

Sitzungsberichte
der
mathematisch - physikalischen Classe
der
k. b. Akademie der Wissenschaften
zu **München.**

1872. Heft III.

München.
Akademische Buchdruckerei von F. Straub.
1872.

In Commission bei G. Franz.

Herr C. Nägeli hält einen Vortrag über

Das gesellschaftliche Entstehen neuer Spezies.

Im Jahr 1865 habe ich in einer akademischen Rede ¹⁾ die Theorie entwickelt, welche ich über die Entstehung der Species aus den Erscheinungen, die das Pflanzenreich darbietet, herleiten zu können glaubte. Die Annahmen Darwin's schienen mir, bis auf einen Hauptpunkt begründet zu sein. Ich fand nämlich, dass für mehrere Kategorien von Thatsachen das Nützlichkeitsprincip, wie es Darwin aufgestellt hatte, nicht ausreiche. Um dieselben zu erklären musste ich annehmen, dass die Veränderung in den Individuen nicht nach allen Richtungen sondern vorzugsweise nach einer Richtung erfolge, und dass daraus mit Nothwendigkeit die morphologische Entwicklung der höhern und complicirter gebauten Organismen aus den niedern und einfachern sich ergebe. Ich nannte dies das Vervollkommnungsprincip.

Seitdem habe ich mich vielfach mit dem Problem der Entstehung von Varietäten und Species beschäftigt. Einerseits versuchte ich zu einer strengeren Lösung der wichtigsten Fragen nach mechanisch-physiologischen, biologischen und morphologischen Gesetzen, und soweit es möglich war, mit Hülfe der Rechnung zu gelangen. Andererseits stellte ich mir die Aufgabe, das räumliche Vorkommen oder die geographische Verbreitung der nächst verwandten Pflanzenformen zu erforschen, um eine thatsächliche Begründung für die theoretischen Resultate zu gewinnen. Denn die Beschaffenheit und die räumliche Vertheilung der nächstverwandten Pflanzenformen sind als die Ergebnisse der Kulturversuche

1) Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art.

aufzufassen, welche die Natur selbst angestellt hat, und aus ihnen muss auf den Gang dieser Kultur oder mit andern Worten auf die Entstehung der Varietäten und Arten geschlossen werden können.

Das letztere Gebiet der Forschung ist bisher nicht betreten, oder wenn von Einzelnen betreten, doch ohne bestimmte Resultate verlassen worden. In der That sind die Verhältnisse, die sich hier dem Beobachter darbieten, so complizirt, die Möglichkeiten so zahlreich, die Eliminirung des Nebensächlichen und Zufälligen so schwierig, die Verwechslung von Ursache und Wirkung so nahe liegend, dass viel Mühe und Zeit erfordert wird, um einige Klarheit in das Chaos der geographischen Thatsachen zu bringen und auf den Punkt zu gelangen, wo man nicht blos Möglichkeiten sondern nothwendige Folgerungen aus ihnen zu ziehen vermag.

Seit dem Jahr 1864 habe ich mich, mit Ausnahme des Kriegsjahres 1870, jeden Sommer 2 Monate lang in den Alpen aufgehalten, um ausschliesslich das Vorkommen nächstverwandter Pflanzenformen zu studiren, namentlich aus der variabelsten aller Gattungen, aus dem Genus *Hieracium*, über welches ich der mathematisch - physikalischen Classe früher schon einige Mittheilungen machte. In den ersten Jahren war mir Alles unklar, und ich gewann bloss das negative Ergebniss, dass die thatsächlichen Verhältnisse nicht den Erwartungen entsprachen, welche ich gemäss der Darwin'schen Selectionstheorie über das Vorkommen naheverwandter Formen haben musste. Nachdem ich dann zu positiven Resultaten gelangte und jetzt durch fünfjährige Beobachtungen deren allgemeine Gültigkeit erprobt habe, kann ich zu einem vorläufigen Abschluss meiner Theorien über die Speciesbildung schreiten und der Classe eine Reihe von Mittheilungen über dieses Thema machen.

Ich werde in der Weise vorgehen, dass ich die wich-

tigeren Fragen einzeln behandeln und jede für sich zu entscheiden suche. Dies scheint mir der einzig sichere und wissenschaftliche Weg bei einem so verwickelten Thema, und ich halte es für einen der grössten Missgriffe so mancher Autoren, dass sie die verschiedenen Fragen allzusehr vermengten und oft über den schwachen Punkt einer Beweisführung sich mit einer Behauptung aus einem andern Gebiete hinweghalfen.

Ich werde mich ferner nicht damit beschäftigen, ob die Species aus einander hervorgehen, sondern nur wie dies geschieht. Ueber den ersten Punkt ist nach meiner Ansicht mehr als genug gesprochen und die Wissenschaft hat darüber endgültig abgeschlossen, indem alle Gebiete der Beobachtung und der Speculation sich zu demselben Schlusse vereinigen. Der genetische Zusammenhang der Lebeformen ist so sicher, als das Gesetz der Erhaltung von Kraft und Stoff in der unorganischen Natur; denn in der That ist er nichts anderes als die Anwendung dieses allgemeinsten Gesetzes auf das organische Gebiet und sagt nichts anderes, als dass das ganze materielle Sein den gleichen Existenzbedingungen unterworfen ist.

Die Frage, mit der ich heute den Anfang machen will, betrifft das räumliche Vorkommen nächst verwandter Pflanzenformen in der freien Natur. Ich stellte sie desshalb voran, weil sie vollkommen unabhängig von allen andern Fragen, lediglich durch die Beobachtung entschieden werden kann, und weil sie einmal festgestellt bei der Entscheidung der andern Fragen als Prüfstein oder Beweismaterial von Wichtigkeit ist.

Das räumliche Vorkommen nächst verwandter Formen spielt bei jeder Theorie über die Speciesbildung eine wichtige

Rolle. Darwin spricht sich zwar nicht bestimmt darüber aus; aber aus dem ganzen Zusammenhang seiner Darstellung, verbunden mit gelegentlichen Aeusserungen, ergibt sich ziemlich deutlich, wie er sich dasselbe denken muss. Er geht bekanntlich von der künstlichen Rassenbildung aus, welche durch Auswahl der Zuchtthiere und durch Verhinderung der Kreuzung mit andern Individuen in eine bestimmte Bahn geleitet wird. Bei der Bildung von Varietäten und Species in der freien Natur trete die natürliche Zuchtwahl ein, indem diejenigen Individuen, welche neue vortheilhafte Eigenschaften besitzen, die übrigen im Kampfe um das Dasein besiegen und verdrängen und dadurch allein zur Fortpflanzung und Nachkommenschaft gelangen.

Die Vorstellung, welche man sich nach der Darwin'schen Selectionstheorie von dem Vorgange der Speciesbildung machen muss, ist somit die, dass die Tochterform in dem Gebiete, in welchem sie die stärkere oder angepasstere ist, nach Verdrängung der Mutterform allein übrig bleibt, während die letztere in andern Gebieten existenzfähiger sein kann und als solche das Feld behauptet. Diese locale Verdrängung ist besonders wegen der Wirksamkeit, welche der Kreuzung beigelegt wird, zu postuliren. Die entstehende Species muss sich selber local gleichsam isoliren, um ein Analogon der künstlichen Zuchtwahl darzustellen. Vermag die neue Form die alte nicht zu verdrängen, bleibt sie mit derselben vermengt, so müsste man wohl annehmen, dass die fortwährend thätige Kreuzung die beiden noch äusserst naheverwandten Formen wieder verschmelze; es könnte dann so wenig zur Bildung einer neuen Varietät und Species kommen als in einem Taubenschlag oder in einer Viehherde zur Bildung einer neuen Rasse, wenn der Züchter die Träger der beginnenden Veränderung nicht isolirt.

In diesem Sinne hält Darwin an verschiedenen Stellen seine Selectionstheorie fest. Ist die Annahme richtig, so

müssen wir in der freien Natur die entstehenden Species, wenigstens in bestimmten Stadien des Prozesses, relativ isolirt finden; und zwei nächstverwandte Formen (sei es Mutter und Tochter oder seien es Schwestern) müssen getrennt vorkommen (eine Berührung an den Grenzen ihrer Gebiete ist nicht ausgeschlossen), bis sie physiologisch soweit von einander sich entfernt und soweit sich consolidirt haben, dass sie nicht mehr mit Leichtigkeit sich kreuzen können oder die Kreuzung durch eine energische Verdrängung ihrer Producte unschädlich machen. Ich spreche hier nur von den Folgerungen, die aus Darwin's eigenen Ansichten über die Veränderung der Individuen und die Wirkung der Kreuzung sich ergeben. Ein tieferes Eingehen auf diese Fragen muss ich auf eine spätere Gelegenheit versparen.

Darwin führt keine Beweise aus dem räumlichen Vorkommen in der freien Natur an. Die im Pflanzenreiche vorliegenden Thatsachen sind der vorhin deduzirten Annahme im Allgemeinen durchaus ungünstig; manche befinden sich im entschiedensten Widerspruche mit ihr. Dies Urtheil gründet sich auf die Beobachtung von mehreren Hunderten von Fällen, die als Beispiele für beginnende Species und zwar in allen möglichen Stadien der Entwicklung gelten konnten, und wo fast ohne Ausnahme eine räumliche Vermengung mit nächst verwandten Formen statt hatte. Ich werde die betreffenden Thatsachen heute ausführlicher darlegen. Für die allgemeine Theorie gestaltet sich die Sachlage, die übrigens erst bei der Besprechung der Kreuzung und der individuellen Veränderlichkeit deutlich hervortreten wird, in der Weise, dass im Pflanzenreiche von einer natürlichen Zuchtwahl im Sinne Darwin's nur sehr uneigentlich die Rede sein kann, und dass eine wesentliche Verschiedenheit bestehen muss, zwischen der Speciesbildung in der freien Natur und der

Rassenbildung durch den Züchter vermittelt der künstlichen Zuchtwahl.

Die Selection schien auch schon als blosse Theorie einen schwachen Punct zu haben, welcher von Anhängern Darwin's bemerkt und zu einer Modification der Theorie verwerthet wurde. Nach der Selection nämlich wirken zwei Principien in entgegengesetztem Sinne, einerseits die Kreuzung der Individuen der alten Form mit denen der neuen Form, wodurch die letztere zur erstern zurückgeführt wird, und andererseits die Verdrängung der alten Form durch die neue, wodurch die letztere sich von jener nachtheiligen Kreuzung frei macht. Es versteht sich daher von selbst, dass eine grosse Zahl von Anfängen neuer Formen durch die Kreuzung vereitelt wird, und ferner, dass die Bildung der neuen Form um so gesicherter ist, je rascher die Gefahr der Kreuzung beseitigt wird, dass daher die Isolirung der Individuen, welche der neuen Form angehören, besonders günstig wirken muss.

Es dürfte selbst in Manchem beim Lesen des Buches „Ueber die Entstehung der Arten“ der Zweifel aufgestiegen sein, ob es überhaupt möglich sei, dass in der Weise, wie es Darwin angibt, in der freien Natur neue Formen entstehen, nämlich aus einigen wenigen abgeänderten Individuen, die unter Tausenden von nicht abgeänderten leben. Diese numerisch geringen Anfänge müssten ja sofort durch die Kreuzung wieder beseitigt und mit der herrschenden Form vereinigt werden.

Offenbar war es dieser Gedanke, welcher Moritz Wagner veranlasste, das Migrationsgesetz ¹⁾ und später die Separationstheorie ²⁾ aufzustellen, wonach es nur dann zur Speciesbildung kommen soll, wenn ein einzelnes keim-

1) Sitzungsberichte. 7. März 1868.

2) Sitzungsberichte. 2. Juli 1870.

erzeugendes Individuum oder ein geschlechtlich getrenntes Paar oder ein Keim (Same) vom Verbreitungsbezirk der Stammart räumlich sich lostrennt und auf einem neuen Standorte eine isolirte Kolonie gründet. Die Entstehung einer neuen Form könnte also nur an der Peripherie des Verbreitungsbezirkes der Stammform erfolgen, und die Stammeltern aller Varietäten und Arten wären Anachoreten gewesen. — Die in dieser Weise formulirte Theorie musste natürlich von Darwin zurückgewiesen werden, da sie die natürliche Zuchtwahl unwirksam macht. Doch ist er geneigt eine Concession zu gestatten und der Isolirung eine grössere Bedeutung beizulegen, als er es früher gethan hatte.

Mit viel Kritik ist der „Einfluss der Isolirung auf die Artbildung“ von Weismann¹⁾ beurtheilt worden. Er kommt von den Darwin'schen Theorien ausgehend, zu dem Schlusse, dass die Isolirung unter allen Bedingungen vortheilhaft, aber nur dann nothwendig sei, wenn die abändernden Eigenschaften morphologischer Natur, d. h. für den Kampf um das Dasein gleichgültig sind. Immerhin ist er der Ansicht, dass namentlich bei Pflanzen zahlreiche Beispiele für die Entstehung der Species durch die räumliche Trennung und Verhinderung der Kreuzung (Amixie) beizubringen sein dürften.

Fragen wir nun nach der Begründung dieser Behauptungen von M. Wagner und Weismann, so ist dieselbe eigentlich rein theoretischer Natur; denn Migration, Separation und Amixie waren zunächst Folgerungen aus gewissen Axiomen; erst nachträglich wurden für sie die Beispiele in der geographischen Verbreitung zusammengesucht. Ich bin weit entfernt, mich gegen ein solches Verfahren aussprechen zu wollen, und möchte damit nur andeuten, wie es kommt,

1) Leipzig. 1872.

dass die thatsächliche Grundlage die schwache Seite der genannten Theorien ist.

Die aus dem Pflanzenreiche beigezogenen Thatsachen, die ich allein vollkommen beurtheilen kann, sind äusserst dürftig. M. Wagner führt an, dass die Trennung nahe verwandter, sogenannter vikarirender Thierarten durch Flüsse oder Gebirge eine häufige Erscheinung sei, und dies soll auch für die Pflanzen gelten. Otto Sendtner führe für 60 Pflanzenarten in Bayern bestimmte Flussgrenzen an; noch bestimmter und ausgedehnter finde die Artentrennung auch im Pflanzenreiche durch Hochgebirge statt.

Der Nichtbotaniker, der sich nach diesen Angaben ein Bild von der Verbreitung der Pflanzen machen wollte, würde eine gänzlich unrichtige Vorstellung erhalten. Den Pflanzenformen wird bei ihrer Wanderung fast ohne Ausnahme nur durch ungünstige klimatische Verhältnisse, nicht durch mechanische Hindernisse ein Ziel gesetzt. Nur das Meer kann in ausgiebiger Weise als ein solches Hinderniss angesehen werden. Dagegen findet wohl keine einzige Pflanze an Flüssen und nur wenige an Gebirgszügen eine unüber-schreitbare Schranke. Jede setzt leicht über den breitesten und reissendsten Fluss, indem ihre Samen oder Früchte regelmässig von den Winden und wenn sie ausnahmsweise schwer sind, doch von heftigen Stürmen, manche von Thieren am Pelz, am Gefieder oder im Magen, manche auch vom Wasser hinübergetragen werden ¹⁾. Auch die Gebirge bilden

1) Die Berufung auf O. Sendtner (Vegetationsverhältnisse Südbayerns pag. 226) ist zwar buchstäblich richtig, beruht aber auf einem Missverständniss. Sendtner stellte sich die Frage, welche Pflanzenarten und wie weit dieselben von Osten, Süden, Westen und Norden nach Bayern hereinreichen und daselbst ihre Grenze finden. Um ungefähr diese Grenze anzugeben, bedient er sich der Flüsse, welche hier nichts anderes sind als allgemeine geographische Bezeichnungen, ungefähr so wie man sonst auch sagt, eine Pflanze

dies selbst für die fleissigst durchsuchten und bestgekannten Floren.

Ich will aus meiner eigenen Erfahrung einige Beispiele anführen. Die Rothwand bei Schliersee ist diejenige Partie der Alpen, welche am leichtesten von München aus erreicht werden kann, und welche wegen ihres Pflanzenreichthums am häufigsten von den Botanikern besucht wird. Ich war seit dem Jahr 1865 8 Mal, jedesmal für einige Tage dort, und zwar bloss um die Hieracien zu studiren. Meine Vorgänger waren O. Sendtner, der ebenfalls mehrmals dort verweilte und sein besonderes Augenmerk auf die Gattung *Hieracium* richtete, die er monographisch bearbeitete, und der vortreffliche Hieracienkenner Molendo, der unter anderm einmal mehrere Wochen in der Alphütte sich aufhielt. Trotzdem habe ich den früheren Fünden noch mehr als ein halbes Dutzend neuer sehr charakteristischer und auffallender Formen hinzufügen können, wie z. B. *H. humile*, *H. stoloniflorum* W. K. (non Auct.) = *H. versicolor* Fr. etc. Und doch bin ich bis jetzt nur den breitgetretenen Wegen meiner Vorgänger gefolgt, und habe die von ihnen vernachlässigten Parteen des Berges ebenfalls gemieden. Selbst der letzte Besuch ergab auf zwei von mir und andern früher fleissig durchforschten Standorten wieder eine neue sehr bemerkenswerthe Form.

Unweit der Passhöhle des Splügen ist ein Hieracienreicher Standort von geringer Ausdehnung, wo Villars sein *H. acutifolium* (= *H. sphaerocephalum*) und sein *H. fuscum* entdeckte. Derselbe hat in jeder Richtung ungefähr einen Durchmesser von 20 Minuten. Ich war in 3 verschiedenen Sommern im Ganzen 6 Male dort und habe jedesmal mehrere Stunden auf die Durchforschung verwendet. Beim letzten Besuch fand ich noch eine früher nicht beobachtete Hieracienform.

Während 3 Sommern habe ich mich zusammen 63 Tage

immer die Wirkungen unserer letzten Eiszeit berücksichtigt werden, und für alle andern Gebiete der Erdoberfläche ist jedesmal die Frage aufzuwerfen, welcher Zeitraum annähernd wohl seit der letzten grossen Veränderung im Klima (durch eine Eiszeit oder irgend eine andere Ursache) verstrichen sei. Dann muss erst für jeden einzelnen Fall mit Beziehung aller Umstände, die über die Entstehung| Aufschluss geben können, die weitere Frage geprüft werden, ob diese Entstehung mit Wahrscheinlichkeit vor oder nach der letzten Wanderung statt gefunden habe.

Eine dritte Bemerkung soll sich noch auf die genetische Bedeutung der Lebformen beziehen. Ich habe in einer früheren Mittheilung ¹⁾ gezeigt, dass man zweierlei Formen unterscheiden muss, *constante*, die durch innere Ursachen entstehen, und *Localformen*, welche das unmittelbare Product der äussern Einflüsse sind. Die letzteren sind für die Entstehung der Species ganz ohne Bedeutung. Ihre Merkmale erlangen, wenn sie durch eine noch so lange Generationenreihe unverändert geblieben, nicht die geringste Constanz; denn bei der Verpflanzung auf einen andern Standort verliert die Lokalform im ersten Jahre vollständig die ihr von dem früheren Standorte aufgedrückten Merkmale und nimmt diejenigen der neuen Lokalität an. Man muss also, ehe man zwei räumlich getrennte Formen für die Theorie der Speciesbildung verwendet, vorher durch das Experiment erproben, welche Bedeutung ihre Verschiedenheiten haben.

Ich gehe nun zur Darlegung der Ergebnisse meiner eigenen Beobachtungen über. Betrachten wir zuerst das Vorkommen nahe verwandter Pflanzenformen im Grossen

1) Sitzung vom 18. November 1865.

