

(Aus dem Reichsamt für Bodenforschung)

DARWINISMUS ODER TYPOSTROPHISMUS?

Von OTTO H. SCHINDEWOLF (Berlin)

(Mit 12 Abbildungen.)

Vorwort.

Im Anschluß an Vorträge aus dem Fragenkreise Paläontologie und Abstammungslehre, die ich im November 1943 auf Einladung der Ungar. Geologischen Gesellschaft, des Ungar. Nationalmuseums und des Ungar. Biologischen Forschungsinstitutes Tihany in Budapest und Tihany hielt, wurde mir mehrfach der Wunsch nach einer zusammenfassenden Darstellung in einer Zeitschrift des Gastlandes geäußert. Da ich in letzter Zeit verschiedentlich genötigt war, meine stammesgeschichtlichen Auffassungen darzulegen und zu verteidigen, war zunächst an einen Druck der Vorträge nicht gedacht. Die wiederholten Aufforderungen bestimmten mich jedoch schließlich, während eines kurzen Aufenthaltes am Biologischen Institut Tihany die nachfolgenden Ausführungen niederzuschreiben, in dem Bestreben, wenigstens zu einem kleinen Teile meinen aufrichtigen Dank für die mir in so reichem Maße entgegengebrachte Gastfreundschaft abzustatten.

Inhalt.

I. Einleitung. (Entwicklungsgedanke und Darwinismus.)	105
II. Stellung und Aufgabe der Paläontologie	110
III. Die Periodizität der Entwicklung	114
IV. Zum Begriff des Typus	124
V. Die Entstehung der Typen	127
VI. Theorie des Typostrophismus	137
VII. Typostrophismus und Genetik	148
VIII. Die Bedeutung der Selektion	152
IX. Schlußwort. (Typostrophismus gegen Darwinismus.)	164
X. Literatur	174

I. Einleitung. (Entwicklungsgedanke und Darwinismus.)

Die Vorstellung eines entwicklungsmäßigen Zusammenhanges der Organismen in allgemeiner und zunächst mehr gefühlsmäßiger Form ist uraltes menschliches Gedankengut. In wissenschaftlicher Gestalt wurde sie erstmalig von J. B. DE LAMARCK zu Beginn des 19. Jahrhunderts (1809, 1815) eingeführt und begründet. LAMARCK war indessen keineswegs der einzige frühe Vertreter der Abstammungslehre. Offensichtlich hatten zu jener Zeit die biologischen Kenntnisse einen derartigen Stand erreicht, daß der Entwicklungsgedanke gleichsam in der Luft lag und sich als Denknöwendigkeit aufdrängte. Wie ich in einer historischen Studie (SCHINDEWOLF 1941 a) zeigen konnte, gab es nahezu gleichzeitig mit LAMARCK auch in Deutschland eine ganze Reihe weitblickender Biologen: F. S. VOIGT (1817), A. M. TAUSCHER (1818), J. G. J. BALLESTEDT (1818), ferner G. R. TREVIRANUS (1805, 1831), F. TIEDEMANN (1808—1814), J. F. MECKEL (1815, 1821), J. C. M. REINECKE (1818) und viele andere, die unabhängig die Auffassung einer realen historischen Entwicklung der Organismenwelt vertreten und sie teilweise auf genau die gleichen Beobachtungen und dieselben Argumente gestützt haben wie später DARWIN. Sie konnten sich indessen, ebenso wie andere frühe Verfechter des Abstammungsgedankens in Frankreich, Italien und England, nicht durchsetzen. Erst DARWIN'S „On the origin of species“ (1859) mit seiner folgerichtigen Durchdringung eines überwältigenden Tatsachenmaterials leitete den gewaltigen Siegeszug der Abstammungslehre ein, die damit zur unverrückbaren Grundlage alles biologischen Denkens und Forschens wurde.

Die Abstammungslehre in ihrer allgemeinsten Fassung besagt, daß die Organismen sich auf natürlichem Wege auseinander entwickelt haben und daß die heutige Tier- und Pflanzenwelt den einstweiligen Endzustand einer weit in die geologische Vorzeit zurückgreifenden Stammesentwicklung darstellt. Dieser Satz darf heute, da von einigen wenigen Außenseitern abgesehen werden kann, als Allgemeingut aller Biologen gelten. Eine solche Übereinstimmung besteht dagegen nicht hinsichtlich der *Faktorenfrage* der Stammesentwicklung. Hier scheiden sich die Geister, und die Meinungsverschiedenheiten darüber sind seit LAMARCK und DARWIN nicht zur Ruhe gekommen. Beide Fragen sind völlig unabhängig voneinander; denn, wie schon TH. H. HUXLEY sagte: „If the Darwinian hypothesis was swept away, evolution would still stand, where it was“.

Weite Verbreitung — in Paläontologenkreisen noch bis in die

Formenwandels, deren Faktoren Gebrauch und Nichtgebrauch der neuesten Zeit — hatte zunächst die *lamarckistische Deutung* des Organe, die Bedürfnisse der Organismen und unmittelbare spezifische Umweltbewirkungen sind. Diese Auslegung hat einen naiven Charakter; sie beruht auf sinnfälligen Eindrücken, nicht aber auf strenger, beweiskräftiger Analyse. Sie hat aufgegeben werden müssen, seit die Vererbungslehre zeigte, daß einerseits die vom Individuum durch Beanspruchung seiner Organe und durch Umwelteinflüsse erworbenen Eigenschaften nicht erblich sind und es andererseits von der Umwelt ausgelöste zweckentsprechende Reizbeantwortungen erblicher Natur nicht gibt.

Auch im Gedankengebäude DARWIN'S spielen diese lamarckistischen Faktoren eine bedeutende Rolle. Er schreibt in der mir vorliegenden 6. deutschen Ausgabe des „Origin of species“ (1876, S. 567): Die Umwandlung der Arten „ist hauptsächlich durch die natürliche Zuchtwahl zahlreicher, nach einander auftretender, unbedeutender günstiger Abänderungen bewirkt worden, mit Unterstützung in bedeutungsvoller Weise durch die vererbten Wirkungen des Gebrauchs und Nichtgebrauchs von Theilen, und, in einer unbedeutenden Art, d. h. in Bezug auf Adaptivbildungen, gleichviel ob jetzt oder früher, durch die directe Wirkung äusserer Bedingungen und das unserer Unwissenheit als spontan erscheinende Auftreten von Abänderungen“. Anschließend verwahrt er sich gegen die Unterstellung, er habe „früher die Häufigkeit und den Werth dieser letzten Abänderungsformen unterschätzt“, und betont, daß er bereits in der ersten Ausgabe seines Werkes neben dem Hauptprinzip der natürlichen Zuchtwahl durchaus auch andere Faktoren zugelassen habe.

Von diesen lamarckistischen Elementen in der Lehre DARWIN'S ist heute abzusehen, und wir haben es hier nur mehr mit der geläuterten Form des Darwinismus zu tun, wie er von der gegenwärtigen Vererbungslehre vertreten wird. In ihren ersten Anfängen stand die Genetik der Abstammungslehre gleichgültig oder selbst feindlich gegenüber (W. JOHANNSEN, heute noch N. HERIBERT-NILSSON): erst in den letzten Jahren hat sie mit dem Anschwellen ihres experimentellen Beobachtungstoffes begonnen, die gewonnenen Einsichten für eine kausale Deutung des stammesgeschichtlichen Entwicklungsgeschehens auszuwerten.

Die moderne Vererbungsforschung unterscheidet, wenn wir einem ihrer führenden Vertreter, N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1939) folgen, vier verschiedene *Evolutionen*faktoren: 1. die *Mutabilität*, die in Gestalt richtungsloser Abänderungen das Evolutionsmaterial liefert, 2. die *Selektion*, die einen richtenden Evolutionsfaktor bildet und die Differenzierung in der Zeit, die Anpassung und Höherentwicklung bewirkt, 3. die *Isolation*, die gleichfalls einen richtunggebenden Entwicklungsfaktor darstellt und vor allem die Differenzierung im Raume bedingt, 4. die

Populationswellen, die gleich der Isolation die Panmixie und Populationsgröße einschränken und dadurch starke Konzentrationsschwankungen einzelner Mutationen bzw. Mutationskombinationen hervorbringen. Diese vier Faktoren wird man allerdings kaum als einander gleichwertig betrachten können. Die Isolation und die Populationswellen treten zweifellos an Selbständigkeit hinter den beiden ersten Elementen zurück; sie schaffen, wie F. LENZ bereits im Anschluß an die Ausführungen TIMOFÉEFF-RESSOVSKY's (s. dort, 1939, S. 218) aussprach, lediglich gewisse Sonderbedingungen, unter denen die Selektion sich auswirkt. So wichtig ferner für die Gegenwart oder eine andere begrenzte Zeiteinheit die Unterscheidung zwischen zeitlicher und räumlicher Differenzierung sein mag, so ist sie unter historisch-phylogenetischem Aspekt ohne grundsätzliche Bedeutung, da alsdann auch die räumlichen Verschiebungen sich einem zeitlichen Geschehen einordnen. Wir erhalten also für unsere stammesgeschichtliche Betrachtungsweise von der Vererbungslehre das grundlegende Faktorenpaar der *richtungslosen Mutabilität* und der *richtenden Selektion*.

Diese beiden Faktoren mit ihren Sondermechanismen liefern ein befriedigendes Verständnis der *Mikroevolution*, d. h. des experimentell analysierbaren Formenwandels der niedersten taxonomischen Kategorien (Rasse und evt. auch Art). Es fragt sich nun, ob diese beiden Prinzipien und vor allem die winzig kleinen Mutationsschritte der Vererbungsexperimente ausreichen zu einer widerspruchsfreien Deutung auch der stammesgeschichtlichen Formumprägungen der höherstehenden taxonomischen Einheiten, also der Entwicklung höherer Größenordnung oder der *Makroevolution*.

Die sachlich berechnigte, philologisch allerdings nicht gerade glückliche Gegenüberstellung einer *Mikroevolution* (= „Evolution der Biotypen, Jordanone und Linneone“) und *Makroevolution* (= „Evolution der höheren systematischen Gruppen“) findet sich m. W. erstmalig bei J. PHILIPTSCHENKO (1927, S. 93). W. ZIMMERMANN (1938, S. 307; 1943, S. 28) hat dafür die Bezeichnungen „*Mikrophylogenie*“ und „*Makrophylogenie*“ eingesetzt, und G. HEBERER (1945a, S. 545; 1945b, S. 249) schloß sich dem an, indem er Phylogenie und Evolution als synonyme Bezeichnungen behandelte und selbst von einer „Experimentellen Phylogenetik“ sprach. Damit ist ein Begriffspaar entstanden, das zwar sprachlich einwandfrei ist, aber sachlich nicht gerechtfertigt erscheint.

Phylogenetik ist ihrer Wortbedeutung nach die Wissenschaft der Stammesentwicklung, also eines in der Vergangenheit abgelaufenen historischen Prozesses, dessen Hergang nur indirekt aus den uns überlieferten Urkunden erschlossen werden kann, wie bereits E. HAECKEL als Schöpfer der Bezeichnung Phylogenie durchaus richtig erkannte. Gleich aller wahren Geschichte ist daher auch die Stammesgeschichte im Experiment nicht reproduzierbar. Selbst die Rassenbildung im Sinne

der großen geographischen Rassen ist, wie mit Recht W. KÜHNELT (1942, S. 9) ausführt, ein historischer Vorgang, der sich nicht zweimal in gleicher Weise abspielt und sich daher ebenfalls niemals experimentell wiederholen läßt. Was uns bekannt und im Experiment zugänglich ist, das sind lediglich einzelne Faktoren, die nach menschlicher Voraussicht zur Rassenbildung führen können. Wenn ferner auch W. ZIMMERMANN (1943, S. 37, Fußn. 1) sagt, daß man im allgemeinen die „kürzeren Wandlungsketten, die wir z. B. bei der Herausbildung von Nutzpflanzen und Nutztieren unmittelbar miterleben, nicht als Phylogenie“ bezeichne, so ergibt sich daraus, daß es abwegig ist, von einer „Experimentellen Phylogenetik“ zu sprechen. Die Phylogenie ist die hinter uns liegende, geschichtliche Seite des allgemeinen Entwicklungsgeschehens, das auch den kleinen, heute unter unseren Augen sich vollziehenden Formenwandel umfaßt. Die Gesamtheit dieser Entwicklungserscheinungen, der vorzeitlich-historischen wie der gegenwärtigen, bildet den Inhalt des Allgemeinbegriffes *Evolution*.

Die Forschungsaufgabe des Genetikers besteht darin, die *Evolution*smechanismen zu untersuchen, soweit sie an den heute lebenden Pflanzen und Tieren unter den in der Gegenwart möglichen Versuchsbedingungen experimentell erfassbar sind, nicht aber historische Evolutionsforschung (oder *Phylogenie*) zu betreiben. Er kann aus seinen Modellversuchen zwar Vermutungen herleiten, welcher Art die stammesgeschichtlichen Abläufe gewesen sein *mögen*; er verfügt jedoch weder über den erforderlichen Stoff noch über die entsprechenden Methoden, um den *tatsächlichen*, realen Vorgang der Stammesentwicklung in seiner Forschungsgeschichtlichen Gegebenheit wiederherzustellen. Das ist und bleibt das einmalige gebiet der Paläontologie. Auch der Geologe mag experimentieren und Faltungsversuche anstellen. Aber selbst wenn er das in größerem Stile tut, so schafft er damit noch keine Tektonik, sondern untersucht lediglich in Modellen, unter welchen Bedingungen seinerzeit die Faltungsvorgänge der Gesteine sich abgespielt haben mögen, ohne daß über den speziellen historischen Rahmen, in den sie hineingestellt waren, und über ihre jeweilige geschichtliche Wirklichkeit aus seinen Versuchen irgendwelche Aussagen möglich sind.

Eine Gegenüberstellung von Mikro- und *Makrophylogenie* ist daher abzulehnen; es gibt nur ein einziges, einmaliges stammesgeschichtliches Geschehen, nur *eine* Phylogenie schlechthin. Wenn man aber mit uns annimmt, daß in ihr verschiedene Evolutionsformen wirksam sind — neben den Mechanismen eines geringfügigen Formenwandels, wie wir ihn aus der Jetztzeit kennen, außerdem solche höherer Größenordnung —, so wird man folgerichtig zwischen einer Mikro- und *Makroevolution* unterscheiden. Ganz unsinnig ist es, wie vielfach geschehen, von einer *Makrophylogenie* im Sinne der Gesamtphylogenie zu sprechen, da es dafür keiner besonderen Bezeichnung bedarf. Unter der *Makroevolution*, wie die „*Makrophylogenie*“ richtig zu bezeichnen ist, kann daher allein ein im Rahmen der historischen Phylogenie vorliegender Formenwandel verstanden werden, der in seinen Ausmaßen über die Mikroevolution hinausgeht, ohne summativ auf ihr aufzubauen.

Die oben aufgeworfene Frage, ob die darwinistischen Faktoren der Mutabilität in kleinsten Formensprüngen und der Selektion hinreichend sind, um das gesamte stammesgeschichtliche Geschehen verständlich zu machen, wird von den Genetikern und sonstigen Biologen anderer

Arbeitsrichtungen in sehr verschiedener Weise beantwortet. Es sind, soweit ich sehe, wohl nur wenige, die diese Frage rückhaltlos zu bejahen wagen. In diese Kategorie gehören, um einige Namen zu nennen, E. M. EAST, G. HEBERER, H. NACHTSHEIM, B. RENSCH und W. ZIMMERMANN. Andere Genetiker betonen, daß die Stammesentwicklung auf diese Weise allein nicht zu deuten sei (E. BAUR, H. BURGEFF, R. GOLDSCHMIDT, H. S. JENNINGS, J. PHILIPTSCHENKO, H. STUBBE, F. v. WETTSTEIN), und wieder andere nehmen einstweilen eine abwartende Haltung ein (TH. DOBZHANSKY, A. KÜHN, W. LUDWIG, N. W. TIMOFÉEFF-RESOVSKY, H. ULRICH usw.). Ferner ist aus dem Lager der morphologisch eingestellten Zoologen und Botaniker vielfach eine volle Erfasßbarkeit der Stammesentwicklung mit darwinistischen Mitteln bestritten worden (L. S. BERG, P. BUCHNER, W. v. BUDDENBROCK, L. CUÉNOT, B. DÜRKEN, A. REMANE, J. SACHS, W. TROLL, J. C. WILLIS, R. WOLTERECK u. a.).

Von paläontologischen Beobachtungen und Erwägungen ausgehend, habe ich seit etwa 20 Jahren die These vertreten, daß die Herausbildung der Gattungen und höheren taxonomischen Kategorien nicht auf dem Wege kleiner, sich allmählich summierender Umwandlungsschritte erfolgt, sondern daß für sie sprunghafte Umgestaltungen in frühen ontogenetischen Entwicklungsstadien anzunehmen sind. Nach einigen vorausgeschickten kleineren Schriften (1925; 1929 a, b) habe ich diese Auffassung vor allem 1936 in einer zusammenfassenden Darstellung begründet, die sich um ein engeres Zusammenwirken der Paläontologie und der Genetik bemühte. Den meinigen in mancher Beziehung sehr nahe stehende Gedanken wurden unabhängig von K. BEURLEN entwickelt, der insbesondere in den Jahren 1930 und 1937 großangelegte Analysen der Stammesentwicklung auf paläontologischer Grundlage veröffentlichte. Nach unserer Auffassung ist das eigentliche Problem der stammesgeschichtlichen Entwicklung nicht die „Entstehung der Arten“, die vom Darwinismus in den Mittelpunkt der Betrachtung gestellt wird, sondern *das entscheidende Geschehen besteht in einem durchgreifenden, sprunghaften Typenwandel*. Um einen kurzen Ausdruck für diesen Vorstellungskreis zur Hand zu haben, bezeichne ich ihn als *Typostrophismus*.

Es hat lange gedauert, bis diese im Gegensatz zum landläufigen Darwinismus stehenden Deutungen Beachtung gefunden haben; erst in letzter Zeit sind sie häufiger besprochen worden, teils zustimmend, teils schroff ablehnend. Die Urteile erster Art sind für einen Autor die erfreulicheren, die scharf kritisierenden aber die aufschlußreichereren, da sie ihm zeigen, wo noch Lücken in seinem Gedankengebäude beste-

hen und wo es gilt, durch weitere Abklärungen Mißverständnisse zu beseitigen. Solche Einwendungen sind im letzten Jahre (1943) vom genetischen Standpunkte aus vor allem von B. RENSCH und G. HEBERER, ferner aus dem Gesichtswinkel der Paläontologie von W. GROSS erhoben worden. Sie sollen im folgenden berücksichtigt werden, soweit das im Rahmen einer gedrängten Zusammenfassung möglich ist.

II. Stellung und Aufgabe der Paläontologie.

Paläontologie ist die Wissenschaft vom Leben der Vorzeit, also die Biologie der Vergangenheit. Sie wendet auf ihre fossilen Objekte, teilweise mit den von ihr ausgebildeten besonderen Methoden, die gleichen Betrachtungsweisen an wie die Gegenwartsbiologie mit Bezug auf die heute lebenden Tiere und Pflanzen. Der Paläontologie betreibt also Taxonomie, Morphologie, Ökologie, Chorologie und Chronologie der fossilen Organismen. Eine Sonderstellung nimmt darunter die *Chronologie* ein, die das spezifische, eigenständige Forschungsgebiet der Paläontologie bildet. Der besondere Wesenszug des fossilen Stoffes besteht in seiner zeitlich-historischen Anordnung; die vergangenen Lebewelten sind getreu in der Reihenfolge überliefert worden, in der sie einst gelebt und einander abgelöst haben. Dadurch ist die Paläontologie in die Lage versetzt, der Biologie eine neue Dimension, die zeitlich-geschichtliche Komponente, hinzuzufügen. Der Schwerpunkt ihrer Arbeit und ihr bedeutungsvollster Beitrag zum biologischen Gesamtgebäude liegt daher auf dem Felde der Chronologie, aus deren Synthese mit der Morphologie sich die Stammesgeschichte ergibt.

Wiederholt hat man, so u. a. auch W. GROSS (1943), der Paläontologie vorgehalten, sie habe sich im wesentlichen auf eine *Beschreibung* ihres Beobachtungsstoffes zu beschränken; als nicht experimentierende Wissenschaft könne sie nur wenig Gesichertes zur Faktorenfrage der Stammesentwicklung beitragen. Der letztere Satz ist zweifellos berechtigt; dem Paläontologen stehen keine induktiven Methoden zur Aufhellung der stammesgeschichtlichen Faktoren zu Gebote. Sein Ziel ist daher nicht in erster Linie auf das Warum, sondern auf das *Wie* der Stammesentwicklungs gerichtet, eine Frage, die zunächst geklärt sein muß, ehe eine Ursachendeutung möglich ist, und die allein von der Paläontologie beantwortet werden kann. Dazu aber genügt nicht die Feststellung und Beschreibung von Einzelfällen, die Untersuchung irgendeiner vereinzelter Stammlinie. Die Paläontologie muß vielmehr

darüber hinausschreiten und auf vergleichend-generalisierendem Wege die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten und Regeln zu ergründen suchen, die der bunten Vielfalt der Einzelfälle und Erscheinungen zugrunde liegen. „La science ne consiste pas en faits, mais dans les conséquences, que l'on en tire“ (CLAUDE BERNARD)!

Die Paläontologie ist also keineswegs eine rein beschreibende Naturwissenschaft; eine solche gibt es überhaupt nicht. „Das Ziel aller Naturwissenschaft ist letzten Endes nicht nur eine Beschreibung und Ordnung, nicht eine Katalogisierung, sondern eine Rationalisierung der Erscheinungswelt“ (M. HARTMANN 1927, S. 5). Entgegen GROSS und anderen Gegnern können wir daher keine Verkenning des Wesens der Paläontologie darin erblicken, daß sie sich nicht damit begnügt, lediglich ein Haufwerk von Beschreibungen ihres fossilen Stoffes zu liefern, sondern daß sie sich darüber auch Gedanken macht. Andernfalls hätte sie überhaupt keinen Anspruch auf den Ehrentitel Wissenschaft. Das einzelne Fossil, eine isolierte Stammreihe besagen an sich nichts oder nur wenig; sie werden erst dadurch biologisch einsatzfähig, daß man sie in Zusammenhang bringt und die in ihnen verkörperten phylogenetischen Gesetzmäßigkeiten herauschält.

Der Paläontologie erwächst damit die wichtige Aufgabe festzustellen, *wie, in welcher Weise und nach welchen Regeln die Stammesentwicklung verlaufen ist*. Sie allein ist kraft ihres historischen Stoffes dazu in der Lage, und jetzt endlich bricht sich allmählich die Überzeugung Bahn, daß die Stammesentwicklung doch mancherlei Eigentümlichkeiten bietet, die man aus dem Studium der rezenten Tier- und Pflanzenwelt nicht ohne weiteres hätte erwarten und ableiten können. Wenn man aber etwas erklären will, so muß zunächst der zu erklärende Sachverhalt selbst bekannt sein, und so liefert die Paläontologie den kausalen Forschungsaufgaben der Genetik und Entwicklungsphysiologie die Grundlage ihrer Deutungsversuche. Sie wirft die noch offenen Fragen auf, die es zu lösen gilt, und weist auf die möglichen Richtungen hin, in denen die Lösungen zu suchen sind: Andererseits vermag sie die Unzulässigkeit und Unzulänglichkeit gewisser Deutungsversuche aufzuzeigen. Daß das Bild der realen stammesgeschichtlichen Abläufe, wie es die Paläontologie aus ihrem fossilen Stoffe erschließt, recht weitgehend von dem abweicht, das die Genetik sich nach ihren experimentellen Befunden am rezenten Material zurechtgelegt hat, ist nicht Schuld der Paläontologie. Ihre Vorstellungen sind deshalb durchaus keine „magischen Spekulationen“, wie man jüngst wenig freundlich

sagte, sondern es sind auf stammesgeschichtlichem Felde die einzigen *Feststellungen, die auf einer Tatsachengrundlage beruhen.*

Ebenso teile ich auch nicht die Meinung TIMOFÉEFF-RESSOVSKY's (1939, S. 159), daß die historisch-vergleichend orientierte Evolutionsforschung „durch die Arbeit der großen Biologen des Endes des vorigen und Anfangs des jetzigen Jahrhunderts mehr oder weniger erschöpft“ sei und „daß heutzutage und in nächster Zukunft diese beschreibende Arbeitsrichtung uns keine wesentlichen neuen Entdeckungen, oder ein tieferes Verständnis des Evolutionsmechanismus bringen wird“. Da die Paläontologie, die als exakt biologisch betriebene Wissenschaft noch im Jugendalter steht, bisher noch recht wenig bei der Ausgestaltung der Abstammungslehre eingesetzt wurde, bin ich im Gegenteil überzeugt, daß ihr noch ein sehr gewichtiges Wort zufallen wird. Aber es dient nicht dem Fortschritt, einseitig die Vorzüge der vergleichenden oder der experimentellen Methode herauszustellen und gegeneinander abzuwerten. Die Vertreter beider Forschungszweige haben sich in letzter Zeit schon weit mehr als förderlich befundet, „ein höchst müßiges Unterfangen, da beide Richtungen gleich wichtige und unentbehrliche Forschungsprinzipien für die Biologie darstellen und keine die andere zu entbehren vermag“, wie wiederum M. HARTMANN (1927, S. 6) mit vollem Recht betonte. Das einzig Naturgemäße ist eine innige, vorurteilslose Zusammenarbeit der beiden einander ergänzenden Richtungen.

Manche Genetiker stehen, wie wir bereits sagten, auf dem Standpunkte, daß es in der Vorzeit keine anderen Faktoren der Stammesentwicklung gegeben haben könne als die aus den heutigen Vererbungsexperimenten erschlossenen Mechanismen der Mikroevolution. Sie verfahren nach dem Prinzip des Aktualismus, d. h. sie suchen die Vorgänge der Vergangenheit durch eine einfache Summierung der in der Gegenwart bekannten und analysierbaren Kräfte zu erklären. Die Mikroevolution wäre danach die Vorstufe der Makroevolution; die Entwicklung im großen käme durch eine fortgesetzte Addierung immer neuer kleiner Wandlungsschritte zustande, die im Laufe der langen vorzeitlichen Zeiträume zu einer stetigen Steigerung der ursprünglich geringfügigen Formunterschiede der Rassen und Arten führte.

Es ist klar, daß durch rein gedankliche Überlegungen die Berechtigung dieser Auffassung nicht bewiesen werden kann. Selbstverständlich hat der Aktualismus als Methode seine volle Berechtigung, aber doch eben nur solange, bis man etwa auf Erscheinungen stößt, die sich ihm nicht zwanglos einfügen. Ob solche auftauchen werden, läßt sich

aus dem rezenten Material allein nicht ermitteln. Es fehlt der Genetik jede Erfahrung darüber, ob das Bild von der Entwicklung der höheren Kategorien, das sie sich unter der Vorwegnahme einer Alleingültigkeit der Mikroevolution geformt hat, der Wirklichkeit entspricht. A priori braucht das keineswegs der Fall zu sein. Es ist von vornherein durchaus mit der Möglichkeit zu rechnen, daß zu den gegenwärtig beobachtbaren Mechanismen sich in der Vorzeit noch andere Vorgänge gesellt haben, die als verhältnismäßig seltene Ereignisse nur in größeren Zeitintervallen aufgetreten sind und sich daher in der kurzen Zeitspanne der Gegenwartsexperimente bisher der Beobachtung entzogen haben.

Lehrreich ist hier ein Vergleich mit der Geologie, auf den ich andernorts schon mehrfach verwiesen habe. Es erscheint da als Selbstverständlichkeit, die in der Gegenwart geltenden chemischen und physikalischen Gesetzmäßigkeiten auch auf die Vergangenheit zu übertragen. Ihre Anwendung allein aber reicht nicht aus, um die geschichtliche Gestaltung der Erdoberfläche in ihrer Gesamtheit zu verstehen. Es müssen vielmehr von Zeit zu Zeit Revolutionen und Kräfteäußerungen stattgefunden haben, zu denen in der Gegenwart noch keine Analogie beobachtet worden sind. So hat beispielsweise noch niemand die Auffaltung eines Kettengebirges vom Typus der Varisziden oder der Alpiden, die Bildung einer großräumigen Deckenüberschiebung u. dgl. m. gesehen, und trotzdem ist nach den vorzeitlich-historischen Überlieferungen nicht der mindeste Zweifel daran möglich, daß es derartige Vorgänge einst gegeben hat. Die alleinige Kenntnis der allgemeinen mechanischen und chemischen Gesetzmäßigkeiten läßt uns also bei der Rekonstruktion der tatsächlichen Erdgeschichte im Stich; wir können daraus nicht ableiten, in welcher Größenordnung und mit welchen zusätzlichen Energiequellen sie sich auswirkten.

Durchaus entsprechend ist die Lage hinsichtlich der von der Genetik aufgedeckten Evolutionsgesetze, für die es keineswegs von vornherein als erwiesen gelten kann, daß sie ohne weiteres alle stammesgeschichtlichen Erscheinungen der größeren Dimensionen erklären können. Umgekehrt lassen sich ja auch die Vorstellungen und Prinzipien der klassischen Mechanik nicht auf die unendlich kleinen Dimensionen der Atom-, Elektronen- und Kernphysik übertragen; sie mußten da weitgehend ergänzt und abgeändert werden. Der heutigen theoretischen Physik erscheinen die anfänglich vorgenommenen Versuche, die Beobachtungen und Begriffe der makroskopischen Dimension auf die so gewaltig verschiedenen inneratomaren Maßstäbe anzuwenden, als reichlich voreilig und naiv. Unserer Überzeugung nach wird man entspre-

chend auch auf stammesgeschichtlichem Gebiete einmal zu dem Urteil kommen, daß die bedenkenlose, ausschließliche Übertragung der mikroevolutionistischen Mechanismen auf die Makroevolution ein folgenreicher Irrtum war. Den Prüfstein für die Berechtigung dieser Übertragung kann allein die Paläontologie liefern, und wir wenden uns nunmehr den Folgerungen zu, die aus dem fossilen Material zu ziehen sind.

III. Die Periodizität der Entwicklung.

Als eine erste Gesetzmäßigkeit der Stammesentwicklung, die aus den rezenten Lebewesen nicht zu entnehmen ist, ergibt sich ihre periodische Gliederung. Der phylogenetische Formenwandel verläuft nicht in einem gleichmäßig, ruhig dahingleitenden Flusse, sondern er ähnelt einem Strome mit zahlreichen sich wiederholenden Wasserfällen, mit Stromschnellen und stark wechselndem Gefälle. *Die Ablaufsform der Stammesentwicklung ist phasen- oder quantenhaft.* Sie zerfällt in *Zyklen verschiedener Größenordnung*, und in einem jeden derartigen Zyklus lassen sich *drei Phasen* von verschiedenem Entwicklungstempo und verschiedener Entfaltungsart unterscheiden.

Am Anfang eines Zyklus steht jeweils eine kurze Periode sprunghafter, diskontinuierlicher Formbildung. Explosiv, geradezu überstürzt, wird hier in großen Umbildungsschritten eine Anzahl verschiedenartiger Organisationsgefüge oder Typen angelegt, die dann während der anschließenden Fortentwicklung ihren Grundcharakter unverändert beibehalten. Wir bezeichnen diese erste Phase im Anschluß an G. HEBERER als die der *Typogenese*. Auf sie folgt eine zweite Phase der Typenkonstanz oder der *Typostase*, die eine fortschreitende Ausgestaltung und Differenzierung im Rahmen der einmal gelegten Formgrundlage bringt, den Grundbauplan selbst aber unberührt läßt. Die Entwicklung erfolgt hier langsam, ganz allmählich und fließend, in kleinen Einzelschritten. Diese typostatische Phase ist gewöhnlich von langer Dauer, wesentlich länger als die erste, typogenetische Periode und ferner auch als die dritte Phase der *Typolyse*, welche die einzelnen Entwicklungszyklen abschließt. Sie ist gekennzeichnet durch mannigfache Merkmale des Niederganges, der Entartung und Auflösung der im Typus verkörperten Formgebundenheit. Überspezialisierungen und übersteigter Riesenwuchs der dem Aussterben geweihten Reihen geben dieser Periode ihr besonderes Gepräge.

Da es sich bei dieser Phasengliederung um eine weit und wohl ganz allgemein verbreitete Erscheinung handelt, ist sie bereits frühzeitig erkannt (A. HYATT, O. JAEKEL, E. KOKEN C, DIENER usw.) und unter verschiedenartigen Bezeichnungen beschrieben worden. So sprach E. HAECKEL von einer Epacme, Acme und Paracme, einer Aufblüh-, Blüte- und Verblühzeit der Stämme, später J. WALTHER von Anastrophen, d. h. von Perioden einer üppigen, stürmischen Stammesentfaltung, die mit Zeiten langsamer, allmählicher Entwicklung abwechseln. R. WEDEKIND umschrieb diesen Sachverhalt in seiner Virenztheorie, und in neuester Zeit hat besonders K. BEURLEN die hier vorliegenden Gesetzmäßigkeiten klar herausgearbeitet.

Die drei Phasen der stammesgeschichtlichen Zyklen finden ihr Gegenstück in den einzelnen Entwicklungsstufen des Individualzyklus, in Jugend, Reife und Alter der Organismen, welche die gleichen Merkmalszüge einer raschen Formbildung von kurzer Dauer, dann einer lange beibehaltenen Formkonstanz und schließlich eines Niederganges aufweisen. Ebenso kennen wir aus der Erdgeschichte einen Wechsel kurzer revolutionärer Perioden und langer Zeiträume einer allmählichen Evolution, die zum Schluß in eine Phase der Vergreisung und Erstarrung einmündet. Ferner besteht eine bemerkenswerte Parallele zur menschlichen Welt- und Kulturgeschichte. Auch da sehen wir — sei es nun auf politischem, wissenschaftlichem oder künstlerischem Gebiete — jeweils am Anfang eine revolutionäre, schöpferische Epoche von kurzer Dauer, die radikal mit dem Überkommenen brechend, neue Grundlagen schafft und gewöhnlich auf lange Zeit die weitere Entwicklung bestimmt. Dieser anschließende Entwicklungsabschnitt, unserer typostatischen Periode entsprechend, fußt ganz auf den Errungenschaften der schöpferischen ersten Periode, er baut in langsamer Entfaltung lediglich aus und bringt nichts grundlegend Neues mehr hervor. Dadurch kommt es allmählich zu einer einseitigen Übersteigerung und Überalterung, zu kultureller Entartung und zum unaufhaltsamen Niedergang, bis dann ein etwaiger erneuter revolutionärer Aufbruch einsetzt und einen neuen Entwicklungszyklus einleitet. Es will danach scheinen, daß alle zeitlich-geschichtliche Entwicklung in derartigen Ablaufsformen erfolgt und die stammesgeschichtliche Entfaltung sich insofern einem größeren Allgemeinrahmen einordnet.

Wir müssen es uns hier leider versagen, eine größere Anzahl von Beispielen für die stammesgeschichtliche Phasengliederung

rung vorzuführen. Bei einer früheren Gelegenheit habe ich (SCHINDEWOLF 1942 b) zur Veranschaulichung die Stammesentwicklung der *Cephalopoden* herangezogen; hinsichtlich der Einzelheiten und bildlichen Wiedergaben sei auf jene Darstellung verwiesen. Es konnte da gezeigt werden, daß die *Cephalopoden* unmittelbar nach ihrem ersten Auftreten in der kurzen Zeitspanne des Ordoviziums diskontinuierlich, Überganglos, in großen Einzelschritten nahezu die sämtlichen Hauptbaupläne hervorbringen, die in ihrem Rahmen überhaupt gebildet werden. Aus kleinwüchsigen, undifferenzierten und in ihrer Gestaltung sehr labilen Formen gliedern sich die Typen der einzelnen Unterordnungen aus, die zunächst auch ihrerseits in dieser typogenetischen Phase noch eine weitgehende Labilität zeigen, sich danach aber sehr schnell konsolidieren und einen festgefügtten Organisationsbauplan erreichen, der alsdann während langer Zeitabschnitte, meist durch eine ganze Reihe von geologischen Formationen hindurch, unverändert bleibt. Die Entwicklung in dieser typostatischen Periode hält sich streng in den Grenzen des einmal angelegten Bauplangefüges und überschreitet diese nirgends. Erst in der Endphase der Typolyse kommt es mehrfach zu einer Sprengung und Auflösung der bis dahin zäh festgehaltenen Typenorganisation.

Innerhalb des Gesamtstammes treten uns ferner Typenwandlungen oder Typrostrophen geringeren Ausmaßes entgegen; die typostatische Periode, im ganzen genommen, umfaßt eine Serie von ineinander geschachtelten Typenumprägungen niederer Größenordnung. Bei den Ammonoidea, einer Entwicklungsreihe der *Cephalopoden*, die sich vom Unterdevon bis in die Obere Kreide erstreckt, beispielsweise findet an der Trias/Jura-Grenze ein einschneidender Typenwandel von sehr bezeichnendem Gepräge statt. Es vollzieht sich da die Umbildung der triadischen Ceratiten in die jurassischen Ammoniten, die ausgesprochene Typenunterschiede insbesondere hinsichtlich der Zerschlitungsart der Lobenlinie zeigen. Wir beobachten hier und in allen ähnlich gelagerten Fällen ein Erlöschen der sämtlichen hochdifferenzierten Entwicklungsreihen des Vortypus, die also offensichtlich nicht mehr die Fähigkeit zu einer durchgreifenden Umgestaltung ihres Baues besaßen. Nur eine einzige Reihe unspezialisiert, plastisch gebliebener Formen aus dem Bereiche der triadischen Ceratiten blieb von dem allgemeinen Aussterben verschont und bildete das Verbindungsglied zwischen den beiden Typen.

In frühontogenetischen Entwicklungsstadien erfolgte bei ihr die für den Ammonitentypus bezeichnende Umstellung der Lobenzer-

schlitzung, und sie wurde damit zur Wurzel eines neuen Entfaltungszklus, der nun wiederum eine Gliederung in die drei uns bekannten Phasen zeigt. In der typogenetischen Phase findet in stürmischer Entwicklung alsbald eine Zerlegung in die einzelnen Untertypen der Ammoniten statt, so daß in kurzer Zeit die alte Stammesbreite wiederhergestellt wird, die durch das Massensterben an der Trias/Jura-Grenze einen so tiefen Einschnitt erfahren hatte. Die typostatische Periode erstreckt sich durch die Jura- und Kreideformation, und gegen Ende der Kreide, dem endgültigen Erlöschen der Ammoniten vorausgehend, setzt die Phase der Typolyse ein, die teils durch Riesenzwuchs, teils durch entartete, ausgerollte, stabförmige, in Schneckenspirale gewundene oder endlich auch ganz unregelmäßig knäuelartig gestaltete Gehäuse gekennzeichnet ist. Diese Gehäuseformen wiederholen teilweise in ganz verblüffender Weise die abnormen Gehäusegestalten, die auch bereits in der Obertrias in der typolytischen Phase der Ceratiten vor dem dortigen Massensterben auftraten.

Die bezeichnenden Abläufe wiederholen sich in kleinerem Ausmaße ferner auch bei den niederen taxonomischen Kategorien, bei der Entfaltung der Familien, Gattungen und Arten, die den kleinen und kleinsten stammesgeschichtlichen Zyklen entsprechen. Als Beleg führen wir hier die Entfaltung der Manticoceratidae vor, einer Familie von Goniatiten, d. i. niederen Vertretern des Ammoneenstammes, die in großer Formenfülle an der Basis des Oberdevons (Oberdevonstufe I) auftreten. Das wichtigste Merkmal zur Beurteilung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge bei den Ammoneen bildet die Gestaltung der oben schon erwähnten Lobenlinie, die eine schier unglaubliche Mannigfaltigkeit der Differenzierungswege und -grade zeigt und daher ein äußerst feinfühliges Mittel zur Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse darstellt. (Wir verstehen unter dieser Lobenlinie die Haftlinie der Kammerscheidewände an der Außenschale, die zugleich den Ansatz der Septalhautmuskulatur bildet. Sie ist wellenförmig gebogen; die Vorbiegungen, mit Bezug auf die Gehäusemündung, werden als Sättel, die Rückbiegungen als Loben bezeichnet.)

Das typische Familienmerkmal in der Lobenlinie der Manticoceratidae besteht im Auftreten eines (durch einen Medianlobus gespaltenen) Mediansattels im Außenlobus der Lobenlinie (M der Abb. 1), einer Bildung, die hier erstmalig in der Geschichte der Ammoneen erscheint und eine bedeutungsvolle Neuerung darstellt. Der Mediansattel ist bei den einfachsten Vertretern (Abb. 1a) zunächst noch sehr niedrig und wird bei den fortgeschrittenen Formen (Abb. 1 b—f) schrittweise

stärker herausgehoben. Dieses unterscheidende Typenmerkmal gegenüber der stammesgeschichtlich vorausgehenden Familie erfährt also zwar im Rahmen der Manticoceratidae eine weitere Ausgestaltung, ist aber auch bei den niedersten Familienangehörigen bereits in bezeichnender Form vorhanden. Hinsichtlich der übrigen Lobenlinie nun zei-

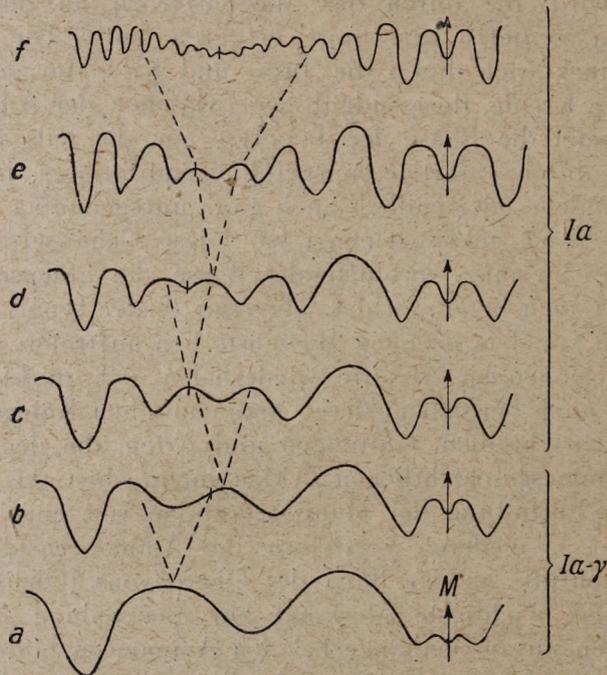


Abb. 1. Differenzierung der Lobenlinie in der Goniatiten-Familie der Manticoceratidae durch Vermehrung der Einzellemente (ventro-alternierende Spaltung des Internsattels und seiner Teilprodukte: gestrichelte Linien und stärkere Heraushebung des Mediansattels (M). Einem jeden der abgebildeten Stadien entspricht eine Gattung: a *Ponticeras* MAT., b *Manticoceras* HYATT, c *Koenenites* WDKD., d *Timanites* MOJS., e *Pharciceras* HYATT, f *Synpharciceras* SCHDWF. Die rechts eingetragenen Symbole geben das stratigraphische Vorkommen der einzelnen Gattungen an. Sie treten sämtlich bereits in der Liegendzone Ia des Oberdevons schlagartig hervor; die Ausgestaltung der Lobenlinie ist also sehr schnell, in geradezu überstürzter Entwicklung erfolgt.

gen die einzelnen Vertreter eine sehr verschiedene Differenzierungshöhe, die als Kriterium der Gattungen gilt. Bei der einfachsten Gattung (Abb. 1a) zählt man auf jeder Seite des Gehäuseumganges zwischen dem Internlobus (in der Abbildung links) und dem Medianlobus M nur 2 Loben oder Wellentäler der Lobenlinie, bei der höchstentwickelten

(Abb. 1f) dagegen 16; die Gesamtzahl der Lobenelemente in der vollen Lobenlinie wächst also von 6 bis auf 34 an.

Es handelt sich bei dieser Differenzierung, wie unsere Abbildung zeigt, um eine echte, lückenlose Progressionsreihe; die Vermehrung der Lobenelemente kommt durch eine gesetzmäßig fortschreitende Aufspaltung des Innensattels und seiner Teilprodukte zustande. Die differenzierten Gattungen wiederholen in der Ontogenese ihrer Lobenlinien diesen Entwicklungsgang in allen Einzelschritten und lassen daher klar die bestehenden Zusammenhänge verfolgen. Man würde infolgedessen erwarten, soweit eine allmähliche, schritthafte Entwicklung vorliegt, daß die einzelnen Gattungen zeitlich-profilmäßig wohlgesondert nacheinander in der entsprechenden Folge auftreten. Das ist jedoch nicht der Fall; die ganze Formenmannigfaltigkeit findet sich vielmehr bereits an der Unterkante des Oberdevons, sie tritt also schlagartig und praktisch gleichzeitig hervor. Dabei bleibt hinzuzufügen, daß diese Beobachtungen sich nicht etwa nur auf ein vereinzelt Profil beziehen, bei dem mit Störungen der ursprünglichen Ablagerungsfolge zu rechnen wäre, sondern daß wir überall, gleichgültig in welchen Ländern und Erdteilen, die gleichen Verhältnisse antreffen, so daß der Zufall auszuschließen ist.

Auch hier also, bei einem Entwicklungszyklus vom Range einer Familie, liegt eine tyogenetische Phase explosiver Formbildung vor, die sprunghaft, in kürzester Zeitfolge die gesamte Fülle der Untertypen, der Gattungen, hervorbringt, in die sie zerfällt. Von diesen nun sind auffallenderweise, entgegen den Erwartungen, gerade die höherstehenden Gattungen, deren Lobenlinien in Abb. 1 c—f wiedergegeben sind, ganz auf den basalen Horizont, die Zone I α , des Oberdevons beschränkt, also frühzeitig erloschen, während die einfacheren (Abb. 1 a—b) in den folgenden Zonen I β und I γ fortleben. Sie treten da in die tyopostatische Phase ein, erwerben keinerlei durchgreifende Neuerungen mehr, sondern wandeln sich nur noch in untergeordneten Artmerkmalen, hinsichtlich des Windungsquerschnittes, der Nabelweite, der Gestaltung der Externseite usw., langsam um.

Ein anderes bezeichnendes Beispiel für die Periodizität der Stammesentwicklung bietet die Entfaltung der *Steinkorallen* (Madreporarien), die im Ordovizium beginnt und sich bis in die Jetztzeit hinein erstreckt. Sie ist in ganzer Länge durchzogen von einer alle übrigen Merkmalsbildungen überlagernden Entwicklungsrichtung, nämlich einer Ersetzung der ursprünglichen Bilateralität des Septalapparates bei den paläozoischen Vertretern durch eine hexamere Radialität

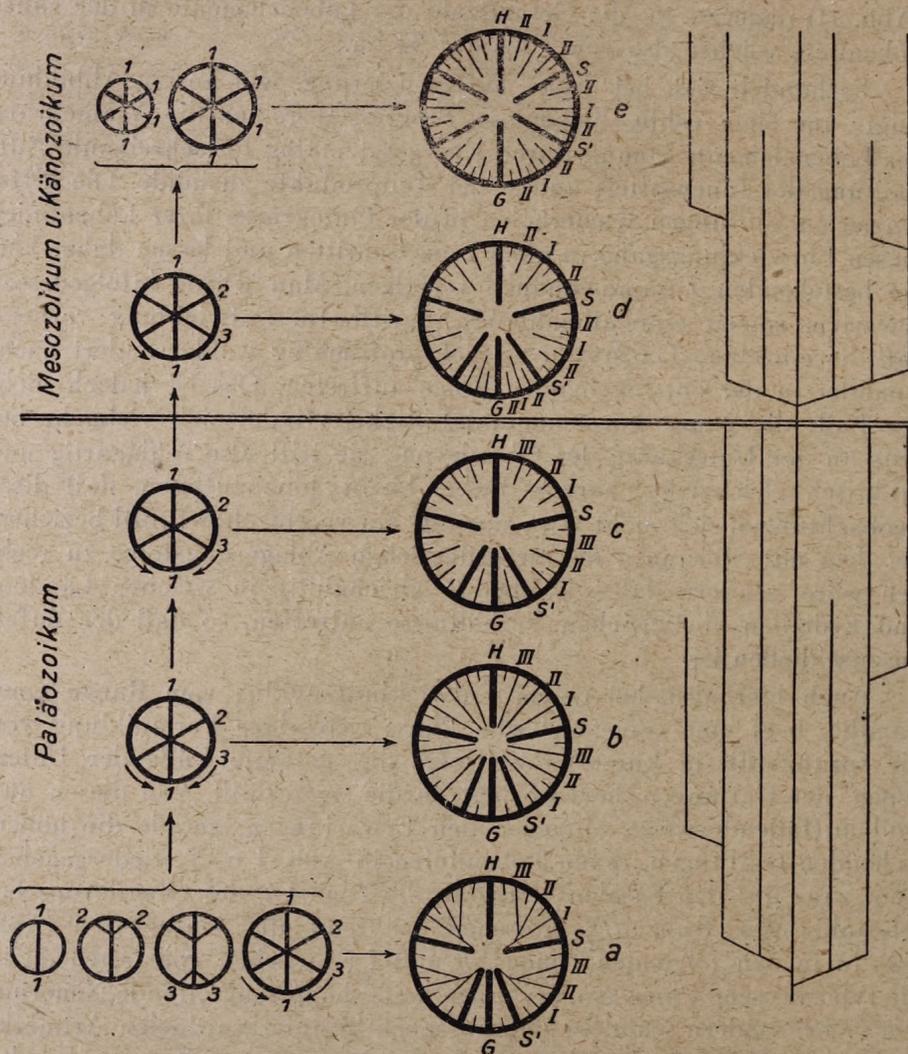


Abb. 2. Entwicklung des Septalapparates der Madreporarien von ursprünglicher Bilateralität bei den Pterokorallen (Paläozoikum) zu hexamerer Radialität bei den Cyclokorallen (Mesozoikum u. Känozoikum), schematisch in Querschnittsbildern dargestellt. Die linke Abbildungsreihe zeigt in der Richtung der aufsteigenden Pfeile den Entwicklungsgang der frühjugendlichen Protoseptula-Stadien. Die horizontalen Pfeile vertreten die Ontogenesen, die von den morphologisch überall gleichartigen, aber potentiell verschiedenen Jugendstadien zu den Reifestadien (Mitte) führen. Rechts ist, grob schematisiert, das in zwei Zyklen zerfallende Entfaltungsbild des Stammes eingetragen. (Nach SCHINDEWOLF 1942 a, Abb. 1.).

der jüngeren Formen. Auf Einzelheiten dieses Umbildungsvorganges kann hier nicht eingegangen werden, sie sind andernorts geschildert (SCHINDEWOLF 1939/a, 1942/a. u. c).

Von Bedeutung ist hier für unsere Betrachtungen nur soviel, daß in diesem weitgespannten Entwicklungsablauf an der Wende vom Paläozoikum zum Mesozoikum ein durchgreifender Sprung auftritt, insofern als bei den triadischen Korallen erstmalig sämtliche Sektoren, die von den 6 Protosepten ausgegliedert werden, mit Metasepten besetzt und ferner diese Metasepten zyklisch, als einheitliche Kränze angelegt werden (Abb. 2d). Bei den paläozoischen Vorläufern der jüngeren Steinkorallen, die als Pterokorallen bezeichnet werden, dagegen bleiben 2 der 6 Sektoren (die in Abb. 2 a—c zwischen G und S' gelegenen) im Wachstum erheblich hinter den übrigen zurück und enthalten nur je ein Ektoseptum, aber keine Metasepten (= Endosepten). Andererseits werden die Metasepten in den übrigen Sektoren bilateral-symmetrisch in *einseitiger* Folge herausgebildet, wie es die römischen Ziffern unserer Abbildungen anzeigen. Diese serielle Anlagenfolge wird also bei den jüngeren Steinkorallen oder Cyclokorallen, wie ich sie genannt habe, in eine radial-zyklische übergeführt; das I. Metaseptum steht dabei nicht mehr am Rande, sondern in der Mitte der einzelnen Sektoren, und der einheitliche Kranz der Metasepten II wird zu *beiden* Seiten von ihm ausgeschieden. Es findet also an der Perm/Trias-Grenze schlagartig in zweierlei Hinsicht eine starke Steigerung der Radialität statt.

Sehr bemerkenswerte Züge bietet nun das Entfaltungsbild des Korallenstammes, das in unserer Abbildung rechts vereinfacht und schematisiert dargestellt ist. Die ältesten Vertreter erscheinen sprunghaft im Ordovizium und zerfallen sogleich nach ihrem ersten Hervortreten in einer ausgesprochen explosiven typogenetischen Phase durch verschiedenartige Ausgestaltung der Polypform und des Interseptalapparates; durch Herausbildung einer Columella oder eines porösen Skeletts usw. in eine ganze Anzahl von stark auseinanderstrebenden Entwicklungsrichtungen, von Superfamilien und Familien. Einige dieser Familien sterben im Laufe des Paläozoikums aus, andere erstrecken sich bis an die Perm/Trias-Grenze, einige wenige treten im jüngeren Paläozoikum noch hinzu. Ihnen allen gemeinsam ist der für die Pterokorallen typische Bauplan des Septalapparates und seine geringfügige Wandlung, die von den einzelnen Reihen parallel durchlaufen wird, und zwar in außerordentlich langsamer, gleitender Entwicklung, wie sie für derartige typostatische Perioden bezeichnend ist. Daneben findet in den einzelnen Reihen eine Umgestaltung anderer, dem Allgemein-

typus untergeordneter Merkmale statt, die dann ebenfalls wieder einen phasenhaften Ablauf niederer Größenordnung im Rahmen der typostatischen Großperiode zeigt.

Am Ausgang des Paläozoikums ereignet sich ein Massensterben der Pterokorallen, ganz analog dem, das wir bei dem Ammonitenstamme an der für ihn kritischen Trias/Jura-Grenze kennengelernt haben. Die hochspezialisierten Entwicklungsreihen des Pterokorallen-Typus haben hier offensichtlich die Grenze ihrer Entfaltungsmöglichkeit erreicht und sind nachkommenlos erloschen. Nur ein einziger, in mehrfacher Hinsicht undifferenziert gebliebener Zweig war zu einer durchgreifen-

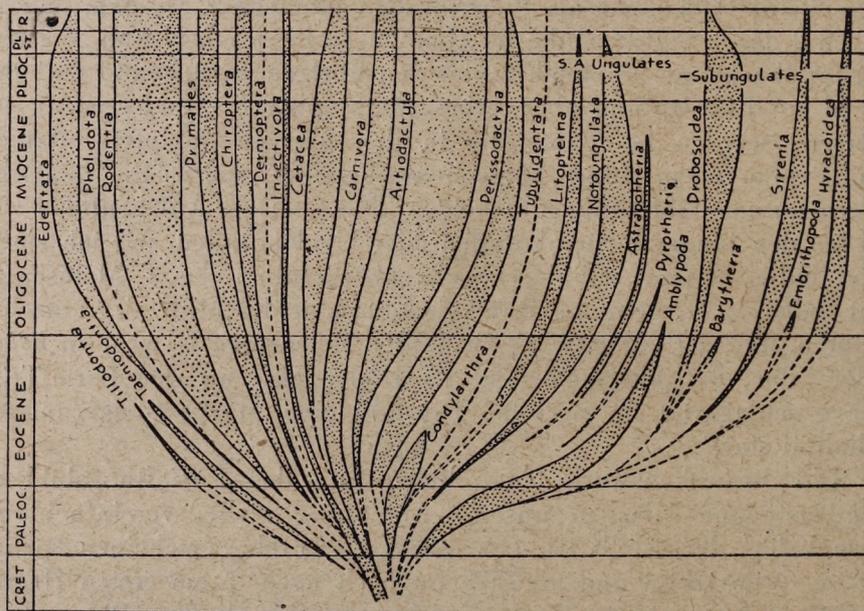


Abb. 3. Entfaltungsbild der plazentalen Säugetiere. (Nach A. S. ROMER 1933, Abb. 245.)

den Bauplanumstellung befähigt; durch eine sprunghafte Umprägung der bisherigen Typenmerkmale entging er dem Schicksal des Erlöschens und wurde zum Stammvater der reichen jüngeren Korallen-Entfaltung.

Sobald die neue Grundorganisation herausgestaltet war, erfolgte wiederum in großen Einzelschritten sogleich eine Aufspaltung in die verschiedensten Gruppen und Einzelreihen; der Stamm trat abermals in eine typogenetische Phase stürmischer Formbildung und stark gesteigerten Entwicklungstempos ein. So werden denn hier in der Trias nahezu sämtliche Korallenfamilien bereits herausgebildet, die uns in

der Jetztzeit entgegnetreten und die in diesem langen Zeitabschnitt keine nennenswerten, tiefergreifenden Umwandlungen mehr erfahren haben. Die Entwicklung besteht hier nur noch in einer allmählichen,

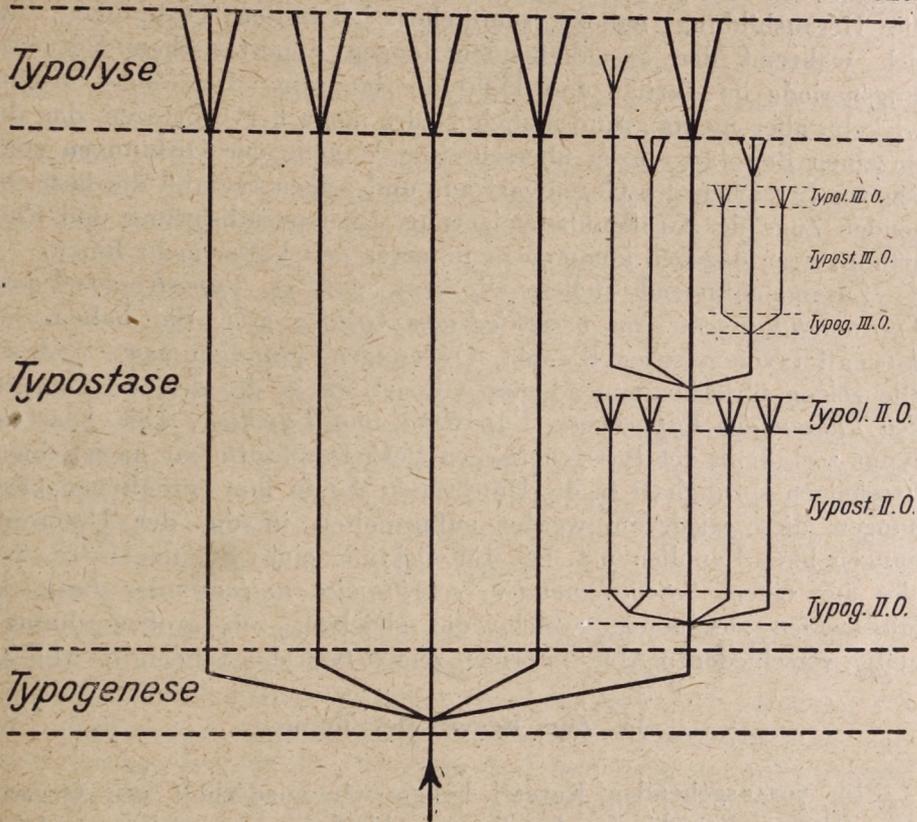


Abb. 4. Schema der stammesgeschichtlichen Phasengliederung. Der Stamm zerfällt in einer kurzwährenden typogenetischen Phase sprunghaft in eine Anzahl von Unterstämmen oder Untertypen, deren Gefügemerkmale in der langgedehnten typostatischen Phase unverändert bleiben, in der kurzen typolytischen Endphase aber ihre feste Formbindung verlieren und mancherlei degenerative Absplitterungen aufweisen. Innerhalb der typostatischen Phase des umfassenden Typus treten, in der Abbildung nur bei dem rechten Unterstamme eingetragen, phyletische Zyklen niederen Ranges auf mit Typogenesen, Typostasen und Typolysen II. Ordnung. Im Rahmen der Typostasen II. Ordnung gliedern sich weiterhin Typogenesen, Typostasen und Typolysen III. Ordnung aus usf.

kontinuierlichen Ausgestaltung der einmal angelegten Merkmale, in fortschreitender Spezialisierung, die in manchen der aussterbenden Reihen in einer Überspezialisierung gipfelt.

Als Letztes sei die Entfaltung der *plazentalen Säugetiere* herausgegriffen (Abb. 3). Auch da beobachten wir an der Basis des Stammes in einer kurzwährenden labilen Phase der Typogenese die Herausbildung nahezu sämtlicher bekannten Ordnungen, die sich während der anschließenden langen typostatischen Entwicklungsperiode im Tertiär und Diluvium langsam, allmählich fortentwickeln, aber nichts grundsätzlich Neues mehr hervorbringen, das die einzelnen Bauplangrenzen überschreitet. Manche der Ordnungen sterben vor Erreichen der Gegenwart aus und zeigen alsdann die bezeichnenden Züge der Größenübersteigerung, Überspezialisierung und Entartung; neue dagegen kommen in jüngerer Zeit kaum mehr hinzu.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß es *Typostrophen oder Typenwandlungen sehr verschiedenen Grades* gibt. Sie haben das Ausmaß taxonomischer Klassen, Ordnungen, Familien usw., und sie alle zeigen übereinstimmend eine Gliederung in die *drei bezeichnenden Phasen der Typogenese, Typostase und Typolyse*. Der Klassentypus zerfällt in der typogenetischen Periode unmittelbar nach seinem Erscheinen sprunghaft in die Untertypen der in ihm enthaltenen Ordnungen, diese wiederum werden aufgespalten in die der Unterordnungen bzw. Familien usf. Die Entwicklung eines Stammes setzt sich also aus einem *Sytem einander schrittweise umfansender Entwicklungszyklen* zusammen, welche die gleichen, nur größenordnungsmäßig verschiedenen Ablaufsformen zeigen (vgl. das Schema in Abb. 4).

IV. Zum Begriff des Typus.

Im vorausgehenden Kapitel haben wir wiederholt von Organisationstypen, Bauplänen oder Typen schlechthin gesprochen, und haben ferner festgestellt, daß es solche Typen verschiedener Rangordnung gibt. Ehe wir weiter fortschreiten, ist es notwendig, genau festzulegen, welcher Sinn und Inhalt dem Typenbegriff hier beigelegt wird.

In der vergleichenden oder idealistischen Morphologie versteht man unter dem Typus die Formidee, das Urbild oder die gemeinsame Grundorganisation, auf die sich eine in Einzelmerkmalen variierende Formenmannigfaltigkeit vergleichend zurückführen läßt. Der Typus oder Bauplan ist mithin das kennzeichnende Organisationsgefüge einer beliebigen Kategorie des natürlichen Systems der Organismen, der Eigenschaftskomplex also, der einer weiteren oder engeren Formengruppe gemeinsam ist, diese als zusammengehörig erkennen und gegenüber anderen, benachbarten Formenkreisen abgrenzen läßt. Wir spre-

chen also absteigend sowohl vom Typus (oder Bauplan oder Organisationsgefüge) der Klasse wie der Ordnung, Unterordnung, Familie usw.

Am besten machen wir uns den morphologischen Typenbegriff an einem konkreten Beispiel klar. Bekanntermaßen zeigen die Insekten eine schier unglaubliche Formenmannigfaltigkeit und Artenfülle, welche die aller übrigen Tierklassen zusammengenommen übertrifft. Durch diese Vielfalt aber leuchtet, alle Formen einend und zusammenhaltend, die Gemeinsamkeit der Grundorganisation, der Typus der Insekten hindurch. Er bildet die unverrückbare Grundlage, auf der die gewaltige Formenfülle sich aufbaut; er ist wie ein fester Ring, der alle die zahllosen Einzeldifferenzierungen umspannt und zusammenhält. Trotz der verschiedenartigsten Gestaltung der einzelnen Organe, der auseinanderstrebenden Anpassungsmerkmale und der vielen rein äußerlichen Formunterschiede eignet allen Insekten das gleiche Grundgefüge einer scharfen Gliederung des Körpers in eine feste Kopfkapsel, Thorax und Abdomen, von denen der Thorax aus 3 Segmenten mit je einem Beinpaar, das Abdomen aus typisch 11 gelenkig verbundenen Segmenten besteht, u. a. m. Innerhalb dieses Großtypus treten uns alsdann verschiedene Untertypen entgegen, die Orthoptera, Neuroptera, Coleoptera, Lepidoptera u. a., die wiederum je einen gemeinsamen Merkmalskomplex besitzen, der diese engeren Gruppen im Rahmen der Insekten kennzeichnet.

Es ist daraus zu entnehmen, daß die einzelnen Formmerkmale der Organismen keineswegs gleichwertig und in gleicher Weise veränderlich sind, sondern daß unter ihnen eine abgestufte Rangordnung der Beständigkeit bzw. Wandlungsfähigkeit und des Umfanges ihres Geltungsbereiches besteht. Relativ starr und beständig sind die Gefügemerkmale des umfassenden Typus, wandelbarer die Organisationsmerkmale der darunter fallenden Untertypen; noch veränderlicher und wiederum auf einen kleineren Kreis beschränkt sind die Merkmale der Typen niederer Größenordnung, die in jenen enthalten sind und sie zusammensetzen. Am unbeständigsten erscheinen die reinen Anpassungsmerkmale der Rassen und Arten, die in unmittelbarer Wechselwirkung mit der Umwelt stehen. Diese Staffelung der Merkmalskomplexe und ihre Verschachtelung in der uns vorliegenden Formenmannigfaltigkeit findet ihren Ausdruck im natürlichen System der Organismen.

In reiner, unvermischter Form treten uns die Typenorganisationen nirgends in der Natur entgegen; es gibt kein Individuum, das uns etwa lediglich die allgemeinen Baumerkmale der Klasse vorweisen würde. Um lebensfähig zu sein, bedarf ein jeder Organismus besonderer An-

passungen und spezieller Bildungen, die über die allgemeinen Klassenmerkmale hinausgehen. Ein jedes Individuum verwirklicht insofern die übereinander geschichteten und einander teilweise durchdringenden Merkmalskomplexe der Gesamthierarchie von Typen, denen es angehört. Es verkörpert also zugleich den Typus seiner Art, seiner Gattung, Familie, Ordnung usw., und es ist eine Sache vergleichend abstrahierender Betrachtung, diese Typenmerkmale verschiedener Größenordnung und Reichweite herauszuschälen und voneinander zu sondern.

Wegen des logischen Abstraktionsverfahrens, das zur Gewinnung und Veranschaulichung der Typen eingeschlagen werden muß, sind diese häufig, so auch von W. GROSS (1943) und G. HEBERER (1943 b), als rein gedankliche, ideelle Konstruktionen und menschliche Kunstprodukte bezeichnet worden. Es ist jedoch unzweifelhaft, daß den morphologischen Typenmerkmalen durchaus reale Gegebenheiten und Ursachen zugrunde liegen. Wenn alle Individuen einer Art gemeinsame, übereinstimmende Art-, Gattungs-, Familienmerkmale usw. zeigen, und wenn ihre Deszendenten wiederum die gleichen Art-, Gattungs- und Familientypen verkörpern, dann ist das durch das gleichartige Erbgut bedingt, das in allen diesen Individuen wirksam ist. Die Typenkomplexe der verschiedenen taxonomischen Einheiten haben also ihr reales Substrat in der Erbmasse, und wenn die Typenmerkmale sich wandeln, so geht das — selbstverständlich — auf Abänderungen des Erbgutes zurück.

Wir haben ferner im vorigen Abschnitt gesehen, daß einem jeden Typus ein eigener Zyklus der Stammesentwicklung zugeordnet ist. Ein neuer Formentypus tritt jeweils in einer bezeichnenden typogenetischen Phase in Erscheinung, an die sich ein ganz bestimmter weiterer Entwicklungsablauf anschließt. Insbesondere die vorgeführten Beispiele der Typenumstellung von den Ceratiten zu den Ammoniten, von den Pterokorallen zu den Cyclokorallen lehren, daß das Auftauchen des neuen Typus einen einschneidenden Umbruch der Stammesentwicklung bedeutet. Wenn wir da sehen, daß zu einem bestimmten Zeitpunkt die Vertreter des älteren Typus nahezu ausnahmslos erlöschen und daß unmittelbar nach der Umprägung zu dem neuen Typus, die in einer einzigen überlebenden Reihe erfolgt, sogleich wieder eine üppige Blüte und Breitenentwicklung einsetzt, so wird man nicht mehr sagen können, die betreffenden morphologisch gekennzeichneten Typen seien grundlose Abstraktionen. *Sie sind vielmehr das Ergebnis und der Ausdruck eines ganz konkreten, höchst realen stammesgeschichtlichen Geschehens.*

Ebensowenig stellen die von uns erschlossenen Typenmerkmale etwa willkürlich gebildete Gedankenprodukte dar, sondern es sind das diejenigen unterscheidenden Merkmale, die dem erlöschenden Vortypus fehlen und von dem aufblühenden neuen herausgebildet werden, Merkmale, die ferner geradezu für dieses Erlöschen einerseits und das Aufblühen andererseits verantwortlich gemacht werden müssen. Wenn alle Entwicklungslinien des Vortypus, denen eine Umstellung zu der neuen Typenorganisation verschlossen blieb, zum Aussterben verurteilt sind, während die eine noch umbildungsfähige Reihe, der dieser entscheidende Sprung gelang, einen neuen lebenskräftigen Stammeszyklus einleitete, so kann das nur auf der Erwerbung des neuen Typengefüges beruhen, welche die Voraussetzungen zu einer Fortführung der Stammesentwicklung schuf. *Die herausgeschälten Typenmerkmale sind mithin keineswegs nur ideellen Charakters; sie sind nicht von außen an die Organismen herangetragen, sondern es handelt sich dabei um Gegebenheiten, auf die es tatsächlich ankommt, die für die betreffenden Organismen selbst von erheblicher realer, lebensentscheidender Bedeutung sind.*

Wir verstehen also hier, kurz zusammengefaßt, unter den Typen nicht abstrakte Formschemen und lediglich ideelle Urbilder taxonomischer Kategorien, sondern wir sehen in ihnen vielmehr das *Produkt konkreter stammesgeschichtlicher Vorgänge*, also bestimmte *phylogenetische Einheiten*. Und wenn wir im folgenden weiterhin die Entstehung der Typen behandeln wollen, so ist das kein wissenschaftliches Scheinproblem, als es von W. GROSS (1943), J. SCHUSTER (1929) und anderen Autoren in völliger Verkennung der Sachlage hingestellt wurde. Es geht uns dabei vielmehr höchst wirklich um die Bildung der Baubesonderheiten, die einen neuen Typus von seinem Vorgänger unterscheiden und deren Herausgestaltung den entscheidenden Wesenszug der Stammesentwicklung darstellt. Nur diese *unterscheidenden* Merkmalskomplexe stehen zur Erörterung; die weitaus überwiegende Mehrzahl der Organisationszüge — diejenigen, die dem gemeinsamen Obertypus zukommen — wird unverändert vom Vortypus übernommen.

V. Die Entstehung der Typen.

Wir beginnen sogleich mit der Schilderung zweier Beispiele. Im Unterkarbon Europas und Ostasiens tritt in weiter Verbreitung eine merkwürdige Korallengattung (*Hexaphyllia*) auf, deren Septalapparat im Querschnitt die in Abbildung 5 f dargestellte Ausbildung zeigt:

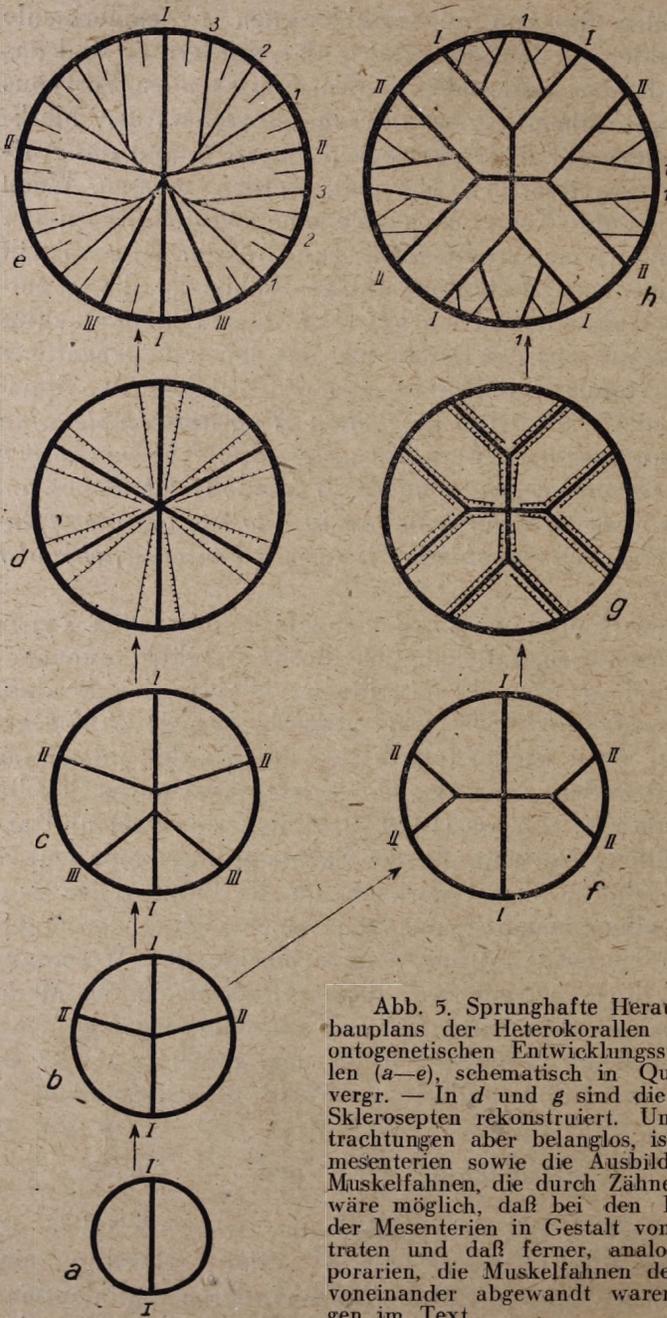


Abb. 5. Sprunghafte Herausgestaltung des Septenbauplans der Heterokorallen (*f-h*) aus einem frühontogenetischen Entwicklungsstadium der Pterokorallen (*a-e*), schematisch in Querschnittsbildern, stark vergr. — In *d* und *g* sind die Mesenterientaschen der Sklerosepten rekonstruiert. Unsicher, für unsere Betrachtungen aber belanglos, ist die Länge der Protomesenterien sowie die Ausbildung und Richtung der Muskelfahnen, die durch Zähnelung angedeutet ist. Es wäre möglich, daß bei den Pterokorallen (*d*) einige der Mesenterien in Gestalt von Mikromesenterien auftraten und daß ferner, analog den rezenten Madreporarien, die Muskelfahnen der Richtungsmesenterien voneinander abgewandt waren. Sonstige Erläuterungen im Text.

zwei senkrecht aufeinanderstehende, kreuzweise im Zentrum vereinigte Septenpaare (I u. II), von denen das seitliche (II) gegen die Peripherie gegabelt ist. Mit ihr vergesellschaftet findet sich eine weitere Gattung *Heterophyllia* (Abb. 5 h), bei der auch die beiden vertikalen Septen (I) gegen außen gegabelt sind und außerdem in den Räumen, die von den Spaltästen der 4 Protosepten umfaßt werden, die Anlage von Metasepten in zyklischer Anordnung erfolgt. Diese beiden Korallenformen, die ich (SCHINDEWOLF 1941 b) zu einer Unterordnung der *Heterocorallia* zusammengefaßt habe, leiten sich, wie eine Anzahl übereinstimmender Merkmalszüge lehrt, von den Pterokorallen ab, den paläozoischen Vorläufern der heutigen Madreporarien (Cyclokorallen), die wir in einem früheren Zusammenhange bereits erwähnt haben.

Die Ontogenese des Septalapparates läuft bei den Pterokorallen in der Weise ab, daß zunächst ein im Zentrum vereinigt Septenpaar (I) als Axialseptum angelegt wird (Abb. 5 a). Danach entsteht seitlich ein II. (Abb. 5b) und dann ein III. Septenpaar (Abb. 5c). Diese 6 Protosepten bilden nach vollständiger Entwicklung vorübergehend ein hexameres Stadium (Abb. 5d), das für alle Hexakorallen bezeichnend ist, denen die Pterokorallen und die jüngeren Madreporarien angehören. Eine uns bereits bekannte Besonderheit der Pterokorallen besteht nun darin, daß die 6 Sektoren dieses Stadiums während der weiteren ontogenetischen Entwicklung keine gleichmäßige Ausgestaltung erfahren: 2 von ihnen bleiben im Wachstum zurück, und nur in den restlichen 4 werden Metasepten in einseitiger, bilateral zur Axialebene fortschreitender Folger angelegt (Abb. 5e). Nach Analogie mit den rezenten Madreporarien ist es ohne weiteres möglich, die Weichteile, die Mesenterientaschen zu rekonstruieren, in denen die Septen ausgeschieden werden (Abb. 5d). Es ergibt sich, daß die Metasepten außerhalb der Mesenterien der Protosepten, also in den *Exocölen* entstehen (schraffierte Räume der Abb. 5d).

Ganz anders verhalten sich die Heterokorallen. Sie stimmen zwar mit den Pterokorallen gegenüber den jüngeren Hexakorallen insofern überein, als auch bei ihnen nur in 4 Sektoren Metasepten herausgebildet werden, aber die Entwicklungswege sind im einzelnen völlig verschieden. Bei den Heterokorallen werden, wie wir schon sagten, nur 4 Protosepten angelegt; es unterbleibt die Anlage des III. Septenpaares. Ferner gabeln sich die 4 Protosepten; es findet also eine Teilung der ursprünglichen Mesenterientaschen statt, und die Metasepten entstehen nacheinander in mehreren Zyklen innerhalb der primären *Endocöle* (Abb. 5g).

Es dürfte ohne weiteres einleuchten, daß ein derartiger Bauplan des Septalapparates, der sich in mehrfacher Hinsicht grundsätzlich von dem der Pterokorallen unterscheidet (vgl. Abb. 5e u. h), nicht etwa durch allmähliche Umbildung aus den ausdifferenzierten Altersstadien der letzteren hervorgegangen sein kann. Es stehen hier einander alternative Gestaltungswege gegenüber — 6 bzw. 4 Protosepten, die ungespalten bzw. gespalten sind; Anlage der Metasepten bilateral-serial in Exocölen bzw. radial-zyklisch in Endocölen —, die durch gleitende Übergänge nicht überbrückbar sind. Die Scheidung der beiden grundsätzlich verschiedenen Entfaltungsrichtungen muß vielmehr auf einem *sehr frühen ontogenetischen Stadium* eingetreten sein, unmittelbar nach Herausbildung der ersten beiden Septenpaare der Pterokorallen, noch vor der Anlage des III. Protoseptenpaares. Dadurch, daß anschließend an die Entwicklungsstufe unserer Abb. 5b erstmalig bei vereinzelt Individuen eine Spaltung der Protosepten II eintrat und die Anlage der Septen III entfiel, wurde *sprunghaft* ein neuer Organisationstypus des Septalapparates eingeleitet, dem wir taxonomisch den Rang einer Unterordnung beimessen.

Übergangsformen zwischen *Hexaphyllia*, dem ersten Verkörperer des neuen Typus, und irgendwelchen Vertretern der Pterokorallen sind nicht bekannt. Das ist nicht auf Konto einer Lückenhaftigkeit der Überlieferung zu setzen. Da die Umbildung sich in frühontogenetischen Entwicklungsstadien vollzogen haben muß, sind solche vermittelnden Bindeglieder gar nicht vorstellbar und daher auch nicht zu erwarten. Ebenso stehen *Hexaphyllia* (Abb. 5 f) und *Heterophyllia* (Abb. 5h) einander scharf gesondert und unverbunden gegenüber. Ein Zwischenstadium, wie wir es in Abb. 5g gezeichnet haben, ist als Altersform nicht bekannt; es tritt nur als ontogenetisches Durchgangsstadium bei *Heterophyllia* auf, die im Alter gegenüber *Hexaphyllia* sprunghaft sogleich eine Spaltung sämtlicher 4 Protosepten und eine Besetzung der Septengabeln mit mehreren Zyklen von Metasepten zeigt. Hier wäre an sich ein langsamer, allmählicher Übergang möglich, wie er ja tatsächlich in der Ontogenie von *Heterophyllia* vorliegt.

Es ist aber immerhin auffallend genug, daß solche Zwischenstadien in dem großen, weiten Verbreitungsgebiete niemals gefunden worden sind. Zu Tausenden liegen uns immer nur Vertreter der beiden abgeschlossenen Gattungen *Hexaphyllia* und *Heterophyllia* vor, die sich so weitgehend unterscheiden, daß sie, ständen sie nicht so vereinzelt da, zu verschiedenen Familien gerechnet werden müßten. Es ist daher höchst wahrscheinlich, daß der neue Septenbauplan der Hete-

rocorallia nicht nur sprunghaft entstanden bzw. eingeleitet ist, sondern daß auch seine weitere Ausgestaltung und Vervollkommnung sprunghaft, sogleich in einem abermaligen größeren Entwicklungsschritte erfolgte. Wenn man den aus den bisherigen Fundergebnissen abgeleiteten Indizienbeweis dafür nicht als ausreichend anerkennen will, mag man getrost seine Erwartungen auf noch aufzufindende Zwischenformen setzen. Auf jeden Fall aber steht soviel fest, daß die anschließende Fortbildung und Vollendung des neuen Septentypus sich außerordentlich schnell vollzogen haben muß, da *Hexaphyllia* und *Heterophyllia* in einer und derselben Schicht nebeneinander auftreten und nur eine ganz geringe vertikale Verbreitung besitzen. Irgendwelche Nachkommen haben sie nicht hinterlassen, es handelt sich um eine rasch wieder erlöschende Formengruppe.

Angesichts der Sprunghaftigkeit der Typenumprägung von den Pterokorallen zu den Heterokorallen können allmählich wirkende selektive Vorgänge dabei kaum mitgewirkt haben, zumal der neue Bauplan gegenüber dem wesentlich längerlebigen und erfolgreicherem der Pterokorallen offenbar der unterlegene ist. Im übrigen ist darauf hinzuweisen, daß die durchgreifende Neuorganisation des Septalapparates von ganz anderer Art ist als die Merkmale, die in irgendwelchen Beziehungen zur Lebensweise stehen und bei denen die Selektion wirksam ist. Bei jener handelt es sich um eine Umstellung des gesamten Grundgefüges, innerhalb dessen sich dann die Arten durch belanglose Einzelmerkmale unterscheiden, die Größe und Form der äußeren Polypargestalt, die Dicke und Skulptur der Außenwand, die wechselnde Zahl der bei der Gattung *Heterophyllia* ausgebildeten Metasepten u. dgl. m. Es muß also, wie wir im vorigen Abschnitt schon sagten, klar unterschieden werden zwischen den Gefügemerkmalen, die den sämtlichen Angehörigen des neuen Typus gemeinsam sind, und den untergeordneten Sonder- oder Artmerkmalen, die jeweils nur gewissen Einzelgruppen unter ihnen zukommen. Das neue Bauplangefüge des Septalapparates, das von *Hexaphyllia* eingeleitet und in einem weiteren Schritte durch *Heterophyllia* ausgestaltet wurde, aber ist nicht auf dem Wege zahlreicher kleiner, „nützlicher“ Mutationsschritte, sondern mit einem einzigen großen Umwandlungssprünge zwischen zwei Individuen bzw. zwei Arten in frühontogenetischen Stadien herausgebildet worden.

Ein anderes sehr einfaches Beispiel einer Typenumprägung, das sich graphisch in wenigen Linien veranschaulichen läßt (vgl. Abb. 6),

liefern uns die verschiedenen Entwicklungsarten der *ammonitischen Lobenlinie*. Bei den niedersten Vertretern der Ammonoidea und ebenso auch in den ontogenetischen Frühstadien der fortgeschrittenen Formen ist die Lobenlinie sehr einfach gestaltet und besteht nur aus wenigen Elementen: aus drei Rückbiegungen oder Loben, dem Internlobus (I), Lateral- (L) und Externlobus (E), sowie den dazwischen gelegenen Vorbiegungen oder Sätteln (Abb. 6a₁). Von dieser Grundlage aus setzt eine Vermehrung der Lobenelemente ein, und zwar gewöhnlich durch Aufspaltung des zwischen I und L gelegenen Sattels bzw. seiner Spalt-

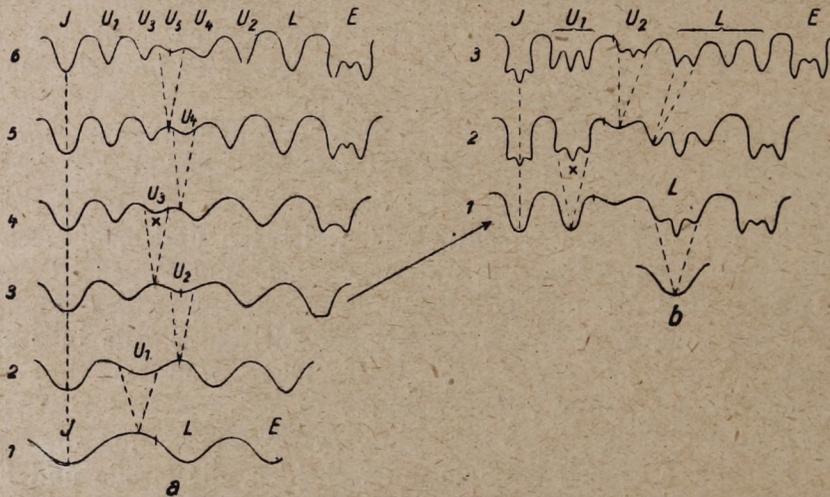


Abb. 6. Sprunghafte Entstehung des durch Lobenspaltung ausgezeichneten Lobenlinientypus der Popanoceratiden (b) aus einem frühontogenetischen Entwicklungsstadium von Formen mit fortschreitender alternierender Sattelspaltung (a).

produkte (U₁ — U₅ der Abb. 6a₂ — a₆), die nach einem regelmäßigen, alternierenden Modus vor sich geht.

Ein grundsätzlich anderer Weg der Lobenvermehrung wird von der Superfamilie der Popanoceratida, oberkarbonisch-permischen Vertretern der Ammonoiten, besprochen (vgl. SCHINDEWOLF 1939 b). Hier entstehen von einem bestimmten jugendlichen Entwicklungsstadium ab neue Lobenelemente nicht mehr einzeln nacheinander durch Sattelspaltung, sondern durch Lobenspaltung: durch eine Dreiteilung des Laterallobus, d. h. durch Emporwölbung von zwei Sätteln aus seinem Grunde. Durch diese Längsteilung des ursprünglich einheitlichen Lobus wird schlagartig eine Vermehrung gleich um mehrere Einheiten erzielt (Abb. 6b₁). Auch in diesem Falle kann es selbstverständlich keine

gleitenden Übergänge zwischen den beiden qualitativ durchgreifend verschiedenen Differenzierungsarten der Lobenlinie geben; sie stehen einander *diskontinuierlich* gegenüber, einzig verbunden durch die jugendlichen Entwicklungsstadien. Auf *sehr früher ontogenetischer Stufe* muß sich bereits entscheiden, welche Richtung eingeschlagen wird. Den Gabelungspunkt der beiden Wege stellt das Stadium der Abb. 6a₃ dar; danach wird *entweder* durch Sattelspaltung ein Lobus U₃ (Abb. 6a₄) angelegt, *oder* aber es erfolgt eine Dreiteilung des Laterallobus (Abb. 6b₁).

Die Heraüsgestaltung des kennzeichnenden Typenmerkmals der Popanoceratida, die einen grundsätzlich neuen Entwicklungsweg eröffnet, erfolgt also sprunghaft in einem winzig kleinen, frühontogenetischen Entwicklungsstadium. Der erste Vertreter dieses neuen Typus ist die Gattung *Proshumardites*, die sich auch im Alter nicht über das Stadium der Abb. 6b₁ hinaus entwickelt. Analog unserem vorhergehenden Beispiele ist damit aber zunächst nur der erste entscheidende Schritt zur Herausprägung des neuen Bauplans getan. Das dadurch eingeleitete Prinzip findet alsdann bei den Nachkommen, und zwar in kurzer Zeitfolge rasch fortschreitend, eine weitere Vervollkommnung, indem auch andere Loben von der Aufteilung betroffen werden (Abb. 6b₂—b₃) und deren Teilprodukte abermals durch Hervorwölbung von Sätteln aufspalten (Abb. 6b₃). Die Lobenlinie eines späten Vertreters dieser Reihe (Abb. 6b₃) steht alsdann der des anderen Differenzierungstypus (Abb. 6a₆) durchaus fremdartig gegenüber, wie die eingetragenen Lobensymbole zeigen. Der genannte *Proshumardites* aber brachte erstmalig diskontinuierlich und frühontogenetisch die Grundzüge des neuen Typus hervor, der alsdann in mehrere Familien und Unterfamilien zerfällt. Auch hier handelt es sich wieder um Merkmale des allgemeinen Baugefüges; die untergeordneten Artmerkmale sind von durchaus anderer Natur und beziehen sich auf geringfügige Unterschiede der Gehäusegestalt, der Formverhältnisse des Windungsquerschnittes, der Nabelweite, der Ausprägung der Skulptur und ähnliches.

Das gleiche Prinzip des Typenwandels tritt uns bei der Entwicklung des Madreporarienstammes entgegen. Wenn wir früher betonten, daß die unterscheidenden Typenmerkmale der jüngeren Steinkorallen gegenüber ihren Vorgängern in der Ausstattung sämtlicher 6 Sektoren mit Metasepten und ferner in deren zyklischer Anlage bestehen, so handelt es sich auch da wieder um *qualitative Unterschiede von alternativem Charakter*. Die neuen Merkmale gestalten sich unvermittelt,

sprunghaft in frühontogenetischen Stadien heraus; denn hier bereits muß die Entscheidung darüber fallen, ob in den beiden bisher atrophierten Sektoren Metasepten angelegt werden oder nicht, und ferner, ob die Metasepten I in der Mitte der einzelnen Radialfächer entstehen und die übrigen zyklisch zu beiden Seiten von ihnen ausgeschieden werden, oder aber ob die ersten Metasepten sich randlich anlegen und die späteren einseitig von ihnen in serialer Folge nacheinander erscheinen.

Eine tief einschneidende stammesgeschichtliche Typenumstellung lernten wir ferner bei dem Übergang der triadischen Ceratiten zu den jurassischen Ammoniten kennen. Der Hauptunterschied zwischen diesen beiden Typen, - soweit er sich allein aus den Gehäusebildungen ablesen läßt, besteht in der Zerschitzungsart der Lobenlinie, und auch da wieder liegt eine in sehr frühen Jugendstadien einsetzende Umprägung vor, ohne daß wir hier auf die Einzelheiten dieses Falles wie auf weitere Beispiele eingehen können, die sich in großer Zahl anbieten.

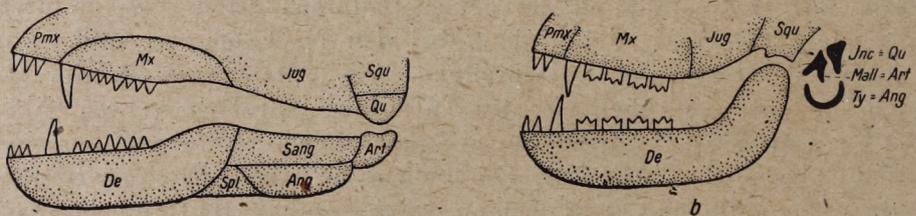


Abb. 7. Schema für die Umprägung des Unterkiefers der Reptilien (a) zu dem der Säuger (b). — De Dentale, Spl Spleniale, Ang Angulare, Sang Supraangulare, Art Articulare, Pmx Praemaxillare, Mx Maxillare, Jug Jugale, Squ Squamosum, Qu Quadratum, Ty Tympanicum, Mall Malleus, Inc Incus.

Als allgemeine Folgerung ergibt sich, daß alle durchgreifenden Abwandlungen des Grundgefüges der Typen höherer Rangstufen sprunghaft, ohne vermittelnde Übergänge in frühontogenetischen Stadien hervorgebracht werden. Ihr entwicklungsgeschichtlich frühzeitiges Auftreten steht mit der Tatsache im Einklang, daß jene Stadien allein noch über die notwendige Plastizität verfügen, um den neu erworbenen Merkmalskomplex mit dem alten, ererbten Formgefüge zu einem harmonischen Gesamtbau zu verschmelzen. Andererseits erscheint die Sprunghaftigkeit der Umgestaltung denknotwendig insbesondere für alle Abänderungen funktionswichtiger Organe von alternativer Prägung, die in dieser oder jener Form einfach vorhanden sein müssen, wenn der Organismus lebensfähig sein soll,

Der Vertebraten-Unterkiefer etwa setzt sich *entweder* aus mehreren Einzelteilen zusammen und gelenkt am Schädel mit dem Articulare, wie bei den Reptilien (Abb. 7a), *oder* er besteht — bei den Säugetieren — aus einem einzigen Knochenelement, dem Dentale, das die Artikulation mit dem Schädel übernimmt (Abb. 7b). Langsame, gleitende Übergänge zwischen diesen *qualitativ* gegensätzlichen Ausbildungsformen sind nicht vorstellbar. Wohl erkennen wir in der zu den Säugetieren führenden Reptilreihe eine allmähliche, *quantitative* Rückbildung des Articulare und der weiteren Einzelknochen des Unterkiefers als Anbahnung der Umstellung, als Formannäherung zwischen den beiden Typen; der entscheidende, grundsätzliche Schlußschritt, das völlige Verschwinden dieser Knochen bzw. ihre Umwandlung zu Elementen der Gehörregion, aber muß diskontinuierlich, sprunghaft zwischen zwei Individuen in embryonaler Entwicklungsphase erfolgt sein. Das gleiche gilt für die verschiedenen Abwandlungen des Blutgefäßsystems bei den einzelnen Wirbeltierklassen.

Zweifellos auf allerfrüheste embryonale Stadien geht die Herausbildung der für die Hauptstämme des Tierreichs bezeichnenden Typenmerkmale zurück. Die Unterschiede beispielsweise zwischen den Protostomiern und den Deuterostomiern, diesen beiden großen Stammeseinheiten der Metazoen, treten bereits zu Beginn der embryonalen Entwicklung hervor. Der Urmund der Gastrula hat in beiden Fällen ein entgegengesetztes Schicksal. Außerdem bestehen zwischen den genannten Gruppen weitere Gegensätze alternativen Charakters in der Bildungsweise des Mesoderms und der Cölomsäcke, im Aufbau des Darmkanals usw., die ebenfalls nur auf frühembryonaler Entwicklungsstufe sprunghaft entstanden sein können, da vermittelnde Zwischenstadien und allmähliche Umgestaltungen während der späteren Ontogenese undenkbar sind. Selbst in den verschiedenen Furchungstypen der Einzelle prägen sich bereits gewisse Stammeseigentümlichkeiten aus, die selbstverständlich, ebenso wie die verschiedenen Larventypen, nicht erst im Alter auf dem Wege allmählicher Artbildung entstanden sein können.

Ganz anders dagegen vollzieht sich die *Umwandlung der Typen niederer Größenordnung*. Hier handelt es sich meist nur um Unterschiede von Einzelmerkmalen, die von *quantitativer* Natur sind und sich auf Maß und Zahl der Merkmalsgestaltung beziehen. Wenn wir so beispielsweise die Differenzierung der Lobenlinie im Rahmen der Sattelspaltung (Abb. 6a₁-a₆) ins Auge fassen, so erfolgt da

eine einfache Addierung neuer Lobenelemente, und zwar jeweils erst gegen Ende der Ontogenese. Die individuelle Entwicklung der Lobenlinie bei den Vertretern einer Gattung stimmt in diesem Falle bis zu einem weit fortgeschrittenen Stadium mit den Verhältnissen bei der vorausgehenden Gattung überein; erst dann, kurz vor Erreichung der Reife, wird zu der bisherigen Lobenzahl ein neuer, zunächst winzig kleiner Lobus hinzugefügt. Bei den Deszendenten nimmt dieser Lobus an Größe zu und wird allmählich auf frühere ontogenetische Stadien zurückverlegt; schließlich tritt, wiederum auf demselben Wege, eine Bereicherung um einen weiteren neuen Lobus ein.

Die Anlage eines neuen Lobenelementes bedeutet zwar auch einen quantenhaften Entwicklungsschritt, aber die dadurch bedingte Veränderung der Gesamtorganisation ist nur relativ geringfügig. Da ferner die Neubildung erst in späteren Wachstumsstadien eintritt, zieht sie keine weiteren Folgewirkungen nach sich. Durch den übereinstimmenden weit aus umfangreichsten Abschnitt der Ontogenese bleibt hier die Kontinuität gewahrt, und der Formenwandel ist als *allmählich und stetig* klar zu verfolgen, wenn er auch bisweilen, wie wir an dem Beispiel der Manticoceratiden (Abb. 1a-f) gesehen haben, sehr rasch, in kürzester Zeit ablaufen kann. Sobald dagegen ein völlig abweichendes Prinzip in der Ausgestaltung der Lobenlinie eingeschlagen wird, wenn an die Stelle der Sattelspaltung die Lobenspaltung tritt (Abb. 6a-b), dann trennen sich die Wege bereits in frühontogenetischen Stadien. Es liegt da ein Qualitätssprung vor, der insofern eine größere Diskontinuität erzeugt, als von früher Entwicklungsstufe ab die Entfaltung der Lobenlinie einen ganz andersartigen Verlauf nimmt und durchgreifend verschiedene Reifestände hervor bringt, die einander unvermittelt gegenüberstehen. Gleitende Übergänge sind dabei nicht möglich; die vorliegenden Zusammenhänge lassen sich nur dann erkennen, wenn man die Ontogenese von ihren Anfängen ab übersieht.

Weitere Beispiele für die Herausgestaltung von Typen niederer Ordnung mit nur geringfügigen Quantitätsunterschieden brauchen wir hier nicht vorzuführen, da sie den üblichen Vorstellungen eines gleitenden, allmählichen Formenwandels entsprechen, die man sich bisher von dem gesamten stammesgeschichtlichen Geschehen gebildet hatte. Diese Verallgemeinerung ist indessen, wie wir gesehen haben, nicht zulässig. *Es liegt vielmehr eine gestaffelte Reihe von Typenumprägungen verschiedenen Ausmaßes und mehr oder weniger großer Sprungweite vor.*

Am einen Ende dieser Reihe steht die Herausbildung der durchgreifenden, alternativen Qualitätsunterschiede der umfassenden, hochrangigen Typen, die nur sprunghaft und unvermittelt in frühesten Jugendstadien möglich ist. Derartige entwicklungsgeschichtlich früh einsetzende Umstellungen haben während der anschließenden Ontogenese weitere, korrelative Umprägungen im Gefolge, und so entsteht mit einem Schlage eine neue, komplexe Typenorganisation, die der des Vortypus völlig unvermittelt gegenübertritt. Auf derartige Fälle bezog sich das früher (1936) von mir aufgestellte „Gesetz der frühontogenetischen Typenentstehung“. In allgemeinerer Form läßt das Gesamtverhalten sich in folgendem Satze zusammenfassen: *Die stammesgeschichtlichen Umprägungen der Organisationstypen, die Typostrophen, vollziehen sich um so sprunghafter, unvermittelter und in umso früheren ontogenetischen Stadien, je durchgreifender sie sind, je größer das qualitative Ausmaß der Gefügeunterschiede und je höheren taxonomischen Ranges die das neue Typengepräge verkörpernde Organismengruppe ist.*

VI. Theorie des Typostrophismus.

Die im vorigen Kapitel auf Grund von Beobachtungstatsachen entwickelten Gedanken über die Typenbildung lassen sich auch auf rein theoretischem Wege ableiten und als logisches Postulat darstellen. Ich habe dazu früher (1937a) ein einfaches Schema verwandt, das hier in Abb. 8 wiedergegeben ist. Das reale Bindeglied zwischen den einzelnen Organismen bzw. der Kette aufeinanderfolgender Ontogenesen bildet die kontinuierliche Keimbahn; sie ist in unserer Abbildung als Abszisse dargestellt. Als Ordinaten sind auf ihr mehrere Ontogenesen eingetragen, die jeweils blind endigen. Eine jede ontogenetische Entwicklung schreitet nach dem altbekannten BAER'schen Gesetz in zunehmender Differenzierung vom Allgemeinen zum Besonderen fort, bringt also nacheinander die Typenmerkmale des Stammes, der Klasse, Ordnung, Familie usw. des betreffenden Individuums zur Ausbildung (Abb. 8a).

Die Ontogenese eines Abkömmlings, welcher der gleichen Art wie seine Eltern angehört (Abb. 8b), wiederholt deren Entwicklungsgang bis auf das letzte Endstadium, das die Herausbildung der Individualmerkmale bringt. Dieser Abschnitt, in unserer Abbildung durch eine fette Linie hervorgehoben, weicht von dem entsprechenden der Vorontogenese ab; er bringt Neubildungen, wenn auch nur geringfügigen Aus-

maßes. Sobald ein Tochterindividuum nun den Rahmen der Ausgangsart überschreitet und neue Artmerkmale hervorbringt, so gleicht seine Ontogenese der der Eltern nur bis zu demjenigen Stadium, von dem aus die Divergenz in der Herausbildung der beiderlei spezifischen Charaktere einsetzt. Von diesem Punkte ab nimmt die Entwicklung einen abweichenden Verlauf (Abb. 8c). Wenn weiterhin von einem Individuum bzw. seiner Ontogenese die Entstehung einer neuen Gattung eingeleitet wird, so lenkt die Entwicklung von einem entsprechend früheren Zeitpunkte ab in eine andere Bahn und setzt neue Gattungsmerkmale an Stelle der alten (Abb. 8d). In fortschreitender Weise ist das bei den die bisherigen Familien-, Ordnungs- und Klassengrenzen sprengenden Ontogenesen der Fall (Abb. 8e-g).

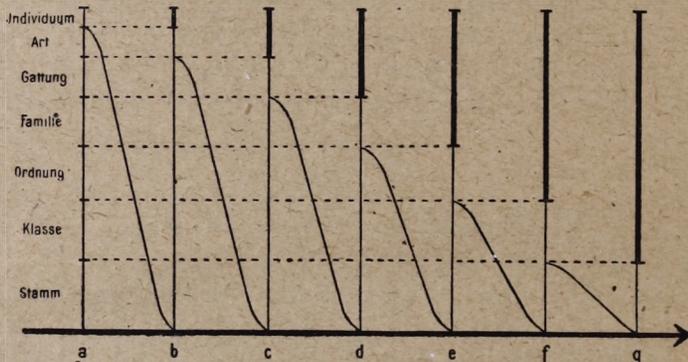


Abb. 8. Schema der Entstehung schrittweise stärkerer Formabwandlungen bzw. einer fortschreitend früheren ontogenetischen Typenbildung in einer idealen Kette von Ontogenesen, Nähere Erläuterungen im Text. (Nach SCHINDEWOLF 1937a, Abb. 6.)

Wir haben im vorigen Abschnitt gesehen, daß die Typenunterschiede dieser höheren Kategorien von qualitativ-alternativer Struktur sind; sie entstehen mithin nicht durch eine allmähliche Fortbildung der jeweils vorausgehenden Typenkomplexe, also nicht durch Anbau, sondern durch einen *Umbau von Grund auf*. Das alte Typengefüge wird unmittelbar durch das neue ersetzt. Die Umstellung der Ontogenese erfolgt dementsprechend auf einem stärker generalisierten, d. h. früheren ontogenetischen Stadium. Ganz allgemein verhält es sich bei qualitativen Typenumprägungen so, daß in der ontogenetischen Entwicklung die speziellen Organisationsmerkmale der entsprechenden gleichrangigen Kategorie des Aszendenten nicht wiederholt werden. Die abirrende Ontogenese schlägt bereits vor deren Herausbildung eine neue

Bahn ein und knüpft somit an ein Stadium der Vorontogenese an, das den allgemeinen Organisationszustand der jeweils übergeordneten Kategorie verkörpert. Die Familienmerkmale entwickeln sich so unter Umgehung der Merkmale des stammesgeschichtlich vorhergehenden Familientypus unmittelbar auf der allgemeinen Formgrundlage der Ordnung; die Ordnungsmerkmale auf der Basis der übergeordneten Klasse usw.

Diese Verhältnisse bringt unsere Abbildung zum Ausdruck, zwar in schematisierter Form, da in der Wirklichkeit keine so starre und scharfe Sonderung der Merkmalsgestaltung vorliegt, im ganzen aber grundsätzlich zutreffend. Schräge Verbindungslinien zwischen den einzelnen Ontogenesen zeigen dabei an, welcher Anteil der Vorontogenese unverändert rekapituliert wird — es ist das also jeweils der bis zum Grundgefüge der übergeordneten Kategorie führende Gestaltungsabschnitt — und von welchem Stadium ab die Umlenkung in eine neue Richtung erfolgt. Wir ersehen daraus, daß *im Extrem die Umprägung der großen, umfassenden Bauplantypen bereits nahezu am Beginn der Ontogenese überhaupt eintritt*, womit die oben erwähnte Tatsache im Einklang steht, daß die Hauptstämme des Tierreiches Unterschiede bereits in frühembryonalen Stadien aufweisen. Ein neuer Klassentypus entsteht sprunghaft, unvermittelt aus dem Ei eines Angehörigen des vorausgehenden Klassentypus.

Das hier zugrunde gelegte BAER'sche Gesetz gilt nun nicht nur in rein morphologischem Sinne, sondern es ist neuerdings von F. BALTZER (1942) an Hand xenoplastischer Transplantationen zwischen Anuren und Urodelen auch experimentell entwicklungsphysiologisch unterbaut worden. Es ergab sich, daß frühe Embryonen und embryonale Organe nicht allein ähnliche Gestaltungen, sondern auch physiologische Gemeinsamkeiten aufweisen: Diejenigen Organe, die in den beiden Amphibien-Ordnungen morphologisch einander weitgehend ähneln, verhalten sich auch, selbst noch in späteren Larvenstadien, entwicklungsphysiologisch übereinstimmend; sie haben einen gemeinsamen Organisationsplan und gestatten eine gegenseitige Vertretung über die Grenze der beiden Amphibien-Ordnungen hinweg. Andere Organe dagegen schlagen bereits frühzeitig eine divergente Entwicklung ein. „Sie erscheinen schon morphologisch als die eigentlichen Träger der großen systematischen Trennung und sind es, nach den bisher gemachten Beobachtungen auch entwicklungsphysiologisch.“ BALTZER unterscheidet so bei der stammesgeschichtlichen Entstehung eines neuen, stark abweichenden Typus, beispielsweise des Froschtypus aus dem Molchtypus, zwischen Orga-

nen, „deren Entwicklung gewissermaßen als Klischee ohne große Änderungen übernommen wird“, — es sind das diejenigen, die dem Gefüge des übergeordneten Amphibientypus angehören, — und andererseits den Organen, die für den einen oder anderen Spezialtypus der beiden Ordnungen bezeichnend sind und in sehr frühen entwicklungsgeschichtlichen Stadien eine durchgreifende Umgestaltung erfahren.

Auf Grund dieser entwicklungsmorphologischen und entwicklungsphysiologischen Sachverhalte ist es unzweifelhaft, daß *das Spezielle sich auf dem Allgemeinen aufbaut*, daß also auch phylogenetisch die Organisationen der umfassenden Typen *vor* denen der ihnen untergeordneten entstanden sein müssen. Das ergibt sich weiterhin auch aus der folgenden Überlegung: Eine jede Kategorie höheren Ranges zeigt einen weiteren geographischen Verbreitungsbereich und dementsprechend eine größere Mannigfaltigkeit der Biotope ihrer Vertreter, als sie den in ihr enthaltenen niederen Kategorien zukommen. Eine Ordnung etwa kann kosmopolitisch sein und sowohl marine wie kontinentale, tropische und arktische, schwimmende, laufende und fliegende Tiere umfassen; die eine ihrer Familien dagegen enthält nur marine, die andere nur festländische, terrestrische und limnische Formen usw. Bei den einzelnen Gattungen sind wiederum die Verbreitungsgebiete, ökologischen und klimatischen Begrenzungen ihrer Angehörigen noch weiter eingeschränkt. Diese Differenzierungen auf spezielle Lebensbedingungen im Rahmen einer Ordnung haben zweifellos zu einer wachsenden *Divergenz der Merkmale* geführt; unmöglich aber können unter den so verschiedenen Umweltfaktoren durch Wirkung der Selektion *gemeinsame Typenmerkmale* herausgestaltet werden, die Gattungen und Familien also erst nachträglich, sekundär zu der Typeneinheit der Ordnung zusammenwachsen. Da sie alle in ihrem Grundtypus übereinstimmen, muß dieser *vor der Aufspaltung in die Untertypen* angelegt worden sein.

Zu der gleichen Auffassung gelangte W. ZIMMERMANN (1943, S. 43): „Eigenschaften, die im phylogenetisch umfassenderen Formenkreis herrschen, sind die älteren bzw. die ursprünglicheren gegenüber den abgewandelten Eigenschaften des phylogenetisch engeren Formenkreises“. Daraus aber kann vernünftigerweise nur die eine Schlußfolgerung gezogen werden, daß nicht ein additiver, allmählich fortschreitender Aufbau der höheren Kategorien aus niederen stattfindet, sondern umgekehrt *ein Abbau, eine absteigende Zerlegung der zunächst gebildeten Typen höherer Rangordnung in die von ihnen umschlossenen Typen*

niederen Grades. Wir kommen damit zu einer Deutung, die auch von anderen Autoren, beispielsweise von K. BEURLIN, B. DÜRKEN, A. HENNIGSEN, J. C. WILLIS, bereits vertreten wurde.¹ Der tatsächliche historisch-stammesgeschichtliche Vorgang verläuft daher in entgegengesetzter Richtung, als es in unserem Schema (Abb. 8) aus didaktischen Gründen dargestellt ist.

Diesem Schema hat jüngst G. HEBERER (1945a, S. 568, Abb. 11) ein anderes gegenübergestellt, das seinen Vorstellungskreis einer additiven Entstehung der höheren Kategorien-Unterschiede zum Ausdruck bringt. Entsprechend der herkömmlichen darwinistischen Auffassung soll danach aus einer gegebenen Art A eine neue Art B entstehen und durch weitere Mutationen von B zu C, von C zu D usf. alsdann eine fortschreitende Steigerung der typenmäßigen Unterschiede zum Gattungs-, Familienrang usw. erfolgen. Im Lichte der geschilderten Tatbestände und der daraus zu ziehenden Folgerungen besteht keine Möglichkeit, dieses Schema (vgl. Abb. 9) als berechtigt und überhaupt nur als diskutierbar zu betrachten. Sollen danach also etwa die Organisationsmerkmale der höheren Kategorien auf die der niederen jeweils gewissermaßen aufgepfropft worden sein? Werden die Typenmerkmale der Ordnung an die Familien-Organisation des Vorläufers, die dort das Endstadium des Entwicklungsganges bildete, einfach durch eine Prolongation der Ontogenese angebaut?

Das ist offenbar eine glatte Unmöglichkeit und wird auch von HEBERER selbst nicht angenommen, da er ausdrücklich sagt (1945a, S. 568, Fußn. 2): „Man darf das natürlich *nicht* im Sinne einer einfachen linearen Addition, eines nur summativen Anbaues an das jeweilige Ende einer Ontogenese nehmen, sondern die Dinge liegen in Wirklichkeit selbstverständlich sehr komplex und *betreffen stets mehr oder weniger große Strecken der Ontogenese*.“ Also doch keine Addition, sondern mehr oder weniger früher Umbau der Gesamtontogenese? Wenn das aber die wahre Meinung HEBERER's ist und die dicken Linien seines Schemas die Länge des abgeänderten Abschnittes der Ontogenese veranschaulichen sollen, so kommen wir zu derselben Auffassung der Sachlage, wie sie von uns vertreten wird; man braucht dann lediglich die Kategorien in der richtigen, d. h. umgekehrten Reihenfolge einzutragen, so wie deren Formmerkmale nacheinander in der Ontogenese herausgestaltet werden. Ist alsdann ein neuer Typus hohen Ranges durch eine früh einsetzende durchgreifende Umprägung der Ontogenese gebildet, so findet eine absteigende Zergliederung dieses Typus dadurch statt, daß von den Deszendenten ein fortschreitend längerer Anfangsabschnitt der gewandelten Ontogenese übernommen wird und in entsprechend späteren Stadien die Merkmalsbildung der speziellen nachgeordneten Typen erfolgt.

1) Ähnliche Gedanken klingen auch bei F. S. VOIGT und, wie ich Mitteilungen von W. HORN (1936), und M. WESTENHÖFER (1936) entnehme, selbst bereits bei C. v. LINNÉ an. Nach ihm wurden zunächst die Prototypen der großen Pflanzen- und Tierordnungen bzw.-klassen geschaffen. Aus diesen gestaltete die Natur durch Hybridisierung die Typen der LINNÉ'schen Gattungen, die teilweise den heutigen Familien entsprechen. Durch weitere Bastardierung entstanden die Arten und schließlich, durch die Umweltbedingungen hervorgebracht, die Varietäten.

Wir führen noch eine weitere Überlegung an, nach der eine additive Entstehung der größeren Typenunterschiede als ausgeschlossen gelten muß. Eine jede Art zeigt nicht nur Artmerkmale, sondern sie verkörpert gleichzeitig auch die Typenmerkmale der Gattung, Familie, Ordnung und Klasse, der sie angehört. Sie kann daher immer nur das Mitglied entweder der einen oder der anderen Ordnung bzw. Klasse usw. sein und deren Organisationsgefüge verwirklichen. Der Schritt zwischen zwei Kategorien jeder beliebigen Größenordnung muß daher notwendig stets unvermittelt zwischen je zwei Arten liegen, zwischen einer älteren, die letztmalig den Typus der vorhergehenden Ordnung usw. aufweist, und einer jüngeren, welche erstmalig den Organisationsplan der neuen herausgestaltet, wenn auch zunächst noch nicht in voll-

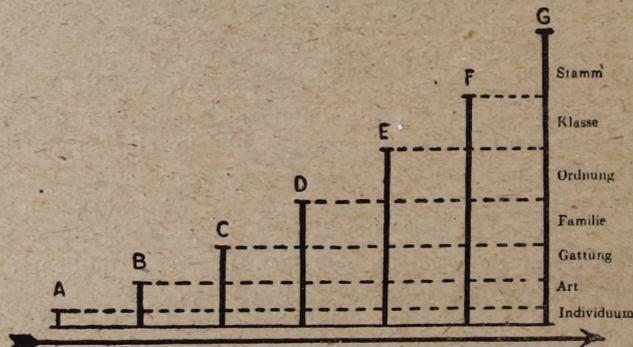


Abb. 9. Schema für die Auffassung additiver Typenentstehung in einer idealen Reihe von Ontogenesen. (Nach G. HEBERER 1945 a, Abb. 11.)

kommen abgeschlossener Form, so doch aber in seinen entscheidenden Grundzügen, die dann anschließend weiter ausgebaut werden.

Es ist dagegen nicht möglich, daß zwischen zwei Ordnungen eine lange Kette gewissermaßen wesenloser Nur-Arten vermittelt, die durch fortgesetzte Aufsummung kleinster Umwandlungsschritte erst nacheinander Gattungs-, Familien- und schließlich Ordnungsmerkmale erwerben. Wenn eine Art an der Grenzscheide zweier Typen aus der bisherigen Ordnungszugehörigkeit austritt, so zeigt sie eben nicht mehr die Organisationszüge der alten, sondern die der neuen Ordnung, die sprunghaft frühontogenetisch angelegt werden. Im Gefolge dieser früh eintretenden Umstellungen wird selbstverständlich die gesamte weitere ontogenetische Entwicklung gewandelt, so daß auch die Familien-, Gattungs- und Artmerkmale verändert werden, also mit einem Schlage ein völlig neuartiger Organismus erscheint. *Der einem größeren Formen-*

kreise eigentümliche Bautypus ist nicht das Produkt einer allmählichen Synthese, keine Aufsummung in langer Folge nacheinander herausgeprägter Einzelmerkmale, sondern das Ergebnis einer durchgreifenden Neuprägung, durch die jeweils ein neuer stammesgeschichtlicher Zyklus eingeleitet wird.

In dem Bestreben, völlig klar zu sein und keinen Raum für Mißverständnisse zu lassen, führen wir noch ein weiteres allgemeines Schema zur Versinnbildlichung unserer Auffassungen vor: In einer beliebigen Art α liege die derzeitige Endspitze einer Entwicklungsreihe vor, die einer Ordnung A angehört. Von ihr entspringe eine Art β , die gegenüber α gewisse ausgesprochene Bauunterschiede zeigt (Abb. 10a). An sie schließen weitere Arten γ und δ an mit abermaligen Umgestaltungen, welche die von β eingeleitete Entwicklung fortsetzen und weiter ausbauen sowie gleichzeitig gewisse Sonderspezialisierungen im Rahmen des neu erworbenen allgemeinen Baugesüges herausbilden (Abb. 10b). Durch ferneres Angliedern von Arten entsteht ein größerer Formenkreis, der sich in seiner Grundorganisation so weit von der Ordnung A entfernt, daß wir ihn taxonomisch als eine neue, selbständige Ordnung B bewerten (Abb. 10c).

Es fragt sich nun, an welcher Stelle der Beginn der neuen Ordnung liegt. Sind hier die Formen β , γ und δ zunächst lediglich Arten schlechthin, die noch keinerlei Merkmale eines umfassenderen Typus zeigen, also auch keiner höheren Kategorie angehören? Haben deren Artmerkmale sich erst allmählich durch Addition kleinster Umwandlungsschritte zu Gattungsmerkmalen verstärkt, diese zu Familieneigenschaften usf., so daß also schließlich die einzelnen Artenketten mehrreihig erst gegen Ende gewissermaßen in die Ordnung hineingewachsen wären und diese konstituiert hätten? Das ist gewiß nicht der Fall. Der Bildungsschritt der Ordnung B ist vielmehr zwischen die beiden Arten α und β zu verlegen, welche letztere erstmalig den für die Ordnung B bezeichnenden Merkmalskomplex verwirklicht. Dieser allgemeine Grundcharakter der Organisation ist allen übrigen, späteren Angehörigen der Ordnung gemeinsam und überlagert deren Sondermerkmale. Er muß daher zeitlich in seiner Herausbildung der der speziellen Differenzierungen vorausgegangen sein, nicht aber kann er erst abschließend aus all den einzelnen Sondergestaltungen mehrstämmig synthetisch hervorgehen.

Man wird nun vielleicht einwenden, erst das spätere Schicksal der Art β bzw. der an sie anknüpfenden Abkömmlinge entscheide darüber,

ob man sie einer neuen Ordnung zurechne oder nicht. Falls sie keine Nachkommen hinterlassen hätte, würde man in ihr lediglich eine stark aberrante Nebenform, eine Monstrosität od. dgl. sehen. Das ist an sich richtig, ändert aber nichts an der Tatsache, daß durch die Art β eine Umwandlung größeren Ausmaßes eingeleitet wird, die das Organisationsgefüge der Ordnung A überschreitet und aus ihrem Rahmen herausfällt. Bei späteren Nachkommen verstärken sich zwar gewöhnlich die Unterschiede des neuen Entwicklungstypus gegenüber den Merkmalen des Stammtypus (wie wir das an unseren konkreten Beispielen der Heterokorallen und Popanoceraten kennengelernt haben); die ausschlaggebenden Grundzüge der abgewandelten Entwicklungsrichtung aber sind bei ihren ersten Gliedern bereits vorhanden.

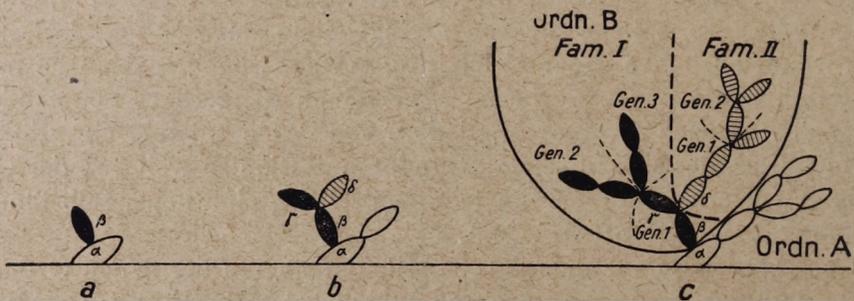


Abb. 10. Schematische Darstellung der Entstehung eines neuen Typus vom Range einer Ordnung (B) aus der Art α einer stammesgeschichtlich vorausgehenden Ordnung A. Die Grenze der beiden Ordnungstypen verläuft zwischen den Arten α und β . Der Allgemeintypus der Ordnung B wird ferner sogleich schlagartig in die Baupläne der darunter fallenden Familien (Fam.) und Gattungen (Gen.) zerlegt.

Ebensowenig trifft der etwaige Einwand, daß die Systematiker über die Kategorienbewertung irgendeines Merkmalskomplexes vielfach verschiedener Meinung sind. Die Gefügeänderung als solche ist gleichermaßen da, unabhängig davon, ob der eine Autor nun darauf eine Ordnung, ein anderer eine Unterordnung oder ein dritter vielleicht nur eine Familie begründet. Da der allgemeine Charakter des Typenwandels auf allen diesen Rangstufen der gleiche ist, spielen derartige Bewertungsunterschiede für unsere Auslegung keine grundsätzliche Rolle.

Die Herausgestaltung der Typen niederer Größenordnung ist gleichfalls in unserem rohen Schema angedeutet. In ähnlicher Weise, wie wir es für den Merkmalskomplex der Ordnung geschildert haben,

muß das Bauegefüge der Familie — wenigstens in seinem allgemeinen Grundpräge; wenn auch später noch vervollkommnet — vor den Sondergestaltungen der nachgeordneten Gattungen angelegt sein, da die letzteren sich ja doch erst auf dieser ihnen allen gemeinsamen Grundlage spezialisiert haben. Entsprechendes gilt für die typischen Eigenschaften der Gattungen mit Bezug auf die der von ihnen umfaßten Arten. Die in unserer Art β vereinigten Individuen verkörpern also nicht nur eine Art schlechthin — eine solche gibt es, wie wir sahen, überhaupt nicht —, sondern sie sind gleichzeitig die ersten Vertreter und Träger einer neuen Gattung, Familie und Ordnung. Formal gehören sie zwar einer Art an, insofern als sie auch Artmerkmale besitzen; als Stammform einer neuen Familie und Ordnung aber ist eine solche Art nach ihrem Formenschatz und ihren Entwicklungspotenzen verschieden von den Arten, die als letzte randliche Ausgliederungen im Rahmen dieser Kategorien gebildet werden. Diese bringen nur noch neue Artmerkmale hervor, halten sich im übrigen aber im Rahmen der bisherigen Gattungs-, Familien- und Ordnungskategorie.

Der neue Typenkomplex ist also in seinem ersten Vertreter, der ersten ihm angehörigen Art bereits verkörpert, die einerseits von Eltern aus dem Bereiche des Vortypus, also etwa einer anderen Ordnung, entsprungen ist. Mit Recht besteht daher die früher wiederholt von mir angewandte Formulierung: Der erste Vogel kroch aus einem (abgewandelten) Reptilei. Mit Recht hat man ferner darauf hingewiesen, daß es in der obersten Kreide bzw. im Alttertiär, zu dem Zeitpunkte, als schlagartig die Ordnungen der Säugetiere sich herausgestalteten (vgl. Abb. 3), zunächst nur ebensoviele Arten gegeben hat, wie wir heute Ordnungen unterscheiden. Das ist natürlich nicht so ganz wörtlich zu nehmen, da die Zerlegung in die einzelnen Ordnungen nicht absolut gleichzeitig erfolgt ist, aber es ist richtig in dem Sinne, daß eine jede Ordnung zunächst durch eine einzige Art verkörpert war, welche die Keimzelle der späterhin diese Ordnung erfüllenden Formenschar bildete.

In voller Übereinstimmung mit dieser typrostrophistischen Deutung des stammesgeschichtlichen Wandels, aber in unvereinbarem Gegensatz zu der darwinistischen Vorstellung einer ausschließlich allmählichen, gleitenden Artbildung steht die Tatsache, daß die vermittelnden Artenketten, die vorauszusetzenden langen Reihen von Bindegliedern zwischen den einzelnen Bauplantypen niemals gefunden worden sind. Das war damals so, als DARWIN zur Erklärung

dieser Sachlage das Schlagwort von der *Lückenhaftigkeit der Überlieferung* prägte, und daran hat sich auch heute nichts geändert, trotz der seither gewaltigen Vermehrung des fossilen Urkundenmaterials. Wir kennen geschlossene Umbildungsreihen jeweils nur aus dem Rahmen der einzelnen Typenorganisationen, wir kennen ferner auch gewisse Formannäherungen zwischen ihnen, die uns ihren stammesgeschichtlichen Zusammenhang anzeigen; *bei der Herausgestaltung der eigentlichen Typenmerkmale aber liegt stets ein scharfer Sprung vor, der niemals durch kontinuierliche Bindeglieder überbrückt ist.*

Selbstverständlich ist an sich die Fossilierung lückenhaft; aus Hunderten von Generationen werden uns stets bestenfalls nur einige wenige Exemplare in die Hände fallen. Wenn sie aber ausreicht, innerhalb der Typen geschlossene Umbildungsreihen nachzuweisen, dann müßte das auch über ihre Grenzen hinaus der Fall sein, bzw. derartige Grenzen dürften überhaupt nicht in Erscheinung treten. Ja, wir müßten da unter der Annahme allmählicher Umformungen sogar besonders reichliche Belege vorfinden, da wegen des teilweise sehr bedeutenden Ausmaßes der Typenunterschiede die Verbindungswege sehr lang gewesen sein würden. Andererseits aber wissen wir, daß die erforderlichen langen Zeiträume für eine allmähliche Umbildung durch langsamen Rassen- und Artenwandel gar nicht zur Verfügung stehen, da die Herausgestaltung eines neuen Typus und seine Zerlegung in einzelne Untertypen in der typogenetischen Stammesphase außerordentlich schnell, geradezu überstürzt verläuft. Es bleibt da kein Raum für die „Hunderttausende oder Millionen von Generationen“, mit denen B. RENSCH (1943, S. 26) rechnete, selbst auch wenn man mit A. KÜHN (1939, S. 155) hinzunimmt, daß die kleinwüchsigen Ausgangsformen der einzelnen Entwicklungsreihen verhältnismäßig rasch fortpflanzungsreif wurden und die Generationen daher schneller aufeinanderfolgten. Man übersieht dabei immer wieder angesichts der in der Tat sehr großen geologischen Zeiträume die geringe Dauer der eigentlichen Formbildungsphasen.

Hierzu in Kürze noch ein Beleg aus der Stammesentwicklung der Pferde, die eines der bekanntesten Musterbeispiele für einen paläontologisch nachgewiesenen allmählichen Formenwandel darstellt. Die Entwicklung beginnt im Untereozän mit *Eohippus*, dessen Hinterfuß dreizehig ist, und führt über eine lange Serie fortschreitender Reduktionsstufen der Seitenzehen (II u. IV) zum rezenten Pferde mit funktionell einzehigem Fuß, aber noch mit Rudimenten des II. und IV. Zehenstrahls (Abb. 11 b—e), *Eohippus* leitet sich von der jung-

paleozänen Protungulaten-Gattung *Tetraclaenodon* ab, die noch im Besitze eines vollständigen, fünfzehigen Hinterfußes ist (Abb. 11 a). Ein Vergleich unserer Abbildungen läßt erkennen, daß der Umbildungsschritt von *Tetraclaenodon* zu *Eohippus* größer ist als der Wandel im Fußbau zwischen *Eohippus* und *Equus*, der vom Untereozän ab die gesamte Tertiärzeit beansprucht hat. Da *Tetraclaenodon* und *Eohippus* nahezu gleichaltrig sind, hat sich also die Reduktion der Zehen I und V, d. h. die Herausgestaltung des Fußtypus der Equiden, sehr schnell, außerordentlich viel schneller vollzogen als die Rückbildung der Zehen II und IV. Da ferner keinerlei vermittelnde Übergänge zwischen *Tetraclaenodon* und *Eohippus* vorliegen, müssen wir weiterhin annehmen, daß die bezeichnende Entwicklung des Pferdefußes sprunghaft in einem oder einigen wenigen Umbildungsschritten eingeleitet worden ist.

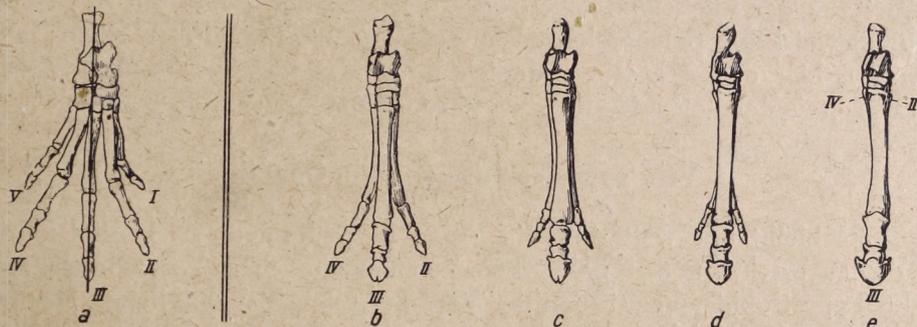


Abb. 11. Orthogenetische Entwicklung des Pferdefußes (Hinterfuß) (b—e), anknüpfend an den vollständigen, fünfzehigen Fuß der Protungulaten (a). — a *Tetraclaenodon* (Paleozän), b *Eohippus* (Untereozän), c *Miohippus* (Oligozän), d *Merychippus* (Jungmiozän), e *Equus* (Oberpliozän — Jetztzeit). (Nach MATTHEW, COPE, OSBORN und ROMER.) — In a ist die Achse des Fußes eingetragen, um im Vergleich mit Abb 12 a den mesaxonischen Bau zu veranschaulichen.

Die Lückenhaftigkeit der Überlieferung ist hier mit Sicherheit als Erklärungsprinzip für das Fehlen der Übergangsformen auszuschließen. Aus der Familie der Equiden sind rund 30 Gattungen bekannt, die durch allmähliche, lückenlos belegte Übergänge untereinander verbunden sind. Von diesen enthält die Gattung *Eohippus* etwa 10 Arten, bei *Mesohippus*, *Miohippus*, *Parahippus* und *Pliohippus* sind je 17—19 Arten unterschieden worden, *Merychippus* umfaßt 25, *Hipparion* gar 27 Arten, und diese Arten liegen teilweise in vielen Tausenden von Resten vor. Angesichts dieser Reichhaltigkeit der Funde sollte es nun

auf einem Zufall beruhen, daß zwischen *Tetraclaenodon* und *Eohippus*, also zwischen dem Protungulaten- und dem Equiden-Typus nicht ein einziges Bindeglied bekanntgeworden ist, obwohl wegen des bedeutenden morphologischen Abstandes mindestens dieselbe Formenfülle wie zwischen *Eohippus* und *Equus* erwartet werden müßte, falls eine gleiche, allmähliche Formenbildung stattgefunden hätte? Ein solcher Erhaltungszufall kann ernstlich nicht angenommen werden, und es bleibt daher nur die einzige vernunftgemäße Schlußfolgerung, daß die Entstehung des Pferdetypus nicht allein sehr schnell, sondern auch *sprunghaft, übergangslos* erfolgt sein muß, während alsdann die weitere Fortbildung innerhalb dieses Typus sich langsam, allmählich, mit allen erdenklichen Übergangsstufen in einer großen Zahl unmerklich ineinander übergehender Arten abgespielt hat.

Gar vieles ließe sich noch gegen das so oft mißbrauchte Schlagwort von der Lückenhaftigkeit der Überlieferung sagen, mit dem man die Beweiskraft paläontologischer Aussagen zu erschüttern sucht; wir wollen hier davon absehen, da ich mich erst kürzlich (SCHINDEWOLF 1943) etwas eingehender über diesen Gegenstand geäußert habe.

VII. Typostrophismus und Genetik.

Es bleibt uns weiterhin die Frage zu prüfen, ob es bereits heute möglich erscheint, den paläontologisch erschlossenen Vorstellungskreis des Typostrophismus mit den der Vererbungslehre zugänglichen Mechanismen verständlich zu machen. Die Typostrophen gehen selbstverständlich auf Änderungen des Erbgutes zurück, und es fragt sich somit, wieweit bei den heutigen Organismen analoge Erscheinungen des Formenwandels bekannt sind, die sich übertragen lassen, auch wenn sie vielleicht nur auf einer niederen Ebene von geringerer Größenordnung liegen. Was zunächst die Folgerung angeht, daß die Bauplanumprägungen in verschiedenen, teils früheren, teils späteren ontogenetischen Stadien eintreten, so bereitet sie keine Schwierigkeiten. Namentlich auf pathologischem Gebiete kennen wir zur Genüge Genwirkungen, die sich in verschiedenen Altersstufen entfalten.

Wir haben weiterhin an unseren verschiedenen Beispielen gesehen, daß die Herausgestaltung eines neuen Typus mehrere Merkmale gleichzeitig betrifft und teils in einer Um- bzw. Neubildung von Organen, andernteils in einer Unterdrückung oder Rückbildung anderer Organe besteht, so bei den verschiedenen Elementen des Septalapparates der Korallen oder der Lobenlinie der Ammoniten. Gibt es nun *Mutationen*

von komplexer Wirkung, die also nicht nur irgendein Einzelmerkmal betreffen, sondern harmonisch einen gesamten zusammenhängenden Merkmalskomplex beeinflussen? Auch diese Frage ist grundsätzlich zu bejahen. Wir erinnern an die aufschlußreichen Feststellungen von K. KÜHNE (1931—1936), nach denen ein einziges Allelpaar mit pleiotroper Wirkung sowohl den Variationstypus der Wirbelsäule und der Rippen (Wirbel- und Rippenzahl der einzelnen Regionen, Verschiebung der Regionengrenzen cranial- bzw. caudalwärts) wie ferner auch die damit in Beziehung stehende Rückenmuskulatur in ihrer besonderen Ausgestaltung, die Ausbildungsweise des Nervenplexus von Arm und Bein, gewisse Gefäße, den Stand des Zwerchfells u. a. m. beherrscht. Die zusammenhängenden Knochen, Muskeln, Nerven und Blutgefäße sind also hier zu einer Einheit zusammengefaßt, und soweit in einem derartigen Falle eine durchgreifende Umprägung größeren Ausmaßes eintreten würde, entstände mit einem Schlage ein neues, harmonisch gefügtes Bauplanmuster.

Derartige große Mutationsschritte, wie sie auf Grund des paläontologischen Stoffes vorzusetzen sind, waren bisher nicht bekannt, aber das bildet durchaus keinen schlüssigen Beweis dafür, daß es sie nicht gibt und daß sie in der Stammesentwicklung nicht dennoch aufgetreten sein können. Zu bedenken ist dabei einmal die von uns wiederholt betonte Kürze der typogenetischen Phasen im Vergleich zu der langen Zeitdauer der typostatischen Phasen mit ihrem nur geringfügigen, allmählichen Formenwandel. Die statistische Wahrscheinlichkeit dafür, daß eine der wenigen Tier- oder Pflanzenarten, die von den Genetikern vorzugsweise experimentell untersucht werden, sich gerade in einer typogenetischen Periode befindet und damit tiefergreifender Umprägungen fähig ist, ist daher nur äußerst gering. Typenwandlungen großen Ausmaßes sind ferner selbst auch in der unendlich langen geologischen Geschichte nur äußerst seltene Ereignisse gewesen. Die Zahl der Hauptbaupläne im Tier- und Pflanzenreiche ist auffallend klein, und das zeigt uns, wie außerordentlich selten Typostrophen vom Range taxonomischer Stämme und Klassen eingetreten sind bzw. lebens- und entwicklungsfähige Lösungen dargestellt haben.

Es ist daher nicht zu erwarten, daß wir jemals im Experiment unter unseren Augen die Entstehung neuer Grundtypen derartiger Größenordnungen beobachten werden. Das einzige, womit wir rechnen können, sind einmal „Monstrositäten“ als gewissermaßen verunglückte oder auch beginnende Versuche einer Sprengung des bisherigen Typenrahmens und andererseits Typenumgestaltungen geringeren Ausmaßes,

die das Bauplangefüge betreffen und uns als Modelle für die Herausgestaltung der umfassenden Typen dienen können, mit denen sie durch Zwischenstufen verschiedener Größenordnung verknüpft sind.

Beide Erwartungen finden wir erfüllt. *Monstrositäten* sind aus allen Bereichen des Tier- und Pflanzenreichs zur Genüge bekannt: Von ganz besonderer Bedeutung für unsere Frage aber scheinen mir die neuesten genetischen Befunde von BURGEFF, STUBBE und v. WETTSTEIN zu sein, die uns mit dem Auftreten von *Großmutationen* bei Pflanzen bekanntgemacht haben. Daß es zunächst Pflanzen sind, bei denen derartige lebensfähige Großmutationen nachgewiesen sind, ist gewiß kein Zufall, da bei jenen leichter derartige tiefergreifende Umwandlungen möglich sind. Was aber für die Pflanzen gilt, ist grundsätzlich natürlich auch auf die tierischen Organismen übertragbar.

Die Untersuchungen von H. BURGEFF (1941 a, b) beziehen sich auf das Lebermoos *Marchantia*. Er beobachtete da das sprunghafte Auftreten von Formmerkmalen, die bei anderen Marchantiaceen als Gattungseigenschaften wiederkehren und derartige Veränderungen darstellen, wie sie früher K. GOEBEL für die Stammesentwicklung der Lebermoose gefordert hatte. BURGEFF unterschied daraufhin zwei Formen der erblichen Mutabilität, nämlich 1) den Artmerkmalen entsprechende Kleinmutationen von beschränktem Ausmaß und 2) gattungstypische Großmutationen, welche die innerartliche Mutabilität überlagern. Sehr wahrscheinlich habe die Stammesentwicklung sich nicht durch eine Summierung von Kleinmutationen vollzogen, sondern durch Mutationssprünge verschiedener Größenordnung, die man in art-, gattungs-, familien- und stammestypische gliedern könnte. Damit hat ein Vererbungsforscher, von Betrachtungen am rezenten Material ausgehend, das als Vermutung ausgesprochen, was wir auf Grund unseres fossilen Stoffes als eine unabwiesbare Notwendigkeit hinstellen zu müssen glauben.

In ähnlicher Weise erzielten H. STUBBE & F. v. WETTSTEIN (1941, 1942) beim Löwenmaul *Antirrhinum majus* Großmutationen mit einer phänotypischen Herausgestaltung von Organisationsmerkmalen, die für andere Gattungen der Scrophulariaceen bezeichnend sind. Eine dieser Großmutationen (mut. *radialis*) beispielsweise zeigt eine Umwandlung der bilateral-symmetrischen, zygomorphen Blüte in eine radiäre Blütenform und eine Vermehrung der Staubblattzahl auf 5, einen Merkmalskomplex, der die Gattung *Verbascum* (Königskerze) kennzeichnet. Andere Mutationen führen zur Herausgestaltung eines Sporns (*Hirzina*) oder zu einer Verringerung der Staubblattzahl bis auf 2 (*transcendens*),

die ebenfalls charakteristische Gattungsmerkmale anderer Familienmitglieder darstellen. Bemerkenswert ist dabei vor allem, daß bei der radialen Mutante nicht nur ein Einzelmerkmal, sondern auch wieder — wie bei den Wirbelsäulen-Mutationen — ein ganzer Eigenschaftskomplex betroffen ist: außer der Blütenkrone werden auch der Fruchtknoten und der Kelch radiär gestaltet. Ferner tritt gleichzeitig ein 5. Staubblatt hinzu, so daß also mit einem einfachen großen Mutationsschritt ein gesamter gattungstypischer Merkmalskomplex erreicht wird. Wichtig ist weiterhin, daß diese Großmutationen nicht nur als Unika, sondern in größerer Zahl zu beobachten sind, so daß also eine Paarungsmöglichkeit und Erhaltungsfähigkeit gegeben ist.

Als bedeutsame Parallele zu unseren paläontologischen Befunden ist ferner die starke *Labilität der Formgestaltung* bei den Großmutanten hervorzuheben. So schwankt beispielsweise die Neubildung des Sporns beim Löwenmaul nach Stellung, Größe und Form in weiten Grenzen und umfaßt Ausbildungsweisen, die bei mehreren Gattungen der Wildformen ihre Gegenstücke haben. Der große Mutationsschritt legte also die Einzelheiten der stark veränderten Organisation noch nicht fest; erst durch anschließende, \pm kleinere Mutationen, die dasselbe Merkmal bzw. den gleichen Merkmalskomplex beeinflussen, wird wahrscheinlich, wie STUBBE & v. WETTSTEIN annehmen, die ursprüngliche Breite der Bildungsmöglichkeiten eingeengt, der harmonische Einbau und die Stabilisierung der neuen Organisation erzielt. Auch diese Erscheinungen entsprechen vollkommen unseren paläontologischen Erfahrungen, daß die großen Umformungsschritte der explosiven typogenetischen Phase eine ausgesprochene Labilität der Gestaltung zeigen und daß erst die daran anknüpfende typostatische Periode eine Merkmalsfestigung und ruhige, stetige Weiterentwicklung in kleinen Umwandlungsschritten bringt.

STUBBE & v. WETTSTEIN rechnen so mit der Möglichkeit, daß die Organisationsmerkmale der höheren taxonomischen Typen sprunghaft durch Großmutationen herausgestaltet werden, während die Veränderungen der Anpassungsmerkmale bei den geographischen Rassen und Arten durch sich summierende Kleinmutationen zustande kommen. Zu genau der gleichen Auffassung hat unsere Analyse des stammesgeschichtlichen Verhaltens geführt. Da die Stammesentwicklung ein einmaliger, historischer und irreversibler Vorgang ist, kann nicht erwartet werden, daß sie experimentell reproduzierbar ist, daß wir die Phylogenie etwa einer ganzen Familie oder Ordnung künstlich vor unseren Augen wiedererstehen lassen können. Wir dürfen lediglich hoffen, in

einzelnen Modellversuchen das *Prinzip* des Typenwandels veranschaulicht zu sehen, und das ist bei den *geschilderten Großmutationen der Pflanzen der Fall*.

Eine weitere kausalanalytische Deutung des stammesgeschichtlichen Geschehens ist dem Paläontologen nicht möglich. Er hat seine Aufgabe im wesentlichen damit erfüllt, daß er die tatsächlichen Ablaufsformen der Stammesentwicklung darlegt und versucht, diese auf Mechanismen zurückzuführen, die auch bei rezenten Organismen beobachtet worden sind und nur an diesen weiterverfolgt und gelöst werden können. Soweit unsere Auffassung über die sprunghafte Typenentstehung sich fernerhin bestätigen sollte, woran kaum zu zweifeln ist, wäre in diesem Falle von der Paläontologie eine Deutungsrichtung vorweggenommen worden, die seitens der Genetik auf Grund entsprechender experimenteller Befunde erst ganz neuerdings in Erwägung gezogen werden konnte. Daß die Paläontologie allen Anfeindungen zum Trotz zu derartigen Anschauungen und Voraussagen gelangte, für die sich erst jetzt ein physiologisches Verständnis eröffnet, muß als überzeugender Beleg für die Tragfähigkeit des fossilen Stoffes und der aus ihm gewonnenen gedanklichen Ableitungen bewertet werden. Das von den Paläontologen geforderte entscheidende Stimmrecht in Fragen der Abstammungslehre dürfte ihnen damit nicht mehr streitig gemacht werden.

VIII. Die Bedeutung der Selektion.

Obwohl es den eigentlichen Aufgabenbereich der Paläontologie überschreitet und sie sich einer nicht immer unbedingten Schlüssigkeit, sondern eines mehr regulativen Charakters ihrer Folgerungen bewußt sein muß, wollen wir doch wenigstens mit einigen Worten auf die richtenden Faktoren und die Rolle der Selektion in der Stammesentwicklung eingehen, wie sie sich im Lichte der fossilen Urkunden darstellen.

In der typonogenetischen Phase, bei der übergangslosen Herausbildung neuer Typen und ihrer anschließenden sprunghaften Zerlegung in die Untertypen ist der Formenwandel *ungerichtet*; eine *nennenswerte Mitwirkung der Selektion besteht dabei nicht*, zumal die betreffenden Gefügeeigenschaften auf einer anderen, tieferen Ebene liegen als die mehr oberflächlichen, äußerlichen Merkmale, an denen das Anpassungsgeschehen sich vollzieht. Ferner sind die Zeiträume der explosiven Typenentstehung viel zu kurz, als daß die langsam wirkende Selektion da genügend Spielraum zum Eingreifen hätte. Wir haben darauf zur

Genüge bereits bei der Besprechung unserer Korallen- und Cephalopoden-Beispiele hingewiesen. Ebenso sind auch die einzelnen Sondern Typen der Weichtiere, die Muscheln, Schnecken und die Cephalopoden selbst, nicht durch Anpassung an verschiedene Lebensbereiche entstanden, sondern sie haben sich, da sie ursprünglich alle benthonische, bodenlebige Tiere waren, im gleichen Lebensraum und unter denselben Umweltbedingungen gebildet.

Wiederholt haben wir ferner festgestellt, daß bei der Herausgestaltung eines neuen Typus die Mehrzahl der Entwicklungsreihen des Vortypus ausstirbt, und zwar sind das bezeichnenderweise gerade die höchstdifferenzierten, am stärksten und einseitigsten angepaßten. Andere, weniger spezialisierte Reihen bestehen unverändert neben den neuen Typen fort, treten jedoch niemals in diese über und setzen sich nicht etwa in deren Einzelreihen fort, die aufs neue teilweise ganz entsprechende Anpassungsrichtungen einschlagen. Bestände der Wesenszug der Stammesentwicklung allein in der fortschreitenden Selektion der biologisch vorteilhaftesten Mutationen und Rassen, andererseits in der Ausmerzung der weniger geeigneten, dann bliebe dieses Verhalten unbegreiflich; man würde eher das Gegenteil, eine Erhaltung und Fortbildung der bestangepaßten Formen erwarten.

Des weiteren erscheint es unter jenem Blickwinkel nicht recht verständlich, daß heutzutage überhaupt noch Vertreter der niederen Organismenstämme leben. Sie müßten als solche längst erloschen und von den höherstehenden Stämmen abgelöst bzw. in ihnen aufgegangen sein. Wenn heute trotzdem die Protozoen noch neben den Säugetieren, die Thallophyten neben den Angiospermen vorhanden sind, so beruht das darauf, daß die Differenzierung oder zunehmende Anpassung auf dem Wege der Auslese sich nur im Rahmen der einzelnen Grundtypen vollzieht und deren Grenzen nicht überschreitet. Die verschiedenen Typen stellen insofern geschlossene, voneinander unabhängige Systeme dar, *deren Anpassungskreise sich nicht überschneiden und die daher auch nicht auf adaptiv-selektivem Wege entstanden sein können.* Die ersten Vertreter eines neuen Typus sind undifferenziert und noch ohne alle speziellen Anpassungen; sie müssen jedoch, um lebens- und erhaltungsfähig zu sein, von vornherein gewisse Eignungen oder *Präadaptationen* (C. B. DAVENPORT, L. CUÉNOT) für diese oder jene Umweltbedingungen mitbringen. Sie suchen alsdann die ihrer Organisation gemäßen Lebensräume auf, in denen es zu einer weiteren Steigerung der Anpassungsbeziehungen kommt. Erst dabei tritt die Selektion als Faktor der Stammesentwicklung ein.

Aber auch selbst in den einzelnen Entwicklungsreihen innerhalb eines gegebenen Grundtypus, also in der typostatischen Stammesphase, scheint die Selektion nicht die alleinige und alles erklärende Rolle zu spielen. Das Kennzeichen dieser Formenreihen besteht in einer *orthogenetischen Entwicklung* (Orthogenese W. HAACKE, Orthomorphose R. WOLTERECK, Undeviating evolution W. K. GREGORY). Wir verstehen darunter das Beharren in einer einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung, ein geradliniges, konsequentes Fortschreiten in der Differenzierung gewisser Organe oder auch in der Zunahme der Körpergröße, welche letztere eine weit, wenn nicht gar allgemein verbreitete Erscheinung der einzelnen Entwicklungsreihen darstellt. Die Orthogenese bedingt meist eine gesteigerte Anpassung an spezielle Umweltbedingungen; vielfach aber sind die eigentlichen Anpassungsmerkmale auch verschieden von den Merkmalen der Entwicklungsrichtung, die unabhängig von der Lebensweise und den Umweltfaktoren ihre eigenen Wege geht. Die orthogenetische Entwicklung führt zunächst zu einem biologisch günstigen Höhepunkte; sie macht dann aber keineswegs halt, sondern überschreitet diesen und läßt in der stammesgeschichtlichen Endphase der Typolyse unzweifelhaft nachteilige Formen mit Überspezialisierung einzelner Organe bzw. mit übersteigertem Reizenwuchs (Hypermorphose WOLTERECK) entstehen, die bald danach dem Aussterben verfallen.

Man hat die Erscheinung der Orthogenese zu leugnen versucht, aber sie ist eine unbestreitbare Tatsache. Es sind ferner die verschiedenartigsten Erklärungen dafür vorgeschlagen worden, die indessen durchweg nicht recht befriedigen können. Wir sehen hier von solchen unnaturwissenschaftlichen Deutungen ab, die mit einer Zielstrebigkeit der Entwicklung oder der Wirksamkeit einer Vervollkommnungstendenz rechnen, aber ebensowenig wie alle sonstigen Interpretationen der Orthogenese das Absinken der Entwicklung nach Erreichung eines Optimums verständlich machen können.

Ein beachtenswerter Erklärungsversuch wurde kürzlich von B. RENSCH (1943) vorgelegt. Er sieht in der phyletischen *Größenzunahme* das gewissermaßen primäre, zentrale Geschehen, aus dem sich die spezielle Orthogenese der einzelnen Merkmale oder Organe durch das Wirken allometrischen Wachstums, von Materialkompensationen usw. als eine natürliche Folgeerscheinung ableite. Die Größenzunahme selbst aber wird von ihm auf Selektionsvorteile zurückgeführt, welche den größeren Varianten zukommen. RENSCH hat dafür mit großer Sachkenntnis eine Fülle von Belegen vorgeführt, die an sich unanfechtbar

sind. Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß die zunehmende Körpergröße Selektionswert besitzt, aber wir sind der Meinung, daß damit das Problem doch noch nicht vollkommen gelöst ist, insbesondere soweit es den Riesenwuchs jenseits eines Größenoptimums betrifft.

Vor allem ist zunächst festzustellen, daß die *Größensteigerung ganz bestimmte stammesgeschichtliche Bindungen aufweist*. Es bestehen einerseits enge Beziehungen zu der relativen Entfaltungsgeschwindigkeit der einzelnen Stämme: Diejenigen Stämme, die ein langsames Entwicklungstempo und geringes Entwicklungstemperament aufweisen, sind klein geblieben und zeigen gegen die Jetztzeit eine kaum merkliche Größenzunahme, so etwa die Foraminiferen, Radiolarien, Spongien, Korallen, Diatomeen usw. Die Tierstämme mit rasch fortschreitender Entwicklung dagegen, wie beispielsweise die Cephalopoden, Reptilien, Säugetiere u. a., lassen eine ausgesprochene Größenzunahme erkennen; sie sind es, welche die eigentlichen Riesenformen hervorbringen. Andererseits liegt eine eindeutige Verknüpfung der gesteigerten Größenentfaltung mit ganz bestimmten Phasen der Stammesentwicklung vor. Stark ausgeprägte Größenzunahme und eigentlicher Riesenwuchs finden sich nur in der typolytischen Endphase der kurzlebigen, einseitig spezialisierten Seitenketten, die sich rasch umbilden und nach kurzer Lebenszeit alsbald wieder erlöschen, während die langsam abwandlenden, undifferenzierten Konservativstämme, von denen jene sich ableiten, nur eine allmähliche und geringfügige Größensteigerung zeigen.

Größenzunahme und Riesenwuchs sind also nicht etwa zufällig durch irgendwelche Änderungen der Umweltbedingungen ausgelöst. Wenn es so wäre, müßte der Riesenwuchs zu bestimmten Zeiten eine ganz allgemeine Verbreitung haben oder doch zum mindesten auch die nächsten Verwandten der Riesenformen ergriffen haben. Das aber ist nicht der Fall. Während die Dinosaurier im Oberen Jura und in der Unteren Kreide wahre Größenungeheuer hervorbrachten, waren die neben ihnen lebenden niederen Säugetiere äußerst kleinwüchsig. Während ferner die Titanotherien im Unteroligozän bereits den Endpunkt ihrer Entwicklung mit Riesenformen erreicht hatten, waren zur gleichen Zeit die Elefanten- und Pferde-Vorläufer noch ausgesprochene Kleinformen. Es erscheint uns daher nicht ohne weiteres möglich, mit B. RENSCH in der fortschreitenden Temperaturabnahme während des Tertiärs den zureichenden Grund für die Größenzunahme der Säugetiere zu sehen.

RENSCH bezieht sich dabei auf die bekannte BERGMANN'sche Regel,

nach der bei den Warmblütern die größeren Formen aus dem Bereiche der einzelnen Arten, z. T. auch Artengruppen und Gattungen Bewohner kühlerer Gebiete sind, während die kleinen Vertreter sich in den wärmeren Klimabereichen finden. Diese Größenstaffelung wird auf klimatische Auslese zurückgeführt, da die größeren Formen eine im Verhältnis zu ihrer Körpermasse kleinere Oberfläche besitzen und daher hinsichtlich ihres Wärmehaushaltes begünstigt sind. Von W. F. REINIG (1938, 1939) ist jedoch die Berechtigung der BERGMANN'schen (und ebenso auch der ALLEN'schen) Regel einer „klimaparallelen Variabilität“ bestritten worden; die Merkmalsprogression der Körpergröße sei nicht durch Selektion zu erklären, sondern stehe in Beziehung zu den Ausbreitungswegen der betreffenden Organismen. Welche Deutung die richtige ist, bleibe hier dahingestellt.

RENSCH wendet nun die BERGMANN'sche Regel nicht nur räumlich-geographisch für eine bestimmte Zeiteinheit an, sondern überträgt sie auch auf die Zeitfolge und macht, wie gesagt, die Abkühlung während des Tertiärs für die phyletische Größenzunahme der Säugergruppen verantwortlich. Eine nähere Prüfung ergibt jedoch, daß die verschiedenen Säugerreihen keineswegs übereinstimmend erst gegen Ende des Tertiärs oder während der anschließenden Eiszeit ihre Größenmaxima erreichten, sondern daß dies zu sehr verschiedenen Zeiten der Fall ist: bei den Titanotherien im Unteren Oligozän, bei gewissen Nebenreihen der Nashörner (*Baluchitherium*) ebenfalls im Oligozän, bei den Elefanten im Diluvium, bei den Pferden und Kamelen in der Jetztzeit.

Man wird dagegen vielleicht sagen, es komme natürlich nicht auf die *absolute* Temperatur, sondern auf die *relativen* Temperaturwerte an, und es bedeute daher keinen Widerspruch, daß die Titanotherien bereits im Unteroligozän ihre Maximalgröße erreicht hatten, während die Pferde-, Elefanten- und Kamel-Vorläufer zu jener Zeit noch kleinwüchsig waren. Selbst aber angenommen, daß während des Tertiärs hinsichtlich eines bestimmten geographischen Gebietes eine stetig linear fortschreitende Temperaturabnahme stattgefunden habe, so ist jedoch ganz zweifellos die Temperaturdifferenz zwischen dem Eozän und dem Unteren Oligozän, d. h. während der Entwicklungsdauer der Titanotherien, so geringfügig, daß deren gewaltige Größenzunahme darauf nicht zurückgeführt werden kann. Es kommt ferner hinzu, daß die Titanotherien, Pferde usw. sich keineswegs in einem engbegrenzten Wohngebiete entwickelt haben, sondern daß ihre Größensteigerung sich in mehreren Parallelreihen gleichartig vollzog, die in verschiedenen

Kontinenten und in wechselnden Biotopen, also im einzelnen unter sehr verschiedenen klimatischen Bedingungen lebten.

Eine kausale Beziehung zwischen der Temperaturentwicklung während des Tertiärs und der Größenentfaltung der Säugetiere glauben wir daher ablehnen zu müssen; die Bindung an das Tertiär scheint uns vielmehr lediglich darin zu bestehen, daß die Entwicklung der plazentalen Säugetiere sich eben während dieses Zeitabschnittes vollzog. Die einzelnen Zeitpunkte aber, zu denen die Größenmaxima erreicht wurden, beruhen auf *inneren phylogenetischen Gründen*, je nachdem, ob es sich um langsam oder schnell abwandelnde Formenreihen, um Konservativstämme oder um exzessiv entwickelte kurzlebige Nebenketten handelt, die, ihrer stammesgeschichtlichen Stellung entsprechend, zu verschiedenen Zeiten in ihre typolytische Endphase eintraten. Innerhalb einer und derselben Zeiteinheit mag durchaus eine gewisse Klimaparallelität der Körpergröße bestehen, d. h. bei den unter verschiedenen Klimabedingungen lebenden Rassen einer und derselben Art; die phyletische Größenzunahme aber ist ein ihr übergeordnetes Prinzip. Sie überlagert die einzelnen in ihren Rahmen auftretenden geringfügigen Schwankungen und ist von den während ihres Fortschreitens stattfindenden Klimaänderungen unabhängig.

Die BERGMANN'sche Regel gilt weiterhin nur für Warmblüter, nicht aber für die Wechselwarmen, so daß eine entsprechende Deutung für die Riesen unter den Insekten, Muscheln, Cephalopoden, Reptilien usw. nicht möglich ist. Bei diesen finden sich vielmehr die großen Formen vorzugsweise in wärmeren Gebieten, in tropischen Ländern und Meeren, obwohl vereinzelt Riesen auch in kalten Klimabereichen auftreten. Bei den marinen Tieren spielt außerdem der Salzgehalt des Meeres eine große Rolle; Abnahme des Salzgehaltes führt bei den Mollusken zur Verzweigung und Dünnschaligkeit der Gehäuse. Die in eigenartiger Weise einseitig spezialisierte Muschelgruppe der Hippuriten brachte zur oberen Kreidezeit im warmen Mittelmeere, das sich bis in das Gebiet der heutigen Alpen erstreckte, in üppiger Entwicklung Gehäuselängen von 1 m und mehr hervor, während in den norddeutschen Ablagerungen kälteren Wassers nur vereinzelt kümmerliche Formen von wenigen Zentimetern Länge gefunden werden. Hier wird zur Hauptsache eine Klimaabhängigkeit vorliegen. Damit werden jedoch lediglich die Größenschwankungen innerhalb einzelner Arten und Gattungen von Riesenformen verständlich; nicht erklärt aber ist die Entstehung der Riesenformen selbst und die unbekümmert um allen Klimawechsel fortschreitende Größensteigerung.

Es bleibt die mögliche Annahme, die Größensteigerung sei durch eine allgemeine, klimaunabhängige Auslese der größeren Mutanten bedingt, für die Selektionsvorteile angenommen werden dürfen. Diese Erklärung würde aber nur für den Entwicklungsabschnitt bis zur Erreichung einer optimalen Körpergröße gelten. Die uns bekannten ausgesprochenen Riesenformen haben indessen zweifellos dieses Stadium weit überschritten. Sie sind zu Dimensionen angewachsen, wo die Körpergröße keine physiologischen Vorteile, sondern nur noch Nachteile und Schädigungen brachte.

Man kann hier nun die Pleiotropie der Gene heranziehen und annehmen, daß der weitere Selektionsvorgang jenseits des Größenoptimums irgendein biologisch vorteilhaftes Merkmal betroffen und sekundär die exzessive Größenübersteigerung, gewissermaßen als Nebenwirkung der betreffenden ausgelesenen Mutationen, nach sich gezogen habe. Dann aber wäre es doch wohl höchst merkwürdig, daß die Selektion der verschiedenartigsten Merkmale bei Tieren und Pflanzen, bei allen einzelnen Tiergruppen, Wirbellosen und Wirbeltieren, Warmblütern und Wechselwarmen, marinen und festländischen Tieren der verschiedenen Spezialbiotope, immer gerade korrelativ mit einer Größensteigerung verknüpft sein sollte und das noch dazu stets in den bestimmten, typolytischen stammesgeschichtlichen Phasen, d. h. dann, wenn die betreffenden Organismen auch in anderer Hinsicht Anzeichen einer exzessiven Spezialisierung und Degeneration zeigen. Ein solcher regelmäßiger Zusammenhang kann ernstlich nicht angenommen werden, und daher *muß neben der Selektion ein zusätzlicher richtender Faktor vorliegen.*

Ebenso reicht die Auslese als alleiniges Erklärungsprinzip der orthogenetischen Entwicklung bestimmter Organe nicht aus. Es bereitet nur solange keine ernstlichen Schwierigkeiten, als die Differenzierung in aufsteigender Linie erfolgt, eine Verbesserung und größere Leistungsfähigkeit der Organismen bedingt, den spezialisierteren Formen also eine Überlegenheit gegenüber ihren Konkurrenten verleiht. Die Erklärung versagt jedoch bei der für die typolytische Phase bezeichnenden Überspezialisierung der Organe, die über jedes Maß und Ziel hinäusschießt und schließlich zu einer völligen Störung des harmonischen körperlichen Gleichgewichtes führt. Ebenso wie bei der Steigerung der Körpergröße schreitet also auch die Spezialisierung einzelner Organe weit über einen günstigen Zustand hinaus und kehrt sich durch unentwegtes Festhalten an der einmal eingeschlagenen Entwicklung in eine nachteilige Richtung um.

RENSCH meint, die natürliche Auslese könne das nicht verhindern, da sie jeweils nur für die Gegenwart wirke und die Gefahren der Zukunft nicht voraussehen könne. Letzteres ist natürlich richtig, beseitigt aber nicht die Vorstellungsschwierigkeit, daß in den jeweiligen „Gegenwartsstadien“ nach Überschreiten der optimalen Differenzierungshöhe tatsächlich eine unmittelbare Auslese der überdifferenzierten, nachteiligen Mutanten stattgefunden haben müßte, während die weniger einseitig angepaßten, also biologisch günstigeren Formen ausgemerzt wurden. V. FRANZ (1945, S. 220) sprach von einem „Überrennen“ des Auslesevorganges durch orthogenetische Mutationen, und das ist in der Tat das, was auch uns vorzuliegen scheint.

Andererseits hat RENSCH die exzessive Organentwicklung in zweifellos richtiger Weise mit der allgemeinen Größenzunahme in Verbindung gebracht und als deren Ausfluß betrachtet. Da aber unseres Erachtens die Übersteigerung der Körpergröße nicht bzw. nicht allein durch Selektion zu erklären ist, kann folglich auch die orthogenetische Überspezialisierung einzelner Organe *nicht sekundär auf die Auslese* zurückgeführt werden. Man mag hier wiederum die Pleiotropie der Gene zu Hilfe nehmen; es scheint aber immer, ebenso wie im Falle der Größensteigerung, ein Rest zu bleiben, der nicht hinreichend begreiflich zu machen ist.

Es kommt ferner hinzu, daß in vielen Fällen tatsächlich eine Voraussetzung der Selektion bestanden haben müßte. Eines der anschaulichsten Beispiele für die Orthogenese bildet die Stammesentwicklung der Pferde, die wir in einem früheren Zusammenhange bereits kurz berührt haben (vgl. Abb. 11b—e). Das heutige einzehige Pferd mit seinem hochkronigen Gebiß ist in hervorragender Weise an das Leben in der Steppe, an den festen Boden und die harte Grasnahrung dieses Lebensbereiches angepaßt. Seine alttertiären Ahnen besaßen vierfingerige bzw. dreizehige Extremitäten und niedrigkronige Backenzähne. Da nun im jüngeren Tertiär eine Erweiterung der Steppenräume auf Kosten der Waldgebiete zu beobachten ist, hat man diese Änderung der Umweltbedingungen und einen dadurch veranlaßten Wechsel der Lebensweise als Ursache für eine geradlinig fortschreitende Selektion in der Richtung auf das heutige Pferd hingestellt.

Nicht genügend beachtet aber wurde dabei, daß die Entwicklungsrichtung der Zehenreduktion bereits *lange vor der Besiedlung der Steppe* von den alttertiären Pferdevorläufern eingeleitet wurde, die im dichten Buschwalde, also unter Umweltbedingungen lebten, für die eine Rückbildung des primären, fünfzehigen Protungula-

ten-Fußes keineswegs vorteilhaft war. Schritt für Schritt, orthogenetisch im Sinne der einmal eingeschlagenen Entwicklung fortschreitend, wurden dann bei den Nachkommen die übrigen Seitenzehen rückgebildet und die Zähne verlängert, und zwar unbekümmert um die Lebensweise, die wiederholt zwischen dem Leben im Walde, in Savannen, der Buschsteppe, der Tundra usw. geschwankt hat (vgl. O. ABEL 1928, 1929). Wenn hier allein die Selektion für die vorliegende Spezialisierungsrichtung maßgebend sein sollte, so müßte ihr eine völlig unbegreifliche Zielstrebigkeit zugeschrieben werden, die von vornherein auf das einzehige, hochkronige Pferd abzielte. Denn diese Entfaltungsrichtung war für die ursprünglichen Buschwaldbewohner zweifellos nachteilig und ungünstig; sie bot erst Vorteile bei dem wesentlich später erfolgten Übergang zum Steppenleben.

Das zeigt, daß allen äußeren Einwirkungen zum Trotz die von den Ausgangsformen des Pferdestammes (die nicht in der Steppe lebten!) eingeleitete Entwicklungsrichtung *wie ein innerlich gesetzter Zwangsablauf* sich verwirklichte. Der anschließende wiederholte Wechsel des Aufenthaltsortes und der Ernährungsweise konnte keine derartige Geradlinigkeit erzeugen; die Selektion hätte hier zu einem Zickzackkurs der Entwicklung führen müssen. Da das nicht der Fall ist, da die Schwankungen der Umweltfaktoren die Geradlinigkeit der Entwicklungsrichtung nicht einmal haben stören können, müssen *die Gründe für die Spezialisierung im Pferdestamme selbst* gesucht werden, in der Erbanlage der Ausgangsform des Pferdetypus. Ihre genomatische Struktur war eine andere als beispielsweise die der Tapiriden und Rhinoceroten. Diese lebten als nahe Verwandte und Abkömmlinge der gleichen Wurzel mit den Pferdevorläufern im Buschwald zusammen, unterlagen den gleichen Selektionsbedingungen und später denselben von der Steppe ausgehenden Reizen, haben aber keine derartige Entwicklung eingeschlagen. Sie differenzierten sich in anderer Weise und behielten diese Richtung ebenso unverändert bei.

Ferner wird auf selektivem Wege nicht erklärt, warum die Pferde nun gerade Einhufer und nicht etwa Paarhufer geworden sind, deren Fußbau ebensogut ein schnelles Laufen in der Steppe ermöglicht, wie uns die Antilopen zeigen, die als Zweizeher die einzehigen Pferde an Geschwindigkeit noch übertreffen. Die Unterschiede beider Gruppen bestehen darin, daß bei den Unpaarhufern die III. Zehe, bei den Paarhufern dagegen die III. und IV. Zehe erhalten blieben. Ein Verständnis dieser verschiedenen Entwicklungswege eröffnet sich, wenn wir auf

die Stammformen der beiden Gruppen zurückgehen, welche noch die ursprüngliche, volle Entwicklung des Fußes besitzen. Er zeigt bei den Vorläufern der Pferde (Abb. 11a) mesaxonischen Bau, d. h. die Drucklinie des Fußes geht durch die Mittelzehe (III); die Paarhufer dagegen leiten sich von paraxonischen Formen ab, bei denen die Druckbahn durch die III. und IV. Zehe verläuft, die Körperlast also von diesen beiden Zehen getragen wird (vgl. Abb. 12a—e). Das heißt soviel, daß die Entwicklungsrichtung in ihren Hauptzügen von vornherein in den Ausgangsformen bereits festgelegt ist und alsdann zwangsläufig in der vorgezeichneten Bahn fortschreitet.

Diese Überlegungen lassen uns eine innere Ausrichtung der Entwicklung annehmen, die aber nicht final durch ein in der Zukunft liegendes ideelles Endziel gesteuert wird, sondern umgekehrt von ihrem konkreten Ausgangszustand, durch den Anlagenkomplex des jeweils ersten Stammesvertreters bestimmt ist. Durch die sprunghafte Entstehung eines neuen Typus und seiner besonderen Eigenschaften erfolgte von vornherein eine weitgehende Determinierung der späteren Entwicklung, eine Einengung auf eine geringe Zahl von Entfal-

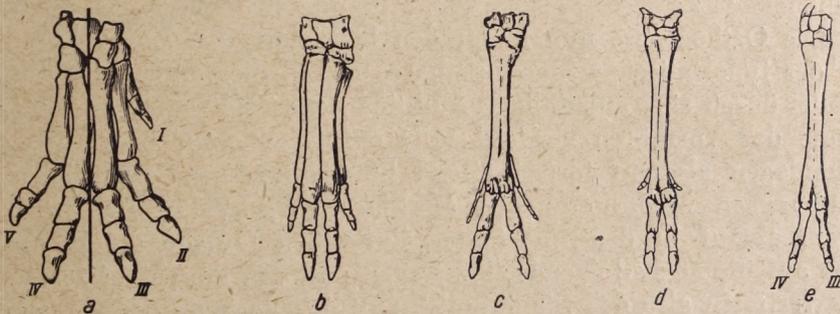


Abb. 12. Orthogenetische Entwicklung der Paarhufer-Hand, Stufenreihe. — a *Oreodon* (Oligozän), b *Leptomeryx* (Oligozän), c *Blastomeryx* (Untermiozän), d *Merycodus* (Mittelmiozän), e *Camelus* (Pliozän — Jetztzeit). (Nach MATTHEW, ROMER und SCOTT.) — Die dicke Linie in a stellt zum Vergleich mit Abb. 11a die Achse des Fußes dar, die bei diesen paraxonischen Formen zwischen den Fingern III und IV verläuft.

tungsmöglichkeiten. Ein jeder neu hinzukommende Entwicklungsschritt verschüttete weitere Potenzen, bis schließlich nur noch eine einzige Entwicklungsbahn übrigblieb. Die in einer solchen Reihe späterhin auftretenden Mutationen mögen durchaus richtungslos sein, d. h.

sie brauchen keineswegs durchweg auf dieser Linie zu liegen. Aussicht auf Erhaltung und Fortführung der Entwicklung aber haben nur diejenigen, welche in die vorgezeichnete Richtung hineinfallen; es sei denn, daß durch einen größeren durchgreifenden Mutationssprung in frühontogenetischen Stadien ein neues Typengefüge entsteht und wiederum neue Entfaltungsmöglichkeiten erschlossen werden.

Analoges beobachten wir in der Ontogenese. Die ontogenetische Entwicklung eines Individuums ist weitgehend vorherbestimmt durch die von den Aszendenten überkommene Erbgrundlage. Eine etwas größere Freiheit der Formbildung besteht lediglich in den noch plastischen frühen morphogenetischen Stadien. Nachdem aber die Anlage der einzelnen Organe einmal vollzogen ist, besteht von da ab eine weitgehende Determination der anschließenden Ontogenese. Zwar kann das einmal angelegte Organ langsamer oder schneller wachsen, einen geringeren oder größeren Umfang erreichen — insofern besteht zunächst noch ein gewisser Spielraum —, aber jeder weitere Bildungsschritt drückt den darauf folgenden seinen Stempel auf und löst korrelative Folgewirkungen aus. Je weiter die Ontogenese fortschreitet, umso mehr werden die an sich bestehenden Möglichkeiten der Merkmalsgestaltung eingeengt, so daß sich gegen Ende ein festgelegter Zwangsablauf ergibt.

Die Orthogenese nun bildet den bezeichnenden Entwicklungsmodus der typostatischen Stammesphase, und in dieser geht der Formwandel durch eine allmähliche Addition neuer Merkmale an die Ontogenese der Vorfahren vor sich. Bei den Nachkommen werden diese Neuanlagen alsdann fortschreitend in der Ontogenese zurückverlegt und machen wiederum neuen Merkmalen Platz. Dadurch wird der Zwangsablauf in den Endstadien der einen Ontogenese phylogenetisch auf die nächstfolgende übertragen und von ihr weiter fortgesetzt. Wir vertreten also den Standpunkt, daß der Vorgang der Orthogenese weniger auf einer Orthoselektion als auf einer *entwicklungsphysiologisch bedingten Orthoevolution* beruht. Das bedeutet keineswegs, daß die Entwicklung nun von allem Anfang an in allen Einzelheiten präformiert ist. Eine jede neue Typogenese eröffnet freie Gestaltungsmöglichkeiten; in den Frühstadien der stammesgeschichtlichen Zyklen besteht also ein breiter Spielraum der Entwicklungsrichtungen, wenn auch natürlich manche Möglichkeiten von vornherein durch den gegebenen Anlagenkomplex des übergeordneten Typus ausgeschlossen werden. Die weitere Einengung ergibt sich dann erst sukzessive durch die fortschreitende Entwicklung.

Beispiele und eindringliche Belege für derartige Beschränkungen der Entwicklungsrichtungen begegnen uns in der Stammesgeschichte auf Schritt und Tritt. Wir finden sie einmal in den gleichzeitig nebeneinander herlaufenden *Parallelreihen*, die eine überaus verbreitete Erscheinung darstellen. Sie hängen lediglich mit ihrer Wurzel zusammen und bringen im übrigen unabhängig voneinander, vielfach in weiter räumlicher Trennung und unter sehr verschiedenen Umweltbedingungen, eine gleichartige Folge von Merkmalsumprägungen zur Entfaltung. Es liegt hier die gleiche Erscheinung vor wie im Kleinen bei der Entwicklung eineiiger Zwillinge, bei denen das gemeinsame Erbgut ein gleiches Entwicklungsschicksal selbst unter ganz verschiedenen Umweltverhältnissen vorzeichnet.

Wir finden ferner solche Parallelbildungen wieder in zeitlichem Nacheinander bei der sogenannten *iterativen Formbildung*, d. h. bei der Wiederholung ähnlicher Entwicklungsabläufe, wie sie in einem früheren zurückliegenden Entfaltungszyklus des betreffenden Stammes bereits einmal aufgetreten waren. In der Stammesentwicklung der Ammonoiten beispielsweise gliedern sich auf Grund der Entfaltung der Lobenlinie verschiedene übereinanderliegende Stockwerke aus, und in einem jeden von diesen liegt eine gerichtete Ausgestaltung der Skulptur vor, die in allen Einzelgliedern mit der in den übrigen Stufen übereinstimmt. Wir beobachten ferner etwa unter den Reptilien, Eplazentaliern und plazentalen Säugern nacheinander eine Wiederkehr ähnlicher biologischer Formen, die vielfach bis in ganz überraschende Einzelheiten einander ähneln. Diese mannigfachen Formwiederholungen (Homöomorphien, Konvergenzen, vgl. SCHINDEWOLF 1940 b) auf den gleichen wie auf zeitlich verschiedenen Stufen der Stammesentwicklung zeigen uns an, daß innerhalb eines bestimmten Grundtypus, durch dessen Erbstruktur bedingt, die Zahl der an sich denkbaren Gestaltungsmöglichkeiten eingeschränkt ist und daß zur Lösung gewisser biotechnischer Aufgaben stets nur einige wenige bestimmte Wege zur Verfügung stehen. Zweifellos wirkt die Selektion bei der Herausgestaltung der einzelnen Formenstadien mit; wesentlicher für die Ausrichtung der Entwicklung aber ist die von vornherein gesetzte *Potenzbeschränkung*.

Das Auftreten gerichteter Mutationen hat die Vererbungsfor schung bisher nicht mit Sicherheit feststellen können. Andererseits aber lehrt uns die homologe Variabilität verwandter Arten sowie der Arten verwandter Gattungen, daß die *Mutabilität auch nicht völlig ungerichtet* sein kann, daß hier vielmehr eine Beschränkung in der Zahl der

an sich bestehenden Differenzierungsmöglichkeiten vorliegt. Die Übereinstimmung eines Teiles des Genbestandes führt da zu einer Einengung auf ganz bestimmte, gleichartige Entwicklungsrichtungen. Wir erinnern ferner an die Beobachtungen und Deutungen STUBBE's & v. WETTSTEIN's, nach denen an einen großen Mutationsschritt sich eine Reihe weiterer Kleinmutationen anschließt, die den gleichen Merkmalskomplex beeinflussen und die ursprüngliche Breite der Bildungsmöglichkeiten einengen. Im übrigen setzen unsere Vorstellungen auch keineswegs das Auftreten gerichteter Mutationen voraus; die Ausrichtung der stammesgeschichtlichen Entfaltung kann nach dem oben Gesagten als fortschreitende Beschneidung der Entwicklungspotenzen rein *entwicklungsphysiologisch* verstanden werden.

IX. Schlusswort. (Typrostrophismus gegen Darwinismus.)

In den vorstehenden Blättern haben wir dem klassischen Darwinismus unter dem Sammelbegriff Typrostrophismus eine Ausdeutung der Stammesentwicklung gegenübergestellt, die in mehrfacher Hinsicht grundsätzlich von jenem Vorstellungskreise abweicht. Der Schwerpunkt der Stammesentwicklung liegt danach nicht auf der „Entstehung der Arten“. Die Artbildung, die Herausgestaltung der Artmerkmale geht ihre eigenen, anderen Wege als die Gestaltungsrichtung, die aus der Aufeinanderfolge der höheren, übergeordneten Typen herauszulesen ist. Die Arten bilden insofern nicht die Vorstufe der Gattungen und höheren taxonomisch-phyletischen Kategorien, sondern sie sind vielmehr die peripheren Ausdrucksformen der großen stammesgeschichtlichen Entwicklungsrichtungen. Dieser Sachverhalt ist bereits von einigen älteren Paläontologen, so von E. D. COPE (1866, 1868) und O. JAEKEL (1902), richtig erkannt worden.

Nach JAEKEL entsprechen in dem alten Vergleichsbilde des Stammbaums die Arten den Blättern, während Stamm und Zweige die eigentliche phylogenetische Entwicklungsrichtung, also die Abfolge der höheren Typen versinnbildlichen. „Wie nun die Blätter vorübergehende Erscheinungen an dem langsam wachsenden Baume bilden, so sind die Arten die schnell wechselnden Bilder, in denen der jeweilige Entwicklungszustand der einzelnen Zweige in der Berührung mit der Außenwelt Gestalt gewinnt und zeitweilig einen festen Ausdruck findet“ (O. JAEKEL 1902, S. 8). Ähnlich wie die Individuen nur die ephemeren Verkörperungen der Arten darstellen, sind die Arten die vorübergehenden

den, vergänglichen Repräsentanten des Stammbaums, die letzten, randlichen Ausgliederungen der einzelnen aufeinanderfolgenden stammesgeschichtlichen Zyklen und Typen.

Die Herausgestaltung der neuen Typen selbst aber erfolgt nicht auf dem Wege allmählicher, gleitender Artbildung, nicht durch Addition von Einzelmerkmalen und wachsende Divergenz der Artmerkmale, sondern durch eine *tiefgreifende, sprunghafte Umprägung des Grundgefüges*. Diese Typenmandlungen oder Typostrophen stellen das ausschlaggebende, wesentliche stammesgeschichtliche Geschehen dar. Die fortschreitende Anpassung und Differenzierung im Rahmen der Typen auf dem Wege der selektiv gesteuerten Artbildung bringt nur eine Ausschöpfung der den Typen innewohnenden, von ihnen erworbenen Entfaltungsmöglichkeiten, sie führt letztlich zur Überspezialisierung, zum Erlahmen und schließlich Erlöschen der weiterführenden Entwicklungspotenzen. Ihnen stehen die Typostrophen als entgegenwirkendes Prinzip gegenüber. Sie bringen eine Neubelebung der Entwicklungsenergien, indem sie die Erstarrung des Vortypus und dessen einseitige Spezialisierungen überwinden; sie sind die eigentlichen Träger der Stammesentwicklung. Stammesgeschichte und Anpassungsgeschichte, Phylogenese und Adaptiogenese (A. E. PARR), Entwicklung und Spezialisierung (P. BUCHNER), Transformation und undeviating evolution (W. K. GREGORY), Aromorphose und Idioadaptation (A. N. SEWERTZOFF), Zentralisation und Differenzierung. (V. FRANZ), Neomorphose und Orthogenese (K. BEURLEN), Neogenese und Alteration (R. WOLTERECK) sind also zwei durchgreifend verschiedene, voneinander unabhängige und gegensätzliche Vorgänge, wie die genannten Autoren bereits zutreffend hervorgehoben haben.

Vor allem aber ist hier A. KÖLLIKER (1864, 1872) zu nennen, der mit seinem Vorstellungskreise der heterogenen Zeugung Gedankengänge vertreten hat, denen wir uns weitgehend nähern. Insbesondere findet sich bei ihm bereits die Auffassung, daß die großen stammesgeschichtlichen Umgestaltungen sprunghaft in embryonalen Stadien erfolgen, während die daneben vorkommenden langsamen, allmählichen Umwandlungen nur Merkmale niederen Grades betreffen. Unter den Genetikern sind insbesondere E. BAUR, J. PHILIPTSCHENKO und R. GOLDSCHMIDT zu einer der unsrigen ähnlichen Deutung der Stammesentwicklung gelangt. Wir legen auf diese Feststellung besonderen Wert, da von G. HEBERER und anderen Verfechtern des genetischen Standpunktes unsere Auffassungen als unvereinbar mit den Befunden der Vererbungsforschung hingestellt worden sind. Ferner seien H. STUBBE & F. v. WETTSTEIN (1941,

S. 274) zitiert, die auf Grund der von ihnen festgestellten Großmutationen die Überzeugung aussprachen, „daß der Beginn der Abzweigung eines Typs von der Größe einer neuen Gattung aus einer gemeinsamen Stammform ohne Schwierigkeit auf der Grundlage mutativer Entstehung gedacht werden kann“.

Die Entstehung eines Gattungstypus stellt aber nun nicht einen isolierten Sonderfall dar sondern sie bildet das Glied einer kontinuierlichen Reihe von Typrostrophen verschiedener Größenordnung, bei denen sich jeweils die gleichen bezeichnenden Erscheinungen und Ablaufsformen wiederholen. Wir sind daher überzeugt davon, daß *auch die Herausgestaltung der höheren Typen genetisch verständlich zu machen ist*, nicht allerdings, wie man bisher glaubte, mit Hilfe von Kleinmutationen und Selektion, sondern von größeren Mutationssprüngen, für die gegenwärtig vergleichbare Modelle vorliegen. Die Vorstellungen, zu denen wir gelangt sind, unterscheiden sich damit zwar grundlegend von der herkömmlichen darwinistischen Annahme, daß aller stammesgeschichtliche Formenwandel sich auf dem Wege gleitender Artbildung vollzogen habe, rechnen aber andererseits keineswegs mit irgendwelchen mystischen Vorgängen, denen eine physiologische Grundlage fehlt.

Im übrigen ist bei der Übertragung mutativer Befunde auf die Stammesentwicklung eine gewisse Vorsicht am Platze. Die Wege der Formbildung gehen in beiden Fällen bisweilen verschiedene Richtungen. A. WOLSKY (1935) hat dafür ein sehr interessantes Beispiel vorgelegt: Die stammesgeschichtliche Rückbildung des Gammariden-Auges spielt sich nach seinen Ermittlungen als ein *zentripetaler* Vorgang ab, d. h. die distalen Augenelemente verfallen zuerst der Degeneration, die dann schrittweise auf die tiefer liegenden Elemente übergreift. Man hat versucht, diese Stammesentwicklung durch Entstehung blinder, oder defekt-äugiger Mutanten zu erklären. Die von WOLSKY zusammen mit J. S. HUXLEY durchgeführten Untersuchungen haben jedoch ergeben, daß die mutative Rückbildung der Augen bei *Gammarus chevreuxi* *zentrifugal* verläuft, die Degeneration also an den proximalen Augenteilen beginnt und in distaler Richtung fortschreitet. Die beiden Prozesse sind also einander entgegengesetzt, „weshalb die Auffassung, daß die Rückbildung des Gammaridenauges während der Stammesgeschichte mit dem Auftreten blinder, oder defekt-äugiger Mutanten zu erklären ist, wenig befriedigend erscheint“ (A. WOLSKY 1935, S. 462). Nun besteht ja zwar durchaus die Möglichkeit, daß bei anderen Gammariden die mutative Augendegeneration auch auf zentripetalem Wege erfolgt sein bzw. erfolgen mag, aber dieses schöne Beispiel lehrt

uns doch, daß die stammesgeschichtliche Auswertung experimenteller Erhebungen leicht zu Fehlschlüssen führen kann.

Zugleich mit dem Vorgang der Artbildung tritt im Lichte unserer Auffassungen auch das *Selektionsprinzip* als stammesgeschichtlicher Faktor stark zurück; wir bestreiten eine „Allmacht der Naturzüchtung“ (A. WEISMANN). Die sprunghafte Typenbildung erfolgt zweifellos ohne nennenswerte Mitwirkung der Selektion; als wichtiges Agens tritt sie lediglich bei der Spezialisierung und Anpassung innerhalb der einzelnen Typenorganisationen auf. Aber auch da scheint mir das Schwergewicht weniger auf dem Wechsel der Umwelt zu liegen, welche die Selektion lenkt, als auf den in den Organismen selbst vorhandenen Faktoren, auf den Entwicklungspotenzen, die von vornherein durch die Erbgrundlage der betreffenden Stammformen gesetzt sind, und auf der Einengung der Entwicklungsmöglichkeiten, die durch die fortschreitende Spezialisierung bedingt wird.

B. RENSCH (1943) vertritt demgegenüber — vielleicht als Gedankenrelikt seiner früheren lamarckistischen Einstellung — den Standpunkt, daß die Entwicklung eine reine *Ektogenese*¹ sei, daß aller Formenwandel und seine Richtung durch wechselnde Umweltbedingungen auf dem Wege über die Selektion bestimmt werde. Mit Recht aber hebt RENSCH hervor, daß die Neubildung von Organen *zufällig* erfolge, daß sie anfangs vielfach eine ganz nebensächliche Bedeutung haben und erst bei veränderten Umweltverhältnissen Wert erlangen. Bei den Frühstadien in der Herausbildung der Merkmale und Organe spielt also, wie auch wir das für unsere typogenetische Phase betont haben, die Selektion keine Rolle. Die Umwelt aber wirkt hier nur als unspezifischer Reiz, der vorhandene Möglichkeiten auslöst; *Qualität und Quantität der Neubildungen werden dabei ausschließlich von den Organismen selbst bestimmt*. Wie ich bei einer anderen Gelegenheit schon einmal vergleichsweise sagte: Ein Abfahrtsignal kann nur dann eine Wirkung auslösen, wenn ein fahrbereiter Zug vorhanden ist. Man wird in diesem Falle nicht behaupten wollen, das Signal sei die *Ursache* für die Bewegung des Zuges; es ist lediglich *eine der mitspielenden Bedingungen*.

Ebenso ist die *Formenradiation* kein Faktor, der von sich aus neue Entwicklungsrichtungen einleitet. Die Besiedlung irgendeines neuen Lebensbereiches kann doch nur dann stattfinden, wenn entsprechende

1. Ektogenese hier im Sinne von L. PLATE (1913, S. 500) verstanden nicht dagegen in der Bedeutung von G. F. DOLLFUS (1892, 1895), der mit Ektogenese die bestimmte, zur mikrosphärischen Generation führende Fortpflanzungsart der Foraminiferen bezeichnete.

Organismen bereits vorhanden sind. Diese müssen von vornherein gewisse Präadaptationen mitbringen, Organe und Eigenschaften, die sie zu einem Leben in dem neuen Biotop befähigen und die sie schon vorher, unabhängig von diesem, erworben hatten. Bei der weiteren Vervollkommnung der betreffenden Eigenschaften und der gesteigerten Anpassung an die veränderte Lebensweise greift dann zweifellos die Selektion ein. Bei unserem früher geschilderten Beispiel der Pferdereihe ist das aber erst im Endabschnitt der Entwicklung der Fall, nachdem die Pferde nach einer zuvor wiederholt wechselnden Lebensweise die Steppe besiedelt hatten, wozu sie durch die vorangegangene Entwicklung gleichsam prädestiniert waren. *Die Selektion steigert daher hier nur einen Formenwandel, der bereits vorher unter anderen Umweltbedingungen eingeleitet war.* Auf jeden Fall aber kann die Selektion stets nur solche Organbildungen bewirken, die wenigstens potentiell in den Organismen schon vorliegen. — Im übrigen fügt RENSCH sehr richtig hinzu, daß es neben der speziellen Anpassungsselektion auch eine allgemeine, vom einzelnen Biotop „wenig abhängige Orthoselektion“ gebe, wie beispielsweise bei der Vergrößerung und Vervollkommnung der Sinnesorgane, des Zentralnervensystems usw.

Wenn die Umweltveränderungen die entscheidende Triebkraft der organischen Entwicklung bilden sollten, dann müßte der Formenwandel in den am wenigsten beeinflussten, beständigsten Teilen der Erdoberfläche, nämlich in den tieferen Dauermeeren, am langsamsten fortschreiten, im Süßwasser dagegen, wo die wechsellvollsten Verhältnisse in Zeit und Raum herrschen, sehr schnell verlaufen. Das aber ist keineswegs der Fall, in mancher Hinsicht läßt sich selbst das Gegenteil feststellen. Die Fischfauna der heutigen Tiefsee beispielsweise enthält nach O. ABEL überhaupt keine altertümlichen Fischformen, das Süßwasser dagegen eine Fülle von ihnen (Petromyzonten, Dipnoer, Ganoiden). Ebenso haben sich die Mollusken und Schildkröten des Süßwassers seit dem Tertiär nur wenig verändert; nach K. HUMMEL sind beispielsweise die alttertiären Schildkröten der Gattung *Trionyx* von rezenten kaum zu unterscheiden.

Ferner sind von F. TRUSHEIM (1938) aus der oberen Trias Frankens Triopsiden beschrieben worden, die sich durch eine ganz hervorragende Erhaltung des Körpers und seiner zartesten Anhänge (Antennen, Augen, Mandibeln mit bezahnten Kauflächen, Maxillen mit ihren feinen Borstenreihen, Exopoditen und Endopoditen, mit Eiern angefüllte Eibehälter usw.) auszeichnen und daher in allen Einzelheiten mit der rezenten Art *Triops cancriformis* verglichen werden können.

Trotzdem gelang es nicht, irgendein qualitatives Merkmal festzustellen, das zu einer artlichen Abtrennung der fossilen Form berechtigen würde. Der einzig nachweisbare Unterschied besteht in ihrer etwas geringeren Größe, die als subspezifisches Kriterium bewertet wurde. Eine und dieselbe Art hat sich also hier lange Formationen hindurch (mindestens über einen Zeitraum von 180 Millionen Jahren) trotz der wechselreichen Verhältnisse des Süßwassers unverändert erhalten, im Gegensatz zu verwandten marinen Krebsen, die während dieses Zeitraums eine reiche Entwicklung durchlaufen haben. Das spricht nicht eben dafür, daß wechselnde Umweltfaktoren die entscheidende Ursache des Formenwandels sind und andererseits die Dauerformen einen Beweis für stabile, unveränderte Lebensräume bilden. Auch hier ist zweifellos der Eigencharakter und die stammesgeschichtliche Stellung der betreffenden Organismen ausschlaggebend.

Ein Gegenbeispiel liefern die Riffkorallen. Die heutigen Korallenriffe sind an ganz bestimmte, eng begrenzte Lebensbedingungen gebunden, an reines, schlammfreies Meereswasser, eine genau festgelegte Meerestiefe und ein bestimmt umschriebenes Temperaturintervall. Sie siedeln sich nur in solchen Gebieten an, wo die betreffenden Bedingungen vorliegen, und sterben sogleich ab, sobald jene sich ändern. Da wir bereits im älteren Paläozoikum genau den gleichen Gegensatz wie heute zwischen den eigentlichen, meist stockbildenden Riffkorallen und andererseits gewissen Einzelkorallen anderer Lebensbereiche (z. B. des tieferen Meeres, vergesellschaftet mit Cephalopoden) kennen, ist daraus wohl zu schließen, daß die Riffkorallen schon damals unter den gleichen Voraussetzungen lebten wie die rezenten, zumal auch die Begleitfaunen in beiden Fällen einander entsprechen. Trotzdem also wahrscheinlich durch alle Zeiten hindurch die Umweltverhältnisse für diese Formen unverändert geblieben sind, zeigen sie doch durchaus keinen Stillstand der Entwicklung, sondern sie haben im Gegenteil, wie wir gesehen haben, eine durchgreifende, wenn auch langsame Umgestaltung ihres Bauplans erfahren und in dessen Rahmen zahlreiche verschiedene Entfaltungsrichtungen eingeschlagen.

Ausmaß und Mannigfaltigkeit des Formenwandels ist also *autogen*, in inneren Faktoren der Organismenstämme begründet. Das gleiche gilt für die Geschwindigkeit der stammesgeschichtlichen Umprägungen, die ebenfalls keineswegs durch die Umwelt und die von ihr gelenkte Selektion bedingt wird. Das Entwicklungstempo der einzelnen Stämme weist selbst unter gleichen Umweltbedingungen außerordentliche Unterschiede auf. Den Ammonoiten eignet während ihrer gesamten

Lebenszeit im Jungpaläozoikum und im Mesozoikum eine hochgesteigerte Umbildungsfähigkeit; die mit ihnen im gleichen Lebensbereich vergesellschafteten Muscheln und Schnecken dagegen zeigen einen wesentlich langsameren Formenwandel. Darauf beruht es, daß gewisse Tiergruppen, so vor allem die Ammonoiten, als Leitfossilien zu geologischen Zeitbestimmungen herangezogen werden, während andere dazu völlig ungeeignet sind.

Hier nur noch ein Beispiel für viele: Die Cetaceen haben im Miozän ihre Periode stürmischer Entfaltung. In dieser kurzen Zeitspanne tritt uns eine überraschende Fülle von Gattungen und Arten entgegen, die durchgreifende Unterschiede im Gebiß, Schädel und in ihrer Ernährungsweise erkennen lassen. Vom Unterpliozän ab ist dann die Entwicklung stark verlangsamt. Im Gegensatz dazu durchlaufen, wie O. ABEL hervorgehoben hat, die Sirenen vom Mitteleozän bis zum Pliozän eine sehr allmähliche Entwicklung in langsamem, gleichmäßigem Tempo. Die Veränderungen, die dabei auf die Miozänzeit entfallen, sind außerordentlich geringfügig. Es bestehen also hier weitestgehende Unterschiede der Entwicklungsgeschwindigkeiten, obwohl die äußeren Lebensbedingungen für die Wale und Seekühe seit dem Beginn ihres Meereslebens in großen Zügen die gleichen geblieben sind.

Aus alledem ergibt sich, daß die Organismen keineswegs einfach ein Spielball äußerer Faktoren sind. *Sie bestimmen vielmehr selbst über Art, Ausmaß und Geschwindigkeit des Formenwandels*, auch soweit dieser durch äußere Faktoren ausgelöst und beeinflusst sein mag. In keinem Falle kommen wir jedenfalls um die Auffassung herum, daß die Reaktionsfähigkeit auf Umwelteinflüsse und die dabei auftretenden Reaktionsformen in den Organismen selbst beschlossen liegen. Es dürfte ferner kaum möglich sein, die Stammesentwicklung auf die einfache Formel Ektogenese *oder* Autogenese zu bringen. Beide Prinzipien greifen wohl ineinander und verschränken sich zu einer schwer auflösbaren Gesamtwirkung; das Schwergewicht scheint uns dabei aber durchaus auf der *Autogenese* zu liegen. Man wende nicht ein, daß damit mystische organismische Sondergesetzmäßigkeiten gefordert werden und daß die Autogenese mit „übernatürlichen Prinzipien“ (L. PLATE 1913, S. 500) rechne, während das Selektionsprinzip eine rein mechanische Kausaldeutung darstelle. Wie bereits von zahlreichen Autoren (K. BEURLEN, L. CUÉNOT, E. v. HARTMANN, A. KÖLLIKER, C. NÄGELI, W. WUNDT u. a.) hervorgehoben wurde und bei einigem Nachdenken leicht eingesehen werden dürfte, ist auch der Selektionsgedanke, der Vorstellungskreis des Kampfes ums Dasein und der

Anpassung keineswegs frei von organismischen und selbst teleologischen Elementen. Auch sie haben selbstverständlich das Vorhandensein einfachster, entwicklungsfähiger Organismen zur Voraussetzung!

(A Reichsamt für Bodenforschung közleménye)

DARWINIZMUS VAGY TIPOSZTROFIZMUS ?

Írta: Prof. DR. SCHINDEWOLF O. H. (Berlin)

(12 szövegábrával)

Összefoglalás.

A fosszilis leletek elfogulatlan elemzése, amivel az őslénytán foglalkozik, a törzsfajlódási folyamatokról olyan megállapításokat tett, amelyek több tekintetben lényegesen eltérnek a klasszikus darwinizmus elgondolásaitól. Eszerint a törzsfajlódás súlypontja nem „a fajok keletkezésén” van. A fajképződés, vagyis a faji bélyegek kialakulása a maga útján halad és lényegesen különbözik az alapképződésnek attól a módjától, amelyet a magasabbrendű típusok egymásutánjából kiolvashatunk.

Típus alatt értjük valamely tetszőleges taxonomiai vagy filetikai kategóriának jellegzetes szerveződését, amely a törzsfajlódásbeli viselkedésből, mint objektív tényállásból megállapítható. Tehát a típus semmiképen sem önkényesen alkotott, elvont forgalom: Mint a szerző több példán kimutatja, a lényeges típuskülönbségek nem lassú fokozatos fajképződés eredményei, nem egyes új bélyegek addíciója és a faji bélyegek fokozódó szétkülönülés útján keletkeznek, hanem a nemzetségről-nemzetségre, családról-családra különböző szervezeti alaptervek többé-kevésbé mélyreható, ugrásszerű átrendeződése útján jönnek létre. A törzsfajlódás lényegét ezek a típusváltozások vagy tiposztrófák alkotják, amelyek különböző mértékben változtatják meg a típust és a törzsfajlódás folyamatát különböző nagyságrendű fejlődési ciklusok rendszerére osztják fel, miközben a magasabbrendű típusok fokozatosan esnek szét az alájuk tartozó alacsonyabbrendű típusokra. A fajok tehát ilyen értelemben nem a génuszok és magasabbrendű taxonomiai-filetikai kategóriák kezdőfokai, hanem ellenkezőleg, végső tagokként alakulnak ki az eredeti összefoglaló típusból.

Mindezeket a különbözőfokú ciklusokat egy bizonyos szakaszosság jellemzi. Minden ciklus egy rövid szakasszal kezdődik, a *tipogenezis*-sei, amely többé-kevésbé korai ontogenetikus fejlődési stádiumban ugrásszerűen hozza létre az új típuskomplexumot. Ehhez csatlakozik egy hosszú periodus, a *tiposztázis*, amely alatt a típus alapsajátságai állandók maradnak és tulajdonképpen továbbfejlődnek, viszont a formák fokozatosan alkalmazkodnak az adott körülményekhez és lassan, fokozatosan új bélyegek is kidifferenciálódnak a típus keretein belül. A ciklus egy rövid fázissal fejeződik be; ez a *tipolízis*, a típusok szét-esése, amelyben a típus szigorú formakötöttsége felbomlik és az addig kedvező differenciálódás hátrányos túldifferenciálódássá fajul. A túlspecializált fejlődési sorok kihálnak és nem viszik tovább a törzsfajlódást. Csak egy újabb tiposztrofá, amely egy aránylag specializálatlan alaksorhoz csatlakozik, hoz új fejlődési lehetőségeket és nyújt újabb alapot, amelyen a törzsfajlódás tovább haladhat előre. A tiposztrofák alkotják tehát azt a szükséges ellentényezőket, mely az egyoldalú, túlhajtott specializálódás által előidézett megmerevedés és degeneráció ellen működik. Az újabb örökléstanban kimutatott bonyolult nagymutációk a tiposztrofizmus tanának élettani alapot adnak és a tant kísérletileg is kutathatóvá teszik.

A kiválogatódás a típusbélyegek kialakulásában csak egészen alárendelt szerepet játszik; ennél fogva a törzsfajlódás szempontjából nincs az a nagy jelentősége, amelyet neki a darwinizmus tulajdonított. A törzsfajlódás vitathatatlan irányítotttsága, az orthogenezis nem annyira kiválogatódási folyamatnak, mint inkább annak az eredménye, hogy a tipogenezis következtében előre meghatározott fejlődési irányok adódnak és a további fejlődési lépések során már csak fokozatos potenciacsökkenés következik be. A szervezet tehát semmiesetre sem egyszerű játéklabdája bizonyos külső, a kiválogatódás útján működő tényezőknek, hanem a benne rejlő reakcióképesség folytán nagy mértékben saját maga szabja meg az utódaiban végbemenő alakváltozások módját, mértékét, sokféleségét és sebességét.

ÁBRAMAGYARÁZAT:

1. ábra: A lobusvonal differenciálódása a Manticoceratidáknál (Fam. Goniatitae) az egyes elemek megszaporodása útján (a belső nyereg és részproduktumainak ventro-alternáló hasadása; szaggatott vonallal jelezve) és a középső nyereg (M) erősebb kiemelkedése révén. Az ábrázolt stádiumok mindegyikének egy-egy génusz felel meg. *a*: Ponticeras MAT., *b*: Manticoceras HYATT, *c*: Koenenites WDKD., *d*: Timanites MOJS., *e*: Pharciceras HYATT, *f*: Synpharciceras SCHDWF. A jobboldali jelzések az egyes génu-

szok sztratigrafiai előfordulását adják meg. Valamennyien már a felső devon I_a fekvőzónájában hirtelen jelennek meg; a lobusvonal kialakulása tehát nagyon gyorsan, valószínűleg rohamos fejlődéssel megy végbe.

2. ábra: A Madrepóriák szeptális készülékének fejlődése a Pterokorallok eredeti bilateralitásától (palaeozoikum) a Cyklokorallok hatsugaras részarányosságáig (mesozoikum és kainozoikum), vázlatos keresztmetszeti képekben. A baloldali képsorozat a felfelé haladó nyílak irányában a korai protoseptula stádiumban. A vízszintes nyílak az ontogenetikai fejlődést jelentik, amely a morfológiailag mindenütt egyforma, de potenciálisan különböző fiatalkori stádiumoktól az ivarérett stádiumig (középen) vezet. Jobboldalt nagyon vázlatosan az állatsoport két ciklusra széteső törzsfelődése van feltüntetve, (SCHINDEWOLF, 1942a. 1. ábra.)
3. ábra: A méhlepényes emlősök törzsfelődésének menete. (A. S. ROMER 1933, 245. ábra.)
4. ábra: A törzsfelődés szakaszokra tagozódásának vázlata. A törzs egy rövid ideig tartó tipogenetikus fázisban ugrásszerűen több altörzsre, vagy altípusra esik szét, amelyek fő szerveződési bélyegei a hosszantartó tiposztatikus fázisban változatlanok maradnak, a rövid tipolitikus végfázisban azonban elvesztik formakötöttségüket és különböző elfajulásos széteséseket tüntetnek fel. A tiposztatikus fázison belül az egyes alaptípusokban alacsonyabbrendű törzsfelődési ciklusok lépnek fel, másodrangú tipogenezisekkel, tiposztázisokkal és tipolizisekkel, amelyek csak a jobboldali altörzsön vannak feltüntetve. A másodrangú tiposztázisok keretében harmadrangú tipogenezisek, tiposztázisok és tipolizisek alakulnak ki és így tovább.
5. ábra: A szeptumok felépítésének ugrásszerű kialakulása a Heterokoralloknál (f-h) a Pterokorallok egyik korai ontogenetikai fejlődésstádiumából (a-e), vázlatos keresztmetszeteken, erősen nagyítva. A *d* és *g* ábrákon a szkleroszeptumok mezentériális tasakjai rekonstruálva Bizonytalan (számunkra azonban lényegtelen) a protomezentériumok hossza, továbbá az izompamatok kialakulása és iránya, amelyet fogazás jelez. Lehetséges, hogy a Pterokoralloknál (*d*) egyes mezentériumok mikromezentériumokból fejlődtek, továbbá, hogy az iránymezentériumok izompamatai, a recens Madrepóriákéhoz hasonlóan, egymástól elfordulva helyezkedtek el. További magyarázat a szövegben.
6. ábra: A lobushasadással jellemzett lobusvonal típus ugrásszerű kialakulása a Popanoceratidáknál (*d*), olyan alakok korai ontogenetikai fejlődésstádiumából (*a*), amelyeket előrehaladó alternáló nyereg-hasadás jellemz.
7. ábra: A Reptiliák alsó állkapcsának (*a*) átformálódása az emlősök alsó állkapcsává (*b*), vázlatosan. — *De*: Lentale, *Spl*: Spleniale, *Ang*: Angulare, *Sang*: Supraangulare, *Art*: Articulare, *Pm \dot{x}* : Praemaxillare, *Mx*: Maxillare, *Jug*: Jugale, *Squ*: Squamosum, *Qu*: Quadratum, *Ty*: Tympanicum, *Mall*: Malleus, *Inc*: Incus.
8. ábra: Fokozatosan erősödő formaeltérések kialakulása, illetőleg típusok képződése egyre korábbi ontogenetikai fejlődésstádiumokban, ontogenezisek idealizált sorozatában, vázlatosan. További magyarázat a szövegben. (SCHINDEWOLF, 1957a, 6. ábra.)

9. ábra: Additív típuskeletkezés ontogenezisek ideális sorában, vázlatosan. (G. HERBER, 1945a, 11. ábra.).
10. ábra: Egy új rend (B) kialakulása egy törzsfajlódásileg korábbi rend (A) egyik fajából (α). vázlatosan. A két rend típusának határa az α és β fajok között van. A B rend általános típusából azonnal, hirtelen alakulnak ki a típushoz tartozó familiák (Fam.) és génuszok (Gen.) alaptervei.
11. ábra: A lófélék hátsó végtagjának orthogenetikus származtatása (b-e) a Protungulatak teljes ötúju lábából (a). a: *Tetraclaenodon* (paleocén), b: *Eohipus* (alsó eocén), c: *Miohippus* (oligocén), d: *Merychippus* (korai miocén), e: *Equus* (felsőpliocén-jelenkor). MATTHEW, COPE, OSBORN és ROMER szerint. — Az a ábrán a láb tengelye is fel van tüntetve, hogy a 12. ábrával összevetve kitűnjék a mesaxonikus felépítés.
12. ábra: A párosujjúak mellső végtagjának orthogenetikus fejlődése. Egymásután következő fokozatok a: *Oreodon* (oligocén), b: *Leptomeryx* (oligocén), c: *Blastomeryx* (alsó miocén), d: *Merycodus* (középső miocén), e: *Camelus* (pliocén-jelenkor). MATTHEW, ROMER és SCOTT szerint. — A vastag vonal az a ábrán a végtag tengelyét jelenti, amely ezeknél a paraxon formáknál a III. és IV. ujj között halad. (v. ö. 11a ábra.)

LITERATUR — IRODALOM.

- ABEL, O.: Das biologische Trägheitsgesetz. — Biol. generalis, 4, 1—102, 50 Abb. 1. Tab., Taf. 1. Wien u. Leipzig 1928.
- : Paläobiologie und Stammesgeschichte. — X u. 423 S., 224 Abb., Jena (Fischer) 1929.
- BALTZER, F.: Über Einheit und Spezialisierung in der tierischen Entwicklung. — Verh. schweiz. naturf. Ges., 122. Jahresvers. 1942 Seiten, 59—66, Aarau 1942.
- BERG, L. S.: Nomogenesis or Evolution determined by Law. — XVIII u. 477 S., 33 Abb., London (Constable) 1926.
- BEURLEN, K.: Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. — Fortschr. Geol. u. Palaeont., 8, H. 26, VIII u. 317—586, 82 Abb., Berlin 1930.
- : Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. — VIII u. 264 S., Jena (Fischer) 1937.
- : Abstammungstheoretische Deutungen der Stammesgeschichte. — Z. ges. Naturw., 9, 49—65, Berlin-Dahlem 1945.
- BUCHNER, P.: Spezialisierung und Entwicklung. — Leipziger Universitätsreden, H. 5, 39 S., Leipzig (Barth) 1940.
- VON BUDDENBROCK, W.: Über die Beziehungen zwischen vergleichender Anatomie und Genetik. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Eulenzeichnung. — Nova Acta Leopold., Abh. k. Leopold.-Carol. deutsch. Akad. Naturf., n. F. 9, Nr. 64, 657—661, 2 Abb., Halle (Saale) 1940.
- BURGEFF, H.: Konstruktive Mutationen bei *Marchantia*. Vererbungsversuche zur Frage der Evolution der Lebermoose. — Naturwissenschaften, 29, 289—299, 25 Abb., Berlin 1941. — [1941a.]
- : Progressive Mutationen bei der Lebermoos-Gattung *Marchantia*. — Biol. Zbl., 61, 337—360, 25 Abb., Leipzig 1941. [1941b.]

DARWIN, C.: Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe um's Dasein. Übers. v. H. G. BRONN; nach der 6. engl. Aufl. durchges. u. ber. v. J. V. CARUS. — VIII u. 592 S., Portr., Stuttgart (Schweizerbarth) 1876.

DOBZHANSKY, Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder LERCHE. — VIII u. 252 S., 22 Abb., Jena (Fischer) 1939.

DÜRKEN, B.: Entwicklungsbiologie und Ganzheit. Ein Beitrag zur Neugestaltung des Weltbildes. — VI u. 207 S., 56 Abb., Leipzig u. Berlin (Teubner) 1936.

EAST, E. M.: Genetic aspects of certain problems of evolution. — Amer. Naturalist, 70, 145—158, New York 1936.

GOLDSCHMIDT, R.: The material basis of evolution. — XII u. 456 S., 85 Abb., New Haven (Yale Univ. Press) 1940.

GREGORY, W. K.: The Rôles of Undeviating Evolution and Transformation in the Origin of Man. — Amer. Naturalist, 69, 385—404, 12 Abb., New York 1935.

GROSS, W.: Paläontologische Hypothesen zur Faktorenfrage der Deszendenzlehre. Über die Typen- und Phasenlehren von SCHINDEWOLF und BEURLEN. — Naturwissenschaften, 31, 237—245, Berlin 1943.

HAACKE, W.: Gestaltung und Vererbung. Eine Entwicklungsmechanik der Organismen. — VIII u. 337 S., 26 Abb., Leipzig (Weigel) 1895.

HARTMANN, M.: Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben. — IX u. 756 S., 564 Abb., 1 Taf., Jena (Fischer) 1927.

HEBERER, G.: Makro- und Mikrophylogenie. — Der Biologe, 11, 169—180. 2 Abb., München u. Berlin 1942.

— : Das Typenproblem in der Stammesgeschichte. — In: Die Evolution der Organismen, hrsg. v. G. HEBERER, 545—585, 17 Abb., Jena (Fischer) 1943. — [1943a.]

— : „Experimentelle Phylogenetik“ und Typensprunglehre. — Der Biologe, 12, 248—253, München u. Berlin 1943. — [1943b.]

HORN, W.: Über „vergessenes“ biologisches Wissen. (3 kurze historische Skizzen — 3 geistreiche Arbeitshypothesen aus alter Zeit.) — Arb. physiol. u. angew. Entomol. Berlin-Dahlem, 3, 238—243, Berlin-Dahlem 1936.

JAEKEL, O.: Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. — Verh. V. int. Zool.-Congr. Berlin 1901, 60 S., 28 Abb., Jena (Fischer) 1902.

JENNINGS, H. S.: Genetic variations in relation to evolution. A critical inquiry into the observed types of inherited variation, in relation to evolutionary change. — 138 S., 21 Abb., Princeton (Univ. Press) u. Oxford (Univ. Press) 1935.

KÖLLIKER, A.: Über die DARWIN'sche Schöpfungstheorie. — Z. wiss. Zool., 14, 174—186, Leipzig 1864.

— : Allgemeine Betrachtungen zur Descendenzlehre. In: Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien. — Abh. senckenberg. naturf. Ges., 8, 206—237, Frankfurt a. M. 1872.

KÜHN, A.: Grundriß der Vererbungslehre. — VIII u. 164 S., 115 Abb., Leipzig (Quelle & Meyer) 1939.

KÜHNE, K.: Die Vererbung der Variationen der menschlichen Wirbelsäule. — Z. Morphol. u. Anthropol., 30, 1—221, 185 Abb., 27 Tab., Stuttgart 1931. (Ferner: 34, 1934; 35, 1936.)

KÜHNELT, W.: Prinzipien der Systematik. — Handb. Biol., hrsg. v. L. VON BERTALANFFY, 6, 1—16, Abb. 1—12, Taf. 1, Potsdam (Athenaion) 1942.

PARR, A. E.: Adaptiogenese und Phylogenese. Zur Analyse der Anpassungserscheinungen und ihrer Entstehung. — Abh. Theorie organ. Entwicklung, 1, 60 S., Berlin 1926.

PHILIPTSCHENKO, J.: Variabilität und Variation. — VII u. 101 S., 4 Abb., Berlin (Borntraeger) 1927.

PLATE, L.: Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus. — 4. Aufl., XV u. 650 S., 107 Abb., Leipzig u. Berlin (Engelmann) 1915.

REINIG W. F.: Elimination und Selektion. Eine Untersuchung über Merkmalsprogressionen bei Tieren und Pflanzen auf genetisch- und historisch-chorologischer Grundlage. — VIII u. 146 S., 29 Abb., Jena (Fischer) 1938.

— : Die genetisch-chorologischen Grundlagen der gerichteten geographischen Variabilität. — Z. induct. Abstamm.- u. Vererbungslehre, 76, 264—308. 15 Abb., Berlin 1939.

RENSCH, B.: Die paläontologischen Evolutionsregeln in zoologischer Betrachtung. — Biol. generalis, 17, 1—55, 7 Abb., Wien 1943.

ROMER, A. S.: Vertebrate Paleontology. — VII u. 491 S., 359 Abb., Chicago (Univ. Press) 1933.

SCHINDEWOLF, O. H.: Entwurf einer Systematik der Perishinecten. — Neues Jb. Mineral. usw., Beil.-Bd. (B) 52, 309—343, 4 Abb., Stuttgart 1925.

— : Das Problem der Menschwerdung, ein paläontologischer Lösungsversuch. — Jb. preuß. geol. Landesanst., 49, (1928), II, 716—766, 30 Abb., Berlin 1929. — [1929a.]

— : Ontogenie und Phylogenie. — Palaeont. Z., 11, 54—67, Berlin 1929. — [1929b.]

— : Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. — VII u. 108 S., 34 Abb., Berlin (Borntraeger) 1936.

— : Beobachtungen und Gedanken zur Deszendenzlehre. — Acta biotheoret., 3, 195—212, 6 Abb., Leiden 1937. — [1937a.]

— : Geologisches Geschehen und organische Entwicklung. — Bull. geol. Inst. Upsala, 27, (WIMAN-Festschr.), 166—188, 1 Kt., Upsala 1937. — [1937b.]

— : Stammesgeschichtliche Ergebnisse an Korallen. — Palaeont. Z., 21, 321—340, 4 Abb., Berlin 1939. — [1939a.]

— : Zur Kenntnis von *Pericleites* RENZ und verwandter paläozoischer Ammonoiten. — Jb. preuß. geol. Landesanst., 59, (1938), 423—455, 17 Abb., Berlin 1939. — [1939b.]

— : Zur Theorie der Artbildung. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1939, 368—384, 2 Abb., Berlin 1940. — [1940a.]

— : „Konvergenzen“ bei Korallen und bei Ammonoiten. — Fortschr. Geol. u. Palaeont., 12, H. 41, VII u. 389—492, 33 Abb., 1 Taf., Berlin 1940. — [1940b.]

— : Einige vergessene deutsche Vertreter des Abstammungsgedankens aus dem Anfange des 19. Jahrhunderts. — Palaeont. Z., 22, 139—168, Berlin 1941. — [1941a.]

— : Zur Kenntnis der Heterophylliden, einer eigentümlichen paläozoischen Korallengruppe. — Palaeont. Z., 22, 213—306, 54 Abb., Taf. 9—16, Berlin 1941. — [1941b.]

— : Entwicklung im Lichte der Paläontologie. — Der Biologe, 11, 113—125, 1 Abb., München u. Berlin 1942. — [1942a.]

— : Evolution im Lichte der Paläontologie. Bilder aus der Stammesentwicklung der Cephalopoden. — Jenaische Z. Med. u. Naturw., 75, 324—386, 10 Abb. Jena 1942. — [1942b.]

— : Zur Kenntnis der Polycoelien und Pterophyllen. Eine Studie über den Bau der „Tetrakorallen“ und ihre Beziehungen zu den Madreporarien. — Abh. Reichsamts Bodenforsch., n. F. 204, 324 S., 155 Abb., 36 Taf., Berlin 1942. — [1942c.]

— : Zur Frage der sprunghaften Entwicklung. — Der Biologe, 12, 238—247, München u. Berlin 1943.

SCHUSTER, J.: Idealistische Morphologie als Gegenwartsproblem. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1928, 189—212, Berlin 1929.

SEWERTZOFF, A. N.: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. — XIV u. 371 S., 131 Abb., 24 Diagr., Jena (Fischer) 1931.

STUBBE, H.: Mutation und Art-Entstehung. — Umschau, 46, 116—118, 5 Abb., Frankfurt a. M. 1942.

STUBBE, H. & VON WETTSTEIN, F.: Über die Bedeutung von Klein- und Großmutationen in der Evolution. — Biol. Zbl., 61, 265—297, 9 Abb., 8 Tab., Leipzig 1941.

TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W.: Genetik und Evolutin. (Bericht eines Zoologen.) — Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre, 76, 158—219, 44 Abb. Berlin 1939.

TRUSHEIM, F.: Triopsiden (Crust. Phyll.) aus dem Keuper Frankens. — Palaeont. Z., 19, (1937), 198—216, 10 Abb., 2 Taf., Berlin 1938.

ULRICH, H.: Allgemeine Genetik (einschl. Genphysiologie). Genetik und Artbildung. — Fortschr. Zool., n. F. 6, 215—267, 1 Abb., Jena 1942.

WEDEKIND, R.: Über Virenzperioden (Blüteperioden). — Sber. Ges. Beförder. ges. Naturw. Marburg, 1920, 18—31, 2 Tab., Marburg 1920.

WESTENHÖFER, M.: CARL VON LINNÉ und das Problem der Entstehung der Arten. — Die medicin. Welt. 1936. Nr. 12 u. 14, 16 S., 1 Bildn., Berlin 1936.

WOLSKY, A.: Über einen blinden Höhlengammariden, *Niphargus aggtelekiensis* DUDICH, mit Bemerkungen über die Rückbildung des Gammaridenauges. — Verh. int. Vereinig. theoret. u. angew. Limnol., 7, 449—463, 6 Abb., Stuttgart 1935.

WOLTERECK, R.: Philosophie der lebendigen Wirklichkeit. 2. Ontologie des Lebendigen. — XVI u. 484 S., 5 Abb., Stuttgart (Enke) 1940.

ZIMMERMANN, W.: Die Methoden der Phylogenetik. — In: Die Evolution der Organismen, hrsg. von G. HEßERER, 20—56, 8 Abb., Jena (Fischer) 1943.