

DIE ONTOGENESE DER VÖGEL ALS EVOLUTIONSPROBLEM

von

Prof. Dr ADOLF PORTMANN

(Zoologische Anstalt der Universität Basel)

EINLEITUNG

Der Reichtum an physiologischen Problemen und die Spezialisierung der Arbeitsweise haben viele Biologen, die sich der physiologischen Erforschung der Ontogenese widmen, mehr und mehr vom Standpunkt der Morphologie entfernt. Dadurch sind die Ergebnisse der vergleichenden Formkunde oft vernachlässigt worden, ja in vielen Fällen führte die Entfremdung sogar zur Ablehnung morphologischer Auffassungen, besonders wenn diese von der Evolutionstheorie bestimmt waren.

Diese Entfremdung zwischen morphologischer und physiologischer Betrachtungsweise wird zur Gefahr, sobald man versucht, grössere biologische Tatsachengebiete zu ordnen. Eine solche Synthese darf nicht einfach das Resultat einzelner Arbeitsarten vernachlässigen, denn ein so entstandenes „Gesamtbild“ kann seine Einheitlichkeit nur durch innere Armut erreichen. Dass es an der Zeit ist, auf diese Gefahr einseitiger Synthesen nachdrücklich hinzuweisen, zeigt der Umstand, dass in einem so grosszügigen und reichen Werk, wie es GROEBBELS mit seiner Monographie „Der Vogel“ begonnen hat, von vornherein auf die Mitarbeit der Abstammungslehre verzichtet wird. Der Verzicht wird damit begründet, dass die Evolutionslehre zu unsichere Ergebnisse gezeitigt habe. GROEBBELS schreibt in der Einleitung zum I. Band (1932, S. 7): „Bekanntlich ist die Ableitung der Vögel aus den Reptilien bereits ein Lehrbuchgrundsatz geworden“. Auf derselben Seite kommt er aber zum Schluss, „wir werden uns fragen müssen, ob sich diese besondere Einrichtung (die Gleichzeitigkeit des Schlags beider Vogelflügel) überhaupt phylogenetisch aus den vierfüssigen Reptilien ableiten lässt“. Er schliesst seine Betrachtung der Resultate der Evolutionslehre (S. 8): „Ziehen wir nun das Fazit aus unserer Betrachtung über den positiven Gehalt der Abstammungslehre für die Vogelkunde, so dürfen wir wohl sagen, dass sie bei ihrer schwierigen und problematischen Diskussionsgrundlage wenig geeignet erscheint, den Boden für eine

Synthese des Gegenwärtigen zu geben. — Im vorliegenden Werke soll darum der Versuch gemacht werden, das Leben der Vögel von einem anderen Gesichtspunkt aus zu fassen". Wenn wesentliche Einsichten der Evolutionslehre so leichthin in Frage gestellt werden können, so ist dies ein Zeichen dafür, dass die Tatsachen, welche die Abstammungslehre ermittelt hat, aus dem Interessekreis vieler Biologen schwinden, wenn die Forschung sich in erster Linie der Erfassung des vorgefundenen Gefüges von Organismus und Milieu zuwendet. Solange nur dieses Gefüge betrachtet wird, mag das hingehen; soll aber der Versuch einer biologischen Synthese unternommen werden, dann darf sich der Blick vom Problem der Entstehung solcher „Einpassungen" und damit von der Evolutionsfrage nicht einfach abwenden.

NEEDHAM (1931) hat in seiner „Chemical Embryology" versucht, den Gesichtspunkt der Evolution in seine Synthese einzubeziehen und hat es unternommen, in grossen Zügen einige Etappen und Bedingungen der Entstehung des Vogeleis darzustellen. Von dieser Zusammenfassung gehen wertvolle Anregungen aus, und wenn auch, dem physiologischen Standpunkt des Verfassers entsprechend, die morphologischen Grundlagen unseres Wissens um die Wirbeltierevolution zu wenig berücksichtigt sind, so erweist sich NEEDHAMS Versuch doch als fruchtbar.

Gedankengängen folgend, die meine Arbeit schon früh bestimmt haben: nämlich morphologische und physiologische Betrachtungsart zu vereinigen und so neue Kriterien für das Abstammungsproblem zu gewinnen, habe ich schon seit Jahren (in Vorlesungen seit 1927) Material zusammen getragen, um zu einem Bild vom Werden der Ontogenese einzelner Tiergruppen zu gelangen. Der Versuch, die Evolution einer Ontogenese zu ermitteln, kann nur bei einer Tiergruppe unternommen werden, deren Phylogenese durch viele erdgeschichtliche Zeugnisse belegt ist und bei der die zeitliche Folge der Typen sich mit beträchtlicher Sicherheit nachweisen lässt. Die Wirbeltiere sind wohl gegenwärtig die einzige Gruppe, für die solche Voraussetzungen zutreffen.

Die vorliegende Studie untersucht die allmähliche Evolution der Ontogenese der Sauropsiden, also jener Formen der höheren Wirbeltiere, welche die Ablage terrestrischer — oder nach NEEDHAM „cleidoischer" — Eier verwirklicht haben. Die Frage nach der Evolution der Säugerviviparität wird nur gestreift, um den Punkt der Stammesgeschichte anzudeuten, von dem diese Sonderentwicklung ihren Anfang nimmt.

Um den gewaltigen Umfang der cänogenetischen Evolution in der Vogelontogenese sichtbar zu machen, muss man auf die Vorstadien der Amnioten zurückgehen. Ich habe deshalb diejenigen Stufen der Anamnier,

welche als Vorstufen für die Bildung der Amnioten angenommen werden müssen, in ihrer Ontogenese kurz dargestellt, wobei alle spezialisierten Evolutionslinien, vor allem die der Elasmobranchier, der Teleostier, sowie manche Sonderwege der Amphibien absichtlich weggelassen wurden, da sie uns wenig Aufschlüsse über die Vorgeschichte der terrestrischen Ontogenese bieten können. Nur zu oft haben solche „klassisch“ gewordenen Objekte der Entwicklungsforschung, wie Haifisch- und Forellenembryo den Blick für das Evolutionsgeschehen getrübt, weil sie besonderen Entwicklungslinien angehören.

ANAMNIER

Die Ontogenese der für die Amniota als Ahnengruppen bedeutungsvollen Anamnier hat sich seit der Entstehung primitiver Knorpelfische bis zur Bildung der ersten Tetrapoden in ihren cänogenetischen Bildungen nicht mehr wesentlich verändert. Die vielen Aenderungen, die sich während dieser Periode am Typus der Wirbeltiere vollzogen, haben wohl die Gestalt des erwachsenen Tiers vom Knorpelfisch bis zum Stegocephalen stark verwandelt, der Entwicklungsgang des Individuums ist dagegen in den allgemeinen Zügen derselbe geblieben. Seine Einheitlichkeit wird noch heute von so verschiedenen Gruppen, wie den Chondrostei, den Crossopterygii, Holostei, Dipnoi und den primitiven Amphibien bezeugt. Alle diese Formen stimmen in den nachfolgenden ontogenetischen Merkmalen überein:

1. Aeussere Befruchtung der Eier.
2. Holoblastische Furchung; Dotter stets in den Embryozellen eingeschlossen, vor allem in der ventralen Darmwand stärker angehäuft.
3. Eier stets mit tertiären, vom Ovidukt gelieferten Hüllen.
4. Kurze Embryonalperiode, lange Larvenzeit mit Metamorphose.
5. Larvenstadium als „Kaulquappe“ gestaltet.

Ich bezeichne hier die Larve aller in der eigentlichen Ahnenlinie liegenden Stufen von den Knorpelfischen an als Kaulquappe, um die auffällige Aehnlichkeit dieses Stadiums in der Ontogenese aller oben erwähnten Gruppen zu betonen. Die typischen Larveneigenschaften der Kaulquappen (äussere Kiemen, Saugnäpfe, Mundbewaffnung, Balancers etc) sind ausnahmslos cänogenetische Bildungen, die stets nur der Ontogenese, nie aber einer erwachsenen Ahnenform angehört haben. Ich betone diese wichtige Feststellung, weil jüngst von HAMLETT (1933) versucht worden ist, die Uebereinstimmung in der Entwicklungsart altertümlicher Fischtypen mit der von Amphibien so zu deuten, als sei in der Ahnenreihe der Wirbeltiere ein Kaulquappenstadium (HAMLETT's „Tadpole-Stage“) anzunehmen.

Diese Vermutung beruht auf völliger Verkennung der Eigenart der Cänogenese.

Die Tabelle 1 belegt die Annahme einer kurzen Embryonalperiode für die Ahnenlinie der Tetrapoden.

TAB. I.

Gattung	Dauer der Embryonalperiode	Autor
<i>Acipenser</i>	5 Tage	BREHMS Tierleben
<i>Polypterus</i>	4 "	KERR, 1907
<i>Amia</i>	8—14 "	DEAN, 1896
<i>Lepidosteus</i>	5 $\frac{1}{2}$ —9 "	DEAN, 1895
<i>Ceratodus</i>	10—12 "	SEMON, 1900
<i>Protopterus</i>	8 "	BUDGETT, 1907
<i>Lepidosiren</i>	8—10 „?	KERR, 1900

Die Uebersicht zeigt die Dauer der Eientwicklung bei altertümlichen Fischgruppen, da uns diese Formen sicher ursprünglichere Typen überliefern, als die heutigen Amphibien, bei denen Eiablage im Luftbereich, Leben in kühlen Berggewässern oder mannigfache Brutpflege den Entwicklungsgang weitgehend modifizieren (NOBLE, 1927; WUNDER, 1932). Die Temperaturabhängigkeit der obigen Zahlen braucht wohl nicht besonders betont zu werden; die hier gegebenen Werte gelten für die Entwicklungsbedingungen während der normalen Fortpflanzungsperiode der einzelnen Arten.

PROTAMNIOTA

Die evolutive Einheitlichkeit der Amnioten ist nie ernsthaft bezweifelt worden, wenn auch die Ursprünge der typischsten cänogenetischen Bildungen dieser Gruppe, des Amnions und der Allantois, noch heute so dunkel sind wie je. Keine morphologischen oder entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen vermögen dieses ferne Ereignis der Wirbeltierevolution zu erhellen; die Hypothesen, die über diesen Ursprung gebildet worden sind, können uns nicht befriedigen und es ist gegenwärtig vorsichtiger, ihnen nicht eine neue beizufügen. Dagegen darf man wohl den primitivsten Amnioten — Reptilien vom Typus der einfachsten Cotylosaurier — bereits das Auftreten des Amnions, weniger gewiss das der Allantois zuordnen. Nur darf damit nicht etwa die Annahme verbunden werden, der bei den Vögeln vorgefundene „klassische“ Fall der Amnionbildung sei der ursprünglichste, denn viele Argumente sprechen zugunsten anderer primitiver Bildungsarten. Die Auffassung HUBRECHTS (1895), von DE LANGE (1933) neuerdings wieder modifiziert, lässt sich durch sehr gewichtige Gründe stützen.

Wenn auch die Entstehung von Amnion und Allantois vorläufig als

ungeklärte Tatsache hingenommen werden muss, so ist es heute doch möglich, einige Merkmale der Amniotenontogenese in ihrer Evolution deutlicher zu erfassen. Es gibt gegenwärtig eine sehr allgemein anerkannte Auffassung der Evolution dieser Ontogenese, die kaum mehr diskutiert wird, soweit man überhaupt die Ergebnisse der Evolutionsforschung als wissenschaftliche Wahrheiten anerkennt. Nach dieser heute in Lehrbüchern weit verbreiteten Annahme waren die Eier der Reptilien von Anfang der Amniotenevolution an sehr dotterreich, meroblastisch und beschalt. Das Ei der Vögel ist das weiterentwickelte Reptilienei; in der Evolutionslinie der Säuger geht dagegen der Dotterreichtum allmählich verloren, der Dottersack verliert seine ursprüngliche Bedeutung und die Furchung wird wieder holoblastisch. Auch die Schale wird mit der sich entwickelnden Viviparität schwächer, fällt schliesslich weg und die Placenta bildet sich aus. Die Eiablage der Monotremen und die Verhältnisse bei den Marsupialiern werden als Zeugen des Uebergangs von der Ontogenese der Sauropsiden zu der der Placentaler gedeutet.

Diese Auffassung setzt dotterreiche, meroblastische Eier bei den Protamnioten voraus. Die Beobachtung der Anamniotverhältnisse zeigt indessen einige Tatsachen, welche diese Annahme nicht notwendig machen und andere, die ihr geradezu entgegen stehen.

1. Wir haben keine Anhaltspunkte, um über die Eigrösse und den Dotterreichtum bei Protamnioten einen sicheren Entscheid zu fällen, ebenso ist es nicht möglich, anzugeben, welche unter den heutigen Amphibieneiern als primitiv zu bewerten sind.

2. Selbst wenn wir den Eiern der Protamnioten den Dottergehalt der grössten Amphibienkeime zuordnen, so folgt daraus noch nicht, dass sich derartige Eier meroblastisch entwickeln. Die meroblastische Furchung ist ein Gruppenmerkmal, das aus unbekanntem Ursachen auftritt und nicht eine Folge gesteigerten Dottergehalts — ebensowenig wie holoblastische Furchung etwa bei Dotterarmut als notwendige Folge entsteht. Wahrscheinlich bietet die meroblastische Furchung, wenn sie aus unbekanntem Gründen eintritt, sekundär die Möglichkeit der Anhäufung besonders grosser Dottermassen, wie wir sie bei den Eiern der Elasmobranchier und der Sauropsida treffen.

3. Die Ableitung der eigenartigen ersten Entwicklungsvorgänge am Säugerei aus der Frühentwicklung meroblastischer Eier ist bisher nie gelungen — erst viel spätere Phasen der Säugerentwicklung fügen sich einer solchen Deutung etwas leichter.

4. Die paläontologischen Dokumente nötigen uns, die Selbständigkeit der Säugerlinie bereits auf sehr frühen Amniotenstufen anzunehmen, auf

einer Evolutionsstufe, deren Ontogenese sich kaum sehr weit von der primitiver Tetrapoden entfernt haben dürfte.

Alle diese Umstände zwingen uns, die als „klassisch“ geschilderte Auffassung der Evolution der Amniotenontogenese in wesentlichen Punkten zu ändern.

Schon bei den Amphibien tritt innere Befruchtung in einfacher Form als Evolutionsschritt auf; da dieser Befruchtungsmodus bei allen Amnioten vorkommt, so müssen wir ihn wohl auch den Protamnioten zuschreiben ¹⁾. Dadurch ist Eiablage auf sehr verschiedenen Entwicklungsphasen möglich, wie dies Reptilien sehr drastisch zeigen, ebenso können einfache Arten der Viviparität vorkommen, da der Ovidukt wie bereits bei manchen Altfischen und den Amphibien Wasser liefert, womit das erste Wachstum der Keime gesichert ist.

Wenn wir den Protamniota holoblastische Furchung zuschreiben, so lässt sich der Typus der Säugerontogenese als sehr früher Sonderweg von solchen Formen ableiten. Die Ontogenese dieser Protamniota weist in diesem Falle folgende Eigenheiten auf:

1. Innere Befruchtung.
2. Gallerthüllen und Wasserlieferung im Ovidukt.
3. Holoblastische Furchung bei etwa den Amphibien entsprechenden Dotterverhältnissen.
4. Amnion vorhanden (Allantois unsicher).
5. Fehlen der harten Eischale.
6. Späte Eiablage und primitive Viviparität möglich.
7. Keine Metamorphose.

PROTOSAUROPSIDA

Die Amniotengruppen, aus denen die recenten Reptilien und die Vögel sich entwickelten, fasse ich hier als Protosauropsida zusammen. Einige der cänogenetischen Neuerungen, welche die Verwandlung von Protamniota in Protosauropsida begleitet haben, lassen sich aus den Vogel- und Reptilienontogenese gemeinsamen Merkmalen ableiten:

1. Entstehung der meroblastischen Furchung.
2. Anhäufung grösserer Dottermassen.
3. Allantois sicher vorhanden.
4. Bildung fester Eischalen.
5. Eiablage auf frühen Entwicklungsstadien: Oviparität. (Der vieldeutige Ausdruck Ovoviviparität sollte, wie mir scheint, auf Fälle beschränkt

¹⁾ Die innere Befruchtung bei Selachiern u.s.w. ist in einer unabhängigen Entwicklungslinie aufgetreten.

bleiben, wo Eier mit voll entwickelten Jungtieren abgelegt werden).

Die Mannigfaltigkeit der Eitypen bei den recenten Reptilien, ihr verschiedener Eiweissgehalt, die Abweichungen in der Schalenstruktur, sowie die Erscheinungen der Viviparität und der Placentabildungen machen es notwendig, aus diesem Reichtum die Einzelmerkmale herauszuheben, die als primitiv gelten dürfen und damit bereits den Ahnengruppen der Vögel zugeschrieben werden können.

Die Ablage beschalter Eier ist bei den heutigen Sauropsida sicher gegenüber der Viviparität das Primitivere: nur die progressive Gruppe der Squamaten weist lebendig gebärende Vertreter auf. Auch die Placentabildungen sind immer Spezialisierungen progressiver Typen und sind keineswegs geeignet, den Weg der Entstehung der Säugerplacenta zu zeigen (WEEKES, 1929, 1930).

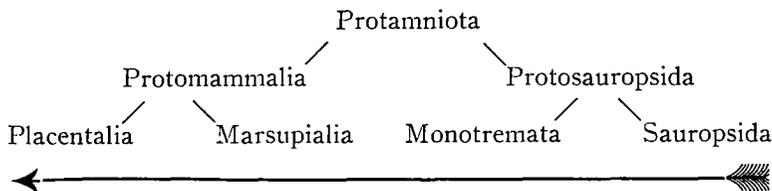
Die Absonderung einer Eiweisschicht zwischen Dotter und Schale ist ebenfalls als primitiv zu bewerten: die altertümlichsten unter den lebenden Kriechtieren, Rhynchocephalia und Chelonia (sowie die Crocodilia) haben Eier mit Eiweisschicht. Das Fehlen derselben bei Squamateneiern ist eine Besonderheit dieser Gruppe. Die Eiweisschicht ist der Gallertschicht mancher Fische (*Ceratodus*; *Lepidosiren*?) und der Amphibien homolog.

Die Ontogenese der Protosauropsida war sicher noch nicht völlig vom ursprünglichen Entwicklungsmilieu, vom Wasser emanzipiert; wir müssen annehmen, dass die Instinkte der Eiablage bei dieser Gruppe auf ein hohes Wasserbedürfnis der Eier abgestimmt sein mussten. Die Entwicklungsbedingungen für die meisten heutigen Reptilieneier drängen uns diese Annahme auf. Fast alle Kriechtiereier müssen an Orten abgelegt werden, wo sehr hoher Feuchtigkeitsgehalt des Mediums entweder direkte Wasseraufnahme gestattet (feuchte Erde, Moos, wassergetränktes Pflanzenmaterial, tropischer Regenwald etc.) oder an Stellen, wo mindestens der Verlust des bereits im Ei eingeschlossenen Wassers verhindert ist (Waldboden, wo die Luft mit Wasserdampf nahezu gesättigt bleibt, angefeuchteter Sand, tiefere Bodenschichten, Termitenbauten) (PORTMANN, 1935). Beim Durchsuchen der reichen, weit zerstreuten Literatur über Reptilieneier (s. auch WUNDER, 1934) habe ich nur für Geckonen Entwicklungsverhältnisse feststellen können, die eine relative Unabhängigkeit vom Wassergehalt der Umgebung andeuten (GOELDI, 1898). Die Abhängigkeit der Kriechtiereier vom Wasser wird in den allgemeinen Darstellungen der Entwicklungsgeschichte dieser Gruppe nicht genügend betont, obschon sie ein wichtiges Dokument für die Evolution des Ontogenesetypus der Amniota darstellt. Ich habe für die Eier von 23 Kriechtierarten Wasseraufnahme aus verschiedenen Angaben in der Literatur nachweisen können. Besonders auf-

fällig ist sie bei *Sphenodon* (THILENIUS, 1899) und bei *Thalassochelys corticata* (TOMITA, 1929); bei dieser Meerschildkröte steigt das Eigewicht durch Wasseraufnahme von 34,4 gr. bis zum Zeitpunkt des Schlüpfens auf 45,98 gr.

Wenn sogar das Ei heutiger Reptilien — ganz besonders das der altertümlichsten: Rhynchocephalia, Chelonia — in seinem Wasserbedürfnis noch eine Uebergangsstufe zwischen dem Eitypus der amphibienähnlichen primitiven Tetrapoden und dem der Vögel darstellt, wie viel mehr muss die Notwendigkeit der Wasserzufuhr von aussen für die Eier der Protosauropsida angenommen werden!

Von den Zuständen der Protosauropsiden lässt sich auch die Ontogenese der Monotremata ableiten, wie ein Vergleich der S. 64 aufgezählten Merkmale ergibt. Die Zurückführung auf Reptilien aus der Säugerahnenlinie stösst auf grosse Schwierigkeiten, da sich bei den Kloakentieren keine der für Protamniota als besonders bezeichnend gefundenen Einzelheiten der Ontogenese nachweisen lassen. Die Deutung der Monotremata als früh von den Protosauropsida spezialisierte Gruppe würde auch viele andere morphologische Stützen finden. Das Schema gibt die hier angenommenen Beziehungen in grossen Zügen wieder:



Der Pfeil gibt an, wie die Beziehungen zwischen den in der letzten Zeile aufgeführten recenten Amniotengruppen von der hier als „klassisch“ bezeichneten Auffassung angenommen werden, welche die Ontogenese der Placentalia aus der der typischen Sauropsida mit dotterreichen, meroblastischen Eiern ableitet.

VÖGEL

A. Charakteristik der Vogelontogenese

Die Verwandtschaft der Vögel mit den Reptilien zeigt sich in der Entwicklungsart der beiden Gruppen so auffällig, dass man das Vogelei geradezu als Repräsentant der Sauropsideneier bewertet und dabei sehr oft die Unterschiede übersehen hat, welche die Eientwicklung der Vögel von der bei Kriechtieren gefundenen sondern.

Die wesentlichen Merkmale des Eitypus, die wir für Protosauropsida

feststellten, treten beim Vogelei auf (meroblastische Furchung, Dotterreichtum, Eiweisschicht, feste Eischale). Doch haben sich während der Evolution primitiver Reptilien zu Vögeln manche bedeutungsvolle cäno-genetische Entwicklungen vollzogen, durch die besondere Merkmale der Vogelontogenese entstanden sind.

I. WEITGEHENDE UNABHÄNGIGKEIT DES VOGELEIS IM WASSERHAUSHALT

Während, wie wir sahen, die Eier der Kriechtiere nur in vereinzelten Fällen vom Wasserdampfgehalt der Luft oder vom Wassergehalt des Entwicklungsmilieus unabhängig sind, enthalten die Eier aller Vögel soviel Wasser in Eidotter und Eiweiss, dass ohne Gefährdung der Entwicklung des Keims während der Ontogenese eine beträchtliche Wassermenge an die Umgebung abgegeben werden kann. Der Verlust, der während der arttypischen Entwicklungszeit eintreten muss, ist im Vogelei als anfänglicher Ueberschuss bereits enthalten. Die folgenden Angaben illustrieren durch einige Zahlen den normalen Wasserverlust während der Eientwicklung:

	Verlust v. Anfangsgewicht	
<i>Gallus bankiva dom.</i>	8,32%	PORTMANN u. JECKLIN, 1933
<i>Anas platyrhynchos</i>	11,2 %	„ „ „ „
<i>Larus ridibundus</i>	12,6—14,6%	„ „ „ „
<i>Podiceps cristatus</i>	17,4—23,5%	„ „ „ „

Diese Zahlen sind unter einander vergleichbar, weil sie bei gleicher Luftfeuchtigkeit der Brutapparatur gewonnen wurden. Weitere Angaben finden sich bei NEEDHAM (1931, III, S. 1618).

2. EXKRETION VON HARNSÄURE ALS ENDPRODUKT DES EIWEISS-STOFFWECHSELS

Die Ausscheidung der Endprodukte des Eiweissstoffwechsels erfolgt bei den Vögeln sowohl im erwachsenen Tier als während der Embryonalzeit vor allem in Form von Harnsäure, während von den Anamniern und Säugern in erster Linie Harnstoff (bei Anamniern auch Ammoniak) gebildet wird. Die squamaten Reptilien verhalten sich im erwachsenen Zustand wie die Vögel, die Exkretion ihrer Embryonen ist nicht genau analysiert: die Annahme NEEDHAM's (1931, II, S. 1142), dass sich die Embryonen der Schlangen und Eidechsen in ihrem Exkretionsmodus wie die Vogelkeime verhalten, beruht lediglich auf dem Befund bei den erwachsenen Squamaten.

Das von den übrigen Wirbeltieren so auffällig abweichende Verhalten

der Squamaten und Vögel in Bezug auf das wichtigste Produkt der Exkretion ist von den Physiologen viel beachtet worden, ohne dass es gelungen wäre, dieses Phänomen mit den Lebensbedingungen der erwachsenen Tiere in einen klaren Zusammenhang zu bringen. Die Erscheinung wurde deshalb als eine etwas paradoxe Tatsache einfach hingenommen. FISKE u. BOYDEN (zit. nach NEEDHAM) und NEEDHAM ist es indessen gelungen, die Harnsäureausscheidung der beiden Gruppen mit ihrem Modus der Ablage terrestrischer Eier in sinnvollen Zusammenhang zu bringen. NEEDHAM (1931, II) macht darauf aufmerksam, dass die Exkretion von Harnsäure gegenüber dem primitiveren Typus der Ausscheidung von Ammoniak und Harnstoff für das Ei umso zweckmässiger, ja unumgänglicher wird, je stärker das ganze System des Eis vom Milieu unabhängig wird.

Dass der Evolutionsprozess der Ablösung der Harnstoffexkretion durch die vorwiegende Ausscheidung von Harnsäure beim Beginn der terrestrischen Eiablage in der Stammesgeschichte sehr langsam vor sich gegangen sein muss, dafür sprechen die Exkretionsverhältnisse der Embryonen von Seeschildkröten, die TOMITA (1929) für *Thalassochelys corticata* ermittelt hat.

Entwicklungszeit	Harnstoff mgr. pro Ei	Harnsäure mgr. pro Ei
01. Tag	2,0	0
15. „	3,7	0,17
30. „	10,0	0,10
45. „	24,5	0,15

Das Ueberwiegen des leicht wasserlöslichen Harnstoffs bei der Exkretion dieser Embryonen lässt die Vermutung zu, dass ein Teil der Exkretstoffe das Ei verlassen kann, da für das Ei der Meerschildkröten ein beträchtlicher Wasserverkehr mit dem Milieu nachgewiesen ist. NAKAMURA (1929) hat den Stickstoffgehalt der Eier von *Thalassochelys* am Entwicklungsbeginn und vor dem Schlüpfen der Embryonen berechnet: er sinkt von 592 auf 560 mgr. pro Ei. Wir dürfen diesen Stickstoffverlust mit NEEDHAM wohl als eine Stütze für die oben ausgesprochene Vermutung der Harnstoffabgabe nach ausen betrachten.

Diese Verhältnisse beim Schildkrötenei sind von grösstem Interesse für die Versuche, den Entwicklungstypus terrestrischer Eier von dem aquatiler Ahnenformen abzuleiten. Sie zeigen, dass der Exkretionsmodus der Wasserformen auch bei der Ablage beschalter Eier auf dem festen Lande beibehalten werden konnte — vorausgesetzt, dass das Ei mit seinem Milieu

durch Wasserverkehr verbunden war. Der Entwicklungsphysiologe, der theoretisch Uebergangsformen zwischen der im Wasser ablaufenden Ontogenese primitiver Tetrapoden und der Vogelentwicklung konstruiert, wäre wohl nicht leicht auf den Gedanken gekommen, eine in Wasserhaushalt und Exkretionsart so einfache Uebergangsform zu ersinnen, wie sie uns die Naturtatsachen im Ei von *Thalassochelys* vor Augen führen. Da der Uebergangsmodus sich gerade bei einer so primitiven Reptiliengruppe wie den Schildkröten findet, so liegt die Annahme umso näher, dass die Protamniota noch vorwiegende Harnstoffexkretion aufwiesen, und dass sich erst auf dem Wege zu den Protosauropsida die Umstellung auf Harnsäureausscheidung vollzogen hat (NEEDHAM, 1931, II).

3. BEBRÜTUNG SICHERT DEM EI ERHÖHTE UND GLEICHMÄSSIGE ENTWICKLUNGSTEMPERATUR

Die Homiothermie des Vogelkörpers führt mittels komplizierter Brutinstinkte und durch Umbildungen am Elternkörper (Brutflecke, Nestdunen) zu einer intensiven Wärmeabgabe an den werdenden Keim und dadurch zu einer Verkürzung der Embryonalperiode. Wenn diese „Brutdauer“ auch zwischen 11 und 60 Tagen varriert, so bedeutet doch selbst die längste Entwicklungszeit eines Vogeleis eine Abkürzung gegenüber der Embryonalperiode der recenten Kriechtiere. In der Tabelle 2 habe ich die mir erreichbaren Daten über Entwicklungszeiten von Reptilien zusammengestellt. Zahlen für Vögel sind so allgemein bekannt und in der grossen Arbeit von HEINROTH (1922) so ausführlich mitgeteilt, dass sie hier nicht besonders aufgezählt werden müssen. Die Uebersicht zeigt, dass die Zahlen für Reptilien bei 27—28 Tagen beginnen, also mit Daten, die als mittlere Brutdauer bei Vögeln bekannt sind. Eine genaue Bewertung muss aber in Betracht ziehen, dass Vogeleier auf einem frühen, etwa der Gastrulastufe entsprechenden Stadium abgelegt werden, sodass wir der Brutdauer höchstens 1—2 Tage zuzählen müssen, um die volle Embryonalperiode zu erhalten. Wo mehrere Tage zwischen der Ablage zweier Eier verstreichen, wie etwa bei Megapodiden, ist dies wohl eher der verzögerten Dotterbildung im Ovar als einem längeren Aufenthalt im Ovidukt zuzuschreiben.

Bei den Reptilien werden die Eier aber stets auf weit vorgeschrittenen Stufen der Embryobildung abgelegt, sodass wir den Zahlen der Tab. 2 immer wenigstens eine Woche, meist mehr beifügen müssten, um die volle Entwicklungszeit zu erhalten. Alle auffällig kurzen Zeiten unserer Uebersicht gehören Arten an, in deren weiterer Verwandtschaft Uebergänge zu voller Viviparität vorkommen, sodass wir auch die Zahlen für ovipare

Formen wohl um manche Wochen verlängern müssen, um mit der Vogelbrutdauer vergleichbare Werte zu erlangen. Suchen wir aus unserer Liste Arten heraus, die völlig vivipar sind oder deren Eier auf relativ frühen Stadien abgelegt werden, sodass unsere Zahlen nahezu die ganze Embryonalzeit ergeben, dann liegen diese Entwicklungszeiten stets über 42 Tagen, meist sogar höher als 60 Tage und erreichen bei *Sphenodon* mit 390 Tagen das Maximum. Im Allgemeinen sind die kürzesten Entwicklungszeiten der Kriechtiere länger als die längsten der Vögel. Diese Feststellung gilt auch für Reptilien der Tropen, wo Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse für die Entwicklung recht günstige sind. Die Verkürzung der Embryonalperiode durch das Brüten wird also auch für die langen Entwicklungszeiten der Vögel deutlich.

Tab. 2.

Dauer der Embryonalentwicklung bei Reptilien:

Art	Embryonalperiode in Tagen	Autor
Rhynchocephalia:		
<i>Sphenodon punctatus</i>	360—420	THILENIUS, 1899
Chelonia:		
<i>Emys orbicularis</i>	60(—120)	ROLLINAT, 1934
<i>Thalassochelys caretta</i>	42—48	DITMARS, 1933
„ <i>corticata</i>	45	TOMITA, 1929
Crocodylia:		
<i>Caiman niger</i>	60 (Minimum)	HAGMANN, 1902
<i>Alligator mississippiensis</i>	56—70	REESE, 1931
Squamata, Sauria:		
<i>Heloderma suspectum</i>	28—30	DITMARS, 1933
<i>Eumeces fasciatus</i>	27—47	NOBLE & MASON, 1933
„ <i>laticeps</i>	39—56	„ „ „
<i>Ophisaurus ventralis</i>	56—60	„ „ „
<i>Sceloporus undulatus</i>	42—48	DITMARS, 1933
<i>Hemidactylus mabuia</i>	63	GOELDI, 1898
<i>Tupinambis nigropunctatus</i>	64	HAGMANN, 1907
<i>Lacerta agilis</i>	68	ROLLINAT, 1934
„ <i>muralis</i>	83—85	„ „
„ <i>viridis</i>	93—106	„ „
<i>Draco fimbriata</i>	68	KOPSTEIN, 1932
<i>Calotes jubatus</i>	84	„ „
<i>Goniocephalus chamaeleontinus</i>	116	„ „
<i>Chalcides tridactylus</i>	90 (vivipar)	GIACOMINI, 1891
Squamata, Ophidia:		
<i>Tropidonotus natrix</i>	75	ROLLINAT, 1934
„ <i>viperrinus</i>	52—90	„ „
„ <i>chrysargus</i>	59 (Minimum)	KOPSTEIN, 1935

Art	Embryonalperiode in Tagen	Autor
<i>Zamenis constrictor</i>	62	DITMARS, 1933
<i>Coluber vulpinus</i>	37	" "
" <i>guttatus</i>	42—48	" "
" <i>obsoletus</i>	78	" "
" <i>longissimus</i>	95	ROLLINAT, 1934
<i>Ophibolus dolhiatus</i> var. <i>triang.</i>	56—65	DITMARS, 1933
<i>Abastor erythrogrammus</i>	70	" "
<i>Dipsadomorphus dendrophilus</i>	83	KOPSTEIN, 1935
<i>Ophibolus getulus</i>	35—42	DITMARS, 1935
<i>Elaps fulvius</i>	89—90	" "
<i>Vipera berus</i>	90 (vivipar)	BALLOWITZ, 1903
" <i>aspis</i>	90	ROLLINAT, 1934
<i>Naja tripudians sputatrix</i>	83 (Minimum)	KOPSTEIN, 1935

Die komplexen Instinkte des Brütens und des damit eng verbundenen Nestbaus sind sicher durch eine lange Evolution erreicht worden, deren Spuren sich, vom Fall der Megapodiden abgesehen, bei den heutigen Vertretern der Gruppe nicht mehr zeigen. Dafür bieten uns die Reptilien einige interessante Hinweise, wie die Brutpflege sich allmählich komplizieren kann.

Ausgangsstadium einer solchen Evolution sind Formen, die ihre Eier durch die Wärme des Milieus unbewacht „erbrüten“ lassen. Bei Krokodilen steigert sich die Fürsorge der Eltern, indem die Mutter das Nest bewacht (HAGMANN, 1902; DERANIYAGALA, 1930), in einzelnen Fällen sogar den Jungen beim Schlüpfen hilft, wie dies VOELTZKOW für das madagassische Krokodil wahrscheinlich gemacht hat (1899). Intensiver ist die Brutpflege bei manchen Eidechsen (*Eumeces*, *Ophisaurus* nach NOBLE & MASON, 1933) und Schlangen (*Ophibolus* nach DITMARS, 1933; *Bungarus* nach GREEN, 1906; *Naja* nach KOPSTEIN, 1935), wo das mütterliche Tier die Eier bewacht, ohne sie aber zu bebrüten. Dasselbe Verhalten ist durch etwas unsicherere Angaben, die WUNDER (1934) zusammenstellt, für andere Squamaten wahrscheinlich geworden. Wärmeezeugung zur Bebrütung ist durch eine Reihe einwandfreier Beobachtungen für *Python* nachgewiesen, womit die höchste Intensität der Elternhilfe bei der Entwicklung von Kriechtieren erreicht ist (BENEDICT, 1932). Diese rein vergleichend-biologische Reihe von Brutpflegestadien mag wohl auch in der eigentlichen Stammesentwicklung der Vögel einmal durchlaufen worden sein. Das noch zu erörternde Verhalten der Grossfusshühner und die Bruttechnik des Krokodilwächters (*Pluvianus aegyptius*) zeigen uns, dass selbst bei Warmblütern, also auf relativ fortgeschrittenen Phasen der Phylogenie des Vogeltypus recht primitive Entwicklungsarten noch möglich sind.

4. FLUGFÄHIGKEIT UND DEFINITIVE KÖRPERGRÖSSE WIRD BEI DEN VÖGELN IN EINER KURZEN POSTEMBRYONALEN PERIODE ERREICHT

Im Gegensatz zum langsamen allmählichen Wachstum bis zur definitiven Grösse, das bei Reptilien und Säugern charakteristisch ist, wird Flugfähigkeit und definitive Körpergrösse bei den Vögeln in einer raschen postembryonalen Entwicklung erreicht. Diese Eigenheit der Vogelentwicklung bedeutet einen Entwicklungsschritt von ebenso grosser Wichtigkeit wie die Evolution des Brütens. Die postembryonale Entwicklung wird dadurch zu einer scharf umrissenen Lebensphase, die durch sehr viele besondere cänogenetische Merkmale ausgezeichnet ist. Da sich die Evolution dieser Besonderheit der Vogelontogenese, wie mir scheint, im Entwicklungsgang der heutigen Vögel noch in wesentlichen Zügen aufdecken lässt, so werden diese cänogenetischen Merkmale — die mit den Stichworten „Nestflüchter und Nesthocker“ angedeutet seien — im folgenden Abschnitt eingehender betrachtet.

B. Versuch einer vergleichenden Uebersicht der Ontogenese der Vögel

Es ist gegenwärtig nicht möglich, auf Grund paläontologischer Dokumente eine relativ gesicherte Darstellung der Evolution der recenten Vögel zu geben. Die Isolation vieler heutiger Vogelordnungen ist so offenkundig, dass STRESEMANN (1927/34) in der neuesten Zusammenfassung des ornithologischen Wissens sich veranlasst sah, auf eine phylogenetische Ordnung des Systems zu verzichten. Alle Diskussionen über die Stellung der Archaeornithes und Mesornithes, über die sogenannten Ratiten und andere systematische Fragen haben nur immer deutlicher gezeigt, dass die Morphologie noch kein gesichertes System bieten kann, das die Evolution der Vogelgruppen zum Ausdruck bringt.

Wenn hier trotzdem versucht wird, Tatsachen der Ontogenese von evolutiven Gesichtspunkten aus zu ordnen, so geschieht dies aus mehreren Gründen. Vor allem darf uns die Skepsis gegenüber bisherigen Versuchen nicht dazu führen, auf ein evolutives System zu verzichten, solange wir die Evolutionslehre grundsätzlich für richtig halten. Wir müssen in diesem Fall immer weitere Tatsachenbereiche zu unseren Versuchen evolutiver Ordnung heranziehen. Ausserdem birgt ein Verzicht der Morphologen die Gefahr, dass andersartige Synthesen des Stoffs versucht werden, die aber, weil sie das Tatsachenmaterial, das auf Evolution hinweist, nicht umfassen, einseitig und unbefriedigend sein müssen. Die bereits zitierten Aeusserungen von GROEBBELS zeigen diese Gefahr deutlich — der Versuch einer neuen Synthese ist ja im ersten Band seines Werks bereits unternommen.

Die Ermittlung der in der Vogelontogenese als primitiv zu bewertenden Merkmale muss von den bei primitiven Reptilien gefundenen Eigenschaften ausgehen, da sie allein als Repräsentanten der Vogelvorfahren betrachtet werden dürfen. Andererseits müssen wir den primitiven Vögeln bereits das Flugvermögen zuschreiben, da sowohl paläontologische als morphologische Untersuchungen immer mehr die Auffassung stützen, dass die Vogelfeder phylogenetisch als Flugorgan, nicht als Wärmeschutz aufgetreten sei. Konturfedern müssen als primitiv, Dunen, auch die der Nestlinge, als sekundär angesehen werden (STEINER, 1917; BLASZYK, 1935).

Die nachfolgende Merkmalsgruppe bewerte ich deshalb als primitiv und betrachte sie als typisch für Vogelgruppen, die der Entstehung der heute lebenden Formen voraus gingen:

1. Eierzahl einer Legeperiode gross (z.B. über 10).
2. Embryonalperiode lang (z.B. mehr als 40 Tage).
3. Nestbau und Brutinstinkte gering entwickelt.
4. Jungvögel beim Schlüpfen den Eltern sehr ähnlich — Nestflüchter.
5. Flugfähigkeit bereits früh postembryonal erreicht, vor der Entwicklung der arttypischen Körpergrösse.
6. Postembryonale Fürsorge der Eltern für die Jungvögel fehlend oder sehr gering.
7. Erwachsene Vögel Baum- oder Buschformen; Eiablage am Boden.

Die Zahlen, die bei den beiden ersten Merkmalen genannt sind, sollen nur eine Vorstellung der Grössenordnung erwecken, um die es sich handeln kann, ebenso wie die in der Gruppe evolutiver Merkmale etwas weiter unten gegebenen Werte. Es scheint mir angezeigt, in solchen Fällen trotz aller Unsicherheit wenigstens den Versuch zu machen, einigermaßen bestimmte Vorstellungen zur Diskussion zu stellen. Die genannten Merkmale sind aus den Tatsachen der Ontogenese primitiver Kriechtiere und der Annahme der Flugfunktion primitiver Federn abgeleitet, ohne dass wir uns zunächst fragen, ob diese Gruppe bei einem bestimmten Vogeltypus nachweisbar sei.

Suchen wir andererseits nach den Merkmalen der evoluierten Ontogenese der Vögel, so müssen wir uns Vogelordnungen zuwenden, die in ihrer Ontogenese auffällig von den als primitiv bezeichneten Charakteren abweichen und die auch in der Gestalt des erwachsenen Vogels möglichst wenige sicher primitive Merkmale aufweisen. Die Vogeltypen, welche GADOW (1893) als „Coraciomorphae“ zusammengefasst hat, enthalten einige derartige Gestalten, die eine Reihe von ontogenetischen Eigentümlichkeiten aufweisen, welche auffällig mit der eben aufgestellten Primitiv-

reihe kontrastieren. Ich sehe in ihnen evoluierte Vögel und stelle in der nachfolgenden Reihe die Merkmale der evoluierten Ontogenese zusammen:

1. Eierzahl einer Legeperiode niedrig (z.B. unter 10).
2. Embryonalperiode kurz (z.B. weniger als 20 Tage).
3. Nestbau- und Brutinstinkte hoch entwickelt, kompliziert.
4. Junge beim Schlüpfen den Eltern sehr unähnlich — Nesthocker.
5. Flugfähigkeit spät postembryonal, etwa mit dem Erreichen der definitiven Körpergröße entwickelt.
6. Postembryonale Fürsorge der Eltern für die Jungvögel hoch entwickelt und lange dauernd (oft bis zum Erreichen der Flugfähigkeit).
7. Erwachsene Vögel Baumformen, auf Bäumen nistend und eierlegend.

Der allgemeine Charakter einer Vogelontogenese kann nicht auf Grund des einen oder andern hier verzeichneten Merkmals allein als primitiv oder evoluiert bezeichnet werden. So sind Schlüsse aus der Brutdauer oder der Eierzahl allein nicht zulässig (HEINROTH, 1922) ebenso darf die Lebensweise des Erwachsenen nicht allein den Ausschlag geben, da Spezialisierungen in verschiedenen Wohnräumen zu allen Zeiten einer Stammesentwicklung in gut untersuchten Fällen nachweisbar sind. Nur das Vorkommen mehrerer typischer Merkmale einer Serie darf uns zur Einreihung einer Vogelgruppe zum primitiven oder hochevoluierten Typus der Ontogenese veranlassen.

Die Prüfung der Jugendentwicklung verschiedener Vogelordnungen anhand der zwei Merkmalsserien ergibt eine Reihe von Stufen, welche vom primitiven Fall der Ontogenese zum evoluierten Modus der Entwicklung führen. Ich habe diese Mannigfaltigkeit in 7 Stufen gegliedert, wobei der Zustand des Jungvogels und der Umfang seiner Beziehung zu den Eltern in besonderem Masse für die Gruppierung und Bezeichnung verwendet worden sind. Es ist selbstverständlich, dass die vielfältigen cänogenetischen Bildungen im Jugendleben der Vögel eine reichere als die hier vorgeschlagene Gliederung zulassen; da meine Zusammenstellung aber nur den Wert einer Übersicht, nicht den eines natürlichen Systems haben kann, so wurden nur besonders eindruckliche Merkmale zur Abgrenzung der Stufen hervorgehoben. Jede Gruppe umfasst also noch immer eine beträchtliche Mannigfaltigkeit von Entwicklungsvarianten.

1. Gruppe: NESTFLÜCHTER MIT FRÜHER FLUGMÖGLICHKEIT

Obwohl die verschiedenen Gruppen der Ratiten zweifellos in die Kategorie der primitivsten Vogelontogenesen einzureihen sind, werden sie hier nur erwähnt, ohne dass wir weitergehende Schlüsse aus ihrem Verhalten ziehen möchten, da ihnen das wichtige Merkmal der Flugfähigkeit fehlt.

Für die Erfassung der primitiven Vogelentwicklung dürften wir nur Formen betrachten, bei denen dieses Merkmal in typischer Weise vorhanden ist, da eine Reihe anderer wesentlicher Eigenschaften vom Flugvermögen abhängig sind.

Eine Gruppe der Neornithes zeigt ein Maximum der aufgezählten Primitivmerkmale in ihrer Individualentwicklung: die der Hühner (Galli). Ein Vergleich unserer Merkmale (S. 73) mit den allgemein vertrauten Tatsachen der Fortpflanzung bei Hühnern genügt als Beleg für diese Feststellung. Auf eine Eigentümlichkeit der Ontogenese bei allen Hühnern sei aber besonders hingewiesen, da ihre evolutive Bedeutung bisher nicht hervorgehoben worden ist. Die frühe Entwicklung der Schwungfedern und die besonderen Verhältnisse des ersten Federwechsels am Flügel sichern den Hühnern eine allmähliche Entwicklung der Flugfähigkeit während der postembryonalen Periode und lange vor dem Erreichen der definitiven Körpergrösse. Schon früh wird ein jugendlicher Flügel befiedert, der ein schwaches Flattern gestattet; die nachfolgenden Daten geben nach Berichten verschiedener Beobachter, vor allem nach den sorgfältigen Angabe HEINROTHS (1924—31) den Beginn des Flatterns an:

<i>Megapodius</i> -Arten	1.	Tag n.	Schlüpfen	verschied.	Beobachter
Satyrhuhn	1.	"	"		MOODY, 1932
Pfau	3.	"	"		HEINROTH, 1924-31
Argusfasan	3.	"	"	"	"
Bankivahuhn	8.	"	"	"	"
Birkhuhn	10.	"	"	"	"
Wachtel	11.	"	"	"	"
Rebhuhn	11—13.	"	"	"	"
Fasan	12.	"	"	"	"
Auerhuhn	14.	"	"	"	"

Die weitere Entwicklung und der Federwechsel des Flügels verlaufen so, dass stets ein funktionsfähiger Flatterflügel vorhanden ist.

Das Maximum der primitiven Merkmale weisen die Megapodiden auf. Ihnen fehlt die Bebrütung und die Eier vieler Arten entwickeln sich wie die von Reptilien im Sand oder in Humus und Laubhaufen eingegraben, wobei neben der Wärme des Milieus vor allem auch die bei der Entwicklungsarbeit des Keims entstehende Wärme beim Brüten mitwirkt — nicht die Wärme gärender Pflanzen, wie früher meist angenommen wurde (MEYER und STRESEMANN, 1928). Der weitentwickelte Zustand des schlüpfenden Jungvogels erscheint ebenfalls als ein primitiver Zug; das erste z. Teil schon im Ei abgestossene Gefieder scheint den Charakter von

Konturfedern zu haben, was dem ursprünglichen Verhalten der Vogelfedern nach den gegenwärtigen Auffassungen entspricht.

Die Ontogenese der Grossfusshühner ist verschieden gedeutet worden. So bemerkt STRESEMANN (1927/34), dass sich die Megapodiden am weitgehendsten von der Notwendigkeit des Brütens „freigemacht“ hätten — wodurch die besondere Art ihrer Eiablage eher als sekundär erscheint. FRANZ (1924) dagegen bewertet dies Verhalten als primitiv, sieht aber den fortgeschrittenen Entwicklungszustand des Jungvogels als sekundär an. Die Primitivmerkmale meiner Serie sind auf Grund sorgfältigen Abwägens der Wertigkeit der Reptilienverhältnisse und allgemeiner Auffassungen über die Evolution des Vogeltypus aufgestellt worden ohne jeden voreingenommenen Seitenblick auf Megapodiden. Wenn nun eine Vogelgruppe die auch in Gestalt und Verbreitung recht viele altertümliche Züge aufweist, so weitgehend die Bedingungen erfüllt, die wir von einer primitiven Ontogenese verlangen — weit mehr als irgendwelche „Ratiten“ — so erscheint es gerechtfertigt, diese Ontogenese als Abbild primitiver Verhältnisse solange gelten zu lassen, bis einwandfreie Beweise gegen diese Annahme vorliegen.

Das erste Federkleid der Hühner, abgesehen von den Megapodiden, ist nur in Bezug auf die Entwicklung der Flügelfedern primitiv; der übrige Körper ist von Nestlingsdunen bedeckt. Hier ist also bereits ein wesentlicher Evolutionsschritt über den ursprünglichen Zustand hinaus verwirklicht. Die frühere Auffassung, dass das Federkleid als Wärmeschutz sich entwickelt habe (EWART, 1921; FRANZ, 1924), ist wie bereits betont wurde, unwahrscheinlich geworden, damit fällt auch die Ansicht, dass dem Dunenkleid primäre Eigenschaften des Vogeltypus zukommen. Wir müssen heute ebenso darauf verzichten, aus Nestlingsgefiedern Ahnenkleider zu konstruieren als wir es aufgeben müssen, aus den Zeichnungen der Jungvögel im Sinne EIMERS Ahnenzeichnungen zu erschliessen (PORTMANN und GERBER, 1935).

2. Gruppe: FRÜH SELBSTÄNDIGE NESTFLÜCHTER MIT NESTLINGS-DUNEN UND VERZÖGERTER AUSBILDUNG DER FLUGFEDERN

In dieser Gruppe finden sich alle Formen eingereicht, welche wohl als typische Nestflüchter gelten können, bei denen aber die cänogenetische Umbildung der Federspitzen zu einem wärmenden Dunenkleid des Jungvogels eingetreten ist und bei denen — im Gegensatz zu den Hühnern — die Ausbildung des Fluggefieders erst gegen das Ende der postembryonalen Zeit erfolgt. Die Gestaltung eines wesentlichen Merkmals des erwachsenen Vogels erscheint verzögert im Zusammenhang mit einer Über-

gangsfunktion des ersten Gefieders. Über die Ursachen dieser Veränderung ist damit nichts gesagt, auch wird hier nicht angenommen, dass alle Nestlingsdunen dieser Gruppe etwa einheitliche, von einer Ahnenform ableitbare Gebilde seien. Die Ordnungen der Steisshühner, Gänsevögel, Rallen, Regenpfeifer und Kraniche sind besonders bezeichnende Vertreter dieses Typus, doch sind auch die Wehrvögel, Laufhühnchen, Flughühner, Trappen und Seetaucher hieher zu zählen, sowie vermutlich einige Gruppen, deren Ontogenese noch nicht so genau bekannt ist (Trompetervögel u.a.).

3. Gruppe: PRIMITIVE, VOLL. BEDUNTE, SEHENDE NESTHOCKER, DIE FRÜH DAS NEST VERLASSEN KÖNNEN

„Nestflüchtende Nesthocker“ könnte man die Jungvögel dieses Typus etwas paradox aber völlig zutreffend nennen, für den Möven, Seeschwalben und Schopfhühner besonders charakteristische Beispiele bieten. Das Dunenkleid ist im Allgemeinen wie bei der 2. Gruppe entwickelt, ebenso ist die Entstehung des Fluggefieders verzögert, dagegen ist die Bindung an das Nest und die Abhängigkeit von den Eltern viel grösser als beim vorhergehenden Typus. Das Nestflüchten ist hier vielfach eine typische Fluchtreaktion (Möven, Seeschwalben, Schopfhühner), indem die Jungen bei Störungen das Nest verlassen. In anderen Fällen bindet lediglich der Zwang der Ernährung das junge Tier an die Eltern, während es in seinen Bewegungen recht frei ist (Podicipidae, Phoenicopterii). Manche Alke gehören dieser Gruppe an, da sie lange vor Erreichen der Flugfähigkeit den Alten aufs Meer folgen und also nur in der ersten Zeit der Entwicklung echte Nesthocker sind.

4. Gruppe: VOM SCHLÜPFTAG AN SEHENDE NESTHOCKER, MIT DUNENKLEID, BIS ANS ENDE DER POSTEMBRYONALZEIT VON DEN ELTERN ABHÄNGIG

Die wichtigsten Vertreter dieser Gruppe sind Schreitvögel (Gressores) und Raubvögel (Accipitres), beide dadurch gekennzeichnet, dass die Augen der Jungen schon am Schlüpftag geöffnet sind und die Nestlinge ein Dunenkleid tragen. Sie sind bis zur erreichten Flugfähigkeit ans Nest gebunden und auf Ernährung durch die Eltern angewiesen. Der Nestbau ist nie kompliziert. Die Nahrungsaufnahme der Jungvögel erfolgt in den meisten Fällen durch Wegnahme vom Schnabel der Alten oder vom Nestrand. Einige Alken, deren Junge bis zur vollen Flugfähigkeit in den Gruben oder Felsspalten bleiben, gehören dieser 4. Gruppe an, wohl auch die Dromadiden unter den Möven.

Besondere Beachtung verdient der Umstand, dass eine kleine Gruppe aus

der grossen Formenfülle der Coraciomorphen (GADOW) diesen Ontogenesetypus zeigt, nämlich die Familie der eigentlichen Ziegenmelker (Caprimulgidae), die am Boden ohne besonderes Nest brüten und deren Junge oft als Nestflüchter bezeichnet werden. Sie sind dies in ihrer Körperbildung und können, da sie am Boden zur Welt kommen, leicht den Nestort verlassen; doch bleiben sie während der ganzen postembryonalen Zeit von der Ernährung durch die Eltern abhängig.

5. Gruppe: BEIM SCHLÜPFEN BLINDE NESTHOCKER MIT DUNENKLEID

Diese Gruppe der Ontogenese kommt vor allem den Pinguinen, Sturmvögeln, Ruderfüssern und den Eulen zu. Der Nestbau ist in allen Fällen einfach, doch ist die Ontogenese durch weitere Abweichungen vom primitiven Typus charakterisiert. So ist die Ausbildung wichtiger Sinnesorgane der erwachsenen Formen stark verzögert; der Jungvogel schlüpft mit geschlossenen Augen (bei den Eulen auch mit geschlossenen Ohren). Wie weit cänogenetische Neuerungen die Leistungen der Augen ersetzen, ist noch ungenügend erforscht: die Tastorgane am Schnabelwulst junger Eulen, auf deren Berührung hin die Jungen Nahrung aufnehmen, sind solche Neubildungen. Das Dunenkleid ist als Wärmeschutz entwickelt, doch entsteht es bei den Steganopoden erst einige Tage nach dem Schlüpfen.

6. Gruppe: BEIM SCHLÜPFEN BLINDE NESTHOCKER MIT REDUZIERTEM DUNENKLEID

Erscheinungen, die bereits die Gruppe 5 kennzeichnen, wie die verzögerte Oeffnung der Augenlider und die verspätete Federbildung der Ruderfüsser sind in der 6. Gruppe in gesteigertem Masse zu finden. Die Tauben sowie mehrere Ordnungen der Coraciomorphen repräsentieren diesen Typus der Ontogenese. Das späte Auftreten der Federn und die Reduktion des eigentlichen Dunenkleids ist vielfach kompensiert durch komplexe Nistinstinkte und vermehrte postembryonale Brutfürsorge, die sich in einzelnen Fällen auch auf die Nestreinigung erstreckt. So ist es bei Spechten (Pici) wahrscheinlich, beim Wendehals (*Iynx torquilla* L.) sicher, dass die Eltern den Kot der Jungen wegtragen. Auch die Instinkte der Jungvögel sind komplizierter; ich hebe als Beispiel die von HEINROTH (1924/31) eingehend dargestellte Karussellbewegung der jungen Eisvögel (*Alcedo ispida* L.) in ihrer Nesthöhle hervor. Hier wird stets das nahe der Nestöffnung befindliche Junge gefüttert, darauf kehrt es sich um, und entleert mit kräftigem Druck einen Kotstrahl durch die Neströhre. Nachher rückt es zur Seite, ein anderes nimmt seinen Platz ein und erhält die nächste

Futterportion. In dieser Gruppe treten auch manche gestaltlichen Neubildungen von cänogenetischem Charakter auf, z.B. die Fersenhöcker der Spechte (*Pici*) und ihrer Verwandten, die Schnabelhaken bei den *Indicator*-Jungen, die vielleicht von diesen Brutschmarotzern zum Herauswerfen der Stiefgeschwister aus dem Nest verwendet werden. Als weiteres Merkmal der evoluierten Ontogenese stellen wir in vielen Ordnungen dieser 6. Gruppe kurze Brutdauer fest, die im extremen Fall bei den Spechten (*Pici*) nur 13 Tage beträgt.

7. Gruppe: BEIM SCHLÜPFEN BLINDE, SPERRENDE NESTHOCKER MIT REDUZIERTEM DUNENKLEID

In dieser Gruppe werden Formen zusammengefasst, denen alle allgemeinen Merkmale des 6. Typus zukommen, die aber darüber hinaus noch das besonders eigenartige „Sperrn“ der Nestlinge aufweisen. Mit dem Reflex des Sperrns findet sich stets auch eine auffällige Färbung des Schnabelwulstes und der Mundhöhle, sehr oft auch lebhaft gefärbte Zeichnungen und „Leuchtperlen“ im Rachen. Das Sperrn wird auch bei geschlossenen Augen des Jungvogels durch verschiedene Reize ausgelöst: durch Laute (*Amsel*, *Merula merula* L., GROEBBELS, 1927), durch Erschütterung der Unterlage (*Goldammer*, *Emberiza citrinella* L., GROEBBELS, 1927; *Drosselrohrsänger*, *Acrocephalus arundinaceus* L., NOLL, 1924), durch Erschütterung oder Beschattung bei vorherigem Halbschatten (*Sperling*, *Passer domesticus* L., GROEBBELS, 1927), später, wenn die Augen offen sind, auch durch bewegte Objekte (*Rabenkrähe*, *Corvus corone* L. und *Kohlmeise*, *Parus major* L., GROEBBELS, 1927). Dem Sperrn folgt in vielen Fällen eine Kotentleerung, wie viele treffliche Beobachter gezeigt haben (s. auch THOMSON, 1934).

Diesen besonderen Merkmalen der Jungen entsprechen Instinkte der Elterntiere. Der farbige Sperrachen, oft durch Kopzfzittern und besondere Laute des Jungvogels unterstützt, wirkt als Fütterungsreiz auf den alten Vogel. Viele Singvögel nehmen Junge anderer Arten mit sehr von der arttypischen Färbung abweichenden Sperrachen ohne Zögern zum Füttern an: sie füttern eben alles, was sperrt. In vielen Fällen vereinigt sich ein sehr spezialisierter Instinkt des Kotwegnehmens mit der genau geregelten Kotentleerung des Jungvogels zu einer höheren Handlungseinheit. Wenn sich ähnliche Funktionskreise auch in anderen als dieser 7. Gruppe finden, so verdienen sie doch im vorliegenden Fall besondere Beachtung, da sie durch eine sehr präzise Verbindung von Jung- und Altvogel ausgezeichnet sind und so auffällige cänogenetische Merkmale wie den Sperrachen einschliessen.

Wie genau der auslösende Reiz für das Verschlucken der Nahrung im Rachen des hilflosen Nestlings lokalisiert sein muss, dafür scheinen mir die interessanten Beobachtungen HERRICKS (1910) am schwarzschnabligen amerikanischen Kuckuck besonders beredt zu sprechen. Er sah beim Verfolgen der Aufzucht einer Brut, dass die Alten das Futter an der Schnabelspitze des Jungen abgaben, manchmal auch Insekten quer in den Schnabel legten. In allen diesen Fällen erfolgte die Schluckbewegung sehr zögernd; der alte und der junge Vogel verharrten meist zwei, oft auch fünf Minuten lang bewegungslos, bis endlich der Jungvogel schluckte. Bei einer anderen Brut derselben Art führte der fütternde Vogel die Nahrung tief in den Rachen ein; jeder Fütterungsversuch wurde zu einer Reaktionsprobe: wenn nicht prompt geschluckt wurde, so holte der Altvogel das Futter wieder heraus und gab es einem andern Jungen ein. Es scheint, dass für die prompte Auslösung des Schluckreflexes das Einführen der Nahrung in den Grund des Rachens notwendig ist, ja dass vielleicht eine bestimmte Rachenpartie gereizt werden muss. Die Verteilung der Flecke und Leuchtpelchen im Sperrachen ist wohl in höherem Grade den Saftmalen der Blüten zu vergleichen, als man das meist gemeint hat. Die Versuche von KNOLL (1926) haben bewiesen, dass den Saftmalen der Blüten eine sehr hohe Bedeutung für die Präzision der Suchbewegung des Schmetterlingsrüssels zukommt. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass die Zeichnungen des Sperrachens Leitmale in diesem engsten Sinne sind. Sie bewirken nicht einfach, dass der fütternde Altvogel in einem dunklen Nest überhaupt den Rachen des Jungen findet — sie sollen nicht nur den Fütterungsinstinkt wachhalten, sondern sie zeigen vielleicht den Weg zu einer eng umschriebenen Reizstelle, durch deren Berührung der Schluckreflex mit grösster Sicherheit und Präzision ausgelöst wird. Diese Vermutung ist nicht teleologischen Erwägungen entsprungen, sondern der bei intensiverer Beobachtung sich aufdrängenden Einsicht in die steigende Komplikation des Verhältnisses von Alt- und Jungvogel in der Evolution der Vogelontogenese.

Die Ordnungen der Cuculi, der Upupae, der Colii und die grosse Ordnung der Passeres zeigen den 7. Typus der Vogelentwicklung, der sich auch durch sehr komplizierte Instinkte des Nestbaus und durch kurze Brutdauer auszeichnet. Die ungewöhnlich lange Brutdauer des Leierschwanzes (*Menura*, 35 Tage) ist ebenso sehr ein Sonderfall wie die Ablage eines einzigen Eies bei dieser Gattung.

Die sieben Gruppen von Vogelontogenesen, die hier aufgestellt worden sind, bedeuten zunächst nur eine Ordnung der vorgefundenen Zustände. Die Gruppierung ruht indessen auf der Annahme, dass die auf Grund ver-

gleichender Untersuchungen als primitiv und evoluiert bezeichneten Merkmalsgruppen Anfang und derzeitiges Ende eines Evolutionsprozesses seien. Der Versuch, die Befunde als einsinnigen Entwicklungsprozess zu ordnen, ergibt eine rein vergleichend-biologische Reihe. Da indessen über die allgemeine Evolutionsrichtung der Vogeltypen eine gewisse Uebereinstimmung herrscht, so scheint mir die Annahme berechtigt, in der allgemeinen Stufenfolge nicht nur eine Stoffordnung, sondern auch das Bild allgemeiner Evolutionsstufen der Ontogenese zu sehen. Wenige Biologen bezweifeln heute ernsthaft die relative Häufung primitiver morphologischer Charaktere etwa bei den Hühnern (Galli) oder den Steisshühnern (Crypturi), noch die Spezialisierung bei den Sperlingsvögeln (Passeres). Wie sehr ein Ordnungsversuch, der auf Berücksichtigung der Evolutionsmöglichkeit überhaupt verzichtet, sich in Widersprüche verwickeln muss, das zeigt GROEBBELS in seiner Klassierung der Ernährung der Jungvögel. STEPHENS (1917), den GROEBBELS kritisiert, gibt eine evolutive Ordnung für die Nesthocker, die unserer Stufenfolge 4—7 in wesentlichen Zügen entspricht. GROEBBELS schreibt (S. 364—66) :

„Bei den Nesthockern lassen sich vier verschiedene Fütterungsmethoden unterscheiden: Einstecken des Schnabels des Nestlings in den Schnabel des alten Vogels, Ueberkreuzen der Schnäbel der Jungen und Alten, Einführen des Schnabels des Alten in den des Nestlings, Auswürgen oder Hinlegen der Nahrung auf das Nest oder Hinhalten der Nahrung im Schnabel und Wegnahme durch den Nestling. Welche unter diesen Methoden die höchste biologische Stufe darstellt, darüber kann man sehr verschiedener Ansicht sein. STEPHENS betrachtet die erstgenannte Methode und das Ausspeien des Futters auf das Nest als die primitivste Form, die drittgenannte Methode als die höchste. Gewiss tritt diese letztere Methode gerade bei Vögeln mit sehr hoher Gehirnorganisation, Pici und Passeres in Erscheinung. Nichtsdestoweniger könnten wir aber auch das selbständige Aufnehmen der Nahrung vom Neste als die höchste Form bezeichnen, da es sich hier um einen Vorgang handelt, der die geringste reflektorische Beeinflussung durch den fütternden alten Vogel enthält“.

Wer zu einer Synthese des Tatsachenmaterials gelangen will, kann sich nicht der Einsicht verschliessen, dass die höheren Formen des tierischen Daseins nicht die sind, bei denen die Einzelwesen sich gegenseitig am wenigsten beeinflussen, sondern dass die Höchstleistungen gerade zur Steigerung der Abhängigkeiten geführt haben, ob man dabei die Beziehung der Geschlechter, oder die von Eltern und Nachwuchs oder endlich die höheren Sozialphänomene verfolgt. Ich glaube, dass GROEBBELS grosszügiger Versuch einer Synthese durch Einbeziehung des Evolutionsgesichts-

punktes noch weiter und umfassender werden kann. Damit wird nicht der wahllosen Annahme aller phylogenetischen Spekulationen das Wort geredet, sondern einer allgemeinen Berücksichtigung des Standpunktes und der wenigen, wichtigen sicheren Befunde der morphologischen und der vergleichend-biologischen Forschung.

C. Die Gruppen der Ontogenesen und die Stammesentwicklung der Vögel

Wie skeptisch man sich auch gegen die bisherigen Versuche einer phylogenetischen Ordnung der Vogelgruppen verhalten mag, so darf man doch nicht übersehen, dass manche von der Morphologie betonte Zusammenhänge zwischen einzelnen Gruppen einen beträchtlichen Grad von Wahrscheinlichkeit erlangt haben. Diese Einsicht spricht sich auch in der Reihenfolge aus, nach der STRESEMANN seine 49 Ordnungen (1927/34) gruppiert hat. Denn trotz seiner Skepsis gegen Schlüsse stammesgeschichtlicher Art ist doch die Einheit der GADOW'schen Grossgruppen gewahrt worden. Freilich sind sie nicht hervorgehoben, ja nicht einmal genannt, um nicht mehr über die Zusammenhänge auszusprechen, als in einem Handbuch verantwortet werden kann, das für alle dem Spezialgebiet ferner Stehenden eine Autorität bedeutet.

Trotz dieser für die jüngste Phase der Vogelsystematik charakteristischen Zurückhaltung müssen wir uns immer wieder nach neuen Kriterien umsehen, die es ermöglichen, die Ahnungen und Vermutungen über die Evolution der Vogelgruppe zu widerlegen oder durch neue Argumente deutlicher zu gestalten. Zu diesem Zwecke sollen auch die hier vorgebrachten Anschauungen über die Evolution der Vogelontogenese mithelfen. Nur müssen wir uns dabei hüten, innerhalb der heutigen Vogelgruppen wirkliche Ahnenreihen aufstellen zu wollen, denn dazu brauchen wir unbedingt paläontologische Dokumente, die uns gegenwärtig noch völlig fehlen.

In der Tabelle 3 ist versucht worden, die heutige Vogelordnungen, soweit wir ihre Ontogenese genügend kennen, nach ihrer gestaltlichen Verwandtschaft zu gruppieren. Dabei wurde einerseits die Anordnung STRESEMANN'S weitgehend gewahrt andererseits wurden die Grossgruppen GADOW'S ebenfalls eingetragen. Die Letzteren sind rechts angegeben, während STRESEMANN'S Reihenfolge durch die den Ordnungen beigefügte Zahl erkennbar ist. Nur an einer Stelle habe ich die GADOW'Sche Gruppierung durchbrochen: die Pinguine und Sturmvögel wurden den Pelargomorphen noch stärker genähert, um einen Zusammenhang anzudeuten, der, wie ich glaube, durch

die Ontogenese stark hervorgehoben wird. Innerhalb der Coraciomorphen sind STRESEMANN'S Ordnungen etwas umgestellt.

Durch diese Anordnung versuche ich zu zeigen, dass sich innerhalb der grösseren Verwandtschaftsgruppen eine Evolution des Ontogenesetypus nachweisen lässt, indem stets mehrere der vergleichend-biologischen Stufen unserer Tabelle 3 in einer Grossgruppe vertreten sind. Wer dazu neigt, die vorkommenden Mannigfaltigkeiten der Ontogenese ausschliesslich zum Milieu der verschiedenen Arten in Beziehung zu setzen, sie als Einpassungen in bestimmte Umweltbeziehungen zu verstehen, dem müssen wir entgegen, dass der Nachweis einer Einpassung die evolutive Deutung weder widerlegen noch beweisen kann. Manche ontogenetische Einrichtungen haben sich erhalten können, weil ihre Träger als erwachsene Formen besonders wertvolle Einpassungen in ihrem Lebensraum aufweisen und so auch weniger vorteilhafte Entwicklungsprozesse miterhalten konnten. Andererseits sind manche Tierformen, die im adulten Zustand nicht sehr vorteilhaft ausgestattet sind, trotzdem erhalten geblieben, weil sie an einem Ontogenesetypus Anteil haben, der sehr günstige cänogenetische Einrichtungen besitzt. Der Versuch, Evolutionsreihen der Vögel durch das Studium der ontogenetischen Zustände zu ermitteln oder wahrscheinliche noch mehr zu stützen muss oekologische Gesichtspunkte sorgfältig mit morphologischen Argumenten vergleichen. — Im Folgenden werden nur einige Beziehungen, die besonders hervortreten, kurz gestreift, andere sind in der Uebersicht durch die Trennungslinien innerhalb der Grossgruppen angedeutet, haben aber vorderhand mehr den Wert von Anregungen zu vertiefter Prüfung!

1. GROSSGRUPPE DER (ERWEITERTEN) PELARGOMORPHEN

Diese Gruppe weist sämtliche Ontogenesestufen von 2—5 auf. Wenn wir auch niemals etwa eine Ahnenreihe Anseres — Phoenicopteri — Gressores — Steganopodes aufstellen dürfen, so können wir doch die Arbeitshypothese ableiten, dass die evoluierte Gruppe der Steganopodes Stufen durchlaufen habe, von deren Ontogenese die eben aufgezählten Ordnungen bei kritischer Analyse wesentliche Züge verraten dürften.

2. GROSSGRUPPE DER ALECTOROMORPHEN

Die Hühnervögel im weiteren Sinne sind durch das Ueberwiegen der primitiven Ontogenesestufen ausgezeichnet: nicht nur kommen hier Vertreter der ersten Gruppe vor, sondern die 2. ist auffällig stark vertreten, während nur einzelne Gruppen die 3. Stufe der Entwicklung zeigen. Da unsere Serie der Primitivmerkmale nicht aus der Morphologie der er-

TAB. 3. VERGLEICHEND-BIOLOGISCHE

1	2	3	4
Struthiones 1 Rheae 2 Casuarii 3 Apteryges 5			
	Colymbi 25	Podicipedes 26	
	Anseres 29 Anhimae 30	Phoenicopteri 32	Gressores 33 Accipitres 34
Galli 7	Iaro-Limicolae 23 Otides 22 Grues 21 Psophiae 20 Ralli 12	Alcae 24 Lari 23 Cariamae 19	Alcae 24 Dromadidae 23
	Pterocletes 11		
	Turnices 9 Crypturi 6	Opisthocomi 8	
			Caprimulgidae 38

TYPEN DER VOGEL-ONTOGENESE.

5	6	7	
			Neornithes Ratitae
			Colymbimorphae
Sphenisci 27 Tubinares 28			Pelargomorphae
Steganopodes 31			
			Alectoromorphae
	Columbae 10		
Musophagidae? 35		Cuculidae 35	Coraciomorphae
	Psittaci 36		
Striges 37	Macrochires 47	Colii 46	
	Coraciae 39 Halcyones 40 Meropes 41	Upupae 44	
	Pici 48	Passeres 49	

TAB. 3. VERGLEICHEND-BIOLOGISCHE

1	2	3	4
Struthiones 1 Rheae 2 Casuarii 3 Apteryges 5			
	Colymbi 25	Podicipedes 26	
	Anseres 29 Anhimae 30	Phoenicopteri 32	Gressores 33 Accipitres 34
Galli 7	Iaro-Limicolae 23 Otides 22 Grues 21 Psophiae 20 Ralli 12	Alcae 24 Lari 23 Cariamae 19	Alcae 24 Dromadidae 23
	Pterocletes 11		
	Turnices 9 Crypturi 6	Opisthocomi 8	
			Caprimulgidae 38

TYPEN DER VOGEL-ONTOGENESE.

5	6	7	
			Neornithes Ratitae
			Colymbimorphae
Sphenisci 27 Tubinares 28			Pelargomorphae
Steganopodes 31			
			Alectoromorphae
	Columbae 10		
Musophagidae? 35		Cuculidae 35	Coraciomorphae
	Psittaci 36		
Striges 37	Macrochires 47	Colii 46	
	Coraciae 39 Halcyones 40 Meropes 41	Upupae 44	
	Pici 48	Passeres 49	

wachsenen Vögel abgeleitet worden ist, so stützt das Vorwiegen primitiver Ontogenesen bei den Alectoromorphen die von den Morphologen vertretene Auffassung einer relativen Primitivität dieser Grossgruppe innerhalb der heutigen Vögel. Mögliche Evolutionslinien treten deutlich hervor, so die der Möven (*Lari*) und Alke (*Alcae*); besonders deutlich wird die Isolation der Tauben (*Columbae*), die durch unsere Anordnung im Gesamtschema auch von den ähnlichen Ontogenesen der 6. Stufe abgesondert erscheinen. Diese Sonderstellung sollte auch allen Biologen gegenwärtig sein, welche aus praktischen Gründen Taubenjunge als „Vertreter der Nesthocker“ schlechthin in ihren Untersuchungen behandeln.

3. GROSSGRUPPE DER CORACIOMORPHEN

Die Coraciomorphen erweisen sich in unserer Uebersicht deutlich als hochentwickelte Gruppe. Die Stufen 1—3 der Ontogenese fehlen, dafür sind alle Typen von 4—7 vertreten. Auch hier dürfen wir nicht etwa eine Ahnenreihe *Caprimulgi-Striges-Macrochires-Colii* herauslesen; die Anordnung gibt uns nur die Möglichkeit, Stufen der allmählichen Evolution sperrender Nesthocker konkret zu ermitteln, indem aus der Ontogenese der hier hervorgehobenen Formen typische Merkmale dieser Evolutionsstapen zu ermitteln sind.

Das Problem des Ursprungs der Coraciomorphen tritt uns aus der Tabelle sehr klar entgegen. Gab es Vorfahrenformen dieser Gruppe mit den Ontogenesestufen 1—3 oder ist die Vorfahrengruppe innerhalb der Alectoromorphen zu suchen? Wir können augenblicklich diese Frage nicht beantworten, doch bin ich überzeugt, dass die intimere Kenntnis der Entwicklung der *Caprimulgi* und *Striges* uns noch sehr wichtige Aufschlüsse bringen wird, ebenso wie vertiefte Untersuchung der Ontogenese der Schopfhühner (*Opisthocomi*) und der Musophagiden wertvolles Material aufdecken kann.

DIE EVOLUTION DES ELTERLICHEN ANTEILS AN DER ONTOGENESE DER VÖGEL

In der Tabelle 4 sind einerseits die als Ahnengruppen der Vögel zu bewertenden Chordaten zusammengestellt, andererseits die Leistungen des elterlichen Organismus für die Ontogenese in der phylogenetischen Reihenfolge, die durch die vorausgegangenen Untersuchungen wahrscheinlich gemacht ist.

Die Tabelle zeigt die allmähliche Entstehung eines Gefüges zwischen zwei Organismen, die Evolution eines Systems, das zwei Tiere derselben

Art zu einer höheren Einheit verbindet. Die Abhängigkeit des Jungtiers, anfänglich nur auf einer Art von Mitgift, auf Zusatzbildungen zum Ei beruhend erstreckt sich im Laufe dieser Evolution auf immer bedeutendere Teile der postembryonalen Periode; sie verpflichtet schliesslich die Elternvögel zu mannigfaltigen Tätigkeiten, die bis zum Erreichen der vollen Körpergrösse und der Flugfähigkeit vom Jungvogel beansprucht werden.

TAB. 4

	Eizelle u. Chorion	Tertiäre Eihüllen	Wasser für kurze Embryonalperiode	Wasser für einen Teil der verlängerten Embryonalperiode	Anhäufung starker Dottermassen	Hartschale des Eis	Wasser für die ganze verlängerte Embryonalperiode	Starke Kalkablagerung in der Hartschale	Nestbau	Brutwärme	Begleitung d. Jungen u. erste Anregung zur Nahrungsaufnahme	Volle Ernährung d. Jungen bis Flugfähigkeit, anfangs Wärmeschutz	Kotentfernung	
Acrania	+													
Cyclostomen	+	?												
Altfische	+	+												
Prim. Tetrapoden	+	+	+											
Prim. Amnioten	+	+	+	?										
Prim. Sauropsiden	+	+	+	+	+	+								
Prim. Vögel	+	+	+	+	+	+	+	+	+					
Vögel mit Ontogenesetypus 1-3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Vögel mit Ontogenesetypus 4-5 (selten 6)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
Vögel mit Ontogenesetypus 6-7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
														aquatile (primäre) Metamorphose
														terrestr. ohne Metamorphose
														terrestrische (sekundäre) Metamorphose

Der Jungvogel wird durch diesen Evolutionsprozess zu einem Gebilde das immer mehr vom Bau des Altvogels abweicht und in steigendem Masse körperliche und psychische Zusatzmerkmale zeigt, die mit den Leistungen der Eltern in komplexer Beziehung stehen. So wird in den extremen Fällen der Gruppen 6 und 7 unserer Tabelle 3 der Jungvogel zu einer Art von „Larve“ und man ist versucht, diese seltsame Ontogenese als eine neue Form von „Metamorphose“ zu bezeichnen.

Der Vergleich mit typischen Metamorphosen soll hier noch nicht weiter ausgeführt werden; doch sei immerhin hervorgehoben, wie viele „larvale“

Instinkte und Organe der Jungvogel aufweist, und dass die Umstellung zum selbständigen Dasein, die vor dem Flüggewerden bei spezialisierten Nesthockern einsetzen muss, in manchen Fällen zu „kritischen Perioden“ führt. L. KAUFMAN (1930) hat bei ihren interessanten Studien an Taubenjungen solche Phänomene aufgedeckt und hat sie — unabhängig von den hier entwickelten Gesichtspunkten — mit ähnlichen Phasen im Leben der Amphibienlarven verglichen!

Die Uebersicht über die Leistungen der Eltern in der aufsteigenden Evolution der Ontogenese möchte vor allem vor der einseitigen Betrachtung der Ontogenese im engsten Sinne, d.h. des Werdegangs des Jungtiers wahren, indem sie darauf hinweist, dass mit den allmählichen Wandlungen der eigentlichen Ontogenese auch tiefgreifenden Aenderungen im Körper und vor allem in der Psyche des erwachsenen Tiers, der Elternformen vor sich gehen — Aenderungen, die mit denen am Jungtier zusammenhängen. Die Cänogenese, wenn wir darunter die nur den Entwicklungsstadien eigentümlichen Bildungen zusammenfassen, die zur Entstehung der fertigen Form beitragen, ohne an dieser einen direkten Anteil zu haben — diese Cänogenesen erfassen im Laufe der Evolution in zunehmendem Masse das Elterntier. Die Evolution der Cänogenesen ist ein Vorgang, bei dem zuerst in der eigentlichen Individualentwicklung Neues auftritt, allmählich aber neue Bildungen und Instinkte im Altvogel sich zeigen, die mit Aenderungen in der Struktur und in den Instinkten des jungen Tiers zusammenhängen. Auf diesen Prozess der Entstehung eines überindividuellen Gefüges wollte diese Arbeit besonders hinweisen. Dieselbe zunehmende Verkettung des Muttertiers mit cänogenetischen Neuerungen, die sich am Keim selbst abspielen, lässt sich bei vielen andern Wirbeltiergruppen und Wirbellosen nachweisen und kann stets im Zusammenhang mit der durch die morphologische Forschung wahrscheinlich gemachten Evolution in sinnvollem Zusammenhang gedeutet werden.

Es scheint mir beim Rückblick auf die Zusammenhänge, deren Nachweis in der vorliegenden Studie versucht worden ist, dass die vom Standpunkt der Evolutionsforschung sich ergebenden Beziehungen zwischen den cänogenetischen Merkmalen verschiedener Wirbeltiergruppen mehr Beachtung verdienen, als ihnen von den Biologen bisher im Allgemeinen geschenkt worden ist. Morphologische und physiologische Fragestellung können an Präzision nur gewinnen und Umwege vermeiden, wenn sie von vornherein alle Umstände mitberücksichtigen, welche auf die möglichen evolutiven Zusammenhänge zwischen den zu untersuchenden Tierformen hinweisen.

ZITIERTE LITERATUR:

- BALLOWITZ, E., 1903. D. Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter. Jena.
 BENEDICT, F. G. u. COROPATCHINSKY, V., 1932. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 18.
 BLASZYK, P., 1935. Morph. Jahrb., 75.
 BUDGETT, J. S., 1907. The Work of Cambridge.
 DEAN, B., 1895. J. of Morph., 11.
 —, 1896. Q. J. Micr. Sci., 38.
 DERANIYAGALA, P. E. P., 1930. Ceylon J. of Sci.
 DITMARS, R. L., 1933. The Reptile Book. New York.
 EWART, J. C., 1921. Proc. Zool. Soc. London.
 FRANZ, V., 1924. Die Geschichte der Tierstämme. Jena.
 GADOW, H., 1893. Vögel. Bronn's Klassen u. Ordn. Leipzig.
 GIACOMINI, E., 1891. Monit. Zool. Ital., 9, 10.
 GOELDI, E. A., 1898. Zool. Jahrb. Syst., 10.
 GREEN, E. E., 1906. Spolia ceylanica, 3.
 GROEBBELS, F., 1927. Pflüger's Arch. ges. Phys., 216.
 —, 1932. Der Vogel, 1. Berlin.
 HAGMANN, G., 1902. Zool. Jahrb. Syst., 16.
 —, 1907. Zool. Jahrb. Syst., 24.
 HAMLETT, G. W. D., 1933. Amer. Naturalist, 67.
 HEINROTH, O., 1922. J. f. Ornith., 70.
 —, 1924—1931. Die Vögel Mitteleuropas. 3Bde. Berlin.
 HERRICK, F. H., 1910. J. exper. Zool., 9.
 HUBRECHT, A. A. W., 1895. Verh. K. Akad. v. Wetensch., II. Sect., 4.
 KAUFMAN, L., 1930. Roux's Arch., 122.
 KERR, J. G., 1900. Phil. Transact. R. Soc. London, B. 192.
 —, 1907. In: The Work of J. S. BUDGETT. Cambridge.
 KNOLL, F., 1926. Abhandl. Zool. Bot. Ges. Wien, 12.
 KOPSTEIN, F., 1932. Treubia, 14.
 —, 1935. Treubia, 15.
 LANGE, D. de, 1933. Placentarbildungen in Handb. vergl. Anat., 6.
 MEYER, O. u. STRESEMANN, E., 1928. Ornith. Mon. Ber., 36.
 MOODY, A. F., 1932. Water Fowl a. Game Birds in Captivity. London.
 NAKAMURA, Y., 1929. Jap. J. of Biochem., 10.
 NEEDHAM, J., 1931. Chemical Embryology, 3 Volumes. Cambridge.
 NOBLE, G. K., 1927. Ann. N. Y. Acad. Sci., 30.
 NOBLE, G. K. a. MASON, E. K., 1933. Amer. Mus. Novit. No. 619.
 PORTMANN, A., 1935. Revue Suisse de Zool., 42.
 PORTMANN, A. u. GERBER, A., 1935. Revue Suisse d. Zool., 42.
 PORTMANN, A. u. JECKLIN, L., 1933. Revue Suisse d. Zool., 40.
 REESE, A. M., 1931. Sci. Monthly, 33.
 ROLLINAT, R., 1934. La vie des Reptiles. Paris.
 SEMON, R., 1900. Zoolog. Forschungsreisen in Australien... Jena.
 STEINER, H., 1917. Jenaische Zeitschr. f. Nat., 55.
 STEPHENS, T. C., 1917. J. of Animal Behavior, 7.
 STRESEMANN, E., 1927—1934. Aves in Kükenthals Handbuch.
 THILENIUS, G., 1899. Sitz. Ber. Akad. Berlin, 1. Teil.
 THOMSON, D. F., 1934. Proc. Zool. Soc. London.
 TOMITA, M., 1929. Jap. J. of Biochem., 10.
 VOELTZKOW, M., 1899. Abh. Sennckenberg. Nat. Ges. Frankfurt, 26.

WEEKES, Cl., 1929. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 54.

—, 1930. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 55.

WUNDER, W., 1932. Erg. d. Biol., 8.

—, 1934. Erg. d. Biol., 10.

SUMMARY

This paper tries to trace the different evolutionary stages the egg of primitive chordates had to pass through to reach the complex state of the bird egg (Needhams "cleidoic egg"). It tries to ascribe to the evolutionary stages the successive appearance of transitional particularities which characterise the egg and the ontogeny of birds.

The different forms of individual development in birds are classified in 7 groups, proceeding from primitive to more advanced types. The type of Galliformes, especially of the Megapodidae, is shown to be very probably the most primitive one, while the Passeriformes show the highest degree of advanced specialisation.

Proceeding from the primitive stages of chordates to the more advanced stages of birds a steadily growing participation of the maternal organism (and of the parents in general) in the development of the young animal is stated (table 4). Corresponding to this participation we find the young in a more and more intimate dependance of the mother — a dependance that unites the young and his parents in a "system" just as complicated as that built up by the young mammal and its mother. The comparative study allows us to trace the progressive evolution of such a system in avian phylogeny.

RÉSUMÉ

Ce travail essaie d'établir les stades de l'évolution par lesquels l'oeuf des cordés primitifs a dû successivement passer pour atteindre l'état complexe réalisé dans l'oeuf des oiseaux (Needham: „cleidoic egg"). Nous essayons ici d'attribuer aux stades évolutifs l'apparition successive de particularités transitoires qui, dans leur totalité, caractérisent l'oeuf et l'ontogénèse des oiseaux.

Les différentes formes de l'ontogénèse des oiseaux sont groupées en 7 catégories, allant d'un mode reconnu primitif à un autre mode évolué. Les Gallinacés, en particulier les Mégapodides, nous paraissent se rapprocher le plus du stade primitif; les Passereaux semblent représenter le stade le plus avancé.

En passant des stades primitifs des cordés aux stades plus évolués des oiseaux, on constate une participation progressive de la mère (et des parents en général) à l'ontogénèse de l'espèce (tableau 4). De cette participation résulte une dépendance de plus en plus étroite du jeune animal — dépendance qui unit les parents et leur progéniture en un „système" supérieur dépassant l'individu seul et qui n'est pas moins complexe que celui formé par la mère et l'enfant des mammifères. L'étude comparative permet actuellement de suivre l'évolution progressive d'un tel système dans la phylogénèse des oiseaux.