph. Ökol. 39, 523—526, 1943. — R. Brinkmann: Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math. Nat. Kl., N. F. 13, 1929. — H. Broch: Hydroida. In: Kükenthal-Krumbach, Handb. d. Zool. Bd. 1, Berlin 1924. — J. L. Brooks: Speciation in ancient lakes. Quart. Rev. Biol. 25, 131—176, 1950. — R. Broom and G. W. H. Schepers: The South-African fossil ape-men. The Australopithecinae. Transvaal Mus. Mem. 2, 1946. — H. G. Bronn: Allgemeine Einleitung in die Naturgeschichte. Stuttgart 1853. — Graham Brown: Die Großhirnhemisphären. In: Bethe, Embden usw., Handb. norm. u. path. Physiol. Bd. 10, 418—522, Berlin 1927. — E. Th. von Brücke: Gehirnphysiologie, allgemeine und vergleichende. Handwörterb. Naturwiss., 2. Aufl., Bd. 4, 810—850, Jena 1934. — R. Brummelkamp: Über das Verhältnis der Oberfläche des Frontalhirns zu derjenigen des ganzen Gehirns bei höheren Affen und Menschen. P. Kon. Ak. Wetensch.

Amsterdam 41, 1127—1133, 1938. — Ders.: Das Wachstum der Gehirnmasse mit kleinen Cephalisierungssprüngen (sog. $\sqrt{2}$-Sprüngen) bei den Rodentiern. Acta Neerland. Morphol. 2, 188—194, 1939, — . . . bei den Ungulaten, Ibidem, 260—267, — . . . bei Amphibien und Fischen, Ibidem, 268—271. — Ders.: Number of cortex cells and spinal cord length in mice, rats, Guinea pigs and rabbits. Acta Neerland, Morphol. 3, 278—281, 1940. — Ders.: On the dependence of the weight of the brain on the 2/9, resp. the 5/9 power of the weight of the body. Kon. Nederl. Ak. Wetensch. Proc., 49, Nr. 6, 1946. — L. Bucciante e E. de Lorenzi: Rapporti numerici fra cellule multipolare a cellule dei coni e bastoncelli in animali di differente mole somatica. Monit. Zool. Ital. 41, 103—111, 1930. — P. Buchner: Tier und Pflanze in Symbiose. 2. Aufl., Berlin 1930. — A. de Buck, E. Schoute and N. H. Swellengrebel: Crossbreeding experiments with Dutch and foreign races of *Anopheles maculipennis*. Riv. Malariol. 13, 1—29, 1934. — S. S. Buckman: Brachiopod Homoeomorphy. Quart. J. Geol. Soc. 62, 1906. — Ders.: Yorkshire type ammonites. I. London 1909. — W. von Buddenbrock: Grundriß der vergleichenden Physiologie, 2 Bde., Berlin 1924—1928. — Ders.: Über die kinetische und statische Leistung großer und kleiner Tiere und ihre Bedeutung für den Gesamtstoffwechsel. Naturwiss. 22, 675—680, 1934. — W. Büdeler: Sterne, die wir nicht sehen können. Natur und Volk (Frankfurt a. M.) 81, 36—42, 1951. — O. Bumke: Über die materiellen Grundlagen der Bewußtseinserscheinungen. Psychol. Forsch. 3, 272—281, 1923. — E. Bünning: Sind die Organismen mikrophysikalische Systeme? Erkenntnis 5, 337—347, 1935. — Ders.: Quantenmechanik und Biologie. Naturwiss. 31, 194—197, 1943. — H. Burgeff: Konstruktive Mutationen bei *Marchantia*. Naturwiss. 1941, 289—299. — L. Burkhardt: Über Bau und Leistung des Auges einiger amerikanischer Urodelen. Z. vergl. Physiol. 15, 637—651, 1931. — P. A. Buxton: The formation of species among insects in Samoa and other oceanic Islands. Proc. Linn. Soc. London, sess. 150, 264—267, 1938.

G. Callan and H. Spurway: A study of meiosis in interracial hybrids of the newt, *Triturus cristatus*. J. Genetics 50, 235—249, 1951. — J. Carl: Un "cercle de races" en miniature chez les diplopodes de l'Inde méridionale. Arch. Sci. Phys. 22, 227—233, 1940. — R. G. Carruthers: On the evolution of *Zaphrentis delanouei* in Lower Carboniferous times. Quart. J. Geol. Soc. 66, 523—538, 1910. — T. Caspersson: Studien über Eiweißumsatz der Zelle. Naturwiss. 29, 33—43, 1941. — T. Caspersson und K. G. Thorsson: Virus und Zellstoffwechsel. Verh. Ges. Dtsch. Naturforsch. u. Ärzte 97, 68—75, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1953. — W. E. Castle: Size inheritance in rabbits. J. experim. Zool. 60, 1931. — Ders.: Body size and body proportions in relation to growth and natural selection. Science 76, 365—366, 1932. — Ders.: Size inheritance in mice. Amer. Naturalist. 70, 209—217, 1936. — Ders.: Size inheritance. Amer. Naturalist 75, 488—498, 1941. — W. E. Castle and P. W. Gregory: The embryological basis of size inheritance in the rabbit. J. Morph. a. Physiol. 48, 81—103, 1929. — A. P. Cesnola: Preliminary note on the protective value of colour in *Mantis religiosa*. Biometrica 3, 1904. — C. M. Child: Senescense and rejuvenescence. 1915. — F. H. Clark: Correlation and body proportions in mature mice of the genus *Peromyscus*. Genetics 26, 283—300, 1941. — C. Claus, K. Grobben and A. Kühn: Lehrbuch der Zoologie. 10. Aufl., Berlin und Wien 1932. — G. Colosi: Note sopra alcuni eufillopodi. IV. *Thriops cancriformis* e le sue forme. Atti Soc. Ital. Mus. Civ. Milano 62, 75—87, 1923. — E. G. Conklin: Body size and cell size. J. of Morph. 23, 1912. — L. Constance: A systematic study of the genus *Eriophyllum* Lay. Univ. Calif. Publ. Bot. 18, 69—136, 1937. — E. D. Cope: Progressive and regressive evolution among vertebrates. 1884. — Ders.: Primary factors of organic evolution. Chicago 1896. — B. C. Cronau: Der Jagdfasan, seine Anverwandten und Kreuzungen. Berlin 1902. — W. J. Crozier: Assortative mating in a nudibranch mollusc *Chromodoris Zebra* H. J. exp. Zool. 27, 1918. — Ders.: Selective coupling of gammarids. Biol. Bull. 45, 1923. — L. Cuénot: Invention et finalité en biologie. Paris 1941. — G. Cuvier: Leçons d'anatomie comparée. T. II. Paris 1801.

P. Dahr: Über Blutgruppen bei Anthropoiden. Z. Morph. Anthrop. 38, 1939. — E. Dacqué: Organische Morphologie und Paläontologie. Berlin 1935. — E. Darwin: Zoonomia, or the laws of organic life. 1794—1798. — Ch. Darwin: On the origin of species by means of natural selection . . . 2. vol. London 1859. (Übersetzung von J. V. Carus, 6. Aufl.,

Stuttgart 1876). — M. F. Day: The histology of a very large insect, *Macropanesthia rhinocerus* Sauss. (Blattidne). Australian J. Scient. Research, B, Biol. 3, 61—75, 1950. — H. Decugis: Le vieillissement du monde vivant. Paris 1941. — U. Dehlinger und E. Wertz: Biologische Grundfragen in physikalischer Betrachtung. Naturwiss. 30, 250—253, 1942. — J. Delacour et Ch. Vaurie: Les mésanges charbonnières (Revision de l'espèce *Parus major*). L'oiseau et Rev. Franç. d'Ornithol. 20, 91—121, 1950. — M. Delbrück and W. T. Bailey: Induced mutations in bacterial viruses. Cold Spring Harbor Sympos. 11, 33—37, 1947. — G. Dementieff: Zur Frage der Grenzen der systematischen Kategorien Art und Unterart. Zool. J. Moskau 15, 82—95, 1936 (russ. dtsch. Zus.). — G. P. Dementiev: Sur la distribution géographique de certains oiseaux paléarctiques au point de vue de quelques questions générales de systematique. Proc. 8. Intern. Ornith. Congr. Oxford (1934), 243—259, 1938. — R. Demoll: Die Silberfuchszucht. München 1930. — Ch. Dépéret: Les transformations du monde animal. Paris 1907 (deutsch: Die Umbildung der Tierwelt. Stuttgart 1909). — S. R. Detwiler: Heteroplastic transplantations of embryonic spinal cordsegments in *Amblystoma*. J. exper. Zool. 60, 141—171, 1931. — Ders.: Heteroplastic transplantation of somites. J. exper. Zool. 79, 361—375, 1938. — E. Devaux: La déchéance des aptitudes reproductives chez les animaux au cours de l'évolution. Rev. Sci. Paris 66, 173—177, 1928. — L. R. Dice: The occurence of two subspecies of the same species in the same area. J. Mammal. 12, 210—213, 1931. — Ders.: A study of racial hybrids in the deermouse, *Peromyscus maniculatus*. Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, Nr. 312, 1935. — Ders.: Variation in the deer-mouse (*Peromyscus maniculatus*) . . .Contr. Labor. Vertebr. Genetics. Univ. Michigan, Nr. 12, 1939. — Ders.: Relationships between the wood mouse and the cotton mouse in Eastern Virginia. J. Mammol. 21, 14—23, 1940. — Ders.: Effectiveness of selection by owls of deer-mice (*Peromyscus maniculatus*) which contrast in color with their background. Contrib. Labor. Vertebr. Biol. Ann. Arbor, Michigan, Nr. 34, 1947. — E. Diebschlag: Psychologische Beobachtungen über die Rangordnung bei der Haustaube. Z. f. Tierpsychol. 4, 173—188, 1940. — K. Diener: Mitteil. Geol. Ges. Wien 9, 1917. — Th. Dobzhansky: Genetica and the origin of species. New York 1937 (Deutsche Übersetzung: Jena 1939), 3. Aufl., 1951. — Ders.: Genetics of natural populations. IV. Mexican and Guatemalan populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 24, 391—412, 1939. — Ders.: Genetics of natural populations. XVI. Altitudinal and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. Genetics 33, 158—176, 1948. — Th. Dobzhansky and F. N. Duncan: Genes that affect early developmental stages of *Drosophila melanogaster*. Arch. f. Entw. Mech. 130, 109—130, 1933. — Th. Dobzhansky and C. Epling: Contributions to the genetics, taxonomy, and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. Carnegie Inst. Washington Publ., Nr. 554, 1944. — Th. Dobzhansky and P. C. Koller: An experimental study of sexual isolation in *Drosophila*. Biol. Zbl. 58, 589—607, 1938. — Th. Dobzhansky and B. Spassky: Genetics of natural populations. XI. Manifestation of genetic variants in *Drosophila pseudoobscura* in different environments. Genetics 20, 270—290, 1944. — Th. Dobzhansky and C. C. Tan: Studies on hybrid sterility III. A comparision of the gene arrangement in two species, *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila miranda*. Z. ind. Abstamm. u. Vererbungsl. 72, 88—114, 1936. — L. Döderlein: Phylogenetische Betrachtungen. Biol. Zbl. 7, 1887. — L. Dollo: Les lois de l'évolution. Bull. Belge Géol. 7, 164—167, 1893. — H. P. Donald: On the genetical constitution of *Drosophila pseudoobscura*, race A. J. Genet. 33, 103—122, 1936. — H. H. Donaldsen: The rat. Mem. Wistar Inst. Anat. and Biol., Nr. 6, Philadelphia 1924. — G. Dosse: Vergleichende Gewichtsuntersuchungen am Vogelskelett. Zool. Jb., Anat. 63, 299—350, 1937. — J. K. Doutt: A review of the genus *Phoca*. Ann. Carnegie Mus. 29, 61—125, 1942. — H. Driesch: Philosophie des Organischen, 2 Bde., Leipzig 1909. — Ders.: Eugenio Rignanos Lehre vom Organischen in ihrer Entwicklung. Scientia 51, 71—78, 1932. — J. Drosihn: Über Art- und Rassenunterschiede der männlichen Kopulationsapparate von Pieriden (Lep.). Ent. Rdsch. 50, 1933. — N. P. Dubinin and G. G. Tiniakov: Inversion gradients and selection in ecological races of *Drosophila funebris*. Amer. Naturalist. 81, 148—153, 1947. — E. Dubois: Über die Abhängigkeit des Hirngewichts von der Körpergröße. Arch. Anthrop. (D) 25, 1898. — Ders.: Die phylogenetische

Großhirnzunahme, autonome Vervollkommnung der annimalen Funktionen. Biologia Genetica 6, 247—292, 1930. — Ders.: The fossil remains discovered in Java by Dr. G. H. R. von Koenigswald. Proc. Ac. Wetensch. Amsterdam 43, 1940. — J. E. Duerden: Crossing the North African and South African Ostrich. I. Genetics 8, 1919. — H. Duncker: Farbenvererbung bei Buntvögeln. Vögel ferner Länder 3, 1929. — A. Dürer: Van de menschlijcke Proportion. Arnheim 1622 (Erstaufl. 1527). Zit. nach E. von Eickstedt 1942—43. — J. G. Dusser de Barenne: Physiologie der Großhirnrinde. In: Bumke und Foerster, Hdb. Neurol., Bd. 2, 268—319, Berlin 1937.

E. M. East: Genetic aspects of certain problems of evolution. Amer. Natural. 70, 143—158, 1936. — C. von Economo und G. N. Koskinas: Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen. Wien und Berlin 1925. — L. Edinger: Einführung in die Lehre vom Bau und den Verrichtungen des Nervensystems. 2. Aufl., Leipzig 1912. — T. Edinger: Die fossilen Gehirne. Ergebn. Anat. und Entw. gesch. III. Abt., Z. Ges. Anat. 28, 1929. — Dies.: Evolution of the horsebrain. Geol. Soc. America. Mem. 25, (Baltimore) 1948. — F. Eggers: Phyletische Korrelation bei der Flügelreduktion von Lepidopteren. 7. Internat. Kongr. Entom. Berlin (1938), S. 694—711, 1939. — Ders.: Unabhängige Korrelationen als Grundlage für Evolutionsforschung. Forsch. und Fortschr. 16, 255—258, 1940. — F. Eggers und J. Gohrbrandt: *Hypogymna morio* L. — Ein Sonderfall in der Gesetzmäßigkeit phyletischer Korrelationen? Zool. Jb. Syst. 71, 265 bis 276, 1938. — K. Ehrenberg: Die ontogenetische Entwicklung des Höhlenbärenskelettes. Palaeont. Z. 7, 48—52, 1925. — Ders.: Über Artwandlung und Artbenennung. Biol. generalis 4, 695—712, 1928. — Ders.: Das biogenetische Grundgesetz in seiner Beziehung zum biologischen Trägheitsgesetz. Biol. generalis 8, 547—566, 1932. — Ders.: Änderungen der Umwelt und Wandlungen der Tierwelt im Laufe der Erdgeschichte. Forsch. u. Fortschr. 15, 431—433, 1939. — A. Ehrhardt: Systematische und geographische Verbreitung der Gattung *Opisthorchis* ... Z. Parasitenkunde 8, 188—225, 1935. — G. H. Th. Eimer: Die Entstehung der Arten. 3 Bde., Leipzig 1880—1901. — Th. Eimer und C. Fickert: Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schwimmvögeln nach deren Zeichnung dargestellt. Nova acta. Abh. Leop. Carol. dtsch. Ak. Naturf., Bd. 77, Nr. 1, 1899. — M. Eisentraut: Das geographische Prinzip in der Systematik der Ascidien. Zool. Anz. 66, 171—179, 1926. — Ders.: Die Variation der balearischen Inseleidechse *Lacerta lilfordi* Gthr. Sitz. ber. Ges. Naturforsch. Fr. Berlin, 1929, 24—36. — Ders.: Beitrag zur Eidechsenfauna der Pityusen und Columbreten. Mitt. Zool. Mus. Berlin 16, 397—410, 1930. — Ders.: Biologische Studien im bolivianischen Chaco. II. Über die Wärmeregulation beim Dreizehenfaultier (*Bradypus tridactylus* L.). IV. Die Wärmeregulation beim Kugelgürteltier (*Tolypeutes conurus* Js. Geoffr.). Z. vergleich. Physiologie 16, 39—47, 1932; 18, 174—185, 1932. — Ders.: Die Entwicklung der Wärmeregulation beim jungen Igel. Biol. Zbl. 55, 45—53, 1935. — Ders.: Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. Berlin 1950. — S. Ekman: Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. VI. Int. Rev. Hydrobiol. 8, 477—528, 1917—1920. — Ders.: Tiergeographie des Meeres. Leipzig 1935. — Ders.: Begründung einer statistischen Methode in der regionalen Tiergeographie. Nova Acta R. Soc. Scient. Upsaliensis, ser. IV, vol. 12, Nr. 2, 117 pp., 1940. — K. Eller: Die Rassen von *Papilio machaon* L. Abh. Bayr. Ak. Wiss., N. F., H. 36, 1936. — Ders.: Zur Rassen- und Artfrage in dem Formenkreis von *Papilio machaon* L. Z. angew. Entom. 24, 145—149, 1937. — Ch. Elton: Animal ecology and evolution. London 1930. — H. Engel: Über Echinodermen aus der Nordsee und dem Nordatlantik. Zool. Anz. 107, 23—30, 1934. — W. L. Engels: An insular population of *Peromyscus maniculatus* subsp. with mixed racial characters. Amer. Middl. Naturalist. 17, 776—780, 1936. — F. Erlenbach: Experimentelle Untersuchungen über den Blutzucker bei Vögeln. Z. vergl. Physiol. 26, 121—161, 1938. — P. L. Errington: An analysis of mink predation upon muskrats in North-Central United States. Agric. Exp. Station. Iowa State Coll. Agric., Res. Bull. 320, 797—924, 1943.

H. Fahrenholtz: Die Nomenklatur der Läuse des Menschen. Arch. f. Naturgesch., N. F. 5, 663—667, 1936. — H. Federley: Die Bedeutung der polymeren Faktoren für die Zeichnung der Lepidopteren. Hereditas 1, 1920. — Ders.: Fusion zweier Chromosomen als

Folge einer Kreuzung. Acta Soc. Fauna Flora Fennica 60, 685—695, 1937. — C. L. Fenton: Studies of evolution in the genus *Spirifer*. Publ. Wagner Free Inst. Soc. 2, Philadelphia 1931. — W. Fischel: Psyche und Leistung der Tiere. Berlin 1938. — E. Fischer: Genetik und Stammesgeschichte der menschlichen Wirbelsäule. Biol. Zbl. 53, 203—220, 1933. — R. A. Fisher: The genetical theory of natural selection. Oxford 1930. — Ders.: The evolution of dominance. Biol. Review (Cambridge) 6, 345—368, 1931. — Ders.: The measurement of selective intensity. Proc. Roy. Soc. London, B. 121, 1936. — R. A. Fisher and E. B. Ford: The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L. Heredity 1, 143—174, 1947. — H. S. Fitch: A biogeographical study of the *Ordinoides* Artenkreis of Garter snakes (Genus *Thamnophis*). Univ. Calif. Publ. Zool. 44, Nr. 1, 1—150, 1840. — W. T. M. Forbes: Variation in *Junonia lavinia* (Lep. Nymphalidae) J. New. York Entom. Soc. 36, 1928. — E. B. Ford: Polymorphism. Biol. Reviews 20, 73—88, 1945. — Ders.: Early stages in allopatric speciation. In: Jepsen, Simpson, Mayr: Genetics, paleontology and evolution. 309—314, Princeton 1949. — W. Fox: Relationships among the Gartersnakes of the *Thamnophis elegans* Rassenkreis. Univ. Calif. Publ. Zool. 50, 485—530, 1951. — H. Franz: Morphologische und phylogenetische Studien an *Carabus* L. und den nächstverwandten Gattungen. Z. wiss. Zool. 135, 163—213, 1929. — Ders.: Untersuchungen über die Bodenbiologie alpiner Grünland- und Ackerböden. Forschungsdienst, Bd. 11, 355—368, 1941. — Ders.: Zur Kenntnis der Rassenbildung bei Käfern der ostalpinen Fauna. Zbl. Gesamtgeb. Entom. 3, 3—23, 1949. — Sh. S. Franz: The evolution of an idea. How the brain works. Los Angeles 1926. — V. Franz: Das Vogelauge. Zool. Jb. Anat. u. Ontog. 28, 73—278, 1909. — Ders.: Die Vervollkommnung in der lebenden Natur. Eine Studie über ein Naturgesetz. Jena 1920. — Ders.: Geschichte der Organismen. Jena 1924. — Ders.: Der biologische Fortschritt. Die Theorie der Organismen-geschichtlichen Vervollkommnung. Jena 1935. — H. Friedrich-Freksa: Bei der Chromosomenkonjugation wirksame Kräfte und ihre Bedeutung für die identische Verdopplung von Nucleoproteinen. Naturwiss. 28, 376—379, 1940. — G. Frenzel: Die systematische Stellung des adriatischen *Alcyonium*. Notiz. Dtsch. Ital. Inst. Rovigno 2. Nr. 6, 1—15, 1937. — M. von Frey: Die Tangorezeptoren des Menschen. In: A. Bethe, G. von Bergmann usw. Handb. d. norm. und path. Physiol., Bd. 11, 94—130, Berlin 1926. — A. Frey-Wyssling: Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Berlin 1938. — K. Friederichs: Die Grundfragen u. Gesetzmäßigkeiten der land- u. forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Berlin 1930. — K. von Frisch: Über die Bedeutung des Sacculus und der Lagena für den Gehörsinn der Fische. Z. vergl. Physiol. 25, 703—747, 1938. — O. Fuhrmann: Cestoidea. In: Kükenthal-Krumbach, Hdb. d. Zool., Bd. 2, I. Hälfte (2), 141—416, Berlin und Leipzig 1928—1933. — M. Fürbringer: Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern. Leipzig 1870.

H. Gäbler: Häufigkeit der Farbvarietäten der Nonne (*Lymantria monacha* L.). Z. wiss. Zool. 152, 1—11, 1939. — E. Gabritschewsky: Farbenpolymorphismus und Vererbung mimetischer Varietäten der Fliege *Volucella bombylans* und anderer „hummelähnlicher" Zweiflügler. Z. ind. Abstamm. u. Vererbl. 32, 321—353, 1924. — G. Galilei: Discorsi e dimonstratione matematiche. Opere. Tome II, Firenze 1718. — W. Garstang: The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law. J. Linn. Soc. London 35, 81—101, 1922. — R. R. Gates: The nature of genic differences. Boll. Soc. Ital. Biol. Spec. 15, 175—183, 1940. — A. Gaudry: Essai de paléontologie philosophique. Paris 1896. — G. F. Gause: Experimentelle Untersuchung des Kampfes ums Dasein bei *Paramaecium caudatum*, *Paramaecium aurelia* und *Stylonychia mytilus*. Zool. J. 12, 1934 (russ., engl. Zus.) — Ders.: Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillations in the numbers of animals. J. Exp. Biol. 12, 1935. — Ders.: Experimentelle Untersuchungen über die Konkurrenz zwischen *Paramaecium caudatum* und *Paramaecium aurelia*. Arch. Protistenkunde 84, 1935. — G. F. Gause, N. P. Smaragdova and A. A. Witt: Further studies of interaction between predators and prey. J. An. Ecol. 5, 1936. — W. Gawrilow: Entdifferenzierung von Zellen in verschiedenen explantierten Geweben. Protoplasma 35, 321—329, 1941. — L. Geitler: Der Bau der polyploiden Somakerne der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. Chromosoma 1, 1—22, 1939. — J. von Gelei: Das erregungsleitende System der Ciliaten. C. Rend. 12. Congr. Internat. Zool. Lisbonne (1935)

1, 174—207, 1936. — Ders.: Die Gliederung des Neuronensystems der Ciliaten. Math. Naturwiss. Anz. 58, 950—975, 1939 (Ungar., dtsch. Zus.). — Ders.: Vollkommene Sinneselemente bei den höheren Ciliaten. II. Studie über die Sinnesorganellen von *Aspidisca*-Arten, Allgemeines. Math. Naturwiss. Anz. 58, 474—518, 1939 (dtsch., ungar. Zus.). — E. Geoffroy St. Hilaire: Philosophie anatomique. Paris 1822. — U. Gerhardt: Sexualbiologie und Morphologie. („Die Gestalt", Bd. 17), Halle (S.) 1944. — H. Geyr von Schweppenburg: Zur Systematik der Gattung *Larix*. Mitt. d. Dendrol. Ges. Nr. 47, 1935. — A. Ghigi: Ibridismo e specie nuove. Arch. Zool. Ital. (Rend. 11. Congr. Int. Zool.) 16, 114—127, 1931. — Ders.: Génétique et systématique des pintades huppés *(Guttera)*. Proc. 8. Int. Ornith. Congr. (1934), 392—398, 1938. — W. Gieseler: Die Fossilgeschichte des Menschen. In: G. Heberer, Evolution der Organismen, S. 615—682, Jena 1943. — E. Gildemeister, E. Haagen und O. Waidmann: Handbuch der Viruskrankheiten. 2 Bde., Jena 1939. — T. Gislén: Evolutional series towards death and renewal. Ark. f. Zool., 26 A, Nr. 16, 1938. — B. Glass and H. L. Plaine: The immediate dependence of the action of a specific gene in *Drosophila melanogaster* upon fertilization. Proc. Nat. Ac. Sci. 36, 627—634, 1950. — W. Goetsch: Vergleichende Biologie der Insekten-Staaten. Leipzig 1940. — Ders.: Der Einfluß von Vitamin T auf Gestalt und auf Gewohnheiten der Insekten. Österr. Zool. Z. 1, 193—274, 1948. — E. Goldschmidt: Heterochromatic polysomy in *Gryllotalpa gryllotalpa* L. J. of Genetics 50, 361—383, 1952. — Dies.: Multiple sex-chromosome mechanisms and polyploidy in animals. J. of Genetics 51, 434—440, 1953. — R. Goldschmidt: Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920. — Ders.: Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen IV. Z. ind. Abstamm. u. Vererbl. 34, 229—244, 1924 (b). — Ders.: Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation I—VII. Roux' Arch. 101, 1924; 116, 1929; 126, 1932; 130, 1933. — Ders.: Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin 1927. — Ders.: Geographische Variation und Artbildung. Naturwiss. 23, 169—176, 1935. — Ders.: The material basis of evolution. New Haven 1940. — Ders.: Ecotype, ecospecies and macroevolution. Experientia 4, 1948. — Ders.: New heteromorphoses in *Drosophila melanogaster* Meig. Pan-Pacific Entomologist 27, 1—11, 1951. — Ders.: Evolution, as viewed by one geneticist. Amer. Scientist 40, 84—135, 1952. — K. Goldstein: Die Lokalisation in der Großhirnrinde. Nach den Erfahrungen am kranken Menschen. In: Bethe, Embden usw. Hdb. norm. u. pathol. Physiol., Bd. 10, Berlin 1927. — H. Goossen: Untersuchungen an Gehirnen verschieden großer, jeweils verwandter Coleopteren- und Hymenopteren-Arten. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. 62, 1—64, 1949. — K. Gösswald: Rassenstudien an der Roten Waldameise *Formica rufa* L. . . . Z. angew. Entomol. 28, 62—124, 1941. — Ders.: Art und Rassenunterschiede bei der Roten Waldameise. Naturschutz 23, 109—115, 1942. — J. W. von Goethe: Zur Morphologie, Bildung und Umbildung organischer Naturen. 2 Bde., 1817—1822 (Einleitung von 1807). — G. Gottschewski and C. C. Tan: The homology of the eye color genes in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila pseudoobscura* as determined by transplantation. II. Genetics 23, 221—238, 1938. — B. Götz: Die Sexualduftstoffe an Lepidopteren, Experientia 7, 406—418, 1951. — P. Götz: Ozon der Atmosphäre — ein Grenzgebiet. Forsch. u. Fortschr. 7, 282—283, 1931. — E. Götze: Bau und Leben von *Caecum glabrum* (Montagu). Zool. Jb. Abt. Syst. 71, 55—122, 1938. — U. Grabowsky: Experimentelle Untersuchungen über das angebliche Lernvermögen von *Paramaecium*. Z. f. Tierpsych. 2, 265—282, 1939. — H. Granvik: Contributions to the knowledge of the East African ornithology. J. f. Ornith. 71, 1923, Sonderheft. — V. Grant: Pollination systems as isolating mechanisms in Angiosperms. Evol. 3, 82—97, 1949. — C. V. Green: Inheritance in a mouse species cross. Amer. Naturalist 64, 540—544, 1930. — Ders.: Size inheritance and growth in a mouse-species cross *(Mus musculus × Mus bactrianus)*. IV. J. exper. Zool. 59, 247—263, 1931. — Ders.: An analysis of size genes. Amer. Naturalist 68, 275—278, 1934. — P. H. Greenwood: Evolution of the African Cichlid fishes: The *Haplochromis* species-flock in Lake Victoria. Nature 167, 19—20, 1951. — J. W. Gregor: Ecotypic differentiation. The new Phytologist 45, 254—270, 1946. — P. W. Gregory and H. Goss: Glutathione concentration and hereditary body size. 2. J. exper. Zool. 66, 155—173, 1933. — W. K. Gregory: Man's place among the anthropoids. Oxford 1934. — Ders.: Reduplication in evolution. Quart. Rev. Biol. 10, 272—289, 1935. — Ders.: On the meaning and

limits of irreversibility of evolution. Amer. Natural. 70, 517—528, 1936. — F. Gross: Untersuchungen über die Polyploidie und die Variabilität bei *Artemia salina*. Naturwiss. 51, 962—967, 1932. — W. Gross: Ein rezenter Crossopterygier entdeckt! Naturwiss. 27, 226—227, 1939. — K. Grüneberg: The genetics of the mouse. Cambridge Univ. Press 1943.

W. Haacke: Gestaltung und Vererbung. Leipzig 1893. — G. Haase-Bessell: Polyploidie? Arch. Rass. u. Gesellsch.biol. 29, 377—384, 1936. — E. Hadorn: Begriffe und Termini zur Systematik der Letalfaktoren. Arch. Jul.-Klaus-Stiftung f. Vererb.-forsch., Sozialanthropol. 24, 105—113, 1949. — E. Haeckel: Generelle Morphologie der Organismen. 2 Bde., Berlin 1866. — Ders.: Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1874. — P. Hackenbruch: Experimentelle und histologische Untersuchungen über die Kompensations-Hypertrophie der Testikel. Diss. Bonn 1888. — V. Haecker: Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena 1918. — Ders.: Aufgaben und Ergebnisse der Phänogenetik. Bibliogr. Genetica 1, s'Gravenhage 1925. — Ders.: Pluripotenzerscheinungen. Synthetische Beiträge zur Vererbungs- und Abstammungslehre. Jena 1925. — J. B. S. Haldane: The causes of evolution. London 1932. — Ders.: New paths in genetics. London 1940. — Ders.: Man's evolution: past and future. In: G. L. Jepsen, Genetics, paleontology and evolution. Princeton 1948. — E. R. Hall: Supernumery and missing teeth in wild mammals of the orders Insectivora and Carnivora, with some notes on disease. J. Dental Research 19, 103—142, 1940. — A. von Haller: Elementa physiologiae corporis humani. T. IV, Lausanne 1762. — A. Handlirsch: Insecta. In: Kükenthal-Krumbach, Hdb. Zool. 4, Berlin 1926—1938. — F. B. Hanson and F. Heys: A possible relation between natural (earth) radiation and gene mutations. Science 71, 43—44, 1930. — B. Hanström: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin 1928. — K. W. Harde: Das postnatale Wachstum cytoarchitektonischer Einheiten im Großhirn der Weißen Maus. Zool. Jb. Abt. Anat. 70, 225—268, 1949. — J. W. Harms: Wandlungen des Artgefüges. Tübingen 1934. — E. Hartert: Die Vögel der paläarktischen Fauna. Mit Nachtr. von E. Hartert und F. Steinbacher. 4 Bde., Berlin 1910—1938. — M. Hartmann: Allgemeine Biologie. Jena 1927, 3. Aufl., 1947. — Ders.: Philosophie der Natutwissenschaften, Berlin 1937. — M. Hassmann: Vom Erlernen unbenannter Anzahlen bei Eichhörnchen *(Sciurus vulgaris)*. Z. f. Tierpsychol. 9, 294—321, 1952. — R. F. Heberdey: Die Bedeutung der Eiszeit für die Fauna der Alpen. Zoogeogr. 1, 353—412, 1933. — G. Heberer: Jüngere Stammesgeschichte des Menschen. In: Bauer-Just, Hdb. Erbbiol. d. Menschen, Bd. 1, 584—644, 1940. — Ders.: Das Typenproblem in der Stammesgeschichte. In: Heberer, Evolution der Organismen, 545—585, Jena 1943. — Ders.: Das Neandertalerproblem und die Herkunft der heutigen Menschheit. Jenaische Z. f. Med. u. Naturwiss. 77, 262—289, 1944. — Ders.: Neue Ergebnisse der menschlichen Abstammungslehre. Göttingen 1951. — Ders.: Die Fortschritte in der Erforschung der Phylogenie der Hominoidea. Ergebn. Anat. Entwickl.-gesch., 499—637, 1952. — O. Heckmann: Milchstraße — Nebel — Weltall. Forsch. u. Fortschr. 19, 339—342, 1943. — H. Hediger: Seltene tropische Tiere und ihre Haltung in Zoologischen Gärten Nordamerikas. Acta tropica 9, 97—124, 1952. — S. Heding: Holothurioidea. Pt. II. Danish Ingolf.-Exp., vol. IV. pt. 3, Kopenhagen 1942. — O. Heinroth: Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. J. f. Ornith. 70, 172—285, 1922. — W. Hellmich: Die Eidechsen Chiles, insbesondere die Gattung *Liolaemus*. Abh. Bayr. Ak. Wiss., Math. Nat. Abt., N. F., Heft 24, 140 S., 1934 a. — Ders.: Zur näheren Analyse der geographischen Variabilität. Forsch. u. Fortschr. 10, 358—359, 1934 b. — A. M. Hemmingsen: The relation of standard (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms. Rep. Steno Memorial Hospital 4, Copenhagen 1950. — F. Hempelmann: Tierpsychologie vom Standpunkte des Biologen. Leipzig 1926. — K. Henke: Versuche einer vergleichenden Morphologie des Flügelmusters der Saturniden auf entwicklungsphysiologischer Grundlage. Nova Acta Leopoldina (Halle, S.), N. F., 4. Nr. 18, 1936. — Ders.: Über Ordnungsvorgänge in der Spätentwicklung der Insekten. Rev. Suisse Zool. 55, 319—337, 1950. — Ders.: Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung. I., II. Naturwiss. 34, 149—157, 180—186, 1947; 35, 176—181, 203—211, 239—246, 1948. — K. Henke und G. Kruse: Über Feldgliederungsmuster bei

Geometriden und Noctuiden und den Musterbauplan der Schmetterlinge im allgemeinen. Nachr. Ak. Wiss. Göttingen, Math. Phys. Kl., 1941, 137—198, 1941. — E. HENNING: Von Zwangsablauf und Geschmeidigkeit in organischer Entfaltung. Rektoratsreden Tübingen Nr. 26, S. 3—48, Tübingen 1929. — Ders.: Wesen und Wege der Paläontologie. 512 S., Berlin 1932. — Ders.: Organisches Werden, paläontologisch gesehen. Paläontol. Z. 23, 281—316, 1944. — Ders.: Der Übergang vom Saurier zum Säuger. Naturwiss. 34, 246 bis 249, 1947. — E. HERING: Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organischen Materie. Wien 1870. — G. HERMANN: Die naturphilosophischen Grundlagen der Quantenmechanik. Naturwiss. 23, 718—721, 1935 (Auszug aus: Abh. d. FRIESschen Schule, N. F. Bd. 6, 69—152). — W. HERRE: Zur Abstammung und Entwicklung der Haustiere. II. Betrachtungen über vorgeschichtliche Wildschweine Mitteleuropas. Verh. Dtsch. Zool. Kiel 1948, 324—333. — W. HERRE und F. RAWIEL: Vergleichende Untersuchungen an Unken. Zool. Anz. 125, 290—299, 1939. — C. J. HERRICK: Neurobiotaxis in the Corpus striatum. Psychiatr. Bl. 38, 419—425, 1934. — A. D. HERSHEY: Spontaneous mutations in bacterial viruses. Cold Spring Harbor Sympos. 11, 67—77, 1947. — K. HERTER: Studien zur Verbreitung der europäischen Igel. Arch. f. Naturgesch., N. F. 3, 313 bis 382, 1934. — Ders.: Igelbastarde *(Erinaceus roumanicus* ♂ × *E. europaeus* ♀). Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Fr. Berlin 1935, 118—121. — P. HERTWIG: Artbastarde bei Tieren. In: BAUR und HARTMANN, Hdb. Vererbungswiss. Bd. II B, Berlin 1936. — K. HERZBERG: Die bis heute sichtbar zu machenden Virusarten als Einzelgebilde und in ihrer Beziehung zur Zelle. Arch. f. exp. Zellforsch. 22, 445—452, 1939. — W. R. HESS: Vegetative Funktionen und Zwischenhirn. (Suppl. IV der Helv. Physiol. Acta) Basel 1948. — R. HESSE: Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908. — Ders.: Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Jb. Physiol. 38, 243—364, 1921. — Ders.: Die Stufenleiter der Organisationshöhe der Tiere. Sitzungsber. Preuß. Ak. Wiss., Phys. Math. Kl., 1929, III. — Ders.: Der Haushalt der Insekten. Sitzungsber. Preuß. Ak. Wiss., Phys. Math. Kl., 1935, XII. — Ders.: Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet. 2. Aufl., Bd. 1, Jena 1935. — H. HETSCH und H. SCHLOSSBERGER: Experimentelle Bakteriologie und Infektionskrankheiten. 9. Aufl., Berlin und Wien 1942. — M. J. HEUTS: The phenotypical variability of *Gasterosteus aculeatus* (L.) populations in Belgium. Verh. Kon. Vlaam. Ac. Wetensch. Belgie, IX. Nr. 25, 1947. — Ders.: Experimental studies on adaptive evolution in *Gasterosteus aculeatus* L. Evolution, 1, 89—102, 1947. — F. HEYDEMANN: Die Bedeutung der sogenannten Dualspecies (Zwillingsarten) für unsere Kenntnis der Art- und Rassenbildung bei Lepidopteren. Stettiner Entom. Ztg. 104, 116—142, 1943. — A. HEYNE und O. TASCHENBERG: Die exotischen Käfer in Wort und Bild. Eßlingen und München 1908. — G. HINSCHE: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte tierischer Bewegungen. Anat. Anz. 74, 439—454, 1932. — H. HILTERMANN: Populationen in ihrer Bedeutung für die Paläontologie und Stratigraphie. Erdöl u. Kohle 4, 244—249. — H. HILTERMANN und W. KOCH: Taxonomie und Vertikalverbreitung von *Bolivinoides*-Arten im Senon Nordwestdeutschlands. Geol. Jb. 64, 595—632, 1950. — M. A. C. HINTON: Monograph of the voles and lemmings (Microtinae), vol. 1, London 1926. — F. L. HISAW: The influence of the ovary on the resorption of the pubic bones of the pocket gopher, *Geomys bursarius* (Shaw). J. Exper. Zool. 42, 1925. — C. A. HOARE: Biological races in parasitic Protozoa. Biol. Rev. 18, 137—144, 1943. — L. T. HOBHOUSE: Mind in evolution, London 1915. — F. B. HOFMANN: Der Geruchssinn beim Menschen. In: BETHE, VON BERGMANN usw., Hdb. norm. u. path. Physiol., Bd. 11, 253—305, Berlin 1926. — N. VON HOFSTEN: The genetic effect of negative selection in man. Hereditas 37, 157—265, 1951. — K. HOLDHAUS: Die europäische Höhlenfauna in ihren Beziehungen zur Eiszeit. Zoogeogr. 1, 1—53, 1933. — M. HOLLY, H. MEINKEN und A. RACHOW: Die Aquarienfische in Wort und Bild. Lief. 1—72, Stuttgart. — J. HOLTFRETER: Formative Reize in der Embryonalentwicklung der Amphibien, dargestellt an Explantationsversuchen. Arch. exper. Zellforsch. 15, 1934. — E. T. HOOPER: Geographical variation in wood rats of the species *Neotoma fuscipes*. Univ. California Publ. Zool. 42, 213—246, 1936. — VON HORNBOSTEL: Über Geruchshelligkeit. Pflügers Arch. 237, 1931. — J. H. HORTON: A comparsion of the salivary gland chromosomes in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Genetics 24, 234—243, 1939. — W. HOVANITZ: Parallel ecogenotypical color variation in butterflies. Ecology 22, 259—284, 1941.

— Ders.: Ecological segregation of inter-fertile species of *Colias*. Ecology 29, 461—469, 1948. — Ders.: The biology of *Colias* butterflies. II. Parallel geographical variation of dimorphic color phases in North American species. Wasmann J. Biol. 8, 197—219, 1950. — C. L. HUBBS: Criteria for aubspecies, species and genera, as determined by researches on fishes. Ann. New York Ac. Sci. 44, 109—121, 1943. — C. L. HUBBS, L. C. HUBBS and R. E. JOHNSON: Hybridization in nature between species of Catostomid fishes. Contrib. Labor. Vertebr. Biol. (Ann Arbor) Nr. 22, 1943. — C. L. HUBBS and R. R. MILLER: Mass hybridiziation between two genera of Cyprinid fishes in the Mohawe Desert, California. Pap. Michigan Ac. Sci, 28, 343—378, 1943. — F. Frh. VON HUENE: Die stammesgeschichtliche Gestalt der Wirbeltiere — ein Lebensablauf. Paläont. Z. 22, 55—62, 1940. — Ders.: Die Korrelation im phyletischen Auftreten der Pflanzen und der Tetrapoden. N. Jb. Min. Geol., B, 1943, 28—31. — A. HUNDERTMARK: Über das Luftfeuchtigkeitsunterscheidungsvermögen und die Lebensdauer der drei in Deutschland vorkommenden Rassen von *Anopheles maculipennis*. Z. angew. Entom. 25, 125—141, 1938. — F. B. HUTT: Genetics of the fowl. New York, Toronto, London 1949. — J. S. HUXLEY: Problems of relative growth. London 1932. — Ders.: Clines: an auxiliary method in taxonomy. Bijdr. Dierk. 27, 1939. — Ders.: The new Systematics (Beiträge verschiedener Autoren), London 1940. — Ders.: Evolution. The modern synthesis. London 1942. — TH. HUXLEY: Evidence as to man's place in nature. New York 1863. — A. HYATT: Phylogeny of an acquired characteristic. Proc. Am. Phil. Soc. 32, 349—640, 1894.

E. J. IWANOFF und J. PHILIPTSCHENKO: Beschreibung von Hybriden zwischen Bison, Wisent und Hausrind. Z. ind. Abstamm. u. Vererbl. 16, 1916.

A. JACOBI: Das Rentier. Zool. Anz. 96, Erg.-Bd., Leipzig 1931. — C. M. JACKSON: Postnatal growth and variability of the body and the various organs in the albino rat. Amer. J. Anat. 15, 1—68, 1913. — W. JANZER: Versuche zur Entstehung der Höhlentiermerkmale. Naturwiss. 37, 286, 1950. — E. JARVIK: On the structure of the snout of Crossopterygians and lower Gnathostomes in general. Zool. Bidrag Uppsala 21, 1942. — O. JAECKEL: Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena 1902. — E. JAWORSKI: Untersuchungen über Rassenbildung bei Anthozoen. Thalassia 3, 1—57, 1938. — S. JENSEN: On subspecies and races of the lesser sand eel (*Ammodytes lancea* S. Lat.). Biol. Medd. Danske Vidensk. Selsk. 16, 1—33, 1941. — J. J. JESCHIKOV: Zur Theorie der Rekapitulation. Zool. J. (Moskau) 12, 57—76, 1933 (russ., dtsch. Zus.). — Ders.: Zur Rekapitulationslehre. Biol. generalis 13, 67—100, 1937. — H. JOHANSEN: Die Vogelfauna Westsibiriens. II. J. f. Ornith. 92, 1—105, 1944. — A. JOHNSEN: Über den Unterschied von Mineralien und Lebewesen. Berlin 1930. — H. J. JORDAN: Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. Berlin und Leipzig 1929. — K. JORDAN: On the geographical variation of the pine-hawk-moth, *Hyloicus pinastri*, Novit. Zool. 36, 243—249. — Ders.: Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation. Z. wiss. Zool. 83, 151—210. — K. JORDAN, H. FRUHSTORFER u. a.: Die indoaustralischen Tagfalter. In: SEITZ, Großschmetterlinge der Erde, Bd. 9, Stuttgart 1927. — P. JORDAN: Über die Spezifität von Antikörpern, Fermenten, Viren, Genen. Naturwiss. 29, 89—100, 1941. — Ders.: Zum Problem der Eiweiß-Autokatalysen. Naturwiss. 32, 20—26, 1944. — Ders.: Die Physik und das Geheimnis des organischen Lebens. Braunschweig 1945. — A. M. JULL and J. P. QUINN: The inheritance of body weight in the domestic fowl. J. Heredity 22, 283—294, 1931. — G. JUST: Das wandelnde Blatt und seine Anpassungserscheinungen. Forsch. u. Fortschr. 10, 157—158, 1934. — Ders.: Zur Phylogenese von Anpassungscharakteren. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1934. — Ders.: Über die Phylogenese spezialisierter Anpassungen. C. Rendus 12. Congr. Int. Zool. Lisbonne (1935), 35—50, 1936. — Ders.: Weitere Untersuchungen zur Phylogenese spezialisierter Anpassungen. Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1936, 336—343.

G. KAGELMANN: Studien über Farbfelderung, Zeichnung und Färbung der Wild- und Hausenten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. 62, 513—630, 1951. — N. J. KALABUCHOV: On the influence of the temperature of the enviroment upon growth of mice. (*Mus musculus* L.). Bull. Soc. Natural. Moscou, Sect. Biol., N. S., 1938, 218—222. — G. KAFKA: Einführung in die Tierpsychologie. Leipzig 1914. — D. KATZ und A. TOLL: Die Messung von Charakter- und Begabungsunterschieden bei Tieren (Versuche mit Hühnern). Z. f. Psychol. u. Physiol.

d. Sinnesorgane 93, 1923. — L. KAUFMANN: Recherches sur la croissance du corps et des organes du pigeon. Biol. generalis 3, 105—118, 1927. — R. KAUFMANN: Variationsstatistische Untersuchungen über die „Artabwandlung" und „Artumbildung" an der oberkambrischen Trilobitengattung *Olenus* Dalm. Abh. Geol. Paläont. Inst. Greifswald 10, 1933. — Ders.: Exakt nachgewiesene Stammesgeschichte. Naturwiss. 22, 803—807, 1934. — S. CH. KENDEIGH: The role of environment in the life of birds. Ecol. Monographs 4, 299—417, 1934. — S. CH. KENDEIGH and S. P. BALDWIN: Factors affecting yearly abundance of Passerine birds. Ecol. Monographs 7, 91—124, 1937. — O. KESTNER: Über die Oberflächenregel des Stoffwechsels. Pflügers Arch. 234, 290—301, 1934. — O. KESTNER und R. PLAUT: Physiologie des Stoffwechsels. In: WINTERSTEINS Hdb. vergl. Physiol., 2. Bd., 2. Hälfte, 901—1102, Jena 1924. — F. KIEFER: Copepoda Calanoida und Cyclopoida. In: Explor. Parc. Nat. Albert, Mission H. DAMAS, Fasc. 21, Brüssel 1952. — J. C. KING: Interspecific relationships within the *guarani* group of *Drosophila*, Evolut. 1, 143 bis 153, 1947. — F. KIPP: Studien über den Vogelzug in Zusammenhang mit Flügelbau und Mauserzyklus. Mitteil. über d. Vogelwelt 35, 49—80, 1936. — S. G. KIRIAKOFF: Le cline, une nouvelle catégorie systématique intraspécifique. Ann. Soc. Entom. Belg. 83, 130—139, 1947. — H. KLAATSCH: Entstehung und Entwicklung des Menschengeschlechts. In: KRÄMER: Weltall und Menschheit, Bd. 2, 1902. — H. KLAATSCH, J. ANDRÉE, H. WEINERT und J. LECHLER: Das Werden der Menschheit und die Anfänge der Kultur. Berlin 1936. — B. KLATT: Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild. Arch. f. Entw. Mech. 36, 1913. — Ders.: Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. Biol. Zbl. 39, 406—421, 1919. — Ders.: Kreuzungen an extremen Rassetypen des Hundes (Bulldogge-Windhundkreuzungen). Z. menschl. Vererb. u. Konstitl. 25, 28—93, 1941. — Ders.: Messend-anatomische Untersuchungen an gegensätzlichen Wuchsformtypen. Arch. f. Entw. Mech. 143, 573—592, 1948. — B. KLATT und H. VORSTEHER: Studien zum Domestikationsproblem. II. Bibl. Genetica, Bd. 6, Leipzig 1923. — B. KLATT und H. OBOUSSIER: Weitere Untersuchungen zur Frage der quantitativen Verschiedenheiten gegensätzlicher Wuchsformtypen beim Hund. Zool. Anz. 146, 223—240, 1951. — G. TH. KLATT: Über den Bastard von Stieglitz und Kanarienvogel. Arch. f. Entwicklungsmech. 12, 1901. — K. KLEIST: Gehirn-Pathologie. In- SCHJERNING, Hdb. ärztl. Erfahr. im Weltkriege, Bd. IV, 343—1408, Leipzig 1934. — W. KLEMM: Zur rassenmäßigen Gliederung des Genus *Pagodulina* Clessin. Arch. f. Naturgesch., N. F. 8, 198—261, 1939. — H. KNETSCH: Die Korrelationen in der Ausbildung der Tympanalorgane, der Flügel, der Stridulationsapparate und anderer Organsysteme bei den Orthopteren. Arch. f. Naturgesch., N. F. 8, 1—69, 1939. — K. KNIPPER: Systematische, anatomische, ökologische und tiergeographische Studien an südosteuropäischen Heliciden (Moll. Pulm.). Arch. f. Naturgesch., N. F. 8, 327—517, 1939. — A. KNOERZER: Der saharo-sindische Verbreitungstypus bei der ungeflügelten Tenebrioniden-Gattung *Mesostena* . . . Riv. Biol. Colon. 3, 1—133, 1940. — W. KOBELT: Die sizilianische *Iberus*. Jb. Dtsch. Malakozool. Ges. 8, 50—67, 1881. — W. KOCHS: Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. mikrosk. Anat. 49, 441—461, 1897. — E. KÖHLER: Über die Variabilität des Ringmosaikvirus (X-Virus) der Kartoffel. Naturwiss. 23, 828—830, 1935. — O. KOEHLER: Diskussion zu den Vorträgen ALVERDES-BRAHMSTEDT. Nachschrift zur Diskussion zu Nr. 7, 8. — Abschlußwort zum Paramaecien-Vortrag (9). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1939, 127—132, 463—470, 473—475, 1939. — Ders.: Tauben, Wellensittiche und Dohlen erlernen unbenannte Anzahlen. Forsch. u. Fortschr. 17, 156—159, 1941. — Ders.: Vom Erlernen unbenannter Anzahlen bei Vögeln. Naturwiss. 29, 201—218, 1941. — Ders.: „Zähl"-Versuche an einem Kolkraben und Vergleichsversuche an Menschen. Z. f. Tierpsych. 5, 575—712, 1943. — Ders.: „Zählende" Vögel und vorsprachliches Denken. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1949, 219—238. — W. KÖHLER: Intelligenzprüfungen an Menschenaffen. Berlin 1921. — E. KOKEN: Die Gastropoden der Trias um Halstatt. Jb. Geol. Reichsanst. Wien 46, 1896. — G. H. R. VON KOENIGSWALD: Neue Menschenaffen- und Vormenschenfunde. Naturwiss. 27, 1939. — A. E. KORNMÜLLER: Die bioelektrischen Erscheinungen architektonischer Felder der Großhirnrinde. Biol. Review (Cambridge) 10, 383—426, 1935. — Ders.: Die bioelektrischen Erscheinungen der Hirnrindenfelder. Leipzig 1937. — E. KORSCHELT: Lebensdauer, Altern und Tod. 3. Aufl., Jena 1924. — S. KORSCHINSKY: Heterogenesis und

Evolution. Naturwiss. Wschr. 14, 273—278, 1899. — C. KOSSWIG: Betrachtungen und Experimente über die Entstehung von Höhlentiermerkmalen. Der Züchter 9, 91—101, 1937. — Ders.: Genetische Beiträge zur Präadaptationstheorie. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, sér. B, t. XIII, fasc. 3, 176—209, 1948. — Ders.: Homologe und analoge Gene, parallele Evolution und Konvergenz. Commun. Fac. Sci. Univ. Ankara 1, 126—177, 1948. — Ders.: Phänomene der regressiven Evolution im Lichte der Genetik. Comm. Fac. Sci. Univ. Ankara 2, 110—150, 1949. — C. und L. KOSSWIG: Über Augenrück- und Mißbildung bei *Asellus aquaticus cavernicolus*. Verh. dtsch. Zool. Ges. 1936, 274—281. — Dies.: Die Variabilität bei *Asellus aquaticus*, unter besonderer Berücksichtigung der Variabilität in isolierten unter- und oberirdischen Populationen. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, B., 5, 1940. — K. H. KRABBE: Studies on the morphogenesis of the brain of lower mammals. Kopenhagen 1942. — G. KRAMER: Macht die Natur Konstruktionsfehler? Wilhelmshavener Vorträge, Heft 1, 1949. — Ders.: Über Inselmechanismus bei Eidechsen. Z. indukt. Abstamm. u. Vererbl. 83, 157—164, 1949. — G. KRAMER und R. MERTENS: Rassenbildung bei west-istrianischen Inseleidechsen in Abhängigkeit von Isolierungsalter und Arealgröße. Arch. f. Naturgesch., N. F. 7, 189—234, 1938. — L. KREITMANN: L'acclimatisation du Lavaret de Bourget dans le Lac Léman et sa relation avec la systématique des Corégones. Verh. Int. Ver. Limnol. 4, 1927. — H. KRIEG: Luxusbildungen bei Tieren unter besonderer Berücksichtigung der luftlebenden Wirbeltiere. Zool. Jb. Syst., 69, 303—318, 1937. — J. VON KRIES: Über die materiellen Grundlagen der Bewußtseinserscheinungen. Tübingen und Leipzig 1898. — CH. VON KROGH: Die Stellung des Menschen im Rahmen der Säugetiere. In: G. HEBERER. Evolution der Organismen, S. 589—614, Jena 1943. — O. KRÖLLING: Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Metapodien bei den Equiden im Lichte des biogenetischen Grundgesetzes. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 84, 38—41, 1934. — J. KRUMBIEGEL: Das sogenannte Kompensationsgesetz GOETHES betr. Korrelation von Kopfwaffen und Oberzähnen. Z. Säugetierkde. 6, 186—202, 1931. — Ders.: Physiologisches Verhalten als Ausdruck der Phylogenese. Zool. Anz. 123, 1938. — Ders.: Die Persistenz physiologischer Eigenschaften in der Stammesgeschichte. Z. f. Tierpsychol. 4, 249—258, 1941. — E. KUHN: Der Artbegriff in der Paläontologie. Ber. Schweiz. Paläontol. Ges., 27. Jahresver. 389—421: Eclogae Geol. Helvetiae 41, Nr. 2, 1948. — O. KUHN: Über morphogenetische Schilddrüsenhormonwirkungen in frühen Entwicklungsstadien. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math. phys. Kl., VI, Nr. 7, 1933. — O. KUHN: Die fossilen Reptilien. Berlin 1937. — Ders.: Die Phylogenie der Wirbeltiere auf paläontologischer Grundlage. 94 S., Jena 1938. — Ders.: Die fossilen Amphibien. Berlin 1939. — Ders.: Die Stammesgeschichte der wirbellosen Tiere im Lichte der Paläontologie. Jena 1939. — A. KÜHN: Entwicklungsphysiologische Wirkung einiger Gene von *Ephestia kühniella*. Naturwiss. 20, 947—977, 1932. — Ders.: Physiologie der Vererbung und Artumwandlung. Naturwiss. 23, 1—10, 1935. — Ders.: Grundriß der Vererbungslehre. Heidelberg 1950. — K. KÜHNE: Die Symmetrieverhältnisse und die Ausbreitungszentren in der Variabilität der regionalen Grenzen der Wirbelsäule des Menschen. Z. Morph. u. Anthrop. 34, 191—206, 1934. — W. G. KÜHNE: The dentary of *Tritylodon* and the systematic position of the Tritylodontidae. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 11, vol. 10, 589—601, 1943. — B. KULLENBERG: Om fågellätenas biologiska funktion. Vår Fågelvärld 5, 49—64, 1946 (engl. summary). — Ders.: Der Kopulationsapparat der Insekten aus phylogenetischem Gesichtspunkt. Festschr. NILS VON HOFSTEN. Zool. Bidrag Uppsala 25, 79—90, 1948. — E. KUPKA: Die Mitosen- und Chromosomenverhältnisse bei der großen Schwebrenke, *Coregonus wastmanni* (Bloch) des Attersees. Österr. Zool. Z. 2, 605—623, 1950.

D. LACK: Variation in the introduced English sparrow. Condor 42, 239—241, 1940. — Ders.: Darwin's finches. Cambridge 1947. — J. DE LAMARCK: Philosophie zoologique. Paris 1809 (Deutsch: Jena 1876). — K. LAMBRECHT: Handbuch der Paläornithologie. Berlin 1933. — H. LAMPRECHT: Zur Lösung des Artproblems. Neue und bisher bekannte Ergebnisse der Kreuzung *Phaseolus vulgaris* L. × *coccineus* L. und reziprok. Agri hortique genetica 6, 87—141, 1948. — Ders.: Systematik auf genischer und zytologischer Grundlage. Agri hortique genetica 7, 1—28, 1949. — D. E. LANCEFIELD: A genetic study of two races or physiological species in *Drosophila obscura*. Z. ind. Abst. u. Vererbl. 52, 287—317, 1929. — W. LANDAUER: Studies on the creeper fowl. III. J. Genet. 25, 1931. — Ders.:

Studies on the creeper fowl. VI. Bull. Storrs Agricultural Exp. Stat. Nr. 193, 1934. — Ders.: Rezessive rumplessness of fowl with kyphoscoliosis and supernumerary ribs. Genetics 30, 403—428, 1945. — Ders.: Genetic aspects in physiology. In: Howills Textbook of Physiol. 15. ed. (Fulton), Kap. 56, Philadelphia and London 1946. — W. Landauer und Mitarbeiter: Insulin induced rumplessness of chickens. J. exper. Zool. 101, 41—50, 1946; 102, 1—22, 1946; 105, 279—316, 1947; 105, 317—328, 1947. — W. Lange: Die Ammonitenfauna der *Psiloceras*-Stufe Norddeutschlands. Palaeontographica, Bd. 93, A, Stuttgart 1941. — L. Lapique: Sur la relation du poids de l'encephale au poids du corps. C. r. Soc. Biol., X. s., 5, 1898. — Ders.: Sur la relation entre la longeur de l'intestin et la grandeur de l'animal. C. r. Soc. Biol. Paris 55, 29—30, 1903. — Ders.: Les poids encephaliques en fonction du poids corporal entre individus d'une même espèce. Bull. Soc. Anthrop., Paris, V. s. 8, 313—345, 1907. — Ders.: La grandeur relative de l'oeil et l'appréciation du poids encephalique. C. r. Ac. Sci. Paris 147, 209—212, 1908. — E. Lartet: De quelques cas de progression organique vérifiables dans la successions des temps géologiques sur les mammifères de même famille et de même genre. C. r. Ac. Sci. Paris 66, 1119—1122, 1868. — N. J. Lasareff: On the question of the difference in the grade of inductive ability of the eye cup of different Amphibia species. Tr. Inst. exp. Morphogen. 6, 97—105, 1938 (russ., engl. Zus.). — H. B. Latimer: The relative postnatal growth of the systems and organs of the chicken. Anat. Rec. (Am.) 31, 233—253, 1925. — G. de Lattin: Über die Evolution von Höhlentiercharakteren. Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin, 1939, 11—41. — Ders.: Über die Artfrage in der *Hipparchia semele* L.-Gruppe. Entom. Z. 59, Nr. 15—17, 1949. — H. Lauth: Verbreitung von Körper- und Eigewicht bei Hausrassen. Z. Tierzucht 31, 271—310, 1935. — J. Lavink: Sterne mit unsichtbaren Begleitern. Naturwiss. 35, 118 bis 120, 1948. — S. Lebedkin: The recapitulation problem. I. und II. Biol. generalis 13, 391—417, 561—594, 1937. — W. E. le Gros Clark: History of the Primates. Brit. Mus. Nat. Hist. London 1949. — F. E. Lehmann: Die morphologische Rekapitulation des Grundplans bei Wirbeltierembryonen und ihre entwicklungsphysiologische Bedeutung. Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich 83, 187—192, 1938. — O. Lehmann: Flüssige Kristalle und die Theorien des Lebens. Vers. dtsch. Naturforsch. u. Ärzte, Stuttgart 1906. — Ders.: Flüssige Kristalle und ihre Analogien zu den niedrigsten Lebewesen. Kosmos (Stuttgart) 1907, 5—13, 36—40. — B. Leichtentritt: Die Wärmeregulation neugeborener Säugetiere und Vögel. Z. f. Biol. 69, N. F. 51, 1919. — K. Leinemann: Über die Zahl der Facetten in den zusammengesetzten Augen der Coleopteren. Diss. (Münster). Hildesheim 1904. — H. Lemche: The primitive colour-pattern on the wings of insects and its relation to the venation. Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Foren. 99, 45—64, 1935. — Ders.: Studien über die Flügelzeichnung der Insekten. I. Zool. Jb. Abt. f. Anat. 63, 183—288, 1937. — G. Levi: I gangli cerebrospinali. Arch. Ital. Anat. Embriol. 7, Suppl., 1908. — Ders.: Wachstum und Körpergröße. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch. 26, 87—342, 1925. — R. Levi ed Eu. Sacerdote: Ricerche quantitative sui sistema nervoso di *Mus musculus* . . . Monit. Zool. Ital. 45, 162—172, 1934. — L'Héritier et G. Teissier: Une expérience de sélection naturelle. C. Rend. Ac. Sci. Paris 204, 907—909, 1937. — Y. C. Li: The effect of chromosomal aberrations on development in *Drosophila melanogaster*. Genetics 12, 1—58, 1927. — R. S. Lillie: General biology and philosophy of organism. Chicago 1945. — C. H. Lindroth: The boreo-british Coleoptera. Zoogeogr. 2, 579—634, 1935. — E. O. von Lippmann: Urzeugung und Lebenskraft. Berlin 1933. — R. B. Lindsay: Grenzprinzipien in der modernen Physik. Universitas 3, 1475—1480, 1948. — A. J. Linzbach: Die Muskelfaserkonstante und das Wachstumsgesetz der menschlichen Herzkammern. Virchows Arch. 318, 575—618, 1950. — C. Lloyd Morgan: Animal behaviour. London 1896. (Übers.: Instinkt und Gewohnheit. Leipzig und Berlin 1909.) — J. Locke: An essay concerning human understanding. Ed. by A. C. Fraser. 2 vol. Oxford 1894 (1. ed. 1690). — E. Lönnberg: The development and distribution of the African fauna in connection with and depending upon climatic changes. Arkiv f. Zool. 21 A, Nr. 4, 1929. — Ders.: Notes on some relict forms of *Cottus quadricornis* L. recently found in Swedish freshwater lakes. Ark. f. Zool. 31 B, Nr. 2, 1939. — K. Lorenz: Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheoretica II, 17, 1937. — Ders.: Vergleichende Verhaltensforschung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 41, 69—102 (1939), 1940. — Ders.: Die angeborenen

Formen möglicher Erfahrung. Z. f. Tierpsychol. 5, 235—409, 1943. — Z. Lorković: Analyse der Speziesbegriffe und der Variabilität der Spezies auf Grund von Untersuchungen einiger Lepidopteren. Act. Soc. Sci. Nat. Croaticae 38, 1—64, 1928. — Ders.: Die Chromosomenzahlen in der Spermatogenese der Tagfalter. Chromosoma 2, 1941. — H. Loewenthal: Cytologische Untersuchungen an normalen und experimentell beeinflußten Dipteren *(Calliphora erythrocephala)*. Arch. f. Zellforsch. 17, 86—101, 1923. — W. Ludwig: Selektion und Stammesentwicklung. Naturwiss. 28, 689—705, 1940. — Ders.: Zur evolutorischen Erklärung der Höhlentiermerkmale durch Allelelimination. Biol. Zbl. 62, 447—455, 1942. — Ders.: Über die Rolle des Mutationsdrucks bei der Evolution. Biol. Zbl. 62, 374—379, 1942. — Ders.: Die Selektionstheorie. In: Heberer, Evolution der Organismen, 479 bis 520, Jena 1943. — Ders.: Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als fünfter Evolutionsfaktor. In: „Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie" (Klatt-Festschr.), 516—537, Leipzig 1950. — H. Lüers: Ein Beitrag zur vergleichenden Genetik an Hand des dominanten Bobbed im Y-Chromosom von *Drosophila funebris*. Z. ind. Abstamm. u. Vererbl. 74, 70—90, 1937. — E. I. Lukin: On the substitution of non-hereditary variations by hereditary ones from the point of view of the selection theory. Uchen. Zap. Khark. Univ. 6—7, 1937 (ukrain., engl. Zus.). — R. S. Lull: Organic evolution. New York 1925. — H. Lumer: Evolutionary allometry in the sceleton of the domesticated dog. Amer. Naturalist 74, 439—467, 1940. — K. Lundmark: Das Leben auf anderen Sternen. Leipzig 1930. — A. Luntz: Untersuchungen über den Generationswechsel der Rotatorien I. Biol. Zbl. 46, 1926. — W. G. Lynn: The embryology of *Eleutherodactylus nubicola*, an anurea which has no tadpole stage. Carnegie Inst. Washington Publ. 541, 1942. — W. G. Lynn and B. Lutz: The development of *Eleutherodactylus nasutus* Lutz. Bol. Museu Nac. Rio de Janeiro, N. S., Nr. 79, 1946.

M. McCarty: Chemical nature and biological specifity of the substance inducing transformation of pneumococcal types. Bacter. Reviews 10, 63—71, 1946. — W. McDougall: Insight and foresight in various animals. J. comp. Psychol. 11, 1931. — F. McFarlane Burnet: Virus as organism. Cambridge (Mass.) 1946. — E. Mach: Untersuchungen über den Zeitsinn des Ohres. Sitzungsber. Wiener Ak. 51, 1865. — J. McTaggart Cowan: A distributional study of the *Peromyscus sitkensis* group of white-footed mice. Univ. Calif. Publ. Zool. 40, Nr. 13, 429—538, 1935. — A. Magnan: Le foie et sa variation en poids chez les oiseaux . . . Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 17, 492—493, 1911. — K. Mampell: Analysis of a mutator. Genetics 30, 496—505, 1945. — Manea: Rapporto fra il peso dei reni ed il peso e la superficie del corpo dei cani. Giorn. di Medic. Vet. 43, 1894. — O. Mangold: Kombination verschiedener Geschmacksqualitäten zur Untersuchung des chemischen Sinnes des Regenwurms. Naturwiss. 23, 472—474, 1935. — J. Mařan: The study of the rudiments of the wings by the genus *Pterostichus*, *Poecilus*, *Abax* and *Molops* (Col. Carabidae). Shornik Entom. Odd. Nár. Musea v Praze V, 121—140, 1927. — R. Margalef: Importancia de la neotenia en la evolución de los crustáceos de aqua dulce. Publ. Inst. Biol. Apl. (Barcelona) 6, 41—51, 1949. — R. Mark: Untersuchungen an Bastarden zwischen Kanarien und Wildfinken. Z. wiss. Zool. 137, 476—549, 1930. — E. Marold: Versuche an Wellensittichen zur Frage des „Zähl"-Vermögens. Z. f. Tierpsychol. 3, 170—223, 1939. — O. C. Marsh: Small size of brains in tertiary mammals. Amer. J. Sci. (3), VIII. 1874. — J. T. Marshall: Ecologic races of song sparrows in the San Francisco Bay region. I. Condor 50, 193—215, 1948. — W. H. Marshall: A survey of the mammals of the islands in Great Salt Lake, Utah. J. Mammol. 21, 144—159, 1940. — A. A. Maschkowzeff: Endogener und exogener Faktorenwechsel der embryonalen Entwicklung der Ontogenese und Phylogenese. Bull. Ac. Sci. URSS (Biol.), 1936, 945—997, (russ., dtsch. Zus.). — W. D. Mathew: Time ratios in the evolution of mammalian phyla. Science, N. S. 40, 232—235, 1914. — Ders.: Climate and evolution. Ann. New York Ac. Sci. 24, 171—318, 1915. — B. S. Matveiev: Zur Theorie der Rekapitulation. Über die Evolution der Schuppen, Federn und Haare auf dem Wege embryonaler Veränderungen. Zool. Jb., Anat. 55, 555—580, 1932. — E. Maurel: Rapport du poids du foie au poids total de l'animal. C. r. Ac. Sci. Paris 135, 1002—1005, 1902. — Ders.: Rapport du poids total et à la surface totale de l'animal. C. r. Soc. Biol. Paris 55, 196—198, 1903. — E. Mayr: Birds collected during the Whitney South Sea expedition. Amer. Mus. Novit. 20, 1—22; 21, 1—23, 1932.

— Ders.: Systematics and the origin of species. From the viewpoint of a zoologist. New York 1942. — Ders.: Ecological factors in speciation. Evolution 1, 263—288, 1947. — Ders.: Taxonomic categories in fossil hominids. Spring Harbor Symposium on quantitative Biol. 15, 109—118, 1950. — E. Mayr and Ch. Vaurie: Evolution in the family Dicruridae (Birds). Evolution 2, 238—265, 1948. — F. Megušar: Die Regeneration der Koleopteren. Arch. Entw. Mech. 25, 148—234, 1907. — W. Meise: Rassenkreuzungen an den Arealgrenzen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1928, 96—105. — Ders.: Scorpiones (Norweg. Zool. Exp. Galapagos Isls 1925). Meddel. Zool. Mus Oslo. Nr. 39, 25—43, 1933. — Ders.: Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidensperlinge, *Passer domesticus* (L.) und *hispaniolensis* (T.). J. Ornith. 84, 631—672, 1936. — M. Meissner: Die Schilddrüse beim Zwerghund. Z. Anat. Entwickl. gesch. 70, 598—600, 1924. — J. Meixner: Coleopteroidea. In: Kükenthal-Krumbach, Hdb. d. Zool. 4. Bd., 2. Hälfte, 1. Teil, 1037—1348, Berlin 1933—1936. — Ders.: Probleme der Rassendifferenzierung, aufgezeigt an Arten der Laufkäfergattung *Trechus*. 7. Internat. Kongr. Entom. Berlin (1938), 303—318, 1939. — R. Mell: Grundzüge zu einer Ökologie der chinesischen Reptilien und einer herpetologischen Tiergeographie Chinas. Berlin und Leipzig 1929. — Ders.: Inventur und ökologisches Material zu einer Biologie der südchinesischen Pieriden. Zoologica, Bd. 36, Lief. 6, Heft 100, Stuttgart 1943. — H. Mendheim: Beiträge zur Systematik und Biologie der Familie der Echinostomatidae. Arch. f. Naturgesch., N. F. 12, 175—349, 1943. — R. Mertens: Ein Beitrag zur Kenntnis der melanotischen Inseleidechsen des Mittelmeeres. Pallasia 2, 40—52, 1924. — Ders.: Zur Naturgeschichte der europäischen Unken *(Bombina)*. Z. Morph. u. Ökol. 11, 613—623, 1928. — Ders.: *Ablepharus boutonii* (Desjardin) und seine geographische Variation. Zool. Jb., Syst. 61, 63—210, 1931. — Ders.: Über düster gefärbte Inseleidechsen des Lago Maggiore. Zool. Anz. 101, 106—111, 1932. — Ders.: Zwerg- und Riesenformen unter Amphibien. Senckenbergiana 15, 1—4, 1933. — R. Mertens und L. Müller: Die Amphibien und Reptilien Europas. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. 451, 1940. — C. W. Metz and E. G. Lawrence: Preliminary observations on *Sciara* hybrids between *S. ocellaris* and *S. reynoldsi* (Diptera). J. Hered. 29, 179—186, 1938. — K. Meunier: Korrelation und Umkonstruktion in den Größenbeziehungen zwischen Vogelflügel und Vogelkörper. Biol. generalis 19, 403—443, 1951. — A. Meyer: Acanthocephala. In: Bronns Klass. u. Ord., 4. Bd., 2. Abt., 2. Buch, Leipzig 1932—1933. — P. Michaelis: Die Abänderungen des plasmatischen Erbgutes. Z. indukt. Abstamm. u. Vererbl. 83, 36—85, 1949. — Ders.: Über Plasmon-inducierte Genlabilität. Naturwiss. 36, 220, 1949. — M. von Miculicz-Radecki: Betrachtungen zur Stammesgeschichte der Wildtauben. Verh. Dtsch. Zool. Mainz 1949, 55—63. — M. A. Mijsberg: Die Phylogenie der menschlichen Niere. Verh. Anat. Ges. Amsterdam (1930). Anat. Anz. 71, Erg.-Heft, 248—251, 1931. — A. H. Miller: An analysis of some hybrid populations of Juncos. Condor 41, 211—214, 1939. — Ders.: Speciation in the avian genus *Junco*. Univ. Calif. Publ. Zool. 44, 173—434, 1941. — Ders.: Some concepts of hybridization and intergradation in wild populations of birds. Auk. 66, 338—342, 1949. — G. S. Miller: Catalogue of the mammals of Western Europe. London 1912. — H. Milne-Edwards: Introduction à la zoologie générale. Paris 1851. — A. Möller: Die Struktur des Auges bei Urodelen verschiedener Körpergröße. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. 62, 138—182. 1950. — Th. Mollison: Die serologischen Beweise für die chemische Epigenese in der Stammesgeschichte des Menschen. Arch. f. Rassenbiol. 30, 1936. — Ders.: Über den Begriff der Differenzierung im morphologischen und biochemischen Sinne. Anthropol. Anz. 15, Sonderheft, S. 38—42, 1938. — J. A. Moore: Geographic variation of adaptive characters in *Rana pipiens* Schreber. Evolution 3, 1—24, 1949. — A. Mordvilko: Artbildung und Evolution. Biol. generalis 12, 245—298, 1936—1937. — R. E. Moreau: On the age of some races of birds. Ibis (12), 6, 1930. — A. Müller: Über Konvergenzerscheinungen am Schädelskelett der Vögel. Verh. u. Mitt. Siebenbürg. Ver. Naturwiss. Hermanstadt, 75—76, 1—16, 1925—1926. — H. Müller: Bau und Wachstum der Netzhaut des Guppy *(Lebistes reticulatus)*. Zool. Jb., Abt. Physiol. 63, 275—324, 1952. — H. G. Müller: Untersuchungen über spezifische Organe niederer Sinne bei rhabdocoelen Turbellarien. Z. vergl. Physiol. 23, 253—292, 1936. — H. J. Müller: Reversibility in evolution, considered from the standpoint of genetics. Biol. Reviews Cambridge Philos. Soc. 14, 261—280, 1939. — H. Müller-Böhme: Beiträge

zur Anatomie, Morphologie und Biologie der „Großen Wühlmaus". Arb. Biol. Anstalt Berlin 21, 363—453, 1935.

H. Nachtsheim: Erbliche Zahnanomalien beim Kaninchen. Z. Züchtungskde. 11, 273—287, 1936. — Ders.: Das Porto-Santo-Kaninchen. Die Umschau 1941, Heft 10. — Ders.: Ergebnisse und Probleme der vergleichenden und experimentellen Erbpathologie, Jena. Z. Naturwiss. 76, 81—108, 1943. — A. Naef: Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena 1917. — Ders.: Phylogenie der Tiere. In- Baur-Hartmann, Hdb. d. Vererbungswiss., Bd. III., Lief. 13, Berlin 1931. — C. von Nägeli: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884. — A. Nalepa: Die Systematik der Eriophyiden, ihre Aufgabe und Arbeitsmethode. Verh. Zool. Bot., Ges. Wien, 1917, 12—38. — T. Neville George: Palingenesis and paleontology. Biol. Review Cambridge Philos. Soc. 8, 107—135, 1933. — N. D. Newell: Phyletic size increase, an important trend, illustrated by fossil Invertebrates. Evolution 3, 103—124, 1949. — G. Niethammer: Die Schutzanpassung der Lerchen. In: Hoesch und Niethammer: Vogelwelt Deutsch-Südwestafrikas. J. f. Ornith. 88, Sonderheft, 1940. — N. H. Nilsson: Synthetische Bastardierungsversuche in der Gattung *Salix*. Lunds Univ. Arsskr. N. F., Avd. 2, 27, Nr. 4, 1930. — G. Nobis: Vergleichende und experimentelle Untersuchungen an heimischen Schwanzlurchen. Zool. Jb., Abt. Anat. 70, 333—396, 1949. — A. Nolte: Die Abhängigkeit der Proportionierung und Cytoarchitektonik des Gehirns von der Körpergröße bei Urodelen. Zool. Jb., Abt. Physiol. — M. Novikoff: Das Prinzip der Analogie als Grundlage der vergleichenden Morphologie. X. Kongr. Intern. Zool. Budapest (1927), 301—321, Budapest 1929. — Ders.: Das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie. Jena 1930. — Ders.: Das Studium der Homomorphien als wissenschaftliche Methode. Biol. Gen. 14, 85—110, 1938.

F. Oekland: Die geographischen Rassen der extramarinen Wirbeltiere Europas. Zoogeogr. 3, 389—484, 1937. — A. J. Oparin: Der Ursprung des Lebens auf der Erde. Moskau und Leningrad 1936 (Referat: Ber. wiss. Biol. 41, 145—146, 1937). — H. F. Osborn: The ideas and terms of modern philosophical anatomy. Science, N. S. 21, 959—961, 1905. — Ders.: The causes of extinction of mammalia. Amer. Naturalist 40, 769—795, 829—859, 1906. — Ders.: Migrations and affinities of the fossil proboscideans of Eurasia, North and South America, and Africa. Amer. Naturalist 56, 448—455, 1922. — Ders.: Ursprung und Entwicklung des Lebens. Stuttgart 1930. — Ders.: The dual principles of evolution. Science 80, 1934. — Ders.: Aristogenesis, the creative principle in the origin of species. Amer. Naturalist 68, 193—235, 1934. — Ders.: The thirty-nine distinct lines of Proboscidean descent, and their migration into all parts of the world except Australia. Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia 74, 273—285 (1934), 1935. — Ders.: A monograph on the discovery, evolution, migration and extinction of the Mastodonts and Elephants of the world. vol. 2. New York 1942. — B. Ottow: Die erbbedingte Osteogenesis dysplasticoexostotica der ausgerotteten flugunfähigen Riesentaube *Pezophaps solitaria* der Mascareninsel Rodriguez. K. Svenska Vetensk. Ak. Hdl. 4, ser., Bd. 1, Nr. 9, 1950.

L. Padour: Differenzen endokriner Drüsen bei Säugetieren verschiedener Körpergröße, mit besonderer Berücksichtigung der Langerhansschen Inseln. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. 62, 102—137, 1950. — W. Pagenstecher: Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge. Jena 1909. — J. G. Palmer: Geographic variation in the mole *Scapanus latimanus*. J. Mammol. 18, 280—314, 1937. — J. G. Palmer: The danger of introducing noxious animals and birds. Yearbock U. S. Dept. Agric. 1898. — Th. Park: Experimental studies of interspecies competition. I. Competition between populations of the flour beetles *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst. Ecol. Monogr. 18, 265—308, 1948. — A. E. Parr: Adaptiogenese and Phylogenese. Zur Analyse der Anpassungserscheinungen und ihrer Entstehung. Berlin 1926. — C. Parrot: Über die Größenverhältnisse des Herzens bei Vögeln. Zool. Jb., Syst. 7, 1894. — W. Partmann: Untersuchungen über die komplexe Auswirkung phylogenetischer Körpergrößenänderungen bei Dipteren. Zool. Jb., Abt. Anat. 69, 507—558, 1948. — G. Pasewaldt: Experimentelle und histologische Untersuchungen über die kompensatorische Hypertrophie der Ovarien. Diss. Bonn 1888. — L. Pasteur: Die in der Atmosphäre vorhandenen organisierten Körperchen, Prüfung der Lehre von der Urzeugung. Ostwalds Klassiker der exakten Wissensch. Nr. 39, Leipzig

(Franz. Original: Ann. de Chimie et Phys. 3, sér. 64, 1862). — F. PAX: Beitrag zur Kenntnis der japanischen Dörnchenkorallen. Zool. Jb., Syst. 63, 407—450, 1932. — Ders.: Anthozoa. In: G. GRIMPE und A. REMANE, Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lief. 30, Leipzig 1936. — Ders.: Die Crustaceen der deutschen Mineralquellen. Abh. Naturforsch. Ges. Görlitz 33, 87—130, 1942. — K. PEARSON u. a.: Assortative mating in man. Biometrica (London) 2, 1903. — O. H. PEARSON: The metabolism of hummingbirds. Condor 52, 145—152, 1950. — K. PEDEN and G. VON BONIN: The neocortex of *Hapale*. J. compar. Neurol. 86, 37—64, 1947. — M. S. PEMBREY: The effect of variations in external temperature upon the output of carbonic acid and the temperature of young animals. J. Physiol. 18, 1895. — A. PENNERS: Die Furchung von *Tubifex rivulorum* Lam. Zool. Jb., Abt. Anat. 43, 323—368, 1922. — Ders.: Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei *Tubifex rivulorum*. Zool. Jb., Abt. Anat. 45, 1923. — Ders.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an marinen Oligochäten. I. Furchung, Keimstreif, Vorderdarm und Urkeimzellen von *Peloscolex benedeni* Udekem. II. Furchung, Keimstreif und Keimbahn von *Pachydrilus (Lumbricillus) lineatus* Müll. Z. wiss. Zool. 134, 307—344, 1929; 137, 55—119, 1930. — J. L. PETERS: Check-list of birds of the world. vol. III., Cambridge 1937. — B. PETERSEN: Die geographische Variation einiger fennoskandischer Lepidopteren. Zool. Bidrag Uppsala 26, 329—531, 1947. — Ders.: The relation between size of mother and number of eggs and young in some spiders and its significance for the evolution of size. Experientia 6, 1950. — B. PEYER und E. KUHN: Die Kopulation von *Limax cinereoniger* Wolf. Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich 73, 1928. — E. PFLÜGER: Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflügers Arch. 10, 1875. — J. PHILIPTSCHENKO: Variabilität und Variation. Berlin 1927. — H. PIÉRON: Les facteurs des mouvements périodiques des *Convoluta* dans leur habitat naturel. Bull. Mus. Hist. Nat. 14, 1908. — L. PIROCCHI: Hochendemische Copepoden- und Cladoceren-Lokalformen im Karst. Arch. f. Hydrobiol. 45, 245—253, 1951. — B. PITTIONI: Die Variabilität des *Bombus agrorum* F. in Bulgarien. Mitt. Kgl. Naturwiss. Inst. Sofia 14, 238—311, 1941. — L. PLATE: Gibt es ein Gesetz der progressiven Reduktion der Variabilität? Arch. Rassenbiol. 1, 1904. — Ders.: Vererbungslehre und Descendenztheorie. Festschr. 60. Geburtstag R. HERTWIGS, Bd. 2, 589—593, Jena 1910. — Ders.: Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl., Leipzig und Berlin 1913. — Ders.: Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Leipzig 1913, 2. Aufl., Jena 1932—1933. — Ders.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. 1. Teil, Jena 1922. — Ders.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. 2. Teil. Die Sinnesorgane der Tiere. Jena 1924. — Ders.: Die Abstammungslehre. Jena 1925. — Ders.: Über Vervollkommnung, Anpassung und die Unterscheidung von niederen und höheren Tieren. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. 45, 745—798, 1928. — Ders.: Vererbungslehre. Bd. 2, Sexualität und allgemeine Probleme. Jena 1933. — H. POLL: Über Vogelmischlinge. Verh. 5. Int. Ornith. Kongr. (1910), 399—468, 1911. — J. F. POMPECKY: Umwelt, Anpassung und Beharrung im Lichte erdgeschichtlicher Überlieferung. Berlin 1925. — W. W. POPOFF: Gleichzeitige experimental-embryologische und genetische Untersuchungen einer Organogenese. Bull. Ac. Sci. URSS. 1935, 1237—1244 (russ., dtsch. Zus.). — H. PRZIBRAM: Die „Scherenumkehr" bei dekapoden Crustaceen. Arch. f. Entwickl. Mech. 25, 1907. — Ders.: Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata*. III. Länge regenerierender und normaler Schreitbeine. Arch. Entwickl. Mech. 43, 1917. — Ders.: Entwicklungsmechanik der Tiere. In: Tabulae Biol., Bd. IV, 216—347, 1927.

W. QUENSTEDT: Die Entwicklungsgeschwindigkeit des Lebens in der geologischen Zeitfolge. Zbl. Min., 1929, Abt. B, 513—532. — Ders.: Die Anpassung an die grabende Lebensweise in der Geschichte der Solenomyiden und Nuculaceen. Geol. und Paläont. Abh., N. F. Bd. 18, Heft 1, Jena 1930. — D. P. QUIRING: Notes on an African elephant *(Elephas loxodonta africana)*. Growth 3, 9—13, 1939.

B. N. RAJEWSKI und N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY: Höhenstrahlung und die Mutationsrate von *Drosophila melanogaster*. Z. ind. Abst. u. Vererbl. 77, 488—500, 1939. — W. RAMME: Verlust oder Herabsetzung der Fruchtbarkeit bei macropteren Individuen sonst brachypterer Orthopterenarten. Biol. Zbl. 51, 533—540, 1931. — E. RAY LANKESTER: On the use of the term homology. Ann. Mag. Nat. Hist. London 6, 1870. — E. C. R. REEVE and J. S.

HUXLEY: Some problems in the study of allometric growth. In: W. E. LE GROS CLARK and P. B. MEDAWAR: Essays on growth and form. Oxford 1945. — F. REINHARDT: Einseitige Ernährung und Entwicklungsstörungen beim Rippenmolch. Forsch. u. Fortschr. 20, 232—234, 1944. — W. F. REINIG: Elimination und Selektion. 146 S., Jena 1938. — Ders.: Besteht die BERGMANNsche Regel zu Recht? Arch. f. Naturgesch., N. F. 8, 70—88, 1939. — A. REMANE: Exotypus-Studien an Säugetieren. I. Zur Definition der systematischen Kategorie Aberration oder Exotypus. Z. Säugetierkde. 3, 64—79, 1928. — Ders.: Archiannelida. In: GRIMPE-WAGLER, Tierwelt der Nord- und Ostsee, VI, a, Lief. 22, Leipzig 1932. — Ders.: Der Geltungsbereich der Mutationstheorie. Zool. Anz. Suppl., Bd. 12, 206—220, 1939. — Ders.: Besteht ein Zusammenhang zwischen der Formverwilderung (Typolyse) und dem Aussterben der Tierstämme? Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein 25, 14—19, 1951. — Ders.: Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig 1952. — B. RENSCH: Über Konvergenzerscheinungen im Vogelreich und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 28, 31—32, 1923. — Ders.: Das DÉPÉRÉTsche Gesetz und die Regel von der Kleinheit der Inselformen als Spezialfall des BERGMANNschen Gesetzes und ein Erklärungsversuch desselben. Z. ind. Abstamm. u. Vererbl. 35, 139—155, 1924. — Ders.: Untersuchungen zur Phylogenese der Schillerstruktur. J. f. Ornith. 73, 127—147, 1925. — Ders.: Das Problem des Brutparasitismus bei Vögeln. Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin. 1925, 55—69. — Ders.: Schwingenfärbung schillernder Vögel und geschlechtliche Zuchtwahl. Zool. Anz. 70, 93 bis 99, 1927. — Ders.: Inselmelanismus bei Mollusken. Zool. Anz. 78, 1—4, 1928. — Ders.: Grenzfälle von Rasse und Art. J. f. Ornithol. 76, 222—231, 1928. — Ders.: Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. 206 S., Berlin 1929. — Ders.: Die Vogelwelt der Kleinen Sunda-Inseln Lombok, Sumbawa und Flores. Mitt. Zool. Mus. Berlin 17, 451—637, 1931. — Ders.: Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren. Z. Morph. Oekol. 25, 757—807, 1932. — Ders.: Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien, 116 S., Leipzig 1934. — Ders.: Die Molluskenfauna der Kleinen Sunda-Inseln. III. Zool. Jb., Syst. 65, 389—422, 1934. — Ders.: Umwelt und Rassenbildung bei warmblütigen Wirbeltieren. Arch. f. Anthropol., N. F. 23, 326—333, 1935. — Ders.: Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern. Arch. f. Naturgesch., N. F. 5, 317—363, 1936. — Ders.: Untersuchungen über Rassenbildung und Erblichkeit von Rassenmerkmalen bei sizilischen Landschnecken. Z. ind. Abstamm. u. Vererbl. 72, 564—588, 1937. — Ders.: Bestehen die Regeln klimatischer Parallelität bei der Merkmalsausprägung von homöothermen Tieren zu Recht? Arch. f. Naturgesch., N. F. 7, 364—389, 1938. — Ders.: Klimatische Auslese von Größenvarianten. Arch. f. Naturgesch., N. F. 8, 89—129, 1939. — Ders.: Typen der Artbildung. Biol. Review, Cambridge Phil. Soc. 14, 180—222, 1939. — Ders.: Über die Anwendungsmöglichkeit zoologisch-systematischer Prinzipien in der Botanik. Chronica Botanica 5, 46—49, 1939. — Ders.: „Elimination" oder Selektion bei der Girlitzausbreitung? Ornithol. Monatsber. 49, 94—104, 1941. — Ders.: Studien über Korrelation und klimatische Parallelität der Rassenmerkmale von *Carabus*-Formen. Zool. Jb., Syst. 76, 103—170, 1943. — Ders.: Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre. In: HEBERER: Evolution der Organismen. 57—85, Jena 1943. — Ders.: Die paläontologischen Evolutionsregeln in zoologischer Betrachtung. Biol. generalis 17, 1—55, 1944. — Ders.: Organproportionen und Körpergröße bei Säugetieren und Vögeln. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. 61, 337—412, 1948. — Ders.: Histological changes correlated with evolutionary changes of body-size. Evol. 2, 218—230, 1948. — Ders.: Biologische Gefügegesetzlichkeit. In: „Das Problem der Gesetzlichkeit", Joachim-Jungius-Ges., p. 117—137, 1949. — Ders.: Histologische Regeln bei phylogenet. Körpergrößenänderungen. Symposium sui fattori ecologici e genetici della speciazione negli animali. La Ricerca Scientif., Suppl., Hamburg 1949. — Ders.: Complex effects of evolutionary changes in body-size. Symposium. Austral. a. N. Zealand Association for the Advanc. of. Sci. Brisbane (1951) im Druck. — Ders.: Psychische Komponenten der Sinnesorgane. Eine psychophysische Hypothese. Stuttgart 1952. — Ders.: Klima und Artbildung. Geol. Rundschau 40, 137—152, 1952. — Ders.: Neuere Untersuchungen über transspezifische Evolution. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. (1952), 379—408, 1953. — Ders.:

The relations between the evolution of central nervous functions and the body-size of animals. In: J. S. HUXLEY: Evolution as a process. 181—200 (im Druck). — B. RENSCH und R. ALTEVOGT: Visuelles Lernvermögen eines Indischen Elefanten. Z. f. Tierpsychol. 10, 119—134, 1953. — I. RENSCH: Systematische und tiergeographische Untersuchungen über die Landschneckenfauna des Bismarck-Archipels. I. Arch. f. Naturgesch., N. F. 3, 445 bis 488, 1934. — E. REY: Altes und Neues aus dem Haushalte des Kuckucks. Zool. Vortr., Heft 11, 108 S., Leipzig 1892. — H. RIBBERT: Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. Arch. Entw. Mech., 1894, 69—90. — O. W. RICHARDS and A. J. KAVANAGH: The analysis of growing forms. In: W. E. LE GROS CLARK and P. B. MEDAWAR: Essays on growth and form. Oxford 1945. — D. RICHARDSON: Effects of heteroplastic transplantations of the ear in *Amblystoma*. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 28, 998—999, 1931. — Ders.: Some effects of heteroplastic transplantation of the ear vesicle in *Amblystoma*. J. exper. Zool. 63, 413—445, 1932. — CH. RICHET: Poids du cerveau, de la rate et du foie chez les chiens de différentes tailles. C. r. Soc. Biol. 3, s. 9, 405—415, 1891. — O. RIDDLE: Studies on thyroids. Endocrinology 11, 161—172, 1927. — Ders.: Prolactin, a product of the anterior pituitary, and the part it plays in vital processes. Scientific Monthly 47, 97—113, 1938. — O. RIDDLE, D. E. CHARLES and G. E. CAUTHEN: Relative growth rates in large and small races of pigeons. Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med. 29, 1216—1220, 1932. — E. DU RIETZ: The fundamental units of biological taxonomy. Svensk Botan. Tidskr. 24, 333—428, 1930. — S. D. RIPLEY and H. BIRCKHEAD: On the fruit pigeons of the *Ptilinopus purpuratus* group. Amer. Mus. Novitates, Nr. 1192. — M. S. M. RIZKI: Morphological differences between two sibling species. *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. Proc. Nat. Ac. Sci. U.S.A., 37, 156—159, 1951. — R. C. ROBB: A study of mutations in evolution. I. u. II. Genetics 31, 39—46, 47—52, 1935. — B. ROBINSON: A dissertation on the food and discharge of human bodies. London 1748. — A. SH. ROMER: Man and the vertebrates. Chicago 1933. — D. ROSA: La riduzione progressiva della variabilita a i suoi rapporti col' estinzione e coll' origine delle specie. Torini 1899 (deutsch: Jena 1903). — Ders.: L'Ologénèse. Nouvelle théorie de l'évolution. Paris 1931. — E. ROTMANN: Die Rolle des Ektoderms und Mesoderms bei der Formbildung der Extremitäten von *Triton*. 2. Operationen im Gastrula- und Schwanzknospenstadium. Arch. f. Entw. Mech. 129, 85—119, 1933. — Ders.: Der Anteil von Induktor und reagierendem Gewebe an der Entwicklung des Haftfadens. Arch. f. Entw. Mech. 133, 193—224, 1935. — Ders.: Der Anteil von Induktor und reagierendem Gewebe an der Entwicklung der Amphibienkeime. Arch. f. Entw. Mech. 139, 1—49, 1939. — E. ROTMANN und T. J. MACDOUGALD: Die Struktur normaler und heteroplastisch transplantierter Epidermis von *Triton taeniatus* (und *palmatus*) und *cristatus* nach der Metamorphose. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 38, 88—96, 1936. — M. RUBNER: Über den Einfluß der Körpergröße auf Stoff- und Kraftwechsel. Z. f. Biol. 19, 312—396, 1883. — R. RUEDEMANN: Paleontology of arrested evolution. New York State Mus. Bull. Nr. 196 (XIII. Rep. Direct. 1916), 1918. — L. RÜGER: Die absolute Chronologie der geologischen Geschichte als zeitlicher Rahmen der Phylogenie. In: HEBERER, Evolution der Organismen, S. 183—218, Jena 1943. — B. F. RUMJANCEV: Die Variabilität von *Limnaea stagnalis*. Trav. Soc. Nat. Leningrad 63, 1928 (russ., dtsch. Zus.). — S. RUNNSTRÖM: Die Anpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere an die Temperaturverhältnisse verschiedener Verbreitungsgebiete. Bergens Mus. Årb. 1936, Nat. Rekke, Nr. 3, 36 S. — H. RUSKA und K. POPPE: Morphologische Beziehungen zwischen filtrierbaren Mikroorganismen und großen Virusarten. Z. f. Naturforsch 2b, 35—36, 1947. — H. RUSKA: Virus. Eine kurze Zusammenfassung der Kenntnisse über das Viruspoblem. Darmstadt 1950. — H. RUTZ: Wachstum, Entwicklung und Unverträglichkeitsreaktionen bei Artchimären von *Triton*. Rev. Suisse Zool. 55, 623—674, 1948.

H. SALFELD: Kiel- und Furchenbildung auf der Schalenaußenseite der Ammonoideen in ihrer Bedeutung für die Systematik und Festlegung von Biozonen. Zbl. f. Min. Geol. 1921, 343—347. — F. SALOMONSEN: Diluviale Isolation und Artenbildung. Proc. 7. Int. Ornith. Kongr. Amsterdam 1931, 413—438. — G. O. SARS: An account of the Crustacea of Norway, vol. II. Bergen 1899. — E. SCHÄFER und R. MEYER DE SCHAUENSEE: Zoological results of the 2. DOLAN expedition to western China and eastern Tibet 1934—1936. 2. Birds. Proc. Ac. Nat. Hist. Philadelphia 90, 185—260 (1938), 1939. — H. SCHÄFER: Elektrophysiologie. 2 Bde., Wien 1940—1942. — K. SCHIEMANN: Vom Erlernen unbenannter Anzahlen bei Dohlen. Z. f. Tierpsychol. 3, 292—347, 1939. — G. SCHIERMANN: Studien über Siedelungsdichte im Brutgebiet I. und II. J. f. Ornith. 78, 138—180, 1930; 82, 455—486, 1934. — F. A. SCHILDER: Körpergröße und Organzahl der Organismen. Hallische Monogr. Nr. 18, Halle (S.), 1950. — F. A. und M. SCHILDER: Prodrome of a monography of living Cypraeidae. Proc. Malac. Soc. London 23, 119—231, 1939. — P. VON SCHILLER: Intersensorielle Transposition bei Fischen. Z. vergl. Physiol. 19, 1933. — Ders.: Umwegsversuche an Elritzen. Z. Tierpsych. 5, 101—131, 1943. — E. SCHILLING: Metrische Untersuchungen an den Nieren von Wild- und Haustieren. Z. Anat. Entw.gesch. 116, 67—95, 1951. — O. H. SCHINDEWOLF: Entwurf einer Systematik der Perisphincten. Neues Jb. Mineral., Beil. Bd. 52B, 309—343, 1925. — Ders.: Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. Berlin 1936. — Ders.: Geologisches Geschehen und organische Entwicklung. Bull. Geol. Inst. Upsala 27, 166—188, 1937. — Ders.: Stammesgeschichtliche Ergebnisse an Korallen. Paläontol. Z. 21, 321—340, 1939. — Ders.: Zur Theorie der Artbildung. Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Fr. Berlin 1940, 368—385. — Ders.: Evolution im Lichte der Paläontologie. Bilder aus der Stammesentwicklung der Cephalopoden. Jenaische Z. f. Med. u. Naturwiss. 75, 324—386, 1942. — Ders.: Zur Kritik des „Biogenetischen Grundgesetzes". Naturwiss. 33, 244—249, 1946. — Ders.: Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart 1950. — Ders.: Der Zeitfaktor in Geologie und Paläontologie. Stuttgart 1950. — E. SCHLABRITZKY: Die Bedeutung der Wachstumsgradienten für die Proportionierung der Organe verschieden großer Haushuhnrassen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 14, 278—310, 1953. — H. SCHMIDT: Geschichte der Entwicklungslehre. Leipzig 1918. — H. SCHMIDT: Neotenie u. beschleunigte Entwicklung der Ammoneen. Paläont. Z. 7, 198 bis 205, 1925. — Ders.: Einführung in die Paläontologie. Stuttgart 1935. — W. J. SCHMIDT: Wie entstehen die Schillerfarben der Federn? Naturwiss. 39, 313—318, 1952. — CH. SCHNECKE: Zwergwuchs beim Kaninchen und seine Vererbung. Z. menschl. Vererb. u. Konstitl. 25, 425—457, 1941. — C. SCHNEIDER: Lepidopterologische Beobachtungen 1935. Jahreshefte Ver. Vaterl. Naturk. Württ. 91, 125—127, 1935. — C. SCHNEIDER und A. WÖRZ: Die Lepidopterenfauna von Württemberg. Ibidem 95, 231—287, 1939. — G. SCHRAMM: Über die Spaltung des Tabakmosaikvirus in niedermolekulare Proteine und die Rückbildung hochmolekularen Proteines aus den Spaltstücken. Naturwiss. 31, 94—96, 1943. — Ders.: Über die Struktur des Tabakmosaikvirus. Forsch. u. Fortschr. 19, 225—226, 1943. — Ders.: Zur Chemie des Mutationsvorganges beim Tabakmosaik-Virus. Z. f. Naturforsch. 3b, 320—328, 1948. — G. SCHRAMM, G. BERGOLD und H. FLAMMERSFELD: Zur Konstitution der Hefenukleinsäure. Z. Naturforsch. 1, 328—336, 1946. — G. SCHRAMM und M. WIEDEMANN: Größenverteilung des Tabakmosaikvirus in der Ultrazentrifuge und im Elektronenmikroskop. Z. f. Naturforsch. 6b, 379—383, 1951. — F. SCHUH: Gedanken über die bei der tierischen Entwicklung hervortretenden Entwicklungsrichtungen. Palaeont. Z. 19, 117—126, 1937. — A. H. SCHULTZ: Man as a primate. Scientific Monthly 33, 1931. — CH. SCHULZ: Die relative Größe cytoarchitektonischer Einheiten im Großhirn der Weißen Ratte, Weißen Maus und Zwergmaus. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. 63, 64—106, 1951. — O. SCHUSTER: Die klimaparallele Ausbildung der Körperproportionen bei Poikilothermen. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. Abh. 482, Frankfurt a. M. 1950. — O. SCHWARZ: Über die Systematik und Nomenklatur der europäischen Schwarzkiefern. Notizbl. Botan. Garten u. Mus. Berlin-Dahlem, 13, 216—243, 1936. — M. SCHWARZBACH: Das Klima der Vorzeit. Stuttgart 1950. — E. SCHWEGLER: Ein Beitrag aus der Stammesgeschichte der Jura-Belemniten zur Frage „Zufall oder Richtung in der organischen Entwicklung?" Palaeont. Z. 22, 169—180, 1941. — J. L. SCHWIND: Further experiments on the limb and shoulder girdle of *Amblystoma*. J. Exper. Zool. 63, 345—363, 1932. — W. B. SCOTT: The laws of mammalian evolution. Scient. Monthly 43, 421—429, 1936. — R. SEIDENBERG: Posthistoric man. Univ. N. Carolina Press, Chapel Hill 1950. — J. SEILER: Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. I. Arch. Vererb. Sozialanthrop. 1, 63—117, 1925. — Ders.: Neue Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer Schmetterlinge mit Männchen zweigeschlechtlicher Rassen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 38, 147—150, 1936. Zool. Anz., Suppl. 9. — Ders.: Ergebnisse aus einer Kreuzung einer diploidparthenogenetischen *Solenobia triquetrella* mit Männchen einer bisexuellen Rasse. Rev. Suisse Zool. 45, 1938. —

R. SEMON: Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. 1. Aufl., Leipzig 1905. — A. ŞENGÜN: Experimente zur sexuell-mechanischen Isolation. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, sér. B. t. IX, fasc. 4, 239—253, 1945. — A. N. SEWERTZOFF: Studien über die Reduktion der Organe der Wirbeltiere. Zool. Jb., Abt. Anat. 53, 611—700, 1931. — Ders.: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena 1931. — R. H. SHEPHERD, D. A. SHOLL and A. VIZOSO: The size relationships subsisting between body length, limbs and jaws in man. J. of Anat. 83, 296—302, 1949. — D. SHOLL: The quantitative investigation of the vertebrate brain and the applicability of allometric formulae to its study. Proc. Royal Soc., B, 135, 243—258, 1948. — O. SICKENBERG: Morphologie und Stammesgeschichte der Sirenen. Palaeobiologica 4, 405—444, 1931. — R. SIEBER: Die Cancellariidae des niederösterreichischen Miozäns. Arch. f. Molluskenkde. 68, 65—115, 1936. — Ders.: Die Fasciolariidae des niederösterreichischen Miozäns. Arch. f. Molluskenkde. 69, 138—160, 1937. — H. SIERP: Physiologie. In: FITTING, SIERP, HARDER, FIRBAS, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 20. Aufl., Jena 1939. — G. G. SIMPSON: Tempo and mode in evolution. New York 1944. — Ders.: The meaning of evolution. New Haven 1949. — H. SIMROTH und H. HOFFMANN: Pulmonata. In: BRONNS Klass. u. Ordn. d. Tierreichs, Bd. 3, II. Abt., 2. Buch. Leipzig 1928. — E. W. SINNOT and L. C. DUNN: The effect of genes and the development of size and form. Biol. Rev. (Cambridge) 10, 123 bis 151, 1935. — M. M. SLEPTSOV: On the finding of rudiments of the hind flippers in the Black Sea Delphin (*Delphinus delphis* La.). Zool. J. Moskau 18, 351—366, 1939. — PH. E. SMITH and E. C. MCDOWELL: The differential effect of hereditary mouse dwarfism on the anterior-pituitary hormones. Anat. Rec. 50, 85—93, 1931. — Dies.: An hereditary anterior-pituitary deficiency in the mouse. Ant. Rec. 46, 1930; 50, 1931. — G. D. SNELL: Dwarf, a new Mendelian recessive character in the housemouse. Proc. Nat. Ac. Sci. 15, 733 bis 734, 1929. — O. SNELL: Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. Arch. Psychiatrie 23, 436—446, 1891. — H. SNETHLAGE: Meine Reise durch Nordostbrasilien. II. J. f. Ornith. 76, 503—587, 1928. — K. DE SNOO: Das Problem der Menschwerdung im Lichte der vergleichenden Geburtshilfe. Jena 1942. — T. M. SONNEBORN: The cytoplasm in heredity. Heredity 3, 11—36, 1950. — J. SOVERI: Die Vogelfauna von Lammi, ihre regionale Verbreitung und Abhängigkeit von den ökologischen Faktoren. Acta Zool. Fennica 27, 1940. — B. SPASSKY, S. ZIMMERING and TH. DOBZHANSKY: Comparative genetics of *Drosophila prosaltans*. Heredity 4, 189—200, 1950. — H. SPEMANN: Forschung und Leben. Stuttgart 1943. — H. SPENCER: Prinzipien der Psychologie. Dtsch. nach 3. Aufl. 1880 von B. VETTER, 2 Bde., Stuttgart 1882 (1. Aufl. engl. 1855). — W. SPENCER: Gene homologies and the mutants of *Drosophila hydei*. In: JEPSEN usw., Genetics, paleontology and evolution. Princeton 1949. — J. SPERBER: Studies on the Mammalian Kidney. Zool. Bidrag Upsala 22, 249—432, 1944. — G. SPETT: Zur Frage der Homogamie und Pangamie bei Tieren. Untersuchungen an einigen Coleopteren. Biol. Zbl. 49, 385—392, 1929. — Ders.: Entwicklung der Artunterschiede in der postembryonalen Ontogenese zweier Arten der Gattung *Chorthippus* (Orth.). Arch. f. Entw.mech. 124, 241—272, 1931. — Ders.: Gibt es eine partielle sexuelle Isolation unter den Mutationen und der Grundform von *Drosophila melanogaster* Meig.? Z. ind. Vererb. u. Abstl. 60, 63—83, 1932. — H. SPIETH: Sexual behavior and isolation in *Drosophila*. I., II. Evolution 1, 17—31, 1947; 3, 67—81, 1949. — A. SPINA FRANCA NETTO: Dimensioni e numero dei neuroni in relazione alla mole somatica. Z. f. Zellforsch. 36, 222—234, 1951. — B. SPINOZA: Ethica. 1677. — H. STALKER and H. L. CARSON: An altitudinal transect of *Drosophila robusta* Sturtevant. Evolution 2, 295—305, 1948. — M. STANDFUSS: Hybridationsexperimente. Proc. 7. Int. Zool. Congr. Cambridge Mass. 1909, 57—73. — G. L. STEBBINS Jr.: Variation and evolution in plants. New York 1950. — B. STEGMANN: Über die Formen der großen Möven („subgenus *Larus*") und ihre gegenseitigen Beziehungen. J. f. Ornithol. 82, 340—380, 1934. — G. STEIN: Biologische Studien an deutschen Kleinsäugern. Arch. f. Naturgesch., N. F. 7, 477—513, 1938. — G. und J. STEINBACHER: Über die Entstehung und das Alter von Vogelrassen. Zool. Anz. 141, 141—147, 1943. — H. STEINER: Bastardstudien bei *Pleurodeles*-Molchen. Letale Fehlentwicklung in der F_2-Generation bei artspezifischer Kreuzung. Arch. Jul.-Klaus-Stift. f. Vererb.f., Sozialanthr. 17, 428—432, 1942. — Ders.: Über letale Fehlentwicklung der zweiten Nachkommenschaftsgeneration

bei tierischen Artbastarden. Arch. Jul.-Klaus-Stift. f. Vererb.f., Sozialanthrop., Erg.-Bd. 20, 236—251, 1945. — Ders.: Einige tiergeographische Aspekte zur Frage der modifikatorischen oder genotypischen Differenzierung der Coregonen in den Gewässern des Alpennordrandes. Rev. Suisse Zool. 55, 338—346, 1948. — H. STEINER und G. ANDERS: Zur Frage der Entstehung von Rudimenten. Die Reduktion der Gliedmaßen von „*Chalcides tridactylus*" Laur. Rev. Suis. Zool. 53, 537—546, 1946. — O. STEINBÖCK und B. AUSSERHOFER: Zwei grundverschiedene Entwicklungsabläufe bei einer Art (*Prorhynchus stagnatilis* M. Sch., Turbellaria). Arch. f. Entwickl.mech. 144, 155—177, 1950. — F. STEINIGER: „Ekelgeschmack" und visuelle Anpassung einiger Insekten. Z. wiss. Zool. A, 149, 221—257, 1937. — Ders.: Beobachtungen und Bemerkungen zur Mimikryfrage. Biol. Zbl. 57, 47—58, 1937. — Ders.: Die Genetik und Phylogenese der Wirbelsäulenvarietäten und der Schwanzreduktion. Z. menschl. Vererb. u. Konstitl. 22, 583—668, 1938. — R. STERNFELD: Die Reptilien und Amphibien Mitteleuropas. Leipzig 1913. — R. A. STIRTON: Observations on evolutionary rates in hypsodonty. Evolution 1, 32—41, 1947. — CH. R. STOCKARD: Cold Spring Harbor Symp. on quant. Biol. 2, 1934 (zit nach B. KLATT 1941). — M. STOLPE und K. ZIMMER: Der Schwirrflug des Kolibri im Zeitlupenfilm. J. f. Ornith. 87, 136—155, 1939. — H. A. STOLTE: Zellularbiologie und Ganzheitsbiologie, Biostatik und Biodynamik. Z. ges. Naturwiss. 1937, 113—128. — T. I. STORER and P. W. GREGORY: Color aberrations in the pocket gopher and their probable genetic explanation. J. Mammol. 15, 300—312, 1934. — E. STRESEMANN: Über die europäischen Gimpel. Beitr. Zoogeogr. palaearkt. Reg., Heft 1, 25—56, München 1919. — Ders.: Über die Formen der Gruppe *Aegithalos caudatus* und ihre Kreuzungen. Beitr. Zoogeogr. palaearkt. Reg., Heft 1, 1—24, München 1919. — Ders.: Übersicht über die Mutationsstudien I—XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse. J. f. Ornith. 74, 377—385, 1926. — Ders.: Aves. In: KÜKENTHAL-KRUMBACH, Hdb. Zool., 7. Bd., 2. Hälfte, Berlin und Leipzig 1927—1934. — Ders.: Die Zosteropiden der indoaustralischen Subregion. Mitt. Zool. Mus. Berlin 17, 201—238, 1931. — Ders.: Ökologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln. J. f. Ornith. 91, 305—324, 1943. — E. STRESEMANN und N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY: Artentstehung in geographischen Formenkreisen. I. Der Formenkreis *Larus argentatus-cachinnans-fuscus*. Biol. Zbl. 66, 57—76, 1947. — E. STROMER: Gesicherte Ergebnisse der Paläozoologie. Abh. Bayr. Ak. Wiss., N. F. Heft 54, München 1944. — H. STROUHAL: Landasseln aus Balkanhöhlen . . . Zool. Anz. 125, 181—190, 1939. — H. STUBBE: Genmutation. I. Allgem. Teil Hdb. Vererbungswiss., Bd. II, F. 429 S., Berlin 1938. — Ders.: Neue Forschungen zur experimentellen Erzeugung von Mutationen. Biol. Zbl. 60, 113—129, 1940. — H. STUBBE und F. VON WETTSTEIN: Über die Bedeutung von Klein- und Großmutation in der Evolution. Biol. Zbl. 1941 (Umschau 1941). — A. H. STURTEVANT and TH. DOBZHANSKY: Observations on the species related to new forms of *Drosophila affinis* with descriptions of seven. Amer. Naturalist 70, 574 bis 584, 1936. — Dies.: Geographical distribution and cytology of „sex-ratio" in *Drosophila pseudoobscura* and related species. Genetics 21, 473—490, 1936. — A. H. STURTEVANT and C. C. TAN: The comparative genetics of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila melanogaster*. J. Genet. 34, 415—432, 1937. — F. B. SUMNER: Genetic and distributional studies of three subspecies of *Peromyscus*. J. Genetics 23, 277—376, 1930. — Ders.: Genetic, distributional, and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*). Bibl. Genet. 9, 106 S., 1932. — F. B. SUMMER: Evidence for the protective value of changeable coloration in fishes. Amer. Naturalist 69, 245—266, 1935. — E. SUOMALAINEN: Vererbungsstudien an der Schmetterlingsart *Leucodonta bicoloria*, Hereditas 27, 313—318, 1941. — Ders.: Parthenogenese und Polyploidie bei Rüsselkäfern (Curculionidae). Hereditas 33, 452—456, 1947. — G. SVÄRDSON: Chromosome studies on Salmonidae. Reports Swedish Inst. Fresh Water Fishery Research 23, 1—151, 1945. — A. SVILHA: Development and growth of the prairie deer mouse *Peromyscus maniculatus bairdii*. J. Mammol. 16, 109—116, 1935. — G. SURBECK: Beitrag zur Kenntnis der Schweizerischen Coregonen. Festschr. Zschocke, Nr. 15, Basel 1920. — C. S. SYLVESTER-BRADLEY: The subspecies in palaeontology. Geol. Magazine 88, 88—102, 1951. — T. SZALAI: Der Einfluß der Gebirgsbildung auf die Evolution des Lebens. Paläont. Z. 18, 113—122, 1936.

G. H. H. TATE: A review of the genus *Hipposideros* with special reference to Indo-Australian species. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 78, 353—393, 1941. — Ders.: Review of

Myotis of Eurasia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 78, 537—565, 1941. — G. TAVANI: Tierkrankheiten der Vorzeit. Umschau 1951, 304—305. — G. TEISSIER: Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes. Trav. Stat. Biol. Roscoff 9, 29 bis 238, 1931. — Ders.: Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. Actual. Sci. Industr. Paris 95, 1934. — Ders.: Biométrie de la cellule animale et végétale. Tab. Biologicae, vol. 19, I, 1—64, 1939. — A. R. TEST: Speciation in limpets of the genus *Acmaea*. Contrib. Labor. Vertebrate Zool. Michigan, Nr. 31, 1946. — M. E. THIEL: Untersuchungen über den Einfluß der Abwässer von Hamburg-Altona auf die Verbreitung der Arten der Gattung *Sphaerium* in der Elbe bei Hamburg. Internat. Revue Hydrobiol. 24, 467—484, 1930. — Ders.: Scyphomedusae. In: BRONNS Kl. u. Ordn. d. Tierreichs, Bd. 2, II. Abt., 2. Buch, Leipzig 1936—1938. — A. THIENEMANN: Die Felchen des Laacher Sees. Zool. Anz. 75, 226—234, 1928. — Ders.: Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. Arch. für Hydrobiol. 35, 1939. — Ders.: Unser Bild der lebenden Natur. 90—91. Jber. Naturhist. Ges. Hannover, 27—51, 1940. — R. H. THOMAS and J. S. HUXLEY: Sex ratio in pheasant species-crosses. J. Genetics 18, 233—246, 1927. — W. H. THORPE: Biological races in insects and allied groups. Biol. Rev. 5, 1930. — Ders.: Ecology and the future of systematics. In: J. HUXLEY, The new systematics, 341—364, Oxford 1940. — C. B. TICEHURST: A systematic review of the genus *Phylloscopus*. London (Brit. Mus.), 1938. — F. TILNEY: The brain from ape to man. A contribution to the study of human evolution. 2 vol. New York 1927. — H. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY: Über phänotypische Manifestierung der polytopen (pleiotropen) Genvariation Polyphaen von *Drosophila funebris*. Naturwiss. 19, 765—768, 1931. — N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY: Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. 181 S., Dresden und Leipzig 1937. — Ders.: Genetik und Evolution. Z. ind. Abst.- u. Vererbl. 76, 158—218, 1939. — Ders.: Zur Frage über die „Eliminationsregel": Die geographische Größenvariabilität von *Emberiza aureola* Pall. J. f. Ornith. 88, 334—340, 1940. — Ders.: Eine biophysikalische Analyse des Mutationsvorganges. Nova Acta Leopoldina, N. F. 9, 209—240, 1940. — N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, K. G. ZIMMER und L. DELBRÜCK: Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math. phys. Kl. VI, Biol., N. F., Bd. 1, 189—245, 1935. — N. TINBERGEN: An objective study of the innate behaviour of animals. Bibl. biotheoret. 1, 39—98, 1942. — Ders.: The study of instinct. London 1951 (Instinktlehre, Berlin und Hamburg 1952). — N. TINBERGEN and A. C. PERDECK: On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched Herring Gull chick (*Larus argentatus argentatus* Pont.). Behaviour 3, 1—39, 1950. — G. TURESSON: Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. Repert. spec. nov. regn. veget., Beih. 41, 1926. — Ders.: Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten, Hereditas 12, 1929.

L. VON UBISCH: Das Differenzierungsgefälle des Amphibienkörpers und seine Auswirkungen. Arch. Entw. Mech. 52, 1923. — Ders.: Keimblattchimären. Naturwiss. 21, 325—329, 1933. — Ders.: Undersökelser over Pleuronectider. Rep. Norweg. Fish. a. Marine Invest. 9, Nr. 10, Bergen 1950. — C. H. ULE: Über Auftreten und Verbreitung von *Amphidasis betularia* L. f. *carbonaria* Jord. auf dem Kontinent. Intern. Entom. Z. 18, 258—263, 1925; 19, 74—76 und 137, 1925. — E. URBAHN: Abdominale Duftorgane bei weiblichen Schmetterlingen. Diss. Jena 1913. — G. USCHMANN: Der morphobiologische Vervollkommnungsbegriff bei GOETHE und seine problemgeschichtlichen Zusammenhänge. Jena 1939. — J. VON UEXKÜLL: Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin 1909.

A. VANDEL: La parthenogenèse géographique. Bull. Biol. France Belg. 68, 1934. — Ders.: L'homme et l'évolution. Paris 1949. — L. VAUGIEN: Relation biométrique interspécifique dans la croissance des oiseaux. C. rend. Ac. Sci. Paris 228, 206—207, 1949. — CH. VAURIE: A revision of the Dicruridae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 93, 201—342, 1949. — N. J. VAVILOV: The law of homologous series in variation. J. Genet. 12, 1922. — K. W. VERHOEFF: Chilopoden-Studien zur Kenntnis der Epimorphen. Zool. Jb., Syst. 71, 339 bis 388, 1938. — M. L. VERRIER: Poecilogenie, écologie et répartition géographique chez les Ephémères. C. rend. Ac. Sci. (Paris) 230, 1794—1796, 1950. — J. VERSLUYS, O. POETZL und K. LORENZ: Hirngröße und hormonales Geschehen bei der Menschwerdung. Wien 1939. — M. VERWORN: Die Entwicklung des menschlichen Geistes. 1. Aufl., Jena 1910, 4. Auflage, 1920. — K. VIETS: Indische Wassermilben. Zool. Jb., Syst., 52, 369—394,

1926. — C. VOGT: Vorlesungen über den Menschen. 1863. — C. VOGT und B. HOFER: Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Halle (S.), 1909. — P. VOIPIO: Evolution at the population level with special reference to game animals and practical game management. Papers on Game research 5, Helsinki 1950. — H. VOIKELT: Über die Vorstellungen der Tiere. Arb. z. Entw. psychol., Bd. 1, Heft 2, 1914.

CH. WACHSMUTH und F. SPRINGER: North American Crinoidea Camerata. Mem. Mus. Comp. Zool. 20, 21, 1897. — A. R. WALLACE: Der Darwinismus. Dtsch. Übers. v. A. BRAUNS, Braunschweig 1891. — E. WALTER: Unsere Süßwasserfische. Leipzig 1913. — J. WALTHER: Geschichte der Erde und des Lebens. Leipzig 1908. — G. WARNECKE: Über die taxonomische Bedeutung der Genitalarmatur der Lepidopteren. 7. Int. Kongr. Entom. Berlin 1938, 461—481. — H. WEBER: Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933. — Ders.: Zur Fassung und Gliederung eines allgemeinen biologischen Umweltbegriffes. Naturwiss. 27, 633—644, 1939. — H. H. WEBER: Über Empfindungspotentiale. Forsch. u. Fortschr. 17, 305, 1941. — M. WEBER: Die Säugetiere. 2. Aufl., 2 Bde., Jena 1927—1928. — R. WEDEKIND: Beiträge zur Kenntnis der oberkarbonischen Goniatiten. Mitt. Mus. Essen, Heft 1, Essen 1914. — Ders.: Über Virenzperioden (Blüteperioden). Sitzungsber. Ges. Beförd. Naturw. Marburg 1920. — Ders.: Umwelt, Anpassung und Beeinflussung, Systematik und Entwicklung im Lichte erdgeschichtlicher Überlieferung. Sitzungsber. Ges. Beförd. Naturw. Marburg 62, 237—245, 1927. — H. WEHRLI: *Anchitherium aurelianense* Cuv. von Steinheim am Albuch . . . Palaeontographica, Bd. 8, Teil 7, Stuttgart 1938. — Ders.: Gerichtete oder ungerichtete Entwicklung? Forsch. u. Fortschr. 16, 1940. — W. WEIDEL: Entwicklung und Problematik der Virusforschung. Verh. Ges. Dtsch. Naturforsch. u. Ärzte 97, 56—61, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1953. — F. WEIDENREICH: Über Umkehrbarkeit der Entwicklung. Paläont. Z. 13, 1931. — Ders.: Man or ape? Natur. Hist. 45, 1940. — Ders.: The trend of human evolution. Evolution 1, 221—136, 1947. — J. WEIGELT: Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung. In: G. HEBERER, Evolution der Organismen, 131—182, Jena 1943. — H. WEINERT: Ursprung der Menschheit. Stuttgart 1932. — Ders.: Menschen der Vorzeit. 2. Aufl., Stuttgart 1947. — A. WEISMANN: Vorträge über Deszendenztheorie. 3. Aufl., 2 Bde., Jena 1913. — H. WELKER und BRANDT: Gewichtswerte der Körperorgane bei dem Menschen und den Tieren. Arch. Anthrop. (D) 28, 1—89, 1903. — U. WELLENSIECK: Die Allometrieverhältnisse und Konstruktionsänderungen bei dem kleinsten Fisch im Vergleich mit etwas größeren verwandten Formen. Zool. Jb., Abt. Anat., 187—228, 1953. — W. WENZ: Gastropoda. In: SCHINDEWOLF, Hdb. Paläozool., Bd. 6, Lief. 1, Berlin 1938. — C. WESENBERG-LUND: Plankton investigations of the Danish lakes. I. und II. Kopenhagen 1904—1908. — M. WESTENHÖFER: Der Eigenweg des Menschen. Berlin 1942. — T. ST. WESTOLL: Ancestry of the tetrapods. Nature (London) 141, 127—128, 1938. — R. VON WETTSTEIN: Grundzüge der geographisch-morphologischen Pflanzensystematik. Jena 1898. — F. WEYER: Rassenforschung bei Stechmücken. Naturwiss. 25, 529—535, 1937. — CH. O. WHITMAN: Inheritance, fertility and the dominance of sex and color in hybrids of wild species of pigeons. Ed. by O. RIDDLE, Washington 1919. — N. WIENER: Cybernetics. New York 1948. — H. WILBERT: Experimentelle Untersuchungen über Materialkompensation bei der Entwicklung von Insekten. Z. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 41, 350—371, 1953. — R. R. WILLOUGHBY and CH. M. POMERAT: Homogamy in the toad. Amer. Naturalist 66, 223 bis 234, 1932. — E. B. WILSON: Notes on the reversal of asymmetry in the regeneration of the chelae in *Alpheus heterochelis*. Biol. Bull. 4, 197—201, 1903. — M. A. WITELEY and K. PEARSON: Data for the problem of evolution in man. A first study of the variability and correlation of the hand. Proc. Roy. Soc. 65, 1900. — TH. A. WOHLFAHRT: Untersuchungen über das Tonunterscheidungsvermögen der Elritze (*Phoxinus laevis* Agas.). Z. f. vergl. Physiol. 26, 570—604, 1939. — R. WOLTERECK: Beobachtungen und Versuche zum Fragenkomplex der Artbildung. I. Biol. Zbl. 51, 231—253, 1931. — Ders.: Ontologie des Lebendigen. Stuttgart 1940. — W. WOLTERSDORFF und M. RADOVANOVIC: *Triturus alpestris reiseri* Wern. und *T. alpestris* Laur., vergesellschaftet im Proskoško-See. Zool. Anz. 122, 23—30, 1938. — A. E. WOOD: Parallel radiation among the geomyoid rodents. J. Mammol. 18, 171—176, 1937. — S. WRIGHT: The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. 6. Int. Congr. Genet. 1, 1932. — Ders.: The statistical conse-

quences of Mendelian heredity in relation to speciation. In: J. HUXLEY: The new systematics, 161—183, Oxford 1940. — D. M. WRINCH: On the molecular structure of chromosomes, Protoplasma 25, 550—569, 1936.

C. H. YAEGER, T. S. PAINTER and R. M. YERKES: The chromosomes of the chimpanzee. Science (New York) 1940, 74—75. — R. M. YERKES: Chimpanzees, a laboratories colony. New Haven 1945. — R. M. and A. W. YERKES: The great apes. A study of anthropoid life. 652 pp., New Haven 1929.

CH. ZELENY: „Compensatory regulations". J. exp. Zool. 2, 1—102, 1905. — F. E. ZEUNER: Dating the Past. An introduction to Geochronology. London 1946. — TH. ZIEHEN: Erkenntnistheorie auf psycho-physiologischer und physikalischer Grundlage. Jena 1913. — Ders.: Die Grundlagen der Psychologie. 2 Bde., Leipzig und Berlin 1915. — Ders.: Die Beziehungen der Lebenserscheinungen zum Bewußtsein. Abh. z. theoret. Biol., Heft 13, Berlin 1921. — Ders.: Leitfaden der physiologischen Psychologie. 12. Aufl., Jena 1924. — Ders.: Erkenntnistheorie. 1. Teil, Jena 1934, 2. Teil 1939. — E. ZILSEL: P. JORDANS Versuch, den Vitalismus quantenmechanisch zu retten. Erkenntnis 5, 56—64, 1935. — C. ZIMMER: Untersuchungen an Diastyliden (Ordnung Cumacea). Mitt. Zool. Mus. Berlin 16, 583—658, 1930. — C. ZIMMER und B. RENSCH: Vögel, Aves. In: BROHMER, EHRMANN, ULMER, Tierwelt Mitteleuropas. Bd. 7, Lief. 2, Leipzig 1928. — K. G. ZIMMER und N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY: Über einige physikalische Vorgänge bei der Auslösung von Genmutationen durch Strahlung. Z. ind. Abst.- u. Vererbl. 80, 353—372, 1942. — K. ZIMMERMANN: Zur Genetik der geographischen Variabilität von *Epilachna chrysomelina* F. Entom. Beih. Berlin-Dahlem 1, 86—90, 1934. — Ders.: Die geographischen Rassen von *Epilachna chrysomelina* . . . Z. ind. Abst.- u. Vererbl. 71, 1936. — ST. ZIMMERMANN: Über die Verbreitung und die Formen des Genus *Orcula* Held in den Ostalpen. Arch. f. Naturgesch., N. F. 1, 1—56, 1932. — W. ZIMMERMANN: Vererbung „erworbener Eigenschaften" und Auslese. Jena 1938. — Ders.: Rassen- und Artbildung bei Wildpflanzen. Forsch. u. Fortschr. 11, 1935. — S. ZUCKERMANN usw. Growth and form (Royal Society discussion). Nature 165, 952—955, 1950. — F. ZUMPT: Die Rassenfrage bei *Anopheles maculipennis* Meigen. Z. f. Parasitenkde. 12, 372—387, 1941.

NACHTRAG:

F. J. J. BUYTENDIJK: Wege zum Verständnis der Tiere. Zürich-Leipzig, ohne Datum (nach 1937). — E. A. COLBERT: Evolution of the horned Dinosaurs. Evolution 2, 145—163, 1948. — F. H. DALE: Variability and environmental responses of the Kangaroo rat, *Dipodomys heermanni saxatilis*. Amer. Midland Naturalist 22, 703—731, 1939. — H. DENZER: Vergleichend-messende Untersuchungen an Säugetieren. Diss. Würzburg 1935. — B. HOMEYER: Die Ontogenese cytoarchitektonischer Einheiten im Vorderhirn von *Triturus vulgaris* L. Zool. Jb., allg. Zool. 63, 25—63, 1951. — B. RENSCH: Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße. Bonner Zool. Beitr. 1, 58—69, 1950. — I. I. SCHMALHAUSEN: Factors of evolution. The theory of stabilizing selection. Philadelphia-Toronto 1949. — H. TIELECKE: Anatomie, Phylogenie und Tiergeographie der Cyclophoriden. Arch. f. Naturgesch., N. F. 9, 317—371, 1940. — M. VERWORN: Die zellularphysiologischen Grundlagen des Abstraktionsprozesses. Z. allg. Physiol. 14, 1912. — Ders.: Die Mechanik des Geisteslebens. 4. Aufl., Leipzig 1919. —

Autorenregister

Abel, O. 20, 21, 88, 93, 97, 101, 108, 109, 119, 120, 123, 131, 132, 188, 197, 214, 216, 234, 240, 247, 277, 293, 324, 389
Adam, W. 389
Ågrell, J. 147, 389
Alexander, W. B. 12, 389
Alkmaion 353
Allen 43, 47, 153
Allers 375, 389
Alpatov, W. W. 55, 189, 389
Altevogt, R. 173, 174, 389, 408
Alverdes, F. 360, 367, 389, 400
Amadon, D. 113, 389
Anaxagoras 353
Anaximander 303
d'Ancona, U. 8, 12, 14, 389
Ander, K. 154, 389
Anders, G. 237, 411
Andrée, J. 400
Andrews, R. Ch. 133, 189
Ariens Kappers, C. U. 389
Aristoteles 190, 303, 322, 323, 353, 361, 389
Armbruster, L. 28, 389
Arndt, W. 27, 116, 131, 320, 368, 389
Arrhenius, S. 333, 389
Audova, A. 253, 389
Auerbach, C. 7, 389
Augustinus 353
Ausserhofer, B. 267, 411
Autrum, H. 364, 389

Babak, E. 389
Backmann, G. 170, 182, 389
Baer, K. E. von 62, 103, 215, 266, 273, 284, 303, 312, 389
Bailey, W. T. 337, 393
Baldi, E. 27, 389
Baldwin, J. M. 199, 390
Baldwin, S. P. 400
Balinsky, B. J. 390
Baltzer, F. 212, 262, 265, 390
Bartels, E. D. 390
Basler 390
Batak, E. 226
Bates, M. 53, 390
Bates, R. 390
Bauer, H. 8, 390, 397
Beadle, G. W. 5, 390
Becker, E. 282, 390
Beecher, C. E. 246, 390
De Beer, G. R. 270, 273, 278, 280, 291, 390
Beheim-Schwarzbach, D. 57, 390
Beklemishev 52, 390
Benick, L. 97, 390
Beninde, J. 29, 390
Benson, S. B. 147, 148, 390
Berg, E. S. 25, 63, 94, 96, 390
Berger, H. 255, 375, 390
Bergmann, A. 23
Bergmann, C. 43, 45, 47, 49, 143, 153, 156, 169, 199, 229, 327, 390
Bergold, G. 409
Bergson 385
Beringer, C. Ch. 83
Berkeley 349, 382
Berlioz, J. 390
Bernal, J. D. 341, 390
Bertalanffy, L. von 136, 142, 170, 332, 334, 340, 343, 390
Bethe, A. 391, 395, 396
Beurlen, K. 1, 62, 98, 104, 105, 109, 120, 131, 134, 202, 217, 246, 291, 292, 304, 319, 322, 386, 390
Beutner, R. 341, 390
Bierens de Haan, J. A. 376, 390
Birch, L. C. 12, 390
Birckhead, H. 34, 408
Birukow, G. 264, 391
Blair, F. 12, 391
Blair, W. F. 55, 391
Blank, H. 169, 391
Blasche, P. 23
Boas 133
Bodenheimer, F. S. 130, 391
Boetticher, H. von 34, 391
Bohn, G. 350, 391
Bohr, N. 344, 345
Du Bois-Reymond 387
Bok, S. T. 163, 389, 391
Böker, H. 137, 140, 200, 391
Bolk, L. 278, 326, 327, 391
Borey, P. 29, 391
Boschko-Stepanenko, A. M. 189, 389
von Bonin, G. 325, 406
Boveri, Th. 226, 391

Box, S. T. 316
von Boxberger, F. 173, 391
Bozler 374
Braestrup, F. W. 47, 391
Bramstedt, F. 360, 389, 391, 400
Brandt, A. 143, 151, 156, 391, 413
Braun, H. 174, 368, 370, 391
Brehm, A. 67, 166, 167, 171, 391
Breider, H. 34, 391
Bresslau, E. 290, 391
Bretscher, A. 193, 391
Breuning, St. 26, 57, 391
Brinkmann, R. 18, 95, 280, 391
Broca 325, 326, 329
Broch, H. 268, 391
Brohmer 414
Bronn, H. G. 303, 312, 391, 404
Brook, J. L. 61, 391
Broom, R. 296, 324, 391
Brown, Gr. 358, 391
Brücke, E. Th. von 325, 350, 391
Brummelkamp, R. 151, 152, 163, 315, 316, 391
Bucciante, L. 161, 392
Buchner, P. 76, 392
de Buck, A. 392
Buckman, S. S. 207, 276, 392
Buddenbrock, W. von 170, 223, 228, 305, 311, 370, 392
Büdeler, W. 83, 392
Bumke, O. 350, 390, 392, 394
Bünning, E. 345, 346, 392
Burckhardt, E. 159, 392
Burgeff, H. 110, 392
Bütschli 77
Buxton, P. A. 114, 392
Buytendijk 357, 367, 373, 414

Cajal 374
Callan, H. G. 34, 392
Carl, J. 27, 392
Carruthers, R. G. 21, 392
Carson, H. L. 12, 52, 410
Caspersson, T. 392
Castle, W. E. 177, 224, 392
Cauthen, G. E. 177, 259, 408
Cesnola, A. P. 12, 392
Charles, D. E. 177, 259, 408
Child, C. M. 248, 392
Clark, F. H. 176, 202, 392
Clark, H. F. 202
Claus, C. 186, 392
Colosi, G. 27, 392
Condillac 349
Conklin, E. G. 165, 225, 259, 392
Constance, L. 54, 392
Colbert, E. A. 221, 414
Cope, E. 62, 100, 142, 143, 152, 216, 218, 219, 223, 230, 231, 251, 254, 292, 314, 323, 324, 325, 392
Cronau, H. C. 28, 392
Crozier, W. J. 55, 392
Cuénot, L. 343, 392
Cuvier, G. 104, 151, 303, 392

Dacqué, E. 62, 104, 117, 131, 132, 202, 207, 211, 218, 288, 304, 322, 392
Dahl, F. H. 30
Dahr, P. 392
Darwin, Ch. 13, 62, 87, 89, 96, 99, 101, 104, 128, 190, 215, 266, 303, 305, 313, 322, 324, 353, 392
Darwin, E. 303, 392
Day, M. F. 166, 393
Decugis, H. 250, 393
Dehlinger, U. 340, 393
Delacour, J. 31, 32, 393
Delbrück, M. 337, 393
Delbrück, L. 4, 412
Dementieff, G. 29, 393
Demokrit 362
Demoll, R. 28, 393
Denzer, H. 156, 414
Dépérét, Ch. 99, 101, 216, 218, 219, 393
Descartes 349
Detwiler, S. R. 393
Devaux, E. 252, 393
Dice, L. R. 12, 28, 33, 393
Diebschlag, E. 371, 393
Diener, K. 218, 393
Dobzhansky, Th. 3, 4, 7, 9, 10, 12, 13, 16, 26, 29, 52, 55, 57, 58, 203, 204, 230, 269, 393, 410, 411
Döderlein, L. 216, 393
Doflein, F. 213
Dollo, L. 131, 393
Donald, H. P. 203, 393
Donaldson, H. H. 182, 393
Dosse, C. 157, 393
Doutt, J. K. 97, 393
Driesch, H. 333, 344, 385, 393
Drosihn, J. 56, 393
Dubinin, N. P. 52, 393
Dubois, E. 143, 145, 151, 152, 315, 316, 327, 393
Duerden, J. E. 28, 394
Duncan, F. N. 269, 393
Duncker, H. 28, 394
Dunn, L. C. 178, 410
Dürer, A. 179, 394
Dusser de Barenne, J. G. 350, 394

East, E. M. 4, 58, 394
Economo, C. von 350, 357, 374, 394
Edinger, L. 394
Edinger, T. 277, 308, 309, 359, 381, 394
Eggers, F. 196, 394
Ehrenberg, K. 21, 118, 240, 271, 272, 394
Ehrhardt, A. 27, 394
Ehrmann 413
Eimer, G. H. Th. 40, 178, 190, 216, 278, 362, 394
Eisentraut, M. 27, 40, 394
Ekman, S. 27, 91, 92, 94, 253, 394
Elford 336
Eller, K. 45, 56, 394
Elton, Ch. 10, 130, 394
Elton, E. S. 13
Embden 91, 396
Empedokles 343
Engel, H. 27, 394
Engels, W. L. 37, 394
Epling, C. 57, 393
Erlenbach, F. 170, 394
Erp Taalman Kip, M. J. van 163, 316, 391
Errington, P. L. 12, 394

Fahrenholtz, H. 53, 97, 394
Fechner, Th. 86, 381, 385
Federley, H. 28, 29, 394
Fenton, C. L. 248, 395
Fickert, C. 178, 394
Firbas 410
Fischel, W. 395
Fischer, E. 139, 140, 395
Fischer, R. A. 6, 14, 24, 395
Fitch, H. S. 34, 395
Fitting 410
Flammersfeld, H. 409
Foerster 390, 394
Forbes, W. T. M. 32, 395
Ford, E. B. 10, 13, 24, 46, 395
Fox, W. 52
Frank, M. B. 12, 391
Franz, H. 56, 130, 395
Franz, Sh. S. 350, 395
Franz, V. 263, 303, 304, 305, 312, 395
Frenzel, G. 27, 395
Frey, M. von 364, 395
Frey-Wissling, A. 4, 395
Friedmann 67
Friedrich-Freksa, H. 340, 395
Friedrichs, K. 128, 395
Frisch, K. von 395
Fruhstorfer, H. 27, 399
Fuhrmann, O. 111, 115, 290, 395
Fürbringer, M. 237, 395

Gäbler, H. 22, 395
Gabritschewsky, E. 28, 395
Galilei, G. 143, 395
Gallan, G. 58
Garstang, W. 257, 395
Gates, R. R. 395
Gaudry, A. 62, 99, 117, 216, 303, 314, 318, 395
Gause 12, 129, 395
Gawrilow, W. 136, 137, 395
Geitler, L. 8, 395
Gelei, J. von 360, 395
Geoffroy St. Hilaire, E. 190, 396
Gerhardt, U. 245, 396
Geyr von Schweppenburg, H. 28, 396
Ghigi, A. 58, 59, 396
Gieseler, W. 324, 396
Gildemeister, E. 335, 336, 396
Gislén, T. 246, 396
Glass, B. 5, 396
Gloger 43, 44, 47
Gohrbrandt, J. 394
Goldschmidt, E. 8, 396
Goldschmidt, R. 28, 29, 30, 60, 61, 112, 176, 260, 261, 285, 291, 292, 396
Goldstein, K. 350, 358, 396
Goss, H. 178, 396
Goossen, H. 151, 165, 166, 181, 396
Göppert 389
Gösswald, K. 52, 396
Goethe, W. von 190, 303, 312, 324, 388, 396
Goetsch, W. 168, 186, 396
Gottschewsky, G. 204, 396
Götz, B. 55, 396
Götz, P. 253, 396
Götze, E. 180, 184, 396
Grabowski, U. 360, 396
Graham Brown 350
Granger 188
Grant, V. 57, 396
Granvik, H. 125, 396
Green, C. V. 176, 396
Greenwood, P. H. 61, 396
Gregor, J. W. 54, 396
Gregory, W. K. 134, 312, 396
Gregory, P. W. 177, 178, 188, 205, 392, 396, 411
Grenacher 77
Grimpe, G. 406, 407
Groebbels, F. 226, 227
Grobben, K. 186, 392
Gros Clark, W. E. le 402
Gross, F. 8, 397
Gross, W. 286, 287, 397
Grüneberg, K. 71, 140, 177, 397

Haacke, W. 215, 397
Haagen, E. 335, 336, 396
Hackenbruch, P. 191, 397
Haase-Bessell, G. 397
Hadorn, E. 16, 397
Haeckel, E. 62, 86, 104, 120, 122, 246, 251, 266, 276, 303, 312, 324, 385, 397
Haecker, V. 198, 205, 256, 273, 397
Haempel 296
Haldane, J. B. S. 5, 327, 397
Hall, E. R. 197
Haller, A. von 143, 151, 156, 158, 182, 397
Hammond 357
Handlirsch, A. 90, 397
Hanson, F. B. 7, 397
Hanström, B. 367, 374, 397
Harde, K. W. 161, 162, 316, 397
Harder 410
Harms, W. J. 141, 397
Hartert, E. 25, 397
Hartmann, E. von 385
Hartmann, M. 281, 334, 343, 346, 397, 398
Harvey, W. 387
Hassmann, M. 368, 397
Heberdey, R. F. 94, 397
Heberer, G. 105, 324, 390, 396, 397, 401, 403, 408, 413
Heck, L. 171, 391
Heckmann, O. 86, 397
Hediger, H. 326, 397
Heding, S. 27, 397
Heinroth, O. 154, 171, 172, 397
Heisenberg, W. 344, 346, 382
Hellmich, W. 39, 397
Helmholtz, H. 333
Hemmingsen, A. M. 170, 397
Hempelmann, F. 379, 380, 397
Henke, K. 207, 209, 265, 397
Hennig, E. 20, 63, 88, 91, 105, 108, 117, 124, 217, 246, 289, 304, 398
Heraklit 86
Heribert-Nilsson, N. 59
Hering, E. 355, 398
l'Héritier, Ph. 12, 402
Hermann, G. 346, 398
Herre, W. 34, 97, 398
Herrick, C. J. 398
Hershey, A. D. 337, 398
Herter, K. 28, 96, 319, 359, 398
Hertwig, O. 362
Hertwig, P. 58, 398
Hertwig, R. 362
Herzberg, K. 398
Hess, W. R. 357, 398
Hesse, R. 77, 144, 156, 189, 213, 297, 298, 306, 398
Hetsch, H. 398
Heuts, M. J. 52, 398
Heydemann, F. 398
Heyne, A. 242, 398
Heys, F. 7, 397
Hilgendorf, F. 20
Hiltermann, H. 21, 230, 398
Hilzheimer, M. 171, 296, 391
Hinsche, G. 277, 398
Hinton, M. A. C. 147, 148, 398
Hisaw, F. L. 183, 398
Hoare, C. A. 398
Hobhouse, L. T. 361, 398
Hoernes, M. 20
Hoesch 405
Hofer, B. 166, 167, 413
Hoffmann, H. 92, 410
Hofmann, F. B. 353, 398
Hofsten, N. von 328, 398
Holdhaus, K. 94, 398
Holly, M. 166, 167, 398
Holtfreter, J. 136, 137, 398
Homeyer, B. 143, 414
Hooper, E. T. 148, 398
Hornbostel, von 350, 398
Horton, J. H. 58, 398
Hovanitz, W. 34, 50, 398
Howard, W. E. 55, 391
Hubbs, C. L. 34, 59, 399
Hubbs, L. C. 59, 399
Huene, F. von 62, 104, 109, 118, 217, 399
Hume, D. 349
Hundertmark, A. 53, 399
Hutchinson 214
Hutt, F. B. 177, 399
Huxley, J. S. 2, 4, 28, 33, 47, 59, 142, 144, 145, 199, 304, 305, 313, 319, 330, 399, 407, 408, 412, 413
Huxley, Th. 324, 399
Hyatt, A. 246, 399

Iwanoff, E. J. 28, 399

Jackson, C. M. 156, 157, 399
Jacobi, A. 399
Jaeckel, O. 104, 123, 399
Janzer, W. 239, 399
Jarvik, E. 289, 399
Jaworski, E. 27, 399
Jennings 367
Jensen, S. 54, 399
Jepsen, G. L. 395, 397
Jeshikov, J. J. 274, 399
Johansen, H. 29, 34, 58, 399
Johnsen, A. 334, 399
Johnson, R. E. 59, 399

Jordan, H. J. 332, 334, 399
Jordan, K. 27, 38, 56, 399
Jordan, P. 340, 341, 344, 345, 399
Jull, M. A. 177, 399
Just, G. 212, 397, 399

Kafka, G. 361, 399
Kagelmann, G. 66, 399
Kalabuchov, N. J. 177, 399
Kallius 389
Kant, I. 349, 374, 382, 383
Katz, D. 371, 399
Kaufmann, L. 157, 400
Kaufmann, R. 19, 209, 210, 400
Kavanagh, A. J. 145, 408
Kendeigh, S. Ch. 129, 400
Kestner, O. 157, 169, 400
Kiefer, F. 27, 400
Kikuth 336
King, J. C. 55, 400
Kipp, F. 212, 213, 400
Kiriakoff, S. G. 47, 400
Klaatsch, H. 400
Klatt, B. 144, 145, 146, 156, 157, 179, 400
Klatt, G. Th. 133, 400
Kleist, K. 316, 350, 357, 400
Klemm, W. 96, 400
Knetsch, H. 400
Knipper, H. 43, 400
Knoerzer, A. 34, 400
Kobelt, W. 205, 400
Kober 118
Kochs, W. 21, 191, 398, 400
Köhler, E. 400
Koehler, O. 174, 360, 367, 368, 369, 370, 374, 389, 400
Köhler, W. 326, 375, 376, 400
Koenigswald, G. H. R. von 394, 400
Koken, E. 214, 400
Koller, P. C. 55, 393
Kölliker 374
Kopsch 326
Kornmüller, A. E. 350, 357, 400
Korschelt, E. 173, 400
Korschinsky, S. 303, 322, 400
Koskinas, G. N. 357, 394
Kosswig, C. 11, 204, 239, 401
Kosswig, L. 239, 401
Kozhevnikov, Th. 59
Krabbe, K. H. 264, 265, 401
Kramer, G. 40, 41, 73, 97, 401
Kreitmann, L. 29, 401
Krieg, H. 243, 401
Kries, J. von 350, 401
Krogh, Ch. von 324, 401
Krölling, O. 197, 238, 401
Krumbach, Th. 89, 290, 391, 395, 397, 404
Krumbiegel, I. 50, 171, 190, 229, 239, 277, 401
Kruse, G. 207, 397
Kuhn, E. 18, 245, 401, 406
Kuhn, O. 88, 283, 401
Kühn, A. 186, 392, 401
Kühne, K. 139, 401
Kühne, W. G. 289, 401
Kükenthal, W. 89, 290, 391, 395, 397, 404
Kullenberg, B. 10, 57, 401
Kupka, E. 8, 401

Laanes, Th. 390
Lack, D. 13, 97, 401
Laidlaw 336
Lamarck, J. de 303, 310, 312, 322, 324, 353, 361, 401
Lambrecht, K. 401
Lamprecht, H. 16, 401
Lamprecht, K. 105
Lancefield, D. E. 57, 401
Lange, W. 20, 222, 402
Landauer, W. 140, 142, 237, 401, 402
Lapique, L. 143, 145, 151, 156, 402
Lartet, E. 309, 313, 402
Lasareff, N. J. 262, 402
Latimer, H. B. 157, 402
Lattin, G. de 38, 239, 402
Lauth, H. 177, 402
Lavink, J. 83, 402
Lawrence, E. G. 58, 404
Lebedkin, S. 274, 402
Lechler, J. 400
Lechter, J. 324
Lehmann, F. E. 275, 402
Lehmann, O. 334, 402
Leichtentritt, B. 223, 402
Leinemann, K. 172, 228, 402
Lemche, H. 207, 208, 402
Leuckart, R. 390
Levi, G. 164, 165, 189, 225, 402
Levi, R. 402
Leydig, F. 362
Li, Y. C. 257, 402
Lillie, R. S. 1, 343, 402
Lindner 71
Lindsay, R. B. 346, 402
Lindroth, H. C. 97, 402
Linné, C. von 323
Linzbach, A. J. 165, 400
Lippmann, E. D. von 332, 402
Lloyd Morgan, C. 199, 376, 402
Locke, J. 349, 353, 402
Lönnberg, E. 96, 250, 402
Lorenz, von 196

Lorenz, K. 13, 328, 368, 373, 402, 412
de Lorenzi, E. 161, 392
Lorkovič, Z. 8, 29, 403
Lotka 12
Löwenthal, H. 165, 225, 403
Lubosch 389
Ludwig, W. 10, 14, 63, 239, 403
Luers, H. 266, 403
Lukin, E. T. 199, 403
Lull, R. S. 246, 403
Lumer, H. 403
Lundmark, K. 83, 333, 403
Luntz, A. 281, 403
Lutz, B. 268, 403
Lynn, W. G. 268, 403

MacCarty, M. 9, 403
MacDougald, T. J. 261, 408
MacDougall, W. 375, 403
MacDowell, E. C. 177, 410
MacFarlane Burnet, F. 403
Mach, E. 86, 171, 349, 364, 403
MacTaggart Cowan 147, 148, 403
Magnan, A. 144, 156, 403
Mampell, K. 5, 403
Manea 156, 403
Mangold, O. 364, 403
Mařan, J. 238, 403
Margalef, R. 278, 403
Mark, R. 133, 403
Markham 339
Marold, E. 368, 369, 403
Marsh, O. C. 309, 314, 403
Marshall, J. T. 51, 403
Marshall, W. H. 97, 403
Maschkowzeff, A. A. 255, 403
Mason 133
Mathew, W. D. 118, 234, 293, 403
Matveiev, S. 275, 403
Maurel, E. 144, 156, 403
Mayr, E. 3, 4, 22, 29, 30, 33, 34, 37, 50, 53, 154, 327, 395, 403,
Medavar, P. B. 407, 408
Megušar, F. 191, 404
Meinert 71
Meinken, H. 166, 167, 398
Meise, W. 27, 29, 34, 58, 404
Meissner, M. 156, 404
Meixner, J. 56, 66, 404
Mell, R. 50, 404
Mendheim, H. 115, 404
Mertens, R. 26, 37, 38, 40, 96, 97, 185, 401, 404
Metz, C. W. 58, 404
Meunier, K. 153, 188, 404
Meyer, A. 115, 404
Meyer de Schauensee, R. 45, 408
Michaelis, P. 5, 9, 225, 404
Miculicz-Radecki, M. von 66, 404
Mijsberg, A. W. 278, 404
Miller, A. H. 29, 58, 404
Miller, G. S. 148, 149, 404
Miller, R. R. 34, 59, 399
Milne-Edwards, H. 303, 312, 404
Mollison, Th. 311, 404
Mordvilko. A. 113, 114, 404
Moreau, R. E. 97, 404
Möller, A. 159, 161, 162, 171, 404
Möller, H. 184
Moore, J. A. 50, 404
Müller, A. 214, 404
Müller, F. 263, 273
Müller, H. 160, 404
Müller, H. G. 404
Müller, H. J. 132, 404
Müller, L. 26, 404
Müller-Böhme, H. 28, 404

Nachtsheim, H. 28, 96, 111, 177, 389, 405
Naef, A. 263, 284, 405
Nägeli, C. von 62, 215, 303, 322, 405
Nagel, W. H. 362
Nalepa, A. 53, 405
Neumayr, M. 20, 278
Neville Georges, T. 276, 405
Newell, N. D. 221, 230, 405
Niethammer, G. 51, 405
Nilsson, N. H. 405
Nobis, G. 34, 405
Nolte, A. 311, 405
Novikoff, M. 78, 211, 405

Oboussier, H. 156, 179, 400
Oekland, F. 26, 405
Osborn, H. F. 1, 109, 123, 128, 216, 220, 232, 243, 249, 250, 324, 405
Oparin, A. J. 341, 405
Ottow, B. 248, 252, 405
Owen, R. 183

Padour, L. 156, 165, 405
Pagenstecher, W. 65, 405
Painter, T. S. 414
Palmer, J. G. 148, 405
Palmer, T. S. 250, 252
Paracelsus 86
Park, Th. 12, 391, 405
Parr, A. E. 285, 405
Parrot, C. 405
Partmann, W. 165, 171, 181, 227, 405
Pasewaldt, G. 191, 405
Pasteur, L. 332, 405

Pauly 385
Pavlov, A. P. 278
Pax, F. 7, 27, 406
Pearson, K. 55, 189, 406, 413
Pearson, O. H. 182, 406
Peden, K. 325, 406
Pembrey, M. S. 406
Penners, A. 257, 258, 273, 406
Perdeck, A. C. 245, 412
Peters, J. L. 35, 406
Petersen, B. 29, 44, 50, 168, 406
Peyer, B. 245, 406
Pfeffer 298
Pfister 225
Pflüger, E. 341, 406
Philiptschenko, J. 28, 63, 399, 406
Pieron, H. 360, 406
Pirocchi, L. 27, 406
Pittioni, B. 50, 406
Plaine, H. L. 5, 396
Plate, L. 77, 112, 120, 133, 216, 244, 285, 297, 298, 303, 305, 312, 319, 320, 342, 363, 381, 406
Plaut, R. 157, 400
Poetzl, O. 412
Poll, H. 28, 406
Pomerat, Ch. M. 55, 413
Pompecki, J. F. 101, 406
Popoff, W. W. 261, 406
Poppe, K. 335, 408
Porsch 114
Przibram, H. 173, 191, 288, 406

Quenstedt, W. 100, 110, 118, 122, 406
Quinn, P. J. 177, 399
Quiring, D. P. 146, 156, 157, 406

Rachow, A. 166, 167, 398
Radovanovic, M. 28, 413
Rajewski, B. N. 7, 406
Ramme, W. 193, 406
Rauber 326
Rawiel, F. 34, 398
Ray Lankester, E. 214, 406
Reeve, E. C. R. 145, 406
Reinhardt, F. 407
Reinig, W. F. 11, 43, 44, 46, 407
Remane, A. 24, 63, 112, 135, 176, 186, 187, 212, 230, 249, 285, 406, 407
Remington-Kellogg 132
Rensch, I. 42, 408
Rey, E. 52, 408
Ribbert, H. 191, 408
Richards, O. W. 145, 408
Richardson, D. 408
Richet, Ch. 143, 156, 169, 381, 408
Richter, H. E. 333
Riddle, O. 140, 141, 156, 177, 259, 390, 408
Rietz, G. E. du 28, 54, 408
Riggs 214
Ripley, S. D. 34, 408
Riski, M. T. 57, 408
Robb, R. C. 146, 408
Robinson, B. 143, 156, 408
Roemer, Th. 28, 389
Romer, A. Sh. 233, 408
Rosa, D. 63, 104, 120, 408
Rotmann, E. 261, 408
Roux, W. 190, 333
Rubner, M. 169, 408
Ruedemann, R. 101, 102, 408
Rüger, L. 87, 88, 408
Rumjancev, B. F. 21, 408
Runnström, S. 54, 408
Ruska, H. 335, 336, 337, 408
Rutz, H. 259, 265, 408

Sacerdote, E. 402
Salfeld, H. 207, 408
Salomonsen, F. 49, 96, 408
Sars, G. O. 69, 408
Schäfer, E. 45. 408
Schäfer, H. 357, 408
Schemann, J. 166
Scheminsky 375, 389
Schepers, G. W. H. 324, 391
Schewiakoff 77
Schiemann, K. 174, 409
Schiermann, G. 129, 409
Schilder, F. A. 27, 110, 157, 228, 409
Schilder, M. 27, 110, 409
Schiller, P. von 350, 409
Schilling, E. 146, 165, 409
Schindewolf, O. 63, 92, 95, 104, 105, 109, 110, 210, 211, 217, 276, 277, 278, 279, 280, 285, 291, 292, 409
Schlabritzky, E. 151, 152, 156, 157, 158, 165, 226, 409
Schlossberger, H. 398
Schmalhausen, I. I. 142, 199, 414
Schmidt, H. 409
Schmidt, W. J. 139, 409
Schnecke, Ch. 177, 409
Schneider, C. 22, 409
Schneider, K. M. 150
Schopenhauer, A. 352
Schoute, E. 53, 392
Schramm, G. 338, 409
Schuchert 118
Schuh, F. 386, 409
Schultz, A. H. 409
Schulz, Ch. 163, 409

Schuster, O. 50, 154, 236, 409
Schwarz, O. 28, 409
Schwarzbach, M. 102, 110, 253, 409
Schwegler, E. 217, 409
Schwind, J. L. 409
Scott, W. B. 117, 214, 409
Seidenberg, R. 331, 409
Seiffert 336
Seiler, J. 8, 29, 58, 409
Seitz 23, 27
Semon, R. 355, 410
Şengün, A. 57, 410
Ŝewertzoff, A. N. 236, 238, 239, 256, 257, 260, 263, 270, 271, 273, 274, 285, 304, 319, 321, 410
Sewill-Wright 40
Shankara 353
Shepherd, R. H. 145, 410
Sholl, D. A. 145, 151, 152, 316, 410
Sickenberg, O. 410
Sieber, R. 95, 410
Sierp, H. 333, 410
Simpson, G. G. 3, 18, 93, 101, 109, 146, 287, 304, 313, 319, 395, 410
Simroth, H. 92, 410
Sinnott, E. W. 178, 410
Siwe, St. A. 225
Sleptsov, M. M. 133, 410
Smaragdova, N. P. 395
Smith, Ph. E. 177, 339, 410
Snell, G. D. 140, 410
Snell, G. O. 177
Snell, O. 143, 151, 156, 410
Snethlage, H. 125, 410
Snoo, K. de 183, 410
Sonneborn, T. M. 9, 199, 410
Soveri, J. 129, 410
Spassky, B. 12, 393, 410
Spemann, H. 385, 410
Spencer, H. 349, 353, 362, 410
Spencer, W. P. 204, 410
Sperber, J. 165, 410
Spett, G. 55, 260, 410
Spieth, H. T. 55, 410
Spina Franca Netto, A. 163, 164, 410
Spinoza, B. 86, 349, 353, 384, 388, 410
Springer, F. 246, 413
Spurway, H. 34, 58, 392
Stalker, H. D. 12, 410
Stalker, H. S. 52
Standfuß, M. 34, 410
Stanley, W. M. 337
Stebbins, G. L. 4, 28, 54, 59, 111, 410
Stegmann, B. 32, 410
Stehlin 196
Stein, G. 173, 410
Steinbacher, F. 25, 397
Steinbacher, G. 96, 410
Steinbacher, J. 96, 410
Steinböck, O. 267, 411
Steiner, H. 16, 34, 52, 237, 410, 411
Steiniger, F. 12, 140, 411
Sternfeld, R. 166, 167, 411
Stirton, R. A. 235, 411
Stockard, Ch. R. 156, 411
Stolpe, M. 223, 411
Stolte, H. A. 136, 411
Stomer, E. 117
Storer, T. I. 205, 411
Stresemann, E. 23, 24, 32, 34, 37, 51, 96, 170, 411
Stromer, E. 108, 318, 411
Strouhal, H. 27, 411
Stubbe, H. 4, 110, 411
Sturtevant, A. H. 58, 203, 411
Suomalainen, E. 8, 29, 411
Sumner, F. B. 12, 28, 411
Surbeck, G. 29, 411
Svilha, A. 28, 411
Svärdson, G. 8, 411
Swellengrebel, N. H. 53, 392
Sylvester-Bradley, P. S. 21, 411
Sylvester, P. C. 302
Szalay, T. 118, 411

Tan, C. C. 203, 204, 393, 396, 411
Taschenberg, O. 242, 398
Tate, G. H. H. 26, 411
Tavani, G. 252, 412
Teissier, G. 12, 142, 165, 192, 225, 402, 412
Test, A. R. 412
Thales von Milet 86
Thiel, M. E. 72, 130, 268, 412
Thienemann, A. 29, 129, 412
Thomas, R. H. 28, 33, 412
Thomson, W. 333
Thompson, W. d'Arcy 144, 178, 389
Thorpe, W. H. 52, 53, 412
Thorsson, K. G. 392
Ticehurst, C. B. 412
Tielecke, H. 181, 414
Tilney, F. 361, 412
Timoféeff-Ressovsky, H. 138, 412
Timoféeff-Ressovsky, N. W. 4, 6, 7, 11, 23, 32, 43, 390, 406, 411, 412, 414
Tinbergen, N. 13, 245, 368, 373, 412
Tiniakov, G. G. 52, 393
Toll, A. 371, 399
Trendelenburg, W. 362
Tschumi, P. 193, 391
Turesson, G. 54, 412

Ubisch, L. von 258, 259, 260, 265, 412
Uexküll, J. von 361, 412
Ule, C. H. 22, 23, 412
Ulmer 414
Urbahn, E. 55, 412
Uschmann, G. 303, 412

Vandel, A. 8, 343, 412
Vavilov, N. J. 204, 412
Vaugien, L. 152, 412
Vaurie, Ch. 31, 32, 154, 242, 393, 404, 412
Venzlaff 227
Verhoeff, K. W. 27, 412
Verrier, M. L. 267, 412
Versluys, J. 316, 327, 412
Verworn, M. 86, 326, 375, 377, 383, 412, 414
Viets, K. 27, 412
Vizoso, A. 145, 410
Vogt, C. 166, 167, 413
Vogt, K. 324
Vogt, O. 239
Volkelt, H. 373, 413
Volpio, P. 46, 413
Volterra 12
Vorsteher, H. 156, 400

Waagen, W. 19, 20
Wachsmuth, Ch. 246, 413
Wagler 407
Waldmann, O. 335, 336, 396
Wallace, A. R. 67, 251, 252, 413
Walter, E. 166, 167, 413
Walther, J. 105, 117, 413
Warnecke, G. 56, 413
Watson 313
Weber, H. 90, 136, 147, 413
Weber, H. H. 350, 413
Weber, M. 105, 196, 244, 413
Wedekind, R. 62, 105, 108, 119, 120, 278, 413
Wehrli, H. 19, 217, 413
Weidel, W. 413
Weidenreich, F. 133, 220, 413
Weigelt, J. 286, 413
Weinert, H. 324, 400, 413
Weismann, A. 190, 209, 319, 413
Welcker, H. 143, 156, 413
Wellensieck, U. 182, 185, 260, 413
Wenz, W. 90, 92, 105, 413
Wertz, E. 340, 393
Wesenberg-Lund, C. 27, 413
Westenhöfer, M. 288, 324, 413
Westoll, T. St. 289, 413
Wettstein, R. von 28, 110, 411, 413
Weyer, F. 51, 52, 413
Whiteley, M. A. 189, 413
Whitmann, O. 28, 413
Wiedemann, M. 409
Wiedersheim 313
Wiener, N. 357, 413
Wilbert, H. 191, 192, 413
Willistone 312
Willoughby, R. R. 55, 413
Wilson, E. B. 191, 413
Winkel, K. 50
Winterstein 389, 400
Witt, A. A. 395
Wohlfahrt, Th. A. 413
Woltereck, R. 61, 63, 322, 386, 413
Wolterstorff, W. 28, 413
Wood, A. E. 133, 213, 413
Wörz, A. 22, 409
Wright, B. S. 14, 30, 413
Wrinch, D. J. 4, 414
Wundt, W. 86, 339, 349, 362, 381, 385
Wyckoff 339

Yaeger, C. H. 414
Yerkes, A. W. 376, 414
Yerkes, R. M. 326, 376, 414

Zeleny, Ch. 191, 414
Zeuner, F. E. 87, 97, 414
Zhelochovtsev, A. N. 52, 390
Ziehen, Th. 86, 322, 329, 349, 351, 352, 354, 360, 363, 366, 367, 370, 371, 374, 375, 377, 378, 381, 382, 383, 384, 385, 414
Zilsel, E. 345, 346, 414
Zimmer, C. 27, 125, 414
Zimmer, K. 222, 411
Zimmer, K. G. 4, 412, 414
Zimmering, S. 204, 410
Zimmermann, K. 28, 414
Zimmermann, St. 96, 414
Zimmermann, W. 28, 304, 414
Zittel, K. A. 97, 247
Zuckermann, S. 145, 414
Zumpt, F. 53, 414

Sachregister

Abbreviation 255, 256, 276, 292
Abies 28
Abkürzung der Phylogenese 255, 256, 276, 292
Ablepharus 37, 38, 39
Abstraktion 361, 368
Acanthocephalen 115
Acarapis 51
Acceleration 255
Accipiter 23, 24
Acipenser 274
Acmaea 52
Acme 120, 122
Acrocephalus 52, 53, 56, 195
Actinia 27
Actinodon 289
Adapis 196, 220
Adaptation 318
Adaptiogenese 285
Addition zu den Endstadien 263, 270ff., 282, 283, 284, 300
Admete 95
Aegithalos 29, 96
Aepyornis 188, 230
Affekte 352, 359
Africanthropus 22
Agapornis 28
Akkomodation 318
Alaptus 184
Albinismus 205
Alca 188
Alcedo 49
Alces 219
Alcyonium 27
Allantonema 76
Allensche Regel 43, 47, 50, 153, 195
Allgemeinvorstellungen 329, 368ff.
Allometrie 50, 142ff., 178, 235, 238, 243, 310, 316
Allometrieexponent 145, 151, 175, 315
Allopolyploidie 15, 59
Alter der Kategorien 88ff.
Altern von Stammesreihen 246
Alterspräponderanz 278
Alytes 185
Amara 97
Amblypoden 79, 127, 187, 220
Amblyrhiza 219, 229
Ambystoma 262, 278
Ammodytes 54
Ammoniten 20, 95, 207, 210, 246, 247, 248, 255, 278, 279
Amphidasis 22, 23, 95
Amphidromus 33
Amphilina 290
Anabolie 256, 270ff.
Anagenese 302ff.
Anaplasmiden 335, 336, 338
Analogie 211
Analytische Funktion 374
Anastrophen 105
Anatomische Reihen 144
Anchitherium 19, 217
Ancistroceras 279
Ancristoceros 166
Angaria 194
Anguilla 94
Anguis 236, 238, 321
Anisomerismus 312
Anlaufzeit 14, 107
Annidation 10, 12
Anopheles 52
Anpassungen 80, 304, 305, 285, 322, 122
Anterio-posteriore Entwicklung 178
Anthracomyia 21
Anthracotherium 219
Antilopengehörne 65
Antinomia 207
Antipatharia 27
Antirrhinum 110
Aphanisie 238
Apogenesis 288
Apus 27
Arbeitsteilung 312
Arca 78
Archaeoceti 132, 250, 288
Archaeopteryx 291, 309
Archallaxis 72, 256, 257ff., 260, 261, 282, 283
Archianneliden 186
Arctocyon 219
Arietites 207
Aristogenesis 62, 216
Arixenia 77
Aromorphose 285, 304
Artbastarde bei Pflanzen 59

Artemia 8
Arten 24ff., 30, 93
Artenkreise 33ff.
Artenpaare 94
Artenzahl in den Tropen 109
Artiodactylen 219
Arvicola 28
Ascendenz des Menschen 323ff., 377
Assimilation 338
Assoziation 356, 374
Asterias 77, 78, 298, 299
Astrapotherium 244
Asymptotische Kurven 182
Atavismus 133, 255
Atemfrequenz 17, 175, 226
Atherina 270, 271
Atmungsorgane, Insekten 70, 269
Atmungstypen 294
Atta 186
Aufmerksamkeit 352, 373
Augengröße 158, 171, 175
Augenphylogenese 158ff., 284, 297, 298, 299, 308
Aurelia 267
Auslese 35, 87, 112, 119, 229, 235, 286, 297, 300, 301, 304, 313, 322, 327, 341, 387
Ausdrucksbewegungen 358
Auslöseschema 328, 329, 368, 372
Aussterben 62, 240ff., 249ff.
Australopithecus 324, 325
Autogenese 342
Autonome Entwicklungskräfte 62, 63, 83, 105, 120, 222, 282, 285, 293, 295, 300, 302, 304, 328, 340, 347, 386
Autonomie-Zunahme 310, 319, 320, 321, 328
Autotrophe Organismen 81
Averbale Begriffe 368, 372, 378
Averbale Urteile 373, 378

Babirussa 73, 242, 244
Bacteriophagen 337
Bacterien 333, 335, 336, 338
Baculina 246
Baersche Regel 266, 273, 284
Bakterien 333, 335, 336, 338
Baluchitherium 188
Balzhandlungen 245
Bartonella 336
Basilosaurus 219
Bastarde 16, 29, 33, 57, 58ff., 96, 261
Bathyopsis 213, 214
Bauplanentstehung 76, 83, 285ff., 300, 322
Beckenformen 182, 183
Begriffe 326, 368, 372, 373, 378
Behalten 173, 174, 175
Beharrungsgesetz 216
Behaviourismus 353, 354
Beinreduktion 236, 237, 238, 277, 320, 321
Belone 263, 270, 271
Bembidium 171
Berggorilla 324, 325
Bergmannsche Regel 43, 47, 153, 170, 195, 199, 229, 327
Beschleunigung der Phylogenese 255
Beuteltiere 118
Beweglichkeit 318
Bewußtseinserscheinungen 348ff.
Bildsehen 186
Biocönosen 128, 129
Biogenetische Regel 240, 273, 274, 275, 284
Bionomogenese 342, 347
Biotope, ungesättigte 113, 116, 119, 125
Birkenspanner 22, 23, 95
Bison 28
Biston 22
Blasenaugen 77, 78, 284, 297, 298, 299, 308
Blatta 166
Blattformen von Pflanzen 68, 75
blattförmige Insekten 212
Blütenanpassungen 57
Blütenformen 68
Blütenpflanzen 116
Blutdruck 170
Blutfarbstoffe 70
Blutzuckerspiegel 170, 175
Bolivinoides 21
Bombina 96
Botryllus 27
Brachiopoden 121, 122
Brachiosaurus 79, 188
Bradymorphie 255
Bradytelie 98
Branchiomma 78
Brocasche Region 311, 325, 326, 329, 377
Brontosaurus 79, 188
Brontotherium 234, 242, 243, 246
Brustflossen 270
Brutdauer 170, 172
Brutfürsorge 185
Bruthöhlen 124
Brutpflege 185, 228
Bufo 54, 262
Bunolophodon 21, 93, 220

Cadoceras 279
Caecum 180, 181, 184, 225
Callimorpha 28
Calliphora 227
Cancellaria 20, 95
Capra 97
Carabus 26, 33, 37, 38, 45, 46, 50, 171, 239

Carduelis 58
Carausius 191, 192
Carnivoren 219
Carolozittelia 220
Cartesianische Transformation 178, 179
Cassis 221
Castoroides 219, 229
Catablema 298, 299
Catodontherium 219
Catostomus 59
Cavia 163, 164, 183
Celmisia 28
Cepaea 42, 43, 205, 263, 264
Cephalisierungsstufen 152, 315, 316
Cerebellum 152
Cerithium 221
Cervus 21, 93, 97, 242
Cestoden 115, 290
Cetaceen 219
Chalcides 236, 321
Charybdaea 77, 78, 298
Chemischer Sinn 364
Chen 23
Chimären 258, 259
Chlamydotherium 219, 229
Chiropteren 218
Choleva 97
Chortippus 260
Chromodoris 55
Chromosomen 7, 78, 306
Chromosomenmutation 7
Chrysochloris 215
Ciona 27
Clathrina 267
Clines 47
Clupea 96
Clymenia 210
Cnidosporidier 289
Cochlea 274
Coeloplana 290
Coenogenesen 260, 263, 266ff.
Coereba 22
Colias 29
Coliuspasser 23
Copesche Regel 142, 152, 174, 175, 216, 218, 219, 222, 229, 230, 231, 254, 292, 314, 325
Copris 193
Coregonus 29, 96
Corethra 269
Corneagröße 158, 160, 175
Coronella 185
Corpora pedunculata 165, 166, 172
Corvus 29
Creeper 237
Creodonta 219, 249, 288, 358
Crepidula 260, 268
Cricetus 23
Crinoideen 121, 122
Crioceras 247, 248
Crossopterygier 289, 312
Ctenodrilus 268
Ctenoplana 290
Culex 51, 227, 269
Cyanophyceen 335
Cyclolituites 279
Cyclophoriden 181
Cyclostomen 287
Cypraeiden 27, 110
Cysticetes 336, 338
Cystidium 337

Darmgröße 156, 157, 176
Darmparasiten 76
Darmtraktus 306, 307, 308
Dauergattungen 100, 101
Dauergewebe 165, 225
Degeneration 62, 103, 240ff., 244, 246, 248
Deletionen 8
Dendriten 163, 172, 175, 374
Denkvorgänge 377
Deroceras 305
Desmidiaceen 68
Deviation 72, 256, 263ff., 266ff., 273, 277, 282, 283, 284, 286, 299, 300
Diametagenese 278
Diastylis 27
Diatomeen 68
Diatryma 188
Dicranura 29
Dicrurus 154, 242
Didelphys 93
Didunculus 188
Differenzierung 310
Differenzierungsfunktionen 351
Differenzierungsgefälle 139, 178ff.
Dikerogammarus 55
Dileptus 360
Dimetrodon 234
Dingo 250
Dinicyon 219
Dinophilus 184, 230
Dinornis 188, 229
Dinotherium 220, 233, 242
Diodon 179
Diphyllobothrius 111
Dipiplopterax 289
Diplodocus 188
Diplogonoporus 111
Diplommatina 181
Diprotodon 218, 229
Dipterus 122

Disjunktionen 94
Diurodrilus 184
Dixippus 211
Doedicurus 219
Doleschallia 212
Dominanzgrad 6, 7
Doris 211
Dotterplacenta 299
Drepanididen 113, 114
Drosophila 5, 6, 7, 8, 26, 29, 52, 55, 56, 57, 58, 59, 111, 112, 138, 171, 203, 204, 227, 257, 265, 269, 283
Dryopithecus 220
Dytiscus 166

Echinocardium 258
Echinococcus 280
Echinocyamus 258, 259
Eckzähne 224, 313
Ectobius 166
Eifärbung 75
Einsichtiges Handeln 318, 361, 369, 372ff., 375, 376, 378
Eiweißstoffe 81
Eizahl 44, 166, 167, 168, 181, 228
Ektogenese 342
Ektoparasiten 77
Élan vital 385
Elaphrus 97
Elasmodontomys 219, 229
Elefanten 79, 93, 102, 173, 187, 220, 229, 232, 233, 242, 244, 245, 287, 293
Eleutherodactylus 71, 268, 284
Elimination 43, 44, 45, 46, 49, 289
Emberiza 43
Empfindungen 348, 349, 350, 351, 358, 360, 362ff., 378, 382
Endomitose 9
Engramme 350
Engraulis 94
Entamoeba 54
Entarten 62, 103, 240ff., 244, 246, 248
Entelechie 344, 385
Enteroconcha 76
Enteroxenos 76
Entwicklungsregeln 79ff.
Entwicklungstempo 98ff., 109ff., 259, 260
Entwicklungszwang 74ff., 212, 299, 322, 323, 328
Eohippus 93, 146, 292, 293, 309, 358
Eotherium 122, 288
Epacme 104
Ephestia 282
Epilachna 28
Epinephelus 94
Epistase 278
Equus 146, 197, 277, 293, 309
Erbkoordination 373
Erbstock 285
Eremina 33, 41, 206, 207
Erfüllung der Biotope 113, 116, 119, 125, 127, 128, 129, 130, 131
Erinaceus 28, 96
Eriophorus 53
Ernährungsspezialisten 72
Erythrina 36
Erythrocyten 226, 227, 318
Etroplus 185
Eumeces 321
Eumorphoceras 255
Eunice 297
Eunomien 239
Eunotosaurus 289
Euphrasia 28
Euryökie 323
Eusmilus 213, 214, 232
Evotomys 149
Excessivbildungen 68, 146, 154, 174, 213, 214, 217, 224, 236, 240, 241, 243, 245, 249, 251
Exkretionsorgane 213
Exotypen 24
Experimentelle Arten 59
Explantate 135, 136, 137, 261, 262
Explosive Entwicklung 62, 98, 101, 103, 104ff., 217, 249, 287, 300
Extracerebrale Assoziationsketten 330

Familien 90, 98, 99, 106, 107, 108
Fasciolaria 95
Federn 284
Federradien 138, 139
Fehlgeschlagene Anpassungen 123
Feldgliederungsmuster 207, 208, 209
Felis 229
Felsinotherium 220
Fermente 81
Fetalisation 278, 279, 326
Flügel (Vögel) 187, 213, 297
Flügeladerung 184, 187, 188
Flügelgröße 184, 187, 188
Flügelreduktion 237, 238
Flügelschnittregel 47, 195, 212, 213
Flügelzeichnung (Schmetterlinge) 207, 208, 209
Flüssige Kristalle 334
Foraminiferen 99
Formbildungstendenz 109
Formica 51
Fortpflanzung 338
Fortpflanzungstypen 72
Freiheit 347, 385

Frizzle-fowl 141
Fühler (Käfer) 169
Fühlerglieder 189
Funktionsformeln 145
Funktionswechsel 251, 295, 296
Furchungstypen 71, 257, 258, 267, 268, 273
Fußgröße 175
Fuß-Phylogenese (Mensch) 324
Fusus 95

Gabelpunkte der Phylogenese 287, 288
Gadus 96
Galago 118
Galapagos-Finken 114
Galeopithecus 265
Galerida 51
Gammarus 55
Ganglienzellen 164, 172, 175, 374
Ganzheitlichkeit des Formwandels 135, 136, 146, 301, 344
Gasterosteus 52, 185
Gastropodenschalen 66
Gastrotrichen 186
Gastrulationstypen 71, 72, 267, 268
Gattungen 91, 98, 99, 106, 107
Gattungsbastarde 59
Gedächtnis 355, 359, 360, 361, 367
Gefäßsystem 184
Gefühlstöne 349, 350, 352, 359, 366, 367
Gefügegesetzlichkeit 136, 342, 344
Gehirn 161, 162, 163, 175, 176, 181, 225, 249, 264, 265, 272, 273, 293, 300, 306, 308, 309, 314, 315, 318, 321, 325, 329, 350, 351
Gehörsempfindungen 364
Gene 5ff., 306, 339, 340, 345
Genepistase 278
Gene-pool 9, 10
Generalisation 361
Generalisten 251
Generationenzahl 102, 110, 231
Generationswechsel 280ff.
Genetische Rassen 57, 60
Genetische Isolation 15
Genitalarmaturen (Insekten) 38, 45, 56, 72
Genmutation 4
Gennaeus 58
Genommutation 8
Gentiana 28
Genyornis 229
Geographische Gradation 47
Geographische Rassen 15, 19, 24ff., 54, 57, 59, 60, 95
Geomyiden 213
Geospiza 114
Germinalselektion 190
Gerontismus 246
Gerris 9
Geschlechtliche Auslese 13
Geschlechtsmerkmale 13, 38, 45, 56, 72, 168
Geschlechtsreife 170, 252, 326
Geschmackssinn 364
Geschwindigkeit der Evolution 87ff., 105ff.
Geschwindigkeit des Wachstums 142ff., 177ff.
Geruchsempfindungen 263
Gesichtsempfindungen 363
Gesichtsschädel-Allometrie 146, 148, 151
Gestalt der Phylogenese 322
Gigantostraken 121, 122
Gignomene 382
Gila 59
Giraffen 153, 219
Girlitz 43, 44
Glandulae mucosae 263, 264
Glogersche Regel 43, 44, 47
Glutathion 178
Glyptodon 219, 229
Goniatiten 278
Gonionemus 370
Gorilla 324, 325
Grabbeine von Insekten 75
Gravitation 84, 85
Grenzfälle von Rasse und Art 30ff., 34, 52, 60, 316
Griffelbeine 197
Größenabnahme 186, 221
Größengrenzen 159, 180ff.
Größensteigerung 223, 231, 243, 244
Großmutation 105, 109, 110, 111, 112, 119, 291
Großtiere 127
Guttera 59
Gyraulus 20, 21

Haarlänge 47, 175, 176
Haarregel 47
Haematopinus 76
Halbaffen 118, 196, 230, 232, 288
Halicore 122
Hallersche Regel 151
Halluzinationen 351
Hals 318
Haltica 223
Hamites 247
Hämoglobinprozente 311
Hamster 23
Hapale 325
Hapalops 219
Haplochromis 185
Harmonie des Formwandels 174
Haushuhnrassen 156, 158, 173, 273

Hawaifauna 113, 114
Hecticoceras 207
Helicella 207
Helix 41
Herzgröße 143, 145, 154, 155, 156, 175, 182
Herzschlagfrequenz 170, 175
Heterandria 181, 182, 185, 260
Heterochronien 72, 255, 263ff.
Heterogonie 280, 281, 294
Heteromorphosen 112, 255
Heteromyiden 213
Heterosis 230
Heterotrophe Organismen 81
Hipparchia 38
Hipparion 108
Hippocampus 185
Hippopotamus 229
Hirnentwicklung 119, 264, 265
Hirngröße 143, 151, 152, 153, 182, 234, 308, 314, 315, 325
Hirnrinde 228, 311, 357, 358, 359, 377
Hirnschädel-Allometrie 150
Hirnstamm 152, 175
Histologische Allometrie 158ff., 225
Histonalselektion 190
Historische Rassen 17ff.
Hochwaldvögel 125, 126, 128
Hodengröße 191
Höherentwicklung 64, 81, 83, 103, 302ff., 387
Höhlenbär 229, 247, 252, 271, 272, 273
Höhlentiere 239
Holländerscheckung 205
Hologenesis 63
Homo 21, 92, 93, 220, 324ff.
Homogamie 55
Homologie 203, 204, 212
Homöothermie 82, 85, 181, 253, 297, 317, 320
Hopeful monsters 112
Hoplophoneus 232
Hörknöchelchen 295, 296
Hormonwirkung 140, 141, 174, 283, 317
Hyaenodon 123
Hybridatavismen 133
Hydra 280
Hydrochoerus 163, 164
Hyloicus 38
Hylopsychismus 381, 384, 385, 388
Hymenolepis 53, 115
Hyopsodus 288
Hypermorphosis 270
Hypertelie 243
Hypolais 96
Hypophysärer Zwergwuchs 140, 177, 205
Hypophyse 175, 179
Hyracotherium 108, 146, 292

Iberus 41, 206
Ichthydium 187
Ichthyostegopsis 289
Ich-Zusammenhang 348, 351, 370, 371, 380
Idealismus 383
Identische Molekülvermehrung 306, 338, 339, 341
Idioadaptation 285
Igel 28
Iguanodon 79
Ilybius 166
Ilysia 237
Individualcyclus 254ff.
Inostranzewia 213, 214
Insectivoren 218
Insekten 109, 116, 165, 181, 184
Inselgewebe 165
Inselrassen 39
Instinkte 172, 185, 373, 375
Intersexe 34, 53
Intralselektion 190
Inversionen 8, 57
Irreversibilität 103, 131ff.
Isodontie 132
Isolation 14ff., 17, 54, 60, 61, 87, 102
Iteration 202, 209, 210, 214

Jugendpräponderanz 276
Junco 29, 58
Junonia 32

Kalkalgentypen 68
Kallima 212
Kategorialfunktionen 361
Kausalgesetze 344, 346, 377, 385, 388
Keimblattchimären 258
Kieferwachstum, Fische 270, 271
Kiemen 70, 134
Kladogenese 103ff.
Klassen 88, 89, 98, 99, 107, 288
Kleidervögel 113, 114
Kleinheitsgrenze 159, 180ff.
Kleinmutanten 6, 7
Kletteranpassungen 75
Klimaregeln 43, 44, 47, 48, 49, 153, 195
Knochengröße 157, 176
Koadaptationen 135, 176
Koalemus 218
Kohlenstoffverbindungen 80
Kohlmeise 164
Kolibris 182, 222
Kolloide 81
Komparation 374
Kompensation 137, 189ff.

Komplementarität 345
Komplexaugen 78
Komplikation 302, 304, 309, 310ff., 321, 322, 323
Konkurrenzselektion 12, 110, 118, 119, 124, 131, 249, 254, 314
Konservative Vorstadien 284
Konstruktionsfehler 73
Konstruktionstypen 285ff.
Konstruktive Mutation 9, 138, 174, 201, 286
Konstruktive Selektion 202
Konvergenz 202, 211, 213, 214
Kopf-Allometrie 147, 148, 149, 175, 176, 183
Kopfbildung 82
Körperform 68, 294
Körpergröße 50, 142ff., 176, 177, 238, 243, 310, 316
Korrelationen 137, 189ff., 202, 209, 231
Kosmoceras 18, 95, 279
Krebspanzer 179
Kuckucksrassen 52, 53
Kulturentwicklung 329, 330

Lacerta 39, 40
Lacrymaria 360
Lamarckismus 198ff.
Landschnecken 116
Langerhanssche Inseln 165
Langschnäbelige Vögel 153, 154
Lanius 23, 52
Larix 28
Larus 32
Larventypen 70, 71, 275
Lasiocampa 34
Latimeria 287
Lausrassen 53
Law of the unspecialized 100, 251, 292, 305, 323, 324
Lebensalter 170, 173, 175, 230, 231
Lebensgemeinschaften 128, 129
Leberfunktion 317
Lebergröße 154, 155, 156, 157, 175, 176
Leberzellen 225
Lebistes 160, 173, 185, 260
Lemuroidea 128
Lepidoderma 187
Leptoteredra 290
Lernvermögen 173, 174, 175, 355
Leucochroa 207
Leucodonta 29
Levantina 41, 206
Licht 85
Limax 245, 268
Limia 34
Limnocalanus 27
Limnotrochus 211
Limosa 154, 234
Limulus 92, 101
Lingula 87, 100
Linsenaugen 77, 78
Linsengröße 159, 160, 175, 227, 261, 262
Liolaemus 39
Lipopalingenese 276
Lituites 278, 279
Lobenlinien 277
Lockenhuhn 141
Logische Gesetze 338
Lophius 270
Lophura 58
Loxolophodon 220
Lucanus 224
Lücken der Stammesreihen 286
Lungenbildung 154, 255
Lungenlose Urodelen 185
Luscinia 33, 96, 195
Lutianus 94
Luxusbildungen 73, 240ff., 343
Luxurieren 16, 230, 243
Lymantria 22, 28, 34, 60, 260, 261
Lyrurus 169
Lytoceras 247

Machairodus 196, 232
Macrauchenia 229
Macrocephalites 20, 279
Macroscaphites 246, 247
Macropanesthia 166
Macropodus 185
Macropus 296
Mahlzähne 75, 250
Makroevolution 1
Makromutation 105, 109, 110, 111, 112, 119, 291
Manatus 220
Manteoceras 234, 243
Manticoceras 95
Marchantia 110
Mars 83
Marsupialier 118, 218
Mastodon 242
Materialkompensation 137, 189ff., 239, 272
Materie 349, 360, 374, 377, 382, 383, 388
Matrokline Vererbung 20
Mauereidechsen 40
Meerestiere 100, 101
Meerschweinchen, Zehen 133
Megaceros 219, 229, 234, 242
Megaladapis 196, 220, 230, 232
Megalohyrax 220
Megalonyx 219, 229
Megamys 229
Megatherium 219, 229

Melania 21, 193
Melanismus 40, 41, 205
Melasoma 223
Melolontha 169
Melospiza 29
Menschen-Ascendenz 323ff., 376ff.
Merychippus 277
Merycodus 219, 234
Mesohippus 197
Mesozoen 187
Metagenese 280, 294
Metakinese 104
Metridium 27
Metrioptera 193, 195
Micrococcus 335
Micromys 163
Microscelis 37
Mikroevolution 1
Mikrogeographische Rassen 50
Mikrophysikalische Vorgänge 344, 345, 346
Milchdrüsengröße 191
Mimikrie 209
Mitteldarm, Insekten 165
Moa 229
Modifikationen 35, 198, 199, 255
Modifikationsgene 122
Moeritherium 196, 220, 233, 288, 293
Molarisierung 122
Monarcha 37
Mondhornkäfer 193
Motacilla 53
Moulinsia 181
Mückenlarven 70, 71
Mulmschnecken 126, 127
Multiple Allele 6
Mungo 252
Murella 29, 41, 205
Murex 194, 298, 299
Murmeltiere 217
Mus 176
Mustelus 299
Musterörter 207, 209
Mutation 4ff., 20, 109, 132, 169, 176, 198, 216, 239, 285, 286, 297, 300, 301, 310, 313, 322, 327, 339, 341, 342, 343, 345, 387
Mutationsdruck 10, 16, 35
Mutationsraten 5, 7
Mycetome 75, 76
Mycetozoen 289
Mylodon 219, 229

Nachahmung 371, 376
Nahrungsaufnahmetypen 294, 320
Nannippus 221
Nasengruben, Fische 263
Nashornvögel 234
Natica 221
Nautilus 101
Neandertaler 21, 93, 324, 325
Nebenformen 246, 247, 248
Nebennieren 154, 156, 175, 179
Nebria 97
Neides 211
Neithea 214
Nektarsauger 75, 124
Nematoden 115
Neogenese 251
Neomorphose 276, 291, 292, 293, 300
Neotenie 72, 276, 278
Nereis 268, 269, 298
Nervenzellen 163, 172, 175, 306, 374
Nesolecithus 290
Nestbau 65, 186
Netzwerk von Rassen 59
Neuralrohr 136
Neuroneme 367
Neurospora 5, 254
Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung 131ff.
Niere 165
Nierengröße 154, 155, 156, 175
Nierenkanälchen 164
Nierenstruktur 228
Nomogenesis 63
Notoryctes 215
Nototherium 218, 229
Nucleoproteide 305, 306, 334, 337, 338, 339, 340, 341
Nucula 100, 110, 122
Numenius 234

Ohrenlänge 175
Okapi 242
Ökologie 323
Ökologische Rassen 15, 50ff.
Olenus 19, 209, 210
Ommatidien 171, 227
Ontogenese 177, 254ff., 259, 260
Ontogenesedauer 170
Ophiodes 236, 321
Ophiomorus 321
Ophisaurus 236, 238, 239, 321
Opisthocomus 200
Oppelia 20
Optische Täuschungen 359
Orcula 96
Ordnungen 89, 98, 99, 106, 107, 108, 288, 293
Organische Zeit 170
Organphylogenese 285ff., 295ff., 300, 310
Organproportionen 224, 255
Organteile 157
Organzahl 158

Oriolus 49
Orohippus 93, 197
Orthagoriscus 164, 179
Orthoceras 222
Orthoevolution 63
Orthogenese 1, 103, 146, 175, 215ff., 231ff., 235, 239, 243
Orthoselektion 239, 279
Oryctolagus 96
Ostracodermen 287
Ostrea 221
Otala 41
Otis 169, 245
Ovargröße 191, 195, 196
Oxyaena 123

Paarungsbiologische Isolation 15
Pachyaena 219
Pachycephala 37
Pachydiscus 221
Pachydrilus 257, 258
Pachys 22, 95
Pädomorphose 279
Pagodulina 96
Palaeomastodon 220, 232
Palaeopropithecus 230
Palaeotragus 219
Palingenese 72, 276ff.
Paludina 20
Panaxia 24
Pancreas 154, 165, 175, 317
Panmixie 15, 33
Panspermiehypothese 333
Pantolambda 196
Pantosteus 59
Panzerung 131
Papilio 45
Papuina 41, 42
Paracentrotus 54, 259
Paradiesvögel 66, 67
Parallelbildungen 202ff.
Parallelgesetze 360, 361, 364, 379, 381, 385, 388
Parallele Selektion 211
Paramaecium 305
Paraphyten 189
Parasiten 115, 116, 277
Parechinus 258, 259
Paripotenz 205
Parkinsonia 20
Parnassius 56
Parus 30, 31, 33, 47, 48, 54, 164, 226
Passer 23, 29, 54, 58, 97
Passerella 51
Patella 268, 298
Pathologische Degeneration 247
Patriocetus 101
Pectinaria 230
Pelias 185
Peloscolex 273
Peracme 246
Periophthalmus 141
Peripatus 77, 78, 290
Perisphinctes 20
Peromyscus 28, 32, 33, 37, 55, 202
Pezophaps 252
Pflanzenfresser 187
Pflanzenrassen 27, 54
Pflanzen-Sinnesreaktionen 378
Pfeilsack 263, 264
Phacochoerus 196
Phänogenetik 256, 273, 301
Phänokopie 28, 198
Phänomene 348, 349ff., 373, 382
Phascolonus 229
Phasianus 28, 33
Phiomia 232, 233
Phoca 97
Phoenicurus 53
Photosynthese 86
Phragmatobia 29
Phyllobates 181
phylogenetische Allometrie 146, 153
Phyllopertha 166, 169
Phylloscopus 32
physiologische Allometriewirkung 169
Picea 28
Pictetia 246
Picus 33
Pieris 29
Pinus 28
Pipa 185
Pithecanthropus 21, 92, 220, 324, 325, 326, 327, 329, 358
Planktontisches Leben 74
Planorbis 268
Plasmagene 9, 199, 339
Plasmodium 53
Plastidenmutation 9
Plastisches Verhalten 359
Plastizität (Strukturen, Funktionen) 304, 309, 317, 321, 327, 359
Plastologie 207, 208
Pleiotropie 5, 37, 136, 137, 141, 189, 201, 282
Pleurodeles 34
Pleuronectes 94, 260
Pleurotomaria 221
Pliohippus 277
Poecilogonie 267
Polyembryonie 71
Polyisomerismus 312

Polygordius 186
Polymere Faktoren 177
Polymorphie 13, 46, 327
Polyphaen 138
Polyphylla 169
Polyploidie 8, 58
Populationsgröße 10, 11, 16, 40, 41, 46, 87, 101, 102, 104, 287, 327
Porto-Santo-Kaninchen 96
Portunion 76
Positionseffekt 6, 7, 136
Praeadaptation 6, 11, 74, 199
Prestwichia 184
Primaten 220
Primula 59
Proboscidier 220, 287, 293
Prolaktin 140, 141
Prolongation 255
Propyrotherium 220
Prorhynchus 267
Proterogenese 72, 276ff., 291
Protitanotherium 234, 243
Protocetus 101, 132, 219, 288
Protodrilus 184
Protopterus 297
Protungulaten 288
Psiloceras 207
Psychisches 348, 349ff., 388
Psychoide 344
Psychophysisches Problem 351, 360
Psylla 53
Pteranodon 80, 234, 243, 246
Pterodina 281
Ptychopoda 6
Pulsatilla 28
Punctum 181
Pygites 207
Pygope 207
Pyramidula 181
Pyrotherien 128, 187
Pyrrhocoris 189
Pyrrhula 32, 58
Python 73, 237

Quantitative Mutation 176, 313, 315, 322

Rana 50, 54, 262, 286
Rangifer 93
Rangordnung, soziale 371
Ranzania 297, 298
Rassenbastarde 29, 33
Rassenkreise 24, 25, 26, 30, 93, 205, 206
Rationalisierung der Strukturen 302, 309, 312ff., 321, 323
Raubtiere 128
Räumlichkeit 365, 367, 383
Reaktionsnorm 255
Realismus 383
Realmutationen 63, 285
Rectigradation 216
Reduktion von Organen 122, 195, 197, 222, 223, 236ff., 320, 321
Reduktion der Nachkommenzahl 327
Reduktionsbestandteile 349, 383, 384
Reduktraum 366
Reduktzeit 366
Reduplikation von Molekülen 340
Refugialgebiete 94, 96
Regeln klimatischer Parallelität 43, 44, 47, 49, 153, 195
Regeneration 191, 192
Regressive Entwicklung 277, 320
Rekapitulation 273, 274, 275, 284
Residuen 350
Retardation 255
Retina 159, 160, 161, 162, 175, 184, 227, 363
Rhaphano-Brassica 59
Rhinoceros 93
Rhinoderma 185
Rhipidura 22, 24, 95
Rhizostoma 374
Rhopalurus 27
Richtungslosigkeit der Phylogenese 62ff., 294
Rickettsien 335, 338, 381
Riesenformen 82, 217, 222, 229, 251
Riesenhirsch 219, 224, 229, 234, 242
Ringtaubenrassen 259
Roboter 355, 356, 357
Rosa 59
Rossmaessleria 41, 206
Rubus 59
Rückmutation 6, 7, 132, 133
Rudimentation 146, 179, 236, 237, 238, 277, 343

Sabella 78
Salamandra 73, 159, 162
Salix 59
Sarcophila 250
Sarmatische Fauna 117
Sarsia 298, 299, 370
Sauerstoffatmosphäre 85
Sauerstoffverbrauch 182, 305
Säulenbeine 79, 188
Saxoceras 20, 222
Scamnoceras 20, 222
Sciara 58
Schädelgröße 175
Schädelkonstruktion 312

Schädelallometrie 147, 148, 149, 150, 234, 292
Schambeinsymphyse 183, 184
Scherenumkehr 191
Schilddrüsengröße 154, 156
Schilddrüsenwirkung 283
Schildkröten 99, 131, 289
Schillerradien 138, 139
Schimpanse 326
Schizotypische Artsplitterung 61
Schleichen 133
Schlotheimia 207
Schlüsse 351, 361, 372
Schmelzleisten 275
Schmuckfedern (Paradiesvögel) 66, 67
Schnabelallometrie 153, 154, 270
Schneckenschalenform 66
Schneidezähne, Kaninchen 111
Schopfhuhn 200
Schwanzgröße 175
Schwanzwirbelsäule 140
Schwebeeinrichtungen, Insekten 184
Schwimmbeine 80
Schwimmblase 296
Scombresox 263
Scyllis 297
Sedimentationslücken 112
Seelenwanderung 381
Sehzellen 161, 162, 171, 184, 185, 264, 297, 313, 363
Selektion 11ff., 35, 47, 48, 87, 112, 119, 178, 218, 228, 229, 235, 239, 285, 286, 297, 300, 301, 304, 313, 314, 322, 327, 337, 341, 343
Selektionsdruck 35, 46
Semifusus 194, 221
Sepia 27
Seps 73, 236
Serinus 43, 44
Sessile Tiere 80
Sexualdifferenz 168, 169, 292
Sexualduft 55
Sexualität 306
Sexualphysiologische Rassen 15, 54ff., 60
Sexuelle Auslese 13
Sewill-Wright-Effekt 40
Silene 28
Sinanthropus 22, 326
Siphateles 29
Sirenia 220
Smerinthus 34
Smilodon 196, 232
Solenobia 8, 58
Solenomya 100, 122
Somatischer Exponent 145
Somatogene Induktion 198ff., 216
Sonderstellung des Menschen 329, 330
Sorex 56
Soziale Lebensweise 329
Spezialisationsstufen 93
Spezialisierung 120ff., 292
Sphaerularia 76
Spartina 59
Spiel der Motive 375, 383
Spilosoma 28
Spinescence 246
Spirifer 248
Spiroceras 247, 248
Spontanatavismen 133
Sphenodon 101
Sprache 330
Sprachzentrum 325, 326, 329
Stabförmige Insekten 211, 212
Stabheuschrecke 191, 192
Stachelzahl, Schnecken 193, 194
Stämme 288
Stammverzweigung 103ff.
Stegocephalen 116, 289
Stegosaurus 234, 242, 246
Stephanoceras 20
Stenökie 323
Sthenurus 218, 229
Stichlingsrassen 52
Stimmungen 352, 366, 372
Stoffwechselintensität 169, 170, 175, 228, 305
Streptopelia 28, 49
Stridulationsorgane 66
Strombus 221
Stromlinienform 80
Struthio 28, 245
Superspecies 33
Supranormale Auslöser 245
Sus 97
Sycon 267
Sygnathus 185
Sylvia 23, 53, 212, 213
Synorganisierung 135, 176
Synthetische Funktion 374
Systemeigenschaften 135, 136, 201
Systemgesetze 342, 344
Systemmutationen 285

Tabakmosaikvirus 337, 338
Tachygenesis 276
Tachymorphie 255
Tachytelie 98
Taenia 111
Talpa 215, 265
Tamnophis 52
Tarsalreduktion 181
Tarsius 101, 118

Tastsinn 362
Temporalität 366, 367
Temperaturextreme 83, 85
Tempo der Ontogenese 177, 259, 260
Tempo der Phylogenese 87ff., 105ff.
Tendipes 269
Terebrateln 207
Tetrao 169
Tetrastes 169
Theromorphe 202, 288, 358
Thomomys 205
Thylacinus 250
Thylacosmilus 213, 214
Thyreoidea 175, 179
Thyroxin 140, 141
Tiaropsis 370
Titanotherien 79, 123, 234, 242, 287
Torpedoform 215
Toxodon 229
Trächtigkeitsdauer 170, 171, 175
Tradition 330
Trägheitsgesetz 240
Translokationen 7, 57
Transplantationen 261, 265
Trematoden 115
Triceratops 79, 234, 242, 246
Trichoglossus 35, 36, 37
Trichoniscus 8
Tridacna 221
Trigla 164, 270
Trilobiten 209, 210
Trilophodon 233
Triturus 34, 142, 159, 162, 184, 261, 288
Tritylodon 289
Trochus 298
Troglodytes 129
Trypanosoma 53
Tubifex 257, 258, 273
Tukane 234
Turbellarien 290
Turbo 194
Turrilites 247
Typenentstehung 285ff., 291, 292
Typogenese 105
Tyrannosaurus 187
Tyrrheniberus 41, 206

Übergangsformen 288ff.
Überspezialisierung 216, 217, 240ff., 285
Überwinterung, Schmetterlinge 65
Uintatherium 196
Umwege der Ontogenese 73, 274, 275, 295
Umwegversuche 375
Umwelterweiterung 302, 304, 319
Umwelt-Unabhängigkeit 309, 319, 321, 328
Unbestimmtheitsrelation 344, 345, 346
Universalsinnesorgane 362
Unpaarhufer 123
Unvollkommenheiten des Baues 73
Uronemus 122
Ursegmente 260
Ursus 229, 271, 272, 273
Urteile 351, 361, 372, 374, 382
Urwale 250, 288
Urzeugung 332ff.

Vallonia 181
Vanadis 77, 78, 298
Vanellus 154
Vasa Malpighii 299
Venus 83
Vererbung erworbener Eigenschaften 198ff., 216
Vereinfachung 312
Verhaltensforschung 353, 354
Verjugendlichung 251, 292, 327
Verlängerung der Phylogenese 255
Verlangsamung der Phylogenese 255
Verringerung der Körpergröße 221, 231
Vertigo 181
Vervollkommnung 303, 304, 305, 307, 322
Vespa 166
Vespertilio 265
Vibrationsempfindungen 364
Viren 335ff., 381
Virenzperioden 99, 104ff., 112, 115, 116, 120
Vitalismus 343
Vitamin D 253
Viviparus 20, 268
Vola 214
Volborthella 221
Volucella 28
Voraussicht 375
Vorstellungen 329, 348, 349, 350, 351, 358, 359, 361, 367, 378, 382
Vulpes 28

Waagensche Mutationen 19, 112
Wachstumsgradienten 142, 144, 235
Waffen 224
Wahlvermögen 355, 356, 357, 360
Wahrheit 378
Wale 101
Walroß 196
Wanderungen 318
Wasserinsekten, Atmung 70
Weyla 214
Wildentenzeichnung 66
Wildfärbung 133
Wille 349, 352, 359, 371, 372, 382, 385, 386
Willistonesche Regel 312, 313
Wimperleisten 189

Wirbelsäule 132, 134, 139, 140, 190
Wollhandkrabben 130
Wuchsformtypen 179
Wühlmaus 149, 150

Xenarthra 218
Xiphophorus 173, 185, 260

Zahlbegriffe 368, 369
Zähne von Säugetieren 73, 75, 196, 213, 224, 313
Zahnkarpfen 173, 185
Zahnreduktion 274
Zahnwale 132
Zaphrentis 21
Zehenreduktion 122, 193, 197, 237
Zeitsignaturen 202, 211
Zelle 78
Zellgröße 164, 165, 180, 226
Zellzahl 163, 164, 165, 189, 226
Zentralisierung 303, 309, 312
Zeuglodon 132
Zielstrebigkeit 62, 63, 64, 215
Zufälligkeit 342, 343, 347
Zwangsläufigkeit der Phylogenese 322, 323, 328, 377, 387
Zweckmäßigkeit 343, 354
Zwergelefanten 221
Zwergwuchs 140, 177, 205, 221
Zwillingsarten 33
Zwischenformen 288 ff.
Zygaenenrassen 29
Zyklen, stammesgeschichtliche 217

Rensch · Neuere Probleme der Abstammungslehre

Neuere Probleme der Abstammungslehre

von

Bernhard Rensch

FERDINAND ENKE VERLAG STUTTGART

Neuere Probleme der Abstammungslehre

Rensch / Neuere Probleme der Abstammungslehre

Prof. Dr. Bernhard Rensch

Neuere Probleme der Abstammungslehre

Die transspezifische Evolution

Zweite, stark veränderte Auflage

Ferdinand Enke Verlag Stuttgart