

Der Entwicklungsgedanke
in der
Paläontologie.

Von

Prof. Dr. C. Diener.

Vortrag, gehalten den 25. November 1908.

Die Entwicklungslehre im Sinne der modernen Biologie besagt, daß die heute oder in der Vorzeit lebenden Geschöpfe die veränderten Nachkommen von Vorfahren aus noch älteren Perioden der Erdgeschichte sind, daß jeder zeitlich jüngere Organismus aus einem vorangehenden entstanden ist und daß ihr gemeinsamer Ursprung auf eine geringe Anzahl primitiver Grundformen zurückgeht.

In dieser allgemeinsten Fassung ist die Deszendenzlehre nur eine Konsequenz unserer Erfahrung, daß jede Entwicklung mit einem Akt der Zeugung beginnt, daß belebte organische Substanz stets aus einer anderen belebten Substanz hervorgeht. Sie ist zunächst ein Ausdruck für die Annahme einer niemals unterbrochenen Kontinuität des organischen Lebens durch alle Epochen der Erdgeschichte, deren wir für eine rationelle Erklärung der Mannigfaltigkeit und Verbreitung der heutigen Organismenwelt bedürfen. Sie ist jedoch keineswegs mit einer bestimmten Theorie zur Erklärung einer Entstehung der einzelnen Faunen und Floren verknüpft. Diese Theorien, die die in der Natur zur Erzeugung neuer Arten wirksamen Prinzipien aufzeigen, sind nur Teile des großen Gebietes der Entwicklungslehre und nicht mit

dieser identisch. Der Fachmann freilich weiß es, aber unter den gebildeten Laien ist es nichts weniger als allgemein bekannt, daß z. B. Entwicklungslehre und Selektionstheorie (Darwinismus) Begriffe sind, die einander nicht decken. Es ist jedoch notwendig, sich ihre Scheidung klar vor Augen zu halten, wenn man die Bedeutung des Entwicklungsgedankens in der Paläontologie richtig erfassen will.

Der älteren Annahme einer Neuschöpfung jeder einzelnen Art steht die transformistische oder Evolutionslehre als jene der Verknüpfung der verschiedenen Arten durch direkte Deszendenz bei fortschreitender Umwandlung gegenüber. Diese neue Lehre ist nicht aus historischen Erfahrungen erwachsen. Ihre Vorkämpfer, Lamarck, Geoffroy-St. Hilaire und Darwin haben sie auf biologische Grundlagen gestützt, denn das paläontologische Material war zu jener Zeit noch viel zu dürftig, um eine solche abzugeben.

Aber Darwin selbst, den die Ähnlichkeit der tertiären mit der rezenten Fauna Südamerikas zu seinen Untersuchungen über die Entstehung der Arten angeregt hatte, fühlte sehr wohl die Notwendigkeit einer Bestätigung der Voraussetzungen der Deszendenzlehre durch die Geschichte der Erde und ihres Lebens. Seine oben genannten Vorläufer hatten gerade in dem Begründer der modernen Paläontologie, Cuvier, ihren entschiedensten Gegner gefunden. In dem damaligen Streite der Meinungen ließ das Gewicht der Beobachtungstatsachen die Wagschale zugunsten Cuviers sinken. Gegen ihn ver-

mochten die ersten Verfechter der Abstammungslehre mit ihren schwerfälligen, dogmatischen Schriften, deren guter Kern unter einem Wust von Irrtümern versteckt blieb, keinen Erfolg zu erzielen. Vielmehr gelangte unter dem Einfluß von A. d'Orbigny die Lehre von den aufeinanderfolgenden Neuschöpfungen und katastrophalen Vernichtungen der Faunen einer jeden einzelnen geologischen Epoche zu allgemeiner Anerkennung.

Wäre diese Katastrophentheorie nicht durch die sorgfältigen Untersuchungen Bronns über die wechselseitige Verkettung der Faunen der verschiedenen Epochen der Erdgeschichte überwunden worden, als (1860) Darwins „Entstehung der Arten“ erschien, so wäre der Sieg der Evolutionslehre wohl kaum so rasch und in so entscheidender Weise erfolgt. Hat doch Darwin gerade von Seite hervorragender zeitgenössischer Geologen und Paläontologen, wie Murchison, Agassiz und Barrande, denen die damals bekannten Tatsachen mit einer Kontinuität des organischen Lebens im Widerspruch zu stehen schienen, besonders ernsten Widerstand erfahren.

Zoologie, Embryologie und vergleichende Anatomie haben die Frage nach dem Entwicklungsgang des Tier- und Pflanzenreiches durch Untersuchungen an den rezenten Vertretern beider Reiche zu lösen versucht, ehe die realen Träger jener Entwicklung, deren Reste uns in den Fossilien vorliegen, genauer bekannt waren. Sie haben aus dem ihnen zu Gebote stehenden rezenten Material die Beweise für die Stammesverwandtschaft der

größeren systematischen Gruppen und für die monophyletische Abstammung jeder einzelnen derselben aus einer gemeinsamen Wurzel zu liefern versucht. Sie haben die Stammbäume rekonstruiert und in die Lücken Verbindungsglieder eingeschoben, ohne auf die historische Urkunde für den Werdegang des Lebens Rücksicht zu nehmen. Ihren schärfsten Ausdruck hat diese, sich von den Grundsätzen einer induktiven Forschung immer weiter entfernende Richtung in den Schriften Haeckels gefunden, in dessen Stammbäumen wir auf Schritt und Tritt Phantasiegeschöpfen begegnen, für deren Existenz das fossile Material aus den erloschenen Faunen keine Anhaltspunkte bietet.

Verhältnismäßig spät ist neben den älteren biologischen Wissenschaften die Paläontologie auf den Plan getreten, um den ihr gebührenden Platz bei dem Ausbau der Evolutionslehre einzunehmen. In seinem Werke „Die Stämme des Tierreiches“ (Wien 1889) hat Melchior Neumayr den Gedanken, die Paläontologie durch ein Aufzeigen des wirklichen, aus dem fossilen Material erweisbaren Entwicklungsganges als Stütze der Deszendenzlehre zu verwerten, zum ersten Male in einheitlicher Weise für einen Teil der wirbellosen Tiere durchgeführt. Für die Wirbeltiere sind in der gleichen Richtung insbesondere die Arbeiten von Kowalewsky, Cope und Gaudry von Bedeutung gewesen. Kürzlich hat Ch. Depéret in seinen „Transformations du Monde animal“ (Paris 1907) eine zusammenfassende Darstellung der Resultate gegeben, die von der Paläontologie

in der Erforschung der Stammesgeschichte der Tierwelt erzielt worden sind.

Daß der Paläontologie, die uns ein zeitlich geordnetes Material für die Rekonstruktion einer Stammesgeschichte der Organismen liefert, ein gewichtiges Wort bei der Entscheidung über den relativen Wert der an das Deszendenzproblem anknüpfenden Theorien gebührt, steht wohl außer Zweifel. Darwin selbst hat offen zugegeben, seine Selektionslehre könne nicht bestehen, wofern sie mit der wirklichen, aus den fossilen Dokumenten zu entziffernden Geschichte des Lebens sich nicht in Übereinstimmung befinden sollte. Das paläontologische Beweismaterial jedoch zugunsten der Abstammungslehre erfährt auch heute noch von Seite verschiedener Naturforscher eine sehr ungleiche Bewertung. Während 1881 Huxley seine Ansprache an die British Association in York mit dem Satze einleitete, die Deszendenzlehre müßte von den Paläontologen aufgestellt werden, wenn sie nicht bereits existierte, hat Steinmann vor wenigen Monaten die Abstammungslehre als eine Theorie bezeichnet, die vom Standpunkte des Paläontologen aus erst noch bewiesen werden muß.

Der Aufschwung der Paläontologie innerhalb des halben Jahrhunderts, das seit Darwins „Entstehung der Arten“ verflossen ist, ermöglicht uns heute ein besser begründetes Urteil über den relativen Erkenntniswert der Fossilien für den Deszendenztheoretiker. Ich werde es versuchen, Ihnen den gegenwärtigen Stand der Paläontologie dem Deszendenzproblem gegenüber zu schildern,

Ihnen zu zeigen, wie Licht- und Schattenseiten in dieser Richtung verteilt sind.

Der gewaltige Vorsprung der biologischen Wissenschaften trat zunächst der Selbständigkeit der paläontologischen Forschungsmethode hemmend entgegen. Der Sieg der Selektionslehre hatte der Paläontologie ihre Hauptaufgabe vorgezeichnet: Die Aufsuchung vermittelnder Zwischenglieder zwischen den voneinander heute getrennten Formentypen des Tierreiches und von genealogischen Formenreihen als Beweisen für eine allmähliche, schrittweise zu verfolgende Umbildung der Arten.

Nach beiden Richtungen hat die Paläontologie den an sie gestellten Anforderungen nur sehr ungenügend entsprochen.

Diese Unzulänglichkeit entspringt zum Teile der Natur des fossilen Materials, das fast ausschließlich aus den allein erhaltungsfähigen Hartteilen der Organismen besteht. Probleme wie jenes der Abstammung der Wirbeltiere sind infolgedessen aus dem Forschungsbereich des Paläontologen von vorneherein ausgeschlossen. Der Kreis der Würmer, der für den Zoologen von so außerordentlicher deszendenztheoretischer Wichtigkeit ist, gibt in einem Handbuch der Paläontologie kaum zu irgendwelchen Bemerkungen Anlaß. Biologische Vorgänge wie Generationswechsel, Parthenogenesis oder Mimicry hätten wir aus dem Studium der Fossilien niemals erschließen können.

Aber auch wohlerhaltene Hartteile sind von einem geringen systematischen Werte, woferne sie nicht — wie

das Innenskelett der Wirbeltiere oder das Hautskelett der Echinodermen — mit dem inneren Bau des Tieres oder mit lebenswichtigen Organen desselben in engen Beziehungen stehen. Große Klassen wie jene der Gastropoden scheiden daher aus den stammesgeschichtlichen Betrachtungen für den Paläontologen beinahe vollständig aus. Gewiß kann man auch bei den fossilen Schnecken eine Systematik durchführen, die nur auf die Gestalt der Schale Rücksicht nimmt; allein zu glauben, daß eine solche Systematik den natürlichen Gang der Entwicklung zum Ausdruck bringt, wäre ebenso naiv als der Glaube an die Möglichkeit einer wahrhaft natürlichen, weil im historischen Entwicklungsgange begründeten Einteilung der Menschen nach ihren Kopfbedeckungen.

Es erscheint ferner für die Paläontologie fast aussichtslos, Material für die Frage nach dem Ursprung und der Verknüpfung der einzelnen Kreise der wirbellosen Tiere herbeizuschaffen, da die letzteren schon in der ältesten uns erhaltenen Fauna des Unterkambriums eine Anzahl typischer, zum Teile hochorganisierter Vertreter besitzen. Für die Lösung dieser Fragen werden die Ergebnisse zoologischer Untersuchungen nach wie vor allein maßgebend bleiben.

Haben wir so gelernt, uns mit dem Verzicht auf die Entdeckung von Verbindungsgliedern zwischen den größten systematischen Abteilungen des Tierreiches, den Kreisen, und selbst den meisten Klassen abzufinden, so tritt uns umso befremdlicher die Tatsache entgegen, daß auch zwischen denjenigen Klassen des Tierreiches,

die erst in nachkambrischer Zeit auf den Schauplatz getreten sind, Verbindungsglieder bis heute nahezu vollständig fehlen, ja, daß selbst die Zahl solcher Verbindungsglieder zwischen niedrigeren systematischen Kategorien, den Unterklassen und Ordnungen, eine sehr beschränkte ist.

Die Fische erscheinen in dürftigen Resten zuerst im Untersilur, die Amphibien im Oberdevon, die Reptilien im Oberkarbon. Gleichwohl klappt zwischen den paläozoischen Fischen und allen höheren Wirbeltieren eine ebenso tiefe Lücke wie in der Fauna der Gegenwart. Auf die Frage: „Wie sind aus den strahligen Flossen eines Fisches die Hebelgliedmaßen der Landtiere entstanden?“ versagt uns die paläontologische Forschung jede Antwort. Auch in Fällen, in denen man die ersehnten Zwischenformen bereits gefunden zu haben glaubte, hat eine genauere anatomische Prüfung den deszendenztheoretischen Wert jener Formen erheblich vermindert. *Archaeopteryx* hat sich als ein echter Vogel erwiesen, allerdings mit einigen primitiven Merkmalen ausgestattet, steht aber schon sehr weit ab von jener Stelle im Stammbaum, wo Vögel und Reptilien sich trennten. Ein Geschöpf, dessen Studium uns lehren könnte, wie aus dem Schuppenkleide eines Reptils das Federkleid eines Vogels sich herausbildet, ist uns bis heute unbekannt geblieben.

Unter den wirbellosen Tieren wird *Echinocystis* von mancher Seite die Rolle eines Verbindungsgliedes zwischen den Klassen der Seeigel und der Cystoideen

zugewiesen. Aber auch hier liegt ein echter Seeigel vor, der allerdings in manchen Merkmalen nach der Richtung der Cystoideen abweicht, etwa wie das Schnabeltier (*Ornithorhynchus*) von den Säugetieren in der Richtung der Reptilien.

In anderen Fällen wird der deszendenztheoretische Wert scheinbarer Bindeglieder dadurch erheblich eingeschränkt, daß die für die Scheidung zwischen zwei Klassen maßgebenden Merkmale in den erhaltungsfähigen, beziehungsweise uns überlieferten Hartteilen überhaupt nicht zum Ausdruck kommen. Die zweifelhafte Stellung gewisser südafrikanischer Fossilreste (*Gomphodontia*) zwischen Säugern und Reptilien oder einzelner Stegocephalen zwischen Amphibien und Reptilien beruht wesentlich auf diesem Umstande, stempelt aber jene in ihrer systematischen Position unsicheren Formen noch keineswegs zu wirklichen Bindegliedern zwischen den erwähnten Klassen.

Etwas günstiger steht es in bezug auf den Nachweis von Verbindungsgliedern zwischen einzelnen der nächst niedrigeren systematischen Kategorien (Unterklassen, Ordnungen). Wir kennen z. B. solche zwischen den ausgestorbenen *Tetracoralla* des Paläozoikums und den mesozoischen *Hexacoralla*, zwischen regulären und irregulären Seeigeln, zwischen Knochenfischen und Ganoidfischen, sämtlich sehr umfangreichen Formengruppen, die in ihren extremen Vertretern weit voneinander abstehen.

Die polyprotodonten und diprotodonten Beuteltiere erscheinen untereinander und mit den primitivsten Insek-

tenfressern verknüpft durch die südamerikanische Familie der *Caenolestidae* aus den Santa Cruz-Schichten Patagoniens. Die ältesten plazentalen Säugetiere der Puerco-Fauna vereinigen Merkmale von Ordnungen, deren rezente Repräsentanten sich sehr weit voneinander entfernen wie der Huftiere, Raubtiere und Insektenfresser und erweisen sich so als die natürliche Wurzel der eben genannten Gruppen.

Man bezeichnet solche Typen, die durch eine Vereinigung primitiver, den aus ihnen hervorgegangenen Gruppen gemeinsamer Eigentümlichkeiten und durch die Abwesenheit der infolge weitgehender Differenzierung bei den Nachkommen auftretenden Merkmale ausgezeichnet sind, als Kollektivtypen oder Mischtypen. Sie gelten mit Recht als besonders wertvolle und zuverlässige Stützen der Deszendenzlehre, doch begegnet man ihnen viel seltener, als man nach den in den biologischen Wissenschaften herrschenden Lehrmeinungen voraussetzen geneigt ist.

Diese Lehrmeinungen fordern, daß an den Ursprung des Stammbaumes einer systematischen Kategorie einfache, wenig differenzierte Formen gesetzt werden, deren Merkmale niemals in der Richtung der einen oder anderen der von ihnen abstammenden Gruppen spezialisiert sein dürfen. Bei der Filiation der einen Gruppe von der andern muß — die Richtigkeit der bei den Deszendenztheoretikern vorherrschenden Lehrmeinung vorausgesetzt — der Übergang stets zwischen den primitivsten Vertretern der beiden Gruppen stattfinden, nicht zwischen spe-

zialisierten; sonst beruht jene scheinbare Verbindung auf einer Konvergenz, nicht auf einer direkten Deszendenz.

Solche Formen nun, die, den Phantasiegeschöpfen in Haeckels Stammbäumen entsprechend, nur eine Kombination von primitiven Merkmalen aufweisen, sind in der Natur kaum jemals zu finden. Nicht einmal die alteocänen Säuger der Puerco-beds tragen dieser Forderung durchaus Rechnung. Fast immer sind die Verbindungsglieder benachbarter Gruppen schon in der Richtung der einen oder der anderen so weit spezialisiert, daß sie nicht mehr als die von der Theorie geforderten Stammformen gelten können. Mit Recht hat daher Koken auf die Möglichkeit hingewiesen, daß die spezialisierten Formen trotz ihrer Spezialisierung die wahren Träger der Entwicklung gewesen seien.

Die mangelnde Übereinstimmung unserer Funde mit der Theorie zwingt denjenigen, der auf dem Boden der letzteren verbleiben will, bei der Konstruktion der Stammbäume gerade die interessantesten Formen aus der direkten Ahnenreihe rezenter Tiergruppen auszuschneiden und in erloschene Seitenzweige zu verlegen, gewissermaßen auf ein totes Geleise zu schieben, oder aber sich mit einer Konstruktion von Stammbäumen zu begnügen, die überhaupt nicht mehr die direkten Deszendenzverhältnisse, sondern nur noch die wichtigsten Phasen oder Etappen in der Entwicklungsgeschichte eines bestimmten Tierstammes ersichtlich machen soll.

Den durch Übergangsglieder verbundenen Abteilungen innerhalb der einzelnen Klassen des Tierreiches

steht eine ungleich größere Zahl von solchen gegenüber, für die wir derartige Verbindungsglieder noch immer vermissen. Schon im Perm begegnen wir zwei vollständig getrennten Abteilungen von Reptilien, den *Rhynchocephalia* (*Diaptosauria*) und den *Cotylosauria*. Die Schildkröten bleiben nicht nur, obwohl ihre Reste heute schon bis in die Trias zurück verfolgt worden sind, nach wie vor eine nach allen Seiten hin streng abgeschlossene Ordnung, selbst die beiden Unterordnungen der *Cryptodira* und *Pleurodira* treten uns in diesen ältesten Resten schon mit voller Schärfe getrennt entgegen.

Die Zahl hierhergehöriger Beispiele ließe sich ohne Schwierigkeit sehr erheblich vermehren.

Überblickt man die außerordentliche Fülle paläontologischen Materials, das wir in den letzten zwanzig Jahren kennen gelernt haben, so springt das Mißverhältnis zwischen den neu entdeckten Formen, die auf die Stammesgeschichte der rezenten Fauna ein Licht werfen, und jenen, die den Deszendenztheoretiker vor neue Probleme gestellt haben, in die Augen. Das Rätsel des Fehlens von Übergangsgliedern zwischen den meisten umfangreicheren Abteilungen der verschiedenen Kreise des Tierreiches besteht heute fast noch genau so wie zur Zeit Darwins.

Nur wenig bessere, jedoch keineswegs befriedigende Erfolge hat die Paläontologie bei dem Versuche erzielt, eine mechanisch begreifbare natürliche Umbildung der Lebewelt an der Hand stammesgeschichtlicher (phylogenetischer) Reihen nachzuweisen, deren einzelne Glieder

der so geartet sind, daß sie nur eine vernünftige Erklärung, jene der Verknüpfung durch Blutsverwandtschaft zulassen.

F. Hilgendorf (1866) und wenige Jahre später M. Neumayr haben zuerst an Formenreihen von Süßwasserschnecken (*Planorbis*, *Vivipara*) die allmähliche Gestaltsveränderung der Schale zu beweisen versucht. Ungleich größere Bedeutung kommt den Arbeiten von Waagen und Neumayr zu, die, von der Variabilität der Ammonitenschale ausgehend, die kleinsten zeitlichen Veränderungen einzelner Arten (Mutationen) Schicht für Schicht verfolgt haben. Die genealogischen Reihen, die auf diesem große Geduld und Sorgfalt und ein sehr reiches, nach Schichtbänken gesondertes Material erfordern Wege ermittelt wurden, sind die zuverlässigsten Beweise für eine wirkliche Umbildung zeitlich aufeinanderfolgender, nahe verwandter Formen. Wohl darf man nicht vergessen, daß für die unmittelbare Zusammengehörigkeit der einzelnen Glieder selbst in den am besten geschlossenen Formenreihen nur indirekte Beweise vorliegen, doch stehen uns in einer Wissenschaft, der die Prüfung ihrer Forschungsergebnisse durch das Experiment versagt ist, Beweise anderer Art leider nicht zu Gebote.

Manchmal ist es übrigens weniger der Mangel als die zu große Fülle an fossilem Material, die eine Auswahl unter den für eine Ausfüllung der Lücken in den Stammesreihen zur Verfügung stehenden Formen erschwert, von denen jede in anderer Richtung den an die fehlende

Zwischenform zu stellenden Bedingungen besser entspricht.

Auch in der Klasse der Säugetiere, insbesondere in einzelnen Unterordnungen der Huftiere, sind mehr oder weniger gut begründete phyletische Reihen in nicht geringer Anzahl aufgestellt worden, doch erscheinen sie minder beweiskräftig, weil die Reihen hier meist nicht von Art zu Art, sondern nur von Gattung zu Gattung geführt werden können, weil infolge der Lückenhaftigkeit der geologischen Überlieferung häufig wichtige Mittelglieder fehlen, weil endlich viele dieser Reihen wohl die fortschreitende funktionelle Entwicklung gewisser Organe (Zähne, Extremitäten) in einer Anzahl von aufeinanderfolgenden Gattungen, nicht aber die direkte Verwandtschaft jener Gattungen selbst außer Zweifel setzen. Welcher Paläontologe z. B. würde heute noch das bekannte Schema der Ahnenreihe des Pferdes, Haeckels „Paradepferd der Deszendenztheorie“, in der Form, in der es von Huxley und Marsh aufgestellt wurde, für zutreffend halten?

Soweit aber solche Stammesreihen sich mit größerer oder geringerer Sicherheit aufstellen lassen, erweisen sie sich als parallele, selbständig verlaufende Linien, die nicht mit benachbarten Reihen konvergieren. Mit besonderer Schärfe hat Depéret kürzlich darauf hingewiesen, daß aus der Vertiefung der paläontologischen Forschung eine immer weiter zurückreichende Trennung der Stammesreihen sich ergeben hat, daß wir z. B. bei den Säugetieren Konvergenzpunkte einzelner Reihen überhaupt

noch nicht kennen, daß die bis vor kurzem herrschende Annahme eines raschen Konvergierens der phyletischen Reihen nach rückwärts daher unzulässig sei.

Es ist beachtenswert, daß der Fortschritt unserer Wissenschaft überhaupt ganz allgemein ein Zurückreichen der verschiedenen Klassen und Ordnungen des Tierreiches in ältere Epochen der Erdgeschichte erwiesen hat, als man früher zugestehen wollte. Heute wissen wir — im Gegensatze zu den am Ende des vorigen Jahrhunderts herrschenden Meinungen — daß die ältesten Goniatiten schon im Obersilur, die Amphibien im Oberdevon, die Frösche im Jura auftreten.

Die Anhänger der Lehre einer allmählichen Umbildung der Arten durch Variieren in Raum und Zeit pflegen mit besonderem Nachdruck darauf hinzuweisen, daß in jenen phyletischen Reihen, die wir durch einen langen Zeitraum verfolgen können (*Anthracotheriidae*, *Proboscidea*), die Merkmale bei den einzelnen Gliedern der Reihe sich nur wenig ändern und daß rasche, radikale Änderungen und Sprünge fehlen. Hier scheint mir jedoch ein *Circulus vitiosus* vorzuliegen. In einer geschlossenen Stammesreihe kann es solche Sprünge selbstverständlich nicht geben, denn es ist ja geradezu die Vorbedingung für die Möglichkeit ihrer Rekonstruktion, daß die einzelnen in ihr enthaltenen Formen sich aneinander genügend nahe anschließen, um eine direkte genetische Verknüpfung über jeden Zweifel zu erheben. Wer an die Beweiskraft einer phyletischen Reihe diese Anforderung stellt, der darf sich dann über das Fehlen von

Sprüngen nicht wundern. Aber gerade die Seltenheit der Stammesreihen und vor allem das Fehlen der Konvergenzpunkte an ihrer Basis zwingt zur Beachtung. Es ist noch eine offene Frage, ob die Entwicklung der Organismen in Stammesreihen die Regel war und nicht vielmehr die Ausnahme, ob nicht — in gewissen Perioden wenigstens — bruske Saltationen bei der Evolution ebenfalls wirksam waren.¹⁾

So liefert uns die Paläontologie in den „Denkmünzen der Schöpfung“, wie Haeckel die Fossilien zutreffend genannt hat, wohl Stützen für die Entwicklungslehre, aber keineswegs ein mit den Voraussetzungen dieser Lehre im einzelnen stimmendes Bild der Entwicklung selbst. Völlig ungelöst bleibt insbesondere das Problem des wiederholten, relativ raschen Verschwindens großer blühender Gruppen von Pflanzen und Tieren ohne direkte Nachkommen, das Rätsel des „Aussterbens der Arten“, wie der landläufige Ausdruck nicht ganz zutreffend lautet.

Obwohl wir es hier mit einer allgemein verbreiteten, vielleicht mit der auffälligsten Erscheinung in der ganzen Geschichte des Lebens zu tun haben, ist es bis jetzt nicht gelungen, eine allgemeine Ursache für dieselbe ausfindig zu machen. Wenn wir Tiergesellschaften von weltweiter Verbreitung mit so großer For-

¹⁾ Es mag hier bemerkt sein, daß Mutationen im Sinne von de Vries bei weitem nicht ausreichen, um die Sprünge zu erklären, die wir vorläufig bei den Konvergenzpunkten aller Stammesreihen annehmen müssen.

menmannigfaltigkeit und so verschiedenen Lebensbedingungen wie die Dinosaurier unter den landbewohnenden, die Pythonomorphen, Ichthyosaurier und Sauropterygier unter den marinen Reptilien, die Ammoniten unter den Cephalopoden, die Rudisten unter den Muscheln am Ende der Kreidezeit ungefähr gleichzeitig erlöschen sehen, so können wir keinerlei natürliche Ursachen für die Erklärung einer solchen Tatsache namhaft machen. „Wie das Individuum so trägt die Art den Keim des Todes in sich“, sagt Quenstedt. Auch heute noch, mehr als ein halbes Jahrhundert später, kehrt dieser Gedanke in den Arbeiten mancher modernen Paläontologen in wenig veränderter Form wieder. Aber er ist nur ein in das Gewand des Mystizismus gekleideter Ausdruck für das Fehlen einer mechanisch begreifbaren Erklärung des Artentodes.

Auch ein kürzlich unternommener Versuch Steinmanns, die Schwierigkeit der Frage des Artentodes zu umgehen, indem er das vollständige Aussterben aller wichtigen Abteilungen des Tier- und Pflanzenreiches leugnet und in lebenden Gruppen deren abgeänderte Nachkommen sieht, muß als gescheitert betrachtet werden. Seiner Rekonstruktion der Stammesgeschichte der Organismen liegt eine bedenkliche Überschätzung einzelner morphologischer Merkmale zugrunde. Die Nichtbeachtung des Unterschiedes zwischen morphologischen Ähnlichkeiten, die auf genetischen Beziehungen, und solchen, die nur auf Konvergenz unter dem Einfluß übereinstimmender Lebensbedingungen beruhen, hat ihn zu

durchaus verfehlten Verknüpfungen geführt. Sein Buch: „Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre“ ist nur ein neuer Beweis dafür, wie wenig auf dem verwickelten Gebiet der Phylogenie geistvolle Kombination die Mühe und Geduld erfordernde Arbeit ersetzen kann, die einzelnen Linien zusammengehöriger Formenreihen Schritt für Schritt zu verfolgen.

Hat die Paläontologie gegenüber jenen Aufgaben zum großen Teile versagt, die ihr von den älteren biologischen Wissenschaften — gewissermaßen im übertragenen Wirkungskreise und mit gebundener Marschroute — zugewiesen worden waren, so hat sie dafür in anderer Richtung für den Ausbau der Entwicklungslehre wertvolle Ergebnisse geliefert. Diese Ergebnisse beruhen auf einem vergleichenden Studium der Faunen der Vorwelt. Sie haben weniger die Ermittlung genetischer Beziehungen zwischen einzelnen Formen, als den Gesamtcharakter einer Fauna und dessen Änderungen zum Gegenstände. Der mit Recht beliebte Einwand der Lückenhaftigkeit der geologischen Überlieferung läßt sich dem reichen Tatsachenmaterial gegenüber nur mit einer gewissen Reserve aufrechterhalten. Daß man diese Lückenhaftigkeit nicht überschätzen darf, geht schon aus der Tatsache hervor, daß das in einem Teil von Mittel- und Westeuropa. zuerst aufgestellte Formationsschema sich für die ganze Erdoberfläche als gültig erweist.

Die Aufeinanderfolge der Faunen lehrt, daß dieselben nicht unabhängig voneinander entstanden, sondern stets durch eine größere oder geringere Zahl von

durchlaufenden Arten verknüpft sind. Immer klarer tritt der Grundsatz der niemals unterbrochenen Kontinuität des organischen Lebens hervor, wie ihn der Entwicklungsgedanke erfordert. Immer mehr entfernen wir uns in dieser Hinsicht von der Katastrophentheorie d'Orbignys, die die Geologenschule in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts beherrschte.

Unverkennbar ist ferner die zunehmende Annäherung in der Entwicklung der organischen Welt an die Verhältnisse der Gegenwart. Doch ist selbst unter den Fossilien des Paläozoikums keines so abweichend von den lebenden Formen gebaut, daß es außerhalb der bekannten großen Kreise des Tierreiches gestellt werden müßte. Selbst besondere Klassen mußten nur für zwei Abteilungen paläozoischer Echinodermen (*Cystoidea*, *Blastoidea*) errichtet werden. Allerdings darf man dabei nicht außer acht lassen, daß die Reste einiger weit verbreiteter paläozoischer Familien wie der *Stromatoporidae*, *Receptaculidae*, *Archaeocyathidae*, *Tentaculidae*, *Conularidae* uns über die systematische Stellung jener Geschöpfe keinerlei Aufschlüsse gewähren, so daß der obige Satz immerhin noch Einschränkungen erfahren mag.

In jeder Faunengesellschaft gibt es Formen mit persistenten, auch im Laufe langer Zeiträume nicht erheblich abändernden Merkmalen, und solche, die einer raschen Veränderung unterliegen, so daß sie selbst zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Zeitabschnitte nicht unverändert durchlaufen. Die letzteren sind die stratigraphisch wertvollen Leitfossilien, die ersteren die lang-

lebigen, indifferenten Typen, die wie die Brachiopodengattung *Lingula* und eine nicht geringe Anzahl Radiolarien vom Kambrium bis in die Gegenwart hereinragen. Aber die Lebensdauer aller Arten und Gattungen ist eine begrenzte. Wenn eine Art erloschen ist, so kehrt sie niemals wieder. Die Schöpfung wiederholt sich nicht.

Aber nicht nur die Lebensdauer der Arten und Gattungen, auch jene der größeren Gruppen ist zeitlich begrenzt. Der Gang der Entwicklung in den einzelnen Gruppen ist selten ein gleichmäßiger, häufig ein rhythmischer. Die meisten großen Gruppen zeigen Anastrophen — um einen treffenden Ausdruck Walthers zu gebrauchen — Phasen einer plötzlichen, fast explosionsartigen Umprägung, verbunden mit einem starken Aufblühen und einer raschen Dispersion neuer Arten, Phasen, auf die dann häufig ein ebenso rascher Verfall (intrasiphonate Ammoniten) oder häufiger lange Perioden einer ruhigeren, allmählichen Umbildung folgen. Dabei lösen einzelne Gruppen einander ab, nicht selten in der Weise, daß das Aufblühen und Abflauen mehrerer, in gar keinem näheren genetischen Zusammenhange stehender Gruppen doch gleichzeitig erfolgt.

Gerade der Umstand, daß eine solche Umprägung eine ganze Anzahl „ökonomischer Einheiten“ im Sinne Heers gleichzeitig betrifft, gibt jeder der verschiedenen größeren Epochen der Erdgeschichte ihren eigentümlichen Faunencharakter, der es gestattet, aus wenigen Fossilresten einen geologischen Horizont in weit entfernten Teilen der Erdoberfläche wiederzuerkennen.

Manche Stämme haben eine gar wechselvolle Geschichte aufzuweisen. Bald durchlaufen die einzelnen Stammesreihen abwechselnd kritische Phasen, so daß der Verfall der einen durch das Aufblühen einer anderen gewissermaßen kompensiert wird. Die alte ökonomische Einheit dauert dann fort in den neuen Sprößlingen abgestorbener Geschlechter. Die Ammonitenfauna des unteren Lias zeigt eine solche Art der Entwicklung. Im tiefsten Lias dominiert die Gattung *Psiloceras*. Daneben zeigen sich die ersten, spärlichen Vertreter von *Arietites* und *Schlotheimia*. In dem nächst jüngeren geologischen Horizont hat noch immer *Psiloceras* das Übergewicht, doch verrät das Erscheinen zahlreicher neuer Arten von *Schlotheimia* und *Arietites* ein rasches Aufblühen dieser beiden Genera. In der dritten Zone des Unterlias ist *Psiloceras* bereits erloschen und *Schlotheimia* ist durch Arten- und Individuenreichtum die herrschende Gattung geworden. In der vierten Zone endlich dominiert *Arietites*, dessen Anastrophe gegenüber jener von *Schlotheimia* sich erheblich verzögert.

Es können aber auch alle Stammesreihen einer Familie, Unterordnung oder Ordnung gleichzeitig von einer Anastrophe oder einem Verfall betroffen werden und dann tritt die ganze von jenem Ereignis betroffene ökonomische Einheit in eine kritische Phase. So sind die Ammoniten, deren älteste Vertreter gegen das Ende der Silurzeit erscheinen, an der Grenze der Trias- und Lias-epoche der Gefahr eines völligen Erlöschens so nahe gewesen, daß nur eine einzige Gattung sich in den Lias

hinübergerettet hat. Doch ist diese die Wurzel einer so blühenden, explosionsartig sich ausbreitenden und mannigfaltig differenzierten Nachkommenschaft geworden, daß schon im unteren Lias die Formenfülle der obertriadischen Ammoniten fast wieder erreicht war.

Wie das Aufblühen vollzieht sich auch der Verfall in vielen Gruppen relativ schnell, obwohl das vollständige Erlöschen noch lange Zeit hinausgeschoben werden kann (Trilobiten, Nummuliten).

Man sieht ferner, daß in den meisten größeren Abteilungen des Tierreiches die Entwicklung eine ganz bestimmte Richtung einschlägt. Die Variabilität der einzelnen Formengruppen ist keine unbegrenzte, sondern eine gerichtete. Wir können diesen gerichteten Entwicklungsgang nicht nur bei den Wirbeltieren, sondern auch bei den meisten Klassen der wirbellosen Tiere feststellen, deren erhaltungsfähige Hartteile einen Rückschluß auf ihren inneren Bau gestatten. Ein Beispiel mag hier für viele stehen.

Die Klasse der Seeigel beginnt mit regulären, streng radiär-fünfstrahlig gebauten Formen. Im Paläozoikum ist die Zahl der Tafelreihen eine wechselnde, später wird sie konstant, indem sie sich auf zwanzig fixiert. Vereinzelt atavistische Rückschläge, wie sie bei *Tetracidaris* in der Kreide und selbst bei der rezenten *Astropyga* (Agassiz) in der Einschiebung überzähliger Tafelreihen in der Äquatorialzone beobachtet worden sind, vermögen dieses Bild nicht zu ändern. Vom Lias an begegnen wir irregulären Seeigeln. Hand in Hand mit

der Zunahme der Irregularität geht die Entstehung von Petalodien und Fasciolen, die Trennung der Ambulakralfelder in ein Bivium und Trivium, die Herausbildung eines Plastrons, so daß die geologisch jüngsten Typen der Echinoidea sich von dem ursprünglichen Typus in der Richtung eines bilateral-symmetrischen Baues am weitesten entfernen.

Die schönsten und zahlreichsten Beispiele für eine solche gerichtete Entwicklung, eine Orthogenesis im Sinne von Eimer, finden sich im Kreise der Wirbeltiere. Die Zunahme der Verknöcherung der Chorda dorsalis bei den Fischen, die Umwandlung des Extremitätenskeletts bei den Huftieren, die Reduktion des Gebisses in den verschiedensten Ordnungen der Säugetiere sind jedem Studierenden der Paläontologie geläufige Tatsachen.

Eine solche Entwicklungsrichtung, die keineswegs mit einer bestimmten Lebensweise in erweisbarem Zusammenhang zu stehen braucht, wird mit großer Zähigkeit während der ganzen Lebensdauer einer Formen-Gruppe festgehalten. Bei den ältesten plazentalen Säugetieren mit Zahnwechsel findet sich bei allen Formen die Zahl von 44 Zähnen als die ursprüngliche Grundzahl. Niemals findet im Laufe der phyletischen Entwicklung eine Vermehrung dieser Grundzahl, wohl aber in den verschiedensten Ordnungen eine Verminderung statt und die jüngsten, vorgeschrittensten Glieder einer Ordnung oder Familie sind den älteren Vertretern gegenüber zumeist durch eine mehr oder minder weitgehende Reduktion des Gebisses charakterisiert. Wir bezeichnen

daher den Besitz von 44 Zähnen als ein primitives Merkmal und betrachten die jüngeren Formen mit reduziertem Gebiß als spezialisierte Typen.

Die Spezialisierung kann sich in sehr verschiedenen Richtungen bewegen, aber die einmal eingeschlagene Richtung ist zumeist für die ganze weitere Entwicklung der von ihr ergriffenen Formengruppe maßgebend. Sie wird selbst da noch festgehalten, wo sie zu einer Anhäufung von Eigenschaften führt, die für den Träger der Spezialisierung geradezu schädlich sind. Bei dem eozänen Sägefisch *Proprius Schweinfurthi* erscheint die Säge so unsinnig verlängert, daß sie den Charakter eines zweckentsprechenden, für den Fisch nützlichen Organs gänzlich verliert. Nicht minder zweckwidrig ist die exzessive Entwicklung der Zähne des Unterkiefers bei dem Zahnwahl *Mesoplodon Layardi*. Man begreift es, daß solche einseitig spezialisierte Formen dem Untergang verfallen, aber es scheint fast, als ob weitgehende Spezialisierung überhaupt für den Bestand der Art, beziehungsweise Gattung gefährlich sei. Zumeist sind es die höchst spezialisierten Formen, mit denen eine Familie erlischt, während die minder stark von dem ursprünglichen Typus differenzierten Glieder einer Nachbarfamilie neue Äste aus dem alten Stammbaum hervortreiben.

Gerade Formengruppen mit geringer Variabilität sind in der Regel ungemein persistent. *Cidaris* und die ganze Ordnung der regulären Seeigel, die sich trotz ihrer geringen Variabilität im jüngeren Tertiär in der Familie der *Echinoidei* zu neuer Blüte entfaltet haben, sind ein

gutes Beispiel für diese Erfahrung. Die Lebensdauer vieler Formeneinheiten steht in umgekehrtem Verhältnis zu der Raschheit ihrer Entwicklung.

Die Erfahrung, daß eine Formengruppe, die eine bestimmte Bahn der Spezialisierung eingeschlagen hat, in dieser verharrt und eine entgegengesetzte Richtung häufig selbst dann nicht einschlägt, wenn das Festhalten an der ursprünglichen mit Gefahren für den Bestand verknüpft ist, gelangt am schärfsten in dem Irreversibilitätsgesetz Dollos zum Ausdruck. Da die Entwicklung nicht umkehrbar ist, so können in einer bestimmten Richtung abgeänderte Organe niemals wieder auf den früheren Zustand zurückgebracht werden.

Daß zahlreiche Beobachtungstatsachen im Sinne Dollos sprechen, kann nicht bezweifelt werden. Dennoch gibt es einige Ausnahmen, die zur Vorsicht mahnen. Ich möchte hier nur auf die Tatsache hinweisen, daß die bei den Ammoniten allgemein herrschende Entwicklungsrichtung, die Suturlinie zu komplizieren, in der Kreide-epoche bei einzelnen Ammoniten in das Gegenteil umschlägt, so daß die Loben von *Tissotia* wieder auf das ceratitische (genau entsprechend dem triadischen *Tibetites*), bei *Neolobites* gar auf das clydonitische Stadium zurückgehen. Bei *Palaeobalistum ventrale* tritt der in der Familie der *Pycnodonti* bereits verlorengegangene Zahnwechsel wieder auf. Eimer betont ausdrücklich die Möglichkeit einer Epistrophogenese, einer Umkehr der Entwicklung. Auch in Gruppen mit langer Lebensdauer und starker Variabilität, die gleichwohl nur eine

beschränkte Zahl von Formenmöglichkeiten bietet, finden wir gelegentlich eine Rückkehr zu älteren Typen. So wiederholt sich bei der Gattung *Rhynchonella* der paläozoische Typus von *Uncinulus* in der Kreide (*Rh. plicatilis*), oder der triadische Typus *Halorella* in der Gruppe der *Rh. Astieriana*.

Es führt uns diese Einschränkung des Irreversibilitätsgesetzes zu der Frage, ob überhaupt in der Paläontologie ein für die Formulierung von Entwicklungsgesetzen ausreichendes Tatsachenmaterial vorliegt. Ich glaube diese Frage verneinen zu müssen, obwohl einige solcher Gesetze bereits mit mehr oder minder guter Begründung aufgestellt worden sind, so das Korrelationsgesetz von Cuvier, das biogenetische Grundgesetz von Haeckel, das Gesetz des ununterbrochenen Fortschrittes in der Entwicklung der Lebewelt von Gaudry, der Größenzunahme in den Stammesreihen von Depéret, das Spezialisationsgesetz von Cope u. a.

Als verfehlt hat sich das Progressionsgesetz Gaudry's erwiesen. Wir wissen heute bestimmt, daß die Evolution nicht immer und nicht in allen Ordnungen des Tierreiches progressiv war. Sie ist sogar häufig regressiv gewesen, so daß jüngere Zweige eines Tierstammes manchmal auf einer tieferen Organisationsstufe stehen als ihre Vorgänger. Die Rankenfüßler (*Cirrhipedia*) sind aus hochentwickelten Krebstieren durch Anpassung an eine festsitzende Lebensweise auf eine tiefere Organisationsstufe herabgesunken. Schmarotzende Lebensweise ist die Veranlassung für die ausgedehnteste, alle Organe

des Körpers umfassende Rückbildung bei den parasitären Tieren, deren Larven noch den Organbestand ihrer höher entwickelten Vorfahren und Verwandten besitzen. Aber auch die Isodontie bei den Waltieren, die Rückbildung der Lobenlinie bei den sogenannten Kreideratiten ist als ein regressives Merkmal zu bewerten.

Manche Paläontologen — an ihrer Spitze Jaekel — schätzen die Bedeutung der Regression in der Entwicklung der Tierwelt sehr hoch ein. So betrachtet er die Gastropoden als degenerierte Cephalopoden, die Bivalven als „die am stärksten rückgebildeten Mollusken, die wahrscheinlich durch Entwicklungshemmung aus den Embryontypen höherer Formen hervorgingen“. Der landläufigen Meinung, der Mensch habe sich aus den anthropomorphen Affen oder aus einer hypothetischen, gemeinsamen Stammform beider entwickelt, hat Ameghino kürzlich den Satz entgegengestellt: „Der Mensch ist nicht ein vervollkommneter Affe, sondern die Affen sind bestialisierter Menschen“. Also selbst auf diesem Gebiete die Verdrängung einer älteren Ansicht durch das moderne Schlagwort der regressiven Entwicklung!

Auch dem Korrelationsgesetz kommt bei weitem nicht jene allgemeine Giltigkeit zu, die ihm Cuvier auf Grund seiner denkwürdigen Arbeiten über die tertiären Säugetiere des Pariser Beckens zuerkannt wissen wollte. Eine Korrelation, eine gesetzmäßige Abhängigkeit aller Teile eines Organismus untereinander existiert allerdings, aber keineswegs in solchem Maße, daß die Kenntnis eines einzigen Organs sichere Schlussfolgerungen auf

die Beschaffenheit aller übrigen zulassen würde. Der Humerus eines Reptils, des Cotylosauriers *Diadectes*, ist von jenem eines südamerikanischen Edentaten, *Peltephilus*, oder eines australischen Monotremen nicht zu unterscheiden. Noch heute sind die Meinungen darüber geteilt, ob gewisse Zähne aus der deutschen Trias Reptilien oder Säugetieren angehören.

Viele irrtümliche Deutungen phylogenetischer Verhältnisse beruhen auf einer falschen Anwendung des Korrelationsgesetzes, insbesondere auf einer Überschätzung des systematischen Wertes eines einzelnen Merkmales. Ammoniten nur nach der Gestalt und Skulptur der äußeren Schale oder nur nach dem Bau der Suturlinien zu beurteilen, führt zu gleich unrichtigen Schlüssen. Zwischen beiden Gruppen von Merkmalen ist eine Korrelation nur in sehr beschränktem Maße erkennbar.

Für Depérets Gesetz der Größenzunahme in den Stammesreihen läßt sich eine sehr erhebliche Zahl von Beispielen, insbesondere in der Klasse der Säugetiere, namhaft machen. Dennoch zeigt eine einfache Überlegung, daß seine uneingeschränkte Giltigkeit zu Konsequenzen führen müßte, die wir durch die Tatsachen nicht bestätigt finden. Wenn in der Tat jede Stammesreihe mit kleinen Formen beginnen würde, auf die im Laufe einer länger dauernden Entwicklung stets größere oder mindestens gleichgroße folgen, dann wäre jede Größenabnahme durch Degeneration ausgeschlossen. Und doch sehen wir eine solche wiederholt am Ende der

Geschichte eines Stammes eintreten. Die Ceratiten der karnischen und norischen Hallstätter Kalke sind kleiner als eine aus älteren Schichten bekannte Art von *Ceratites*. Ebenso sind die Endglieder der Gattung *Tirolites* zugleich die kleinsten überhaupt bekannten Arten dieses Genus.

Haeckels biogenetisches Grundgesetz,¹⁾ demzufolge die Entwicklungsgeschichte des Individuums (Ontogenie) die abgekürzte Rekapitulation der Stammesgeschichte (Phylogenie) der betreffenden Art oder Familie darstellen soll, hat an Wert erheblich eingebüßt, seit sich die Unmöglichkeit herausgestellt hat, eine klare Scheidung jener Vorgänge im Embryonalleben vorzunehmen, die nur Anpassungen an das letztere darstellen (Coenogenesis), und jener, die alte, stammesgeschichtliche Verhältnisse wiederholen (Palingenesis). So hohe philosophische Bedeutung dem Parallelismus der Ontogenie und Phylogenie zukommt, der ja durch eine lange Reihe frappanter Beispiele belegt wird, so wenig statthaft ist seine Übertragung auf die gesamte Evolution der organischen Welt ohne die Kontrolle durch die paläontologischen Tatsachen in jedem Einzelfall.

Die paläontologische Prognose im Sinne Haeckels, die Erwartung, mit Hilfe der Embryologie die Ahnen einer bestimmten Tiergruppe im voraus konstruieren zu können, erweist sich als trügerisch. Viele ausgestorbene

¹⁾ Schon vor Haeckel hat Fritz Müller (1864) die Ontogenie als eine kurze und vereinfachte Wiederholung des Entwicklungsganges der Art (der Phylogenie) aufgefaßt.

Formen finden sich in keinem einzigen Stadium der Ontogenie rezenter Typen angedeutet. Auf einige Widersprüche in der zeitlichen Aufeinanderfolge gewisser Gattungen von Seeigeln und Brachiopoden und der ihnen entsprechenden ontogenetischen Stadien hat schon Neumayr hingewiesen. Daß die Diphycerkie der Schwanzflosse bei erwachsenen Fischen nichts mit der primären Diphycerkie im Embryonalleben zu tun hat, ist von Dollo gezeigt worden. Nichtsdestoweniger darf man wohl in Übereinstimmung mit Weismann zugeben, daß noch vieles aus der Stammesgeschichte in der Keimesgeschichte in hinreichend erkennbarer Andeutung erhalten geblieben ist, um die Embryologie zu einer wichtigen Quelle für die Erschließung des phyletischen Entwicklungsganges einer Tiergruppe zu machen.

In dem Spezialisationsgesetz von Cope und Depéret¹⁾ hat man es mit der Konstatierung einer sehr weit verbreiteten Erscheinung zu tun, mit der Tendenz der einzelnen Glieder in den Stammesreihen, sich immer weiter in einer bestimmten Richtung von der ursprünglichen Stammform zu entfernen. Kinogenetische Untersuchungen über die Herausbildung derartiger Spezialisierungen haben für die funktionelle Selbstgestaltung der Organe im Sinne der neolamarckistischen Anschauungen schöne Beweise geliefert. Wo gleiches Milieu, ähnliche Lebensbedingungen und Lebensweise als Entwicklungs-

¹⁾ Das Spezialisationsgesetz ist von diesen beiden Forschern in etwas verschiedener Weise formuliert worden.

reize wirken, können systematisch weit abstehende Gruppen einander äußerlich sehr ähnlich werden. Diese Ähnlichkeit oder Konvergenz kann sich bloß auf einzelne Organe oder auf die ganze Gestalt, ja selbst auf den inneren Bau erstrecken.

Es gibt unter den Beuteltieren Raubtiere, Insektenfresser, Nager wie unter den plazentalen Säugern und doch handelt es sich — wenigstens nach der Ansicht der überwiegenden Mehrzahl der Forscher — bei diesen Parallelismen nur um Konvergenzerscheinungen, hervorgerufen durch gleichartige Lebensweise. Ja bei dem grabenden Beutler *Notoryctes typhlops* wird die Ähnlichkeit mit dem Insektenfresser *Chrysochloris* so groß, daß die Frage, ob es sich hier um Konvergenz oder wahre Blutsverwandtschaft handle, der Gegenstand erster Meinungsverschiedenheit wurde.

Überhaupt bietet die Entscheidung, ob in einem bestimmten Falle Konvergenz oder wirkliche Verwandtschaft bestehe, sehr häufig unüberwindliche Schwierigkeiten. Für die Aufstellung beweiskräftiger Stammesreihen gibt es da, wo ein reiches Fossilmaterial vorliegt, kein größeres Hindernis als die Unfähigkeit, eine solche Entscheidung mit Sicherheit zu treffen.

Wenn in einer Familie der Entwicklungsgang verschiedener Formenreihen parallel läuft, dann können wir nach diesen Erfahrungen über eine Konvergenz weit abstehender Formengruppen die theoretische Möglichkeit nicht von der Hand weisen, Arten aus verschiedenen parallelen Entwicklungsreihen einander in allen sinn-

fälligen Merkmalen so nahe kommen zu sehen, daß wir sie zu einer Gattung vereinigen. Solche Gattungen wären dann nicht einstämmig (monophyletisch), sondern vielstämmig (diphyletisch, polyphyletisch).

Die Geschichte des Pferdestammes in der alten und neuen Welt legt den Gedanken an eine diphyletische Abstammung der Gattung *Equus* nahe. Die Reihe der Vorfahren des Pferdes in Europa und Nordamerika ist nicht dieselbe und es ist keineswegs unwahrscheinlich, daß *Equus* in Europa aus anderen Ahnen entsprungen ist als in Amerika.

Daß die polyphyletische Abstammung mancher Genera aus iterativer Artbildung erklärt werden kann, ist von Koken betont worden.

Daß viele unserer höheren systematischen Kategorien nicht monophyletisch sind, daß sie keine natürlichen, stammesgeschichtlich begründeten Einheiten darstellen, ist zur Genüge bekannt. Es gilt dies insbesondere für jene Kategorien, die auf Grund einseitiger Betonung eines einzelnen Merkmales aufgestellt worden sind, z. B. des Armgerüstes bei den Brachiopoden, des Kiefergebisses bei den irregulären Seeigeln. Sobald die Forschung ergeben hat, daß jenes Merkmal unabhängig von verschiedenen Formengruppen erworben wurde, die nicht durch das Band gemeinsamer Abstammung verknüpft sind, erweist sich die betreffende Kategorie als polyphyletisch, während eine natürliche systematische Einheit im Sinne der herrschenden deszendenztheoretischen An-

schauungen nur monophyletisch gedacht werden kann.

Ungleich größere Bedeutung besitzt jedoch die Frage, ob auch die höchsten systematischen Kategorien — Klassen und Kreise — deren Angehörige durch eine Summe gemeinsamer Merkmale von jenen anderer, gleichwertiger Kategorien sehr scharf unterschieden sind, sich trotzdem möglicherweise aus verschiedenen Wurzeln entwickelt haben. Die Ansicht, daß selbst unsere größten systematischen Einheiten nicht mit genetischen zusammenfallen, daß sie vielstämmig sind, wird insbesondere von Steinmann mit Entschiedenheit vertreten. Selbst ganze Gruppen disparater Merkmale, nach denen wir die großen systematischen Einheiten zu trennen pflegen, sollen sich in verschiedenen, getrennten Stämmen selbständig herausgebildet haben. Der Umbildungsprozeß hat sich nicht an einzelnen auserlesenen Formen einmal vollzogen, sondern ist in dem breiten Strome aller vorhandenen Ordnungen, Familien, Gattungen und Arten gleichsinnig erfolgt. Die Eigenschaften der Säugetiere z. B. sind ziemlich gleichzeitig bei den Angehörigen der verschiedensten Reptilgruppen entstanden, soweit die letzteren überhaupt durch ihre Vorgeschichte zur Herausbildung solcher Eigenschaften befähigt waren.

Die Begründung dieser Lehre mittelst des von Steinmann herangezogenen paläontologischen Materials ist freilich mißlungen, aber die Zweifel, ob unsere großen systematischen Kategorien monophyletischen oder polyphyletischen Ursprungs seien, sind damit keineswegs beseitigt. Einen sicheren Beweis in der einen oder

anderen Richtung hat uns das fossile Material, dessen Lückenhaftigkeit in dieser Hinsicht man mit Recht beklagen darf, noch nicht geliefert.

So wenig bis heute die wirkliche Vorfahrenreihe großer und zahlreicher Abteilungen des Tierreiches sichergestellt ist, ebensowenig wissen wir vorläufig etwas Sicheres über die Ursachen einer gleichzeitigen Umprägung ganzer Faunen und Floren, ja es erscheint sogar zweifelhaft, ob eine solche Umprägung ausschließlich unter dem Einfluß jener Kräfte zustande gekommen ist, die wir heute noch in der Natur wirksam sehen. Wohl dürfen wir überzeugt sein, daß im Gegensatze zu der Katastrophentheorie d'Orbignys die Kontinuität des organischen Lebens auf der Erde niemals unterbrochen war, zu der Annahme spontaner Neuschöpfungen daher kein zwingender Grund vorliegt. Dennoch hat der tiefgreifende Unterschied in den Lehren d'Orbignys und der Schule Darwins sehr viel von seiner ursprünglichen Bedeutung im Lichte der modernen Paläontologie verloren. Ob wir von Neuschöpfungen oder von Umprägungen der Faunen sprechen, in beiden Fällen formulieren wir biologische Erscheinungen, die uns in ihrem Wesen dunkel sind, deren Erklärung auf mechanischem Wege unser Kausalitätsbedürfnis nicht zu befriedigen vermag.

Hier stehen wir erst an der Schwelle der Erkenntnis. Der größere und schwierigere Teil des Weges liegt noch vor uns.
