

**Zur Frage der Rassenpersistenz bei Ammoniten.**  
**Eine Erwiderung.**  
**Von C. Diener.**

Eine Diskussion wissenschaftlicher Streitfragen führt wohl nur ausnahmsweise zu dem Erfolge, daß einer der beiden Gegner von der Unhaltbarkeit seines Standpunktes überzeugt wird. Gleichwohl vermag sie dadurch anregend und nützlich zu wirken, daß sie das Interesse der Fachgenossen auf eine umstrittene Frage lenkt und durch eine allseitige Beleuchtung zu deren Klärung beiträgt. Im vorjährigen Centralblatt (p. 577) habe ich gegen STEINMANN'S Erklärungsversuch des organischen Entwicklungsganges Einspruch erhoben und einige, wie ich glaubte, schwerwiegende Beweise an typischen Beispielen aus der Stammesgeschichte der Ammoniten vorgebracht. Ich halte mich daher den Lesern des Centralblattes gegenüber für verpflichtet, zu der kürzlich (No. 7, 8) veröffentlichten Erwiderung STEINMANN'S Stellung zu nehmen. Es handelt sich hier um einen Streit der Meinungen nicht so sehr über die Tatsachen selbst als über Methoden, die zur Ermittlung von Tatsachen als geeignet oder ungeeignet anzusehen sind, um eine Frage von großer prinzipieller Tragweite, die auf dem eng begrenzten Terrain der Stammesgeschichte der Ammoniten ausgetragen werden soll. Einen unmittelbar praktischen Erfolg dieser Polemik verspreche ich mir daher wenigstens insoferne, als sie allen Lesern die unüberbrückbare Kluft klar ersichtlich machen wird, die zwischen uns in der Bewertung jener Methode besteht, deren sich Herr STEINMANN bei der Ermittlung des phylogenetischen Zusammenhanges ausgestorbener Tierformen bedient.

Herr STEINMANN verfißt die Persistenz der Rassen bei den Ammoniten über die Rhät-Liasgrenze hinaus, die ich — in Übereinstimmung mit mehreren anderen Forschern — als eine kritische Epoche in der Stammesgeschichte der Ammoniten betrachte. Für mich sind eine große Anzahl blühender Stämme, u. a. die *Arcestidae*, an dieser fatalen Grenze ohne Hinterlassung von Nachkommen er-

loschen. Nach STEINMANN dagegen leben die nur scheinbar ausgestorbenen *Arcestidae* in der Kreide wieder auf. Ja selbst die einzelnen Rassen der *Arcestidae* persistieren in cretacischen Ammonitentypen, so *Arcestes* und *Joannites* in *Desmoceras*, *Latidorsella* und *Pachydiscus*, *Sphingites* in *Puzosia*, *Cladiscites* in den ungefurchten Arten von *Pachydiscus*, *Hypocladiscites* in *Haploceras*. Als Beweise für die genetische Verknüpfung der triadischen *Arcestidae* mit jenen Ammonitengattungen der Kreide werden ausschließlich Ähnlichkeiten in der äußeren Form und Lobenlinie geltend gemacht.

Zur Kennzeichnung meines Standpunktes in der Frage, inwieweit die Annahme phylogenetischer Beziehungen zwischen Ammonitengattungen berechtigt ist, die durch eine sehr große zeitliche Intermittenz getrennt sind, möchte ich zunächst auf die einschlägigen Erfahrungen eines so ausgezeichneten Ammonitenkenners wie NEUMAYR hinweisen. NEUMAYR (Stämme des Tierreiches, p. 113) sieht eine der größten Schwierigkeiten für die Ammonitensystematik darin, daß Formen von außerordentlicher habitueller Ähnlichkeit in augenscheinlich nicht näher miteinander verwandten Gruppen auftreten. „Es hat sich ergeben, daß z. B. innerhalb der großen Abteilung der Aegoceratiden in den verschiedensten Stämmen immer dieselben Skulpturtypen der Schale auftreten und daß jeder dieser Skulpturtypen fast immer von einer bestimmten Gestaltung des Gesamtumrisses und sehr oft auch der Entwicklung der Kammer-scheidewände begleitet ist.“ Er erörtert des weiteren, daß man die Hauptmasse der Ammoniten in eine Anzahl bestimmter Typen einteilen kann, die in den verschiedensten Gruppen immer wiederkehren, ohne deshalb auf eine nähere Verwandtschaft jener Gruppen hinzuweisen. „Ein solches Verhalten läßt nur eine einzige Art der Erklärung zu, daß nämlich der Organisation und Konstitution dieser Tiere entsprechend nur eine beschränkte Zahl von Abänderungsrichtungen in den genannten Merkmalen gegeben und möglich ist, welche, allerdings mit unendlicher Mannigfaltigkeit im einzelnen, immer wiederkehren, je nach der mechanischen Einwirkung, welche auf den Organismus stattfindet.“

Ich habe NEUMAYR's Erfahrung, daß die gleichen Skulptur- und Lobentypen in ganz getrennten Ammonitenstämmen sich wiederholen, weil die Zahl der möglichen Variationen eine beschränkte ist, so vielfach bestätigt gefunden, daß ich dem Auftreten ähnlicher Merkmale bei zeitlich weit abstehenden Ammonitenformen jeden phylogenetischen Wert absprechen muß. Wenn die von STEINMANN namhaft gemachten Kreideammoniten den triadischen Vertretern der *Arcestidae* noch viel ähnlicher wären, als sie tatsächlich sind, so würde ich in einer solchen Ähnlichkeit nur eine Konvergenz, aber noch lange keinen Beweis für eine stammesgeschichtliche Verknüpfung beider Gruppen sehen, ehe eine

derartige Verknüpfung nicht durch die Entdeckung von Zwischengliedern wahrscheinlicher gemacht worden ist.

Herr STEINMANN ist im Irrtum, wenn er (p. 228) sich darüber wundert, daß ich die von ihm hervorgehobenen „klaren Beziehungen“ zwischen triadischen Arcestiden und ihren angeblichen cretacischen Nachkommen nicht gesehen habe und sein Hinweis auf den Ausspruch MARCEL BERTRAND's: „Um die Dinge zu sehen, muß man sie für möglich halten“, trifft in diesem Falle nicht zu. Ähnlichkeiten sehe auch ich zwischen den verschiedensten triadischen, jurassischen und cretacischen Ammonitensippen, aber diese Ähnlichkeiten bedeuten mir nur sehr wenig, weil ich in vielen Fällen zu der Überzeugung gelangt bin, daß ihnen keinerlei phylogenetische Beziehungen entsprechen. Man muß sich nur vor Augen halten, daß in die Aufstellung paläontologischer Stammbäume sich ein hypothetisches Element selbst dann einschleicht, wenn wir eine große Zahl von Formzuständen einer Tiergruppe, die in zeitlich unmittelbar aufeinanderfolgenden Erdschichten liegen, zu einer Entwicklungsreihe verbinden<sup>1</sup>. Dieses hypothetische Element wächst aber in dem Maße, als die Zahl jener Formzustände sich vermindert und ihre zeitliche Intermittenz sich vergrößert.

Die Methode, mancherlei Formzustände einer Tiergruppe zunächst auf Grund gewisser Ähnlichkeiten in eine stammesgeschichtliche Verbindung zu bringen, ist ja keineswegs neu. Sie ist im Gegenteil in den Anfangsstadien der phylogenetischen Untersuchung einer bestimmten Tiergruppe zunächst geübt worden. Als E. v. MOJ-SISOVICs seine Arbeiten über die Cephalopoden der Hallstätter Kalke begann, glaubte er alle Ammonitengattungen des Lias und Jura direkt von solchen aus der Trias ableiten zu können, die mit den ersteren weitgehende äußere Ähnlichkeiten aufwiesen. Erst später ist er von dieser Meinung zurückgekommen. Ebenso kennzeichnet der Versuch, die Wale auf *Ichthyosaurus* zurückzuführen, ein älteres, überwundenes Stadium phylogenetischer Forschung. In der Verfolgung einer Methode, die eine Übereinstimmung in einzelnen — zumeist sehr oberflächlichen — Merkmalen ohne weitere Gründe als Beweise für Stammeszusammengehörigkeit gelten läßt, wandelt also Herr STEINMANN keineswegs einsame Wege, sondern solche, die schon oft betreten, aber als in die Irre führend stets wieder verlassen worden sind<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> R. HERFTWIG, Lehrbuch der Zoologie 8. Aufl. Jena 1907. p. 25.

<sup>2</sup> Wenn ich in meiner Beschreibung des *Dielasma Latouchei* aus den permischen Kulingschiefern des Himalaya auf die Möglichkeit eines phylogenetischen Zusammenhanges mit der bekannten *Terebratula triangulus* des Tithon keine Rücksicht genommen habe — eine Unterlassung, die mir Herr STEINMANN zum Vorwurf macht —, so kann ich nur auf die häufige Rückkehr zu älteren Typen in Brachiopodengruppen von langer Lebensdauer hinweisen, deren starke Variabilität gleichwohl nur eine be-

Prüfen wir einmal, ob die von STEINMANN angeführten Kreideammoniten sich wirklich von triadischen Arcestiden ungezwungener ableiten lassen, als von anderen Formenkreisen. Gleich die erste Gattung *Desmoceras* gibt zu Bedenken Anlaß. Allerdings besteht eine äußere Ähnlichkeit zwischen *Joannites bathycolcos* BOECKH und *Desmoceras phyllimorphum* KOSSM., die STEINMANN auf p. 195 abbildet, aber derartige flache, fast glatte Schalen mit hohen Umgängen und zahlreichen stark geschwungenen Furchen finden sich in verschiedenen Ammonitensippen. Hätte Herr STEINMANN statt eines *Joannites* ein *Phylloceras* abgebildet, so würde die Übereinstimmung in allen äußeren Merkmalen mit *Desmoceras phyllimorphum* bei dieser Gattung noch viel schärfer hervortreten. Sagt doch KOSSMAT (Untersuchungen über die südindische Kreideformation, Beitr. z. Pal. u. Geol. Öst.-Ung. XI. p. 110) mit Recht von seiner indischen Art: „Der Habitus ist vollkommen der eines *Phylloceras*.“ Legt man auf die Ausbildung der Suturlinie größeres Gewicht, als auf die Schalenform, so hat man die Wahl, *Desmoceras* mit DOUVILLÉ und GROSSOUVRE an *Phylloceras* oder mit ZITTEL und HYATT an *Haploceras* anzuschließen. Es ist hier nicht der Ort, die Gründe zugunsten der einen oder anderen Ansicht näher auseinanderzusetzen. Worauf es mir ankommt, ist lediglich zu zeigen, daß, selbst wenn man nur die habituelle Ähnlichkeit berücksichtigt, für *Desmoceras* mindestens noch zwei Ammonitengruppen als Vorfahren in Betracht kommen, bei denen nicht wie bei *Joannites* die Schwierigkeit der zeitlichen Intermittenz besteht.

Während ich eine Ähnlichkeit von *Desmoceras* mit *Joannites* gerne zugeben will — allerdings ohne daraus die Notwendigkeit einer genetischen Verknüpfung abzuleiten, da eine solche nach anderen Richtungen sich ungezwungener ergibt —, bin ich außer Stande, die von STEINMANN betonte Übereinstimmung von *Sphingites* mit *Puzosia* zu sehen. Wie man die Suturlinie von *P. subplanulata* SCHLÜT. auf jene des *Sphingites Bronni* MOJS. zurückführen will, ist mir einfach unverständlich. Es heißt den Tatsachen offenbar Gewalt antun, wenn man die Loben der erwähnten *Puzosia* mit solchen von anderen Ammonitengruppen als *Haploceras* und *Gaudryceras* vergleicht. Ebenso wenig vermag ich eine Ähnlichkeit

schränkte Zahl von Formenmöglichkeiten bietet. Wer die Wiederholung des paläozoischen Typus von *Uncinulus* in der Gruppe der *Rhynchonella plicatilis* aus der Kreide oder des triadischen Typus *Halorella* in der Gruppe der *Rhynchonella Astieriana* kennt, der wird auch die Ähnlichkeit der beiden erwähnten Terebratuliden noch nicht im Sinne einer direkten Abstammung der einen von der anderen verwerten. Die Annahme iterativer Artbildung wie bei *Vola* liegt hier ungleich näher. Gerade die triadischen Brachiopoden bieten viele gute Beispiele dafür, wie ähnlich Arten aus systematisch weit voneinander abstehenden Gattungen (*Aulacothyris*, *Rhynchonella*, *Spirigera*) einander in ihren äußeren Merkmalen werden können.

zwischen *Pachydiscus* und *Cladiscites* zu finden. Der Habitus typischer Formen in diesen beiden Gattungen ist doch ein sehr verschiedener. Bei den wenigen mit Externskulptur — Radialrippen, die aber dann stets mit Spiralstreifen kombiniert sind — ausgestatteten Cladisciten abgeflachte Flanken und sehr enger Nabel, bei *Pachydiscus* stark gewölbte Flanken mit weitem Nabel. Worin soll da die angeblich weitgehende Übereinstimmung bestehen? Auch von der „Übereinstimmung bis ins kleinste Detail“, die STEINMANN im Bau der Suturlinien erkennt, vermag ich nichts zu sehen. Bei oberflächlicher Betrachtung mögen die letzteren in beiden Gattungen ähnlich erscheinen, allein bei näherer Untersuchung ergibt sich, daß wohl die Sättel, nicht aber die Loben nach dem gleichen Plane angelegt sind. Bei *Pachydiscus* enden alle Loben mit mittelständigen, auffallend tief hinabreichenden Spitzen, bei *Cladiscites* ist der Lobengrund viel breiter, eine größere Zahl von Endspitzen steht auf gleicher Höhe und zumeist erhebt sich ein großer mittelständiger Zacken aus dem Lobengrunde und teilt diesen in zwei mehr weniger symmetrische Hälften. Ähnlich sind die Loben von *Cladiscites* und *Pachydiscus* nur insoferne, als sie sehr reiche Zerschlitzung aufweisen, aber wenn man von dem Beiwerk der Verästelungen absieht und den Verlauf der Hauptäste ins Auge faßt, so ergibt sich ein wesentlich verschiedenes Bild. Übrigens stehen *Desmoceras*, *Puzosia* und *Pachydiscus* einander so nahe, daß ich vorläufig gar keinen Grund sehe, ihre genetische Zusammengehörigkeit in Zweifel zu ziehen. Es heißt wahrlich den Standpunkt einer polyphyletischen Entstehung unserer systematischen Kategorien maßlos übertreiben, wenn man eine natürliche Gruppe wie *Pachydiscus* ohne irgendwelche Beweisgründe derart zerreißt, daß die ungefurchten und gefurchten Arten auf ganz verschiedene Vorfahren (*Cladiscites* und *Arcestes*) bezogen werden. Mit Recht tadelt STEINMANN (p. 230) die blinde Gattungsfabrikation in der Systematik der Ammoniten, aber ich glaube, daß die unmotivierte Zerreißung einer natürlichen Einheit wie *Pachydiscus* einem Einblick in den phylogenetischen Zusammenhang der Ammonitensippen ebensowenig förderlich ist.

Diese Zerreißung erscheint um so willkürlicher, als sie lediglich der vorgefaßten Idee einer Rassenpersistenz zuliebe vorgenommen wird. Fragen wir nun einmal, welche Rassenmerkmale von *Cladiscites* in *Pachydiscus* persistieren! In der Aufblähung der Flanken erinnert nur eine triadische Form (*Paracladiscites indicus* Mojs.) an *Pachydiscus*. Alle anderen Cladisciten, auch jene mit sehr breitem Querschnitt, haben deutlich abgeflachte Flanken. Der Nabel ist ausnahmslos sehr eng, fast geschlossen, bei *Pachydiscus* weit. *Pachydiscus* ist zumeist kräftig skulpturiert. Bei *Cladiscites* tritt eine schwache Radialskulptur nur ausnahmsweise auf. Die bezeichnenden Merkmale eines typischen *Pachydiscus* finden sich

bei *Cladiscites* entweder überhaupt nicht oder, wenn ausnahmsweise eines jener Merkmale vorhanden ist, so steht es einer Kombination der übrigen, bei *Pachydiscus* nicht auftretenden Merkmale gegenüber. Die Unterschiede im Bau der Loben habe ich bereits hervorgehoben. Was bleibt da von der angeblichen Rassenpersistenz der Cladisciten in *Pachydiscus* noch übrig?

Selbst zwischen zwei so verschiedenen Gattungen wie *Hypocladiscites* und *Haploceras* sieht STEINMANN Ähnlichkeiten, die ihm auf eine phylogenetische Verknüpfung hinweisen. Das einzige Merkmal, in dem eine Übereinstimmung besteht, ist die subseriale Anordnung der Lobenelemente. Aber es geht doch nicht an, aus einem Komplex disparater Merkmale ein einzelnes herauszugreifen und als Beweis für eine Stammeszusammengehörigkeit zu verwerten. Das ist jene Methode, die in ihrer äußersten Konsequenz zu der Ableitung der Kasuare von *Ceratosaurus*, der Walrosse von *Dinoceras* oder der *Glyptodontia* von den Schildkröten führt. Von zwei Formen, die in dem Verhältnis direkter Deszendenz stehen, muß die eine in allen ihren Merkmalen als ein natürliches Fortbildungsprodukt der anderen erscheinen. Einer solchen Voraussetzung entsprechen *Hypocladiscites* und *Haploceras* gewiß in viel geringerem Maße als *Oppelia* und *Haploceras*. Die beiden letzteren Gattungen sind, wie schon ZITTEL betont, auf das engste miteinander verknüpft.

Wenn ich die *Desmoceratidae* (mit Einschluß von *Pachydiscus*) an *Haploceras* beziehungsweise *Oppelia* und die letztere Gattung über *Harpoceras* an *Arietites* anzuschließen versuche, so folge ich darin allerdings der alten Methode, „in der gewohnten Weise überall an wenig ältere Formenkreise anzuknüpfen“. Herr STEINMANN versagt dieser, für geistreiche Spekulationen freilich zu einfachen Methode seine Billigung und schließt seine Kritik mit dem Satze: „Sollte es DIENER dabei wirklich gelungen sein, *Harpoceras* aus *Arietites* und *Oppelia* aus *Harpoceras* abzuleiten, so können wir der Veröffentlichung dieses Ergebnisses mit gespanntem Interesse entgegensehen“ (p. 194). Dieser Satz fordert das harte Urteil, das JAEKEL in dieser Zeitschrift über die Arbeitsweise STEINMANN'S ausgesprochen hat, geradezu heraus. Herrn STEINMANN ist offenbar nur ein Lapsus calami unterlaufen, als er mir die Entdeckung der genetischen Verknüpfung von *Arietites* und *Harpoceras* zuschrieb, denn ich kann unmöglich annehmen, daß einem Forscher, der über die Phylogenie der Ammoniten schreibt, eine Abhandlung wie die Monographie der Harpoceraten von E. HAUG (N. Jahrb. f. Min. etc. Beil.-Bd. III. 1885) unbekannt geblieben sei. Nachdem schon NEUMAYR (Zeitschr. deutsch. geol. Ges. 27. 1875. p. 907, 908) auf die Schwierigkeit der Trennung gewisser Harpoceraten von *Aegoceras* und *Arietites* aufmerksam gemacht hatte, ist von HAUG der polyphyletische Charakter der Gattung *Harpoceras* (im weiteren Sinne) mit guten Gründen verfochten worden. Er hat gezeigt, daß

*Hildoceras* und *Lillia* in *Arietites* wurzeln und seine Beobachtungen sind später von GEYER (Abhandl. k. k. geol. Reichsanst. 15. Heft 4. p. 73) an zahlreichen Formen aus dem Mittellias des Schafberges bestätigt worden. Beiden Forschern ist es gelungen, „geologisch aufeinanderfolgende, in der äußeren Gestalt ziemlich nahestehende Formen derart in Beziehung zu bringen, daß das Hervorgehen der jüngeren aus den älteren Arten mindestens sehr wahrscheinlich wird“. Das Studium des reichen Materials der Münchener paläontologischen Staatssammlung brachte HAUG und SUTTNER (N. Jahrb. f. Min. etc. 1887. 2. p. 120) zu der Überzeugung, „daß die echten Harpoceraten direkt von *Arietites* abstammen“. An den Harpoceraten des mittleren Lias hat GEYER „die unmerklichen Übergänge der Gattungscharaktere“ nachgewiesen.

Wenn Forscher, wie FLEISCHMANN, sich allen descendenztheoretischen Beweisversuchen gegenüber ablehnend verhalten, so kann ich diesen Standpunkt zwar nicht teilen, wohl aber verstehen. Unbegreiflich jedoch erscheint es mir, daß ein überzeugter Descendenztheoretiker wie STEINMANN, der noch dazu für die Paläontologie die entscheidende Stimme in allen phylogenetischen Fragen reklamiert, die Bedeutung paläontologischer Beweisgründe so gering einschätzt, wie in der Frage der Herkunft von *Harpoceras*. Von zwei Ammonitengattungen dominiert die eine (*Arietites*) im unteren, die andere (*Harpoceras*) im oberen Lias. In der kritischen Grenzregion des mittleren Lias trifft man Formen, die in Gestalt, Skulptur und Suturlinie derart zwischen beiden Gattungen stehen, daß ihre systematische Stellung kontrovers ist und daß „Formenreihen“ im Sinne WAAGEN's von der einen Gattung zur anderen eine Brücke schlagen. Da stärkere Wahrscheinlichkeitsbeweise für den genetischen Zusammenhang von zwei Formzuständen einer Tiergruppe uns in der Paläontologie leider nicht zu Gebote stehen, muß man wohl fragen, welcher Art von Beobachtungstatsachen Herr STEINMANN eine Beweiskraft auf descendenztheoretischem Gebiete zugesteht. Eine Umbildung der Richthofenien und Hippuriten in Tunicaten oder der Trilobiten in Panzerfische hält er für möglich, aber vor der Umbildung von *Arietites* in *Harpoceras* verschließt er die Augen, weil der triadische *Discotropites* nicht aussterben darf, sondern in *Harpoceras* persistieren muß. Da ist der Ausspruch BERTRAND's, man müsse die Dinge für möglich halten, um sie zu sehen, wohl kaum am Platze. Um phylogenetische Beziehungen zwischen *Discotropites* und *Harpoceras* zu sehen, mußte ich nicht nur eine Brille von bestimmter Färbung aufsetzen, sondern auch durch Scheuklappen das Gesichtsfeld so weit einschränken, daß die klaren Beziehungen zwischen *Harpoceras* und *Arietites* meinem Auge verdeckt bleiben.

Daß auch über die phylogenetischen Beziehungen zwischen *Oppelia* und *Harpoceras* eine ausgebreitete Literatur existiert, die

bis auf die bekannte Arbeit WAAGEN's über *Oppelia subradiata* aus dem Jahre 1869 zurückgeht, brauche ich denjenigen, die dem Studium jurassischer Ammoniten nähergetreten sind, wohl nicht zu sagen.

Gegen die von mir behauptete Verarmung der Ammonitenfauna zur Zeit der rhätischen Stufe und der obersten Kreide führt Herr STEINMANN den mit Recht beliebten Einwand der Unvollständigkeit der paläontologischen Überlieferung ins Feld. Warum er einen solchen Einwand in bezug auf die jüngsten Kreidesedimente macht, ist mir unerfindlich. Ob ich mir vorstelle, daß die Ammoniten gegen das Ende der Kreideepoche wirklich erlöschen oder daß sie, wie STEINMANN annimmt, zu nackten Oktopoden werden, indem sie ihre Schalen abstreifen, in beiden Fällen muß eine zunehmende Verarmung der marinen Absätze an Ammonitenschalen resultieren. Wenn aber Herr STEINMANN auch für die rhätische Stufe verlangt, daß man mit dem Urteil über eine Verarmung der Ammonitenfauna bis zu der Entdeckung einer reichhaltigen Cephalopodenfazies warten solle, so ist zu bemerken, daß gewisse rhätische Ablagerungen in der Osterhorngruppe und bei Garmisch ebenso reich an Ammoniten sind, als manche Unterstufen der norischen und ladinischen Stufe und daß die scharfe, von POMPECKJ nachgewiesene Grenze zwischen den Ammonitenfaunen des Rhät und des tiefsten Lias nicht durch den unvollständigen Stand unserer Kenntnis cephalopodenführender Ablagerungen aus jener Epoche erklärt werden kann. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnis der rhätischen Ammonitenfauna ist jenem unserer Kenntnis der permischen Cephalopoden nach — nicht vor — der Entdeckung der Artinsk- und Sosioschichten (STEINMANN, l. c. p. 231) gleichzustellen. Von einer Verarmung der Ammonitenfaunen in der Zeit des Rhät und des Maestrichtien darf man mit demselben Recht sprechen, wie von einer Verarmung der Trilobitenfauna im Mittel- und Oberdevon. Wenn STEINMANN annimmt, daß wir nur den tausendsten Teil der Absätze des Maestrichtien kennen, dann gilt diese Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis genau ebenso auch für das Danien. Wenn man daher im Danien *Nautilus* noch in großen Mengen findet, aber die in älteren Kreideschichten unter ganz gleichen Bedingungen vorkommenden Ammonitenschalen nicht mehr, so darf man aus diesem Fehlen auf ein Erlöschen oder zum mindesten auf eine zunehmende Seltenheit der Ammoniten schließen.

Daß trotz der Lückenhaftigkeit der Sedimente die uns bekannte Fauna in vielen Fällen ein gutes Bild des tatsächlichen Entwicklungszustandes der Tierwelt überliefert hat, ist von J. WALTHER an dem Beispiel der cambrischen Meeresfauna in treffender Weise erörtert worden.

Ich halte daher an der Forderung fest, daß die von STEINMANN angenommene Umbildung gewisser Ammonitenschalen in die

Schale des *Argonauta*-Weibchens durch den Nachweis vermittelnder Zwischenformen wahrscheinlich gemacht werde, ehe man ihr einen größeren Wert als den einer geistreichen Spekulation zugesteht. Ich kann die nackten Oktopoden nicht als die Produkte einer natürlichen Fortbildung der Ammoniten betrachten, weil mir die Reduktion der Schale mit der bei den Ammoniten tatsächlich zu beobachtenden Entwicklungstendenz (Verengung des Peristoms, zunehmende Verzweigungen des Haftmuskels) im Widerspruch zu stehen scheint. Herr STEINMANN legt besonderen Wert darauf, daß die drei heute bekannten *Argonauta*-Arten sich nach ihrer Schalenskulptur in entsprechende Ammonitengruppen der Oberkreide einfügen. Ich möchte noch weiter gehen und behaupten, daß selbst alle noch zu entdeckenden *Argonauta*-Arten in ihrer Schalenskulptur sich an bestimmte Ammonitensippen anschließen dürften, weil die Ornamentierung der Ammonitenschalen die bei den letzteren überhaupt vorhandenen Skulpturmöglichkeiten erschöpft. Es ist daher selbstverständlich, daß ein einer Ammonitenschale ähnliches Cephalopodengehäuse die Skulptur irgend einer oder auch mehrerer Ammonitengruppen nachahmt. Eine Beweiskraft in deszendenztheoretischer Richtung kann daher dieser Tatsache ebensowenig zukommen, als der Annahme, die *Argonauta*-Schale sei das Produkt einer langen Schalenumbildung, einer Annahme, die von jenen Zoologen nicht geteilt wird, die in der Schale von *Argonauta* eine der Schale anderer Cephalopoden keineswegs homologe Erwerbung des *Argonauta*-Weibchens sehen.

Herr STEINMANN äußert sein Erstaunen darüber, daß bei den Erörterungen, die sich über seine Lehre von der Rassenpersistenz entsponnen haben, gegen die Verknüpfung weit auseinander liegender Formen das Zeitintervall selbst als Gegengrund verwertet wird. Er wirft die Frage auf, wie groß die Intermittenz sein müsse, um die Annahme eines phylogenetischen Zusammenhanges zwischen ganz ähnlichen Formen zu gestatten und weist auf die Übereinstimmung der lebenden mit cretacischen Salenien, der heutigen mit der turonen *Cystispongia* hin. Gerade diese Frage verrät die deduktive Grundlage der ganzen Behandlung des Problems der Rassenpersistenz durch STEINMANN. Eine exakte Basis für die Antwort auf seine Frage kann selbstverständlich nur auf empirischem Wege gewonnen werden. Die Bedeutung der Intermittenz muß für jede Tiergruppe durch die Erfahrung festgestellt werden. Wenn durch eine Reihe von Beobachtungstatsachen die Persistenz aller Merkmale durch sehr lange Zeiträume bei einer Gattung wie *Cidaris* festgestellt worden ist, wird die Bedeutung einer Intermittenz sehr eingeschränkt. Auch unter den Ammoniten gibt es persistente Typen wie *Phylloceras*, aber die Erfahrung lehrt, daß hier eine Ausnahmserscheinung vorliegt, deren Verallgemeinerung nicht statthaft ist. In den meisten Ammonitenstämmen ist Formenunbeständig-

keit und rasche Umbildung so sehr die Regel, daß eine Intermittenz hier ganz anders bewertet werden muß, als bei *Cidaris* oder *Salenia*. Man darf daher bei den Ammoniten nur an wenig ältere Formenkreise anknüpfen, wenn man nicht die Möglichkeit der Konvergenz oder iterativen Artbildung außer acht lassen und sich dadurch der Gefahr grober Irrtümer aussetzen will.

Auf die beiden eben erwähnten Möglichkeiten nimmt STEINMANN's phylogenetische Methode gar keine Rücksicht. Aber auch in der Ablehnung der Konvergenzerscheinungen ist er nicht konsequent geblieben. Die Balaniden läßt er zweimal aus getrennten Abteilungen der Crustaceen hervorgehen. Warum — darf man da fragen — werden gerade in diesem Falle die cretacischen Balaniden nicht als Nachkommen der paläozoischen betrachtet? Wenn sonst die zeitliche Intermittenz kein Hindernis für eine direkte phylogenetische Verknüpfung abgibt, welcher zwingende Grund liegt für eine stammesgeschichtliche Trennung der devonischen und rezenten Balaniden vor? Warum wird *Richthofenia* von STEINMANN bei den *Productidae* belassen und warum ist gerade bei dieser Form die weitgehende Ähnlichkeit des Gerüsts mit jenem gewisser *Tetracoralla* kein von den letzteren überkommenes, stammesgeschichtliches Erbe, also doch wohl auf Konvergenz beruhend?

Trotz STEINMANN's Methode „die augenblicklichen oder bleibenden Lücken zu überbrücken“, bleibt also der Ausspruch SCHLOSSER's zu Recht bestehen, das größte Hindernis für die Aufstellung beweiskräftiger Stammesreihen dort, wo ein reiches Fossilmaterial vorliegt, sei die Unfähigkeit zu einer sicheren Entscheidung, ob eine Übereinstimmung in wichtigen Merkmalen auf Konvergenz oder auf wirklicher phylogenetischer Verwandtschaft beruhe.

Was mich und wohl auch manche meiner Kollegen in der Verkündigung der Lehre von der Rassenpersistenz am wenigsten sympathisch berührt hat, ist die Art, in welcher Herr STEINMANN die seiner Meinung entgegenstehenden Tatsachen ignoriert. Bleiben wir bei dem enger begrenzten Gebiete unserer Diskussion, der Phylogenie der Ammoniten, so ist es bezeichnend, daß Herr STEINMANN es gar nicht der Mühe wert erachtet, auf eine Widerlegung der bisher verbreiteten Ansichten über die Abstammung aller jener Sippen des Jura und der Kreide einzugehen, die er nunmehr (p. 227) direkt von triadischen Vorfahren ableiten will. Die Anschauungen NEUMAYR's, die ich in der Einleitung zu diesem Aufsatz zitiert habe, sind jenen STEINMANN's über Rassenpersistenz bei Ammoniten gerade entgegengesetzt. Natürlich steht es jedem Forscher frei, eine abweichende Meinung zu vertreten, aber Erfahrungen, wie sie eine Autorität vom Range NEUMAYR's auf Grund vieljähriger Beobachtungen gesammelt hat, scheinen mir doch zum mindesten eine Widerlegung zu verdienen. Ebenso hätte es mich interessiert, die Gründe zu erfahren, warum die von HAUG, ZITTEL

und vielen anderen Paläontologen vertretene Stammeszusammengehörigkeit von *Arietites*, *Harpoceras* und *Oppelia* nicht bestehen soll. Die Mitteilung beweiskräftiger Beobachtungstatsachen hätte überzeugender gewirkt als der Prophetenton der Offenbarung einer neuen wissenschaftlichen Heilslehre.

So entschieden ich STEINMANN's Lehre von der Rassenpersistenz bekämpfe, so gerne will ich die Anregung anerkennen, die er durch seine Kritik des gegenwärtigen Standes der phylogenetischen Forschung in der Paläontologie gegeben hat. Daß dieser Stand ein unbefriedigender ist, gebe ich rückhaltslos zu, ich verschließe mich auch keineswegs der Einsicht, daß der Entwicklungsgang der organischen Welt eine ganze Reihe ungelöster Probleme aufweist, aber ich glaube nicht, daß STEINMANN's phylogenetische Methode uns einer Lösung dieser Probleme näher bringt. Was wir brauchen, sind nicht neue Hypothesen sondern neues Tatsachenmaterial. Nur aus einer Erweiterung des letzteren können sich neue, fruchtbare Gesichtspunkte ergeben. Man muß die Geduld haben, die einzelnen Linien zusammengehöriger Formenreihen Schritt für Schritt — nicht in Sprüngen über Formationsstufen oder Epochen hinweg — zu verfolgen und die Willensstärke, auf das Haschen nach Sensationseffekten zu verzichten.

Da Herr STEINMANN an den Schluß seiner Erwiderung einen Ausspruch GOETHE's setzt, so will auch ich diese Polemik mit einem Zitat aus GOETHE schließen: „Viele schaffen und künsteln sich neue Theorien, um ihre Mittelmäßigkeit als bedeutend ausgeben zu können“. Herr STEINMANN hat so große wirkliche Verdienste um seine Wissenschaft, daß er es wahrlich nicht nötig hätte, sich dem Verdacht auszusetzen, dieser Ausspruch GOETHE's könne auch für ihn gelten.

---