

# 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 <sup>1)</sup> 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 bloß 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 deshalb 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 vermenget, 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 *blasse 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 <sup>1)</sup> und später die Separationstheorie <sup>2)</sup> 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 Weismann<sup>1)</sup> 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 unüberschreitbare 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 <sup>1)</sup>. 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

nur selten in der Weise Grenzen für die Pflanzenformen, dass sie ihrer Weiterverbreitung ein mechanisches Hinderniss entgegenstellen. Die häufiger vorkommenden Arten treten in der Regel an beiden Abhängen auf. Pflanzen mit sporadischer Verbreitung können dem einen Abhänge mangeln; aber sie beweisen nichts, weil sie auch auf grossen Strecken des andern Abhanges fehlen. Pflanzen der Ebene, die nicht über einen Gebirgszug hinwegsetzen, gehen auch da, wo derselbe endigt, nicht viel weiter.

Die Verbreitungsbezirke der Pflanzenformen haben überhaupt, soweit das feste Land reicht, nur eine klimatische und daher eine sehr unbestimmte Grenze. Während das Vorkommen im Innern des Areals häufig ein mehr geschlossenes ist, wird es an der Peripherie desselben immer spo-

---

gehe bis zu einem bestimmten Längen- oder Breitengrade. Dies ergibt sich aus dem ganzen Zusammenhange und mag schon aus dem Umstande klar werden, dass unter den 60 Arten mehr als die Hälfte Alpenpflanzen sind, für welche die Flüsse der Ebene, zuweilen auch ihre bachartigen Anfänge im Gebirge als Grenze gelten, — ferner aus dem Umstande, dass statt Donau auch der Ausdruck Donauzone gebraucht wird, — endlich wird es ganz evident aus dem wirklichen Vorkommen der einzelnen Pflanzen nach Sendtner's eigenen Angaben. So wird von demselben der Inn als Westgrenze von *Saussurea pygmaea* angeführt, für welche alpine Pflanze er zwei Standorte bei Berchtesgaden 8 geographische Meilen östlich vom Inn und einen Standort auf der Rothwand 3 Meilen westlich (!) vom Inn kennt; — ferner der Inn als Westgrenze von *Senecio abrotanifolius*, als dessen westlichste Standorte Geiglstein, Hochfelln und Sonntagshorn 2, 4 und 6 geographische Meilen östlich vom Inn angegeben sind; — ferner die Isar als Ostgrenze von *Avena versicolor*, welche häufig im Algäu etwa 10 geographische Meilen westlich von der Isar und auf 3 Standorten bei Partenkirchen 2 geographische Meilen von dem Flusse entfernt vorkommt; etc. etc. Es ist also klar, dass die Flüsse bei Sendtner nicht die Bedeutung einer unüberschreitbaren Schranke für die Pflanzenwanderung hatten, wie sie das Migrationsgesetz und die Separationstheorie bedürfen.

radisch, indem noch einzelne Kolonien 2 bis 10 und mehr Meilen von den übrigen Kolonien entfernt auftreten.

M. Wagner führt die sogenannten vikarierenden Arten als Beispiele von getrennten Verbreitungsbezirken und somit als Beweise für die Separationstheorie an. Was das Pflanzenreich betrifft, so bewohnen diese morphologisch einander nahe verwandten Arten nur ausnahmsweise räumlich getrennte Areale. In der Regel sind sie nur nach den einzelnen Standorten geschieden, indem die eine Form auf kalkarmen, die andere auf kalkreichen, die eine auf feuchteren, die andere auf trockneren, die eine auf tiefer gelegenen die andere auf höheren, die eine auf bewaldeten die andere auf waldlosen Lokalitäten vorkommt. Wo die verschiedenen Lokalitäten in einander übergehen, berühren sich die beiden Formen unmittelbar, wachsen wohl auch eine Strecke weit durcheinander; und auf der Längenausdehnung von einer Viertelstunde wechseln die beiden vikarierenden Formen oft ein halbes Duzend Mal mit einander ab. Ihre jetzige Verbreitung ist also weit davon entfernt, uns einen Beweis der separaten Entstehung zu geben.

Als Stütze für seine Theorie führt M. Wagner endlich an, dass die Pflanzen mit leicht fliegenden Samen oder mit Sporen, die durch Winde leicht verbreitet werden, oft ein grosses Areal bedecken und dass sie sich nicht verändern. Als Botaniker kann ich beidem die gewünschte Beweiskraft nicht zugestehen. Die Transportfähigkeit der Samen hat kaum einen Einfluss auf die Grösse der Verbreitungsbezirke, während sie allerdings einen ungeheuern Einfluss auf die Schnelligkeit der Verbreitung ausübt. Wir finden einerseits unter den Moosen sowie unter denjenigen Phanerogamen, deren Früchte mit Flügeln oder Federkronen begabt sind, viele Arten mit kleinstem, auf einen oder einige wenige Standorte beschränkten Areal, andererseits Arten, deren grosse schwere Samen weder von Thieren noch von den Winden

fortgetragen werden, mit weiter Verbreitung. Was aber viel wichtiger und für die vorliegende Frage entscheidend ist, die Variabilität hängt nicht mit der Grösse des Areal zusammen. Es gibt viele Arten mit kleinem Verbreitungsbezirk, von denen anderwärts keine verwandten, sogenannten vikarirenden Arten vorkommen, und ferner solche, die in zahlreicher Vertretung über weite Länder verbreitet und doch im höchsten Grade vielförmig sind, wie z. B. einige Hieracien, Brombersträucher etc.

Meine Einwürfe gegen die von M. Wagner angeführten Beispiele beziehen sich auf das Pflanzenreich. Ich masse mir nicht an, über die Richtigkeit der Behauptungen, welche das Thierreich betreffen, zu urtheilen. So viel aber scheint mir hinreichend klar, dass dieselben, ihre vollkommene Richtigkeit vorausgesetzt, wohl durch die Separationstheorie erklärt werden können, dass sie aber diese Theorie nicht verlangen, indem sie auf anderem Wege eine ebenso befriedigende Erklärung finden.

Statt eines weiteren Eingehens auf diesen Punkt möge es mir gestattet sein, einige allgemeine Bemerkungen über die Methode der Untersuchung betreffend die geographische Verbreitung der Lebeformen, wie sie für die Speciestheorie erforderlich ist, hier beizufügen. Ich werde dazu veranlasst durch die Art und Weise, wie das Vorkommen bei manchen Autoren, auch bei M. Wagner behandelt wird.

Die erste Bemerkung betrifft die Feststellung des Thatbestandes, dass eine Art oder Varietät auf einen bestimmten Bezirk beschränkt sei. In dieser Beziehung kann nicht genug Vorsicht empfohlen werden. Denn wenn es auch sehr leicht ist, aus den vorhandenen Beobachtungen zu sagen, wo eine Form vorkommt, so fällt es doch ungemein schwer, festzustellen, wo sie nicht vorkommt. Wir erleben es alle Tage, dass Pflanzen auf Standorten, in Gegenden, in Ländern gefunden werden, wo man sie früher nicht kannte. Es gilt

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 Partien 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 Passhöhe 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

in Hinterrhein aufgehoben und fast die ganze Zeit auf den ebenfalls von Villars her berühmten Valsenberg verwendet. Der untersuchte Abhang steigt ungefähr 3000 Fuss (970 Met.) über die Thalsohle empor und hat eine Länge von 1½ Stunden. Ich achtete ausschliesslich auf Hieracien; mein Sohn, der mich begleitete, half mir mit scharfen Augen suchen und sammeln. Es wurden fortwährend neue Formen entdeckt, und nach neunwöchentlicher unausgesetzter Arbeit möchte ich mir doch nicht anmassen, von den meisten in Graubünden wachsenden alpinen Hieracienformen zu behaupten, dass sie nicht an dem erwähnten Abhange vorkommen.

Die Hieracien sind fusshohe Pflanzen und zur Blüthezeit von Weitem sichtbar. Untersuchungen über die Verbreitung von Käfern und andern Insekten scheinen mir noch viel mehr Mühe und Zeit zu erfordern und mit grösseren Schwierigkeiten verbunden zu sein. Ich kann mich daher einiger Zweifel nicht erwehren, wenn M. Wagner nach den auf einer Reise gemachten Wahrnehmungen ein Urtheil über die räumliche Trennung von Käferarten durch Flüsse und Gebirge abgibt, ohne dasselbe genauer zu motiviren.

Es ist eine nicht unbeliebte Sitte, Beispiele für verschiedene Behauptungen betreffend die Speciesbildung aus den Floren und Faunen ferner Welttheile zu holen, fast als ob man das ungenau und oberflächlich Bekannte besser brauchen könnte, als die bis ins Einzelne erforschten und kritisch festgestellten Thatsachen aus der Heimath. Ich halte es für eine begründete Forderung einer gewissenhaften Kritik, dass man sich rücksichtlich der Verbreitung der Organismen ausschliesslich oder wenigstens ganz überwiegend an Beispiele aus Mitteleuropa und zwar selbstverständlich aus den von der Kultur wenig veränderten Gebirgsgegenden halte. Nicht nur steht hier ein reiches Material in der Literatur zu Gebot, sondern man besitzt auch die Möglichkeit, dasselbe durch eigene Beobachtung zu berichtigen und zu ergänzen, und

was noch wichtiger sein dürfte, man setzt Jedermann in den Stand, die vorgebrachten Thatsachen zu prüfen und man ermöglicht damit eine fruchtbringende Discussion und eine endgiltige Entscheidung. Ueberdem bewegt man sich hier mit Rücksicht auf verschiedene für die Schlussfolgerung oft unentbehrliche Momente — wie Verbreitung der Lebeformen im Allgemeinen, Beschaffenheit des Bodens und Klimas, Geschichte der vorausgegangenen geologischen und geographischen Veränderungen, frühere Wanderungen der Organismen, — auf einem möglichst erforschten und bekannten Gebiete während man in Asien, Afrika, Südamerika, Australien sozusagen auf einer terra incognita herumtappt.

Eine zweite Bemerkung, die ich mir erlaube, betrifft die Folgerung, die man aus dem Thatbestande der Verbreitung zieht. Um aus dem separirten Vorkommen zweier naheverwandter Formen auf isolirte Entstehung schliessen zu können, muss noch der Beweis oder wenigstens eine grosse Wahrscheinlichkeit beigebracht werden, dass die beiden Formen die Wohnsitze seit ihrer Entstehung nicht verändert haben. Denn es wäre ja möglich, dass sie gesellschaftlich entstanden wären, aber nachher durch Migration sich getrennt hätten. M. Wagner führt die sogenannten vikarirenden Formen für seine Theorie als Beweis auf, ohne die soeben aufgeworfene Frage zu berühren. Nun können wir aber mit viel grösserer Berechtigung die Behauptung aufstellen, dass die meisten vikarirenden Pflanzenarten schon vor der Eiszeit existirten, dass sie somit nach ihrer Entstehung zwei grosse Wanderungen, die eine mit dem Eintreten, die andere mit dem Aufhören jener kalten Periode ausgeführt haben, und dass daher ihr jetziges Vorkommen eine Folge der Migration sei und mit demjenigen bei ihrer Entstehung nichts zu thun habe. Jedenfalls müssen, wenn es sich um die Ursachen der geographischen Verbreitung von Pflanzen und Thieren in Europa und Nordafrika handelt,

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 Lebeformen beziehen. Ich habe in einer früheren Mittheilung <sup>1)</sup> 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.



und Ganzen so können wir sagen, dass sie im Allgemeinen ein gesellschaftliches Leben führen, in der Weise, dass die Kreuzung zwischen ihnen in ausgiebigstem Maasse möglich ist. Die Vergesellschaftung tritt, wie ich schon in einer frühern Mittheilung<sup>1)</sup> dargethan habe, in doppelter Art auf. Entweder wachsen die beiden verwandten Formen auf dem nämlichen Standorte durcheinander, oder sie sind auf verschiedene Standorte getrennt, indem sie da wo der eine Standort in den andern übergeht, bloss sich berühren oder auf einer Uebergangszone mit einander gemengt sind. Ich habe ersteres Vorkommen, welches das viel häufigere ist, das synöcische, letzteres das prosöcische genannt.

Die prosöcischen Formen sind sogenannte vikarirende; sie vertreten einander gleichsam auf verschiedenen Standorten. Die Prosoecie entsteht dadurch, dass von den neben einander liegenden verschiedenen Combinationen äusserer Verhältnisse diese für die einen, jene für die andere Form günstiger sind. Die prosöcischen oder vikarirenden Formen wechseln oft auf kleine Distanzen wiederholt mit einander ab, was dann möglich ist, wenn die wechselnde Bodenbeschaffenheit massgebend ist. Auf einem Boden von mittlerer Beschaffenheit können die sonst prosöcischen Formen synöcisch (gemengt mit einander) auftreten.

Im Ganzen zeigen nahe verwandte Formen viel häufiger ein synöcisches Vorkommen, so dass vielleicht nicht mehr als 5 Prozent prosöcisch sind; aber die letzteren machen sich durch den auffallenden Wechsel in ihrem Vorkommen viel mehr bemerkbar als die ersteren. Beachtenswerth ist auch, dass nach allen meinen bisherigen Beobachtungen die Prosoecie für die allernächsten Verwandtschaftsgrade (schwächere und bessere Varietäten) ausgeschlossen scheint und nur für einen weiteren Verwandtschaftsgrad

---

1) Sitzungsberichte, 10. März 1866.

(nahe verwandte Arten wie die beiden *Rhododendron* unserer Alpen, *Achillea moschata* und *atrata*, *Primula officinalis* und *elatior*, *Prunella vulgaris* und *grandiflora* etc.) eintreten kann, während sie für die noch weiteren Verwandtschaftsgrade wieder aufgehoben ist.

Die synöcischen und prosöcischen Formen stimmen darin mit einander überein, dass sie die gegenseitige Kreuzung gestatten, die letzteren allerdings nur in einer Grenzzone, wo sich ihre Standorte berühren und die so weit reicht, als die befruchtenden Insekten gewöhnlich herumfliegen. Sind die Standorte klein, so gehören sie ganz der Kreuzungszone an. Wir können die synöcischen und prosöcischen Formen zusammen als gesellige oder cönobitische bezeichnen. Den Gegensatz bilden die eremitischen, separirten, isolirten, oder telöcischen Formen, wie ich sie früher genannt habe.

Der Cönobitismus nun gilt nicht nur als Regel für die nahe verwandten Pflanzenformen überhaupt sondern auch für jeden einzelnen Verwandtschaftsgrad derselben. Wir finden auf dem gleichen Standorte vereinigt die allergeringsten Varietäten wie z. B. *Cirsium heterophyllum* mit ungetheilten und fiedertheiligen Blättern, *Hieracium silvaticum* (*H. murorum* Auct.) mit oder ohne Stengelblatt, — etwas bessere Varietäten, wie z. B. *Hieracium Hoppeanum* mit unterseits bleicheren und mit unterseits intensiv rothgestreiften Randblüthen, roth und weiss blühende *Campanula*, — noch bessere Varietäten oder die schwächsten Arten wie z. B. *Hieracium alpinum* mit Haaren und kleinen Drüsen und die neue Form *H. holadenium* bloss mit Drüsen (ohne einfache Haare), *Campanula rotundifolia* mit kahlen und Var. *velutina* mit kurzhaarigen grauen Blättern, — ferner etwas bessere und endlich gute Arten. Ich könnte den Cönobitismus jedes einzelnen Verwandtschaftsgrades mit zahlreichen Beispielen belegen. Es ist dies überflüssig, da die Thatsachen ohnedem jedem

aufmerksamen Botaniker bekannt sind, oder wenn es nicht der Fall sein sollte, doch jedem, der darnach ausgeht, sofort in Menge entgentreten werden.

Dabei ist fast selbstverständlich, dass von zwei cönobitischen Formen (A und B) die eine oder andere auch eremitisch auftreten kann; man findet z. B. A und B auf 12 Standorten gesellig, A auf 3, B auf 1 weitem Standort isolirt. Betreffend dieses doppelte Vorkommen ist als sehr deutliche und durch zahlreiche Beispiele belegte Regel bemerkenswerth, dass die cönobitischen Formen um so häufiger auch eremitisch vorkommen, je mehr sie verwandtschaftlich auseinander gehen. Unter den allernächsten Verwandtschaftsgraden (Varietäten) gibt es solche, die, wie es scheint, nie isolirt leben, so dass man also immer A und B beisammen findet. Häufig ist dann von zwei Varietäten die eine in viel grösserer Individuenzahl vertreten als die andere; jene kommt auch allein vor, diese bloss in Gesellschaft mit jener; Letzteres gilt z. B. für viele, vielleicht für alle weissblühenden Varietäten von rothen Arten.

Wenn ich sage, dass der Cönobitismus nahe verwandter Formen Regel sei, so will das natürlich nicht heissen, dass alle unter einander nahe verwandten Formen gesellig beisammen wohnen, sondern nur, dass dieselben gruppenweise vereinigt sind. Die von einander getrennten Verbreitungsbezirke oder Standorte beherbergen nicht einzelne Eremiten, sondern eremitische Gruppen von Cönobiten. Von 9 nahe verwandten Formen (A, B, C, D, E, F, G, H, I) kommen z. B. A, E und H an einem Orte, B, D, G und I an einem andern Orte und C mit F an einem dritten Orte gesellig vor.

Die angeführten Thatsachen sprechen ganz entschieden gegen die Theorien der Separation und Amixie und weisen im Gegentheil deutlich auf ein geselliges Entstehen hin.

Das gesellschaftliche Beisammenwohnen nahe verwandter Pflanzenformen war mir schon durch meine Untersuchungen

in den Jahren 1864, 1865 und 1866 als allgemeine Regel klar geworden, und ich habe in meinen damaligen Mittheilungen in der mathematisch-physikalischen Classe wiederholt davon gesprochen. Allein es blieb mir durchaus zweifelhaft, wie die Thatsache für die Speciesbildung zu verwerthen sei, da sie sich im Widerspruche mit anderen unbestrittenen und wie mir schien sicheren Annahmen befand. Wie war es möglich, dass zwei und mehrere nahe verwandte Formen auf dem gleichen Standort durcheinander, also vollkommen unter den gleichen äusseren Verhältnissen vorkamen, ohne dass die stärkere die schwächeren im Kampfe um das Dasein, der gerade hier sehr intensiv sein müsste, verdrängte und allein übrig blieb? Oder wenn allenfalls bei nächster Verwandtschaft noch keine Verschiedenheit in den Ansprüchen, somit noch kein Kampf und kein Verdrängen bestehen sollte, wie war es möglich, dass die dann ungehemmt wirkende Kreuzung die wenig verschiedenen Formen in eine einzige verschmolz?

Da machte ich im Sept. 1867 bei einem Ausflug auf die Rothwand eine mein Interesse im höchsten Grade erregende und in ihren Folgen sehr fruchtbare Beobachtung. Auf dem ganzen Gebirgsstocke wächst auf trockenen steinigen mit wenig Gras bewachsenen Stellen und an Felsen häufig *Hieracium villosum*. Auf einem sonnigen, felsigen und rasenlosen, steil abschüssigen Standorte, der mit etwas Klettern zu erreichen ist, stehen dagegen zwei untereinander und mit *H. villosum* sehr nahe verwandte Formen. Dieselben verhalten sich in den meisten Merkmalen so zu einander, als ob *H. villosum* ihre Zwischenform wäre; die eine (*H. villosissimum*) geht in der längeren und reicheren Behaarung, in den grösseren Köpfen und den stärker abstehenden und längeren Hülschuppen soweit über *H. villosum* hinaus, als die andere (*H. elongatum*) in der schwächeren und kürzeren Behaarung, in den kleineren Köpfen und den kürzeren,

weniger abstehenden Hülschuppen hinter demselben zurückbleibt. Beide Formen unterscheiden sich aber gemeinsam von *H. villosum* durch höheren, mehr aphyllipoden Stengel und spätere Blüthezeit. Beide Formen sind auf diesem Standorte (anderswo habe ich sie auf der Rothwand nicht gesehen) ungefähr in gleicher Zahl, jede in mehr als 1000 Stöcken vorhanden; sie sind vollständig untereinander gemengt, nicht etwa truppweise separirt. *H. villosum* mangelt daselbst gänzlich. Auch war es mir nicht möglich, eine einzige Zwischenform zwischen *H. villosissimum* und *H. elongatum*, welche als Bastard hätte gedeutet werden können, aufzufinden. Ich habe seitdem den Standort bei jeder Excursion auf die Rothwand besucht und immer den ersten Befund constatirt.

Diese Beobachtung zeigte mir deutlich, dass die beiden Formen das verwandte *H. villosum* von ihrem, demselben im Uebrigen angemessenen Standorte verdrängten, dass sie aber einander selbst nicht zu verdrängen im Stande waren. Sie brachte mich auch betreffend die Entstehung dieser Formen naturgemäss auf die Vermuthung, es möchten aus dem ursprünglich allein vorhandenen *H. villosum* sich nach entgegengesetzten Seiten hin abweichende Varietäten gebildet haben, welche durch gemeinsamen Kampf die Mutterform und ebenso alle Zwischenformen, die sich durch die Kreuzung nothwendig bilden mussten, zu verdrängen vermochten. Ich glaubte also an die Möglichkeit, dass hier ein Fall von Formenbildung seit der Eiszeit vorliegen könnte. Ich bemerke noch, dass *H. villosum*, *H. villosissimum* und *H. elongatum* morphologisch so weit von einander abweichen, dass sie nach den einen Autoren Varietäten einer Art, nach andern aber verschiedene Arten darstellen. Sie sind etwas besser geschieden als die schwächsten *Hieracium*-Arten von Froelich und von Fries und nahezu ebenso gut als einige der leichtesten Arten von Koch und von Grisebach.

Sowie nun meine Aufmerksamkeit eine bestimmte Richtung gewonnen hatte, gelang es mir unschwer, eine Menge analoger, wenn auch äusserlich mehr verdeckter Fälle in der Gattung *Hieracium* zu beobachten. Die Thatsachen sind in Kurzem folgende. Auf dem nämlichen Standorte kommen zwei Varietäten oder nächstverwandte Arten räumlich vollkommen durcheinander gemengt vor; sie sind in den Merkmalen meist scharf geschieden und ohne Zwischenglieder, zuweilen mit einzelnen, äusserst spärlichen, selten mit zahlreicheren Mittelformen, die man ohne Zweifel als Bastarde betrachten kann. Aehnliche oder andere Zwischenformen finden sich dagegen auf andern Lokalitäten. Die letzteren halten mit Rücksicht auf einzelne wichtige Charaktere bald die Mitte zwischen jenen beiden Arten oder Varietäten; bald nähern sie sich einer derselben mehr oder weniger, während sie meistens in anderen Merkmalen von beiden abweichen. Sie können auch einer der beiden Formen äusserst nahe kommen und fast identisch mit derselben sein. Diese von jenem verwandten Paar getrennt lebenden Formen können entweder eremitisch oder mit anderen verwandten Formen cönobitisch auftreten.

Statt eines Paares von Varietäten oder nächst verwandten Arten kommen manchmal auch 3, 4 und 5 derselben auf einem Standorte beisammen vor. Dann sind aber, soweit meine Beobachtungen bis jetzt reichen, zwei derselben einander näher verwandt.

Zur Erläuterung dieser cönobitischen schwachen Arten oder guten Varietäten dienen andere gesellig lebende Formen, die einander noch näher stehen und die bis zu den leichtesten Varietäten und bis zu individuellen Verschiedenheiten sich abstufen. Es liegen also von der individuellen bis zur spezifischen Verschiedenheit alle möglichen Entwicklungsstadien an cönobitischen Formen vor; und es wird dadurch die Annahme, dass die Species gesellig entstehen und gesellig

sich ausbilden, äusserst nahe gelegt. Indessen ist damit nur erst eine Möglichkeit ausgesprochen. Es muss noch die Nothwendigkeit oder wenigstens die grosse Wahrscheinlichkeit dieser Deutung kritisch festgestellt werden.

Um bestimmte Schlüsse aus den angeführten Thatsachen zu ziehen, müssen wir zuerst wissen, ob die Geselligkeit der cönobitischen Formen eine dauernde oder bloss eine vorübergehende sei? Man könnte sagen, die Formen, die wir jetzt gerade auf einem Standort vereinigt finden, seien erst seit kurzer Zeit beisammen; die Pflanzen änderten ihren Wohnort und jede von ihnen sei bald mit diesen bald mit jenen cönobitisch. Eine solche Behauptung könnte wohl für das der Kultur anheimgefallene Areal mit Grund aufgestellt werden. Hier ist es augenscheinlich, wie die Vegetationen wechseln. Mit den Kulturpflanzen werden fortwährend viele Unkräuter eingeführt. Und wenn dies auch nicht der Fall ist, so verändern sich mit der Kultur doch die äusseren Bedingungen. Der Wald wird umgehauen und wächst dann wieder langsam auf. Die Düngung verändert den Boden; die dem Boden in den Ernten entzogenen Stoffe verändern ihn nicht minder. Die fortschreitende Entwaldung modifizirt die Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft und des Bodens etc.

Man muss also für brauchbare Untersuchungen das Kulturareal unberücksichtigt lassen. Man darf nur solche Lokalitäten zur Beobachtung wählen, welche durch die Kultur keine Veränderungen erfahren haben, wie Seen, Flüsse, Sümpfe, Sandhaiden und Felsen in der Ebene, vorzüglich aber Gebirge und namentlich die höhern, über der Baumgrenze liegenden Gebirgsregionen. Wenn es auch hier, mit Ausnahme der spärlich mit Vegetation besetzten Lokalitäten über der Schneegrenze, vielleicht keine Stelle gibt, die nicht von Schafen und Ziegen besucht wird, so können wir doch annehmen, dass eine Umwandlung der äusseren Verhältnisse durch die Kultur nicht stattgefunden habe, weil die Schafe und Ziegen

der historischen Zeit wohl keine andere Wirkung auf die Vegetation ausüben als in der vorhistorischen Zeit die damals häufigeren Gamsen, Steinböcke und Murmelthiere.

Ich habe aus den angegebenen Gründen meine Beobachtungen grösstentheils in den Alpen und daselbst vorzugsweise in einer Höhe über 5000' (1620 Met.) angestellt. In tiefern Regionen hielt ich mich ausschliesslich an solche Standorte, von denen ich mit einigem Grunde annehmen konnte, dass sie seit sehr langer Zeit keine Veränderung erfahren haben.

Wenn aber auch die Lokalitäten die nämlichen geblieben sind, so könnte man doch den Einwand machen, dass ihre Vegetation durch die Pflanzenwanderung sich fortwährend verändern werde, und man könnte daran erinnern, dass ja die Pflanzen sehr leicht wandern, da ihnen für den Transport der Samen verschiedene sehr wirksame Mittel gegeben sind. Ein solcher Einwurf wäre aber durchaus ungegründet. Als das Klima der Eiszeit in unser jetziges Klima sich umänderte, fand eine grossartige Wanderung der ganzen Vegetation statt. Dieselbe musste aber bald beendigt sein, die Pflanzen mussten ziemlich rasch das ihnen durch den Kampf mit allen übrigen Concurrenten bestimmte Areal erringen; und zwar musste dieses Ziel um so schneller erreicht werden, je rascher ihre Wanderung vor sich geht. Sobald sie dieses Areal inne hatten, so war ein stationärer Gleichgewichtszustand erreicht. Von jetzt an konnten nur noch unbedeutende Schwankungen in der Vertheilung der Gewächse eintreten, insofern Schwankungen in den klimatischen Verhältnissen (Jahre mit ungleichen mittleren und extremen Temperaturen, mit ungleichen feuchten Niederschlägen etc.) oder Veränderungen in den Bodenverhältnissen (durch Bergstürze, Ueberschwemmungen, Lawinen etc.) sie veranlassten. Wie schnell die wandernden Pflanzen sich über grosse Gebiete ausbreiten und zu einem stationären



Zustand des Wohnsitzes gelangen, sehen wir aus vielen Beispielen von Arten, die sich in historischer Zeit in fremden Welttheilen einbürgerten.

Von einer jetzt noch thätigen Pflanzenwanderung kann also nicht die Rede sein. Zwar werden die Samen einer jeden Pflanzenform jährlich über ihren Verbreitungsbezirk hinausgeführt. Aber das geschah auch schon vor 1000, vor 10,000 Jahren und früher, und wenn sich die betreffende Form mehr Terrain erobern könnte, so wäre es längst geschehen. *Hieracium Hoppeanum* kommt in der ganzen östlichen Alpenkette vor; es geht westlich bis Andermatt und endigt daselbst mitten im Urserenthal<sup>1)</sup>. Diese Grenze muss es schon seit längster Zeit gehabt haben und es muss sie auch für die Zukunft behalten, wenn nicht wirksame klimatische Veränderungen eintreten. — Eine etwelche Verschiebung der Pflanzenformen ist bei gleich bleibenden äussern Verhältnissen nur möglich, insofern neue Formen entstehen und alte verschwinden, denn die neuen werden eine andere Verbreitungsfähigkeit besitzen als diejenigen, an deren Stelle sie treten. Diese Verschiebung der Pflanzenformen setzt also die erfolgte Bildung neuer Formen voraus; sie kann demnach nicht in Betracht kommen, wo es sich erst um in der Entstehung begriffene Formen handelt und hat auch keine Anwendung für viele Fälle des Cönobitismus, die für die Speciesbildung besonders wichtig sind.

Dass die cönobitischen Formen nicht etwa bloß vorübergehend vereinigt sind, ergibt sich übrigens auch besonders aus der Art ihres Vorkommens. Eine Menge von Beispielen lassen sich unter eine der folgenden 5 Kategorien bringen.

---

1) Die Angabe Christener's, dass diese Pflanze bei „Nufenen im Wallis“ wachse, ist unrichtig und wurde durch eine Verwechslung von Nufenen im Rheinwald mit dem gleichnamigen Pass im Oberwallis veranlasst.

1. Eine Pflanzenform A ist über ein grosses Gebiet verbreitet; mitten in demselben wächst mit A an einer oder einigen wenigen benachbarten Stellen die verwandte und sonst nicht vorkommende Form B. — *Hieracium alpinum* ist durch die ganze Alpenkette eine sehr häufige Pflanze. Man findet es auf allen Bergen von 5500 und 6000' (1790 und 1950 Met.) an aufwärts, wenn die Unterlage nicht etwa Kalk mit bloss dünner Humusdecke ist. Im Rheinwald (in Graubünden) kommt cönobitisch mit demselben auf zwei Standorten *H. holadenium* vor, das ich schon oben als Beispiel einer guten Varietät oder schwachen Art erwähnt habe. Anderwärts ist es bis jetzt nicht gefunden worden und mangelt auch sehr wahrscheinlich, da es als eine ausgezeichnete Pflanze nicht übersehen werden konnte. *H. holadenium* muss mit *H. alpinum* seit der Eiszeit im Rheinwald leben oder was wahrscheinlicher ist, es muss seit jener Epoche aus *H. alpinum* entstanden sein.

2. Eine Pflanzenform A ist über ein grosses Gebiet verbreitet. Innerhalb dieses Gebietes findet sich cönobitisch mit A die verwandte Form B auf verschiedenen Standorten, welche ihrer Lage nach eine Einwanderung höchst unwahrscheinlich und selbst unmöglich erscheinen lassen. Als Beispiel führe ich *Hieracium macranthum* (*H. Hoppeanum* Var.) an, welches gemeinschaftlich mit *H. Pilosella* auf der Garchingerhaide bei München und auf dem Lechfelde bei Augsburg lebt, wo es nach der Eiszeit zurückgeblieben ist. Ich habe hievon schon in einer frühern Mittheilung (18. Nov. 1865) gesprochen.

3. A und B sind beide cönobitisch über ein grosses Gebiet in Menge verbreitet, indem sie fast überall entweder synöcisch oder prosöcisch vorkommen. Die beiden Alpenrosen (*Rhododendron ferrugineum* und *Rh. hirsutum*)<sup>1)</sup>, *Achillea atrata* und *A. moschata*<sup>1)</sup>, *Hieracium Pilosella* und

---

1) Sitzungsberichte, 15. Dec. 1865.

H. Hoppeanum in den Alpen östlich vom St. Gotthard, Hieracium alpinum und H. rhaeticum etc. wohnen seit der Eiszeit beisammen.

4. A und B kommen mit einander auf einem für die Einwanderung unzugänglichen, inselartigen Gebiet vor und müssen daselbst seit der Eiszeit beisammen gelebt haben. Als solche Gebiete sind zu betrachten wirkliche Inseln, die weit genug von den Continenten entfernt sind, Berge oder Gebirgsgipfel, Sümpfe, Seen in hinreichender Entfernung von ähnlichen Lokalitäten, wo A und B wirklich vorkommen.

5. Auf einem begrenzten Standorte kommen die nahe verwandten Formen A und B durcheinander vor. Anderwärts finden sie sich nicht in der gleichen Modification, sondern mehr oder weniger abgeändert als A', A'' . . . . und B', B'' . . . . Wir sind gezwungen anzunehmen, dass A und B seit der letzten grossen Wanderung beisammen sind, oder dass sie sich in der Geselligkeit aus A', B' etc. umgewandelt haben. Ich werde später noch weitläufiger von diesem interessanten und wichtigen Factum sprechen.

Wenn es nun sicher ist, dass die cönobitischen verwandten Formen nicht durch spätere Wanderung zusammengekommen sind, so ergibt sich die fernere Frage, ob der in ihren Merkmalen ausgesprochene Abstand zwischen ihnen während ihrer Geselligkeit unverändert geblieben ist oder ob er sich geändert hat. Die Aenderung gestattet wieder eine doppelte Möglichkeit; entweder ist der Abstand grösser oder kleiner geworden. Entweder divergiren die beiden Formen und müssen somit in früherer oder späterer Vergangenheit von einem gemeinsamen Ursprung ausgegangen sein, oder die beiden Formen convergiren und werden in früherer oder späterer Zukunft zusammenfliessen.

Diese Fragen sind nicht leicht mit gehöriger Motivirung zu beantworten. Man steht vor der Schwierigkeit, die sich jedesmal darbietet, wenn eine sehr langsame Bewegung von

einer kurzen Beobachtungszeit aus beurtheilt werden soll. Wenn ein Reisender an einen unbekanntem See kommt, von dem er nicht weiss, ob ein Ausfluss vorhanden ist und wo derselbe sich befindet, so bleibt er im Zweifel, ob das Wasser stille stehe, ob es sich nach rechts oder links bewege. Wenn man Einem, der nie eine Uhr gesehen hat, den Stundenzeiger weist, so wird er, nachdem er eine Minute lang hingesehen hat, nicht wissen, ob derselbe unbeweglich sei oder ob er sich langsam rechts oder links herumdrehe. Was aber eine Minute für den Stundenzeiger der Uhr ist, das sind für eine Pflanzenform die 30 oder 40 Jahre, während welcher ein Botaniker sie auf einem Standorte beobachten kann oder selbst die 200 und 300 Jahre Geschichte, welche er mit Hülfe getrockneter Exemplare construiren kann, die von früheren Botanikern gesammelt wurden und in den Herbarien aufbewahrt sind. Man wird für diese Zeit in der Regel keine bemerkbare Veränderung zu constatiren vermögen.

Wir können uns zuerst auf einen ganz allgemeinen Standpunkt stellen und die Frage aufwerfen, ob seit der letzten grossen, mit dem Erlöschen der Eiszeit verbundenen Wanderung überhaupt Umbildungen der organischen Formen stattgefunden haben. Man könnte die Behauptung aufstellen, es seien die jetzt lebenden Formen alle schon vor der Eiszeit entstanden, ihre jetzige geographische Verbreitung sei daher nur die Folge der Wanderung und ohne Beziehung zur Entstehung, welche unter einer früheren und ganz andern Verbreitung erfolgte. Eine solche Behauptung würde nicht gegen die Transmutationslehre im Allgemeinen verstossen. Denn man mag der letztern irgend eine Gestalt geben, so wird man immer zugestehen müssen, dass die Lebeformen während eines sehr langen Zeitraums, der sich bis zur Eiszeitferne (von der Eiszeit bis jetzt) ausdehnen kann, in ihren Merkmalen unverändert bleiben können, um dann plötzlich

in eine Periode der Umwandlung einzutreten. Wollte man nun diese, wie mir scheint, unbestreitbare Annahme so formuliren, dass man sagte, der Stillstand in der Entwicklung treffe alle Pflanzen- und Thierformen gleichzeitig, so hätte man die vorhin erwähnte Behauptung von allgemeinen kürzeren Umbildungsperioden, auf welche lange Ruheperioden folgten. Allein dagegen sprechen mancherlei Gründe, welche uns zeigen, dass bei den verschiedenen Formen sowohl die Perioden der Ruhe als die der Umwandlung eine ungleiche Dauer haben, und so vertheilt sind, dass zu jeder Zeit die Transmutation in einer kleinen Zahl von Formen thätig ist, während sie bei der grösseren Zahl ruht. Ich werde in einem folgenden Vortrage diese Frage mit Rücksicht auf andere Momente näher erörtern und heute nur Thatsachen aus den Vorkommensverhältnissen anführen, welche uns beweisen, dass seit der Eiszeit wirklich Umwandlungen stattgefunden haben.

Vorher will ich noch zwei Thatsachen kurz besprechen, welche man für die Stabilität der Formen seit der Eiszeit geltend machte. Die erste besteht in den fossilen Ueberresten, welche nach dem Urtheil der Palaeontologen beweisen, dass die Vegetation während des Diluviums die gleiche war wie jetzt, und dass die nämlichen Arten und Varietäten damals gelebt haben. Selbst während der Tertiärzeit sollen gewisse unserer jetzigen Pflanzenarten (nach Ungar z. B. immergrüne Eichen) schon existirt, andere seitdem eine nur geringe Umbildung erfahren haben.

Doch dürfen wir aus paläontologischen Beobachtungen nicht mehr schliessen, als wirklich daraus folgt. Sie zeigen uns in dem vorliegenden Falle bloss, dass die beobachteten Pflanzenarten, die einen kleinen Bruchtheil der Flora ausmachen, keine sehr bedeutende Umwandlung erlitten haben, schliessen aber geringere Veränderungen an denselben nicht aus und beweisen nichts bestimmtes für alle übrigen Pflanzen.

Die fossilen vegetabilischen Reste aus dem Diluvium sind sehr mangelhaft, sie bestehen in einzelnen schlecht erhaltenen Theilen (Stengel, Blätter, Früchte); sie lassen im besten Fall die Identität der Gattung oder Gattungsection (Species im weitesten Sinne) erkennen. Von einer weiter gehenden Vergleichung kann keine Rede mehr sein. Die Unterscheidung der näher verwandten lebenden Species gründet sich auf eine Gesammtheit von vielen Merkmalen, von denen bei den fossilen Resten die Mehrzahl und darunter gerade die wichtigsten mangeln. Wenn wir aus frischen Blättern, Stengelstücken, Früchten, die noch alle Eigenschaften intact besitzen, allein die Species nicht zu erkennen vermögen, wie sollten wir es können aus den vorweltlichen Organen, die ihre charakteristischen Eigenschaften meist verloren haben. Es ist daher nicht zu viel behauptet, wenn ich für den Zeitraum von dem Diluvium bis auf jetzt den Satz aufstelle, dass durch die paläontologischen Erfahrungen eine Veränderung der Pflanzenformen in nächstverwandte Species oder in gute Varietäten nicht im Geringsten ausgeschlossen ist.

Die andere Thatsache, welche für die Stabilität der Formen seit der Eiszeit angeführt wird, betrifft diejenigen Pflanzen und Thiere, welche jetzt zugleich in Gebieten vorkommen, zwischen denen die Wanderung seit jener Epoche unmöglich war. Der hohe Norden, die Alpen, die Pyrenäen, selbst der Harz, das Riesengebirge, die Vogesen sind so weit von einander entfernt, dass der Transport von Samen aus dem einen dieser Gebiete in ein anderes sehr unwahrscheinlich ist. Demgemäss beherbergt jedes dieser Gebiete manche Pflanzen, die den andern mangeln. Es gibt aber auch Formen, welche zweien oder mehreren derselben gemeinsam sind. Man erklärt die letztere Thatsache wohl mit Recht so, dass die jetzt mangelnde Communication zur Eiszeit bestanden habe. Von den jetzt zugleich auf den Alpen und im hohen Norden lebenden Pflanzen sind die

einen im Norden entstanden und zur Eiszeit auf die Alpen gelangt, die andern haben die entgegengesetzte Wanderung ausgeführt.

Vergleichen wir nun die Vegetationen zweier solcher jetzt isolirter Gebiete genauer mit einander, so erscheinen manche Pflanzenformen ganz identisch, während andere geringe Abweichungen zeigen und als schwächere oder bessere Varietäten unterschieden werden können. Es verhalten sich daher die Pflanzenformen auf den Alpen und im hohen Norden bald wie A: A, bald wie A: A', und wir werden zu der Annahme geneigt sein, dass im ersteren Falle die Pflanzen in den beiden Gebieten seit der Eiszeit unverändert geblieben seien, und dass im zweiten Falle die in das andere Gebiet hinübergewanderten Individuen in ihren Nachkommen sich etwas umgewandelt haben.

Es ist dies jedoch nur eine nahe liegende Möglichkeit, deren man sich gelegentlich wohl erinnern, die man aber nicht als selbstständiges Beweismaterial benutzen darf. Denn es sind verschiedene andere Möglichkeiten nicht ausgeschlossen. Wenn in den beiden Gebieten die Formen sich verhalten wie A zu A', so kann dies auch schon zur Eiszeit der Fall gewesen und beide seitdem unverändert geblieben sein; es kann ferner zur Eiszeit die Form A'' gelebt haben, welche sich seitdem in dem einen Gebiete zu A, in dem anderen zu A' umbildete u. s. w. Wenn in den beiden Gebieten die Formen identisch scheinen ( $A = A$ ), so folgt daraus nicht nothwendig, dass sie sich seit der letzten Wanderung nicht verändert haben, wie man gewöhnlich annimmt. Es ist möglich, dass zur Eiszeit die Form A' lebte und dass sie sich seitdem auf den Alpen und im Norden in gleicher Weise in A umwandelte, anderer Möglichkeiten nicht zu gedenken.

Gegen das letztere wird man einwenden, dass die Ungleichheit der äusseren Verhältnisse bei der Transmutation einer und derselben Form auch ein ungleiches Resultat be-

wirken müsse. Doch ist dieser Satz weder thatsächlich bewiesen, noch ist er theoretisch beweisbar. Man kann dagegen einwenden, der Umstand, dass eine Pflanzenform während einer so langen Periode (von der Eiszeit bis jetzt) auf den Alpen und im Norden unverändert und ungeschwächt leben konnte, gestatte den Schluss, dass die äusseren Verhältnisse in den beiden Gebieten trotz ihrer anscheinenden Ungleichheit auf die Natur der Pflanzen doch gleichartig einwirken, dass sie den verschiedenen vegetabilischen Functionen in gleichem Masse förderlich sind. Daraus folgt denn auch ungezwungen, dass sie die Umbildung der Form, die aus inneren Ursachen erfolgt <sup>1)</sup>, in beiden Gebieten in gleicher Weise gestatten, wenn zufällig die Individuen in der gleichen Richtung zu variiren beginnen.

Ich führe das eben Gesagte blos als Möglichkeit an, die mir selber als die weniger wahrscheinliche vorkommt. Ich bin geneigt in *Hieracium alpinum* und *H. aurantiacum*, welche Arten in identischen Formen die Alpen und den Norden bewohnen, die unveränderten Pflanzen der Eiszeit zu sehen. Aber es mangelt mir dafür zu meinem Bedauern noch ein ausreichender Grund. Immerhin glaube ich nicht, dass es in dieser Beziehung ein allgemeines Gesetz gebe, welches für alle Pflanzen gilt. Die Mehrzahl der Formen, welche in gut getrennten Gebieten in den Merkmalen identisch scheinen, mag seit der letzten Communication zwischen den Gebieten unverändert geblieben sein, während vielleicht eine geringe Zahl sich in identischer Weise umgewandelt hat. Man muss daher jeden einzelnen Fall besonders behandeln und ausser dem Vorkommen auch alle übrigen Momente, welche Aufschluss geben können, in Betracht ziehen.

Die allgemein gestellte Frage, ob seit der Eiszeit die die Transmutation still gestanden oder thätig gewesen sei,

---

1) Sitzungsberichte, Mittheilung vom 18. Nov. 1865.



gibt uns, wie wir gesehen haben, in den paläontologischen Ergebnissen gar keine und in der Vergleichung der Floren separirter Gebiete eine unbestimmte Antwort. Lohnender ist es, die Untersuchung speciell auf einzelne Pflanzen zu richten und aus dem Vorkommen ihrer Formen in dem gleichen Gebiet Schlüsse zu ziehen. Ich beschränke mich auf eine kurze Schilderung der Verhältnisse, wie sie uns die Gattung *Hieracium* darbietet.

Es gibt in dieser Gattung einige Arten, die morphologisch isolirt sind, oder sich nur nach einer Seite hin durch Uebergänge an andere Arten anschliessen. Dieselben sind einförmig, sie zeigen auf den verschiedenen Standorten ihres grossen Verbreitungsbezirkes überall ganz die gleichen Merkmale. *Hieracium staticifolium*, *H. albidum*, *H. humile* (Jacquini) gehören hieher. — Als anderes Extrem gibt es Arten (im weiteren Sinne), die in eine Unzahl von kleinen Formen (schwache Varietäten, bessere Varietäten, schwache Arten) zersplittert sind und die fast auf jedem Standorte in einer etwas andern Modification auftreten. Viele dieser Formen habe ich bis jetzt nur auf einer Lokalität oder nur in einem Alpenthal oder nur auf einem Berg gefunden. Die bisherigen Arten der Autoren *Hieracium glaucum*, *H. bupleuroides*, *H. speciosum* etc. sind derartige Schwärme von kleinen Formen<sup>1)</sup>. • Wenn man einen solchen Formen-

---

1) Letzten Sommer (1872) besuchte ich die Dolomite von Südtirol, die mir noch unbekannt waren. Mein Hauptzweck dabei war die Formen aus den oben genannten Arten oder Gruppen, wie ich sie lieber nenne, zu beobachten, indem ich die Ueberzeugung hatte, dass sie eigenthümlich sein müssten. Leider erwiesen sich die Dolomite im Allgemeinen viel ärmer an Hieracien, als ich erwartete, und was die genannten kalkbewohnenden Gruppen betrifft, so sollten sie nach dem Zeugnis des dortigen kundigen Botanikers (Cooperator Huter in Sexten), was ich erst nach meiner Ankunft erfuhr, merkwürdiger Weise fast gänzlich mangeln. Doch gelang es mir bei

schwarm mit einer der früher genannten gleichförmigen Arten vergleicht, so macht es ungefähr den nämlichen Eindruck, wie wenn man einen Planeten mit den zahlreichen Planetoiden, in die ein anderer Planet wahrscheinlich zerfallen ist, oder einen Cometen mit einem Schwarm von Sternschnuppen zusammenhält, in die ein anderer Comet sich aufgelöst hat. Damit will ich indess nur eine Aehnlichkeit in der Erscheinung andeuten, indem ich von der Entstehung ganz absehe.

Diese Schwärme von kleinen Formen sind für die Transmutationslehre besonders lehrreich; sie zeigen uns unwiderleglich, dass eine Veränderung seit der Eiszeit statt gefunden hat und in welcher Weise.

Schon die grosse Zahl der Formen und die Thatsache, dass jede Gegend ihre besonderen Formen hat, beweist uns, dass viele derselben später entstanden oder umgewandelt sein müssen. Bei grossen Wanderungen, wie sie der Anfang und das Ende der Eiszeit veranlassten, gehen nothwendig viele Formen zu Grunde; es wird bald die eine bald die andere in der Verbreitung der Samen zurückbleiben und aussterben. Ferner geht besonders die Wanderung von der mitteleuropäischen Ebene auf die Alpen theilweise entgegen dem bei dem Transport der Samen wirksamsten Südwestwinde; — wie sehr aber letzterer bei der Samenverbreitung massgebend ist, kann man in unserem botanischen Garten deutlich sehen. Endlich müssen bei der Wanderung und während des Aufenthaltes in der Ebene oft Formen, die früher nicht miteinander vorkamen, sich zusammen finden und sich theilweise durch den Kampf um das Dasein ver-

---

einer mehrwöchentlichen Durchforschung der Dolomite von Prags Höhlenstein und Ampezzo zwar bloss 4 Formen aus den Gruppen *glaucum*, *bupleuroides* und *speciosum* aufzufinden; aber alle 4 waren neu.

drängen. Wenn die zahlreichen Formen der genannten Hieraciengruppen (*glaucum*, *bupleuroides*, *speciosum* etc.) jetzt durch eine hereinbrechende Eiszeit gezwungen würden, in die Ebene auszuwandern, so unterliegt es keinem Zweifel, dass nicht der vierte Theil (vielleicht kaum  $\frac{1}{10}$ ) wieder zurückkäme. Nun leben aber gegenwärtig so viele Formen in den Alpen, dass es undenkbar ist, es habe während der Eiszeit eine noch viel grössere Zahl in der Ebene und vor derselben eine abermals grössere Zahl in den Alpen existirt. Wir müssen daher annehmen, dass viele sich erst seit der Rückkehr auf die Gebirge gebildet haben.

Einen ungleich stärkeren Grund als die Zahl gibt uns das morphologische Verhalten dieser kleinen Formen. Viele derselben sind Cönobiten, so dass 2 bis 5 zusammen vorkommen, und stehen, wie ich nachher zeigen werde, in einer gewissen morphologischen Beziehung zu einander. Die in Geselligkeit beisammen lebenden Formen haben sich mit Rücksicht auf ihre Merkmale gleichsam gegenseitig gemodelt; sie zeigen, um mich so auszudrücken, einen specifischen Gesellschaftstypus, der für jede Gesellschaft, somit für jede Gegend ein anderer ist. Diese Thatsache zeigt unwiderleglich, dass die Formen, seit sie beisammen wohnen, sich verändert haben. Denn es liesse sich ja gar nicht denken, dass die mit Rücksicht auf einander Geformten auch zufällig zusammen gekommen wären, so z. B. einige im Rheinwaldthal in Graubünden, einige am Simplon im Wallis, einige im Oberengadin, einige am Spitzingsee in Oberbayern, einige an den Isarabhängen bei Grosshesselohe bei München, einige in den Dolomiten zwischen Höhlenstein und Ampezzo im Tirol etc.

Die letzte Frage ist nun noch die, ob die cönobitischen Formen in der Verwandtschaft sich genähert oder von einander entfernt haben. Diese Frage brachte mich anfänglich in Verlegenheit, da allgemeine Gründe dafür und da-

gegen sprechen. Für die Annahme, dass die geselligen Formen sich in ihren Merkmalen von einander entfernen, spricht das anderweitig bewiesene allgemeine Gesetz der Entwicklungsdivergenz, indem die mannigfaltig gegliederten und differenzirten organischen Reiche nur durch divergirende Bewegung aus den gleichartigen einzelligen Anfängen hervorgehen konnten. Aber damit wäre bloss die Wahrscheinlichkeit, nicht auch die Nothwendigkeit einer analogen Bewegung für den einzelnen Fall gegeben. Denn es wäre ja möglich, dass in der allgemeinen Strömung partielle Gegenströmungen vorkämen, dass während die Formen im Grossen und Ganzen sich von einander entfernen, einzelne sich näherten und zusammenfielen.

Für die Annahme, dass die cönobitischen Formen sich einander nähern, spricht der Umstand, dass sie im Connubium leben, und dass die fortwährend thätige Kreuzung bestrebt sein muss, sie mit einander zu vereinigen. Dieses Resultat könnte man nach der Rolle, welche die Darwin'sche Theorie der Kreuzung bei künstlicher und bei natürlicher Züchtung anweist, unter gewissen Voraussetzungen mit ziemlicher Zuversicht erwarten.

Aus dieser Ungewissheit, in welcher uns die allgemeinen Betrachtungen lassen, befreit uns die genaue morphologische Untersuchung der cönobitischen und wie ich mich ausgedrückt habe, gegenseitig gemodelten Formen. Ihr spezifischer Gesellschaftstypus besteht darin, dass sie in gewissen Merkmalen eine bemerkenswerthe Uebereinstimmung zeigen, während sie in andern Merkmalen Extreme darstellen und darin zuweilen über alle in andern Gegenden vorkommenden Verwandten hinausgehen. So sind, um einige Beispiele anzuführen, *Hieracium porrifolium* und *H. glaucum* (All., nec Auct.), welche im Südtirol beisammen leben, in der Inflorescenz und im Bau der Köpfchen einander fast gleich, aber *H. porrifolium* hat die schmälsten, *H. glaucum* die breitesten

Blätter unter allen zur Gruppe *glaucum* gehörenden Formen. — *H. poliodes* und *H. amaurodes*, die ebenfalls zur Gruppe *glaucum* gehören und am Spitzingsee bei Schliersee cönobitisch sind, gleichen sich im Stengel, in den Blättern und in dem Bau der Köpfchen; aber *H. poliodes* zeichnet sich unter den *Glaucum*-Formen durch Reichthum, *H. amaurodes* durch Armuth an Flocken (Sternhaaren) auf dem *Involucrum* aus. — Die zur Gruppe *bupleuroides* gehörenden Formen *H. glabrifolium* und *H. crinifolium*, die auf dem Brenner im Tirol in Gesellschaft wachsen und einander sehr nahe stehen, stellen sich beide als Extreme dar, indem beim ersteren die Flocken weiter über den Stengel nach unten gehen und bei letzterem die Blätter stärker behaart sind, als bei irgend einer anderen *Bupleuroides*-Form. — Von den beiden ebenfalls zur Gruppe *bupleuroides* gehörenden und im Rheinwald in Graubünden cönobitischen Formen *H. laeviceps* und *H. scabriceps* hat letzteres ein stärker behaartes *Involucrum* als die übrigen Formen der Gruppe.

Aus diesen Thatsachen ergibt sich unzweifelhaft, dass die Bewegung in den cönobitischen Formen eine divergirende ist. Denn in ihnen gerade sind extreme Merkmale entwickelt, während die eremitischen Formen in ihren Merkmalen eher mittlere Bildungen darstellen. Wenn die Cönobiten in Folge der fortdauernden Kreuzung convergirten, so müssten im Gegensatze zur Wirklichkeit sie selber die intermediären, die Eremiten aber die charakteristischen extremen Formen sein.

Die angeführten Thatsachen legen überdem den Gedanken nahe, dass, im Gegensatze zu den bisherigen Annahmen, die Geselligkeit für die Speciesbildung förderlicher sich erweise als die Isolirung, — ein Gedanke, der weder mit der Wirkung der Kreuzung noch mit derjenigen der Verdrängung im Kampfe um das Dasein im Widerspruche steht.

---

Ich will zum Schlusse noch darlegen, wie ich mir nun die Entstehung der Species auf cönobitischem Wege denke. Eine Pflanzenform bildet ganz leichte Abänderungen, die natürlich in verhältnissmässig geringer Individuenzahl vorhanden sind, und wenn ihre Existenzfähigkeit von der Hauptform übertroffen wird, bald wieder zu Grunde gehen. Hat die Abänderung dagegen einige Eigenschaften, welche sie bevorzugen, während sie in anderen Eigenschaften weniger günstig ausgestattet ist, so verdrängt sie die Hauptform theilweise und erobert sich einen ständigen Platz neben ihr. Sie besteht neben der Mutterform und gesellig mit ihr als scharf geschiedene Form, indem die Zwischenglieder, die durch Kreuzung und Variation entstehen, fortwährend verdrängt werden. In Gesellschaft mit der Mutterform bildet sich die Tochterform weiter aus und entfernt sich in den Merkmalen von derselben, indem sie anfänglich den Werth einer beginnenden, dann einer bessern Varietät, nachher den Werth einer leichten oder sogenannten schlechten, dann einer guten Art hat. Die Mutterform selbst kann unverändert bleiben; häufiger aber geschieht es, dass sie in ihren Charakteren mehr oder weniger in der entgegengesetzten (von der neuen Form abgekehrten) Richtung ausweicht, was durch die stätige Verdrängung der Individuen, welche der neuen Form in den Merkmalen näher stehen, bewirkt wird. Dem entsprechend finden wir nicht selten neben einer allgemeiner verbreiteten Pflanzenform gesellig mit ihr in einem kleinen Gebiete eine neu entstandene nahe verwandte Form, die anderswo nicht vorkommt. Das früher erwähnte *Hieracium holadenium* denke ich mir in dieser Weise im Rheinwaldthal aus *H. alpinum* entstanden.

Die Species können noch auf eine andere Weise cönobitisch entstehen. Eine Pflanzenform bildet Varietäten, von denen nicht nur eine, sondern zwei sich als existenzfähig erweisen und nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin

die Mutterform an Stärke übertreffen. Die nothwendige Folge davon ist, dass sie durch gemeinsamen Kampf die Mutterform vollständig verdrängen. Man findet dann in dem Verbreitungsbezirk der Mutterform an einer Stelle statt ihrer die beiden cönobitischen Tochterformen. Die erstere stellt, als natürliche Folge des geschilderten Vorganges mehr oder weniger die Mittelform zwischen den letzteren dar; doch ist sie kaum je die genaue Mittelform, wie sie etwa durch Bastardirung entstehen würde, sondern sie weicht nach irgend einer Richtung etwas aus; ein Umstand, der sie für gewisse Standorte und ganze Gebiete stärker macht als die vereinigten beiden Tochterformen.

Diese zweite Art der Speciesbildung, die man die didymogenetische nennen kann, ist von der ersten, der monogenetischen, nicht streng geschieden; es sind zwischen beiden viele allmählig abgestufte Uebergänge möglich, so dass man sich die erste als den allgemeinen, die zweite als den Grenzfall denken kann. Der didymogenetische Ursprung kommt in seiner Reinheit wahrscheinlich sehr selten vor. *Hieracium villosissimum* und *H. elongatum*, von denen ich früher gesprochen habe, dürften auf diese Weise auf der Rothwand aus *H. villosum* entstanden sein.

Es besteht auch die Möglichkeit, dass gleichzeitig zwei Varietäten entstehen und neben der Mutterform sich behaupten, oder dass gleichzeitig drei Tochterformen auftreten und mit einander die Mutterform verdrängen. In beiden Fällen hätte man drei coordinirte Formen in Folge einer dreigabeligen Theilung. Der Vorgang hat aber an und für sich nur eine geringe Wahrscheinlichkeit und wird nur selten eintreffen. Aus der Beobachtung ist mir bis jetzt kein Fall bekannt, der sicher darauf hinweist.

Sind zwei cönobitische Formen vorhanden, welche einen gemeinsamen Ursprung haben, so kann früher oder später eine dieser Formen sich abermals spalten. Die drei

gesellig beisammen wohnenden Formen sind dann nicht coordinirt, was ihren Ursprung betrifft, und auch das Verhalten ihrer Merkmale zeigt deutlich, dass zwei derselben durch eine nähere Verwandtschaft verbunden sind. Wiederholt sich die Spaltung, so kommen 4 und 5 gesellige Formen vor, die von einer Urform abstammen.

Ich habe angenommen, dass bei cönobitischer Entwicklung zweier Formen die Mittelglieder, welche theils durch Variation, theils durch die fortwährende Kreuzung sich bilden müssen, verdrängt werden. Es ist dies aber keine nothwendige Bedingung; denn sowie es einerseits vorkommt, dass zwischen den zwei in den Merkmalen scharf geschiedenen Formen die Zwischenglieder gänzlich auf dem cönobitischen Standorte mangeln, so findet man anderseits, allerdings in seltenen Fällen, dass mit den extremen Formen die Zwischenformen in allen Abstufungen und in eben so grosser Individuenzahl gesellig vorkommen, — eine Thatsache, welche uns beweist, dass die Divergenz der entstehenden Species ohne Verdrängen, somit ohne Zuchtwahl wirksam sein kann.

Cönobitisch entstandene Formen können früher oder später räumlich getrennt werden und ihre spezifische Ausbildung isolirt fortsetzen. Da sie jedoch unter dem Einflusse der Geselligkeit sich gebildet und ihre Eigenschaften mit Rücksicht auf einander geformt haben, so ist auch ihre fernere Vereinigung wahrscheinlich. Die Trennung wird in der Regel nur dann erfolgen, wenn klimatische Umwälzungen oder andere grosse Veränderungen in den äusseren Verhältnissen eine allgemeine Wanderung veranlassen, in seltenen Fällen auch dann, wenn durch specielle Ursachen die Wanderung oder das Aussterben einer der betreffenden Formen erfolgt.

Indem ich aus dem Vorkommen gezeigt habe, dass die Pflanzenformen meistens gesellschaftlich entstehen, schliesse ich selbstverständlich nicht aus, dass sie auch räumlich ge-



trennt sich bilden können. Die Bedingung dafür ist, dass nur eine Varietät aus einer Mutterform entstehe, und dass die letztere gänzlich verdrängt werde. Wenn dies auf verschiedenen Lokalitäten oder in verschiedenen Gebieten geschieht, so werden wahrscheinlich verschiedene mehr oder weniger von einander abweichende Formen aus der gleichen Stammform hervorgehen. Da aber gewöhnlich die Mutterform von der Tochterform nur theilweise verdrängt wird oder zwei sich duldende Tochterformen an die Stelle der Mutterform treten, so bilden sich in verschiedenen Gebieten und auf verschiedenen Lokalitäten nicht einzelne specifisch verschiedene Formen, sondern specifisch verschiedene Gesellschaften von mehreren Formen.

Die heutige Beweisführung stützt sich ausschliesslich auf die geographische Vertheilung der Pflanzenformen. Alle anderen Momente, welche bei der Theorie der Speciesbildung in Betracht kommen, die Verdrängung durch den Kampf um das Dasein, die Kreuzung, die Vererbung und die daraus hervorgehende Constanz, die individuelle Veränderlichkeit und die Häufungen der Abänderungen in einer Reihe von Generationen mussten vorerst unberücksichtigt bleiben. Jedes dieser Momente erfordert eine besondere Besprechung. Dass sie mit den Thatsachen des Vorkommens übereinstimmen, und in wiefern sie eine Modification der bisherigen Theorien verlangen, werde ich in den folgenden Mittheilungen zu zeigen versuchen.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Klasse der Bayerischen Akademie der Wissenschaften München](#)

Jahr/Year: 1872

Band/Volume: [1872](#)

Autor(en)/Author(s): Nägeli Carl Wilhelm von

Artikel/Article: [Das gesellschaftliche Entstehen neuer Spezies 305-344](#)