

Bemerkungen
zur
„Lepidopteren-Fauna von Estland“
und
Betrachtungen über das Artproblem

von

Mag. zool. **Wilhelm Petersen**, Reval.

Sonderabdruck aus: „Beiträge zur Kunde Estlands“
1924, X. Bd., Heft 4, S. 176—196.

ESTICA

A-3254.

Ent.



~~4820~~
29576

**Bemerkungen zur „Lepidopteren-Fauna von Estland“ und
Betrachtungen über das Artproblem.**

(Mit 1 Tafel Abbildungen.)

W. Petersen-Reval.

In einer Arbeit, die unter dem Titel „Lepidopteren-Fauna von Estland“ im Frühling 1924 erschienen ist, habe ich es versucht, ein möglichst vollständiges Verzeichnis der bisher in Estland beobachteten Schmetterlinge zusammenzustellen. Als Südgrenze des Gebiets ist hierbei die estnisch-lettische Sprachgrenze angenommen, die in einer S-förmig gekrümmten Linie von Haynasch an der Westküste über Walk nach dem Süden des Peipus-Sees ziehend das Ostbaltikum in zwei wohl politisch, aber nicht physikalisch natürliche Hälften zerlegt. Als Material für diese Untersuchungen diente mir unter anderem das Resultat meiner Sammeltätigkeit, die sich an verschiedenen Punkten dieses Gebiets über reichlich 50 Jahre ausgedehnt hatte. Außer der Feststellung der in unserem Gebiet gefundenen Arten beschäftigte sich meine Arbeit auch mit der Frage der Herkunft unserer Fauna und ihren Beziehungen zu den nächsten Nachbarfaunen und anderen Teilen des palaearktischen Gebiets (d. h.

Europa + Nordafrika + Asien nördlich des Himalaya). Da während der Eiszeit unser Gebiet sicher mit Eis und Schnee bedeckt und für unsere jetzige Schmetterlingswelt unbewohnbar war, erhebt sich die Frage, wohin unsere Tierwelt durch die Eiszeit verdrängt wurde, und woher sie nach dem Schwinden des Gletschermantels wieder einwanderte.

Bis jetzt galten allgemein Sibirien und Zentralasien hauptsächlich als der Wiederbelebungs-herd für Nord- und Mitteleuropa nach der Glazialperiode. Dieser Annahme mußte ich auf Grundlage meines umfangreichen Tatsachenmaterials in schärfster Form entgegen-treten, und zwar lag meinem Widerspruch gegen die bisherige Annahme folgende Erwägung zugrunde. Wurde unsere Fauna durch die Kälte in Gegenden verdrängt, die auf der Höhe der Eiszeit noch bewohnbar waren, so mußte ein mehr oder minder bedeutender Teil von Arten, die besonders für den Norden Europas charakteristisch sind, sich auch heute noch auf den Gebirgen in jenen Gebieten, oder auf den Gebirgen, welche jene Gebiete umgeben, finden, indem sie beim Weichen der Kälte dort einwanderten. So beherbergte der 300 Kilometer breite eisfreie Gürtel Zentraleuropas während der Höhepunkts der Übergletscherung mindestens noch alle die Arten, welche heute im Norden und in entsprechender Höhenlage im deutschen Mittelgebirge oder den Alpen vorkommen, im dazwischen-liegenden Tieflande aber fehlen, weil das Klima dieses Tieflandes nicht mehr dem rauheren Klima der früheren nordischen Heimat mit der entsprechenden Pflanzenwelt entsprach. Oder umgekehrt finden sich gewisse Arten heute nur noch auf den Gebirgen des Südens und im Norden, so kann mit Sicherheit angenommen werden, daß sie während der Glazialzeit Bewohner des dazwischen-liegenden Gebiets waren, also den sogenannten Glazialrelikten zu-zuzählen sind. Eine spätere postglaziale Verbreitung oder Ver-schleppung aus dem Norden fort über weite dazwischenliegende Gebiete etwa nach dem Hochgebirge der Alpen oder umgekehrt zur Erklärung dieses Phänomens heranzuziehen, gilt ebenso als aus-geschlossen, wie etwa eine spontane Entstehung identischer Arten unabhängig voneinander an verschiedenen Punkten unserer Erd-oberfläche. Mit diesen scharfbegrenzten Möglichkeiten werden wir aus der augenblicklichen Verbreitung gewisser Tiere ein Material gewinnen können, das geeignet ist, uns Aufschlüsse über Zustände und Vorgänge auf unsere Erdoberfläche zu geben, die geologisch weit zurückliegen. Erweist sich nun, daß Gebirge wie der Kaukasus oder die zentral- und westasiatischen Gebirge keine unserem Nor-den eigentümlichen Arten besitzen, so läßt sich mit größter Wahr-scheinlichkeit der Schluß ziehen, daß die europäische Fauna nicht bis an den Fuß jener Gebirge durch die Eiszeit verdrängt wurde. Nun zeigt es sich in der Tat, daß im Gegensatz zu der großen Zahl von Arten, die der Norden Europas mit den europäischen Alpen gemeinsam besitzt, der Kaukasus, die Gebirge West- und Zentral-

asiens sowie Westsibirien wenig oder gar keine Anklänge an die Charaktertiere unseres Nordens zeigen. Dadurch verliert die bisher gültige Hypothese jeden Boden, nach welcher Sibirien oder das Pamir als postglazialer Wiederbelebungsherd für unsere nord- und mitteleuropäische Fauna zu gelten haben.

Bei diesem Stande der Dinge wären wir in einiger Verlegenheit über den Verbleib unserer Tierwelt während der Kälteperiode, denn daß der schmale bewohnbare Gürtel in Mitteleuropa nicht ausreichende Lebensmöglichkeiten für die gesamte Tierwelt bieten konnte, liegt auf der Hand, besonders da hier zeitweilig der Tundren-Charakter vorherrschte. Diese Verlegenheit wird dadurch behoben, daß wir im nichtübergletscherten Ural mit seinem Vor- gelände ein Gebiet besitzen, das alle Bedingungen für die Aufnahme und Erhaltung der europäischen Fauna während der Eiszeit erfüllt. Besonders günstig wirkt hier, daß das Gebirge sich von Norden nach Süden erstreckt und von der Übergletscherung nur im nördlichsten Teil betroffen wurde. Trotzdem das Uralgebiet noch lange nicht genügend erforscht ist, besonders was den nördlichsten Teil desselben betrifft, so können wir doch heute schon sagen, daß es, was die Schmetterlinge betrifft, zu den reichsten Gebieten der großen palaearktischen Region gehört. Ungefähr 90% der bei uns in Estland vorkommenden Arten findet sich auch heute noch im Uralgebiet und wahrscheinlich wird diese Zahl bei weiterer Erforschung desselben noch erhöht werden. Wenn nun auch bei der im größten Teil des Europäischen Rußlands nachgewiesenen Gletscherbedeckung auch östlich davon eine allgemeine Herabsetzung der Temperatur eintreten mußte, so brauchte im Ural nur eine Verschiebung von Norden nach Süden einzutreten, um den Organismen die entsprechenden Lebensbedingungen zu schaffen. Die Anpassung der Insekten an klimatische Veränderungen bewegt sich dabei oft in recht weiten Grenzen. Einen Beleg dafür bietet beispielsweise der als große Seltenheit geschätzte Bärenspinner *Arctia flavia* Füßl., der in Europa nur in den Hochalpen nahe der Schneegrenze, und zwar mit zweijähriger Entwicklungsdauer vorkommt, und dessen Raupe bei Tage unter Steinen versteckt lebt, während er im mittleren Ural, z. B. in Jekaterinenburg seine Entwicklung in einem einzigen Jahr durchmacht, und man die Raupe nicht selten auf den Straßen der Stadt, und zwar in glühender Sonnenhitze, herumlaufen sieht. Nun ist es allerdings auffallend, daß die durch die Eiszeit aus der nördlichen Hälfte Europas verdrängten Tiere nicht bis zum Kaukasus vordrangen (beispielsweise fehlt auch unser Schneehaase, der doch in den Alpen vorkommt, im Kaukasus vollständig) und auch über den Ural hinaus bis an die Westabhänge der asiatischen Gebirge weiter wanderten und postglazial sich dort ansiedelten. Eine Lösung dieses Problems ergibt sich durch die Annahme, daß hier Barrieren in der Form ausgedehnter Wasserflächen vorlagen, die ein Hindernis für die weitere Verbreitung nach Süden und Osten bildeten. Geo-

logisch sind in der Tat eine weitere Ausdehnung des Kaspisees sowie eine weitsibirische Wasserfläche durch die dort vorhandenen Ablagerungen nachgewiesen, durch meine vorliegenden Untersuchungen ließen sich nun vielleicht Anhaltspunkte für die Dauer dieser Transgressionen gewinnen.

Auffallend ist es, daß wir im arktischen und borealen Gebiet Europas eine ganze Anzahl Arten mit Ostsibirien (dem Gebiet östlich der großen west-östlichen Wasserscheide) gemeinsam haben, die in Westsibirien bis zum Altai (exkl.) oder Zentralasien fehlen, wobei ein Teil dieser Arten zugleich im nördlichen Teil Nordamerikas vorkommt. Diese Arten können, meiner Ansicht nach als sichere Reste einer praeglazialen zirkumpolaren Fauna betrachtet werden und liefern durch ihre heutige geographische Verbreitung den Beweis, daß bei der damaligen Verteilung von Wasser und Land andere Straßen der Verbreitung gangbar waren, als heutzutage. Diese Ansicht habe ich schon 1887*) vorgebracht und in meiner jetzigen Abhandlung das Beweismaterial zu vervollständigen gesucht.

Bemerkenswert ist, daß die Karpathen und transsilvanischen Alpen im Gegensatz zu den Alpen der Schweiz und Tirols so wenig Charakterformen des Nordens in ihrem augenblicklichen Bestande haben. Wenn nicht die Möglichkeit vorläge, daß hier noch vieles übersehen ist, so müßte man zu besonderen Ansichten über die Vereisung dieser Gebirge oder zur Annahme bestimmter Barrièren zur Zeit der postglazialen Wiedereinwanderung Veranlassung haben.

Ein besonderes Kapitel im Bestande unserer estländischen Fauna bilden die Formen, welche, als Bewohner eines wärmeren Klimas, nur an ganz besonders geeigneten Lokalitäten und auch hier meist nur vereinzelt und in besonders günstigen Jahren bemerkbar auftreten, ohne daß die Möglichkeit einer zufälligen Zuwanderung in neuerer Zeit oder einer Verschleppung zugelassen werden kann. Ich habe sie „Litorina-Relikte“ genannt, weil ich annehme, daß sie in der auf die letzte Glazialperiode folgenden Ancyclus- und Litorina-Periode, die sich, wie bei uns nachgewiesen, durch ein merklich wärmeres Klima auszeichneten, eingewandert sind und in geeigneten „Refugien“ bis heute ausgedauert haben. Es ist gewiß nicht Zufall, daß sich solche Litorina-Relikte hauptsächlich auf den Inseln Ösel und Dago finden, auf dem Festlande aber in den Partien, die nur 0—10% Wald und Moorland besitzen. Im allgemeinen fallen unter meine Bezeichnung die bisweilen „pontische Arten“ oder die von Zerny**) „südrussische Steppenarten“ oder „mediterrane Arten“ genannten Formen, doch könnten darunter ebenso gut lusitanische Arten vorkommen. Nachdem ich die letzten zwei Jahre auf der

*) Die Lepid.-Fauna des Arktischen Gebiets von Europa und die Eiszeit. (Akad. d. Wissensch., St. Petersburg, 1887.)

**) Entwickl. und Zusammensetzung der Lepidopteren-Fauna Niederösterreichs. Verl. Zool. bot. Ges., Wien, 1912.

Insel Ösel Untersuchungen über die Litorina-Relikte vorgenommen habe und im nächsten Sommer dieselben zu beendigen hoffe, werde ich in der Lage sein, ausführlicher darüber zu berichten.

*

Wie ist nun das Tatsachenmaterial beschaffen, oder wie müßte es beschaffen sein, das den Tiergeographen berechtigt, aus der augenblicklichen Verbreitung der Tiere weitgehende Schlüsse bezüglich der Vorgänge zu ziehen, die zu dem jetzt bestehenden Zustande der Fauna eines Landes geführt haben? Als Grundlage dienen vor allem die Ergebnisse der geologischen Forschungen. Durch die Spuren, welche die Gletscher während der Glazialzeiten hinterlassen haben, sind wir imstande, uns ein einigermaßen genaues Bild über die Ausdehnung der Übergletscherung zu entwerfen und aus der Ablagerung von Pflanzen und Tierresten auch Schlüsse über die damalige Flora und Fauna in den vom Eise verschonten Gebieten sowie über die physikalischen Verhältnisse zu ziehen. Die fossilen Überreste aber fehlen im vorliegenden Fall für ganze große Tierklassen vollständig und da muß die augenblickliche Verbreitung der Organismen helfend eingreifen. Zweifelsohne bieten gerade die Schmetterlinge bei ihrer engen Abhängigkeit von der Pflanzenwelt im Larvenzustande ein ganz besonders brauchbares Material für die Behandlung zoogeographischer Fragen, zumal die Raupen einzelner Arten streng monophag sind.

Eine ganz besondere Schwierigkeit aber erwächst aus der Notwendigkeit, beim Vergleich der Formen aus verschiedenen Gegenden festzustellen, welche Formen örtlich wirklich identisch oder verschieden sind, welche nur den Wert von „Standortsmodifikationen“, geographischen Varietäten und zufälligen Aberrationen haben, oder aber als „*bonae species*“ zu betrachten sind. Nur wenn wir ein in dieser Beziehung zuverlässiges und einwandfreies Material besitzen, werden wir sichere Schlüsse machen können. Wir sehen, daß die biologischen Bedingungen sich bei gewissen Arten in einer Weise auswirken, daß wir oft nicht mehr wissen, ob es sich noch um dieselbe oder eine andere Art handelt. In einigen Familien und Gattungen der Schmetterlinge gibt es Art-Gruppen, die nach den landläufigen Bestimmungsmethoden überhaupt nicht sicher zu unterscheiden sind, oder wo wir auf die Meinung dieser oder jener Autorität angewiesen sind, die subjektiven Meinungen dieser Autoritäten aber oft genug auseinandergehen. Dadurch werden die Angaben in manchen Lokalfaunen vollständig wertlos, besonders in bezug auf Arten, bei denen die morphologischen Merkmale der Färbung und Zeichnung die Frage entscheiden sollen, und entscheidende biologische Tatsachen nicht zur Verfügung stehen, diese morphologischen Merkmale aber im höchsten Grade unsichere sind.

Diesem Übelstande muß nun in irgendeiner Weise Abhilfe geschafft werden, wenn auch nur durch ein Provisorium, und damit

komme ich auf einen Versuch, eine vorläufige Formulierung des Artbegriffes zu geben, um auf dieser Basis die Frage der Artverschiedenheit oder Artidentität der Formen von einem möglichst objektiven Standpunkt aus zu beurteilen. Man hört heute von Biologen nicht selten die Meinung, daß die heutige Biologie andere Aufgaben habe, als dem unfruchtbaren Artproblem nachzugehen. Dieser Verzicht ist doch schließlich nur darauf zurückzuführen, daß man auf die Lösung dieser Frage einstweilen hat verzichten müssen, da die Versuche von Lamarck und Darwin zum größten Teil Schiffbruch erlitten haben, die Mutationslehre sich als unzureichend erweist und der Neovitalismus sich auf Wege begibt, die verstandesmäßig nicht mehr kontrolliert werden können. Ohne eine bestimmte Formulierung des Artbegriffes kommen wir aber nicht aus. Der Biologe muß wissen, an welchen Arten von Pflanzen oder Tieren er seine Beobachtungen macht; der Pflanzengeograph oder Tiergeograph kann überhaupt nicht arbeiten, wenn er die Objekte, mit denen er operiert, nicht bei Namen nennen kann, oder wenn beispielsweise nicht festgestellt werden kann, ob eine Schmetterlingsart oder ein Netzflügler vom Nordkap artgleich ist mit einer Form, die sonst nur noch am Großglockner vorkommt.

Eine möglichst objektive und sichere Bestimmung einer Schmetterlingsart kann meiner Ansicht nach am besten auf Grundlage der morphologischen Verhältnisse an den Generationsorganen erfolgen. In der vorliegenden „Lepidopteren-Fauna von Estland“ ist (zum erstenmal in einer Lokalfauna) der Versuch gemacht worden, nach Möglichkeit die Arten unserer Fauna und des höheren Nordens nicht nur nach ihrem äußeren Kleide, sondern auch nach den anatomischen Merkmalen ihres Geschlechtsapparats mit Formen aus anderen Gegenden, besonders den Gebirgstieren des Südens zu vergleichen. Dieses war vielleicht der mühsamste Teil meiner Arbeit. Leider war mein Vergleichsmaterial nicht immer ausreichend, doch war es mir von außerordentlichem Nutzen, daß meine gesamte lappländische Ausbeute an Mikropteren noch unserem Altmeister Professor P. C. Zeller zur Bestimmung vorgelegen hat. Bei der anatomischen Bearbeitung habe ich die Überzeugung gewonnen, daß die Arten gewisser Genera, wie z. B. *Melitaea*, *Hesperia*, *Cnephassa*, *Scoparia*, *Coleophora*, *Swammerdamia*, vieler Gelechiden etc. nicht nach äußeren Merkmalen der Färbung und Zeichnung zu unterscheiden sind, und daß ihre Identität oder Artverschiedenheit bei Vergleich mit Exemplaren aus anderen Gegenden nur nach anatomischer Prüfung der einschlägigen Organe nachgewiesen werden kann. Diese Methode der Untersuchung bietet außerdem noch die Möglichkeit der sicheren Bestimmung von Exemplaren, deren mangelhafter Zustand eine solche sonst nicht zulassen würde, wie z. B. bei den *Eupitheci*en. Dieser Vorzug ist gerade für Lokalfauna von großer Bedeutung.

Da ich nun meine Untersuchungen auf eine besondere Auffassung des Artbegriffes gegründet habe, bin ich eine Erklärung für diese

Auffassung schuldig und will es versuchen, dieselbe in größter Kürze zu geben, indem ich mir eine ausführliche Behandlung der Frage für später vorbehalte.

Meine provisorische Fassung des Artbegriffes, die ich aus dem Studium der Insekten gewonnen habe, würde kurz folgendermaßen lauten:

Die Art ist eine Geschlechtsgenossenschaft; die Zugehörigkeit zu derselben findet neben anderen morphologischen Eigenschaften ihren präzisesten morphologischen Ausdruck in den Generationsorganen.

Die Art ist also in erster Linie ein physiologischer Begriff.

Die sogenannten Vererbungsgesetze, die eine Vererbungssubstanz (Kleinplasma) voraussetzen, erklären die Konstanz der Formen in der Generationenfolge. Beeinflussung des Keimplasmas durch physikalische und chemische Reize oder die Wirkung einer Orthogenese (Entwicklungsrichtung) innerhalb desselben, bewirken Veränderungen, die zu neuen Formen führen. Bei einer dauernden Fixierung neuer Charaktere oder neuer Kombinationen vorhandener Charaktere in der Generationenfolge spielt Isolierung der Träger dieser neuen Eigenschaften in irgendeiner Form (räumliche, zeitliche oder physiologische Isolierung) die wichtigste Rolle.

Daß diese aus dem Studium der Insektenwelt gewonnenen Anschauungen über Art und Artentstehung sich nicht auf die Insekten beschränken, ist selbstverständlich. Bei den höheren Tieren mit kompliziertem Nervensystem wird die Untersuchung der tiefer liegenden Ursachen der geschlechtlichen Anziehung oder Entfremdung und ihre Bedeutung für die Isolierung von besonderem Interesse sei.

Um die Beweiskräftigkeit des Materials, das mich zu diesen Ansichten über die Art geführt hat, zu prüfen, dürfte es am zweckmäßigsten sein, wenn ich den historischen Gang meiner Untersuchungen schildere.

Nachdem ich auf mehreren größeren Reisen eine große Anzahl „neuer Arten“ von Schmetterlingen gesammelt hatte und mich an die Beschreibung derselben machte (darunter befanden sich z. B. einige Hundert neuer Pyraliden aus Süd-Amerika), erkannte ich sehr bald, daß die üblichen Methoden der bisherigen Handhabung des Artbegriffs dem subjektiven Ermessen einen zu weiten Spielraum ließen und in vielen Fällen vollständig versagten, wo es an ergänzenden biologischen Daten mangelte. Das führte mich darauf, auch die inneren Organe aus verschiedenen Ordnungen der Insekten einer vergleichenden Untersuchung zu unterziehen, worauf ich mich dann im weiteren Verlaufe hauptsächlich auf die Schmetterlinge beschränkte, für welche Ordnung mir am meisten systematische Vorkenntnisse zur Verfügung standen. Diese Untersuchungen wurden 1890 begonnen und dauern heute noch fort. Ich untersuchte vergleichend-

anatomisch das Nervensystem, das Tracheensystem, die Mundteile in Verbindung mit dem Verdauungstraktus und die männlichen und weiblichen Generationsorgane. „Es zeigte sich, daß eine ganze Reihe von Merkmalen, die in der Ontogenese vorübergehend auf-treten, an jetzt lebenden Imagines gewisser Arten persistent ge-blichen ist. Mit Hilfe dieser Merkmale wurde nun festgestellt, welche Gruppen von Schmetterlingen den primitiven Typus am meisten bewahrt haben, und welche die stärksten sekundären Umbildungen erfahren haben. Es ergab sich ferner, daß gewisse Gruppen in bezug auf alle untersuchten Organsysteme, Nervensystem, Verdauungs-traktus, Mundteile, männliche und weibliche Generationsorgane, in gleicher Weise ein primitives Verhalten zeigten.“ *)

Das brauchbarste Material ergab das System der Generations-organe, weil es die mannigfaltigsten Abstufungen aufwies, der Werde-gang der endgültigen Form sich aus der vollständigsten Kette von Zwischenformen herauslesen ließ, und weil in dem ganzen Apparat Teile, welche bei verschiedenen Arten entsprechend große Verschie-denheiten in der Bildung aufwiesen, ihrer Natur nach offensichtlich einer funktionellen Anpassung entrückt, nicht einer solchen ihre Entstehung verdankt haben konnten. Ein Leitmotiv in der phyleti-schen Entwicklung des männlichen Apparats gab vor allem das Bestehenbleiben ursprünglich paarig angelegter Organteile ab, oder ihre mehr oder weniger erfolgte sekundäre Verschmelzung in der Mittellinie zu unpaarigen Gebilden.

Hier haben wir es, wie die vergleichende Anatomie lehrt, mit einem allgemeinen Zug in dem Bau des bilateralen Tierkörpers zu tun.

Am weiblichen Apparat war von besonderer Bedeutung das Ver-halten des Ausführungsganges der Ovarialröhren und des Verbin-dungsganges zwischen Ovidukt und der Bursa copulatrix, der Samen-tasche, den ich Ductus seminalis genannt habe. Es zeigt sich hier ein Merkmal von außerordentlicher Mannigfaltigkeit und von weit-tragender Bedeutung für die Erkennung primitiver oder sekundär vorgeschrittener Bildungen.*) Als allgemeiner Charakter sei hier gleich die auffallende Konstanz der Bildungen erwähnt, die bei ein-zelnen Arten durch die Untersuchung zahlreicher Exemplare be-wiesen wurde.

Ungefähr gleichzeitig mit meiner Arbeit wurden von Spuler seine grundlegenden phylogenetischen Untersuchungen des Geäders mit Berücksichtigung der Ontogenese ausgeführt. In dem Zusammen-treffen unserer Resultate in allen wesentlichen Punkten, trotzdem unserer Untersuchung ein total verschiedenes Material zugrunde lag, sehe ich nicht nur einen Beweis für die Wichtigkeit des Geäders in

*) Beitr. z. Morphologie der Lepidopteren. Akad. der Wissensch. Pe-tersburg, IX. 1900.

*) Näheres darüber findet sich in meiner Abhandlung über die Sperma-tophoren der Schmetterlinge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bnd., 88, 1907, S. 117.

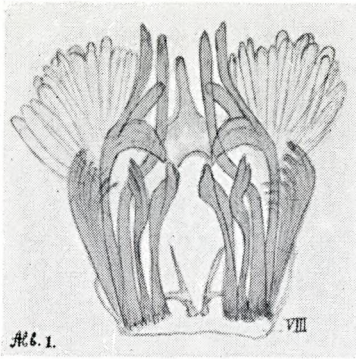


Abb. 1.

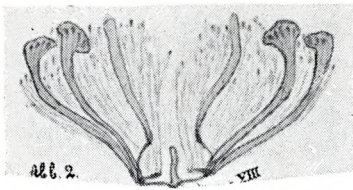


Abb. 2.

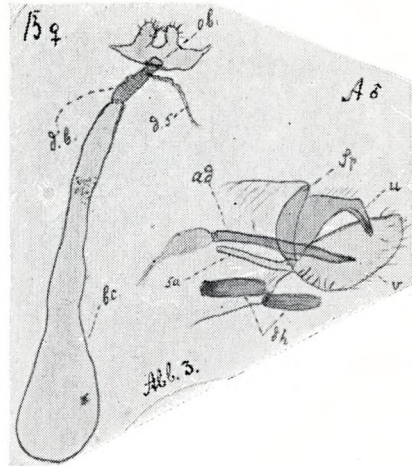


Abb. 3.

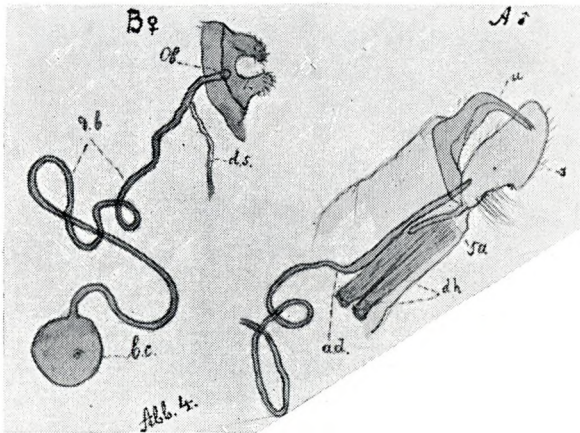


Abb. 4.

- Abb. 1. *Salebria albariella* Z. Duftapparat des Männchens am VIII. Abdominalsegment; 50× Vergr.
 „ 2. *Salebria fusca* Hw. Duftapparat des Männchens am VIII. Abdominalsegment (Sternit); 16× Vergr., nach Mazerationspräparaten.
 „ 3. *Swammerdamia caesiella* Hb.
 „ 4. *Swammerdamia compunctella* H.S.
 Kopulationsapparate in 50× Vergr. nach Mazerationspräparaten.
 A: u Uncus; v Valva; sa Saccus; ad Adocagus; dh Dufthaarbüschel; Sp Seitenplatte.
 B: ob Ostium bursae; db Ductus bursae; bc Bursa copulatrix; dc Ductus seminalis.

der Systematik der Insekten, das durch Spuler erst seine wissenschaftliche Grundlage erhielt, sondern auch für den hohen Wert, welche andererseits die Formverschiedenheiten an den Generationsorganen für die Systematik überhaupt und sonst für den Begriff der Art und die Entstehung der Arten haben.

Bei der weiteren Fortführung meiner Untersuchung gelangte ich zu dem Resultat, daß der Geschlechtsapparat der Insekten im allgemeinen und der Schmetterlinge im besonderen sich in drei Gruppen von Organteilen gliedert, die unter sich zum Teil in enger Korrelation stehen. Diese Gruppen sind:

I. Ordnung. Die Keimdrüsen mit ihren Ausführungsgängen und den dazu gehörigen Drüsen;

II. Ordnung. Der Kopulationsapparat;

III. Ordnung. Die Duftapparate nebst Perzeptionsorganen für die produzierten Duftstoffe oder tonerzeugenden Organe mit den entsprechenden chordo-tympanalen Organen, also allgemein: Hilfsorganen für das Sichfinden der Geschlechter und die Erkennung der Artgenossen.

Die Organe I. Ordnung, die Keimdrüsen samt den akzessorischen Drüsen lassen uns hauptsächlich die Grundfrage lösen, welche Formen oder Formengruppen den mehr oder weniger primitiven, welche den stärker differenzierten Abteilungen des Systems zuzuzählen sind.

Die Organe II. Ordnung, die Kopulationsorgane, zeigen den Familien-, Gattungs- und Artcharakter an. In beiden Ordnungen handelt es sich um rein morphologische Charaktere, während bei den Organen der III. Ordnung ein physiologisches Moment hinzukommt.

Hier handelt es sich nur um Artcharaktere, die in erster Linie im Duftstoff liegen, also nur physiologisch unterschieden werden können, die aber bei den Schmetterlingen häufig auch morphologisch einen spezifischen Ausdruck finden und von der einfachen Duftschuppe nebst der zugehörigen Drüsenzelle bis zu dem oft höchst komplizierten Bau eines Duftorgans führen, in dem bisweilen eine einzige der zahlreichen Duftschuppen durch ihre Form ein sicheres Erkennungszeichen für die Art abgibt. Als Beweis für ein derartiges Verhalten kann ich unter den Phycideen z. B. den wunderbar gebauten männlichen Duftapparat von *Salebria palumbella* F. oder *Salebria albariella* Z. anführen. Ein gleicher Bau der Duftorgane bei verschiedenen Arten braucht nun durchaus nicht ein Zeichen für die Produktion gleicher Duftstoffe zu sein, — bei der Gattung *Eupithecia* ist das z. B. sicher nicht der Fall — finden sich aber Verschiedenheiten im Bau dieser Organe, so kann man mit Sicherheit auf verschiedene physiologische Wirksamkeit derselben schließen. Man hat sicher den Duftstoffen und Duftorganen bisher bei der Frage der Artbildung nicht die genügende Aufmerksamkeit geschenkt, und

deshalb glaubte ich diesem Kapitel eine ausführliche Behandlung schenken zu dürfen. *)

In der artenreichen Familie der Phycideen, deren Arten oft sehr schwer zu unterscheiden sind, habe ich, ganz im Gegensatz zu der Gattung *Eupithecia*, alle von mir untersuchten zahlreichen Arten im männlichen Geschlecht durch verschieden gebaute Duftapparate unterscheidbar gefunden (siehe dazu Abt. I. u. II.). — Während bei den Männchen gewöhnlich Duftschuppen oder Dufthaarbüschel zur Abgabe und Verbreitung der Duftstoffe dienen, liegen beim Weibchen die Duftdrüsen als *Glandulae odniferae* am Ausgange des Ovidukts oder es übernehmen die Kittdrüsen, *Glandulae sebaceae*, stellvertretend die Funktionen derselben und an den den rhythmischen Bewegungen des Ovidukts kann man bei einem die Männchen anlockenden Weibchen das Ausstoßen der Duftstoffe beobachten. Es ist klar, daß es bei jeder Art zwei Sorten von Duftstoffen geben muß; die eine Sorte wirkt nur auf die Männchen, die andere nur auf die Weibchen. Es gibt also bei den Insekten mindestens doppelt soviel verschiedene Düfte als Arten, wenigstens nach dem Effekt zu urteilen.

Ein Weibchen lockt durch seine Duftstoffe immer nur Männchen der gleichen Art an, und es sind nur sehr wenig Beispiele bekannt, daß ausnahmsweise auch ein Männchen einer anderen Art angelockt wurde, wobei dann merkwürdigerweise das Männchen einer im System weit entfernten Gruppe von Arten angehörte. Es scheint also, daß die wohl nur selten vorkommende Wiederholung von Duftstoffen nur bei sehr weit entfernten Verwandten vorkommt. Die perzipierenden Sinnesorgane liegen aller Wahrscheinlichkeit nach in den Fühlern (wie experimentell nachgewiesen ist), oder vielleicht auch in den Tastern. Die Feinheit der Perzeption, die Reichweite und die Unterscheidungsfähigkeit sind bei Schmetterlingen ganz erstaunlich und beweisen schon die hohe Bedeutung dieser Organe. Die Feinheit des Geruchsvermögens tritt uns bei den Insekten auch außerhalb des Geschlechtslebens überall entgegen; wir brauchen nur daran zu denken, mit welcher Sicherheit bei den Ameisen der spezifische Nestgeruch verschiedener Nester selbst von Tieren derselben Art erkannt wird.

Wenn wir nun fragen, wovon die Qualität der Duftstoffe abhängen mag, so werden wir wohl kaum fehlgehen, wenn wir den Extraktivstoffen der Pflanzen, von denen die Raupen ihre Nahrung beziehen, einen Einfluß auf die Endprodukte der Drüsentätigkeit, hier die Duftstoffe, einräumen; die Abhängigkeit der Drüsentätigkeit und ihrer Produkte von der Nahrung ist eine Erscheinung, die wir auch sonst am tierischen Körper beobachten. Bei den Schmetterlingen sehen wir, daß die Weibchen der meisten Arten schon auf die

*) Vgl. hierzu auch meine Aufsätze im *Biolog. Centralblatt* 1903 S. 468 und 1904 S. 425, 471.

Stoffe abgestimmt sind, die sie im Raupenzustande mit der Nahrung ständig in sich aufgenommen haben und daher mit der größten Sicherheit die oft sehr verborgen wachsenden Futterpflanzen der Raupen zur Eiablage aufsuchen, was bei den streng monophag lebenden Arten ganz besonders deutlich hervortritt. Denken wir uns nun, daß aus Nahrungsmangel oder sonst einem anderen Grunde die Raupen einer Brut auf eine andere Futterpflanze übergehen, so werden erstens die aus dieser Brut hervorgehenden weiblichen Schmetterlinge wieder diese Futterpflanze zur Eiablage aufsuchen, zweitens aber liegt die Annahme sehr nahe, daß die neue Nahrung einen Einfluß auf die Duftstoffe beider Geschlechter ausüben wird, wodurch diese Brut und ihre Nachkommen den früheren Artgenossen entfremdet wird. Durch die geschlechtliche Entfremdung aber dem früheren Gros der Stammform gegenüber, bei gleichzeitiger geschlechtlicher Affinität untereinander, treten die Nachkommen dieser Brut als eine neue Geschlechtsgemeinschaft auf, die bestimmte morphologische Charaktere rein weiterzichten kann. So habe ich mir die Abtrennung einer Gruppe von Individuen einer Art von der Hauptmasse als eine Form der „physiologischen Isolierung“ gedacht, die zur Entstehung neuer Arten, im strengsten Sinne des Wortes, führen kann, wenn gleichzeitig mit der geschlechtlichen Entfremdung bestimmte neue morphologische Merkmale oder neue Kombinationen früher schon vorhandener Merkmale durch Reinzucht als erbfest dem Keimplasma einverleibt werden. Die geschlechtliche Entfremdung schützt vor Vermischung mit der Stammform, wobei durch Panmixie ein Zurückschlagen in die Stammform eaitreten müßte. Die gleichsinnige Veränderung der Duftstoffe könnte natürlich auch auf eine andere Weise, als durch die am nächsten liegende Annahme einer Veränderung der Nahrung erfolgen. Der Erfolg würde derselbe sein.

Von besonderer Bedeutung ist nun, daß unter den Merkmalen, welche bei der nun abgesonderten Gruppe als Artmerkmale auftreten, sich auch morphologische Eigentümlichkeiten finden, und zwar sehr häufig solche, die für ihre Träger nicht den geringsten Nützlichkeitswert zu haben brauchen, so daß ihre Weiterzucht durch die Darwin'sche Selektion hier vollständig ausgeschlossen werden muß. Ich habe solche Charaktere „indifferente Merkmale“ genannt, und obwohl zugegeben werden muß, daß es in vielen Fällen sehr schwierig ist, die Wertlosigkeit eines Merkmals für die Erhaltung einer Art zu beweisen, besitzen wir doch gerade bei den Schmetterlingen eine große Menge von Beispielen, wo Arten unter ganz ähnlichen biologischen Bedingungen — auf eng begrenztem Terrain zu derselben Zeit nebeneinander fliegend — sich durch höchst geringfügige, aber dabei konstante Merkmale in Färbung oder Zeichnung unterscheiden. Eine geschlechtliche Vermischung mit der Stammform oder einer nahe verwandten Art (Bastardierung) müßte die arttrennenden morphologi-

schen Unterschiede in kürzester Zeit wieder auslöschen, daher ist ein Bestehenbleiben derselben ohne *Isolierung* nicht denkbar. Wohl aber läßt sich verstehen, daß Merkmale, die in ihrer Vollendung einen deutlich ausgesprochenen Nützlichkeitswert haben, am Anfang ihrer Entstehung aber durchaus indifferenten Natur sind, auf dem Wege der physiologischen Isolierung festgehalten werden, bis sie durch eine glückliche Mutation eine besondere Bedeutung gewinnen können. Gerade das Vorhandensein solcher offensichtlich *indifferenten* Merkmale bei Arten, welche unter sehr ähnlichen Lebensbedingungen, dennoch geschlechtlich streng getrennt, niemals Bastardformen bildend, leben, hat mich auf den Gedanken gebracht, daß eine erbliche Fixierung solcher Charaktere als unterscheidender Artmerkmale auf dem Wege der physiologischen Isolierung vor sich gegangen sein mag. Jeder Kenner der Verhältnisse weiß, wie geringfügig oft die Unterschiede in den Merkmalen sind, die zur Unterscheidung und Erkennung gewisser Arten dienen, und ein wie geschärfstes Auge dazu nötig ist, um sie zu erkennen.

In seiner *Physiological Selection* hat *Romanes* den rein theoretischen Versuch gemacht, die Abtrennung einer Formengruppe und Ausbildung zu einer neuen Art durch zunehmende sexuelle Abneigung mit Wechselsterilität zu erklären, ohne aber über diese nicht greifbaren Faktoren und ihre Entstehung nähere Angaben zu machen. Ich glaube, daß, bei den Insekten wenigstens, die Duftstoffe, deren Wirksamkeit durch die einfache Beobachtung geprüft werden kann, uns in ihrer Mannigfaltigkeit die geschlechtliche Entfremdung sowohl wie auch die geschlechtliche Affinität verständlich machen. Die Differenzierung und eventuelle Neubildung der Duftstoffe zu erklären, dürfte auf keine großen Schwierigkeiten stoßen; bei den Schmetterlingen scheint dieser Prozeß mit den Nährstoffen der betreffenden Tiere resp. einem Wechsel in der Nahrung zu bestehen, obwohl im allgemeinen auch andere Faktoren hier mitwirken. Es ist bisher für die merkwürdige Tatsache keine Erklärung gesucht worden, daß in ganzen großen Familien der Schmetterlinge, besonders den artenreichen, eine Vorliebe für gewisse Pflanzenfamilien herrscht, und daß die Differenzierung in Arten innerhalb der Familien und Gattungen parallel geht mit der Differenzierung in den Pflanzenfamilien. Ich erinnere nur an die zahlreichen Ornithoptera-Arten, die an Aristolochien leben, die Gattung *Danais* auf *Asclepias*, *Euploea* auf *Ficus* oder verwandten milchführenden Gewächsen, die Bläulinge (*Lycaenidae*) auf *Papilionaceen*, die *Eupitheci*, die mit Vorliebe auf Umbelliferen leben. Die *Heliconier* in Süd-Amerika, c. 150 Arten, leben als Raupen ausschließlich auf Passifloraen, von denen es in Süd-Amerika c. 200 Arten gibt. Die ganze Familie der südamerikanischen *Neotropiden* mit 19 Gattungen, von denen die Gattung *Ithomia* allein c. 200 Arten zählt, lebten ausschließlich auf Solaneen, deren es c. 1250 Arten gibt. Eine einzige Ausnahme schien *Methona psidia* Cr. zu machen, die auf einer *Brunfelsia* lebt.

Nun hat es sich neuerdings erwiesen, daß die *Brunfelsia*, die bisher für eine Scrophularinee gehalten wurde, auch zu den Solaneen gehört. So ließen sich noch viele Beispiele anführen, die die Spezialisierung der Schmetterlinge mit Pflanzen in unmittelbare Parallele bringen. Diese Tatsachen passen aufs beste zu unserer eben entwickelten Hypothese über den Zusammenhang zwischen Artbildung und Duftstoffen.

Es scheint fast, als ob die Bedeutung der Düfte für das Geschlechtsleben der Insekten noch weiter reicht. Es ist bekannt, daß gewisse stark duftende Blütenpflanzen gerade von ganz bestimmten Schmetterlingsarten aufgesucht werden, daß also eine Vorliebe für bestimmte Düfte sich erkennen läßt. Da hierdurch das Zusammen treffen der beiden Geschlechter der betreffenden Art an ganz bestimmten Blüten gefördert und erleichtert wird, so tritt hier eine ähnliche Wirkung ein, wie sie die Duftapparate der Insekten selbst ausüben. Treten nun durch irgendwelche Ursachen Änderungen in diesem Wechselverhältnis ein und werden von einer Gruppe von Individuen innerhalb einer Art etwa neue Blütenpflanzen bevorzugt, so könnte wiederum eine Isolierung dieser Gruppe der Hauptmasse gegenüber die Folge sein, und damit ähnliche Wirkungen ausgelöst werden, wie die oben skizzierten. In ähnlicher Weise wie die Insekten bevorzugen auch die blütenbesuchenden Vögel, z. B. die Kolibris, gewisse Blütenpflanzen. So sah ich an den Abhängen der Kordillere in der Tierra fria *Docimastes ensifer* stets nur an den Blüten einer *Datura*-Art, deren Blütenkelch der Schnabel vortrefflich angepaßt ist. Auch hier begünstigt der spezialisierte Blütenbesuch das Zusammentreffen der Geschlechter derselben Art.

Beiläufig bemerkt mag bei den Schmetterlingen durch den Blütenbesuch, der sich durch die Zusammenführung der Geschlechter für das Geschlechtsleben der Tiere fraglos als nützlich und sehr wichtig erwies, aus den ursprünglich kauenden Mundteilen der primitiven Formen, die sich von Blütenstaub nährten (wie auch heute noch die *Micropteryginen*), also Pflanzenschädlinge waren, erst der Saugrüssel der Schmetterlinge sich herausgebildet hat, und damit das wunderbare Wechselverhältnis von Blumen und die Befruchtung vermittelnden Blütenbesuchern entstanden sein. (Näheres darüber s. in den oben zitierten Beitr. zur Morph. S. 28—32.)

Bei der Annahme einer Entstehung neuer Arten mit Hilfe physiologischer Isolierung kommen wir logischerweise zu dem unabweisbaren Schluß, daß die Abtrennung einer Individuengruppe durch geschlechtliche Entfremdung schon eingetreten sein kann, die Differenzierung aber nur in den Generationsorganen zum Ausdruck gelangt ist, während die übrigen morphologischen Merkmale des Körperbaues, der Färbung und Zeichnung sich noch nicht zu einem konstanten, scharf von der Stammform unterschiedenen Artbilde herausgebildet haben. Dieses logische Postulat habe ich bei Aufstellung meiner

Hypothese sofort gestellt*) und glaubte auch auf der Suche nach Belegen dafür in einer Eule, *Hadena adusta-bathensis*, eine solche „unfertige Art“ gefunden zu haben.***) Später habe ich diese Erscheinung noch in anderen Gattungen (*Hydroecia*, *Cnephasia*, *Swammerdamia*, *Scoparia*) beobachten können.***) Meine ursprüngliche Bezeichnung solcher Formen als „unfertiger“ oder „latenter“ Arten, „im Hinblick darauf, daß die landläufigen Methoden zur Feststellung der Art“ nicht immer ganz ausreichend gewesen seien und daß unter den betreffenden Bezeichnungen in Sammlungen und Faunen verschiedene Arten gemeint sein konnten, war eine provisorische. Inzwischen ist das Material über diese Frage dermaßen vervollständigt, daß wir hier zuversichtlich von „guten Arten“ sprechen können, deren sichere Unterscheidungsmerkmale sich auf die Generationsorgane beschränken. Es ist interessant, daß ähnliche Beobachtungen auch in anderen Insektenordnungen gemacht sind. Dr. P. Lackschewitz berichtet über einen solchen Fall bei einer Mückenart*), wo in einer Art fünf richtige Arten versteckt waren, die sich durch einen vollständig verschiedenen Geschlechtsapparat in beiden Geschlechtern leicht und sicher unterscheiden lassen.

Um Mißverständnissen vorzubeugen, will ich hier nochmals betonen, daß die Isolierung, also auch die physiologische Isolierung, bei der Entstehung neuer Formen vom Wert einer Art immer nur als ein Hilfsmoment gedacht ist. Das Auftreten neuer Charaktere als Vorbedingung für die Entstehung neuer Arten, ganz allgemein Variabilität oder Mutabilität genannt, ist auf andere, teils bekannte, teils unbekanntere Ursachen zurückzuführen.

Wir kommen nun zur Besprechung der Organe II. Ordnung, dem Kopulationsapparat. Vor mir liegt ein umfangreiches Material von Präparaten als Resultat langjähriger Arbeit. Weit über 2000 Formen von Schmetterlingen (Arten, Varietäten und Aberrationen im Sinne der Lepidopterologen), meist in beiden Geschlechtern, wurden anatomisch untersucht, von einzelnen Arten eine größere Anzahl von Exemplaren (öfters über 100), um die Konstanz resp. Variabilität zu prüfen. Als Resultat der vergleichenden Untersuchung ergab sich:

1. der früher von mir aufgestellte Satz, daß „jede Schmetterlingsart (und wohl auch Insektenart) durch die Sexualorgane dermaßen wohl charakterisiert ist, daß man sie nach der Bildung dieser Organe mit Sicherheit erkennen kann,“

*) Die Morph. d. Generationsorgane d. Schm. Acad. d. Wiss. Petersb. XIV. 1903. S. 80.

***) Über beginnende Art-Divergenz Archiv f. Rass- u. Ges.-Biologie 1905. S. 641—662.

****) Die Formen der *Hydroecia nictitans*-Gruppe. Hor. Soc. Ent. Ros. 51, Nr. 4. 1914.

*) Der Formenkreis der *Tipula lateralis* Meig (s. lat.) im ostbaltischen Gebiet. Nat. Ver. Riga XV. 1923. Frg. 1—33.

- bleibt auch nach Vervollständigung des Untersuchungsmaterials bestehen.
2. Diese morphologische Artverschiedenheit bezieht sich auf beide Geschlechter.
 3. Die Kopulationsorgane tragen einen deutlich ausgesprochenen Familien- und Gattungscharakter, der besonders beim Weibchen klar und scharf hervortritt. Die Bursa einer Pieris-Art, einer Satyride, einer Eupithecia oder einer Scoparia ist leicht zu erkennen. An 80 Arten der Gattung *Crambus*, die ich (meist in beiden Geschlechtern) neuerdings untersucht habe, läßt sich ein klares Bild der Verwandtschaftsverhältnisse der Arten gewinnen.
 4. Die Konstanz der Bildungen, die geringe Variabilitäts-Amplitude, ist auffallend.
 5. Bei Varietäten und Aberrationen zeigte sich oft nicht die geringste Abweichung von der Stammform im Bau des Kopulationsapparates, selbst wenn dieselben aus den verschiedensten Gegenden des großen palaearktischen Gebiets stammten und in ihrem äußeren Kleide bedeutende Abweichungen zeigen, wie z. B. in der *Argynnis pales-arsilache*-Gruppe. Hier fanden sich keine Unterschiede bei *pales*, *arsilache lapponica*, *generator* (Tienshan), *caucasica* und *sifanica*. Es scheinen also die Umbildungen in Färbung und Zeichnung einerseits und Sexualapparat andererseits nicht immer in gleichem Schritt vor sich zu gehen.
 6. Demgegenüber erweist sich bei Arten, die durch zeitliche Verschiebung ihrer Entwicklungsstadien entstanden zu sein scheinen, eine deutliche Differenzierung des Kopulationsapparates. Nach meinen Erfahrungen erscheinen im äußeren Kleide aberrative Formen besonders am Anfang und am Ende der Flugperiode einer Art, und diese Erscheinung dürfte im Zusammenhang mit der Entstehung der Arten durch „zeitliche Isolierung“ stehen.
 7. Gerade in Gattungen, deren Arten sich durch geringe Abweichungen in der Zeichnung, also indifferente Merkmale, unterscheiden, zeigen die Kopulationsorgane starke Differenzierung; die obengenannten Gattungen liefern dafür entsprechende Beweise. Hierzu als Beispiel der männliche und weibliche Apparat zweier ähnlicher Arten aus der schwierigen Gattung *Swammerdamia*. Da *Hübnersche* Typen wohl kaum zu beschaffen sind, bleibt bei *Sw. caesiella* einstweilen die Frage offen, ob mir bei der Untersuchung diese Art vorlag. Abbild. II. und III.
 8. Nur bei einem auffallend geringen Prozentsatz unzweifelhaft „guter Arten“ versagt die Bildung der Kopulationsorgane bei der Bestimmung der Art. Dieses Versagen darf eigentlich nicht befremden. Theoretisch muß man die Mög-

lichkeit offenlassen, daß bisweilen die Differenzierung in den Duftorganen früher vor sich gegangen ist, als in den übrigen Teilen des Sexualapparats. Wenn in der Literatur nicht selten solche Fälle des Versagens angeführt werden, so liegt, wie ich mich öfter durch Nachprüfung überzeugt habe, meist vollkommen mangelhafte Untersuchung vor. Oft wird nur irgend ein Teil des Apparates, mit Vorliebe die Valven der Männchen, zum Vergleich herangezogen und darauf ein Urteil begründet.

Den zahlreichen Gegnern unserer Anschauung und unserer Untersuchungsmethoden sei folgendes gesagt: Wenn überhaupt eine Umwandlung der Arten auf unserer Erde stattgefunden hat, und darüber dürfte wohl kaum eine Meinungsverschiedenheit herrschen, so liegt doch wohl kein vernünftiger Grund vor, daß dieser Prozeß nun abgeschlossen ist. Wir werden im Gegenteil annehmen müssen, daß der Umwandlungsprozeß sich auch heute noch vor unseren Augen abspielt, und daß sich im Augenblick alle Stadien desselben finden müssen. Er mag an manchen Orten, wie vielleicht in einzelnen tropischen Gegenden, eine größere Intensität zeigen, während in anderen Gegenden bei einem erreichten Gleichgewichtszustande zeitweilig eine Ruhepause eingetreten ist. Demgemäß werden auch alle Faktoren, welche das Artbild zusammensetzen, ein verschiedenes Verhalten zeigen. Auch bei den besten morphologischen Erkennungsmerkmalen der Arten werden wir in bestimmten Fällen eine gewisse Variabilität erwarten dürfen, ohne daß im allgemeinen der Wert dieser Merkmale für die Charakteristik der Art herabgesetzt wird. Eine Verkennung dieser Verhältnisse ist, wie mir scheint, der Hauptgrund, weshalb die morphologische Betrachtung der Generationsorgane bei den Schmetterlingen nicht überall die Anerkennung gefunden hat, die ihr fraglos zukommt.

Damit hängt nun auch die Formulierung des Artbegriffs zusammen, zu der wir folgendes zu bemerken haben: Das Artproblem ist das Problem der Formverschiedenheiten der Organismen und der Entstehung dieser Verschiedenheiten. Gewöhnlich geht man bei der Untersuchung über die Entstehung der Arten davon aus, zuerst den Begriff der Art festzustellen und dann die Faktoren zu bestimmen, welche zur Veränderung und Umwandlung der Arten geführt haben; wobei diese Umwandlungen bald in kleinen Schritten (Darwin, Lamarck), bald ruckweise durch Mutation (de Vries), bald in Abhängigkeit von rein zufälligen Momenten, bald mit der Vorherbestimmung eines zu erreichenden Zieles (Planmäßigkeit) gedacht werden.

Man kann die Untersuchung aber auch vom anderen Ende beginnen und fragen, welcher Sinn darin liegt, daß die „schöpferische Kraft der Natur“ in ihrem Entwicklungsgange Etappen geschaffen hat, die wir gemeinhin „Arten“ nennen, Formen, die sich, durch

Generationen annähernd gleichbleibend, geologische Epochen überdauern können, schließlich aber doch nach längerer oder kürzerer Dauer anderen Formen Platz machen, daß wir dabei nach den Ursachen der Veränderungsfähigkeit (Variabilität) bei den Arten und ihrer Konstanz (Vererbung) forschen und schließlich den Weg zu erkennen suchen, auf welchem im Zusammenwirken von Variabilität und Vererbung neue Formen, die wir Arten nennen, entstehen. Daraus würde sich dann vielleicht eine Grundlage für den Begriff der Art ergeben.

Darwins Selektionstheorie hat, Variabilität und Vererbung als empirische Tatsachen voraussetzend, das Problem der Artbildung nicht befriedigend lösen können. Sie ist stark begrenzt in der Hervorbringung von etwas neuem und kann z. B. die große Zahl von Fällen nicht erklären, wo nahe verwandte Arten sich nur durch geringfügige, „indifferente“ Merkmale unterscheiden; der Wert der Naturzüchtung bleibt im ganzen auf die Ausmerzung nicht brauchbarer oder weniger „tüchtiger“ Formen beschränkt und operiert zu ausschließlich mit ausgesprochenen Nützlichkeitswerten. Ebenso wenig hat sich der Lamarckismus durchsetzen können, der in zu hohem Grade auf die Vererbung funktionell erworbener Charaktere angewiesen ist.

Die Zielstrebigkeit (K. E. v. Baer) kann nicht eigentlich für eine Entwicklungstheorie der Arten herangezogen werden. Soweit sie nicht in das metaphysische Gebiet hinübergreift, lassen sich ihr die Erscheinungen der Orthogenese unterordnen, die im höchsten Grade merkwürdig sind und vielleicht einmal in einer Modifikation der Weismannschen Germinalselektion ihre Erklärung finden werden. Bemerkenswert ist, daß die Idee der Zielstrebigkeit diejenigen Fälle vernunftgemäß nicht zu erklären vermag, wo Orthogenese durch exzessive Ausbildung gewisser Organe direkt zum Untergang führt (Geweih des Riesenhirsches, Eckzähne von Machairodus).

Von ganz besonderem Interesse für unsere Betrachtungen sind die Ergebnisse der Mutationslehre, obwohl auch diese Hypothese uns keine genügende Erklärung für die Entstehung der Arten gibt. Wir lernen aus derselben, daß bei manchen Arten in gewissen Perioden die Neigung auftritt, neue erbteste Varianten zu bilden, welche durch die helfende Hand des Züchters den Wert von neuen Arten, novae species, erlangen können, wenigstens was die rein morphologische Seite betrifft, während bei diesen Formen die Möglichkeit, mit der Stammform fruchtbare Bastarde zu bilden, immerhin noch ein Manko bedeutet. Die Rolle des Züchters besteht darin, die neu auftretenden Formen, wohl meist Singularvariationen, zu isolieren, sie vor Panmixie zu schützen, damit sie nicht wieder von der Stammart aufgesogen würden. Diese Rolle des Züchters ist für uns von besonderem Interesse, denn es knüpft sich daran die Frage, ob die Natur nicht auch über Faktoren verfügt,

welche die Isolierung dieser neu auftretenden Formen übernehmen und vor einem Zurückschlagen in die Stammform bewahren könne.

Darwin läßt die Nützlichkeit der neuen Merkmale im Kampf ums Dasein bei der Erhaltung und weiteren Ausbildung derselben mitwirken, während Moritz Wagner in seiner Migrations-Theorie in der räumlichen Isolierung ein Mittel sah, die neue Form vor Zurückschlagen in die Stammform zu bewahren. Beide Hypothesen aber gelten immer nur für eine beschränkte Zahl von Fällen, wo sie in Wirksamkeit treten könnten und lassen eine große Menge tatsächlich vorliegender Verhältnisse unerklärt.

Die beiden Vorfragen der Descendenzlehre, Variabilität und Vererbung, sind durch die umfangreichen Forschungen der letzten Jahrzehnte, wenigstens soweit geklärt, daß wir einige Hauptresultate als gesichert betrachten können. Dahin gehört der Nachweis, daß es eine Vererbungssubstanz gibt, als deren Träger in erster Linie, vielleicht ausschließlich, die Chromosomen im Kern der Keimzellen zu betrachten sind, daß somit Vererbungstendenzen dauernd festgelegt werden können, sobald sie ihre materielle Vertretung in den Chromosomen erlangt haben. Dadurch besitzt die Natur ein Mittel bestimmte Charaktere (im Ahnenplasma vertretene sowohl wie neu erworbene) in der Reihe der Generationen dauernd zu erhalten.

Auf der anderen Seite gilt nach der Meinung vieler Forscher als experimentell bewiesen, daß Temperatureize das Keimplasma beeinflussen können und erbliche Varianten hervorbringen. Wahrscheinlich ist es auch, daß veränderte Nahrung, dauernd wirkend, Veränderungen im Keimplasma hervorbringen kann. Es ist auffallend, daß bei Pflanzen und Tieren, die mit der Kultur des Menschen in Berührung kommen, das Keimplasma sich in einem labileren Zustande befindet, und daß daher die synanthropen Pflanzen und Tiere leichter zu Mutationen zu neigen scheinen. Unter den Schmetterlingen eignen sich gerade die auf Futterpflanzen in der Nähe des Menschen lebenden Arten ganz besonders zu Temperaturexperimenten. Auch die *Oenothera lamarckiana* hat ihre Mutabilität vielleicht erst auf dem gedüngten Acker von Hilversum allmählich erlangt.

Eins ist jedenfalls von großer Bedeutung, daß in der Entwicklung der Organismen gewisse kritische Stadien vorkommen, in denen auch das Keimplasma auf bestimmte äußere Reize reaktionsfähig zu sein scheint. An Schmetterlingen ist ein kritisches Stadium im Puppenstadium mit voller Sicherheit festgestellt.

In den bekannten Temperatur-Experimenten mit *Vanessa urticae* (Standfuß) und *Arctia caja* (Fischer) sehe ich noch nicht einen vollgiltigen Beweis für die direkte Beeinflußbarkeit des Keimplasmas durch ungewöhnliche Temperaturen, doch unterliegt es wohl kaum einem Zweifel, daß klimatische und Nahrungs-Einflüsse eine hervorragende Rolle spielen bei der Umwandlung morphologischer Charaktere bei gleichzeitiger Wirkung auf das Keimplasma; nur erfordert

diese Beeinflussung wahrscheinlich längere Zeiträume. Die Einwirkungen z. B. des Inselklimas auf die eingewanderten Organismen und die allgemeinen Umwandlungen der Pflanzen und Tiere im Laufe der Erdgeschichte liefern uns genügend Beweise für die Wichtigkeit dieser Faktoren. Allerdings scheinen es nicht die einzigen zu sein. Die unglaubliche Widerstandsfähigkeit gegen Veränderungen in ihrer Umwelt bei einzelnen Arten durch geologische Epochen hindurch, dazu bei Formen jüngeren Ursprungs, sind sehr verdächtig. Man denke nur z. B. an *Eupithecia fenestrata*, die als Gebirgsform nur in Europa in den Alpen und in Nord-Amerika auf dem Mount Washington und in der Sierra Nevada gefunden wird.

Der Nachweis, den *Standfuß* gebracht hat daß bei Varietäten-Bildung die geschlechtliche Affinität der Stammform gegenüber geschwächt erscheint, ist von höchstem Interesse und deutet uns den Weg an, auf welchem bei zeitlichen und geographischen Varietäten geschlechtliche Entfremdung entstehen kann; dieselbe scheint also auch in Abhängigkeit von äußeren Faktoren des Klimas und wohl auch der Ernährung zu stehen.

Rätselhaft bleibt einstweilen die bei Schmetterlingen so häufig zu beobachtende gleichzeitige Abänderung von Duftorganen und Kopulationsapparat. Vielleicht beruht diese Korrelation darauf, daß die Anlagen dieser Organe, der geschlechtlichen Sphäre angehörig, im Keimplasma eine enger zusammengehörige Gruppe bilden und daher in ähnlicher Korrelation stehen, wie wir das bei anderen Organen oder Organteilen sehen.

Als Grundeigenschaften der Lebenssubstanz, des Protoplasmas, müssen wir die Fähigkeit ansehen, sich *zu erhalten* — den Kampf gegen den Untergang — und den Trieb sich *auszubreiten*, die Eroberung des Raumes. Diese Eigenschaften führen zu einer immer größeren Differenzierung des Protoplasmas und zu einer Anpassung an immer neue Lebensbedingungen, die nicht nur durch die Veränderung der physikalischen Umwelt, sondern auch durch das Verhältnis der konkurrierenden Träger des Lebens zueinander hervorgerufen werden.

Die Notwendigkeit, die errungenen Eigenschaften zu erhalten, führt zu einer Differenzierung am Organismus in einen vergänglichen somatischen Teil und das Keimplasma, in welchem die Anlagen — wohl als materielle Systeme — schlummern und erst in der Generationenfolge zum Leben erweckt werden. Träger eines solchen Keimplasmas mit den mannigfaltigsten Anlagen, die aber nur unter ganz besonderen Bedingungen aktiv werden, sind die *Arten*, die einen mannigfach gestalteten, dem Keimplasma zur Verfügung stehenden Apparat, die Generationsorgane, besitzen.

Betrachten wir so die Arten als Etappen, auf welchen im großen Werdegange der Entwicklung des Lebens die jeweiligen Errungenschaften, morphologischer und biologischer Art, festgehalten werden, so sind sie als Stufen der Entwicklung *reale Größen* und nicht

etwa, wie die höheren Kategorien des Systems, bloß Abstraktionen unseres ordnenden Geistes. Bedeuten sie also gewissermaßen Errenschaften auf dem Wege, den das Leben, in immer größerer, Formenfülle sich entfaltend und jede Lebensmöglichkeit ausnützend geht, so bedarf es, besonders wo eine neue Formengruppe in einen neuen Kreis der Lebensmöglichkeit eintritt, eines Schutzmittels, um dieser Formengruppe ihre Existenz und ihre Eigenart zu sichern. Dazu gehört eine Abtrennung von der Stammform durch Isolierung in irgendeiner Form, damit das neu Errungene durch Vermischung mit der Stammform nicht wieder verloren gehe, eine Artentfremdung, die in der Aufhebung der geschlechtlichen Affinität der Stammform gegenüber begründet ist.

Bei der einfachsten Form der Isolierung, der *geographischen*, bewirken die neuen physikalischen Lebensbedingungen eine allmählich eintretende geschlechtliche Entfremdung; doch scheint hier der Prozeß langsam vor sich zu gehen, vielleicht auch weil die Barrieren der Stammform gegenüber meist keine vollkommen wirksamen sind. Wir haben daher unter den geographischen Formen die meisten „unfertigen Arten“, wie wir das besonders an den Papilioniden des Malayischen Archipels, oder in der an Bastardformen reichen Gattung *Colias* in Zentralasien sehen.

Die zeitliche Isolierung tritt bei Insekten dann ein, wenn in den Entwicklungsperioden Verschiebungen eintreten, die z. B. bei Schmetterlingen Ei, Raupe und Puppe in neue klimatische Bedingungen bringen und das ausgebildete Insekt zu einer Zeit auftreten lassen, wo es mit der Stammform nicht zusammentrifft. Hier ist die Einwirkung der neuen Lebensbedingungen auch auf die morphologischen Verhältnisse des Geschlechtsapparats in interessanter Weise zu beobachten (z. B. bei *Larentia truncata* L. und *immanata* Hw. u. s. w.)

Die wirksamste Form der Isolierung ist die „*physiologische*“, die auch ohne zeitliche oder lokale Trennung eine neue Gruppe von Individuen von der Stammform abzuschließen vermag.

Die Artwerdung auf diesen drei Wegen der Isolierung unterscheidet sich von einer etwaigen Entstehung der Arten durch Selektion in schärfster Weise dadurch, daß das Nützlichkeitsmoment vollständig in Fortfall kommt.

Immer aber sehen wir am Endpunkt der Artwerdung die geschlechtliche Entfremdung, also ein physiologisches Moment wirksam. Daraus ergibt sich dann auch unsere obige Definition der Art (S. 189), bei welcher das physiologische Moment vor dem morphologischen als das wichtigste anerkannt wird. Es kann noch hinzugefügt werden, daß die Artverschiedenheit auch konstitutionell-chemisch begründet zu sein scheint.

Daß die Lösung der Artfrage bei Botanikern und Zoologen nicht ganz dieselbe sein kann, liegt auf der Hand und ergibt sich aus der Betonung, die wir dem physiologischen Moment bei der Artdefinition

zuerkennen. Bei den Tieren ist durch die Ausbildung des Nervensystems und der Organe für die willkürliche Bewegung eine stärkere Aktivität äußeren Reizen gegenüber wirksam, die den Prozeß der Artdifferenzierung stark beeinflussen muß. Diese Unterschiede in beiden Reichen spiegeln sich schon darin wider, daß die Botaniker den Begriff der Elementararten eingeführt haben, für welchen die Zoologen keine rechte Verwendung haben. In einer Beziehung aber scheinen Pflanzenreich und Tierreich bei der Artbildung sich desselben Mittels zu bedienen, nämlich der geschlechtlichen Entfremdung und der Wechselsterilität bei der Fixierung einer Art. So erscheint auch hier das physiologische Moment als durchaus notwendig bei Formulierung des Artbegriffes, und es ergibt sich auch hier die Wichtigkeit desselben bei der Entstehung der Arten. Zugleich ergibt sich eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür, daß in der Pflanzenwelt bei der größeren Passivität, welche den Trägern des Keimplasmas eigen ist, die Bastardierung bei der Umbildung der Arten eine viel größere Rolle spielen muß, als bei den mit einem Nervensystem und Bewegungsorganen ausgerüsteten Tieren.

(Vorgetragen in der Sektion für Naturkunde der Estl. Lit. Gesellschaft
am 17. VII. 1922 und 22. IX. 1924.)
