

Wirbeltiere erobern die Luft

Von Felix Rüschkamp S. J.

Je verwickelter eine Frage, desto notwendiger ist es, sie in Einzelfragen aufzulösen, aber die Beantwortung der Gesamtfrage läßt sich nicht von einer Teilansicht aus gewinnen, sondern aus der Zusammenschau und Verbindung der Teile. Artumwandlung und Stammesgeschichte sind höchst verwickelte Probleme und einer unmittelbaren Untersuchung und Beantwortung umso weniger zugänglich, als wir kurzlebige Menschen vom abrollenden Film der Lebensgeschichte ja nur einen kleinen Ausschnitt erhaschen und den Gang der Gesamthandlung, die in grauer Vorzeit begann, nur mühsam kritisch und theoretisch erschließen können. Dabei sind wir, um einseitige Schlüsse zu vermeiden, selbstverständlich verpflichtet, die Ergebnisse vieler Einzelwissenschaften miteinander zu verbinden.

Vom geographischen Raum aus führt zum Verständnis der Tiere von heute Hesses Tiergeographie auf ökonomischer Grundlage (1924). Sie läßt den Blick über die bio-geographischen Unterschiede schweifen und die Harmonie der Organisation des Lebensraumes und der Lebensweisen erkennen wie in anderer Weise Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben (1910—14, I. Bd., 2. Aufl. 1934). Diese Werke bieten eine Fülle von Tatsachen, so daß wie von selbst der Wunsch erwacht, sie alle mit den Ergebnissen verwandter Wissenszweige zu einer Ganzheitsschau zu vereinigen, zu einer Synthese, die uns die Tierarten in ihrer heutigen Gestalt wie in ihrer geschichtlichen Entwicklung¹ verstehen läßt und uns so eine befriedigende Einsicht in das Art- und Entwicklungsproblem bietet.

Das ist es, was Hans Böker, Jena, erstrebt², indem er die Ergebnisse anatomischer, genetischer, biologischer Forschung durch konstruktives Denken eine Einheit werden läßt. Auf weltweiten Reisen hat er die Wirbeltierwelt von heute mit Auge und Filmkamera exakt beobachtet, daheim die anatomischen Verhältnisse sorgfältig durchgearbeitet. Nur so konnte er den Blick schärfen für die Reaktionsfähigkeit und Reaktionsbereitschaft des lebendigen Organismus, Umkonstruktionen als das Ergebnis von Aktion und Reaktion beobachtend erschließen, früher Gewordenes im mutmaßlichen Werdegang zu deuten versuchen.

Die Wissenschaft ging einen weiten Weg bis hierher. 150 Jahre betrieb man vergleichende Anatomie der Tiere als Hilfswissenschaft menschlicher Anatomie. Nicht ohne Schaden; auch für das medizinische Denken sank seit der Jahrhundertwende die Anatomie in ihrem Kurswert. Und doch kann und muß sie uns die Grundlage bieten zum Verständnis der Formbildungsgesetze, der Gesetzmäßigkeit gestaltlicher Typen, der Verschiedenheit herkunftsgleicher (homologer) Organe, ihrer Konstruktionen und Umkonstruktionen.

¹ Vgl. den Aufsatz „Zur biologischen Entwicklungslehre“ im vorigen Heft dieser Zeitschrift.

² Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Von Dr. Hans Böker. I. Bd. (228 S., 225 Abb. im Text. Jena 1935, G. Fischer. M 12.—

Goethe war es, der die Typuslehre aufstellte, wie Linné, Leclerc de Buffon und Cuvier die zoologische Systematik und Bauplanlehre. Es war verfrüht und verfehlt, als 1680 Perrault äußere Übereinstimmung der Organe bewundernd, ohne auf Herkunftsgleichheit oder -verschiedenheit (auf Analogie und Homologie) zu achten, zur systematischen Klassifikation auswertete, Wale zu den Fischen, Fledermäuse zu den Vögeln stellte. So mußte es kommen, daß Vicq d'Azyr und Geoffroy St. Hilaire jede „Funktions- und Zweckmäßigkeitslehre“ aus der vergleichenden Anatomie (vorerst) verbannten, auch Goethe sie ablehnte und Gegenbaur (1870) in ihr das größte Hemmnis für die Entwicklung einer vergleichenden Anatomie sah.

Als Darwin dem Entwicklungsgedanken zum siegreichen Durchbruch verhalf, kam die Erkenntnis, daß recht formverschiedene Tiere wahre Blutsverwandte sein können. Da hub ein Suchen nach verwandtschaftlichen Beziehungen an. Nicht mehr Typen und Baupläne suchte man, sondern das natürliche System, herkunftsgleiche (homologe) Organe. Und vergleichende Anatomie, unterstützt durch vergleichende Embryologie, begann einseitig theoretische Stammbaumforschung zu treiben, glaubte den Stammbaum der lebenden Organismen rekonstruieren zu können. Ein überspanntes, ein unmögliches Ziel! Viel zu lückenhaft ist durch Aussterben ganzer großer Gruppen das geworden, was in Nachfahren nur zum Teil bis in unsere Zeit erhalten blieb. Schon Linné hat gewarnt, im System ein natürliches System, einen Stammbaum zu sehen. Er gebrauchte (nach W. Horn) das Bild von einem zerrissenen Netz, das wir in Händen halten. In diesem Punkte müssen wir uns für immer bescheiden, aber stammesgeschichtliches Geschehen möchten wir wenigstens seinem Wesen und den Wirkkräften nach erkennen. Auf dem einseitigen Wege vergleichender Anatomie rezenter und fossiler Skelette allein ist das nicht möglich. Es hat nie an mahnenden Stimmen gefehlt, doch Lebens- und nicht Leichenkunde zu betreiben. Bergmann und Leukart (1855), Semper (1880) wurden so wenig verstanden wie P. Gedden (1884), als er schrieb: „... obgleich die reine Morphologie bloß die Gesetze der Struktur untersucht und die Begriffe des Lebens, der Umgebung und der Funktion streng entfernt, ist es doch wahr, daß ihre Untersuchungen ... unvollkommen und ihre Resultate unerklärbar wenn nicht fast trügerisch sein werden.“ Die große Erkenntnis stammesgeschichtlichen Geschehens habe „das Verlangen nach einer tieferen Erklärung der Form in Bezug auf Funktion und Umgebung nur um so dringender gemacht“ (5). Zu diesen Rufern in der Wüste nach einer lebensnahen, biologischen Betrachtungsweise zählt auch der geachtete Zoologe W. Haacke, der 1893 vorhersagte: „Aus der Beobachtung lebender Tiere wird sich eine vergleichende Entwicklungsgeschichte der Lebensäußerungen entwickeln“ (6).

Da kam mit der Jahrhundertwende die exakte Erbforschung auf den Plan. Sie schlug das allgemeine Interesse ganz in den Bann einer Lehre vom Erbgang gegebener und mutativ veränderter Erbanlagen. „Nach einer folgerichtigen Vererbungslehre können anatomische wie biologische Abänderungen nur als Folgen von Mutationen, die dem Zufall unterworfen

sind, entstehen und können nur durch Ausmerzungen eine Richtung erfahren. Eine Neubildung von Genen wird von extremen Genetikern abgelehnt“ (VIII). Es brauchte wieder seine Zeit, bis man allgemein erkannte, daß man sich damit im Widerspruch befindet mit der Entwicklungslehre, die doch „zum elementaren Bestand der Biologie“ (A. Kühn 1928) gehört, die ohne Bildung neuer Erbanlagen und Bereicherung des Erbgutes und zweckmäßiger Umkonstruktionen nicht auskommt. Man besann sich wieder darauf, daß es doch „funktionelle Anpassungen (Ihle-Hoffmann 1927) gebe, daß der lebendige Organismus doch als Ganzes zweckmäßig reagiere, daß man folglich vonseiten der Erbforschung doch nicht positiv behaupten dürfe: über Mutation und Selektion hinaus gebe es „nicht noch andere Mittel der Artumbildung“ (Kühn-Heberer 1935). Man hatte sich mit der mechanistischen Denkart der Erbforscher ebenso wie früher mit dem Ausmerzen jeder Funktions- und Zweckmäßigkeitslehre alle wahren Erkenntnisse der Gesetzmäßigkeiten der Formbildung verbaut. Es scheint, wie Böker ausführt, daß Bauplan-, Typus- und Homologienlehre erst restlos ausgeschöpft, die Analyse der Organisation bis ins Extrem, bis in ultramikroskopische chemische Bestandteile, also bis zu einer „chemischen Anatomie“ des Erbgutes durchgeführt werden mußte, bis der Weg zu einer Synthese mit Hilfe kritischer Analogieforschung frei wurde, die auf der bisherigen Tatsachenforschung fußend nunmehr endlich die Fragen Woher? Wodurch? Wozu? beantwortet. Erst damit ist eine anatomische Einzeltatsache erklärt und verstanden (4).

So verlockend es nun wäre, Bökers theoretische Begründung der biologischen Betrachtungsweise, die Entwicklung seiner grundlegenden Begriffe der anatomischen Konstruktion und Umkonstruktion, seine Methode der Aufstellung anatomischer, biologischer und ontogenetischer Reihen zu besprechen, die uns Einblicke in phylogenetisches Geschehen erschließen, wollen wir doch lieber ein konkretes Kapitel vornehmen, da konkrete Beispiele vielen verständlicher als theoretische Darlegungen sind und die praktische Brauchbarkeit theoretisch erklügelter Methoden zugleich ihre harte Bewährungsprüfung ist. Greifen wir aus dem Kapitel über die Anatomie der Fortbewegung heraus, was dort über das Fliegen (88—112) ausgeführt ist. Obwohl Böker sich auf die Betrachtung der Wirbeltiere beschränkt, also alle flugfähigen Wirbellosen außer Acht läßt, wird manchem Leser vielleicht zum ersten Mal staunend bewußt, daß das Luftreich von Lebewesen schon früh und oftmals erobert wurde, während das dem Menschen erst in unsern Tagen gelungen ist.

1. Übersicht über die Flugarten.

Jede Fortbewegung durch die Luft ist irgendwie ein Fliegen. Ein senkrecht Herabschweben sowie ein gleitendes Schweben auf verlängerter Fallbahn, der Gleitflug, ist rein passive Fortbewegung durch die Luft, ein Fliegen im weiteren, uneigentlichen Sinn; echtes Fliegen beruht auf Vorwärtsbewegung durch aktive Tätigkeit, sei es durch Flügelschlag, durch Ruderflug oder ohne Flügelschlag im Segelflug durch Drehen von Steuern und Auswertung von Auf-Winden.

Gleitflug finden wir bei Fischen, Fröschen, nur wenig bei lebenden Kriechtieren (Reptilien); unter den ausgestorbenen Kriechtieren gab es ganze Gruppen von Flugechsen. Echte Flieger sind die Vögel — Ausnahmen, die Laufvögel, stammen vermutlich von flugfähigen Ahnen ab — und eine stattliche Zahl von Säugetieren. Mit Ausnahme der Fische sind die heutigen Flieger aller Klassen ursprüngliche Baumkletterer; nur die Ahnen der Flugechsen mögen Felskletterer gewesen sein.

Der Wirbeltierkörper ist im Vergleich zum Luftwiderstand an sich zu schwer zum Fliegen. Um senkrechtes Herabfallen in ein Fliegen umzuwandeln, muß anatomisch eine Vergrößerung der Körperfläche durch Ab Spreizen von Gliedmaßen, durch seitliche Hautfalten oder sonstige Anhänge möglich sein. Wo diese anatomischen Bedingungen erfüllt sind, kann ein passiver Fallschirmflug ermöglicht werden, der bei aktiven Bewegungen der Verbreiterungsflächen zum aktiven Fallschirmflug überleitet. Oberflächenvergrößerung mittels Federschwingen an den Armen erlaubt den Vögeln einen Armfederflug. Demnach ergibt sich folgendes Schema der Flugarten:

- 1) Fliegen mit Fallschirm;
 - a) passiv, Gleitflug,
 - b) aktiv, Ruderflug.
- 2) Fliegen ohne Fallschirm, Armfederflug;
 - a) aktiv, Ruderflug, Segelflug,
 - b) passiv, Gleitflug.

2. Das Fliegen mit Fallschirm.

Passiver Fallschirmflug, Gleitflug, erfordert Absprung von einem höheren Punkt. Die meisten Gleitflieger geben sich durch Sprung horizontal in die Luft hinaus eine horizontale Fortbewegungsgeschwindigkeit, was senkrechtes Absinken verhindert, das Fallen durch Verlängerung des Weges verlangsamt. Fische nehmen einen Anlauf, erreichen durch schnelles Schwimmen eine hohe Anfangsgeschwindigkeit, ehe sie in die Luft hinausschnellen und als Flugfische einen Gleitflug ausführen. Zu ihnen gehören die marinen Schwalbenfische. Durch kräftige Seitenschläge des Rumpfschwanzendes und Aufwärtssteuerung schießen sie mit einem großen Vortrieb unter einem Winkel von rund 45 Grad in die Luft und entfalten die stark verlängerten Brustflossen als Fallschirm. Durch Senkung des Rumpfschwanzendes mit dem verlängerten unteren Teil der Schwanzflosse tauchen sie kopfsprungartig senkrecht ins Wasser ein, rudern wieder schräg aufwärts und steigen zum neuen Gleitflug empor. Bei ruhigem Wetter stehen die Ruderflächen symmetrisch, bei windigem Wetter zur Balance des Körpers unsymmetrisch; vor dem Eintauchen werden die Brustflossen an den Körper zurückgelegt.

Spielende Fische, selbst Thunfische mit ihrer großen Körpermasse, sieht man oft erstaunlich hoch in die Luft springen.

Aber nicht jedes In-die-Luft-springen bedeutet Flugversuch. Eine biologische Reihe, die zu echtem Fischflug führt, beginnt bei solchen

Fischen, die unter starken Schwanzbewegungen den Körper so weit über den Wasserspiegel dahinjagen, daß nur noch die Schwanzflosse ins Wasser reicht, und bei denen sich eine Verlängerung der Brustflossen zeigt, die abgespreizt einen so starken Druck auf die Luft ausüben, daß der Fisch schließlich, einem Flugzeug mit nötigem Anlauf gleich, sich in die Luft erhebt. Das belegen Beobachtungen an Beilfischen, Halbschnäblern und Beloniden, die sich auf fünf Gattungen verteilen und mit den echten Schwalbenfischen eine große, weitverbreitete Familie (Scombresociden) bilden. Die biologische Beobachtung zeigt, daß hier alle Stadien des werdenden und vollendeten Fischfluges vorliegen, und in voller Übereinstimmung damit bilden auch die Angehörigen dieser Fischfamilie eine ideale anatomische Reihe der Ausbildung des Flugvermögens, die beim Flugfisch *Exocoetus rondeletti* des Mittelmeeres vom Jungfisch bis zum erwachsenen Fisch in einer ontogenetischen Reihe fortgesetzt wird.

Die einsinnige Übereinstimmung dieser drei Tatsachenreihen und die im ganzen Bereich aller biologischen Einzelwissenschaften unhaltbar gewordene Ansicht von einer Konstanz systematischer Arten zwingt uns somit die Überzeugung auf: wir haben es hier mit einer teils angebahnten, teils erreichten Ausbildung von Flugfischen zu tun, die zu einem passiven Fallschirmflug befähigt sind. Theoretisch geht aktiver Fallschirmflug aus passivem Fallschirmflug hervor. A. Seitz, R. Mertens und O. Abel wollen auch bei Fischen bereits aktiven Flug beobachtet haben. Wenn Böker und Hubbs solche Wahrnehmung nicht glückte, braucht damit an sich die Richtigkeit der Beobachtungen anderer noch nicht widerlegt zu sein, es könnte sich ja um ein Sowohl-als-auch handeln. Da aber nach bisherigen anatomischen Untersuchungen die Masse der Flugmuskulatur bei einem echten Flugfisch nur $\frac{1}{33}$, bei einer Fledermaus $\frac{1}{15}$, bei einem Vogel $\frac{1}{6}$ des Gesamtgewichtes beträgt, steht dieser anatomische Befund einer geringen Entwicklung der Flugmuskulatur noch gegen eine Annahme aktiven Fallschirmfluges bei Fischen.

Passiven Fallschirmflug finden wir weiter unter Lurchtieren (Amphibien), und zwar bei einigen Laubfröschen Südamerikas und Japans. Da diese nie mehr zum Schwimmen ins Wasser zurückkehren, sollte man bei ihnen eine Verkümmern und Rückbildung der Schwimmhäute erwarten. Das Gegenteil ist der Fall, da die Schwimmhäute durch Funktionswechsel Fallschirmhäute geworden und nicht verkleinert, sondern zum Teil (bereits) stark vergrößert sind, so daß sich die größten „Schwimmhäute“ bei nicht mehr schwimmenden, baumbewohnenden Fröschen finden. Sie lassen sich zu einer anatomisch geschlossenen Reihe zunehmender Fluganpassung anordnen. Experimenteller Abwurf südamerikanischer Baumfrösche von hohen Türmen bewies die Fähigkeit zur Ausübung eines Gleitfluges.

Ausgezeichnete Gleitflieger unter den Kriechtieren (Reptilien) von heute sind die auf den Sundainseln verbreiteten baumlebenden Eidechsen (Agamen-)Arten der Gattung *Draco*. Mit stark verlängerten Rippen des Thorax, die mit Scharnieren ausgerüstet und mit Hilfe von Zwischenrippenmuskeln bewegbar sind, läßt sich die erweiterte Rumpfhaut abspreizen und als Fallschirm verwenden. Diese hochspezialisierten Drachen-

flieger stehen zu isoliert, um biologische und anatomische Reihen bilden zu können; es sei denn, man wollte den unvollkommenen Gleitflug baumbewohnender, mehreren Gattungen zugehörigen Schlangen des indo-australischen Archipels heranziehen, die in starr gestreckter Haltung von 15 bis 20 m hohen Palmen abspringen und herabschwebend mit nur geringem Geräusch landen. Sie erzielen den nötigen Luftwiderstand, indem sie durch starkes Einziehen des Bauches einem halbierten hohlen Bambusstab ähnlich werden und die Seitenkiele der Bauchschuppen durch Abspreizen der Rippen scharf vorspringen lassen.

Klare Einblicke in die Entwicklung passiven Fallschirmfluges finden wir dann wieder bei den Säugetieren, charakterisiert durch anatomisch fortschreitende Anpassungsmerkmale. Die bei Fortbewegung auf fester Unterlage unter dem Rumpf stehenden Arme und Beine werden beim Gleitflug abgespreizt; es verlängern sich die Haare an den Rumpfseiten und am Schwanzende. Dann erscheinen Hautfalten zwischen Rumpf und Extremitäten (Plagiotagium), die sich zwischen Hals und Arm und zwischen Bein und Bein ausdehnen (Pro- und Uropatagium) und bis auf die Handwurzeln und Finger (Chiropatagium) vorschieben können. Sehen wir uns eine konkrete Reihe dieser biologisch-anatomischen Anpassungserscheinungen an.

Unser europäisches Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) ist noch wenig spezialisiert. Öfters konnte ich das unterschiedliche Verhalten von Jung- und Alttieren beobachten. Schon jene spreizen Beine und Schwanz, aber sie schweben noch fast senkrecht herab, während Alttiere vorzüglich steuern und beachtliche Gleitflüge vollführen. Das brasilianische Eichhörnchen (*Sc. aestuans*) besitzt einen stark abgeplatteten Schwanz mit zweizeiliger Haarfahne. Der Satansaffe soll bereits Spuren von Hautfalten zeigen; jedenfalls ist die Schwanzbehaarung viermal so lang wie die des Bauches. Flugbeutler und Flughörnchen können, wie ihr Name andeutet, durch Flughäute die Rumpfbreite wesentlich steigern. Bei afrikanischen Flughörnchen geht von der Handwurzel ein Sporn zum Spreizen der Haut aus, er ist in verschiedenen Gattungen verschieden ausgebildet; auch tragen sie kräftige, rauhe Schuppen in zwei Reihen an der Unterseite des Schwanzes als Kletteranpassung. Beim Pelzflatterer *Galeopithecus* dehnt sich die Hautfalte als Flughaut vom Hals bis zu den Fußgelenken und bis zur Schwanzspitze aus, wodurch bereits Höhen- und Seitensteuerung ermöglicht wird. Das für Säuger unnatürliche Abspreizen der Extremitäten hat eine Verlagerung der Schulter- und Hüftgelenke, schließlich deren dorsale Lage zur Folge.

Aktiver Fallschirmflug geht aus dem passiven hervor. Bei allen aktiven Fallschirmfliegern sind die Flughäute sehr ausgedehnt. Da die Arme fortschreitend zum Flugmotor werden, Beine und Schwanz mit ihren Flughäuten die Balancier- und Steuerrolle übernehmen, die Hauptarbeitslast also von den Armen getragen wird, kommt es zu vielerlei sekundären Umkonstruktionen. Zunächst ist vor allem zu einer Vergrößerung der Armruderfläche durch Entwicklung einer Fingerflughaut. Flattermakis mit noch weniger ausgedehnten Flughäuten können die vierfüßige Fortbewe-

gung auf der Oberseite der Äste noch beibehalten, aber spätestens mit Ausbildung der Fingerflughaut mußten schon die Ahnen der Fledermäuse zu Hängekletterern werden, klammerten sich mit den Krallen der Hinterbeine — bei einigen Flattertieren finden wir auch vergrößerte oder mit Saugscheiben versehene Fußsohlen — an geschützten Stellen kopfabwärts an. Diese Befreiung der Arme erhöhte die Fluchtbereitschaft; aber Entwicklung einer echten Zweibeinigkeit, wie bei den Vögeln, ist das nicht, da ja die Beine durch die Flughaut mit den Armen gekoppelt blieben. Nur die Vampire haben vermutlich durch sekundäre Umkonstruktionen wieder ein vierfüßiges Schreiten erreicht.

Betrachten wir das Armskelett einer Fledermaus. Es bewegt sich beim Flug nur im Schultergelenk. Ellbogen-, Hand- und Fingergelenke sind lediglich Scharniere zur Vergrößerung und Verkleinerung der Flugfläche. Drehung der Hand ist offenbar nicht mehr nötig; so konnte die Elle eine starke Verkürzung erfahren. Von den Fingern ist der dritte der längste und bildet mit dem zweiten die vordere Stützkante des Hand-Flugschirmes, dessen hintere Kante der nach hinten gerichtete fünfte Finger ist. Während die Länge der Finger die Größe des Hand-Flugschirmes bedingt, ist die Größe des mittleren Flügelabschnittes abhängig von der Länge des Ober- und Unterarmes und von dem Winkel, den die Ellenbeuge während des Fluges einnimmt. Die dünne Flugmembran ist sehr elastisch, reich an Blutgefäßen und besonders an empfindlichen Tasthaaren. Der Einfaltmechanismus der Haut ist für jede Fledermaus verschieden und bedarf noch eingehender Untersuchung.

Jeder Flügel ist also ein großer Hebelarm. Er wird vom Rumpf aus mittels einer entsprechend kräftigen Flugmuskulatur bewegt, die ihrerseits ein starkes, knöchernes Widerlager erfordert. Die Flattersäuger zeigen auch in dieser Hinsicht eine prachtvolle anatomische Reihe. Im Brustkorb finden wir Versteifungen, Verkürzungen, Umkonstruktionen, die auf die Wirbelsäule und das ganze Skelett übergreifen. Alles zielt darauf ab, das Schwergewicht möglichst zu konzentrieren. Dem dient die stark S-förmige Gestalt der Halswirbelsäule, die erlaubt, den Kopf beim Flug weit zurückzulegen, die gedrungene Gestalt des Rumpfes, an dem Beine und schwache Beinmuskulatur nur wie Anhängsel wirken.

Wie beim Seehund die Beine das Steuer bilden und den Schwanz ersetzen, so vielfach bei Flattersäugern. Hier hängt die Entbehrlichkeit eines Schwanzsteuers u. a. von der Größe und Schwere des Kopfes, überhaupt von der Konzentration des Schwergewichts nach vorn ab. In dem Maße, in dem das gelingt, kann die Steuerung ganz vom Schwanz auf die Beine übertragen werden. Die extreme Abspreizung der Beine hat eine Drehung des Beckens, eine Abknickung der Schwanzwirbelsäule zur Folge; die Hüftgelenke stehen ebenso dorsalgerichtet wie das Kniegelenk.

Die Chiropteren nennen wir deutsch Flattersäuger, aber flugtechnisch kann man nicht von einem Flatter-, sondern nur von einem Hubflug reden, der es bei wenigen durchkonstruierten Arten zur Vollkommenheit eines Schwirrfluges brachte. Ob etwa Fliegende Hunde einen Segelflug aus-

führen können, bedarf noch der Beobachtung; Gleitflug wird oft zwischen Ruderflugphasen eingeschaltet.

Nahrung, Windwirkung und die Notwendigkeit, große Wanderungen auszuführen, bestimmen alle Modifikationen des Hubfluges der Flattertiere. Übrigens bedeutet Fledermaus Flattermaus. Rasch, gewandt und von großer Bremsfähigkeit ist der Flug der auf Insekten und Fische jagenden Flatterer. Viel weniger gewandt, aber ausdauernder ist der Flug der Fruchtfresser, die ihre Nahrung oft auf weite Strecken suchen müssen. Am schlechtesten ist der Flug der Vampire, der blutsaugenden Fledermäuse. Solange nicht feststeht, was Primär-, was Sekundärnahrung ist, kann auch die Frage nach der Primärflugart und die Frage, wie weit sekundäre Umkonstruktionen vorliegen, nicht entschieden werden.

Anatomisch äußern sich die Flugspezialisierungen in der Flügelform. Ist der fünfte Finger wesentlich kürzer als der dritte, so ist der Flügel schmal und lang, die Flugart spezialisiert, die Nahrung besteht in flüchtiger Beute, z. B. in Insekten. Ist der Flügel kurz und breit, der fünfte Finger wenig kürzer oder gar länger als der dritte, dann ist der Flug langsam, wie bei den Fruchtfressern. Selbstverständlich gehen anatomisch Dicke der Flugmuskulatur und Höhe des Brustbeinkammes parallel.

Beobachtung der Flugtechnik bei Flattersäugern und anatomische Untersuchung der körperlichen Konstruktionen ergibt eindeutig, daß aktiver Fallschirmflug einen passiven Fallschirmflug als Vorläufer voraussetzt. Dann muß sich aber dementsprechend in der Ontogenese diese phylogenetische Entwicklung wiederholen. Daß das hinsichtlich der Flughäute in der Tat der Fall ist, beweisen Foeten-Serien unserer großohrigen Fledermaus und Entwicklungsphasen junger Abendsegler vom Tag der Geburt bis zum völligen Erwachsensein mit Vollendung des ersten Lebensjahres. Es kann gar kein Zweifel bestehen, daß Böker recht behalten wird, wenn er schreibt: „Hand in Hand mit dieser ontogenetischen Reihe der Flughautausbildung muß auch die der übrigen für aktives Fallschirmfliegen charakteristischen Konstruktionen erfolgen“ (102).

Was anatomisch für die Flattersäuger von heute gilt, ist im großen ganzen auch für die fossilen Flugdrachen zutreffend, von denen uns eine ganze Reihe verschiedener Typen bekannt ist. Im Gegensatz zum Flugdrachen (*Draco volans*, siehe oben) von heute besaßen die ausgestorbenen Flugechsen eine Flughaut, die, ähnlich wie bei den Fledermäusen, die Extremitäten mit einschloß. Mit Hilfe des ungemein verlängerten, zollstockartig ausgezogenen fünften Fingers haben sie schmale, lange Flügel ausgebildet, was sie ohne weiteres als aktive Flieger kennzeichnet. Kleine Flugsaurier (*Pterodactylus*, *Anurognathus* u. a.) bildeten eine Parallele zu unsern Fledermäusen. Die großen Flugsaurier aber, *Rhamphorhynchus*, und vor allem *Pteranodon ingens* mit einer Flügelspannweite bis zu 6,8 m, waren über Ruderflug hinaus Segelflieger geworden, vergleichbar unsern jetzigen großen dynamischen Segelfliegern, wie Fregattvogel und Albatros.

3. Das Fliegen mit Armfederflug.

Vögel wie Flattersäuger rudern aktiv mit den Armen; daher sind anatomische Konstruktionsähnlichkeiten zu erwarten und auch vorhanden. Hier wie dort eine Versteifung des Brustkorbes, eine Verlagerung aller schweren Organe gegen den Schwerpunkt, eine S-förmige Krümmung der Halswirbelsäule zum Zurücklegen des Kopfes beim Flug (vgl. aber Stockenten!). Die schwerwiegende Bezahnung primitiver Vögel der Jura- und Kreidezeit ist durch Ausbildung leichter Hornscheiden ersetzt. Der Brustkorb bildet ein weitgehend starres, verschmolzenes Gehäuse, das die Brustwirbel mit ihren Querverstrebungen (Notarium) und das riesig vergrößerte Brustbein (Sternum) umfaßt, und das in die gestauchte, weitgehend verschmolzene Schwanzwirbelsäule (Pygostol) endet.

Den Flattersägern weit überlegen sind die Vögel durch die Lösung des Atmungsproblems beim Flug. Als Reptilabkömmlingen fehlt den Vögeln Zwergfell und Zwergfellatmung; der versteifte Brustkorb konnte nicht durch Heben und Senken seine alte Atmungsfunktion bewahren, aber es bildeten sich große Luftsäcke aus, die teils das Knochenmark verdrängten und damit das Gewicht minderten, teils zwischen die Muskulatur eingebettet sind und von den rhythmischen Bewegungen der Muskeln geöffnet und ausgepreßt werden. Die einströmende Luft tritt zum Teil direkt in die Lunge, zum größeren Teil in die Luftsäcke, und diese sauerstoffreiche Luft fließt erst beim Ausströmen, beim Zusammenpressen der Säcke, in die Lunge, so daß ganz einzigartig in der gesamten Tierwelt die Vogel-lunge bei der Ein- und Ausatmung mit Sauerstoff versorgt wird, den Vögeln also der Atem nicht ausgeht und sie auch bei größter Flugleistung zu schreien und zu singen vermögen.

Der Flugarm der Vögel besteht aus Handschwinge und Unterarm-schwinge. Bei ihnen blieben Elle und Speiche bestehen. Da die Finger nicht im Dienste einer Flughautspannung stehen, sind nur noch drei Finger vorhanden: der freigebliebene Daumen mit einer wichtigen kleinen Dau-menschwinge, dann weitgehend verschmolzen der zweite und dritte Finger, die am Vorderrand des Flügels liegen; der vierte und fünfte Finger, bei den Ur-Vögeln noch vorhanden, sind als funktionslos gewordene Gebilde verloren gegangen. Die Vogelhand kann sich nur in der Ebene des Unterarms nähern und entfernen; Beugung und Streckung ist durch Veränderung der Handwurzelknochen gesperrt. Schwungfedern bilden die eigentliche Tragfläche; die Zahl der Armschwingen ist je nach der Länge des Unterarms verschieden, die Handschwingen schwanken zwischen 10 und 12, das Schwanzsteuer besteht aus 5—6 Federpaaren. Durch komplizierte Mechanismen sind die Flugfedern so unter sich und mit dem Skelett verbunden, daß sie beim Abwärtsschlagen an den zugeordneten Knochen ein festes Widerlager finden und sich untereinander zu einer luftundurchlässigen Fläche verfilzen, beim Aufwärtsschlagen dagegen sich um ihre Längsachse drehen und die Luft durchstreichen lassen.

Zu den eigentlichen Schwungfedern gesellen sich abdeckende Konturfedern und Pelzdunen; diese sind, wie ihr mikroskopischer Bau erkennen

läßt, aus umgewandelten Konturfedern entstanden. Sie sollen mit diesen alle Unebenheiten des Körpers so abdecken, daß die flugtechnisch bedeutungsvolle Tropfenform erreicht wird. Auch stehen sie im Dienste des Wärmehaushaltes. Die Unterarmschwinge hebt den Körper beim Niederschlagen, die Handschwinge, etwas nach hinten gedreht, hebt und treibt voran, die Daumenschwinge (*alula*) verhindert durch Abspreizen das Abfließen der Luft nach vorn und erhöht den Vortrieb.

Während die Flattersäger zum Spannen der Flughaut die Beine mitbenützen, sind bei den Vögeln die Beine beim Flug an den Rumpf gezogen, oft klein und schwach. Unser Mauersegler (*Apus apus*) ist zwar nicht *a-pus* (fußlos), aber die Beine sind arg verkümmert. Bei langbeinigen Stelzvögeln u. a. ragen die Beine, an den Rumpf gezogen, mehr oder weniger über den Schwanz hinaus und bekommen eine sekundäre Steuerfunktion.

Den grundsätzlichen Gegensatz im Verhalten der Arme und Beine bei Vögeln und Fledermäusen kann man so formulieren:

Beim Flughautflug ist das Fliegen primär, die Befreiung der Arme von der Fortbewegung sekundär. Beim Federflug ist das Freiwerden der Arme durch Übergang der Ahnen zur Zweibeinigkeit primär, das Fliegen sekundär.

Beim Flughautflug werden die Beine benützt und gespreizt, beim Federflug an den Rumpf gelegt.

Beim aktiven Fallschirmflug ist der Unterarm kurz, die Hand lang; dieser Flug ist fast nur Handflug. Beim Armfederflug ist der Unterarm lang, die Hand kurz; dieser Flug ist primär Armflug, sekundär Handflug.

Daraus ergibt sich: Der Vogelflug ist nicht aus einem Arm und Bein beanspruchenden Fallschirmflug entstanden, sondern selbständig aus einem Armflatterflug baumbewohnender, zweibeinig springender Ahnen.

4. Die Entstehung der Vögel.

„Es bedarf keiner Diskussion, daß die Vögel extrem spezialisierte Reptilien ... sind“ (106). In der Tat, darüber gibt es unter allen zuständigen Fachgelehrten keine Meinungsverschiedenheit mehr. Die beiden kostbaren, uns vorliegenden jurassischen Ur-Vögel sind durch und durch echte Reptilien, durch Federn als Ur-Vogel gekennzeichnet. Mehr als einen Gleit- und unbeholfenen Flatterflug konnte ihre Organisation noch nicht leisten. Natürlich soll damit keineswegs behauptet werden, nun gerade diese beiden durch einen glücklichen Zufall uns erhaltenen Tiere seien die Ur-ahnen aller Vögel, seien eben die ersten Vögel. Mehr als primitive Ur-Vögel sind sie nicht. Über die Entstehung der Ur-Vögel kann es naturgemäß nur theoretische Ableitungsversuche geben.

Zwei Grundanschauungen stehen sich gegenüber. Die ältere, schon von Nopcsa und (leider) noch im neuen Handbuch der Paläornithologie von Lambrecht vertretene Ansicht denkt sich das hypothetische Vogelreptil als bodenlebenden, zweibeinig rennenden Dinosaurier, wie wir solche ja tatsächlich in ziemlicher Anzahl kennen. Mit O. Abel u. a. weist Böker darauf hin, daß Übergang von Vierfüßigkeit zu Zweifüßigkeit auf

dem flachen Lande mit Verkümmern der Arme parallel geht. Man denke an Känguruhs und Springmäuse und an viele Saurierformen. Auch unsere Rennvögel zeigen ein Verkümmern der Arme, von Rheas abgesehen, bei denen die Arme in den Dienst der Fortpflanzung traten. Weiter widersetzt sich der Bau des Vogelfußes der alten Auffassung. Bodenrenner zeigen parallel zur gesteigerten Geschwindigkeit des Laufens eine Verlängerung des Fußes, eine Verschmälerung der Reibungsfläche durch fortschreitende Verkümmern der Randstrahlen (Zehen). Zweifüßig gewordene Saurier verloren die fünfte, dann die erste Zehe, was auch unsere Rennvögel in verschiedenen Stadien zeigen. Bei ihnen ist Verlust der ersten Zehe, die bei vielen Vögeln opponierbar ist, ein grundsätzlich anderes Geschehen, als Verlust der ersten, nach vorn gerichteten Zehen der Schreckenssaurier. Wir müssen also eine Ableitung der Ur-Vögel suchen, bei der eine Verkümmern der Arme und der ersten Zehe aus biologischen Gründen ausgeschlossen ist. Das ist nach der neueren Ansicht nur bei baumbewohnenden hypothetischen Vogel-Reptilien, nach Böker Vogel-Eidechsen, denkbar.

Böker bringt zum Belege Kinoaufnahmen einer greifspringenden Baumeidechse aus der Gattung *Polychrus*. Sie ergreift beim Sprung erst mit vorgestreckten Armen, dann mit den Füßen den nächsten Ast, und zwar mit der zweiten, dritten und vierten Zehe. Die fünfte Zehe steht infolge der nötigen Fußdrehung untätig abgespreizt, frei in der Luft, ist ganz überflüssig; die erste Zehe dagegen, die den Ast nicht miterfaßt, bleibt astnahe, erhält einen Anreiz zur Opponierbarkeit, um den Ast umfassen und so den Sprung sichern zu können. *Polychrus* ist also in einer Lage, nochmals selbständig einen typischen Vogelfuß aus seinem Eidechsenfuß zu bilden durch Verkümmernlassen der fünften Zehe, durch Opponierbarkeit der ersten Zehe. *Archaeornis* zeigt bereits einen solchen typischen Vogelfuß und kann kein Bodenvogel, nur ein Baumvogel gewesen sein. Je rascher beim hypothetischen Vogelreptil ein Vogelfuß ausgebildet war, desto kühner konnte es den Vorderkörper aufrichten, da ein Nachvornefallen beim Hüpfen von Ast zu Ast nicht mehr zu fürchten war und auch durch den bei *Archaeopteryx* noch erhaltenen langen Eidechsen Schwanz verhütet wurde. Die vorgestreckten Arme, die den begehrten nächsten Ast zuerst ergriffen, hatten eine Funktion, die einer Verkürzung entgegenstand. Der zweite und dritte Finger wurde am meisten, der Daumen nebenbei benötigt, um den Ast zu erfassen; der weniger benötigte fünfte Finger konnte verkümmern, doch zeigten die jurassischen Vögel noch alle fünf bekrallten Finger. Aber — auch Federkleid.

Die Vogelfedern stehen allerdings im Dienste der Wärmespeicherung. Aber das kann eine sekundäre, durch Klimaänderung notwendig gewordene Funktion sein. Kam es beim greifspringenden hypothetischen Vogelreptil im Bereich der Arme und des Schwanzes zu einer Vergrößerung und Verbreiterung der Schuppen, so war aus dem Greifspringer ein Flatter-springer geworden. Um den breiten, flachen Schuppengebilden mehr Halt zu geben, konnte es auf der Ober- und Unterseite zu einer Kielbildung

kommen. „Auch die dünnen Seitenflächen der ständig sich verlängernden Schuppen mußten bald eine statische Festigung gegen ein Durchbiegen der Ränder erfahren, es legten sich Querleisten an, die vom Mittelkiel gegen den Rand zogen: die ersten Anlagen der Seitenstrahlen der späteren Feder“ (H. Steiner, nach Böker S. 111). Stets hat vergleichende Anatomie Reptilschuppe und Vogelfeder als gleiche, herkunftsgemäße Gebilde aufgefaßt. Die große Mannigfaltigkeit der Federbildung bei jetzigen Vögeln kann auf sekundärer Umkonstruktion beruhen, mag uns auch auf den ersten Blick Dunen-, Pinsel- und Fadenfeder primitiver erscheinen als die Konturfeder. Ich muß gestehen, ich habe mir bisher die Umwandlung der Reptilschuppe in zunächst dunenartige Federn als Reaktion auf klimatische Unbilden vorgestellt und die Entstehung der Schwungfedern an Arm und Schwanz als funktionelle Umkonstruktion zu Gunsten eines Baumflatterfluges. Aber Befunde des Fachmannes der Anatomie haben ein größeres Gewicht als Denkmöglichkeiten.

Nimmt man die Ableitung der Vögel von greifspringenden, flatterspringenden, schließlich fliegenden Baumeidechsen an, dann verstehen wir die Umkonstruktion des Habitus, der Körperverhältnisse, der Hand, des Beckens, des Fußes usw. Und G. Heilmann und H. Steiner haben gezeigt, wie Böker bestätigt, daß den idealen anatomischen Reihen klare ontogenetische Reihen entsprechen. Dann waren also die Ur-Vögel Flatterspringer, die ihren Körper schräg aufwärts richteten; kamen sie zu Fall, suchten sie flatternd das Gleichgewicht zu bewahren und den Fall zu bremsen, wie auch heute noch. Einen Gleitflug auszuführen, die Körperachse im Fallen schräg nach unten zu stellen, das erfordert vom Vogel hohe Flugtechnik, die heute noch vielen Vögeln abgeht, den Urvögeln allgemein. Auf die weiteren Spezialisierungen der Vogelwelt soll hier nicht näher eingegangen, sondern auf Böker selbst verwiesen werden.

In wissenschaftlichen Fragen muß die Freiheit der Forschung gewahrt bleiben. Man mag von Bökers Methode der vergleichenden biologischen Anatomie denken, wie man will; mir scheint sie jedenfalls als Erklärung der Anpassungserscheinungen besser begründet und eher annehmbar als die Lehre von der Zufalls-Mutation und nachträglicher Selektion, die dem gesunden Menschenverstand, der noch das Prinzip vom ausreichenden Grunde gelten läßt, widersteht. Die hier dargelegten Ansichten setzen außer langen Zeiträumen und langen Generationsketten eine hochgradige Anpassungsfähigkeit als Grundeigenschaft aller Organismen voraus. Ich möchte meinen, mit beiden Grundvoraussetzungen hat es seine Richtigkeit. Lange Zeit und entsprechend lange Generationsketten standen tatsächlich zur Verfügung. Eine weitumfassende Entwicklung ist eine bewiesene Tatsache. Das Geheimnis der Anpassungsfähigkeit selbst bleibt allerdings noch Geheimnis. Es offenbart sich in der Bio-Historie wie in der Bio-Geographie; es ist in der Ontogenese, bei Regulations- und Regenerationserscheinungen, bei funktioneller Verstärkung und Umänderung von Organen, nicht weniger greifbar, nicht kleiner und nicht größer

als summenhaft in der Phylogenese. Aber diese geheimnisvolle Tätigkeit des lebendigen Organismus wird von Vogelstrauß-Politikern ignoriert und weggeleugnet. Warum? Weil sich dahinterstehend eine unfafßbar große Intelligenz als Urheber offenbart?

Grundstile der Kunst

Von Engelbert Kirschbaum S. J.

Die Kunstgeschichte kann sich nicht damit begnügen, nur Tatsachen festzustellen und aneinanderzureihen. Sie muß darüber hinaus die lebendigen Zusammenhänge aufdecken, der innern Gesetzmäßigkeit der Erscheinungen nachgehen und so zur Struktur geschichtlichen Geschehens überhaupt vorzustößen suchen, um sich von diesem Quellgrund her auch selber zu begreifen. In ganz ähnlicher Weise wird sich die Kunstgeschichte, über die Analyse einzelner künstlerischer Formen hinauswachsend, der Kunstphilosophie und selbst der reinen Ästhetik nähern. Das tastende Suchen nach diesen großen Zusammenhängen hat manch geistvolle Deutung und Konstruktion ins Leben gerufen, die sich mit der Zeit mehr als wertvolle geistige Anregung denn als endgültige Erkenntnis erwies. Mag sein, daß man zuweilen zu einseitig vom kunsthistorischen Material aus eine Deutung versuchte, während doch von beiden Seiten der Wirklichkeit, von der allgemeingültigen Gesetzmäßigkeit und von der Einzelerscheinung oder letztlich vom Metaphysischen und vom Empirischen her, eine Grundlegung erarbeitet werden müßte.

Heinrich Lützelers versucht in seinem Buche „Grundstile der Kunst“¹ in dieser Weise, als Kunsthistoriker und Philosoph zugleich, die am geschichtlichen Einzelmateriale gefundenen „Grundbegriffe“ (Wölfflin) aus der seinsmäßigen Struktur der Kunstarten zu begründen und ihren Sinn und ihre Eigenart nach allen Richtungen hin zu durchdringen. Nach einigen einleitenden Erörterungen über Stil und Stillehre folgt der erste Abschnitt über die Philosophie der Kunstarten, in dem Architektur, Plastik und Malerei auf ihre Eigenart hin untersucht werden. Der zweite Abschnitt kann nun zur Beschreibung der Kunststile übergehen, die den Kunstarten entsprechend tektonisch, plastisch und malerisch heißen. Damit sind die Grundmöglichkeiten stilistischer Formung für die bildende Kunst ausgesprochen. Der Fragenkomplex vertieft und erweitert sich in dem Abschnitt: Kategoriale Betrachtung. Gestaltungsideen, Geschichtliche Typen, Relativität der Geschichtsideen, Fundierungsordnung der Stile: so ist hier die Folge der Gedanken. Einen neuen großen Kreis von Problemen umreißt der Abschnitt: Sinnlogik der Stile. Hier werden die aufgestellten Grundstile in das Licht aufschlußreichster Fragestellungen gerückt, z. B. Sinnlichkeit und Geistigkeit, Kunst und Natur, Soziologie der Stile, Metaphysik der Stile, Stil und Religion usw. So wird denn wirklich das Thema in all seinen Beziehungen und Verzweigungen durch-

¹ Grundstile der Kunst. Von Dr. Heinrich Lützelers. gr. 8^o (VIII u. 424 S.) Berlin-Bonn 1934, Ferd. Dümmlers Verlag. Geb. M 8.80.