

Paläontologie und Abstammungslehre

Von

Dr. Karl Diener

Professor an der Universität Wien

Mit 9 Abbildungen



Leipzig

G. J. Göschen'sche Verlagshandlung

1910

**Alle Rechte, insbesondere das Übersetzungsrecht,
von der Verlagshandlung vorbehalten.**

Druck der Spamerschen Buchdruckerei in Leipzig.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	5
Der Entwicklungsgedanke in der Paläontologie	7
Der Artbegriff in der Paläontologie und in den biologischen Wissenschaften	15
Die systematischen Kategorien. Natürliche und künst- liche Systematik	22
Die Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung	28
Die Korrelation der Organe im Tierkörper	33
Die cambrischen und präcambrischen Faunen	37
Die Bedeutung der primitiven Merkmale und der Kollektiv- typen	41
Verbindungsglieder zwischen den größeren systematischen Kategorien des Tierreiches	49
Genealogische Formenreihen. Varietät und Mutation .	57
Stammesreihen und Stammbäume	62
Die Aufeinanderfolge der Faunen in der Erdgeschichte	68
Kurzlebige und persistente Typen	72
Stammesgeschichte und Entwicklungsgeschichte des In- dividuums (Phylogenie und Ontogenie)	76
Anpassung und Konvergenz.	81
Die kinetogenetische Methode in der Paläontologie. Reihen funktioneller Entwicklung	85
Die gerichtete Entwicklung (Orthogenesis) und das Spe- zialisationsgesetz.	92
Progressive und regressive Entwicklung	98
Kontinuierliche und explosive Entwicklung. Die Um- prägung der Faunen. Migrationen	103

	Seite
Die Unzerstörbarkeit der Spuren durchlaufener Entwicklungszustände	110
Iterative Artbildung	114
Die Regel der Größenzunahme in den Stammesreihen .	117
Einstämmige und vielstämmige Entwicklung	120
Erloschene Formengruppen	124
Die geographische Verbreitung der Säugetiere in ihren Beziehungen zur Paläontologie	129
Schlußbetrachtungen	132

Die Ermittlung der Stammesgeschichte, der Entwicklung und Umbildung der organischen Welt im Sinne der transformistischen oder Deszendenzlehre gilt mit Recht als eine der Hauptaufgaben der Paläontologie als der Lehre von den ausgestorbenen Lebewesen der Vorzeit. Inwieweit das zur Verfügung stehende Fossilmaterial der Paläontologie eine Lösung dieser Aufgabe ermöglicht, darüber gehen die Meinungen der Deszendenztheoretiker erheblich auseinander. In dem vorliegenden Büchlein soll der Versuch gemacht werden, den Stand der modernen Paläontologie dem Abstammungsproblem gegenüber darzulegen und dem Leser ein Urteil über den relativen Erkenntniswert der Fossilien für Fragen der Deszendenz zu ermöglichen.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Naturforscher hat sich die Überzeugung herausgebildet, daß die Abstammungslehre mehr sei als eine Arbeitshypothese von großem methodischen Werte, daß sie vielmehr ein gesichertes Fundament jeder naturwissenschaftlichen Forschung bilde. Aber auch unter jenen Forschern, die rückhaltlos auf der Basis der Deszendenzlehre stehen und eine stufenweise Entwicklung der Organismen beider Reiche von einfachen bis zu den höchsten Formen annehmen, zweifeln doch manche, daß der Versuch, diesen stufenweisen Aufstieg an dem historisch überlieferten Material tatsächlich zu erweisen, mit Erfolg unternommen werden könne.

Da die Lückenhaftigkeit des fossilen Materials, das den Sedimenten ihren historischen Inhalt verleiht, eine

vollkommene Rekonstruktion des hypothetischen Stammbaumes der Organismen von vornherein ausschließt, so handelt es sich im wesentlichen darum, die Licht- und Schattenseiten in objektiver Weise gegeneinander abzuwägen, die den paläontologischen Grundlagen der Abstammungslehre anhaften.

Ich habe mich in den nachfolgenden Darlegungen fast ausschließlich auf das Tierreich beschränkt, einerseits weil unsere Kenntnis der erloschenen Faunen weit aus umfassender ist als jene der fossilen Floren, andererseits weil mir nur auf dem Gebiete der Paläozoologie persönliche, auf eigene Beobachtungen gegründete Erfahrungen zu Gebote stehen.

Die Literatur über diesen Gegenstand ist sehr umfangreich, aber in Spezialwerken zerstreut. Eine zusammenfassende Darstellung findet sich in dem schönen Buche von D  p  ret: „Les transformations du monde animal“, Paris, Flammarion 1907*). Zur weiteren Orientierung m  gen noch die folgenden deutschen Publikationen genannt sein:

Koken, E., „Die Vorwelt und ihre Entwicklungsgeschichte“. Leipzig, Tauchnitz 1893.

Neumayr, M., „Erdgeschichte“. 2 Bde. Leipzig, Bibliograph. Inst. 1886. 2. Aufl. bearb. von V. Uhlig 1895.

Neumayr, M., „Die St mme des Tierreiches“. Wien und Prag, Tempsky 1889 (nurein Band erschienen).

Koken, E., „Pal ontologie und Deszendenzlehre“. Jena, G. Fischer 1902.

Walther, J., „Geschichte der Erde und des Lebens“. Leipzig, Veit 1908.

*) In deutscher   bersetzung von R. Wegener unter dem Titel „Die Umbildung der Tierwelt“ vom Schweizerbartschen Verlag in Stuttgart ver  ffentlicht (Mai 1909).

Angaben über die systematische Stellung und Beschreibungen der im Text erwähnten ausgestorbenen Tiergruppen findet der Leser in dem Bändchen „Paläontologie“ von R. Hoernes (Sammlung Göschen 1899). Für eine eingehendere Belehrung sei auf das „Handbuch der Paläontologie“ von K. A. v. Zittel (München und Leipzig, K. Oldenbourg 1876—1893, 4 Bde.) verwiesen.

Der Entwicklungsgedanke in der Paläontologie.

Von dem großen Pflanzenphysiologen J. Wiesner ist in geistvoller Weise auseinandergesetzt worden, daß in alle Fragen des Lebens und der Gestalt der Pflanzen und Tiere zwei Grundeigentümlichkeiten hineinspielen, das Beharrungsvermögen und das Veränderungsvermögen des Organismus, das Vermögen einer Art, ihresgleichen hervorzubringen, und jenes, sich individuell oder in begrenzter Abänderung auszubilden.

Die naturgesetzliche Bedeutung des Beharrungsvermögens der Lebewesen erkannt zu haben, ist das unsterbliche Verdienst Linnés. Auf der Erkenntnis einer Umwandlungsfähigkeit der Organismen beruht der transformistische Gedanke einer stufenweisen Entwicklung der organischen Reiche. Die Abstammungslehre in ihrer allgemeinsten Fassung besagt, daß höheres organisches Leben im Verlaufe der Erdgeschichte aus niedrigerem hervorgegangen, daß jeder zeitlich jüngere Organismus der abgeänderte Nachkomme eines älteren Vorfahren sei, daß die heute und in der Vorzeit lebenden Wesen miteinander durch eine von Gesetzen geleitete Entwicklung in einem genetischen Zusammenhange stehen.

Die Vorbedingung einer wissenschaftlichen Behandlung der Frage nach der Entstehung und den Wechselbeziehungen der Faunen und Floren in den verschiedenen Abschnitten der Erdgeschichte war eine Kenntnis dieser Faunen und Floren. Vor der Begründung der wissenschaftlichen Paläontologie durch Cuvier konnte der Entwicklungsgedanke nur eine rein philosophische Bedeutung besitzen, während für eine Lehre, daß die Stufenfolge der Organismen durch reale Entwicklung entstanden sei, der feste Boden der Beobachtung noch vollständig fehlte.

Die transformistische oder Abstammungslehre ist von J. de Lamarck ausgegangen, der der älteren Lehre Linnés*), daß jede Art durch einen besonderen Schöpfungsakt entstanden sei, jene einer Verknüpfung der einzelnen Arten durch direkte Deszendenz bei gleichzeitiger allmählicher Umbildung gegenüberstellte. Er betonte insbesondere den Einfluß des Bedürfnisses, der Gewohnheit und der Übung der Organe auf die Umgestaltung und Vervollkommnung der Lebewelt, während sein gleichgesinnter Kollege Geoffroy St-Hilaire dem Einfluß der wechselnden Umgebung eine größere Bedeutung zuschrieb.

Keiner dieser beiden Vorkämpfer der Entwicklungslehre fand bei den zeitgenössischen Naturforschern für diese neuen Hypothesen einen geeigneten Boden. Ihre schwerfälligen, dogmatischen Schriften, in denen Beobachtungstatsachen nur eine untergeordnete Rolle spielen, waren nicht imstande, den Widerstand der herrschenden Lehrmeinung von der Unveränderlichkeit der Art und

*) Linné selbst hat die absolute Unveränderlichkeit der Art keineswegs behauptet, die Möglichkeit einer Umbildung der Organismen jedoch nur in sehr diskreter Weise ausgesprochen.

der scharfen Abgrenzung der einzelnen Schöpfungsperioden zu brechen, der in Cuvier ein glänzender Vertreter erstanden war. In noch schärferer Form als von Cuvier, der schon auf die Bedeutung der Wanderungen bei der Erneuerung der Faunen hinwies, wurde die Katastrophentheorie, die Lehre von dem Ersatz der am Ende jeder großen Periode in der Erdgeschichte durch allgemeine Umwälzungen (Kataklysmen) vernichteten Fauna durch eine Neuschöpfung, von den Nachfolgern des großen französischen Forschers: A. d'Orbigny, Agassiz, d'Archiac, Barrande vertreten. Das Gewicht der damals bekannten Beobachtungstatsachen schien so entschieden zugunsten dieser Theorie der aufeinanderfolgenden Neuschöpfungen zu sprechen, daß die transformistischen Ideen in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts auch bei solchen Forschern keine Beachtung fanden, die weder an eine starre Konstanz der Arten noch an universelle Kataklysmen glaubten.

Um die transformistische oder Abstammungslehre zum Range einer wissenschaftlich verwertbaren Theorie zu erheben, mußten zunächst zwei Forderungen erfüllt sein. Es mußte einerseits die Veränderlichkeit der Art bewiesen und gezeigt werden, daß aus den bestehenden Formen sich neue entwickeln können. Es war aber andererseits ebenso notwendig, den ununterbrochenen Zusammenhang des organischen Lebens durch alle Epochen der Erdgeschichte hindurch nachzuweisen und so den zwingenden Grund zu der Annahme von Neuschöpfungen zu beseitigen, der den Vertretern der Katastrophentheorie in den scharfen Schnitten zwischen den geologischen Formationen gegeben schien.

Die erste Forderung ist durch Darwins berühmtes Werk „Die Entstehung der Arten“ (1859) erfüllt worden,

das eine der größten Umwälzungen in den beschreibenden Naturwissenschaften hervorrief und den Sieg der Deszendenzlehre entschied. Darwin ist bei seinen Untersuchungen von den rezenten Formen ausgegangen. Er hat in überzeugender Weise gezeigt, daß ihnen eine Veränderlichkeit (Variabilität) zukommt, die durch geeignete Auslese zur Entstehung neuer Arten führen kann, aber er hat kein Beispiel für eine solche Umwandlung gegeben, die im Laufe der Erdgeschichte wirklich erfolgt ist. Sein einziger Versuch in dieser Richtung, eine phylogenetische Verknüpfung zwischen Menschen und Menschenaffen ersichtlich zu machen, ist charakteristisch durch den Gegensatz, der zwischen der ausgezeichneten vergleichenden Untersuchung der Merkmale beider Gruppen und dem vollständigen Mangel aller positiven, paläontologischen Anhaltspunkte für den wirklichen Stammbaum des Menschen besteht.

Gerade von seiten der hervorragendsten zeitgenössischen Geologen und Paläontologen hat daher Darwin ernsten Widerstand erfahren. Für die rasche Verbreitung der transformistischen Lehre in Deutschland fiel die Tatsache entscheidend ins Gewicht, daß kurz vorher Bronn durch seine sorgfältigen Untersuchungen über die wechselseitige Verkettung der Faunen in den verschiedenen Perioden der Erdgeschichte die Katastrophentheorie überwunden und gezeigt hatte, daß jene Faunen keineswegs in sich abgeschlossene, voneinander unabhängige Schöpfungen darstellen, sondern stets durch eine größere oder geringere Zahl durchlaufender, beziehungsweise sehr nahestehender Arten miteinander verknüpft sind.

Durch die geologischen Arbeiten Lyells und die paläontologischen Bronns war der Boden für die

transformistische Lehre vorbereitet worden, aber der Anteil, der der Paläontologie an dem Ausbau der neuen Lehre zufiel, war zunächst ein sehr bescheidener. Wohl hatte Darwin selbst die Notwendigkeit einer Bestätigung der Voraussetzungen seiner Selektionstheorie durch die wirkliche, in der paläontologischen Urkunde überlieferte Geschichte des Lebens gefühlt, aber weder die Selektionstheorie, noch eine der anderen an das Entwicklungsproblem anknüpfenden Theorien nehmen auf das paläontologische Material Rücksicht. Alle diese Theorien operieren mit den Begriffen der Vererbung, d. i. der Übertragung von Eigenschaften einer Generation auf die folgende, und der Variation, d. i. der Entstehung neuer Eigenschaften, die in der früheren Generation nicht vorhanden waren. Die Veränderlichkeit der Art (Variabilität) wird von Darwin als etwas in der Natur tatsächlich Bestehendes der Selektionstheorie zugrunde gelegt. Die Divergenz der Arten wird nach Darwin durch die akkumulative Wirkung kleiner Veränderungen infolge natürlicher und geschlechtlicher Zuchtwahl — Auslese, Überleben des Passendsten im Kampf ums Dasein — nach Lamarck infolge von Anpassung und funktioneller Selbstgestaltung der Organe erreicht, während die von Naegeli begründete, von Eimer selbständig ausgebildete Lehre von der zielstrebigen Entwicklung (Orthogenesis und Halmatogenesis) dem Organismus selbst innewohnende, ihrem Wesen nach verborgene Gründe für eine Umprägung in bestimmter Richtung zur Voraussetzung hat.

Obschon der Paläontologie bei der Entscheidung über den relativen Wert aller zur Erklärung der Evolution ersonnenen Hypothesen ein gewichtiges Wort zukommt, ist sie lange Zeit von den älteren biologischen

Wissenschaften, Zoologie und Botanik, ganz in den Hintergrund gedrängt worden. Ihre Mitwirkung am Ausbau der Abstammungslehre blieb zunächst auf die Aufgabe beschränkt, unter den erloschenen Formen nach Verbindungsgliedern zwischen den einzelnen, in ihren rezenten Vertretern weit voneinander abstehenden, systematischen Kategorien des Pflanzen- und Tierreiches zu suchen und so eine Bestätigung für die Realität der auf Grund zoologischer, vergleichend anatomischer und ontogenetischer Studien konstruierten Stammbäume zu liefern. Die geringe Berücksichtigung der Paläontologie gegenüber der ontogenetischen Forschungsrichtung hat vielleicht ihren schärfsten Ausdruck in den Schriften Haeckels gefunden, in dessen Stammbäumen wir an Stelle fossiler Formen überwiegend hypothetischen, dem Grundgedanken einer einstämmigen (monophyletischen) Entwicklung aller systematischen Einheiten entsprechenden Typen begegnen.

Zu einer wirksamen Kontrolle der aus einer allzu einseitigen Beobachtung an rezentem Material entsprossenen Evolutionstheorien und der Rekonstruktion einer Stammesgeschichte der Tierwelt ist die Paläontologie insbesondere durch die Arbeiten von Kowalewsky, Rütimeyer, Gaudry, Cope, Neumayr und K. v. Zittel befähigt worden. Die beiden ersteren haben die Veränderungen der Extremitäten und des Gebisses bei den Huftieren in meisterhafter Weise behandelt. A. Gaudry hat in seinen „Enchaînements du monde animal“ die genealogischen Beziehungen der Säugetiere festzustellen und unter dem Gesichtspunkte einer fortschreitenden Vervollkommnung der Lebewesen in der Geschichte jeder Formengruppe Stufen einer bestimmten Organisationshöhe zu ermitteln versucht.

Cope ist der geistige Führer des Neo-Lamarckismus geworden, zu dessen Anhängern die weitaus überwiegende Mehrzahl der amerikanischen Paläontologen gehört. Er hat insbesondere durch die Ausbildung der kinetogenetischen Methode glänzende Erfolge erzielt. Auf dem Gebiete der wirbellosen Tiere hat M. Neumayr bahnbrechend gewirkt. In seinem leider unvollendet gebliebenen Werke „Die Stämme des Tierreiches“ hat er wenigstens für einen Teil der wirbellosen Tiere den Gedanken, die Paläontologie durch ein Aufzeigen des wirklichen, aus dem fossilen Material erweisbaren Entwicklungsganges als Grundlage der Deszendenzlehre zu verwerten, in einheitlicher Weise durchgeführt. Unter allen paläontologischen Publikationen des vorigen Jahrhunderts ist jedoch keine, die sich an Bedeutung mit K. v. Zittels „Handbuch der Paläontologie“ messen kann. Ein Vortrag über „Ontogenie, Phylogenie und Systematik“, den Zittel im Jahre 1883 noch vor dem Abschlusse seines großen Werkes (1876—1893) auf dem Internationalen Geologenkongreß in Zürich gehalten hat, ist als eindringlicher Warnungsruf gegen die allzu spekulative Richtung in der Phylogenie bemerkenswert.

Von Werken eines lebenden Forschers soll an dieser Stelle nur eines genannt werden: Ch. Dépérets „Transformations du monde animal“ (Paris 1907), das eine zusammenfassende Darstellung des gegenwärtigen Standes der Paläontologie dem Abstammungsproblem gegenüber bietet.

Die moderne Paläontologie hat zahlreiche und gewichtige Beweise zugunsten der Abstammungslehre geliefert. Stammesreihen, die sich von einer Gattung zur anderen durch mehrere Stufen hindurch ohne Unterbrechung verfolgen lassen, und Verbindungsglieder

zwischen größeren systematischen Kategorien des Tierreiches hat sie allerdings nur in geringer Zahl aufgedeckt. Dagegen hat sie uns mit langen Reihen funktioneller Entwicklung und mit Kollektivtypen bekanntgemacht und wenigstens in einigen Fällen den philosophisch so bedeutsamen Parallelismus der Einzelgeschichte des Individuums und der Stammesgeschichte bestätigt. Auch die Beziehungen der geographischen Verbreitung rezenter Organismen und ihrer fossilen Vorläufer lassen nur unter dem Gesichtspunkte der Abstammungslehre eine vernünftige Erklärung zu.

Jener einseitigen, schweren Irrtümern unterworfenen Richtung in der phylogenetischen Forschung, die in der Zusammenstellung des Fossilmaterials zu genealogischen Formenreihen und vielfach verästelten Stammbäumen die Hauptaufgabe der Paläontologie erblickte, ist durch die kinetogenetische Methode eine einschneidende Korrektur zuteil geworden. Diese Methode hat es uns ermöglicht, eine Anzahl von Detailgesetzen oder besser gesagt von Regeln zu formulieren, die einiges Licht auf den Entwicklungsprozeß werfen, wenngleich ein allgemeines Gesetz, das die ununterbrochene Veränderung der Faunen regelt, uns vorläufig noch verborgen bleibt.

Zu einer direkten Beweisführung für die einheitliche Abstammung der Tierwelt reicht das paläontologische Material nicht aus. Dennoch ist unsere Überzeugung von der inneren Berechtigung der Abstammungslehre durch die Paläontologie ebensowohl gefestigt worden als durch ihre biologischen Schwesterwissenschaften. Daß die durch Untersuchungen in verschiedenen Wissensgebieten und nach verschiedenen Richtungen erzielten Ergebnisse nur in der Abstammungslehre eine einheitliche Erklärung

finden, erhebt die letztere zu dem Range einer mindestens überaus wahrscheinlichen Hypothese.

In dem großen Archiv, das uns die Natur selbst in den Erdschichten hinterlassen hat, liegt eine gesicherte Basis für die Erkenntnis der Stammesgeschichte der Tierwelt. Die Paläontologie hat uns reale Lebewesen kennen gelehrt, an deren einstiger Lebenstätigkeit kein Zweifel gestattet ist. Nur die Entdeckung der einzelnen Glieder der von der Theorie geforderten Ahnenreihen in fossilem Zustande vermöchte den exakten Beweis für die Richtigkeit jener kunstvoll konstruierten Stammbäume zu liefern, die der vergleichende Anatom und Embryologe aus dem Studium der rezenten Formen ableiten.

Der Artbegriff in der Paläontologie und in den biologischen Wissenschaften.

Der Begriff der Art oder Spezies ist nicht der gleiche bei rezenten und fossilen Organismen.

Die biologischen Arten sind physiologische Einheiten. Sie umfassen alle Individuen, die entweder morphologisch übereinstimmen oder übereinstimmen würden, wenn sie sich unter gleichen Einflüssen entwickelt hätten. Da es der Biologe mit einem lebenden Organismus zu tun hat, so kann er auch alle Lebensäußerungen desselben zur Charakterisierung der Art heranziehen.

Bei fossilen Organismen können nur morphologische Merkmale zur Trennung der Arten verwendet werden, weil sie allein der Beobachtung zugänglich sind. Für den Paläontologen besitzen alle Unterschiede, die sich an den erhaltungsfähigen Hartteilen der Organismen

nachweisen lassen, eine ungleich größere Bedeutung als für den Biologen, weil er auf die Ermittlung der zeitlichen Aufeinanderfolge ein Hauptgewicht legen muß und nur genau, in allen Details übereinstimmende Reste den stratigraphischen Anforderungen an Leitfossilien entsprechen. Die paläontologische Art muß, um diesen Zweck zu erfüllen, möglichst eng gefaßt sein. Sie ist keine physiologische, sondern eine deskriptive Einheit.

Wer evolutionistische Studien betreibt, muß diesen Unterschied zwischen der physiologischen Art in den biologischen Wissenschaften und der deskriptiven Art in der Paläontologie beachten.

Der Streit unter den Zoologen und Botanikern darüber, was gute Arten, Rassen und Varietäten seien, macht vor den fossilen Resten selbstverständlich nicht halt. Das Verschwimmen von Arten und Varietäten ineinander ist bei gewissen ausgestorbenen Formengruppen noch auffallender als bei lebenden. Aber hier so wenig als in den rezenten Faunen ist das Vorkommen von ineinander übergehenden Arten ein Beweis gegen die Realität der Art.

Auch der paläontologische Artbegriff kann nur auf empirischem Wege gewonnen werden. Weder der Artbegriff Linnés noch jener Darwins kann unmittelbar als Grundlage der paläontologischen Systematik dienen. Für Linné war die Art eine natürlich scharf umgrenzte Gruppe von Formen, deren Grenzen nach allen Seiten feststehen und im Laufe der Erdgeschichte keine Verschiebung erfahren haben. Nach Darwin würde es überhaupt keine Arten geben, wenn unsere Kenntnis der organischen Welt vollständig wäre; sie würden ohne Ausnahme durch Übergänge miteinander verbunden sein.

Sowohl Linnés als Darwins Artbegriff sind auf deduktivem Wege konstruiert worden. Bei der übergroßen Mehrzahl erloschener Organismen finden wir ebenso scharfe Grenzen zwischen den einzelnen Spezies als bei lebenden Formen. Es fehlt jeder Beweis, daß diese Grenzen nur Lücken in unserer Kenntnis entsprechen. Wie in den rezenten Faunen kennen wir auch in den ausgestorbenen Formengruppen von großer morphologischer Beständigkeit neben solchen mit auffallender Variabilität ihrer Merkmale. Auf der einen Seite zeigt sich morphologische Konstanz, auf der anderen morphologische Verschmelzung. Es gibt keinen für alle Formengruppen in gleichmäßiger Weise gültigen Artbegriff.

Waagen, der in seinen Arbeiten den Artbegriff außerordentlich enge faßt, betrachtet jede Form, die durch Beschreibung und Abbildung gekennzeichnet und von anderen unterschieden werden kann, als eine besondere Art. Auch Neumayr, der durchaus auf dem Boden der Selektionstheorie steht, meint, es brauche durchaus nicht alles in einer Spezies vereinigt zu werden, was durch Übergänge miteinander in Verbindung steht. Dacqué verlangt bei der Abgrenzung von Arten mit großer Variabilität der morphologischen Merkmale (Austern) vor allem eine Berücksichtigung der Entstehungsursache solcher Merkmale.

Wie in den biologischen Wissenschaften hat auch in der Paläontologie in vielen Fällen die taxonomische Unterscheidung etwas Künstliches. Es gibt zu enge und zu weite Diagnosen. Wenn man viele Individuen einer Formengruppe vor sich hat, so wird man mit der Artbegrenzung viel vorsichtiger verfahren müssen, als wenn nur wenige Exemplare zur Verfügung stehen. In dem

ersteren Falle pflegt man mehr die Unterschiede, in dem letzteren Falle die verbindenden Eigentümlichkeiten zu berücksichtigen.

In manchen Ordnungen und Familien unterliegt die Einreihung des Fossilmaterials in bestimmte Arten und deren Umgrenzung besonderen Schwierigkeiten. Die Productiden, Terebratuliden, Rhynchonelliden unter den Brachiopoden, die Ostreiden und Aviculiden unter den Muscheln, die Orthoceren unter den Nautiliden, die Meekoceratiden unter den Ammoniten, um nur einige solche Familien zu nennen, können einen Forscher zur Verzweiflung bringen, der ihre Vertreter in die Schranken der Systematik einzuzwängen versucht. Aber selbst unter den Wirbeltieren gibt es Formengruppen, bei denen die Auflösung in Arten eine ziemlich willkürliche und künstliche wird. Ein gutes Beispiel ist in dieser Richtung die Elefantengattung *Mastodon*, bei der die Höckerzähne, das bei der Artdiagnose zumeist in Betracht kommende Merkmal, vollständige Übergänge der verschiedenen Typen aufweisen.

Als die natürliche Grundlage des Systems betrachtet daher Dé p é r e t überhaupt nicht die in der Paläontologie fast allgemein zu enge gefaßten Arten, sondern die etwas größeren Formengruppen, die als Sektionen oder Untergruppen zusammengefaßt werden. In diesen systematischen Einheiten sind die sehr variablen und miteinander verschmelzenden deskriptiven Arten in der Regel zu gut geschlossenen Gruppen verbunden. Sie verhalten anderen Einheiten der gleichen Kategorie gegenüber sich unabhängiger als die Arten und ihre Grenzen lassen sich, von wenigen Ausnahmen abgesehen, schärfer bestimmen. Unter Voraussetzung eines genetischen Zusammenhanges würde der einer solchen Ein-

heit entsprechende Mutterorganismus zu dem Tochterorganismus sich verhalten, wie eine Linnésche Art zu der anderen.

Obwohl die Art oder vielleicht besser jene etwas größere systematische Einheit, die man als Sektion oder Untergattung zu bezeichnen pflegt, in der Paläontologie die reale Grundlage des Systems darstellt, spielt sie in der Abstammungslehre eine relativ bescheidene Rolle, weil es in den Stammesreihen nur ganz ausnahmsweise möglich ist, den Wahrscheinlichkeitsbeweis einer direkten genetischen Verknüpfung anders als von Gattung zu Gattung zu führen. Wir sind selten in der Lage, bestimmte Arten als Stammeltern einer Gruppe namhaft zu machen, wir müssen uns begnügen, die Verkettung eines Typus, der das sämtlichen Arten Gemeinsame in sich vereinigt, mit einem anderen Typus von ähnlicher Beschaffenheit anschaulich zu machen.

Das Genus — die Gattung — ist also jene systematische Kategorie, der in der Paläontologie die größte Bedeutung zukommt. Manche Naturforscher halten dies keineswegs für einen Nachteil. Jaekel z. B. spricht den Artmerkmalen überhaupt jeden Wert für die Entwicklung der höheren Einheiten ab. Er glaubt, daß jene morphologischen Charaktere, die man zur Trennung der Gattungen und der noch höheren systematischen Einheiten benützt, ganz unabhängig von der Speziesbildung entstehen, daß daher wohl die Führung einer Stammesreihe von Gattung zu Gattung gerechtfertigt ist, nicht aber eine solche von Art zu Art, außer innerhalb der wohlumgrenzten Gattung selbst.

Er gebraucht das Vergleichsbild des Stammbaumes, an dem die Gattungen durch die Zweige, die Arten durch die Blätter repräsentiert werden. „Wie die Blätter

vorübergehende Erscheinungen an dem langsam wachsenden Baume bilden, so sind die Arten die schnell wechselnden Bilder, in denen der jeweilige Entwicklungsstand der einzelnen Zweige in der Berührung mit der Außenwelt Gestalt gewinnt und zeitweilig einen festen Ausdruck findet.“ Das Wachstum des Stammbaumes selbst jedoch vollzieht sich in den Gattungen (den Zweigen), unabhängig von den Arten (den Blättern).

Man mag aber die Artbildung gegenüber der Entstehung von Gattungsmerkmalen noch so niedrig einschätzen, immerhin bleibt die Tatsache bestehen, daß auch das Auftreten neuer Gattungsmerkmale stets nur an Arten offensichtlich werden kann, weil es Typen einer Gattung ohne Artmerkmale nicht gibt. Gleichwohl muß sich die Paläontologie als Stütze der Abstammungslehre in der Regel begnügen, die verbindenden Brücken von Gattung zu Gattung, nicht von Art zu Art bzw. von Sektion (der Art im weiteren Umfang) zu Sektion zu schlagen. Das letztere läßt die Lückenhaftigkeit des Materials leider nur in Ausnahmefällen zu.

Diese Lückenhaftigkeit des Materials bringt es ferner mit sich, daß die verschiedenen in der paläontologischen Literatur vorkommenden Genus- und Speziesnamen keineswegs gleichwertig sind. Während in dem einen Falle diese beiden Namen ein Tier kennzeichnen, von dem wir alle erhaltungsfähigen Hartteile kennen, beziehen sie sich in einem anderen Falle auf einen einzelnen Backenzahn oder Extremitätenknochen. Für den Nachweis einer Stammesverwandtschaft verschiedener fossiler Formen ist es daher unerläßlich, bei jedem einzelnen Gattungsnamen festzustellen, inwieweit die Einbeziehung verschiedener Fragmente, die unter jenem Namen beschrieben wurden, in eine bestimmte Gattung

überhaupt gerechtfertigt ist. Das gilt vor allem für die Wirbeltiere, deren hoher deszendenztheoretischer Wert dadurch geschmälert wird, daß sehr viele Gattungen und Arten nur unvollständig bekannt sind. In den biologischen Wissenschaften, die es mit lebenden Organismen zu tun haben, bezieht sich der von Linné eingeführte lateinische Doppelname*) zumeist auf vollständig bekannte, jederzeit anatomisch und morphologisch der Erforschung zugängliche Geschöpfe. In der Paläontologie findet derselbe Doppelname gleichmäßig auf ganze Skelette wie auf Bruchstücke eines Einzelorgans Anwendung.

Die Bedeutung des Art- bzw. Gattungsbegriffes in der zoologischen und paläontologischen Literatur ist also in mehrfacher Hinsicht verschieden. In der Zoologie hat man es mit physiologischen, in der Paläontologie nur mit deskriptiven Einheiten zu tun. In der Zoologie bezeichnet der Linnésche Doppelname das ganze Tier, in der Paläontologie alle erhaltungsfähigen Teile ebensogut wie nur einen Teil derselben. Dem Zoologen bedeutet der Name *Hylobates syndactylus* den Gibbon mit der ganzen Summe wohlbekannter Eigenschaften, dem Paläontologen der Name *Griphopithecus* die abgebrochene Krone eines oberen Backenzahnes, die auf einen in allen übrigen Merkmalen unbekanntem Menschenaffen der Miozänzeit bezogen wird.

*) Er wird nur bei Formengruppen mit sehr großer Variabilität durch Hinzufügung eines dritten Namens ergänzt. Eine trinomische Nomenklatur hat auch in der Paläontologie in ähnlichen Fällen Anwendung gefunden.

Die systematischen Kategorien. Natürliche und künstliche Systematik.

Durch den Sieg der Abstammungslehre in den biologischen Wissenschaften ist das feste Gefüge der Linnéschen Systematik gesprengt worden. Seither gilt es als eine der vornehmsten Aufgaben paläontologischer Forschung, an Stelle des künstlichen ein wahrhaft natürliches System zu setzen, das die Verwandtschaft der durch Deszendenz miteinander verknüpften Organismengruppen zum Ausdruck bringen soll.

Liné hatte die Systematik in den beschreibenden Naturwissenschaften durch Einführung einer binären Nomenklatur begründet, in der die der Speziesbezeichnung vorangestellte Angabe des Gattungsnamens den Leser über die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Arten orientieren sollte. Aber Art und Gattung sowohl als die höheren Einheiten Familien, Ordnungen, Klassen galten den Nachfolgern Linés als in der Natur scharf begrenzte, unverrückbare Kategorien des Systems. Da der Systematik unter der Herrschaft der Grundsätze Linés lediglich die Aufgabe zufiel, eine Übersicht des ungeheuren Formenreichtums der Lebewelt zu ermöglichen, so wurde die Zusammenfassung bzw. Einteilung in einzelne Kategorien zumeist nach wenigen Merkmalen vorgenommen.

Unter dem Gesichtspunkt der Abstammungslehre betrachtet, die jeder organischen Form eine bestimmte, räumlich und zeitlich fixierte Stellung in einer Entwicklungsreihe zuwies, konnte eine solche Systematik nur als eine durchaus künstliche erscheinen. Es erhob sich daher die Forderung, die organischen Formen nach ihrer natürlichen Verwandtschaft zu ordnen. Im System

sollen die Verwandtschaftsbeziehungen der Tiere in kurzer und einfacher Form zum Ausdruck gelangen.

In die durch den Sieg des Entwicklungsgedankens notwendig gewordene Reform der zoologischen Systematik hat jedoch die Paläontologie bisher nur in sehr bescheidenem Maße eingegriffen. Bei den stammesgeschichtlichen Untersuchungen hat ihr die Zoologie, gestützt auf vergleichende Anatomie und Ontogenie, den Rang abgelaufen. Dieser geringe Einfluß der Paläontologie auf die Systematik ist jedoch keineswegs ausschließlich auf die historische Entwicklung der Naturforschung zurückzuführen. Auch wer den stammesgeschichtlichen Wert der Paläontologie höher anschlägt als jenen der älteren Nachbarwissenschaften, wird es begrifflich finden müssen, daß man der Systematik die rezenten Organismen als diejenigen zugrunde legt, von denen nicht nur einzelne erhaltungsfähige Bestandteile, sondern die ganze Anatomie, Physiologie, Embryologie und das Leben selbst der Beobachtung zugänglich sind.

Es muß ferner unumwunden zugegeben werden, daß für eine durchgreifende Reform der zoologischen Systematik auf Grund des von der Paläontologie gesammelten Tatsachenmaterials die Zeit noch lange nicht gekommen erscheint. Dieses Material ist bei weitem nicht ausreichend, uns den Bauplan zu enthüllen, der den historischen Werdegang des Lebens beherrscht. Wohl aber gestattet es uns, auf gewisse Mängel der Systematik hinzuweisen und der bei den Uneingeweihten verbreiteten Meinung entgegenzutreten, als würden alle unsere systematischen Einheiten auch natürliche Einheiten darstellen, die sich stammesgeschichtlich begründen lassen.

Die Wahrscheinlichkeit, daß eine systematische Kategorie eine natürliche, stammesgeschichtlich be-

gründete sei, d. h. daß sie nur solche Formen umfaßt, die in dem Verhältnis einer direkten Deszendenz zueinander stehen, wird um so geringer, je kleiner die Zahl der Merkmale ist, auf Grund deren die betreffende Kategorie aufgestellt worden ist.

Hierher gehört zunächst jede Zerlegung in Gruppen nach dem Schema der kontradiktorischen Gegensätze. Betrachten wir z. B. eine Einteilung der Brachiopodenfamilien der *Terebratulidae* und *Waldheimiidae* aus dem Jahre 1879, so sehen wir in derselben die Länge und Form des Armgerüstes als erstes, das Septum als zweites, die Zahnstützen als drittes Einteilungsmittel benützt. Es ergibt sich daraus folgende Tabelle:

1. Armgerüst lang oder kurz.
2. Armgerüst vollständig oder unvollständig ringförmig.
3. Mit oder ohne Mediansepten.
4. Mit oder ohne Zahnstützen.

Würde man diese Reihenfolge ändern, so würden sich auch Umfang und Begrenzung der 14 nach diesem Einteilungsprinzip unterschiedenen Gattungen sehr wesentlich ändern. Diese Klassifikation ist ohne Zweifel eine durchaus unnatürliche, die dem stammesgeschichtlichen Zusammenhange in keiner Weise Rechnung trägt.

Auch jene Kategorien, die auf Grund einseitiger Betonung eines einzelnen Merkmales aufgestellt worden sind, dürften nur selten natürlichen, stammesgeschichtlichen Einheiten entsprechen. Neumayr hat gezeigt, daß die große, seit der Juraperiode vollständig erloschene Abteilung ausgestorbener Brachiopoden, die durch verkalkte Spiralkegel ihres Armgerüstes ausgezeichnet sind und die Waagen als *Helicopegmata* allen übrigen Brachiopoden mit festem Armgerüst (*Campylopegmata*) gegen-

überstellte, keine natürliche sei, sondern daß sich solche verkalkte Spiralkegel bei sehr verschiedenen Formen-
gruppen der *Campylopegmata* entwickelt haben.

Die irregulären Seeigel werden von den Zoologen in zwei Hauptabteilungen, in solche mit und ohne Kiefergebiß eingereiht. Nachdem sich aber gezeigt hat, daß von Formen, die einander in allen übrigen Merkmalen sehr nahe stehen, die einen ein Kiefergebiß besitzen, die anderen desselben entbehren, ist der hohe systematische Wert dieses bei fossilen Formen überdies schwer nachweisbaren Merkmales überaus zweifelhaft geworden.

Würde man die Einteilung der regulären Seeigel ausschließlich auf die Zahl der Tafelreihen stützen, so müßte man *Tetracidaris* aus der Kreide wegen des Besitzes von mehr als zwanzig Tafelreihen aus der natürlichen Verwandtschaft mit *Cidaris* losreißen und zu den *Palaeoechinoidea* stellen, obwohl ihr Scheitelschild wesentlich anders geartet ist.

Wir sehen an diesen Beispielen, wie wenig eine Systematik der Anforderung, den wirklichen Werdegang des Lebens widerzuspiegeln, Rechnung trägt, wenn sie auf der Überschätzung eines einzelnen Merkmales beruht.

Durchaus künstlich ist ferner eine Einteilung nach solchen Merkmalen, die nur Organisationsstufen darstellen, die jeder einzelne Stamm im Laufe seiner Entwicklung passiert. So würde z. B. eine Einteilung der Ganoidfische nach der Verknöcherung ihrer Wirbelsäule horizontale Schnitte durch eine große Anzahl genetisch unabhängiger Stammesreihen liefern. Den verschiedenen Stadien der Verknöcherung der Wirbelsäule bei Ganoidfischen (und Krokodilen) kommt nur die Bedeutung von Organisationsstufen zu, die also nicht den Wert einer auf gemeinsamer Abstammung beruhenden, gene-

tischen Kategorie besitzen. Nicht weniger künstlich ist L. v. Buchs Einteilung der *Ammonoidea* nach dem Bau der Suturlinie in Goniatiten, Ceratiten und Ammoniten. Denn in Wirklichkeit kommt der Bezeichnung *Goniatites* die Bedeutung einer Organisationsstufe zu, die auch von Ceratiten und Ammoniten im Jugendstadium durchlaufen wird, und eine ceratitische Lobenlinie kann auch bei einzelnen Ammoniten wieder als atavistischer Rückschlag auftreten, so daß die drei Abteilungen in der Klassifikation L. v. Buchs gewissermaßen Schnitte quer auf zahlreiche genetisch selbständige Entwicklungsreihen darstellen.

Man muß, wenn man zu einer natürlichen Systematik in der Paläontologie gelangen will, nicht nur die einseitige Betonung eines einzelnen Merkmales vermeiden, man darf auch die verschiedenen Merkmale selbst nicht uneingeschränkt verwerten, da ihre systematische Bedeutung in verschiedenen Formengruppen einer und derselben Klasse oder Ordnung, ja selbst innerhalb einer Stammesreihe im Laufe der phylogenetischen Entwicklung wechselt. Insbesondere aus der letzteren Ursache ist bei den fossilen Tieren eine auf „Schlüsseln“ beruhende Übersicht, wie sie bei der Bestimmung von Mineralien mit Recht beliebt ist, nicht durchführbar.

So ist z. B. der Zahnbau bei vielen Muscheln sehr charakteristisch, in manchen Gattungen jedoch systematisch wertlos (*Unio*, *Cardium*). Bei kolonienweise lebenden Muscheln, die sich gegenseitig in der Entwicklung ihrer Schalen hemmen, wird die äußere Gestalt der Schale selbst für die Artdiagnose belanglos. Bei den Ammoniten der Trias spielt die Länge der Wohnkammer eine für die Systematik bedeutsamere Rolle als bei jenen des Jura.

Wenn man in einer etwas umfangreicheren Kategorie die Systematik ausschließlich auf der Grundlage der stammesgeschichtlichen Entwicklung und ihrer eingehenden Erforschung im einzelnen aufzubauen versucht, so gelangt man alsbald zu der Erkenntnis, daß niemals einem einzigen Merkmal eine grundsätzlich maßgebende Bedeutung innewohnt. Die Schwierigkeit, zu einer natürlichen, den Abstammungsverhältnissen Rechnung tragenden Systematik zu gelangen, liegt eben in der richtigen systematischen Bewertung jedes einzelnen Merkmales in einem Stamme während jedes einzelnen Abschnittes seiner Geschichte.

Wie schwer diese Bedingungen zu erfüllen sind, zeigt der unbefriedigende Zustand der Systematik auch auf jenen Gebieten, wo die Paläontologie ohne Rücksicht auf die biologischen Nachbarwissenschaften ihre Systematik frei schaffen konnte, z. B. in der formenreichen Ordnung der *Ammonoidea*. Auch die oben angeführten Beispiele sind zum überwiegenden Teile Tierklassen entnommen worden, auf deren Systematik die Paläontologie Einfluß geübt hat.

Die ausgesprochenen Mißerfolge der Paläontologie bei den Versuchen, an Stelle der in der Zoologie üblichen Systematik eine neue zu setzen, die die Abstammungsverhältnisse in der Tierwelt deutlicher zum Ausdruck bringt, haben glücklicherweise dazu geführt, die historisch überlieferten Einteilungen und Gruppierungen im großen ganzen unangetastet zu lassen und uns den Überblick über den Formenreichtum durch eine beständige Umgestaltung des Systems nicht zu verwirren. Noch ist die Zeit ferne, wo wir an Stelle der heute auf historischer Grundlage zu Recht bestehenden syste-

matischen Einheiten genetische Einheiten als die Träger eines natürlichen zoologischen Systems werden setzen können.

Die Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung.

Oft wird von seiten der Vertreter der biologischen Wissenschaften die Fähigkeit der Paläontologie, sich an dem Ausbau der Evolutionslehre fördernd zu beteiligen, mit einem Hinweis auf die Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung in Abrede gestellt. In der Tat wird der Wert der paläontologischen Urkunde durch ihre Unvollständigkeit sehr erheblich herabgesetzt. Da hier einer der gewichtigsten Einwürfe gegen eine Berechtigung der Paläontologie vorliegt, in deszendenztheoretischen Fragen ein entscheidendes Wort mitzusprechen, so ist es notwendig, sich von der Größe und Bedeutung der Lücken in der paläontologischen Urkunde ein klares Bild zu machen.

Eine Mangelhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung besteht nach zwei Richtungen, einmal in bezug auf die Unvollständigkeit fossilführender Ablagerungen des Meeres und des festen Landes aus den verschiedenen Epochen der Erdgeschichte, dann aber auch in bezug auf die Erhaltung des fossilen Materials selbst.

Aus den älteren geologischen Epochen, in denen riesige Massen kristallinischer Gesteine abgesetzt worden sind, deren Mächtigkeit jene aller jüngeren Sedimentärbildungen um ein Vielfaches übertrifft, fehlen Spuren des organischen Lebens so gut wie ganz oder sind nur durch schattenhafte Andeutungen vertreten. Es ist ein verhältnismäßig sehr junger und kurzer Abschnitt der Erd-

geschichte, in dem die für uns erkennbaren Dokumente einer Geschichte der Tierwelt verzeichnet stehen.

Aber auch in dem chronologischen Rahmen jener Formationen, innerhalb deren die Geschichte der Tierwelt sich abspielt, klaffen gewaltige Lücken. Fossilreiche Ablagerungen sind innerhalb der einzelnen Epochen, deren Stufen und Unterstufen sehr ungleichmäßig verteilt. Die Serie der marinen Bildungen ist uns viel vollständiger überliefert als jene der kontinentalen Ablagerungen. Dementsprechend geben in der Stratigraphie die Bildungen der großen Meere den Normaltypus der Sedimente einer Periode ab. Auf den Lücken zwischen solchen marinen Ablagerungen, die in West- und Mitteleuropa sehr scharfe, natürliche Trennungslinien abgeben, beruht die Abgrenzung der Hauptabteilungen oder Formationen. Ziehen wir ferner in Erwägung, daß von den im Schoße der Erde begrabenen Fossilien nur ein kleiner Teil planmäßig zutage gefördert und der Wissenschaft zugänglich gemacht wird, so werden wir kaum daran zweifeln dürfen, daß uns auch von den Meeresfaunen der Vorzeit nur ein kleiner Bruchteil bekannt ist.

Daß selbst an den besten bekannten Fossilfundstellen, z. B. in den lithographischen Schiefern des Oberjura von Solenhofen, die paläontologische Überlieferung eine unvollständige ist, geht schon aus der Tatsache hervor, daß uns viele Formen nur in einem einzigen oder in einigen wenigen Exemplaren vorliegen. Gewiß haben mehr als zwei Exemplare von *Archaeopteryx* während der Jurazeit in der Umgebung von Solenhofen gelebt. Die Zahl der Formen, die während einer geologischen Epoche wirklich gelebt haben, ist ohne Zweifel unvergleichlich größer gewesen, als die Zahl derjenigen, die uns in fossilem Zustande hinterlassen worden sind.

Die Wahrscheinlichkeit, eine Form fossil erhalten zu finden, ist aber für eine bestimmte Gruppe von Tieren je nach der Art der Ablagerung eine sehr verschiedene und man darf das landläufige Schlagwort der Lückenhaftigkeit der paläontologischen Urkunde nicht gleichmäßig auf alle Tierklassen aller Epochen anwenden. Johannes Walther hat in scharfsinniger Weise die Gründe auseinandergesetzt, die uns berechtigen, in der ärmlichen cambrischen Fauna doch ein ziemlich getreues Abbild des Tierlebens jener Periode zu erblicken. Ebenso dürfen wir nach der Fülle des Materials, das uns von mesozoischen Ammoniten vorliegt, vermuten, daß uns von dieser Ordnung der Kopffüßer eine nach Zahl der Individuen, Arten und Gattungen ausreichende Menge zur Verfügung steht, um einen Einblick in das Wesen der Evolution wenigstens insoweit zu ermöglichen, daß positive Anhaltspunkte für eine Beurteilung des Wertes deszendenztheoretischer Spekulation daraus gewonnen werden können. Ähnliche Bemerkungen gelten für die Säugetierfaunen gewisser Abschnitte der Tertiärzeit. Wenn die aus dem Studium eines solchen Materials abgeleiteten Resultate bestimmten Lehrmeinungen der älteren biologischen Nachbarwissenschaften keine Stütze bieten, so kann man über dieselben mit dem bequemen Einwand der Unvollständigkeit der geologischen Urkunde nicht einfach zur Tagesordnung übergehen. Für gewisse Gruppen des Tierreiches ist heute das fossile Material so reich, daß jener Einwand sich nur mit einer gewissen Reserve aufrechterhalten läßt. Man bedenke, daß beispielsweise aus dem Silur allein 2600 Brachiopodenarten bekannt sind, die einer Gesamtzahl von 130 bis 140 lebenden gegenüberstehen, oder daß die Zahl fossiler Säugetierarten der känozoischen Ära jene der rezenten

um ein volles Drittel übertrifft. Daß man die Lückenhaftigkeit der geologischen Urkunde nicht überschätzen darf, geht schon aus der Tatsache hervor, daß das in einem Teile von Mittel- und Westeuropa zuerst aufgestellte Formationsschema sich als für die ganze Erdoberfläche anwendbar erwiesen hat.

Die Unvollständigkeit der paläontologischen Überlieferung ist ferner bedingt durch die Natur der Versteinerungen (Fossilien, Petrefakten). Abbilder der Weichteile eines Tierkörpers (Graptolithen, Medusen) sind überaus selten, zumeist sind nur die Hartteile der Organismen einer Erhaltung fähig und auch diese werden durch den Fossilisationsprozeß häufig verändert und aus ihrem natürlichen Zusammenhang gelöst. Man braucht nur ein Handbuch der Paläontologie mit einem solchen der Zoologie zu vergleichen, um zu sehen, in wie ungleichem Maße unsere Kenntnis verschiedener Klassen der Tierwelt durch die an dem fossilen Material gesammelten Erfahrungen erweitert worden ist. Zunächst vermißt man in unseren Handbüchern der Paläontologie eine Anzahl großer Hauptabteilungen vollständig oder fast vollständig, so die Klassen der *Flagellata*, *Infusoria*, *Sporozoa* im Kreise der *Protozoa*, der *Ctenophora*, *Holothuroidea* und *Tunicata*. Der Kreis der Würmer, der für den Zoologen von so außerordentlicher stammesgeschichtlicher Bedeutung ist, läßt sich mit einigen Worten erledigen. Dagegen erfahren Crinoiden und Brachiopoden eine unverhältnismäßig ausführliche Behandlung. Eine sehr große Rolle spielen in der paläontologischen Literatur die *Echinoidea* (Seeigel) und die Mollusken. Aber dem letzteren Kreise gegenüber befindet sich der Paläontologe in der unfreiwilligen Situation jener Conchyliensammler, die nur die Schalen ohne deren

32 Die Lückenhaftigkeit d. paläontologischen Überlieferung.

Bewohner berücksichtigen. Wo die Schalen mit lebenswichtigen Organen des Tierkörpers in naher Beziehung stehen, wie bei den Muscheln und Kopffüßern, fällt dieser Umstand weniger schwer ins Gewicht als bei den Schnecken, deren natürliche Verwandtschaft nach der Gestalt des Gehäuses überhaupt nicht beurteilt werden kann. Bei den Wirbeltieren dagegen, wo das Skelett den anatomischen Bau des Tieres widerspiegelt, haben die Entdeckungen erloschener Fisch-, Reptil- und Säugtierfaunen unsere Kenntnis des ganzen Kreises in hohem Maße gefördert.

Schon diese kurze Übersicht zeigt, daß eine nicht geringe Anzahl wichtiger Tierklassen aus den stammesgeschichtlichen Betrachtungen für den Paläontologen ausscheidet. Es erscheint nach der Beschaffenheit des fossilen Materials für ihn aussichtslos, ein Problem wie jenes der Entstehung der Wirbeltiere seiner Lösung zuzuführen. Bei diesem wie bei vielen anderen stammesgeschichtlichen Problemen ist die paläontologische Beweisführung ausgeschlossen. Hier werden vergleichende Anatomie und Embryologie, in gewissen Fällen auch die Tiergeographie, das Feld deszendenztheoretischer Spekulation uneingeschränkt behaupten.

Insoferne die Paläontologie als Stütze der Abstammungslehre an dem Ausbau der letzteren mitzuarbeiten berufen ist, muß sie, dem Erhaltungszustand der zur Verfügung stehenden Fossilien Rechnung tragend, sich auf bestimmte Tierklassen und in diesen wieder auf solche Elemente beschränken, für die ein reiches, chronologisch geordnetes Material vorliegt. Daß dieses Material ein chronologisch geordnetes ist, daß es die zeitliche Aufeinanderfolge von realen Trägern der Entwicklung aufzeigt, darin beruht sein Vorzug für

die Entscheidung stammesgeschichtlicher Fragen gegenüber demjenigen, das uns die rezente Tierwelt an die Hand gibt, ein Vorzug, der selbst den schweren Nachteil der Lückenhaftigkeit in der paläontologischen Überlieferung bis zu einem gewissen Grade aufwiegt.

Die Korrelation der Organe im Tierkörper.

Auch in solchen Tiergruppen, wo ein reiches, chronologisch geordnetes Fossilmaterial dem Paläontologen die Erforschung der Stammesverwandtschaft der einzelnen Typen ermöglicht, erschwert ein bedeutsames Hindernis die Lösung der ihm vorliegenden Probleme. Man hat es verhältnismäßig selten mit dem ganzen Haut- oder Innenskelett, sondern zumeist nur mit einzelnen, an sich allerdings wichtigen Hartteilen — bei den Säugetieren z. B. mit Kieferfragmenten, Extremitätenknochen oder Zähnen — zu tun. Die Beweisführung für eine Stammesverwandtschaft muß sich daher in vielen Fällen auf eine Übereinstimmung zwischen zwei Formen in einem oder in einigen wenigen Merkmalen beschränken.

Wer glaubt, daß eine solche Übereinstimmung in einem oder in einigen wenigen Merkmalen als Beweis für eine Stammesverwandtschaft ausreichend sei, der steht unter der Idee einer Korrelation, d. h. einer gesetzmäßigen Abhängigkeit der einzelnen Teile eines Organismus untereinander.

Cuvier, der Begründer der Paläontologie der Wirbeltiere, hat aus dem Bau der lebenden Tiere das Gesetz der Korrelation abgeleitet, nachdem er gefunden hatte, daß mit bestimmten Eigentümlichkeiten einer Organgruppe, z. B. des Gebisses, bestimmte Merkmale anderer, z. B. der Extremitäten, im Zusammenhang

stehen, daß beispielsweise bei einem grasfressenden Huftier Beziehungen zwischen der Länge des Halses und der Beine erkennbar sind, oder daß bei Schlangen, Blindschleichen und Blindwühlen (*Coeciliae*) ein Verlust der Extremitäten mit der Verlängerung des Körpers Hand in Hand geht, um diesen für eine kriechende Bewegung geeigneter zu machen.

Seinem Vertrauen in die Richtigkeit eines solchen Korrelationsgesetzes hatte Cuvier bei seinen denkwürdigen Arbeiten über die obereozäne Säugetierfauna der Gipse des Montmartre bei Paris seine glänzendsten Erfolge zu verdanken. Als einmal auf einem Block aus den Steinbrüchen des Montmartre der vordere Teil eines Skeletts mit dem Gebiß einer Beutelratte bloßgelegt worden war, sagte Cuvier einer Kommission von Sachverständigen voraus, daß sich an dem noch im Gestein verborgenen Becken Beutelknochen finden würden, obwohl bis dahin Beuteltiere noch niemals in Europa bekannt geworden waren. In der Tat gelang es ihm in Gegenwart jener Gelehrtenkommission, die charakteristischen Beutelknochen des Beckens freizulegen und so die Zweifel an der Gesetzmäßigkeit der Korrelation der Organe im Tierkörper verstummen zu machen.

Cuvier war bei seinem Experiment vom Zufall außerordentlich begünstigt worden. Wäre ihm statt der obereozänen Säugetierfauna von Paris die paleozäne Fauna des Puerco oder Torrejon bed in Nordamerika zur Untersuchung vorgelegen, so hätte sein Korrelationsgesetz kläglich Schiffbruch gelitten. Eine gesetzmäßige Korrelation der Organe im Tierkörper existiert allerdings, aber keineswegs in einem so weitgehenden Maße, daß die Kenntnis eines einzelnen Organs sichere Schlußfolgerungen auf die Beschaffenheit aller übrigen zulassen würde.

Die paläontologischen Erfahrungen weisen in dieser Richtung eine Fülle von Beispielen auf, unter denen hier nur einige wenige genannt werden mögen.

Solange nur der Unterkiefer von *Dinotherium* bekannt war, konnte man im Zweifel darüber sein, ob er einem elefantenähnlichen Rüsseltier oder einer Seekuh angehört habe. Über die Zugehörigkeit des fast vollständig erhaltenen Schädels von *Tritylodon* aus der Trias von Südafrika zu der Reptilordnung der Theromorphen oder zu den Säugetieren sind heute noch die Meinungen geteilt. Der Oberarmknochen eines permischen Reptils, des Cotylosauriers *Diadectes*, ist von demjenigen eines südamerikanischen Edentaten der Tertiärzeit, *Peltephilus*, oder eines australischen Monotremen nicht zu unterscheiden. Ein eigentümliches alttertiäres Huftier, *Macrotherium*, wurde wegen der Ähnlichkeit seiner gekrümmten Krallen mit solchen südamerikanischer Edentaten lange Zeit zu der letzteren Ordnung gerechnet. Die polygonalen Hautplatten eines obereozänen Reptils, *Placosaurus*, sind so lange irrtümlich Gürteltieren zugeschrieben worden, bis man sie an dem Schädel eines *Placosaurus* in ihrer ursprünglichen Stellung traf.

Die Ähnlichkeit des Achsenskeletts einer Koralle (*Graphularia*) mit den Scheiden eines Belemniten hat schon viele Paläontologen in Verlegenheit gesetzt. Die meisten Angaben über tertiäre Belemniten beruhen auf einer Verwechslung solcher Gebilde, die in den Merkmalen ihrer Struktur nahezu vollständig übereinstimmen.

In der Klasse der Säugetiere wird von den meisten Paläontologen der systematische Wert des Gebisses außerordentlich hoch angeschlagen, so hoch, daß man bei einer Durchmusterung der Literatur über fossile Säugetiere manchmal den Eindruck gewinnt, als ob

jene Geschöpfe überhaupt keine anderen Organe als Zähne gehabt hätten. Allein trotz der weitgehenden Spezialisierung in den Merkmalen, die die Zähne in den einzelnen Gruppen der Säuger aufweisen, kommen doch Fälle vor, in denen die systematische Stellung einer neuen Form nach dem Gebiß allein nicht mit Sicherheit beurteilt werden kann. Dé péret (vgl. S. 231) hat einige solche Fälle namhaft gemacht. Es sei hier nur an eines der auffallendsten Riesentiere aus dem Tertiär von Patagonien, *Pyrotherium*, erinnert, das von den einen zu den Rüsseltieren (*Proboscidea*), von anderen in die Nähe des ausgestorbenen australischen Riesenbeutlers *Diprotodon* gestellt wird. Die Erfahrung, daß die Kauorgane, die doch einer ganz bestimmten Art der Nahrungsaufnahme angepaßt zu sein scheinen, nichtsdestoweniger in ganz verschiedener Weise benutzt werden können, ohne dadurch nachweisbare Änderungen zu erleiden — man vergleiche die Erfahrungen an den Kühen von Cap Cod, die seit der Besiedelung Neufundlands fast ausschließlich mit Heringsköpfen gefüttert werden —, mahnt auch bei Schlüssen, die sich nur auf die Beschaffenheit der Zähne gründen, zur Vorsicht.

Ob zwischen zwei Gruppen von Merkmalen eine Korrelation existiert, muß für jede einzelne Abteilung des Tierreiches erst ermittelt werden. Viele irrtümliche Deutungen der Verwandtschaftsverhältnisse beruhen auf einer Anwendung des Korrelationsgesetzes ohne hinreichend gesicherte Grundlagen, insbesondere auf der daraus hervorgehenden Überschätzung des systematischen Wertes eines einzelnen Merkmales. Die Gefahr, sich zu einer solchen verleiten zu lassen, liegt für den Paläontologen viel näher als für den Zoologen, dem das ganze Tier, in der Regel sogar in seinen Lebensäußerungen, zur Beobachtung vorliegt.

Die Ordnung der Ammoniten bietet ein gutes Beispiel für die Unabhängigkeit der beiden Hauptgruppen von Merkmalen, nach denen sie beurteilt werden. Wer bei einem Ammoniten aus der Gestalt und Skulptur der Schale einen Schluß auf den Bau der Suturlinie ziehen wollte, würde sich groben Irrtümern aussetzen. Zwischen beiden Gruppen von Merkmalen ist eine Korrelation nur in überaus beschränktem Maße erkennbar.

Die Übereinstimmung in einem einzigen Stück des Körpers kann wohl überhaupt nur in Ausnahmefällen den stammesgeschichtlichen Zusammenhang kleinerer oder größerer systematischer Gruppen beweisen.

Die cambrischen und präcambrischen Faunen.

Der Annahme einer einstämmigen (monophyletischen) Entwicklung aller Lebewesen aus einer einzigen Urform erwächst eine sehr erhebliche Schwierigkeit aus der Tatsache, daß die älteste, besser bekannte Meeresfauna, jene des UnterCambriums, schon eine sehr mannigfaltige ist und daß uns in ihr schon eine ganze Anzahl hochorganisierter Formen entgegentritt, die sich zumeist ohne Schwierigkeit in die großen Abteilungen des Tierreiches (Kreise, Klassen) einfügen lassen.

Wir kennen diese untercambrische Meeresfauna aus den Sandsteinen von Lungnäs (Schweden) und Reval (Estland), vor allem aber aus Nordamerika (Utah, Nevada, nordwestliches Kanada). Unter den ca. 150 bisher beschriebenen Arten der untercambrischen *Olenellus*-Zone befinden sich Spongien, Korallen (*Archaeocyathus*), Seeesterne und Schlangensterne, Medusen, Ringelwürmer, Brachiopoden, Pteropoden, Schnecken mit müthenförmiger (nicht eingerollter) Schale, Muscheln, Cephalopoden mit

gestreckter Schale (*Volborthella*), Schalenkrebse (*Leperditidae*) und Trilobiten. Die letzteren sind die am höchsten organisierten Elemente der untercambrischen Fauna.

Obwohl in dieser Fauna noch gar manche wichtige Abteilungen des Tierreiches, die sonst einer Erhaltung in fossilem Zustande fähig sind, wie die eingerollten Schnecken und Kopffüßer, die Seeigel und vor allem die Wirbeltiere vollständig fehlen, so widerspricht sie doch durchaus der Erwartung, in den untercambrischen Schichten einfache, wenig differenzierte Formen anzutreffen, die man an den Ursprung des hypothetischen Stammbaumes aller Lebewesen setzen könnte. Insbesondere der Bau der hochorganisierten und bereits mannigfaltig differenzierten Krebstiere aus der Ordnung der Trilobiten ist mit der Annahme, daß die untercambrische Fauna eine einfache, primitive sei, unvereinbar.

Die Tatsache, daß am Beginn der cambrischen Periode uns plötzlich eine reiche und hoch entwickelte Fauna entgegentritt, würde einen schlagenden Beweis gegen die Abstammungslehre bilden, wenn die Ablagerung der untercambrischen Schichten wirklich mit dem Anfang des Lebens auf der Erde gleichaltrig wäre. Es liegen aber ausreichende Beweise dafür vor, daß das Auftreten der untercambrischen Tierwelt mit der Entstehung des organischen Lebens keineswegs zusammenfällt.

Manche Forscher glauben aus der Anwesenheit von Kalk, Petroleum und Graphit in den kristallinen Schiefen vorcambrischer Ablagerungen einen sicheren Schluß auf die Existenz präcambrischen Lebens ziehen zu können, aber Beweise dafür, daß die Entstehung ausgedehnter Kalkablagerungen, von Graphit und Erdöl

nur unter dem Einfluß organischer Wesen zustande komme, lassen sich nicht erbringen. Dagegen sind deutliche Spuren eines präcambrischen Lebens in den dem Cambrium vorausgehenden algonkischen Bildungen Eurasiens und Nordamerikas in den letzten Jahrzehnten an mehreren Stellen entdeckt worden. Da die weitaus überwiegende Masse der das Cambrium unterlagernden Gesteine infolge ihrer kristallinischen Struktur keine Fossilien enthalten kann, so ist jede derartige Entdeckung als ein ebenso seltener als glücklicher Zufall anzusehen.

In den algonkischen Phylliten der Bretagne sind bei St-Lô Kieselschiefer mit Radiolarien- und Spongengerüsten durch Barrois und Cayeux bekannt geworden. Im gleichaltrigen Torridonsandstein von Schottland finden sich die Spuren von Würmern und Hyolithen. Aus dem Biotitgneis des Seja-Gebietes in Sibirien hat Anert ein *Archaeocyathus*ähnliches Fossil beschrieben. Noch zahlreicher sind die Anzeichen einer algonkischen Meeresfauna in Nordamerika. Aus der wahrscheinlich präcambrischen Chuar-Gruppe des Grand Canyon des Colorado kennt man Hydrozoen, zweifelhafte Pteropodenschalen, eine Napfschnecke und den Leibesring eines Trilobiten, aus den Belt-Schichten von Montana neben Kriechspuren von Würmern und Mollusken Reste eines großen Krusters (*Beltina Danai*) und Fragmente von Trilobiten.

Diese Erfahrungen lehren, daß wir noch tief unter das Cambrium hinabsteigen müssen, um zu den Anfängen des Lebens zu gelangen, daß die untercambrische Fauna nicht unvermittelt als eine Neuschöpfung auftritt, daß vielmehr auch ihr noch ältere Vorläufer vorausgegangen sind. Andererseits jedoch bringen uns diese Vorläufer einer Lösung des Problems der Stammformen der ein-

zelen großen Kreise des Tierreiches keinen Schritt näher. Auch die spärlichen Reste präcambrischer Faunen weisen auf eine Mannigfaltigkeit des Tierlebens hin, in dem die verschiedenen Organisationstypen schon ebenso scharf gesondert erscheinen wie in der Gegenwart.

Je tiefer wir in der Reihe der kristallinen Gesteine unter das Cambrium hinabsteigen, desto mehr schwindet die Hoffnung auf Fossilfunde, da organische Reste durch die hochgradige Umwandlung der ältesten Schichtgesteine vollständig zerstört worden sein müssen. Wir dürfen also eine positive Kunde aus jener Zeit, in der die Organisationstypen des Tierreiches, die Kreise, aus einer oder einigen gemeinsamen Stammformen hätten hervorgehen können, überhaupt nicht erwarten. Es erscheint für die Paläontologie nahezu aussichtslos, Material für die Frage nach dem Ursprung und der Verknüpfung der Kreise und Klassen der wirbellosen Tiere herbeizuschaffen. Sie muß Untersuchungen, die zur Lösung dieser Frage zu führen geeignet sind, der Zoologie überlassen.

Es fällt aber damit zugleich die Möglichkeit eines überzeugenden Beweises für die einstämmige (monophyletische) Entwicklung der organischen Welt aus einer einzigen Urform. Auch diejenigen Forscher, die den Grundgedanken der Abstammungslehre für richtig halten, stimmen keineswegs in einer solchen Verfolgung desselben bis in seine äußersten theoretischen Konsequenzen überein. Darwin selbst ist niemals so weit gegangen, das Bestehen einer wirklichen Blutsverwandtschaft zwischen allen größeren systematischen Abteilungen des Tierreiches und deren einstämmige Entstehung zu behaupten. Mit seiner Lehre ist auch die Vorstellung vereinbar, daß schon die ersten Organismen, die auf der Erde entstanden, sehr mannigfaltiger und

verschiedener Art waren, daß die organische Welt polyphyletischen, nicht monophyletischen Ursprungs ist.

In dem großen Geschichtsbuche der Entwicklung des Lebens fehlen die ersten Kapitel vollständig. Es heißt Stammesgeschichte über das paläontologisch begründete Maß hinaus treiben, wenn man eine Rekonstruktion jener verloren gegangenen Kapitel auf dem Wege der Deszendenzlehre versucht.

Die Bedeutung der primitiven Merkmale und der Kollektivtypen.

Die plazentalen Landsäugetiere der Gegenwart — d. h. alle Vertreter dieser Klasse, soweit sie nicht Beuteltiere oder Kloakentiere (*Monotremata*) sind — zerfallen in eine Anzahl von Ordnungen, die durch eine Reihe von Merkmalen erheblich voneinander abweichen. Die sinnfälligen Unterschiede der Raubtiere, Nagetiere, Huftiere, Fledermäuse usw. sind auch dem Laien wohlbekannte Tatsachen.

Gleichwohl gibt es Eigentümlichkeiten, die die ältesten Vertreter dieser Ordnungen viel weniger weit voneinander entfernt stehend erscheinen lassen, als ihre lebenden Repräsentanten. So finden wir bei den ältesten plazentalen Landsäugetieren aus den verschiedensten Ordnungen die Zahl von 44 Zähnen, und zwar in einer ganz bestimmten Anordnung der Einzelelemente (3 Schneidezähne, 1 Eckzahn, 4 Praemolaren, 3 Molaren in jeder Kieferhälfte) als die ursprüngliche Grundzahl. Niemals findet bei den jüngeren Vertretern einer Ordnung eine Vermehrung, dagegen sehr häufig eine Verminderung dieser ursprünglichen Grundzahl statt. Wir bezeichnen daher den Besitz von 44 Zähnen als ein primitives Merkmal der plazentalen

Landsäuger und betrachten eine Reduktion des Gebisses als einen fortgeschrittenen, spezialisierten Zustand.

Wir sehen ferner, daß bei den ältesten plazentalen Landsäugetieren die Schädelknochen niemals verschmolzen, sondern stets durch Nähte vereinigt sind, daß die Gehirnkapsel klein, der Schädel langgestreckt, niedrig und die Schnauze weit vorgezogen ist. Alle diese Merkmale charakterisieren einen primitiven Zustand dieser Tierklasse, während eine Spezialisierung bei jüngeren Vertretern derselben bald in einer Verschmelzung der Schädelknochen, bald in einer Vergrößerung der Hirnkapsel mit Wölbung der Stirnregion, bald in einer Verkürzung der Schnauze oder auch in der gleichzeitigen Erwerbung mehrerer unter den ebenerwähnten Eigentümlichkeiten zum Ausdruck gelangt.

Die primitiven Merkmale müssen für jede größere systematische Einheit auf induktivem Wege festgestellt werden. Nur auf Grund vergleichender Untersuchungen der älteren und jüngeren Faunen lassen sich bestimmte Zustände als die ursprünglichen, primitiven, andere als mehr oder weniger weitgehende Umgestaltungen, Spezialisierungen erkennen.

Um die Schwierigkeiten zu beleuchten, welche solchen Untersuchungen entgegenstehen, sei hier nur auf ein Beispiel hingewiesen, das der Ordnung der Ammoniten aus der Klasse der Kopffüßer (Cephalopoden) entnommen ist. Die ältesten Ammoniten (vgl. Hoernes S. 147) sind den Nautilen sehr ähnlich. Sie besitzen ungemein einfache (goniatitische) Suturen (Lobenlinien), einen Siphon, der von kurzen nach rückwärts gerichteten Siphonaldüten umgeben ist und Anwachsstreifen auf der Schalenoberfläche, die sich auf der Externseite nach

rückwärts krümmen. Zerschlitzte Suturlinien, vorwärts gerichtete Siphonaldüten und Anwachsstreifen treten erst bei den Ammoniten des jüngsten Paläozoikums auf, charakterisieren also einen fortgeschrittenen, spezialisierten Zustand. Es stellt sich aber bei einzelnen Ammoniten in der Kreideepoche eine Rückkehr zum goniatitischen Lobenstadium ein. Man darf also den Besitz einer goniatitischen Sutura nicht ohne weiteres als ein primitives Merkmal ansehen. Er kann ebensogut ein primitives als ein auf dem Umwege über ein Stadium komplizierter Lobenlinie sekundär erworbenes Merkmal darstellen.

Die Ableitung der primitiven Merkmale einer Tierklasse aus ontogenetischen Erfahrungen, d. h. aus Untersuchungen über die embryonale Entwicklungsgeschichte derselben, kann zu schweren Irrtümern führen, wenn man die Möglichkeit einer Verwechslung der ursprünglich primitiven mit sekundär erworbenen, äußerlich überaus ähnlichen Zuständen außer acht läßt. Auch hier mag ein Beispiel für viele genügen.

Die Schwanzflosse der Fische ist im Embryonalleben diphyckerk, d. h. die Wirbelsäule verlängert sich geradlinig bis zum Hinterende des Körpers und ist oben und unten symmetrisch von der Schwanzflosse umgeben. Eine solche diphyckerke Schwanzflosse finden wir auch bei den heute lebenden Lungenfischen (*Dipnoi*), einer Ordnung, die wegen der Eignung der Schwimmblase zur Luftatmung von den Deszendententheoretikern mit Vorliebe als ein sehr alter Typus angesehen wurde, dem man die Rolle eines Verbindungsgliedes zwischen den kiemenatmenden Fischen und den lungenatmenden höheren Wirbeltieren zuweisen konnte. Was lag näher, als in der Diphyckerkie der Schwanzflosse der Dipnoer

44 Die Bedeutung d. primitiven Merkmale u. d. Kollektivtypen.

ein primitives, mit Embryonalzuständen lebender Fische übereinstimmendes Merkmal zu erblicken! Und doch haben die sorgfältigen Untersuchungen von Dollo außer Zweifel gestellt, daß die ältesten Dipnoer gar keine diphycerke, sondern eine ausgeprägt heterocerke, aus zwei ganz ungleichen Lappen zusammengesetzte Schwanzflosse besaßen, daß somit die Diphycerkie der Dipnoer kein primitives, sondern ein sekundär erworbenes Merkmal, nicht der Ausdruck eines ursprünglichen, sondern eines stark spezialisierten Zustandes ist.

Die Bedeutung der primitiven Merkmale für die Ermittlung einer Verknüpfung von zwei Formengruppen durch Deszendenz ist eine sehr große. Eine spezialisierte Form kann niemals den Stammtypus für eine solche mit primitiven Merkmalen abgeben. Es ist z. B. ganz ausgeschlossen, die Ahnen irgendeiner der verschiedenen Raubtierfamilien unter den Katzen zu suchen, da deren Gebiß am stärksten reduziert und spezialisiert ist. Die mit Hohlhörnern versehenen Wiederkäuer sind eine stärker spezialisierte Formengruppe als die geweihtragenden Wiederkäuer. Sie sind auch die jüngste Familie unter den Paarhufern.

Wenn eine Form den Bedingungen eines Stammtypus für zwei voneinander nach bestimmten Richtungen abweichende Formenreihen entsprechen soll, dann muß sie die jenen beiden Reihen gemeinsamen primitiven Merkmale besitzen, darf aber noch kein Merkmal der Spezialisierung in der einen oder anderen Richtung aufweisen.

Die ältesten an plazentalen Landsäugetieren reichen Faunen liegen in den Süßwasserschichten von Cernays bei Reims und in den Puerco-Schichten in Neu-Mexiko. Man kann auch in diesen paleozänen Säugetierfaunen

noch die Scheidung in einzelne der heute so auffallend differenzierten Ordnungen, z. B. Insektenfresser, Raubtiere und Huftiere, vornehmen, aber die gemeinsamen, alle Formen der Cernays- und Puercofauna verbindenden Merkmale sind viel stärker in die Augen fallend als die Unterschiede. Allen eigentümlich ist ein langgestreckter, niedriger Schädel mit weit vorspringendem Gesichtsteil und kleiner Gehirnkapsel, ein Gebiß mit der primitiven Grundzahl relativ einfach gebauter Zähne, der Besitz von fünfzehigen, mit der ganzen Sohle dem Boden aufliegenden Extremitäten, an denen Vorderarm- und Vorderfußknochen stets getrennt bleiben, die beiden Reihen der Handwurzelknochen sich um ein Os centrale gruppieren und weder echte Krallen noch echte Hufe in typischer Ausbildung auftreten. Die primitiven Vorläufer der heute voneinander so weit abstehenden Ordnungen der Huftiere und Raubtiere nähern sich also einander und den bis in die mesozoische Ära zurückreichenden Insektenfressern im Paleozän so erheblich, daß ihr Zusammenlaufen in einer gemeinsamen Wurzel ungemein wahrscheinlich wird.

Man hat einen großen Teil der Formen aus den Schichten von Cernays und dem Puerco bed mit Recht als Kollektivtypen oder Mischtypen bezeichnet, weil sie eine Vereinigung jener Merkmale aufweisen, die mehreren nachmals voneinander erheblich abweichenden Gruppen gemeinsam sind, so daß die Vorläufer jener Gruppen in ihnen gewissermaßen zu einer systematischen Einheit verschmelzen.

Man begegnet den deszendenztheoretisch sehr wertvollen Kollektivtypen, in denen verschiedene später getrennte Bahnen der Entwicklung einschlagende Stämme zusammenlaufen, viel seltener, als man nach den in den

biologischen Wissenschaften herrschenden Lehrmeinungen voraussetzen möchte.

Ausgezeichnete Kollektivtypen sind unter den Wirbeltieren vor allem die Stegocephalen, die in der Systematik zumeist den Amphibien als eine besondere Ordnung angereicht werden, denen aber wohl ein höherer systematischer Wert zukommt. Sie gleichen den Amphibien darin, daß sie eine Metamorphose durchmachen. Sie atmeten in der Jugend durch Kiemen und erwarben die Lungenatmung erst in vorgeschrittenen Altersstadien, wie durch Beobachtungen an *Branchiosaurus*, *Archegosaurus* u. a. Formen festgestellt werden konnte. Manche unter den älteren Stegocephalen, z. B. *Branchiosaurus* (*Protriton*), sind unseren rezenten Molchen so ähnlich, daß einzelne Forscher (Thevenin) geradezu an eine direkte genetische Verknüpfung gedacht haben, trotz des ungeheuer langen Zeitraumes, der die ältesten echten Molche der untersten Kreide von jenen obercarbonischen Typen trennt. Andere Stegocephalen dagegen zeigen eine eigentümliche Mischung osteologischer Merkmale, die sie einerseits mit alten Reptilien, andererseits mit rezenten Lurchen verknüpfen.

Einer der ältesten Reptiltypen, jener der *Cotylosauria* aus dem Perm Nordamerikas, steht gewissen Stegocephalen sehr nahe. Vergleicht man das Schädeldach eines typischen Stegocephalen aus der Abteilung der *Temnospondyli* mit demjenigen des Cotylosauriers *Seymouria* (Fig. 1), so springt die völlige Übereinstimmung in die Augen. Bemerkenswert ist insbesondere, daß alle jene Knochenelemente, die in dem Schädeldach eines modernen Lurches fehlen (Supraoccipitale, Epioticum, Supratemporale, Postorbitale), in dem Schädeldach typischer Stegocephalen und Cotylosaurier

vorhanden sind. Allerdings trägt die Unterseite solcher Stegocephalenschädel den Charakter von Amphibien-, nicht von Reptilschädeln. Es sind zwei Gelenkköpfe am Hinterhaupt vorhanden, und im knöchernen Gaumendach befinden sich große Lücken, zwischen denen eine aus einem einzigen langen Knochen (Parasphenoid) gebildete Brücke verläuft. Diese Amphibienmerkmale an der Schädelunterseite fehlen selbst so primitiven Reptilien wie den permischen Cotylosauriern.

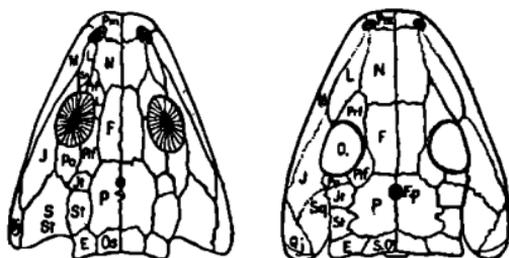


Fig. 1. a) Schädeldach eines Stegocephalen (nach Jaekel).
b) Schädeldach eines Cotylosauriers (Seymouria) (nach Broili).

PM Praemaxillare. *M* Maxillare. *N* Nasale. *L* Lacrymale *F* Frontale.
Prf Praefrontale. *Ptf* Postfrontale. *J* Jugale. *Qj* Quadratojugale.
Jt Intertemporale. (Squamosum anter.) *Sq* Squamosum. *St* Supra-
temporale. *E* Epioticum. *So* Supraoccipitale. *Po* Postorbitale.

Dagegen gibt es eine Reihe anderer Merkmale, in denen einzelne Stegocephalen mit den Cotylosauriern und nicht mit modernen Lurchen übereinstimmen, so in der Länge und Krümmung der Rippen, in der Ausbildung des Schultergürtels als Kehlbrustapparat, im Bau des aus den drei Elementen Ilium, Ischium und Os pubis zu einem soliden Ganzen verschmolzenen Beckens.

Während also gewisse Stegocephalen überwiegend Amphibienmerkmale aufweisen und in ihrem ganzen Habitus modernen Lurchen am nächsten stehen, sehen wir andere durch eine Vereinigung disparater Merkmale

gekennzeichnet, von denen die einen (Unterseite des Schädels) auf Lurche, die anderen aber (Schädeldach, Rippen, Brustgürtel, Becken) auf eine Gruppe alter Reptilien (*Cotylosauria*) hinweisen. Es liegt daher nahe, in den Stegocephalen einen Kollektivtypus zu sehen, aus dem sich einerseits die modernen Lurche (Molche, Frösche, Blindwühlen), andererseits ein alter Zweig der Reptilien entwickelt haben. Kollektivtypen sind bis zu einem gewissen Grade auch die ältesten Krokodile der Trias (*Belodon*), da sie in ihrem Schädelbau Krokodilmerkmale mit Merkmalen der beiden Reptilordnungen *Diaptosauria* (*Rhynchocephalia*) und *Dinosauria* vereinigen.

Unter den wirbellosen Tieren tragen nach den Untersuchungen von Handlirsch die ältesten Insekten in ausgezeichneter Weise das Gepräge von Kollektivtypen. Sie beginnen im unteren Obercarbon mit dem Formenkreise der *Palaeodictyoptera*, der schon im oberen Obercarbon wieder erlischt. Die *Palaeodictyoptera* sind charakterisiert durch homonome Flügelpaare (von gleicher Gestalt und Größe), die nur in vertikaler Richtung beweglich waren, durch den Besitz kleiner flügelartiger Gebilde am Prothorax, durch die Abwesenheit jeder Spezialisierung, wie sie die Flügel rezenter Insekten aufweisen, durch eine sehr gleichmäßige Segmentierung des Körpers (auch des Abdomens), der drei Schreitbeinpaare mit wenigen Tarsalgliedern und der einfachen, vielgliedrigen Fühler, endlich durch eine amphibiotische Lebensweise, indem die unvollkommene Metamorphose der durch Extremitätenkiemen atmenden Larve sich im Wasser vollzog, während das geschlechtsreife Tier (Imago) durch Tracheen atmete und ein Landbewohner war. Diese obercarbonischen Insekten

kommen der Verwirklichung eines hypothetischen Urinsekts, eines *Protentomon*, das man aus einer Vereinigung der primitivsten Gestaltung jedes Organs der Insekten konstruieren kann, ziemlich nahe. Aus ihnen sind die höher spezialisierten Gruppen des jüngeren Paläozoikums, wie *Protorthoptera*, *Problattoidea*, *Protephemeroidea*, hervorgegangen, die als Übergangsordnungen zum Teil noch die Merkmale älterer und jüngerer Abteilungen der Insekten vereinigen.

Das Zusammenlaufen verschiedener Stämme in einer gemeinsamen Wurzel, wie sie die Kollektivtypen darstellen, bildet einen der stärksten Beweise zugunsten der Abstammungslehre.

Verbindungsglieder zwischen den größeren systematischen Kategorien des Tierreiches.

Seit unter dem Einfluß der Deszendenztheorie die Forschungsmethode in den biologischen Wissenschaften eine durchgreifende Umgestaltung erfahren hat, ist die Aufsuchung vermittelnder Zwischenglieder zwischen den voneinander heute mehr oder weniger weit getrennten Formentypen des Tierreiches als eine der wichtigsten Aufgaben der Paläontologie proklamiert worden. Jahrzehnte hindurch ist das „fehlende Verbindungsglied“, das „Missing link“, ein Schlagwort im Kampfe der Vertreter und Gegner der Abstammungslehre gewesen.

In den vorangehenden Abschnitten ist gezeigt worden, daß die Paläontologie, der Natur des ihr zugänglichen Fossilmaterials entsprechend, einer solchen Aufgabe nur teilweise gerecht zu werden vermag. Sie muß auf die Entdeckung von Verbindungsgliedern zwischen den größten systematischen Kategorien des Tierreiches, den

Kreisen und selbst den meisten Klassen verzichten, weil typische Vertreter derselben schon in den ältesten uns überlieferten algonkischen und cambrischen Faunen erscheinen, und sie vermag für solche Abteilungen des Tierreiches, in denen erhaltungsfähige Hartteile in keinen Beziehungen zu lebenswichtigen Organen stehen und für den anatomischen Bau wesentliche Bedeutung besitzen, überhaupt kein stammesgeschichtlich wertvolles Tatsachenmaterial beizubringen.

Immerhin bleibt noch eine genügend große Zahl von Klassen und Ordnungen übrig, zwischen denen wir, die Richtigkeit der Abstammungslehre vorausgesetzt, Verbindungsglieder zu finden erwarten dürfen. Auch ist das Material in vielen Fällen, insbesondere in den Kreisen der Wirbeltiere und der Echinodermen (Stachelhäuter) ein so reiches, daß die Abwesenheit aller Verbindungsglieder mit einem Hinweise auf die Lückenhaftigkeit desselben kaum ausreichend begründet werden könnte.

Betrachten wir zunächst die einzelnen Klassen der Wirbeltiere, die ja alle erst in nachcambrischer Zeit auf den Schauplatz getreten sind, so weisen manche erloschene Formen auf enge verwandtschaftliche Beziehungen zwischen einigen derselben hin. In den Stegocephalen des Carbons dürfen wir die Wurzel der modernen Amphibien und einer altertümlichen Reptilgruppe vermuten. Ebenso finden wir Anhaltspunkte für eine Stammesverwandtschaft der Säugetiere mit der vielgestaltigen Reptilordnung der *Theromorpha*. Aber ein Bindeglied, das zur paläontologischen Begründung einer phylogenetischen Umwandlung des Reptiltypus in den Säugertypus ausreichen würde, kennen wir noch nicht.

Auch der Enthusiasmus, mit dem man seinerzeit die Entdeckung der *Archaeopteryx* begrüßte, ist durch die

genaue anatomische Prüfung des im Jahre 1877 gefundenen zweiten Exemplars nicht gerechtfertigt worden. Nach den sorgfältigen Untersuchungen von Dames hat sich *Archaeopteryx* als ein echter Vogel erwiesen, der allerdings mit einigen den rezenten Vögeln nicht mehr zukommenden, teils primitiven (Bezahnung der Kiefer, Krallen an den Vorderextremitäten), teils reptilähnlichen (einköpfige Rippen, Bauchrippen, eidechsenartige Schwanzwirbel) Merkmalen ausgestattet ist, aber doch schon weit ab von jener Stelle im hypothetischen Stammbaum steht, wo sich Vögel und Reptilien voneinander trennten. Die Kluft zwischen diesem reptilähnlichsten Vogel, der schon typische Vogelflügel und eine ausgedehnte Befiederung besitzt, und dem vogelähnlichsten Reptil *Compsognathus* ist noch durch keine Zwischenform ausgefüllt. Vor allem kennen wir kein Geschöpf, das uns einen Fingerzeig geben würde, wie aus den Hornschuppen eines Reptils das Federkleid eines Vogels hervorgegangen ist.

Selbst die Bedeutung der Stegocephalen als Bindeglieder zwischen Amphibien und Reptilien darf nicht überschätzt werden. Als solche gelten sie uns ausschließlich auf Grund osteologischer Merkmale. Der deszendenztheoretische Wert der letzteren wird aber wesentlich dadurch geschmälert, daß in ihnen jene tiefgreifenden anatomischen und physiologischen Unterschiede, auf die sich die Trennung der rezenten Amphibien und Reptilien stützt — Entwicklung mit bzw. ohne Amnion, Allantois und Metamorphose — nicht zum Ausdruck gelangen. Auch die zweifelhafte Stellung gewisser südafrikanischer Fossilreste (*Gomphodontia*) zwischen Säugern und Reptilien stempelt diese in ihrer systematischen Position unsicheren Formen noch keineswegs zu wirklichen Bindegliedern zwischen den erwähnten Klassen.

Eine ganz isolierte Stellung unter den Wirbeltieren nehmen noch immer die Fische ein. Die Lücke zwischen den paläozoischen Fischen und den Stegocephalen ist trotz der Ähnlichkeit einzelner Ganoidfische (*Crossopterygi*) in der Anordnung der Schädelknochen fast ebenso groß als zwischen den Fischen und allen höheren Wirbeltieren in der Fauna der Gegenwart. Für die Umwandlung der strahlig gebauten Fischflossen in die Hebelgliedmaßen eines Landwirbeltieres fehlt uns vorläufig jedes paläontologische Beweismaterial.

Auch unter den Wirbellosen steht es mit echten Verbindungsgliedern zwischen zwei Klassen nicht günstiger.

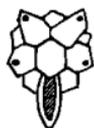


Fig. 2
Scheitel-
apparat
von *Acro-*
salenia
(nach
Wright).

Auch hier hat die genauere Prüfung den descendenztheoretischen Wert solcher Formen, in denen man die ersehnten Übergangsglieder gefunden zu haben glaubte — z. B. bei *Echinocystis* zwischen Seeigeln und Cystoideen —, erheblich vermindert.

Wesentlich bessere Erfolge sind in bezug auf die Überbrückung der Lücken zwischen einzelnen der nächst niedrigeren Kategorien des Tierreiches, den Unterklassen und Ordnungen, durch die palaeontologische Forschung erzielt worden. Wir kennen z. B. Verbindungsglieder, die allen Anforderungen an solche entsprechen, zwischen den beiden, in ihren extremsten modernen Vertretern weit voneinander abstehenden Unterklassen der Ganoidfische und Knochenfische, zwischen den ausgestorbenen Steinkorallen des Paläozoikums (*Tetracoralla*) und der jüngeren geologischen Epochen (*Hexacoralla*), zwischen den regulären und irregulären Seeigeln.

Das letztere Beispiel mag, als besonders instruktiv, hier etwas genauer besprochen werden.

Bei den regulären Seeigeln entspricht die Lage des Mundes und Afters genau den beiden Polen der Achse, um die sich der fünfzählige Bau der Kapsel strahlig gruppiert. Der After liegt im oberen Pol, genau in der Mitte des sogenannten Scheitelapparates, d. h. des aus fünf größeren und fünf kleineren Täfelchen gebildeten Kranzes, von dem die ambulakralen und interambulakralen Zonen ausgehen (vgl. Hoernes, S. 118). Bei der

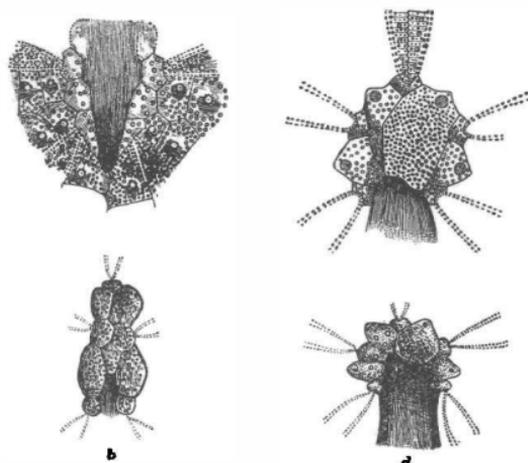


Fig. 3. Scheitelapparate der Übergangsformen zwischen regulären und irregulären Seeigeln (nach Neumayr).

a) *Loriolia*. b) *Hybochlypeus*. c) *Pygaster*. d) *Galeopygus*.

Gattung *Salenia* liegt der After noch im Scheitelapparat, aber nicht mehr im Zentrum, bei *Acrosalenia* tritt er so weit an den Rand, daß die rückwärtige Genitaltafel zu einem schmalen, gabelförmigen Band ausgezogen erscheint. Bei *Loriolia* ist dieses schmale Band gesprengt, und der Rand der sehr großen Afterlücke tritt ein wenig aus dem Scheitel hinaus. Bei *Hybochlypeus* und *Pygaster* liegt der After entweder bereits ganz exzentrisch oder er randet

noch den Scheitelapparat aus. Diese Übergänge beweisen, daß zwischen den regulären Formen mit zentralem und den irregulären mit exzentrischem After keine durchgreifenden Unterschiede bestehen und daß die jurassischen Pygasteriden von den Saleniden zu jenen extremen Gruppen hinüberleiten, die die weitaus überwiegende Mehrzahl der rezenten irregulären Seeigel bilden.

Auf die Bedeutung gewisser Säugetiere in den Puerco-Schichten als Kollektivtypen, die Merkmale der Huftiere, Raubtiere und Insektenfresser bis zu einem gewissen Grade vereinigen, ist schon in dem vorangehenden Abschnitt hingewiesen worden. Auch an Verbindungsgliedern von plazentalen Säugern und eplazentalen Beuteltieren fehlt es keineswegs. Von *Sinopa*, der primitivsten Form der alten Raubtierfamilie der *Hyaenodontidae* aus den mitteleozänen Bridger beds Nordamerikas, gibt Mathews eine Vereinigung von Plazentalier- und Marsupialier-Merkmalen an, in denen die ersteren allerdings überwiegen. Wortman hat auf die Beckenenge einiger *Creodontia* aus dem paleozänen Puerco bed hingewiesen, die, wenn sie überhaupt lebendig gebärend waren, ihre Jungen nur in sehr unvollkommenem Zustande zur Welt bringen konnten. Die beiden großen Abteilungen der Beuteltiere, die diprotodonten und polyprotodonten *Marsupialia*, sind durch die südamerikanische Familie der *Caenolestidae* aus den Santa-Cruz-Schichten Patagoniens miteinander und durch deren primitivsten Vertreter *Halmariphus* auch mit den Insektenfressern verknüpft. Zwischen den Raubtieren und den rezenten Walen stehen die tertiären Vorläufer der letzteren, die in dem Bau ihres Schädels, Gebisses und der Wirbel sich sehr enge an die *Creodontia* (vgl. Hoernes, S. 198) anschließen.

Es kann also nicht geleugnet werden, daß vorweltliche Bindeglieder zwischen verschiedenen größeren Kategorien des Tierreiches — Unterklassen und Ordnungen — vorhanden sind, obwohl die Zahl derselben eine verhältnismäßig geringe ist, wenn man die außerordentliche Fülle paläontologischen Materials überblickt, die wir in den letzten zwanzig Jahren kennen gelernt haben. Jedenfalls steht den durch Übergangsglieder verbundenen Abteilungen innerhalb der einzelnen Klassen des Tierreiches eine ungleich größere Zahl von solchen gegenüber, für die wir Bindeglieder noch immer vermissen. Ja es ist durch die Entdeckung vieler neuer, vorläufig isolierter Formengruppen die Zahl der Lücken eher vermehrt als verringert worden.

Eine Betrachtung der Reptilien mag uns zeigen, wie in dieser Klasse die Entdeckung erloschener Typen den Deszendenztheoretiker vor eine Fülle neuer Probleme gestellt hat, statt ihm Anhaltspunkte für eine befriedigende Lösung der alten zu bieten.

Die ausgestorbenen Reptilien der mesozoischen Ära weisen in ihrer Organisation eine viel größere Mannigfaltigkeit auf als die rezenten. Von neun Ordnungen dieser Klasse reichen nur vier bis in die Gegenwart herein. Eine Ordnung, die *Diaptosauria*, als deren letzter Vertreter die Brückeneidechse *Hatteria* (*Sphenodon*) auf Neuseeland lebt, läßt sich bis ins Obercarbon zurückverfolgen. Aus ihr ist wahrscheinlich die Ordnung der *Lepidosauria* (Eidechsen, Schlangen) hervorgegangen, der die weitaus überwiegende Mehrzahl aller modernen Reptilien angehört. Sichere Spuren derselben hat man erst in der Kreide, vielleicht ist aber die alte permische Gattung *Lysorophus* ein Vorgänger der jüngeren Eidechsen. Eine nach allen Seiten hin streng abgeschlossene

Ordnung sind die Schildkröten; selbst die beiden lebenden Unterordnungen der *Cryptodira* und *Pleurodira* treten uns in den ältesten Resten aus der Trias schon mit voller Schärfe getrennt entgegen. Ebenso wenig kennen wir bis heute eine Wurzel für die Ordnung der Krokodile, die sich gleichfalls bis in die Trias zurückverfolgen läßt; immerhin legen hier gewisse Merkmale der ältesten Krokodile (*Belodon*) die Möglichkeit einer Ableitung von den Diaptosauriern nahe.

Schon gleichzeitig mit den paläozoischen *Diaptosauria* erscheint eine zweite große Abteilung der Reptilien, die vielgestaltige Ordnung der *Theromorpha*, die in einem ihrer Stämme, den *Cotylosauria*, auf die Stegocephalen zurückgehen. Sie stirbt in der Trias aus, aber vielleicht liegen in ihr die Wurzeln des Säugetierstammes. Von den *Theromorpha* ebenso scharf geschieden als von den heute noch lebenden Reptilien sind die beiden an das Leben im Meere angepaßten Ordnungen der *Ichthyosauria* und *Sauropterygia* und die mit Flugapparaten ausgestatteten *Pterosauria*. Nur die vielgestaltige mesozoische Ordnung der *Dinosauria*, deren Vertreter wohl eine ebenso große Formenmannigfaltigkeit aufweisen, als alle lebenden Reptilien zusammengenommen, läßt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit auf die älteren *Diaptosauria* zurückführen.

In diesem Falle springt das Mißverhältnis zwischen den neu entdeckten Typen, die auf die Stammesgeschichte der modernen Reptilien ein Licht werfen und jenen, durch die die Zahl der ungelösten stammesgeschichtlichen Fragen noch vermehrt worden ist, in die Augen. Auch die überzeugten Anhänger der Abstammungslehre müssen zugeben, daß ausgestorbene Bindeglieder zwischen den höheren systematischen Kategorien des Tierreiches

keineswegs in so großer Zahl bekannt geworden sind, als es im Interesse eines überzeugenden Beweises für die Richtigkeit der Deszendenztheorie wünschenswert wäre.

Genealogische Formenreihen. Varietät und Mutation.

Vertreter der Selektionslehre pflegen darauf hinzuweisen, daß vor unseren Augen sich wohl Rassen und Varietäten einer Art bilden, daß aber zur Trennung von zwei wirklichen Arten vor allem Zeit notwendig sei, daß nur eine lange Dauer der die Formveränderung beeinflussenden Faktoren es bewirken könne, daß aus der Varietät eine Art wird.

Der Paläontologie erwächst die Aufgabe, genealogische Formenreihen aufzusuchen, deren einzelne zeitlich aufeinanderfolgende Glieder so eng miteinander verknüpft erscheinen, daß sie als Beweise für die von der Selektionstheorie geforderte, allmähliche, schrittweise zu verfolgende Umbildung einer Art in eine andere gelten können.

Die Feststellung solcher Formenreihen stößt auf große Schwierigkeiten, weil ein sehr reiches Fossilmaterial dazu erforderlich ist, das aus mehreren übereinanderfolgenden Schichtbänken gewonnen sein muß, die unter annähernd gleichen Verhältnissen zur Ablagerung gelangt sind, da ein Wechsel in der Sedimentierung auch einen Wechsel in der Bevölkerung der entsprechenden Schicht zur Folge hat.

Formenreihen, die strengen Anforderungen entsprechen, sind bisher nur an einigen Süßwasserschnecken, Ammoniten und Säugetieren festgestellt worden. Die ersten Untersuchungen in dieser Richtung über die Umwandlung von *Planorbis multiformis* in den Süßwasser-

kalken von Steinheim durch Hilgendorf haben nicht zu überzeugenden Resultaten geführt. Erfolgreicher ist M. Neumayr bei seinen Untersuchungen der Viviparen aus den westslavonischen Paludinschichten gewesen.

Er konnte zeigen, daß in jeder Schicht des jungtertiären Süßwassersees, der während der Pliozänzeit Slavonien bedeckte, eine Hauptform von *Paludina* (*Vivipara*) vorherrscht, neben der Abweichungen vor-

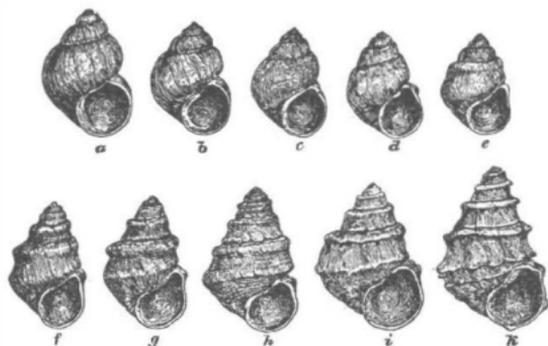


Fig. 4. Eine Formenreihe abändernder Paludinen aus den pliozänen Süßwasserschichten Slavoniens (nach M. Neumayr).

a) *Paludina Neumayri* aus den tiefsten Schichten. k) *Paludina Hoernesii* aus den höchsten Schichten. b bis i) Zwischenformen.

kommen, die sich an die Hauptformen des nächst tieferen und höheren Niveaus enge anschließen. So gehen die glatten Formen der tiefsten Schichten allmählich in die gekielten und geknoteten Formen der oberen Horizonte über, und die Schmucksteigerung ist eine so erhebliche, daß das reich verzierte Endglied der ganzen Reihe, das heute noch im See von Talifu (Südchina) lebt und mit dem besonderen Genusnamen *Tulotoma* ausgezeichnet worden ist, von der glatten Stammform viel erheblicher abweicht als die um die

Hauptform sich gruppierenden Varietäten in jeder einzelnen Schicht des slawonischen Süßwassersees. Die Bedeutung dieser Entwicklungsreihe (Fig. 4) liegt also vor allem in der Zeitfolge. Die Schmucksteigerung findet sich in den gleichzeitig nebeneinander auftretenden Variationen einer Art in viel geringerem Maße ausgeprägt als in zeitlich aufeinanderfolgenden Varietäten.

Die Viviparenreihe aus den slawonischen Paludinschichten und eine ähnliche von der Insel Kos liefern vollgültige Beweise für eine Verknüpfung von älteren und jüngeren Arten durch allmähliche Übergänge.

Schon vor Neumayr hatte W. Waagen an jurassischen Ammoniten der Gattung *Oppelia* eine fortschreitende Entwicklung der Varietäten zu Arten festgestellt. Er hat die einzelnen zeitlich aufeinanderfolgenden Glieder der Formenreihen als Mutationen bezeichnet und auf die Verschiedenheit hingewiesen, die zwischen ihnen und den in einer Schicht gleichzeitig auftretenden Abänderungen, den Varietäten, besteht. Später sind von Neumayr an der Ammonitengattung *Phylloceras* die aufeinanderfolgenden Mutationen in mehreren Reihen verfolgt worden. Hier handelt es sich um eine Formengruppe von sehr geringer Variabilität, in der die einzelnen Mutationen bezüglich der Zerschlitzung der Suturlinien — d. i. jener Linien, in denen die Scheidewände der Kammern mit der äußeren Schale zusammenstoßen — voneinander abweichen, während dieses Merkmal unter den gleichzeitigen Varietäten fast gar keine Abänderung erkennen läßt.

Indem Waagen und Neumayr die Mutationen, die kleinsten zeitlichen Abänderungen einzelner Ammonitenarten, Schicht für Schicht verfolgten, haben sie auf diesem außerordentliche Geduld, Mühe und Sorgfalt erfordernden Wege einige genealogische Reihen ermittelt,

die bis heute die besten Beweise für eine wirkliche Umbildung zeitlich unmittelbar aufeinanderfolgender, nahe verwandter Formen darstellen, soweit man von solchen Beweisen in einer Wissenschaft sprechen kann, der die Prüfung ihrer Forschungsergebnisse durch das Experiment versagt ist.

Unter den Stammesreihen der Wirbeltiere, die in der Paläontologie als Stütze der Deszendenzlehre eine so hohe Bewertung finden, kommt eine Beweiskraft für die allmähliche Umbildung der Art, wie sie die Selektionstheorie voraussetzt, nur sehr wenigen zu. Wohl lassen sich auch hier einige genealogische Formenreihen feststellen, in denen zwischen den einzelnen zeitlich aufeinanderfolgenden Gliedern so geringe Veränderungen bestehen, daß sie als Mutationen angesehen werden können. Dann aber gehen solche Reihen über die Verknüpfung von zwei Gattungen kaum jemals hinaus. Ch. Déperet hat einige solche Reihen nachgewiesen, so in der Familie der *Anthrotheriidae* unter den Huftieren, wo eine der schönsten, geschlossenen Reihen die Gattungen *Catodus* und *Brachyodus* verknüpft, ferner bei den Lophiodontiden, bei *Dinotherium* und *Mastodon*; allein gerade der Umstand, daß solche Reihen niemals über die Grenze sich fortsetzen lassen, die zwei etwas größere Formengruppen voneinander trennt, schmälert sehr erheblich ihren deszendenztheoretischen Wert.

Die Existenz von genealogischen Formenreihen, die sich aus Mutationen zusammensetzen, muß wohl für eine Reihe von Fällen zugegeben werden, sie liefert aber noch keinen Beweis dafür, daß die Bildung neuer Arten auch zu einer Sonderung in höhere Einheiten führen kann und uns den Weg von einer Gattung (im weiteren Sinne) zur anderen weist. Waagen selbst hat trotz

seiner grundlegenden Arbeiten über die Bedeutung der Mutationen eine Abstammung der Formen voneinander nur innerhalb eines kleineren, beschränkten Formenkreises für bewiesen erachtet und gegen eine weitergehende Schlußfolgerung Verwahrung eingelegt, als würde durch die zeitlichen Übergänge zwischen einzelnen Arten auch der genetische Zusammenhang der Gattungen festgestellt sein. Ebenso ablehnend hat er sich daher gegen den Vorschlag Neumayrs verhalten, bei den Ammoniten die Gattungsdiagnose durch eine Stammesgeschichte der betreffenden Gattung zu ersetzen.

Einen ähnlichen Gedankengang hat ein Forscher, der vollständig auf dem Boden der Deszendenzlehre steht, O. Jaekel, zum Ausdruck gebracht. Indem er die Artbildung bei der Brachiopodengattung *Isocrania* erörtert, betont er, daß die unterscheidenden Speziescharaktere mit dem morphologischen Aufbau des ganzen Körpers so wenig zu tun haben, daß die Erwerbung neuer Artmerkmale nur als ein nebensächliches Produkt aus individueller Variation und Kreuzungsbegrenzung erscheint, aber keineswegs zur Bildung neuer Gattungen führt. Die Gattungen bzw. Untergattungen, die auch Dépéret als die natürlichen Grundlagen im System ansieht, gewinnen dadurch für deszendenztheoretische Betrachtungen einen höheren Wert als die Arten.

Für eine schrittweise Entwicklung der größeren natürlichen Formengruppen besitzen die aus den hier erörterten Beispielen sich ergebenden Änderungen der Spezies von Mutation zu Mutation keine Beweiskraft, da die Entstehung dieser Formengruppen nicht notwendigerweise auf dem Wege einer allmählichen Umbildung von Art zu Art zu erfolgen braucht.

Stammesreihen und Stammbäume.

Der Entwicklungsgedanke fordert die Verknüpfung des Lebens auf der Erde durch Ahnenreihen. Die Auf-
findung solcher Reihen, deren Glieder zeitlich aufeinanderfolgen, ist geeignet, einen Wahrscheinlichkeitsbeweis für eine mechanisch begreifbare, natürliche Um-
bildung der Lebewelt zu liefern. An eine beweiskräftige Stammesreihe müssen wir selbstverständlich die Anforderung stellen, daß jede jüngere Form in derselben, die wir von einer älteren ableiten, in allen ihren Merkmalen als ein natürliches Fortbildungsprodukt der letzteren erscheint.

Stammesgeschichtliche Reihen, deren einzelne Glieder so geartet sind, daß sie in der Tat nur eine vernünftige Erklärung, nämlich jene einer Verknüpfung durch Blutsverwandtschaft, zulassen, gibt es nur in sehr beschränkter Zahl. Selbst die am besten begründeten bilden, wie schon Zittel mit Recht betont hat, keine eng geschlossenen Ketten, in denen sich Spezies an Spezies oder gar Mutation an Mutation anreihet. Denn Reihen, die sich von Art zu Art führen lassen, gehen, wie in dem vorangehenden Abschnitt gezeigt wurde, nur in Ausnahmefällen über den Umfang einer einzigen Gattung hinaus, so eine der Anthracotheriidenreihen Dépérets, die von dem eozänen *Catodus Rütimayeri* bis zu dem untermiozänen *Brachyodus onoideus* reicht. Aber auch in diesem Falle fehlt schon mit den Nachbarreihen der Gattungen *Anthracotherium* und *Ancodus* jede Verknüpfung durch eine bestimmte Spezies. Wir sind also genötigt, in unseren phylogenetischen oder Stammesreihen die verbindenden Brücken von Gattung zu Gattung zu schlagen.

Die Beweiskraft dieser Reihen, die ein Bild des wirklichen Entwicklungsganges einer Familie zu geben bestimmt sind, wird durch verschiedene Umstände beeinträchtigt, bald durch das Fehlen oder durch die unzureichende Erhaltung wichtiger Mittelglieder, bald durch eine Überfülle an fossilem Material, die eine Auswahl unter den für die Ausfüllung der Lücken zur Verfügung stehenden Formen insoferne erschwert, als unter einer Anzahl von solchen die eine Form in dieser, die andere in jener Richtung den an das gesuchte Zwischenglied zu stellenden Anforderungen besser entspricht, vor allem aber bei vielen Reihen dadurch, daß sie wohl die funktionelle Entwicklung bestimmter Organe (Zähne, Extremitäten) in mehreren aufeinanderfolgenden Gattungen, nicht aber die direkten genetischen Beziehungen zwischen jenen Gattungen selbst außer Zweifel stellen.

Nichtsdestoweniger läßt sich, insbesondere in der Ordnung der Huftiere, eine Anzahl mehr oder weniger eng geschlossener Stammesreihen rekonstruieren, deren einzelne Glieder sich so nahe aneinander anschließen, daß ihre direkte genetische Verknüpfung wenigstens in hohem Grade wahrscheinlich wird. Wir kennen solche besser begründete Stammesreihen z. B. in den Familien der Sirenen, Pferde, Schweine, Kamele, Zwerghirsche, einzelner Wiederkäuer. Auch in der Ordnung der Ammoniten können wir einige ziemlich gut geschlossene Reihen aufstellen, die eine größere Zahl von Gattungen miteinander verknüpfen. Sie wären vielleicht die beweiskräftigsten Stammesreihen, wenn wir auch etwas von den Tieren wissen würden, deren Schalen leider den ausschließlichen Gegenstand unserer Untersuchungen bilden müssen.

Auf erheblichere Schwierigkeiten stoßen wir, wenn wir die Verbindung von zwei Stammesreihen aufsuchen.

Dépéret hat mit Recht darauf hingewiesen, daß gerade die am besten begründeten Stammesreihen sich als sehr lange, parallel nebeneinander, selbständig verlaufende Linien erweisen, die mit benachbarten Reihen keine Konvergenzpunkte zeigen. Er hat darauf aufmerksam gemacht, daß in der Klasse der Säugetiere bis heute sichere Konvergenzpunkte zwischen einzelnen geschlossenen Stammesreihen noch nicht aufgedeckt worden sind, daß die bis vor kurzem herrschende Annahme eines raschen Konvergierens der phyletischen Reihen nach rückwärts daher nicht zulässig sei.

Das Abschneiden der Stammesreihen nach unten wird von Dépéret darauf zurückgeführt, daß die ältesten in dem untersuchten Gebiete bekannten Vertreter der betreffenden Stammesreihe nicht autochthon, sondern aus anderen Gegenden eingewandert sind. In den letzteren müßte man die Vorfahren suchen. Dieser Erklärung gegenüber erhebt sich allerdings der gewichtige Einwand, warum es gerade stets nur die Konvergenzpunkte zwischen den Stammesreihen sind, an denen der Faden abreißt, warum man niemals in den doch schon gründlich studierten Tertiärablagerungen Mittel- und Westeuropas Formen angetroffen hat, die genau an die Stelle passen, wo zwei Stammesreihen sich vereinigen.

Wenn wir uns auf den Boden der Abstammungslehre stellen, so müssen die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der erloschenen und noch jetzt existierenden Angehörigen einer größeren Organismengruppe sich nicht in der Gestalt eines verworrenen Netzwerkes, sondern in der Form von vielfach verästelten Stammbäumen ersichtlich machen lassen, die aus einer Konvergenz der verschiedenen Stammesreihen hervorgehen. Gerade die

Feststellung dieser Konvergenzpunkte, die Verbindung mehrerer Stammesreihen miteinander, läßt sich in der Paläontologie nicht mehr in so einwandfreier Weise durchführen, wie die Verfolgung einzelner Stammesreihen. Zwischen den Gattungen, die wir gewisser Eigentümlichkeiten wegen an jene Konvergenzpunkte setzen, und den nächstverwandten Formen der durch sie verknüpften Stammesreihen bestehen stets Sprünge von erheblich größerem Betrage als zwischen den einzelnen Gliedern einer eng geschlossenen Stammesreihe. Wir haben nur die Wahl, auf die Konstruktion von Stammbäumen überhaupt oder auf die Forderung zu verzichten, daß in den Stammbäumen keine radikalen Änderungen und Sprünge vorhanden sein dürfen, weil die Lehre einer allmählichen, schrittweisen Umbildung der Arten im Sinne Darwins nur sehr geringe Änderungen zwischen den einzelnen Gliedern eines Stammbaumes zuläßt.

Unsere Stammbäume geben in den günstigsten Fällen nur ein annäherndes Bild der wirklichen Entwicklungsgeschichte. Es gibt kaum einen Fall, in dem nicht die Frage aufgeworfen werden könnte, ob die Verbindungslinien zwischen den einzelnen Stufen des Entwicklungsganges mehr in unserer Vorstellung als in der Wirklichkeit bestehen.

Ein Umstand insbesondere erschwert unsere Versuche, die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Tiergruppen auf einfache Verzweigungen von Stammlinien zu dem Geäst eines Stammbaumes zurückzuführen, nämlich die Mischung primitiver Merkmale mit solchen einer weitergehenden Spezialisierung in den sogenannten Stammformen, die uns die Basis mehrerer divergierender Stammesreihen, bzw. den Vereinigungspunkt von zwei Ästen des Stammbaumes darstellen.

Die Theorie erfordert, daß an dem Ursprung des Stammbaumes einer höheren systematischen Kategorie (Ordnung, Unterklasse, Klasse) einfache, wenig differenzierte Formen stehen, die wohl die primitiven Merkmale aufweisen, die allen von jener Stammform abzuleitenden Formengruppen noch gemeinsam sind, die aber weder in der Richtung der einen noch der anderen jener Gruppen spezialisiert erscheinen. Eine Stammform der Huftiere z. B. muß die den ältesten Huftieren aus den verschiedenen Unterordnungen gemeinsamen Merkmale aufweisen, darf aber neben diesen nicht etwa auch solche besitzen, die nur den Wiederkäuern oder den Rüssel-tieren eigentümlich sind. So ist beispielsweise die von einigen Paläontologen befürwortete Ableitung der *Monotremata*, der am tiefsten stehenden Abteilung der Säugetiere von der Reptilgruppe der *Dicynodontia* nicht möglich, da die letzteren in dem Besitz einer *incisura acetabuli* am Becken, die den Monotremen fehlt, bereits eine höhere Spezialisierung aufweisen. Es muß daher theoretisch bei der Abzweigung von zwei Gruppen die Trennung stets zwischen den primitivsten Formen derselben stattfinden. Eine Verbindung von zwei spezialisierten Formen ist nur eine scheinbare, auf Konvergenz beruhende.

Man kann daher theoretisch die Stammform einer systematischen Kategorie aus der Vereinigung der primitivsten Gestaltung jedes Organs in den einzelnen jener Kategorie angehörigen Formengruppen konstruieren. Haeckel hat nach dieser Methode die Stammformen für die verschiedensten Klassen und Ordnungen a priori konstruiert und in seine Stammbäume eingesetzt, aber die Paläontologie hat seine Voraussetzungen bis heute nicht zu bestätigen vermocht. Geschöpfe, die nur

eine Kombination von primitiven Merkmalen ohne jede Spezialisierung aufweisen, sind in der Natur nicht zu finden.

Nicht einmal die paleozänen Säuger der Puerco beds entsprechen dieser Forderung des Mangels jeglicher Spezialisierung. Mit Recht hat daher Koken auf die Möglichkeit hingewiesen, daß im Widerspruch mit der Theorie die spezialisierten Formen trotz ihrer Spezialisierung die wahren Träger der Entwicklung gewesen seien.

Nun findet man in sehr vielen Fällen gerade solche Formen, die man einer Vereinigung von auffallenden primitiven Merkmalen wegen als Stammformen von zwei divergierenden Gruppen betrachten möchte, doch bereits in der Richtung der einen oder anderen Gruppe oder gar in einer ganz anderer Richtung zu weit spezialisiert, um eine solche Stellung einnehmen zu können.

Diese häufige Vereinigung primitiver Merkmale mit solchen einer einseitig vorgeschrittenen Spezialisierung in den fossilen Typen hat für den Deszendenztheoretiker bei der Konstruktion der Stammbäume zwei unangenehme Konsequenzen. Sie zwingt ihn, gerade die interessantesten und auffallendsten jener Typen aus der direkten Ahnenreihe rezenter Formengruppen auszuschneiden und in erloschene Seitenzweige zu verweisen, andererseits die Abzweigung der einzelnen Formengruppen von gemeinsamen Vorfahren zeitlich immer weiter nach rückwärts zu verlegen. So muß z. B. *Archaeopteryx* gewissermaßen auf ein totes Geleise geschoben werden. Sie kann nicht als eine Stammform der Vögel gelten, sondern nur als der Vertreter eines von den Stammesreihen der rezenten Vögel abseits gelegenen, frühzeitig abgestorbenen Zweiges.

Auf weitere Schwierigkeiten, die der Konstruktion beweiskräftiger Stammbäume entgegenstehen, wird in den Abschnitten über Konvergenz und regressive Entwicklung hingewiesen werden. Der unbefriedigende Zustand der Paläontologie auf diesem Gebiete, die Unsicherheit und subjektive Willkür in der Spekulation, die so vielen Stammbäumen anhaftet, hat zahlreiche namhafte Paläontologen veranlaßt, auf dem Wege der kinogenetischen Methode Stammesreihen und Stammbäume zu konstruieren, die überhaupt nicht mehr die direkten Deszendenzverhältnisse, sondern nur noch die wichtigsten Phasen in der Entwicklung einer bestimmten Organismengruppe zum Ausdruck bringen sollen.

Die Aufeinanderfolge der Faunen in der Erdgeschichte.

In den vorangehenden Abschnitten ist auseinandergesetzt worden, inwieweit die Paläontologie jenen Aufgaben gegenüber entsprochen hat, die ihr von den älteren biologischen Wissenschaften unter dem Einfluß der Deszendenztheorie gewissermaßen mit einer gebundenen Marschroute zugewiesen worden waren. Solche Aufgaben waren die Zusammenstellung des fossilen Materials zu Stammesreihen und deren Gruppierung zu Stammbäumen, ferner die Aufsuchung von erloschenen Verbindungsgliedern zwischen den größeren systematischen Kategorien des Tierreiches. Es konnte gezeigt werden, daß nach beiden Richtungen manches zur Begründung und zum Ausbau der Entwicklungslehre durch die paläontologische Forschung geleistet worden ist, es durften aber auch die außerordentlich zahlreichen und empfindlichen Lücken in der Beweisführung nicht verschwiegen werden.

Das Problem der Entwicklung des organischen Lebens ist durch die Paläontologie auf dem von der Zoologie vorgezeichneten Wege der Konstruktion von Stammesreihen und Stammbäumen einer Lösung nicht erheblich näher gebracht worden. Einen besseren Einblick in den historischen Werdegang der Tierwelt liefert die Paläontologie dort, wo sie ihrer eigenen Methode folgend weniger die Ermittlung des genetischen Zusammenhanges einzelner Formen, als vielmehr den Gesamtcharakter ganzer Faunen oder wenigstens größerer Formenkreise und dessen Änderungen im Laufe der Erdgeschichte zum Gegenstande ihrer Untersuchung macht.

Aus dem vergleichenden Studium der Faunen der Vorwelt und ihrer Aufeinanderfolge ergeben sich einige in stammesgeschichtlicher Richtung wertvolle Schlußfolgerungen.

Die nebenstehende Tabelle bietet eine gedrängte Übersicht der wichtigsten Ereignisse aus der Geschichte der Tierwelt, die sich während der Hauptabschnitte der Erdgeschichte abgespielt haben. Sie zeigt, daß schon im Cambrium eine reiche und sehr mannigfaltige Fauna vorhanden war und von dieser Zeit ab eine immer mehr zunehmende Annäherung an die Verhältnisse der Gegenwart.

Die Aufeinanderfolge der Faunen lehrt, daß keine derselben unabhängig von den übrigen entstanden ist, daß vielmehr jede mit einer vorangehenden und nachfolgenden durch eine größere oder geringere Anzahl durchlaufenden Arten oder Gattungen verknüpft ist. Auch erfolgen die Änderungen der einzelnen Faunenelemente nicht gleichzeitig. Während gewisse Formen-gruppen an der Grenze von zwei geologischen Epochen

starke Abänderungen erfahren, überschreiten andere jene Grenze fast ungestört. Niemals aber im ganzen Verlaufe der Erdgeschichte ist seit dem Cambrium die Kontinuität des organischen Lebens unterbrochen worden. Für die Annahme einer Katastrophentheorie, einer zeitweiligen völligen Vernichtung und Neuschöpfung der Lebewelt, wie sie A. d'Orbigny und seinen Anhängern durch die mangelhaften geologischen Erfahrungen in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts aufgenötigt worden war, liegen heute hinreichende Anhaltspunkte nicht mehr vor. Die Kontinuität der organischen Welt, die eine notwendige Voraussetzung der Entwicklungslehre ist, kann als vollständig gesichert gelten.

Aus einer Betrachtung des Gesamtcharakters der erloschenen Faunen ergibt sich ferner, daß die uns überlieferten fossilen Tierformen nach denselben Grundgesetzen gebaut waren, wie die jetzt lebenden. Keine einzige scheidet aus den großen Organisationskreisen des Tierreiches aus. Nur sehr wenige unter den Fossilien der paläozoischen Ära sind so abweichend gebaut, daß sie die Aufstellung von besonderen Klassen — *Cystoidea* und *Blastoidea* unter den dem Kreise der Stachelhäuter angehörigen *Pelmatozoa* — erforderten. Allerdings darf man dabei nicht außer acht lassen, daß die Reste einiger weitverbreiteter paläozoischer Familien, z. B. der *Stromatoporidae*, *Conularidae*, *Archaeocyathidae*, *Receptaculidae*, *Tentaculidae*, zu dürftig sind, um uns über die systematische Stellung jener Geschöpfe hinreichende Aufschlüsse zu gewähren, so daß die obige Angabe immerhin noch gewisse Einschränkungen erfahren mag.

Mit der fortschreitenden Annäherung an die Verhältnisse der Gegenwart ist keineswegs eine fortschreitende Steigerung der Organisationshöhe verbunden.

Einige Kreise des Tierreiches scheinen schon in der Silurzeit die volle Organisationshöhe erreicht zu haben. Ein silurischer Trilobit oder Kopffüßer dürfte in dieser Hinsicht hinter einem modernen Kruster bzw. Nautilus kaum zurückstehen. In dem Kreise der Wirbeltiere allerdings sehen wir eine unleugbare Zunahme in der Höhe der Organisation. Zuerst erscheinen im Untersilur die Fische, dann im obersten Devon (oder Carbon?) die ersten Landwirbeltiere aus der Abteilung der Stegocephalen — Vorfahren der Amphibien und Reptilien, hierauf im Obercarbon die ersten echten Reptilien, zuletzt die Säugetiere und Vögel. Die Tierwelt des Paläozoikums als Ganzes betrachtet steht also unzweifelhaft niedriger als jene des Mesozoikums insoferne, als in ihr die höchsten Klassen des Tierreiches noch nicht vertreten sind, aber in jenen Klassen und Ordnungen, die bis ins Paläozoikum zurückreichen finden sich auch bereits einzelne Formengruppen von der Organisationshöhe ihrer rezenten Vertreter.

Die Annäherung an die Verhältnisse der Gegenwart vollzieht sich bei den Meerestieren viel früher als bei jenen des festen Landes. In den jüngeren Abschnitten der Tertiärzeit, der eigentlichen Ära der modernen Entwicklung ist der Prozentsatz der noch lebenden Arten von Meerestieren schon sehr groß (10—40% im Miozän, 40—90% im Pliozän), während die meisten Familien der Landsäugetiere noch in voller Umbildung begriffen waren.

Läßt man die Formenmannigfaltigkeit auf sich einwirken, die z. B. in der Klasse der Reptilien vom Obercarbon bis zum Abschluß der Kreideperiode, dem Ende ihrer Blütezeit, sich bemerkbar macht, so darf man mit Recht über die Größe der Veränderungen der Lebens-

formen in dieser Klasse erstaunt sein. Betrachtet man dagegen die bis in die Gegenwart hereinragenden Abteilungen der Klasse der Brachiopoden, so ist man nicht minder überrascht durch die Kleinheit der Summe der Veränderungen, die sich an ihnen vollzogen haben. Mit Recht hat daher Huxley betont, man müsse sich unter diesem Gesichtspunkte nicht darüber wundern, daß die Veränderungen der Lebensformen in einzelnen Abteilungen des Tierreiches so groß, sondern vielmehr darüber, daß sie in anderen so klein gewesen seien.

Kurzlebige und persistente Typen.

Die Lebensdauer jeder Art und Gattung ist wie jene des Individuums zeitlich begrenzt. In jeder Faunengesellschaft gibt es Formengruppen, deren Merkmale einer raschen Veränderung unterliegen, so daß eine Art selbst zwei unmittelbar aufeinanderfolgende geologische Zeitabschnitte nicht unverändert durchläuft, neben solchen, deren Merkmale lange Zeiträume hindurch konstant bleiben. Die ersteren sind die stratigraphisch wertvollen Leitfossilien, die einen bestimmten geologischen Horizont charakterisieren und weder oberhalb noch unterhalb desselben angetroffen werden, die letzteren sind die persistenten oder Dauertypen.

An diesen Dauertypen fällt die Kleinheit der Summe der Veränderungen auf, die sie während ihrer Lebensdauer erfahren haben. Auch wenn die einzelnen Arten von Schicht zu Schicht nicht vollkommen gleich bleiben, so erhält sich doch der Typus der Formengruppe konstant. Eine *Lingula Lewisii* aus dem Silur ist von der heute lebenden *L. anatina* weder im Bau der Schale noch der Muskeleindrücke verschieden.

Solche Dauertypen, die uns als vertraute Faunenelemente in der sonst fremdartigen Bevölkerung der Meere älterer Epochen anmuten, sind unter den Wirbellosen in weit größerer Zahl vertreten als unter den Wirbeltieren. So macht die uralte präcambrische Radiolarienfauna von St-Lo in der Bretagne durchaus keinen fremdartigen Eindruck, da die meisten Reste sich ohne besondere Schwierigkeit auf bekannte Gattungen oder wenigstens Familien in Haeckels System der Radiolarien beziehen lassen. Von Foraminiferen sind *Globigerina*, *Orbulina*, *Spirillina* bereits im Cambrium, vier weitere lebende Gattungen im Silur vertreten.

Aber nicht nur die Protozoen, auch hochorganisierte Vertreter der Wirbellosen stellen ein sehr ansehnliches Kontingent zu den Dauertypen.

Unter den regulären Seeigeln ist die langlebigste Gattung *Cidaris*, die vom Perm bis in die Gegenwart reicht, zugleich der typischste Vertreter der ganzen Abteilung, deren charakteristische Merkmale bei ihm zu ihrer vollendetsten Ausbildung gelangen und unverändert durch die ganze mesozoische und känozoische Ära erhalten worden sind.

Unter den Seelilien reicht *Pentacrinus* mindestens bis in den Lias zurück, ebenso *Astropecten* unter den Seesternen und wahrscheinlich vier Gattungen von Schlangensterne. Besonders auffallende Persistenz zeigen mehrere Gattungen inartikulater Brachiopoden. Die ältesten Vertreter von *Lingula* kennt man im Cambrium, von *Discina* und *Crania* im Silur. Unter den artikulaten Brachiopoden sind *Rhynchonella* (Silur — rezent) und *Terebratulula* (Devon — rezent) gute Beispiele für eine persistente Formengruppe, deren Typus sich,

trotz einer sehr weitgehenden Variabilität in untergeordneten Merkmalen, vom älteren Paläozoikum bis in die Gegenwart unverändert erhalten hat. Dabei ist die Artenfülle dieser beiden Gattungen eine sehr große und auch der Individuenreichtum mancher Arten ein ganz außerordentlicher. Unter den Muscheln hat sich der ziemlich indifferente Typus von *Nucula* und *Leda* mit einem aus zahlreichen, gleichartigen, in einer Reihe angeordneten Zähnen bestehenden Schloß schon im Silur entwickelt, so daß altpaläozoische Vertreter dieser beiden Gattungen von rezenten nur schwer zu unterscheiden sind. Schneckenschalen von der müzenförmigen Gestalt der Napfschnecken, aber auch von der hochgetürmten Form der Pleurotomarien gehen bis ins ältere Paläozoikum zurück, doch sind wahrscheinlich die Tiere selbst von den heute lebenden verschieden gewesen. Diese Bemerkung gilt auch für die Schalen eines devonischen Krebses aus der mit Blattfüßen versehenen Ordnung der Phyllopoden, denen man den Namen der lebenden Gattung *Estheria* beilegt. Dagegen läßt sich ein anderer hochorganisierter Kruster, *Limulus* mit Sicherheit bis in die Trias zurückverfolgen. Unter den Kopffüßern zeigt *Orthoceras* vom Untersilur bis zum Ende der Trias eine sehr auffallende Konstanz aller wesentlichen Merkmale bei geringer Variabilität, so daß selbst die ältesten und jüngsten Formen nur nach spezifischen Unterschieden von untergeordneter Bedeutung getrennt werden können.

Auch unter den Wirbeltieren fehlen persistente Typen keineswegs, wenngleich sie nicht mehr die außerordentliche Lebensdauer gewisser Brachiopoden oder Muscheln erreichen. Von der heute im Japanischen Meer lebenden Haifischgattung *Scapanorhynchus* sind

vollständige Skelette aus der oberen Kreide des Libanon, von dem australischen Hai *Cestracion* solche schon aus dem oberen Jura von Solnhofen bekannt. Im oberen Jura findet sich ferner bereits die heute noch lebende Rochengattung *Squatina*. Das Skelett des triadischen Lungenfisches *Ceratodus* weicht von jenem des rezenten *Epiceratodus* aus den Flüssen von Queensland nur in sehr untergeordneten Merkmalen ab. Von rezenten Knochenfischen erscheint *Diplomystus*, der heute in den Flüssen von Neusüdwales und Chile lebt, zuerst in der oberen Kreide. Zahlreiche Gattungen haben sich mindestens vom Eozän bis in die Gegenwart unverändert erhalten.

Unter den Reptilien würde die Schildkrötengattung *Miolania*, von der fossile Reste aus dem an der Grenze der Kreide- und Tertiärformation stehenden Guaraniens Patagoniens und aus dem Diluvium von Queensland beschrieben worden sind, das auffallendste Beispiel eines Dauertypus abgeben, wenn die Identifizierung durch vollständigere Funde gesichert wäre.

Unter den Säugetieren kommen so langlebige Typen nicht mehr vor. Immerhin gibt es auch hier Beispiele für eine sehr langsame Entwicklung gewisser Stämme.

Im vollen Gegensatz zu den langlebigen Dauertypen stehen solche Formengruppen, die selbst von den nächstverwandten auffallend unterschieden, unvermittelt auftreten und nach einer kurzen Blüte, zumeist ohne Nachkommenschaft, erlöschen. Unter den Leitfossilien für einen bestimmten stratigraphischen Horizont stehen sie an Bedeutung obenan. Derartige sehr kurzlebige, dabei in sich abgeschlossene Formengruppen sind z. B. *Stringocephalus* und *Uncites* unter den Brachiopoden (auf das obere Mitteldevon beschränkt), unter den Muscheln die ganze Familie der Rudisten (nur mittlere und obere

Kreide), unter den Kopffüßern die Ammonitensippe *Clymenia* (nur Oberdevon).

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Stämme steht die Schnelligkeit der Entwicklung im umgekehrten Verhältnis zu ihrer Lebensdauer. Auf diesem Umstande beruht der Wert der sich rasch entwickelnden Gruppen (Ammoniten, Trilobiten, irreguläre Seeigel, plazentale Säugetiere) als Leitfossilien.

Darwin und Huxley haben die Existenz von Dauertypen als eine Schwierigkeit für die Selektionstheorie empfunden. In der Tat ist die Konstanz von Gattungen wie *Terebratula* und *Rhynchonella*, die trotz der außerordentlichen Variabilität und ihres Individuenreichtums sich seit ihrem ersten Auftreten in der paläozoischen Ära nicht weiter entwickelt haben, ein gewichtiger Einwand gegen die Verallgemeinerung eines Gesetzes der Formveränderung sowohl durch natürliche Auslese als durch den Wechsel äußerer Umstände.

Stammesgeschichte und Entwicklungsgeschichte des Individuums (Phylogenie und Ontogenie).

Es gibt eine nicht geringe Zahl fossiler Gattungen, die zeitlebens embryonale oder genauer jugendliche Merkmale ihrer lebenden Verwandten beibehalten. Beispiele solcher persistenter Embryontypen sind zuerst von Agassiz aus der Klasse der Fische namhaft gemacht worden. Die Ganoidfische des Paläozoikums zeigen eine unvollständige oder gar keine Verknöcherung der knorpeligen Wirbelsäule, entsprechend dem Zustande der Wirbelsäule im Embryonalleben ihrer rezenten Verwandten. Die Entwicklung des Geweihes bei den Hirschen wiederholt in der Lebensgeschichte des Individuums die

Geschichte des Stammes. Zuerst bildet sich ein Rosenstock, dann eine Stange mit einer Rose an der Basis. Im zweiten Jahre vergabelt sich die Stange und von da ab wird in jedem Jahre ein neuer Nebensproß den bestehenden hinzugefügt. Ganz ähnlich verlief die phylogenetische Entwicklung. Die ältesten miozänen Hirsche waren geweihlos. Bei *Palaeomeryx* im Mittelmiozän war ein Rosenstock, bei *Dicroceros* ein Rosenstock mit Rose und einem Spießer vorhanden. Noch im Pliozän lebten nur Hirsche mit einfachen Gabelgeweihen, deren Stange zwei bis höchstens drei Nebensprossen trug. Erst im Pleistozän treten Formen mit extremer Komplikation der Geweihstangen auf.

Bei den ältesten Paarhufern sind, wie im Embryonalleben rezenter Wiederkäufer, Mittelhand- und Mittelfußknochen getrennt angelegt. Die Seeigel mit blattförmigen (petaloiden) Ambulakralfeldern besitzen im Jugendstadium einfache, bandförmige Ambulakra. Sie lassen sich auch in ihrer Stammesgeschichte auf Formen mit bandförmigen Ambulakralfeldern zurückführen.

Die Zahl der Beispiele könnte ohne Schwierigkeit erheblich vermehrt werden. Dennoch ist es nicht statthaft, die aus ihnen abgeleiteten Erfahrungen zu verallgemeinern, wie dies vielfach von seiten der Embryologen geschieht.

E. Haeckel hat den von Fritz Müller (1869) ausgesprochenen Satz, die Ontogenie sei eine kurze und vereinfachte Wiederholung des Entwicklungsganges der Art, in die Form des „biogenetischen Grundgesetzes“ gekleidet. Der Wert des biogenetischen Grundgesetzes für die Ermittlung der Abstammungsverhältnisse rezenter Typen wird aber wesentlich eingeschränkt durch die Erfahrung, daß die Stammes-

geschichte in der Ontogenie nicht nur erheblich abgekürzt erscheint, daß gewisse Stadien vollständig übersprungen werden (Tachygenesis), sondern daß durch Vorgänge, die Anpassungen an das Embryonalleben darstellen, sogar eine Verschleierung der Stammesgeschichte bewirkt wird. Da eine Scheidung jener Vorgänge, die alte, stammesgeschichtliche Verhältnisse wiederholen (Palingenesis), und jener, die nur Anpassungen an das Embryonalleben entsprechen (Coenogenesis), auf Grund der ontogenetischen Untersuchungen selbst nicht möglich ist, so ist es auch nicht möglich, mit Hilfe der Embryologie die Vorfahren einer bestimmten Tiergruppe a priori zu rekonstruieren.

Befragen wir die Paläontologie darüber, inwieweit die ontogenetische Methode — der Versuch, chronologische Reihen fossiler Embryontypen festzustellen, in denen jedes einzelne Glied mit den verschiedenen Entwicklungsstadien einer später auftretenden Form übereinstimmt — befriedigende Resultate erzielt hat, so darf man vor allem auf die schönen Untersuchungen von Würtemberger, Branco, Hyatt und E. v. Mojsisovics über Entwicklung der Schale und Suturlinie bei den Ammoniten hinweisen. Es hat sich gezeigt, daß die innersten, jugendlichen Windungen jüngerer Ammoniten die Merkmale ausgewachsener Exemplare ihrer Vorfahren tragen. Hier ist tatsächlich die Entwicklungsgeschichte des Individuums ein ziemlich vollständiger Auszug der Stammesgeschichte ohne grobe coenogenetische Fälschungen. Auch bei den Lamellibranchiaten hat die Anwendung der ontogenetischen Methode durch Bernard, bei den Brachiopoden durch Jackson einige Erfolge aufzuweisen. So wirft beispielsweise die Tatsache, daß *Ostrea* im Jugendzustand ein taxodontes

Schloß und zwei Muskeleindrücke besitzt und erst später zahnlos und zu einem Monomyarier wird, ein wichtiges Licht auf die Stammesgeschichte der mit nur einem Haftmuskel versehenen Abteilung der Bivalven.

Leider ist die Untersuchung der individuellen Entwicklung an fossilen Formen infolge der Schwierigkeit, die Jugendstadien ersichtlich zu machen, auf wenige Tiergruppen beschränkt, unter denen die Ammoniten die Hauptrolle spielen.

Der phylogenetische Wert der embryologischen Charaktere hängt davon ab, ob der Stammesgeschichte in dem gegebenen Falle die individuelle ontogenetische Entwicklung genau entspricht oder nicht. Daß das letztere gelegentlich der Fall ist hat Neumayr an einigen beachtenswerten Beispielen gezeigt.

Die Brachiopodengattung *Waldheimia* durchläuft in der Entwicklung ihres Armgerüsts die Stadien von *Platidia*, *Magas* und *Megerlea*. Die zeitliche Aufeinanderfolge der diesen Stadien in der ontogenetischen Entwicklung von *Waldheimia* entsprechenden Gattungen ist eine ganz andere, da gerade *Platidia* unter denselben die jüngste ist, *Megerlea* im oberen Jura, *Magas* in der Kreide, *Waldheimia* sogar schon im Paläozoikum auftritt. *Linthia* und *Schizaster* unter den irregulären Seeigeln repräsentieren persistente Jugendformen von *Hemiaster*, obwohl sie geologisch jünger sind.

Sehr stark herabgedrückt wird der Wert der Ontogenie für die Stammesgeschichte auch in jenen Fällen, wo wichtige phylogenetische Phasen in der Entwicklungsgeschichte des Individuums übersprungen werden. Von den primitiven Merkmalen der alten plazentalen Säuger oder von der Umwandlung der fünfzehigen in die dreizehige und einzehige Extremität der modernen Unpaar-

hufer — einer der glänzendsten Errungenschaften der paläontologischen Forschung — ist in der Ontogenie des Pferdes nichts zu erkennen. Auch das Milchgebiß weist dem definitiven Gebiß gegenüber nur sehr undeutliche Spuren der Stammesgeschichte auf. Dagegen spiegelt die Ontogenie der Paarhufer deren Stammesgeschichte in der Umbildung der Extremitäten wieder, indem die im ausgewachsenen Zustande verschmolzenen Mittelhand- und Mittelfußknochen bei den Embryonen getrennt angelegt sind und somit den geologisch älteren Formen entsprechen.

Wo die Erfahrungen der Ontogenie ohne Kritik durch die Palaeontologie für stammesgeschichtliche Schlußfolgerungen verwertet worden sind, haben sie wiederholt zu schweren Irrtümern geführt. Da die Schwanzflosse der Fische im Embryonalleben bzw. in den ersten Jugendstadien diphycerk ist, hat eine diphycerke Schwanzflosse bei fossilen Fischen so lange als ein primitives, von den Ahnen ererbtes Merkmal gegolten, bis Dollo in überzeugender Weise den Nachweis führte, daß in allen diesen Fällen eine sekundär durch Anpassung an eine bestimmte Lebensweise erworbene Diphycerkie der Schwanzflosse vorliege und daß wir eine einer bestimmten Phase der ontogenetischen Entwicklung entsprechende primäre Diphycerkie bei fossilen Fischen bis heute noch nicht kennen.

Abgesehen von der hohen philosophischen Bedeutung, die einem Parallelismus der Ontogenie und Phylogenie zukommt, ist von der Stammesgeschichte noch immer so vieles in der Keimesgeschichte in hinreichend erkennbarer Andeutung erhalten geblieben, daß die Embryologie als Quelle für die Erschließung des phyletischen Entwicklungsganges einer Tiergruppe nicht vernach-

lässigt werden darf. Da jedoch ein und derselbe ontogenetische Vorgang für cönogenetisch oder palinogenetisch gehalten werden kann, ohne daß eine sichere Entscheidung in dem einen oder anderen Sinne von vorneherein möglich wäre, so ist bei der Verwertung ontogenetischer Erfahrungen eine Kontrolle durch die paläontologischen Tatsachen in jedem Einzelfalle unerläßlich.

Anpassung und Konvergenz.

Alle Tiere sind ihrer Lebensweise mehr oder weniger vorteilhaft angepaßt. Die Anpassung an die gleiche Lebensweise kann in verschiedener Art erreicht werden. Das Problem des Flugvermögens z. B. ist bei den Fledermäusen, Vögeln und Pterosauriern unter den Wirbeltieren auf sehr verschiedene Weise gelöst worden. Stets aber ist die Anpassung von mehr oder minder auffallenden Umbildungen gewisser Organe oder Organgruppen begleitet.

Die Untersuchung der bezeichnenden Merkmale der Anpassung hat für die moderne Paläontologie sehr große Bedeutung gewonnen. Sie hat einerseits durch die wesentlich auf ihr beruhende kinetogenetische Methode in der Phylogenie auf die Lösung stammesgeschichtlicher Fragen maßgebenden Einfluß genommen und andererseits in der Aufdeckung von Konvergenzerscheinungen eine beachtenswerte Fehlerquelle für die Ermittlung der Stammesgeschichte kennen gelehrt.

Vertreter systematisch weit voneinander abstehender Gruppen, die unter denselben Bedingungen leben, können einander infolge gleichartiger (konvergenter) Anpassung sehr ähnlich werden. Die Konvergenz

kann sich bloß auf einzelne Organe beschränken oder sich auf die ganze Gestalt, ja selbst auf den inneren Bau erstrecken.

Unter den konvergent angepaßten Typen der Gegenwart mögen an dieser Stelle nur der grabende Beutler *Notoryctes typhlops* und der Insektenfresser *Chrysochloris* genannt sein, bei denen die Ähnlichkeit in allen Merkmalen so weit geht, daß die Frage, ob hier Konvergenz oder wahre Blutsverwandtschaft vorliege, längere Zeit Gegenstand ernster Meinungsverschiedenheit war.

Die Feststellung außerordentlich zahlreicher Konvergenzerscheinungen in den verschiedenen Epochen der Erdgeschichte gehört zu den biologisch wichtigsten Erfahrungen aus der Vergangenheit der Tierwelt.

Das auffallendste, jedem Studierenden der Paläontologie geläufige Beispiel einer weitgehenden Konvergenz ist die äußere Ähnlichkeit der Bivalvengattung *Hippurites* und der Brachiopodengattung *Richthofenia* mit der devonischen Deckelkoralle *Calceola*. Die Konvergenz eines großen Teiles der Fauna des Tanganjika-Sees in Zentralafrika mit ausgestorbenen Meerestieren ist so überraschend, daß sie für manche Forscher als Beweis für die Reliktnatur dieses Sees, für seinen ehemaligen Zusammenhang mit dem Meere, genommen wurde. Bei schalentragenden Gastropoden und Cephalopoden treten Konvergenzerscheinungen besonders häufig auf.

Die Übereinstimmung von zwei Formen in einem, wenn auch sehr auffallenden Merkmal ist daher noch kein Beweis für ihre genetische Verwandtschaft. *Pristiophorus* gehört nicht in die Familie der Sägehaie, obwohl er dieselbe sägeförmige Verlängerung der Schnauze besitzt wie *Pristis*, sondern ist ein echter Hai aus der Verwandtschaft der Dornhaie (Jaekel). Das Kamel teilt mit den

Hohlhörnern und geweihtragenden Paarhufern die Eigenschaft des Wiederkäuens und ist doch kein echter Wiederkäuer, da es den vorgenannten Gruppen gegenüber tiefgreifende anatomische Unterschiede aufweist (Dollo). Der Besitz von Nagezähnen stempelt den Besitzer noch nicht zu einem Vertreter der Ordnung der Nagetiere. Den Nagezähnen durchaus homologe Schneidezähne finden sich auch bei den Klippdachsen unter den Huftieren und bei der ausgestorbenen Säugerordnung der *Tillodontia*. Der Aaltypus hat sich in drei ganz verschiedenen Ordnungen der Fische bei Formen herausgebildet, die unter gleichen Bedingungen leben, bei *Lepidosiren paradoxa* unter den *Dipnoi*, bei *Rhamphichthys Blochii* unter den *Physostomi* und bei *Symbranchus marmoratus* unter den *Physoclysti* (Dollo). Die Rochengestalt tritt bei mehreren, verschiedenen Selachiertypen und selbst unter den Knochenfischen (bei *Halicutaea stellata*) auf.

In vielen Fällen hat die Entscheidung der Frage, ob bestimmte Ähnlichkeiten des anatomischen Baues oder der Form auf Stammesverwandtschaft oder auf Konvergenz hinweisen, zu Meinungsverschiedenheiten geführt. Die Ähnlichkeit der Ichthyosaurier mit den Delphinen ist wiederholt — zuletzt von Steinmann — als ein Beweis dafür angesehen worden, daß diese Meeresreptilien die Ahnen der Seesäugetiere gewesen seien. In diesem Falle läßt sich aus den innigen Beziehungen der ältesten Wal-tiere zu den primitiven Raubtieren (*Creodontia*) der Nachweis erbringen, daß keine genetische Verwandtschaft vorliegt. Die Tatsache, daß die älteren Zahnwale des Eozäns von *Ichthyosaurus* erheblicher abweichen als die jüngeren zeigt, daß die scheinbare Verbindung beider Gruppen auf einer Konvergenz, nicht auf einer direkten Deszendenz beruht.

Ebenso sind alle seinerzeit für vollgültig angesehenen Beweise hinfällig geworden, die von Huxley für die Abstammung der Vögel von bipedalen Dinosauriern vorgebracht wurden. Die vogelähnlichen Merkmale im Bau des Beckens und der Hinterextremitäten dieser eigentümlichen Reptilien werden heute wohl von allen Paläontologen übereinstimmend als Konvergenzerscheinungen aufgefaßt, die durch den aufrechten Gang auf den beiden Hinterbeinen bedingt sind.

Die Pterosaurier können trotz der außerordentlichen Vogelähnlichkeit einzelner Merkmale, insbesondere des Schädelbaues, nicht im Sinne von Seeley als Ahnen der Vögel gelten, sondern sind von diesen noch schärfer geschieden als von den übrigen Ordnungen der Reptilien. Viel schwieriger ist die Entscheidung der Frage, ob man auch die Beziehungen der Säugetiere zu der Reptilordnung der *Theromorpha* in ähnlicher Weise deuten soll. Hier stehen sich zwei Meinungen schroff gegenüber. Die Vertreter der einen sprechen von einer Konvergenz des Knochengerüstes infolge mechanischen Gebrauches und ähnlicher Lebensweise, die Vertreter der anderen behaupten wirkliche Stammesverwandtschaft.

Die südamerikanischen Riesentiere der patagonischen Deseado-Stufe *Pyrotherium* und *Astrapotherium* erinnern in ihrer plumpen Gestalt und dem säulenförmigen Bau der Extremitäten auffallend an Rüsseltiere und an die ausgestorbene Huftierunterordnung der *Amblypoda*. In der Tat werden sie von Ameghino zu den ersteren, von Gaudry zu den letzteren gestellt, während andere Forscher jene Ähnlichkeiten nur als Konvergenzen gelten lassen und den beiden genannten Huftiergattungen eine ganz andere Stellung im System zuweisen.

Unter den wirbellosen Tieren bieten die Ammoniten für phylogenetische Studien ein besonders dankbares Feld. Aber auch hier ist häufig genug die Schwierigkeit, Konvergenz und Stammesverwandtschaft auseinanderzuhalten, geradezu unüberwindlich. Eine der Autoritäten auf dem Gebiete fossiler Cephalopoden, A. Hyatt, geht sogar so weit, den genetischen Zusammenhang der Ammoniten mit den Nautiliden in Abrede zu stellen. Er leitet beide Gruppen von verschiedenen Urformen ab, die den Scaphopoden und Pteropoden ebenso nahe standen als den echten Kopffüßern, und verweist damit alle Merkmale, die die letztere Abteilung zoologisch zusammenhalten, in das Gebiet der Konvergenzen.

Diese wenigen Beispiele dürften genügen, um die große Bedeutung der Konvergenzerscheinungen für die Ermittlung der Stammesgeschichte zu zeigen und dem Leser klarzumachen, daß für die Aufstellung beweiskräftiger Stammesreihen es dort, wo ein reiches Fossilmaterial vorliegt, kein größeres Hindernis gibt als die Unfähigkeit, die Entscheidung, ob eine Übereinstimmung in wichtigen Merkmalen auf Konvergenz oder auf wirklicher phylogenetischer Verwandtschaft beruht, mit Sicherheit zu treffen.

Die kinetogenetische Methode in der Paläontologie. Reihen funktioneller Entwicklung.

Die Erscheinungen der Anpassung an bestimmte äußere Lebensbedingungen, die wir in den verschiedensten Gruppen der Pflanzen- und Tierwelt beobachten, sind von großer Bedeutung für die Ermittlung der Stammesgeschichte. Es läßt sich für eine sehr große Zahl von Stämmen zeigen, daß eine solche Anpassung sich all-

mählich vollzieht, daß die einzelnen Organe des Körpers sich umgestalten und daß die jüngeren Vertreter eines Stammes ihrer Umgebung und ihren Lebensbedingungen besser angepaßt sind als ihre Vorgänger.

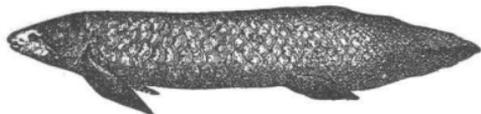
Kowalewsky und Ruetimeyer in Europa, Cope in Amerika haben die Kinetogenese, die Umgestaltung des Skeletts, insbesondere der Extremitäten, in verschiedenen Klassen und Ordnungen der Wirbeltiere zuerst näher untersucht und in geistvoller Weise erklärt. Die kinetogenetische Methode bildet seither eine der wichtigsten Grundlagen der modernen paläontologischen Forschung.

Diese Methode führt uns zu der Feststellung von Stufen des Entwicklungsganges, die sich in günstigen Fällen zu Reihen funktioneller Entwicklung anordnen lassen. Aus der großen Zahl solcher Evolutionsreihen sollen hier nur drei Beispiele als besonders bezeichnend herausgegriffen werden.

In der ersten Reihe (Fig. 5) sind mehrere Vertreter der *Dipnoi* oder Lungenfische zusammengestellt, einer Unterklasse der Fische, deren drei lebende Repräsentanten (*Lepidosiren*, *Protopterus*, *Epiceratodus*) sich durch die Umwandlung der Schwimmblase in ein Respirationsorgan auszeichnen. Sie sind ferner durch einen besonderen Bau des Schädelskeletts (Autostylie) charakterisiert, die sich bei den fossilen Vertretern wiederfindet. Doch besaßen die letzteren als Meeresbewohner wohl noch nicht den eigentümlichen Atmungsapparat der modernen Dipnoer, die durchaus Süßwasserfische sind.

Betrachten wir die Ausbildung der unpaarigen Flossen bei dem ältesten Dipnoer, bei dem unterdevonischen *Dipterus Valenciennesi*, so sehen wir eine aus zwei ungleichen Lappen bestehende (heterocerke)

Schwanzflosse (caudalis), neben ihr auf der Unterseite eine selbständige Afterflosse (analis) und auf der Oberseite zwei kurze Rückenflossen (dorsales). Bei dem etwas



Epiceratodus Forsteri.
Gegenwart. Australien.



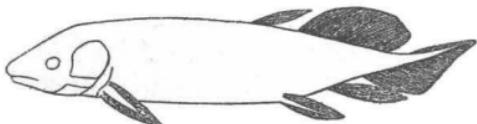
Uronemus lobatus.
Untercarbon. Schottland.



Phaneropleuron Andersoni. Oberes Oberdevon.
Schottland.



Scaumenacia curta.
Unteres Oberdevon.
Kanada.



Dipterus macropterus.
Oberes Unterdevon.
Schottland.



Dipterus Valenciennesi.
Unteres Unterdevon.
Schottland.

Fig. 5. Die Entwicklungsstufen der Lungenfische (nach L. Dollo).
(Aus: Abel, Bau und Geschichte der Erde.)

jüngeren *Dipterus macropterus* aus dem oberen Unterdevon ist die eine Rückenflosse erheblich in die Breite gezogen. Bei der Gattung *Scaumenacia* aus dem unteren

Oberdevon sind beide Rückenflossen viel breiter als lang und die hintere, sehr breite nähert sich erheblich dem oberen Lappen der Schwanzflosse. Bei der nächstjüngeren Gattung *Phaneropleuron* (oberes Oberdevon) fließen beide Rückenflossen mit der Schwanzflosse zusammen und bei dem untercarbonischen *Uronemus* verschmilzt auch die Afterflosse mit der Schwanzflosse, während zugleich die Asymmetrie der letzteren sich abschwächt. So ist an Stelle der ursprünglich heterocerken Schwanzflosse und der anderen selbständigen unpaaren Flossenelemente im Laufe der Stammesgeschichte der Dipnoer ein zusammenhängender, diphycerker Flossensaum getreten. Bei den jüngsten Vertretern der Lungenfische schreitet die Diphycerkie noch weiter vor, indem der Flossensaum schmaler und in der Schwanzregion vollkommen symmetrisch wird.

Die zweite Reihe (Fig. 6) zeigt uns die schrittweise Verkümmernng des Beckens in der Säugetierordnung der Seekühe (Sirenen). Die älteste Seekuh, *Eotherium* aus dem unteren Miozän Ägyptens, besitzt noch funktionsfähige Hinterextremitäten und ein normales, aus Ilium (Darmbein), Ischium (Sitzbein) und Os pubis (Schambein) verschmolzenes Becken mit wohl entwickeltem Hüftloch. Von *Eosiren* (oberes Miozän) bis zum rezenten Dugong läßt sich die Reduktion des Beckens Schritt für Schritt verfolgen. Zuerst verschwindet das Hüftloch, später das Schambein. Sitzbein und Darmbein werden schlanker und endlich zu einem gekrümmten Knochenstab reduziert, in dem die Gelenkpfanne für den gleichfalls rudimentär gewordenen Oberschenkel kaum noch angedeutet erscheint.

Die dritte Reihe (Fig. 7) stellt die Umformung der ursprünglich fünfzehigen Extremität und des Gebisses

in einer Gruppe pferdeähnlicher Huftiere dar. In der Familie der *Equidae* ist im Verlaufe der Stammesgeschichte zunächst der erste und fünfte Finger zum Schwunde gekommen. Von den drei übrigbleibenden sind die seitlichen immer kürzer, vom Erdboden zurückgezogen, funktionslos und endlich beim lebenden Pferd zu ganz unbrauchbaren Griffelbeinen rückgebildet worden. Hand in Hand mit dieser Reduktion der Finger und Zehen geht eine Verkümmern der Elle und des

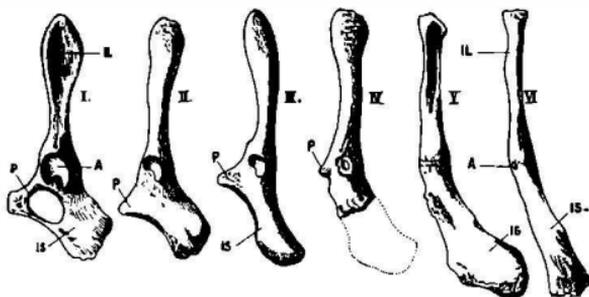


Fig. 6. Die schrittweise Verkümmern des Hüftbeins bei den Sirenen (Seekühen), nach Abel.

I. *Eoetherium* (unteres Mittelozoän), II. *Eosiren* (oberes Mittelozoän), III. *Halitherium* (Oligozän), IV. *Metaxytherium* (Miozän), V. Dugong von Australien, VI. Dugong des Roten Meeres.
 IL Ilium (Darmbein). IS Ischium (Sitzbein). P Os pubis (Schambein). A Acetabulum (Gelenkpfanne für den Oberschenkel).

Wadenbeins. Die erstere, ein ursprünglich selbständiger, getrennter Knochen, verschmilzt in ihrem allein übrigbleibenden, obersten Teil mit der Speiche des Unterarmes, während das Wadenbein bis auf ein kleines Knochenstäbchen zusammenschrumpft. Gleichzeitig hat sich an den Backenzähnen die Länge der Krone vergrößert, an Stelle der Schmelzhöcker sind tiefe, sackartige Schmelzfalten in der Kaufläche getreten, die Wurzeln verkümmern und die Zähne nehmen eine prismatische Gestalt an.

Alle diese Reihen, denen sich eine sehr große Zahl anderer an die Seite stellen ließe, zeigen uns nicht die

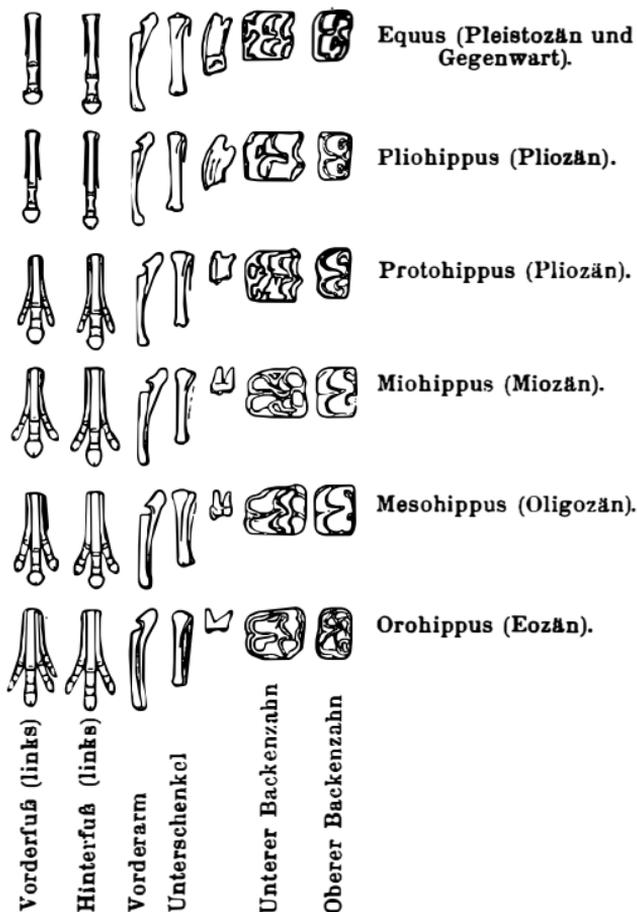


Fig. 7. Die Umformung der Gliedmaßen und Zähne im Laufe der Stammesgeschichte der Pferde. (Nach Marsh.)
 (Aus: Abel, Bau und Geschichte der Erde.)

direkten Deszendenzverhältnisse zwischen den einzelnen Gliedern, sondern Stufen des Entwicklungsganges

in einer bestimmten Tiergruppe. Sie sind keineswegs genealogische Ahnenreihen im strengen Sinne, sondern Reihen funktioneller Entwicklung. Der Unterschied zwischen beiden ist lange Zeit hindurch, insbesondere in den Anfangstadien der Paläontologie, mit Unrecht vernachlässigt worden. Marsh und Huxley z. B. haben die Vertreter der verschiedenen Entwicklungsstufen in der Pferdereihe durch eine Ahnenkette verbunden (Haeckels „Paradepferd der Deszendenztheorie“), aber spätere Untersuchungen haben ihre Voraussetzungen nicht bestätigt. Wir haben es in der Entwicklung des Pferdestammes nicht mit einer, sondern mit mehreren parallelen Reihen zu tun. Die Gattung *Hipparion* z. B. gehört keinesfalls in die Reihe der direkten Vorfahren des Pferdes, sondern in einen Seitenzweig, aber sie markiert ebensogut eine Entwicklungsstufe in der Evolution des Pferdestammes in Europa, wie *Pliohippus* in Nordamerika.

Es ist der Paläontologie gelungen, in sehr vielen Formengruppen die Stufen der Entwicklung sicherzustellen, wenn auch nicht die direkten Ahnenreihen nachzuweisen. Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Stammesreihen ist in diesem Sinne aufzufassen als eine Aneinanderreihung der wichtigsten Phasen in der Entwicklungsgeschichte des betreffenden Stammes.

Das spekulative Moment, das der Konstruktion von paläontologischen Stammbäumen anhaftet, tritt bei der kinetogenetischen Untersuchungsmethode hinter die induktive Forschung erheblich zurück. Die Ergebnisse derartiger Studien sind aus diesem Grunde besonders wertvoll.

Die Reihen funktioneller Entwicklung dürfen weder verwechselt werden mit Ahnenreihen, noch mit bio-

logischen Reihen. Man kann auch bei lebenden Tieren gewisse Organe in eine Reihe ordnen, die einer Entwicklungsfolge gleicht, z. B. die Hände der Känguruhratten (*Hypsiprymnidae*), aber in einer solchen Reihe fehlt ein wesentliches Moment, die Zeitfolge, die für die Ermittlung der Organisationsstufen des Entwicklungsganges maßgebende Bedeutung besitzt.

Noch in anderer Richtung hat uns die kinetogenetische Methode zu Resultaten geführt, die für die Ermittlung der Stammesgeschichte wertvolle Handhaben bieten.

Von diesen Ergebnissen wird in dem Abschnitt über die Unzerstörbarkeit der Spuren durchlaufener Entwicklungszustände ausführlich die Rede sein.

Die gerichtete Entwicklung (Orthogenesis) und das Spezialisationsgesetz.

Überblicken wir die Stammesreihen, denen, wie in den vorangehenden Abschnitten auseinandergesetzt wurde, in der Regel nur der Wert von Evolutionsstufen einer Formengruppe zuerkannt werden kann, so sehen wir die Endglieder solcher Reihen von ihren Vorfahren fast immer durch eine stärkere und einseitige Ausbildung, durch eine Spezialisierung, unterschieden. Die einzelnen Glieder der Stammesreihe zeigen die Tendenz, sich von der ursprünglichen Stammform immer weiter in einer bestimmten Richtung zu entfernen. Die Spezialisierung schreitet in demselben Sinne fort. Sie kann sich auf ein einzelnes Organ oder gleichzeitig auf mehrere Organgruppen erstrecken.

Diese sehr vielen Stämmen innewohnende Tendenz zur Herausbildung von Spezialisierungen ist insbesondere von Cope und seiner Schule in Nordamerika im Sinne

neolamarckistischer Anschauungen verwertet worden. Ihre Untersuchungen haben zahlreiche, schöne Beweise für eine funktionelle Selbstgestaltung des Organismus geliefert, für seine Fähigkeit, direkt jene Änderungen zu erfahren, welche unter den gegebenen Verhältnissen wünschenswert sind. Sie haben die Mehrzahl der Paläontologen allmählich von der Lehre Darwins, der dem Selektionsprinzip die maßgebende Bedeutung bei der Entstehung neuer Formen zuerkannte, zu Anschauungen geführt, die ein subjektives Anpassen des Organismus an seine Umgebung, Veränderungen durch physikalische Beeinflussung, mechanische Wirkungen und Gegenwirkungen in den Vordergrund stellen.

Es ergibt sich ferner aus einer Betrachtung der Stammesreihen, deren einzelne Glieder eine in demselben Sinne fortschreitende Spezialisierung zeigen, daß die Entwicklung eine gerichtete ist. Die Variabilität der einzelnen Formengruppen ist keine unbegrenzte. Ein Organismus kann nicht jede beliebige Umformung erleiden, sondern diese erfolgt zumeist nur in einer bestimmten Richtung. Zugleich verkleinert sich mit zunehmender Spezialisierung die Variationsbreite.

Beispiele für eine gerichtete, zielstrebige Entwicklung im Sinne von v. Baer und Naegeli, eine Orthogenesis im Sinne von Eimer bietet uns die Paläontologie in sehr großer Zahl. Zu den schönsten zählen die Umwandlungen des Gebisses und des Extremitätenskeletts in verschiedenen Ordnungen der Huftiere. Aber auch bei vielen Formengruppen wirbelloser Tiere läßt sich ein solcher gerichteter Entwicklungsgang feststellen, wofern nur deren erhaltungsfähige Hartteile einen Rückschluß auf den inneren Bau gestatten.

Es ist in einem früheren Abschnitt gezeigt worden, daß jene Stammesreihen, die wir als wirkliche genealogische Reihen, nicht lediglich als Stufen des Entwicklungsganges, ansehen dürfen, sich zumeist als selbständige, parallel verlaufende Linien erwiesen haben. Die größeren, geschlossenen Formengruppen, von den Gattungen aufwärts, haben sich nicht in einer einzigen, sondern in mehreren Reihen entwickelt. Da in den einzelnen Reihen die Spezialisierungen nicht durchaus gleichsinnig erfolgen, so weisen die Angehörigen verschiedener, benachbarter Reihen häufig eine Kreuzung der Spezialisierungen auf. Wo solche vorliegen, läßt sich für die betreffende Formengruppe wohl eine den Organisationsstufen entsprechende Stammesreihe, nicht aber eine die wahren Deszendenzverhältnisse zum Ausdruck bringende Ahnenreihe aufstellen.

Für die Ermittlung der letzteren erweisen sich Spezialisationskreuzungen als ebenso schwer wiegende Hindernisse wie Konvergenzerscheinungen.

Eine Entwicklungsrichtung, die keineswegs mit einer bestimmten Lebensweise in erweisbarem Zusammenhange zu stehen braucht, kann sich nicht nur auf einzelne Stammesreihen erstrecken, sondern für ganze große Kategorien der Tierwelt maßgebend werden. In allen Ordnungen der plazentalen Landsäugetiere mit Zahnwechsel finden wir bei den ältesten Vertretern ein aus 44 Zähnen nach der Formel: 3 Schneidezähne, 1 Eckzahn, 4 Prämolaren, 3 Molaren auf jeder Seite des Ober- und Unterkiefers, bestehendes Gebiß. Niemals findet im Laufe der Stammesgeschichte eine Vermehrung dieser ursprünglichen Grundzahl, wohl aber in sehr vielen Ordnungen, Unterordnungen und Familien eine Verminderung statt, so daß die jüngsten Glieder einer systematischen Kate-

gorie den älteren gegenüber durch eine Reduktion des Gebisses ausgezeichnet sind.

Dieser orthogenetische Gang der Entwicklung weist in verschiedenen Klassen desselben Tierkreises manchmal nach gerade entgegengesetzten Richtungen, so in den beiden Klassen der Crinoiden und Seeigel im Kreise der Stachelhäuter. Die Crinoiden oder Seelilien beginnen im Paläozoikum mit Formen, in deren getäfeltem Kelch der radial fünfstrahlige Bau durch das Auftreten einer sehr auffallenden überzähligen Zone von Tafeln gestört wird. Solche Seelilien mit einem Kelchbau, der sich einer bilateralen Symmetrie nähert, herrschen während der ganzen paläozoischen Ära bei weitem vor, während gerade bei den modernen Seelilien der radiär fünfstrahlige Bau am reinsten zum Ausdruck gelangt. In der Klasse der Seeigel dagegen sind die paläozoischen Typen reguläre, streng radiär fünfstrahlig gebaute Formen. Erst im Lias begegnen wir irregulären Seeigeln. Zunächst äußert sich die Unregelmäßigkeit nur in einer Verdrängung der Afterlücke aus dem Scheitel, später trennen sich die Ambulakralfelder in zwei verschieden gebaute Abschnitte (Bivium, Trivium), auf der unteren Seite eines Interambulakrums bildet sich ein erhöhtes, eigentümlich skulpturiertes Feld (Plastron) heraus, kurz die Verdrängung des ursprünglich radiären Körperbaues durch bilaterale Symmetrie erscheint bei den jüngsten und formenreichsten Vertretern der Seeigel aus der Familie der *Spatangidae* am weitesten getrieben.

Die einmal eingeschlagene Richtung in der Spezialisierung ist in der Regel für die ganze weitere Entwicklung der von ihr ergriffenen Formengruppe maßgebend. Kowalewsky hat gezeigt, daß bei den Paarhufern zwei Arten der Umbildung des Vorderfußes unterschieden

werden können. Bei der einen, die er als „inadaptive Reduktion“ bezeichnet, behauptet jeder Mittelhandknochen hartnäckig seinen Platz genau unter den dazugehörigen Handwurzelknochen und artikuliert nur mit diesen. Bei der „adaptiven Reduktion“ dagegen verdrängen die beiden mittleren Mittelhandknochen ihre Nachbarn und bemächtigen sich ihrer Ansatzstellen an der Handwurzel. Keine der zahlreichen Stammesreihen, die den Weg der inadaptiven Reduktion der Vorderextremität eingeschlagen haben, ist später zur adaptiven Reduktion übergegangen. Sie sind ausnahmslos ohne Nachkommen erloschen. Alle lebenden Paarhufer mit reduzierten Extremitäten gehören dem adaptiven Typus an.

Nicht selten wird eine Richtung der Spezialisierung noch festgehalten, wenn sie bereits zu einer Anhäufung von Eigenschaften führt, die für den Besitzer eher schädlich als nützlich sind. Solche „Überspezialisierungen“ sehen wir z. B. bei *Proprius Schweinfurthi*, einem Sägehai mit übermäßig verlängerter Säge, bei *Mesoplodon Layardi*, einem Zahnwal mit exzessiver Entwicklung der Zähne des Unterkiefers, die sich über der Schnauze kreuzen, bei *Cervus euryceros* mit einem unförmlichen, nicht mehr gebrauchsfähigen Geweih.

Eine weitgehende, allzu einseitige Spezialisierung erweist sich stets als gefährlich für den Träger derselben. Es sind in der Regel die am höchsten spezialisierten, von der Stammform am weitesten abweichenden Typen, mit denen eine Familie zu erlöschen pflegt, während Formengruppen, in denen eine Spezialisierung sich nur in geringem Maße und langsam vollzieht, sich als langlebig erweisen.

Das Ziel einer Spezialisierung ist die Vervollkommnung einer bestimmten Funktion. Sie äußert sich daher

in besonders auffallender Weise in der fortschreitenden Anpassung an eine schwimmende, laufende, grabende, springende, fliegende Lebensweise, in der Bildung von Verteidigungs- und Angriffswaffen. Es hat sich aber gezeigt, daß durch exzessive Spezialisierung die Gebrauchsfähigkeit von Organen vermindert werden kann. Andererseits kennen wir auch Fälle, in welchen die Spezialisierung gerade solche Organgruppen nicht ergreift, deren Abänderung für den Besitzer in hohem Grade vorteilhaft wäre. Ein Beispiel für die Persistenz solcher zweckwidriger Merkmale bieten die Selachier. Schon die ältesten Haifischtypen des Carbons besaßen eine ventral gelegene Mundöffnung. Für einen schwimmenden Fisch ist eine solche Lage eminent zweckwidrig, da sie ihn am Erfassen der Beute in sehr vielen Fällen hindert. Dennoch hat sich die ventrale Lage der Mundöffnung selbst bei den modernen Haien erhalten, während mannigfache Veränderungen von untergeordneter Wichtigkeit im Bau des Selachierkörpers eingetreten sind.

Der 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, stehen jedoch wichtige Ausnahmen gegenüber. Veränderungen der Umgebung, neue Lebensbedingungen sind imstande, auch die Spezialisierung in neue Bahnen zu leiten und die bereits in einer bestimmten Richtung modifizierten Organe den an sie gestellten neuen Anforderungen entsprechend umzugestalten. Kletternde Beuteltiere sind zur Lebensweise auf dem Boden übergegangen und später neuerdings zu einer solchen auf Bäumen zurückgekehrt. Einige Haifische, die aus nek-

tonischen Fischen durch Anpassung an das Leben auf dem Meeresgrund zu Rochen geworden waren, sind später wieder zu frei schwimmenden Haien (Sägehai) geworden. Aber einer solchen Änderung der Spezialisierung fügen sich nur die minder auffallend spezialisierten Typen, bei denen die Variabilität noch zu der Anpassung an die neuen Lebensbedingungen ausreicht. Die Annahme, daß eine so einseitig spezialisierte, dem Leben im hohen Meere angepaßte Form wie ein *Ichthyosaurus* oder ein Bartenwal wieder zum Landleben zurückkehren oder daß ein flügellos gewordener Vogel wieder das Flugvermögen erwerben könne, ist durch keine einzige paläontologische Erfahrung beglaubigt. Rudimentäre Organe werden unter keinen Umständen wieder funktionell (Irreversibilitätsgesetz Dollos).

So wird jede einschneidende, die Variationsmöglichkeit beschränkende Spezialisierung zu einer Gefahr für die Fortdauer des Typus, der sich Änderungen des Milieus und neuen Bedürfnissen nicht mehr anzupassen vermag. In sehr vielen Stammesreihen ist der Grad der Anpassungsfähigkeit zugleich ein Maßstab für die Dauerhaftigkeit und Lebensfähigkeit der verschiedenen Formen.

Progressive und regressive Entwicklung.

A. Gaudry hat in der Entwicklung der Tierwelt vom Cambrium bis zur Gegenwart das Walten eines allgemeinen Gesetzes zu erkennen geglaubt, das er als „Gesetz der ununterbrochenen Progression“ bezeichnete.

Wenn wir die in den beiden vorhergehenden Abschnitten mitgeteilten Beispiele funktioneller Entwicklungsreihen betrachten, so finden wir die Endglieder in

jeder einzelnen am stärksten spezialisiert und insoferne, als in einem spezialisierten Organismus die Organe einer bestimmten Arbeitsleistung besser angepaßt sind als in einem generalisierten, fällt in diesen Reihen die phylogenetische Entwicklung mit einem Fortschritt, einer Vervollkommnung zusammen. Am deutlichsten ist ein solcher Fortschritt ausgesprochen in der Zunahme der Größe des Gehirns bei den Säugetieren vom Paleozän bis zur Gegenwart. Wenn wir das winzige Gehirn eines alttertiären Huftieres mit jenem eines Pferdes vergleichen, so werden wir nicht umhin können, dem letzteren eine höhere Rangstufe zuzuerkennen. Ebenso wenig läßt sich bezweifeln, daß wir die Entwicklung der Primaten von den alttertiären Halbaffen bis zum Menschen als eine progressive anzusehen haben.

Auch eine Reduktion von Organelementen kann den Charakter eines progressiven Merkmales besitzen. Die Reduktion der Extremitätenknochen bei den Huftieren ist mit einem Fortschritt verbunden, indem die Gehwerkzeuge dadurch feiner ausgearbeitet, zur laufenden und springenden Bewegung besser geeignet erscheinen.

In sehr vielen Fällen können wir eine Spezialisierung weder als fortschrittlich (progressiv), noch als rückschrittlich (regressiv) bezeichnen. Die von der Spezialisierung betroffene Tiergruppe hat sich ihren Vorfahren gegenüber in bestimmten Richtungen verändert, ohne jedoch eine höhere Stufe der Organisation zu erreichen.

So können wir z. B. die Reduktion des Schädeldaches bei den modernen Amphibien gegenüber den Stegocephalen oder den Verlust des Bauchpanzers weder als ein progressives noch als ein regressives Merkmal ansehen. In beiden Fällen handelt es sich um Vorgänge in der stammesgeschichtlichen Entwicklung, die nicht

mit einem erkennbaren Fortschritt oder Rückschritt in der Organisationshöhe der Gruppe verbunden sind.

Es gibt aber sowohl in den modernen Faunen als bei erloschenen Formengruppen auch Fälle einer ausgesprochen regressiven Entwicklung. Hierher gehören zunächst die als Atavismen bekannten Rückschlagsformen, wie das gelegentliche Auftreten mehrhufiger Pferde in der rezenten Equidenfauna. Unter den Ammoniten kennt man einige solche Rückschlagsformen mit atavistischen Merkmalen. Bei *Psiloceras planorbis* sind, wie Neumayr gezeigt hat, die Suturen des erwachsenen Tieres weniger stark verästelt als auf den inneren Windungen der Schale. Sie kehren zu einem Zustande mäßiger Zerschlitzung zurück, der schon in sehr frühen Jugendstadien von *Psiloceras planorbis* durchlaufen wurde. So erscheint *Frechiella* nach den Untersuchungen von Prinz als eine Rückschlagsform von *Arietites*, da ihre Normalsuturen den Suturen primitiver Jugendformen von *Arietites* entspricht. Unter den Seeigeln sind *Tetradaris* und auch die rezente *Astropyga*, bei denen eine Vermehrung der Tafelreihen in der Äquatorialzone stattfindet, als atavistische Typen anzusehen, unter den Ganoidfischen *Palaeobalistum ventrale*, bei dem der in der Familie der *Pycnodonti* bereits verloren gegangene Zahnwechsel wieder auftritt.

In der Organismenwelt der Gegenwart kennen wir vor allem zwei Ursachen für eine regressive Entwicklung in ausgedehntem Maße: parasitäre Lebensweise und Neotenie. Bei den parasitär lebenden Tieren finden wir eine alle Organe umfassende Rückbildung, die mit der vollkommenen Untätigkeit zusammenfällt. Das schönste Beispiel sind die schmarotzenden Rankenfüßer (*Cirrhipedia*), deren Larve noch den Organbestand

hochentwickelter **Krebstiere** aufweist, während das reife Tier durch Anpassung an eine festsitzende Lebensweise auf eine niedrigere Organisationsstufe herabgesunken ist. Solche Rankenfüßer haben sich zu verschiedenen Zeiten im Laufe der Erdgeschichte aus höher organisierten Krustern regressiv entwickelt, so die echten *Balaniden* in der Kreide, *Protobalanus* und *Palaeocreusia* im Devon. Unter den Bivalven erscheinen die niedriger organisierten Austern mit zahnlosem Schloß und nur einem Schließmuskel erheblich später als die höher organisierten Dimyarier mit zwei Muskeln, aus denen sie sich durch Anpassung an eine sessile Lebensweise regressiv entwickelt haben.

Eine zweite Ursache regressiver Entwicklung ist die von J. Boas als Neotenie bezeichnete Entwicklungshemmung, eine Unterbrechung des normalen Entwicklungsganges, der plötzliche Stillstand auf einem sonst bei normaler Entwicklung überschrittenen Punkte (Epistase). Auch die bereits erwähnten Atavismen sind als epistatische Vorgänge anzusehen, soweit die Entwicklungshemmung Vorgänge im Embryonalleben betrifft, die stammesgeschichtliche Phasen widerspiegeln. Jaekel hat solche epistatische Vorgänge in der Phylogeneese der Crinoiden festgestellt. So wird die Kelchdecke bei dem lebenden *Hyocrinus* durch Neotenie genau so gebildet wie bei den *Cyathocrinidae* des Silur oder in den Jugendstadien des lebenden *Antedon*. Bei *Hybocystites* ist die Gesamtform durch eine auf Neotenie beruhende regressive Entwicklung so stark beeinflußt worden (Verlust der gegliederten Arme), daß sogar über die systematische Stellung dieser Gattung Zweifel entstehen konnten.

Auf Grund solcher Erfahrungen schätzen einige Paläontologen — an ihrer Spitze Jaekel — die Bedeutung

der Regression in der Entwicklung der Tierwelt sehr hoch ein. Jaekel hat selbst bei einzelnen größeren systematischen Gruppen Gründe für eine Entstehung durch regressive an Stelle der bisher angenommenen progressiven Entwicklung geltend gemacht. Er betrachtet z. B. die Muscheln als durch Rückbildung aus den Schnecken hervorgegangen, die infolge der Differenzierung des Kopfes und einer vollkommeneren Ausbildung ihrer Sinneswerkzeuge als höher organisiert erscheinen, als „die am stärksten rückgebildeten Mollusken, die wahrscheinlich durch Entwicklungshemmung aus den Embryontypen höherer Formen hervorgingen“. Paläontologische Belege für eine Bestätigung dieser Ansicht fehlen allerdings durchaus.

Durch eine einseitige Betonung der Bedeutung des Rückschlages im Entwicklungsproblem ist die Unsicherheit, die der Konstruktion der Stammbäume anhaftet, noch erheblich vergrößert worden. Wo uns die chronologische Aufeinanderfolge keine feste Grundlage bietet, wechseln je nach der subjektiven Auffassung der Deszendenztheoretiker Vorfahren und Nachkommen ihre Stellung in den verschiedensten Stammbäumen. Während eine Gruppe von Naturforschern die Stammformen der Landwirbeltiere in kieменatmenden Wasserbewohnern sucht, ist für eine andere (Simroth, Koken) die Kieменatmung der landbewohnenden Amphibien während der Metamorphose nur eine sekundäre Erwerbung. Die Mehrzahl der Paläontologen hält die Fische für die Ahnen der Landwirbeltiere, aber auch die Meinung, daß die Fische durch Rückbildung aus den Amphibien oder wenigstens aus gemeinsamen Vorfahren beider Klassen hervorgegangen seien, besitzt unter den Deszendenztheoretikern Anhänger.

Selbst auf die Frage der Stellung des Menschen unter den Primaten, die aus einer verhältnismäßig untergeordneten zoologischen Frage so oft zum Angelpunkt der ganzen Abstammungslehre gemacht worden ist, ist das moderne Schlagwort der regressiven Entwicklung nicht ohne Einfluß geblieben. Der landläufigen Meinung, der Mensch habe sich aus den anthropomorphen Affen oder aus einer hypothetischen Stammform beider progressiv entwickelt, hat Ameghino kürzlich den Satz entgegengestellt: „Der Mensch ist nicht ein vervollkommneter Affe, sondern die Affen sind bestialisierte Menschen.“

Mag man sich auch so weitgehenden theoretischen Spekulationen gegenüber ablehnend verhalten, so wird man doch nicht umhin können, der regressiven Entwicklung, in Übereinstimmung mit dem englischen Forscher Forbes, der ihre Bedeutung zuerst betont hat, einen gewissen Einfluß auf die Entwicklung der Tierwelt zuzugestehen. Keinesfalls besitzt Gaudrys Gesetz eines ununterbrochenen Fortschrittes für alle Gruppen des Tierreiches uneingeschränkte Gültigkeit. Wir glauben vielmehr bestimmt zu wissen, daß in manchen Stämmen zu einzelnen Zeiten die Entwicklung regressiv war, so daß jüngere Zweige des betreffenden Stammes gelegentlich auf einer tieferen Organisationsstufe stehen, als ihre Vorgänger.

Kontinuierliche und explosive Entwicklung. Die Umprägung der Faunen. Migrationen.

Vergleicht man die Faunen von zwei einigermaßen schärfer geschiedenen geologischen Horizonten, so kann man in der Fauna des jüngeren Horizonts neben solchen

Arten, die aus dem älteren unverändert aufsteigen, zwei Elemente unterscheiden. Das eine Element umfaßt Arten die an jene des älteren Horizonts sich so nahe anschließen, daß sie als direkte Nachkommen derselben angesehen werden können. Das zweite Element bilden fremdartige, unvermittelt auftretende Formengruppen.

In einigen Fällen herrscht das erste Element ausschließlich vor. So konnte Bittner in der Fauna der sarmatischen Stufe die durch veränderte physikalische Bedingungen degenerierten und abgeänderten Reste der miozänen Mittelmeerfauna nachweisen. Eine solche allmähliche Umbildung einer Fauna läßt sich unschwer auf den umgestaltenden Einfluß von Umgebungsreizen durch funktionelle Anpassung zurückführen.

Die Änderung der Faunen durch allmähliche Umbildung bestehender Arten steht an Bedeutung weit zurück hinter jener wahren „Umprägung der Faunen“, die an der Grenze einzelner Epochen der Erdgeschichte dadurch zum Ausdruck kommt, daß nicht innerhalb einzelner Familien oder Gattungen die Arten allmählich und zu verschiedenen Zeiten sich ändern, sondern daß es ganze Tiergesellschaften, ganze Bevölkerungen, ganze „ökonomische Einheiten“ im Sinne Heers sind, welche gemeinschaftlich auftreten und gemeinschaftlich wieder verschwinden (E. Sueß).

Eine solche zeitweilige Umprägung der Faunen hängt mit dem unvermittelten Auftreten neuer Formengruppen zusammen, die das Merkmal einer explosiven Entwicklung zeigen.

Schon Darwin hat eine durch die Paläontologie vollinhaltlich bestätigte, die Allmacht des Selektionsprinzips wesentlich einschränkende Meinung über den

Gang der Entwicklung geäußert, der ihm zwar ein ununterbrochener, aber kein regelmäßiger zu sein schien.

Das erdgeschichtliche Urkundenmaterial ist trotz der Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung ausreichend, um den ungleichmäßigen rhythmischen Gang der Entwicklung in zahlreichen Formengruppen erkennen zu lassen. Die meisten großen Gruppen zeigen Anastrophen — um einen treffenden Ausdruck J. Walthers zu gebrauchen —, nämlich kritische Phasen, in denen sie formenunbeständig werden, zahlreiche neue Charaktere erwerben, mannigfache Anpassungserscheinungen nach verschiedenen Richtungen aufweisen, Perioden einer „sprungweisen“ oder „explosiven“ Entwicklung, verbunden mit einem starken Aufblühen und einer raschen Dispersion neuer Arten.

Eine solche Phase lebhafter Formenänderung — metakinetischer Prozesse, wie sie Jaekel genannt hat — tritt am häufigsten in den Anfangsstadien der Entwicklung neuer Stammesreihen ein, doch werden manche Gruppen erst anastrophisch, nachdem sie bereits längere Zeiträume relativer Formbeständigkeit durchlaufen haben. „Dann aber ist es, als ob das Band sich löste, das eine größere Zahl innerlich gesonderter Entwicklungsreihen noch äußerlich zusammenhält, als ob gleichartige Wurzeltriebe voneinander getrennt würden, jeder fortan sein eigenes Leben führte und auf selbstgewählten Wegen zu einer höheren Entwicklung emporschritte. Rasch treten die von den Vorfahren ererbten Charaktere zurück; neue Anpassung, reiche Gliederung, intensive Differenzierung prägen den getrennten Brüdern neue Gestalten auf, und bald erinnern nur noch verborgene, fast unauffällige Eigenschaften an die gemeinsame Verwandtschaft. Mit der größeren Formenmannigfaltigkeit wächst die Fähig-

keit, unter verschiedenartigen äußeren Umständen zu leben und zu gedeihen. Zahlreiche neue Arten und Gattungen bevölkern den Bildungsraum, dringen von hier erobernd in die Weite und wandern über große Flächen hinweg.“ (Walther.)

Diesen Anastrophen — Phasen lebhafter Formenveränderung — folgt dann entweder ein ebenso rascher Verfall (*Clymenia*, *Pythonomorpha*) oder häufiger eine lange Periode ruhiger, allmählicher Umbildung.

Besonders schön läßt sich dieses explosive Auftreten neuer Formengruppen in verschiedenen Ammonitensippen nachweisen. Uhlig hat es bei der Gattung *Hoplites* in sehr anschaulicher Weise beschrieben. Nicht minder auffallend ist es bei den Ammoniten des untersten Lias.

Die Anastrophen sind keine Ausnahmserscheinungen, die den normalen Gang der Entwicklung des organischen Lebens unterbrechen, sondern ein Grundzug dieses Ganges. Daß sie sich in vielen Stämmen am Beginn ihres Auftretens einstellten, können wir verstehen, weil in frühen Entwicklungsphasen dem in Umbildung begriffenen Organismus eine größere Plastizität und Variationsbreite zukommt. Viel schwieriger sind Anastrophen zu erklären, die auf eine langsame, träge, fast schrittweise sich vollziehende Umbildung folgen. Eine solche erfährt z. B. die Ammonitensippe *Lytoceras*; die vom Lias bis in die untere Kreide zu den konservativsten Typen gehört, dann aber plötzlich eine Fülle neuer Gattungen und Untergattungen aus dem alten Stamme hervortreibt. Manche Paläontologen haben das sprunghafte Auftreten der zahlreichen evoluten „Nebenformen“ von *Lytoceras* mit aufgerollter Spirale als eine Degenerationserscheinung betrachtet, aber es geht doch nicht

wohl an, ein so rasch und mächtig emporblühendes Geschlecht als degeneriert zu bezeichnen, um so weniger, als *Lytoceras* seine Nebenformen noch lange überlebt und bis in die oberste Kreide (Senon) persistiert.

Die Ursachen der Anastrophen sind dunkel, aber die Anastrophen selbst gehören zu den bedeutungsvollsten biologischen Erscheinungen in der Geschichte der organischen Welt. Sie führen zu der Umprägung ganzer Tiergesellschaften und Bevölkerungen eines Gebietes, indem das Aufblühen und Abflauen mehrerer, in gar keinem genetischen Zusammenhang stehender Formengruppen doch gleichzeitig erfolgt. Der Umstand, daß derartige Umprägungen ganze ökonomischer Einheiten im Sinne Heers gleichzeitig betreffen, gibt jeder größeren Epoche der Erdgeschichte den ihr eigentümlichen Faunencharakter und stempelt die unvermittelt auftretenden Formengruppen zu Leitfossilien, die uns gestatten, einen geologischen Horizont in voneinander weit entfernten Teilen der Erdoberfläche wiederzuerkennen.

Je rascher Anastrophen und Verfall aufeinander folgen, desto höher ist der Wert der betreffenden Formengruppe in stratigraphischer Beziehung. Aber obwohl sich der Verfall in vielen Gruppen relativ schnell vollzieht, wird doch das vollständige Erlöschen (Trilobiten, Spiriferiden, Nummuliten, viele Gruppen der Unpaarhufer) noch lange hinausgeschoben.

In vielen Fällen vollzieht sich der Wechsel in dem Bestand größerer Formengruppen in der Weise, daß der Verfall eines Zweiges durch das Aufblühen eines benachbarten kompensiert wird, so daß die Fortdauer der alten Einheit keine Veränderung erfährt. Die Familie der *Arietidae* in der Ammonitenfauna des unteren Lias zeigt nach Waehner eine solche Art der Entwicklung. Sie

beginnt im tiefsten Lias mit der Gattung *Psiloceras*, neben der sich ganz vereinzelt auch schon Vertreter der stärker spezialisierten Gattungen *Schlotheimia* und *Arietites* zeigen. In dem nächst jüngeren geologischen Horizont hat *Psiloceras* noch immer das Übergewicht, doch verrät das Erscheinen zahlreicher neuer Arten von *Schlotheimia* und *Arietites* bereits die bevorstehende Anastrophe dieser beiden Genera. In der dritten Zone des Unterlias setzt die Anastrophe von *Schlotheimia* mit voller Stärke ein. *Schlotheimia* wird durch Arten- und Individuenreichtum zur herrschenden Gattung, während *Psiloceras* erlischt. Erst in der vierten unterliasischen Zone wird *Arietites* anastrophisch und nimmt nunmehr die Stelle der von einem raschen Verfall ereilten Gattung *Schlotheimia* ein.

Wenn alte Stammesreihen einer Familie, Unterordnung oder Ordnung gleichzeitig von einer Anastrophe oder einem Verfall ereilt werden, dann tritt die ganze von jenem Ereignis betroffene Abteilung des Tierreiches in eine sozusagen kritische Phase. So ist z. B. die Entwicklung der Ammoniten, der formenreichsten Abteilung der Cephalopoden, an der Grenze der Trias- und Lias-epoche in sehr einschneidender Weise unterbrochen worden, indem von den zahlreichen Formenreihen der Trias nur eine einzige in den Lias aufstieg, während alle übrigen ohne Hinterlassung von Nachkommen ausstarben. Die Gefahr eines völligen Erlöschens war für die Ammoniten damals sehr nahe gerückt, aber die einzige aus der Trias in den Lias hinübergerettete Formenreihe ist die Wurzel einer blühenden, explosionsartig sich ausbreitenden und mannigfaltig differenzierten Nachkommenschaft geworden, so daß die Formenfülle der obertriadischen Ammonitenfaunen bald wieder erreicht war.

Anastropfen ganzer ökonomischer Einheiten fallen in der Regel zusammen mit durchgreifenden Umbildungen in der Organisation. Die größten Divergenzen treten auf, wenn ein Stamm anastrophisch wird. Dann machen sich metakinetische Prozesse im Sinne von Jaekel geltend, die zu wesentlichen, die Korrelation der Teile stark beeinflussenden Umformungen führen.

Nach der Meinung vieler Paläontologen läßt sich die Umprägung der Faunen durch Wanderungen (Migrationen) erklären. Durch fremde, aus fernen Gegenden eingewanderte Typen wird die alte Fauna verdrängt. Da sich diese Verdrängung verhältnismäßig rasch vollzieht, so ist der Wechsel der Faunen in zwei übereinander folgenden Horizonten gelegentlich ein sehr scharfer. Die Anastrophe der neu auftretenden Gruppe ist nur eine scheinbare, denn diese Gruppe hat sich in jenen Gegenden, aus denen sie in das Gebiet eingewandert ist, wo sie anastrophisch auftritt, in normaler Weise entwickelt.

Schon Cuvier hat auf die Möglichkeit einer Erneuerung der Faunen durch Einwanderung ortsfremder Elemente hingewiesen. Neumayr konnte in einigen Fällen das plötzliche Erscheinen neuer Cephalopodengruppen in einer großen Anzahl gleichzeitig auftretender Arten und Gattungen auf Migration zurückführen. In neuester Zeit hat Dépéret Migrationen als das Hauptagens bei der Umprägung der Faunen hingestellt. Demgegenüber ist von Uhlig mit Recht darauf hingewiesen worden, daß wir Anastropfen auch bei Ammonitenstämmen eintreten sehen, die in dem betreffenden Entwicklungsgebiete als autochthon bezeichnet werden müssen.

Daß in vielen Fällen ein Faunenwechsel auf lokalen Ursachen beruht und dann durch eine Einwanderung der neu und unvermittelt auftretenden Typen erklärt werden

kann, steht wohl außer Zweifel. Aber die Umprägung der Faunen als Gesamterscheinung läßt eine solche Erklärung nicht zu.

Eines der bekanntesten Beispiele für die Bedeutung der Migrationen ist die Veränderung der Fauna und Flora Neuseelands, die sich vor unseren Augen abspielt. Hier wird eine alte Fauna und Flora, die sich durch sehr lange Zeiträume ruhig entwickelt hatte, von neuen Eindringlingen im Laufe eines Jahrhunderts vollständig vernichtet. Aber dieser Fall liegt doch ganz anders als das Verschwinden alter und das explosive Auftreten neuer ökonomischer Einheiten in einzelnen Abschnitten der Erdgeschichte. Wenn wir die einheimische Fauna Neuseelands vom paläontologischen Standpunkte beurteilen sollten, so würden wir sie nicht in die Gegenwart, sondern in eine ältere Periode stellen. In der Juraformation dagegen finden wir so verschieden geartete Faunen nicht; die Faunenfolge ist vielmehr in allen in weltweiter Verbreitung bekannten Zonen annähernd gleich. Gegenüber der Erscheinung, daß man mehrere Jurahorizonte in genau derselben Aufeinanderfolge in sehr weit abliegenden Teilen der Erdoberfläche findet, versagt die Erklärung durch Migrationen.

Die Unzerstörbarkeit der Spuren durchlaufener Entwicklungszustände.

Im Jahre 1893 hat Dollo seine Erfahrungen über die Phylogenie der Tierwelt in dem Satze zusammengefaßt: „Die Entwicklung ist begrenzt, sprunghaft und nicht umkehrbar.“ Der letzte Teil dieses Satzes spielt seither in der paläontologischen Literatur unter dem Namen des Dolloschen Irreversibilitätsgesetzes eine nicht unwichtige Rolle.

Inhalt und Wesen dieses Gesetzes sind in wissenschaftlichen Kreisen vielfach mißverstanden worden, weil die unglücklich gewählte Bezeichnung zu der Meinung Anlaß gab, Dollo hätte die Möglichkeit einer Umkehrung der Entwicklungsrichtung im Laufe der Evolution überhaupt bestritten. In der Regel freilich ist die Entwicklung nicht umkehrbar, aber auch von dieser Regel gibt es Ausnahmen. Wir kennen einige Fälle einer vollständigen Entwicklungsumkehrung, einer wahren Epistrophogenesis im Sinne von Eimer, die nicht als einfache Rückschläge oder Atavismen gedeutet werden können.

Die bei den Ammoniten allgemein herrschende Entwicklungsrichtung, die Suturlinie zu komplizieren, schlägt in einigen blühenden, weitverbreiteten Ammonitenfamilien der Kreide in das Gegenteil um. Die Lobenlinie von

Tissotia kehrt wieder auf das ceratitische Stadium (genau entsprechend dem triadischen *Tibetites*), jene von *Neolobites* gar auf das clydonitische zurück. Die exzentrische Lage des Afters bei den irregulären Seeigeln stellt nach Neumayr die Rückkehr zu einem uralten, den Verfahren der regulären Seeigel eigentümlichen Charakter dar. In der Klasse der Foraminiferen haben Douvillé und Schubert mehrere Beispiele einer Umkehr von zyklischer zu sekundär spiraler Einrollung mitgeteilt.

Das Irreversibilitätsgesetz leugnet keineswegs die Möglichkeit einer Umkehr zu einer anderen, eventuell zu einer früher aufgegebenen Entwicklungsrichtung. Es besagt vielmehr, daß rudimentär gewordene oder gänzlich verschwundene Organe im Verlaufe der weiteren



Fig. 8. Loben von *Tissotia* (Kreide) und *Anatibetites* (Trias). (Nach Grossouvre und E. v. Mojsisovics.)

phylogenetischen Entwicklung nie mehr auf ihren ursprünglichen Zustand zurückgebracht werden. Wohl wird unter Umständen für sie ein Ersatz geschaffen, aber dieser Ersatz kommt nicht dadurch zustande, daß das rudimentäre Organ wieder funktionell wird, sondern auf einem anderen Wege. Bei den pelagischen Seeschildkröten aus der Abteilung der *Thecophora* bilden sich zur Erleichterung des Gewichtes Hohlräume an den Seiten des Rückenschildes und in der Mitte des Bauchpanzers. Bei den Atheken, die wieder zum Leben an der Küste zurückgekehrt sind, bildete sich über diesem primären, stark reduzierten Panzer ein neuer, ohne mit dem ersten zu verschmelzen. Es wurde also nicht der erste rudimentär gewordene Panzer ergänzt, sondern ein ganz neuer an anderer Stelle eingesetzt.

Gehen bei einer Anpassung an eine neue Lebensweise Organe verloren, so entstehen diese bei abermaliger Rückkehr zu der alten Lebensweise nicht mehr in der gleichen Form wieder. Daß Organe, die nicht rudimentär geworden oder verloren gegangen, sondern in einer bestimmten Richtung abgeändert worden sind, wieder auf den alten Zustand zurückgebracht werden können, ist wenigstens bei niederen Tieren mit Sicherheit zu erweisen. Bei den oben erwähnten Ammoniten der Gattungen *Tissotia* und *Neolobites* ist der Haftmuskel, dessen feinste Verzweigungen in der Suturlinie zum Ausdruck kommen, genau auf jenen Zustand zurückgebracht worden, den er bei den triadischen bzw. jungpaläozoischen Vorfahren jener beiden Genera besaß.

Die Bedeutung des sogenannten Irreversibilitäts-gesetzes für die Ermittlung der Stammesgeschichte liegt in der Erfahrung, daß ein verkümmertes oder einseitig spezialisiertes Organ stets erkennbare Merkmale des in

früheren Entwicklungsphasen durchlaufenen Zustandes an sich trägt, weil es eben nicht wieder einfach zu einem alten Zustande zurückkehrt. Diese Unzerstörbarkeit der Spuren durchlaufener Entwicklungszustände gestattet unter günstigen Umständen aus dem vergleichenden Studium eines Einzelorgans die Geschichte einer größeren Formengruppe — wenigstens innerhalb des Kreises der Wirbeltiere — ersichtlich zu machen. So hat Dollo aus der Beschaffenheit der Extremitäten bei den Känguruhs den Nachweis zu führen versucht, daß sie von ursprünglich baumbewohnenden Beuteltieren abstammen. Er hat diesen Nachweis später auf alle Beuteltiere — selbst auf Formen wie *Diprotodon* und *Thylacinus* — ausgedehnt und es wahrscheinlich gemacht, daß in einzelnen Gruppen sogar ein zweimaliger Wechsel von dem Leben auf Bäumen zu einem solchen auf dem Boden stattgefunden habe.

Auch die breiten Rochenformen, die dem benthonischen Leben auf dem Meeresgrunde angepaßt sind, haben sich zu verschiedenen Zeiten aus den spindelförmigen Haien entwickelt. Die Sägefische (*Pristidae*) aber sind nach Jaekel aus Rochen wieder durch Rückkehr zur freien Schwimmbewegung haifischähnlich geworden. Ihre haiartige Gestalt ist nicht primär, sondern eine sekundäre Erwerbung.

Es ist insbesondere das Verdienst Dollos, gezeigt zu haben, daß ein Organismus in seinen verschiedenen Anpassungen an neue Lebensbedingungen doch noch immer Spuren der in seinem Entwicklungsgange zurückgelegten Etappen behält, daß seine Vergangenheit nicht vollständig ausgelöscht wird. Auf dieser Tatsache beruht in erster Linie die große phylogenetische Bedeutung des Studiums rudimentärer Organe. Auch in dieser Richtung

hat sich die kinetogenetische Methode in der modernen Paläontologie als überaus fruchtbar erwiesen, wenn auch in manchen Arbeiten die Überspekulation zu einer vorsichtigeren Anwendung dieser Methode mahnt.

Iterative Artbildung.

Je höher ein Tier im System steht und je komplizierter es gebaut ist, desto weiter entfernt sich die Möglichkeit, daß bei einer Umkehrung der Evolution (Epistrophogenesis) die Rückkehr zu einer genau gleichen Ausbildung sich ergibt, wie sie bei der Stammform vorhanden war. Genau dieselbe Kombination aller Teile kommt bei höheren Tieren im Laufe ihrer Entwicklungsgeschichte kaum jemals zustande. So weit neuere Erfahrungen reichen, ist kein Fall bekannt, in dem eine Formenreihe zu ihrem Ausgangspunkt zurückkehrt.

Gleichwohl kennen wir, wenigstens unter den wirbellosen Tieren eine mehrfache Schöpfung desselben ökonomischen Typus durch morphologisch und physiologisch ähnliche Tierformen. Diese Erscheinung knüpft keineswegs an eine Umkehrung der Entwicklungsrichtung in derselben Stammesreihe, sondern an einen Vorgang an, den Koken als „iterative Artbildung“ bezeichnet hat. Von einer langlebigen Stammform lösen sich von Zeit zu Zeit schwarmartig Formengruppen ab, die einander sehr ähnlich werden können, ohne doch direkt genetisch verbunden zu sein. Ihre Verbindung wird lediglich durch die persistierende Stammform hergestellt.

So ist, wie Philippi nachgewiesen hat, der Muscheltypus *Vola* mit vertiefter Unterschale und flacher Oberchale dreimal zu verschiedenen Zeiten aus der Stamm-

form *Pecten* hervorgegangen, zuerst im Lias, dann in der Kreide, zuletzt im Oligozän. Die drei Typen, die wir einiger weniger gemeinsamer Merkmale wegen, unter dem Gattungsnamen *Vola* zusammenfassen, sind trotzdem nicht miteinander direkt verwandt, sondern getrennt voneinander aus der Stammform der normalen Pectiniden entstanden. So ist nach Jaekel der Typus des lebenden *Pentacrinus* schon im Silur durch *Kaleidocrinus* repräsentiert, aber zwischen beiden klafft eine zeitliche Lücke, die von der Devonzeit bis zum Lias reicht.

Eine bestimmte Gestalt setzt sich durch lange Perioden fast ungeändert fort, wird aber zeitweilig der Ausgangspunkt einer nach allen Seiten fortwuchernden Artbildung. Das ist die iterative Artbildung. „Die Schwärme von Varietäten und Arten liegen gleichsam stockwerkartig übereinander, ohne, wie es scheint, direkt genetisch verbunden zu sein. Ähnliche Formen wiederholen sich, indem sie zu verschiedenen Zeiten aus dem konservativen Stammhalter hervorgehen, aber nicht, indem sie eine der anderen die Existenz gaben.“ (Koken.)

Auch in Gruppen mit langer Lebensdauer und starker Variabilität, die gleichwohl nur eine beschränkte Zahl von Formenmöglichkeiten bietet, finden wir gelegentlich eine Wiederkehr älterer 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*. Auch in diesem Falle kann man von iterativer Artbildung sprechen, da *Rhynchonella Astieriana* keineswegs ein direkter Nachkomme der triadischen *Halorella* ist, sondern mit dieser nur durch die persistierende Stammform in genetischer Verbindung steht.

Es gilt als ein Grundsatz in der Stammesgeschichte der Tierwelt, daß eine einmal erloschene Form dauernd erloschen bleibt und nicht wiederkehrt. Dennoch mahnen manche Intermissionen — Lücken, die zwischen dem ersten Auftreten einer Form und ihrem zweiten nach einem längeren Zeitraum liegen, aus dem uns fossile Reste derselben nicht bekannt sind — zur Vorsicht.

Die Balanidengattung *Pyrgoma* ist aus dem Devon und Tertiär bekannt. Hier liegt keineswegs ein Fall von iterativer Artbildung vor. Die devonischen Krebstiere, aus denen die älteren Vertreter des Genus durch regressive Entwicklung hervorgegangen sind, waren von den Stammformen der tertiären Vertreter von *Pyrgoma* durchaus verschieden. Dennoch ist die Übereinstimmung der fossilen Reste aus dem Devon und Tertiär eine so weitgehende, daß generische Unterschiede nicht erkennbar sind. Ob eine so weitgehende Ähnlichkeit auch zwischen den lebenden Tieren bestand, bleibt allerdings eine offene Frage.

Noch auffallender ist eine Intermission bei der Foraminiferengattung *Nummulites*, da es sich hier um ein Geschöpf von sehr niedriger Organisation handelt, das ein ungemein kompliziertes Gehäuse absondert. Im Jura ist die Anwesenheit echter Nummuliten mit Sicherheit festgestellt, im Alttertiär entfalten sie sich zu ihrer Blüte, aber aus der dazwischen liegenden Kreideperiode fehlen Spuren von Nummuliten vollständig. Man pflegt in solchen Fällen auf die Lückenhaftigkeit der geologischen Überlieferung hinzuweisen, aber dieser Hinweis ist hier um so weniger am Platze, als wir mächtige Ablagerungen aus den Gehäusen schalentragender Foraminiferen aus verschiedenen Horizonten der Kreide kennen. Die Möglichkeit einer zweimaligen Entstehung

des Genus *Nummulites* kann also nicht kurzerhand in Abrede gestellt werden.

Die Regel der Größenzunahme in den Stammesreihen.

Die Regel der allmählichen Größenzunahme in den Stammesreihen ist eine der interessantesten Erfahrungen, zu denen die moderne Paläontologie bei der Verfolgung der Stammesreihen gelangt ist.

Gaudry und Déperet haben an einer sehr großen Zahl von Beispielen, insbesondere in der Klasse der Säugetiere gezeigt, daß die Stammesreihen durchwegs mit kleinen Formen beginnen, daß die größeren auf diese erst im Verlaufe einer länger dauernden Entwicklung folgen und daß die größten Vertreter der betreffenden Reihe am Ende derselben stehen.

In den am besten begründeten Stammesreihen z. B. der *Lophiodontidae*, *Anthracotheriidae*, *Mastodontidae*, *Equidae* zeigt sich die allmähliche mit der Zeitfolge übereinstimmende Größenzunahme. Sie beginnen mit kleinen Formen und es bedarf zur Herausbildung der größten Formen langer Zeiträume. Die umstehende Abbildung (Fig. 9) (nach Lull) gibt eine gute Übersicht der schrittweise erfolgenden Größenzunahme bei den Vertretern des Pferdestammes von dem unscheinbaren *Protorohippus* des Mitteleozäns, der nur eine Höhe von 30 cm erreichte, bis zum rezenten Pferd.

In einem Punkte ist die Gültigkeit dieser von Déperet als ein Entwicklungsgesetz bezeichneten Regel allerdings keine uneingeschränkte, nämlich insofern, als an dem Ende einer Stammesreihe nicht ausschließlich relativ große Formen zu stehen brauchen. Es kann vielmehr durch Degeneration auch eine Größenabnahme in

einer Reihe sich geltend machen, in der bisher eine Zunahme in den Dimensionen der aufeinanderfolgenden Vertreter zu beobachten war. Derartige Degenerationen sehen wir gelegentlich am Ende der Entwicklungsgeschichte einer Stammesreihe eintreten. Die Entstehung von Zwergformen, wie der kleinen jungtertiären Elefanten von Malta oder der Flußpferde von Liberia und Madagaskar, läßt kaum eine andere Erklärung zu.

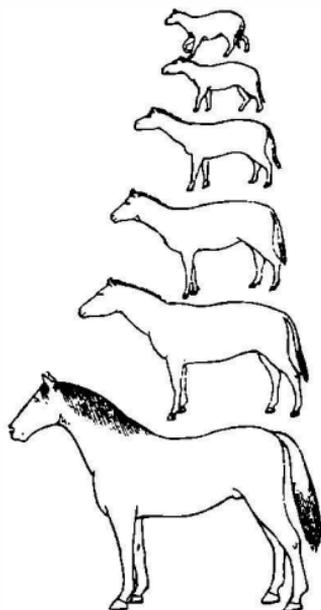


Fig. 9. Die Größenzunahme in der Entwicklung der Pferde (nach Lull).

1. *Protohippus* (Mitteleozän).
2. *Orohippus* (Obererozän).
3. *Mesohippus* (Oligozän).
4. *Merychippus* (Miozän).
5. *Pliohippus* (Pliozän).
6. *Equus* (rezent).

Auch aus der Klasse der Kopffüßer lassen sich Beispiele dafür erbringen, daß die größten Formen nicht immer am Ende einer Stammesreihe stehen. Die Ceratiten der karnischen und norischen (obertriadischen) Hallstätter Kalke sind kleiner, als irgendeine aus älteren (mittel- oder untertriadischen) Schichten bekannte Art des Genus *Ceratites*. Ebenso sind die Endglieder der Ammonitengattung *Tirolites* zugleich die kleinsten, überhaupt bekannten Arten dieses Genus.

Ungeachtet dieser Einschränkung kommt der Regel der Größenzunahme in den Stammesreihen eine große Bedeutung für die Abstammungslehre zu. Sie lehrt uns, daß die kleinen Formen die wichtigsten Träger einer fortschreitenden Entwicklung gewesen sind. Die Verknüpfung von zwei Formen-

reihen konnte sich stets nur in relativ kleinen Formen vollziehen, da jede Stammesreihe zunächst mit solchen begann und ihre Riesenformen erst allmählich aus unscheinbaren Vorfahren sich entwickelt haben.

Bei der Ermittlung der Verwandtschaftsverhältnisse von zwei Formengruppen wird man stets darauf Rücksicht nehmen müssen, daß die Entstehung sehr großer Tiere aus kleinen im Laufe kurzer Zeit wenig wahrscheinlich und die Entstehung von kleinen rasch aufblühenden Formengruppen aus großen Tieren ganz unwahrscheinlich ist. Denn wo aus Degeneration eines Stammes hervorgegangene Zwergformen am Ende einer Reihe auftreten, wie bei den beiden obengenannten Ammonitengattungen, da kündigen sie auch das Erlöschen der Reihe an, bilden jedoch keine Anknüpfungspunkte für das Aufblühen neuer Zweige des alten Stammes.

Eine Anwendung der Regel der Größenzunahme auf die Ermittlung der Stammesgeschichte der Säugetiere führt, wie Déperet gezeigt hat, zu Ergebnissen, die von den Anschauungen hervorragender Paläontologen wie Owen, Seeley, Osborn wesentlich abweichen. Diese Forscher haben auf die nahen Beziehungen in der Osteologie der ältesten Säuger und der Reptilgruppe der triadischen *Theriodontia* hingewiesen. In der Tat sind die Molaren von *Tritylodon* sehr ähnlich jenen der mesozoischen multituberkulaten Säugetiere, die Extremitätenknochen von *Theriodesmus* jenen der alttertiären Raubtiere und Halbaffen. Gleichwohl spricht der gewaltige Größenunterschied gegen eine direkte Abstammung. So kleine Formen wie die mesozoischen *Multituberculata* erfordern nach der Regel der Größenzunahme noch kleinere Vorfahren.

Bemerkenswert ist das Anwachsen der Dimensionen in den verschiedensten Abteilungen der Landtiere in der jüngsten Tertiärzeit und im Diluvium. Nicht nur jene Gruppen der Säugetiere, die noch in der rezenten Landfauna durch Riesenformen vertreten sind, haben zu jener Zeit das Maximum ihrer körperlichen Entwicklung erreicht, selbst Ordnungen, die sonst nur Vertreter von Mittelgröße aufweisen, haben damals eine nicht geringe Anzahl von Riesenformen hervorgebracht. Die faultierähnlichen Riesentiere und die gepanzerten Glyptodonten Südamerikas unter den Edentaten, die Diprotodonten unter den Beuteltieren Australiens und die flußpferdgroßen biber- und meerschweinchenähnlichen Nager Amerikas wetteifern in ihren Dimensionen mit den modernen Kolossen unter unseren altweltlichen Huftieren. Dazu kommen in *Aepyornis* und *Dinornis* die größten Laufvögel, in *Testudo Atlas* aus den Siwalik-Schichten Indiens die größte Landschildkröte, in *Ramphisuchus crassidens* aus denselben Schichten das größte Krokodil (ca. 30 m lang), und in der 10 m langen *Megalania* von Queensland die größte Eidechse, die jemals gelebt haben.

Einstämmige und vielstämmige Entwicklung.

Die natürliche Gattung kann im Sinne der Abstammungslehre nur monophyletisch oder einstämmig gedacht werden. Denn sie ist die Zusammenfassung der Glieder eines Stammes und darf demzufolge nicht in mehreren Stämmen wurzeln. In der Praxis jedoch sind viele der heute unterscheidbaren Gattungen polyphyletisch -- vielstämmig.

Wenn mehrere mehr oder weniger nahe verwandte Stämme nahezu gleichzeitig in derselben Richtung ab-

ändern, so können Arten aus diesen getrennten Entwicklungsreihen in allen sinnfältigen Merkmalen einander so nahe kommen, daß wir sie zu einer Gattung vereinigen. Carpenter hat aus dem Vorkommen von höhlenbewohnenden Formen, die voneinander spezifisch kaum zu trennen sind, an weit entfernten Orten (Irland, Krain), den Schluß gezogen, daß dieselbe Gattung, ja sogar Spezies in zwei Gebieten zur gleichen Zeit — das geologische Alter der hier in Betracht kommenden Höhlen ist ein sehr geringes — unabhängig entstehen könne. Eine Art der Fischgattung *Galaxias* kommt heute in den Flüssen Australiens, Neuseelands und Patagoniens vor. Lydekker gibt die Möglichkeit zu, daß auch diese Fische sich an den verschiedenen Orten unabhängig voneinander entwickelt haben. Für eine mindestens zweistämmige (diphyletische) Entstehung der Gattung *Equus* haben wir sehr starke paläontologische Gründe. Die Geschichte des Pferdestammes in der Alten und Neuen Welt ist während der jüngeren Tertiärzeit nicht dieselbe gewesen. Die pliozänen Vorfahren unseres Pferdes in Europa waren andere als in Nordamerika. Die große Formengruppe, die wir in der modernen Gattung *Equus* zusammenfassen, enthält daher Elemente, die aus verschiedenen Ahnen entsprungen sind.

So bestechend das dem theoretischen Bedürfnis der Evolutionisten gemäße Prinzip scheinen mag, daß zwei aus verschiedenen Wurzeln entspringende Formen nicht in einer Gattung vereinigt werden dürfen, so große, fast unüberwindliche Schwierigkeiten stehen seiner praktischen Anwendung entgegen. Viele unserer Ammonitengattungen sind polyphyletisch und werden es noch lange Zeit bleiben, weil ein Versuch, zu monophyletischen Elementen der Systematik zu ge-

langen, an der Natur des fossilen Materials selbst scheitert.

Daß viele unserer höheren systematischen Kategorien nicht monophyletisch sind, daß sie keine natürlichen, stammesgeschichtlich begründeten Einheiten darstellen, ist bereits im dritten Abschnitt dieses Buches auseinandergesetzt worden. Ungleich größere Bedeutung kommt jedoch der Frage zu, ob auch die höchsten systematischen Kategorien — Klassen und Kreise — sich möglicherweise aus verschiedenen Wurzeln entwickelt haben, obwohl ihre Angehörigen durch eine sehr erhebliche Anzahl gemeinsamer Merkmale von jenen anderer, gleichwertiger Kategorien scharf unterschieden sind.

Der Formtypus der einzelnen Kreise ist durch viele Eigenschaften und durch die Herrschaft gewisser allen Angehörigen des betreffenden Kreises gemeinsamer Stilregeln von den übrigen Kreisen getrennt. Verbindungsglieder zwischen den Kreisen sind nicht bekannt. Auch innerhalb eines bestimmten Organisationstypus, z. B. der Mollusken, scheiden scharfe Grenzlinien des Körperbaues die einzelnen Klassen. Verbindungsglieder kennen wir nicht. In den Augen der meisten Deszendententheoretiker besitzen die allen Klassen der Mollusken gemeinsamen Merkmale eine größere Bedeutung als die Unterschiede zwischen den einzelnen Klassen dieses Kreises. Sie glauben daher diese Klassen auf eine gemeinsame Ahnenform zurückführen zu sollen und denken sich den ganzen Kreis der Mollusken als monophyletisch, als nur einmal aus einer primitiven Urform entstanden.

Es gibt aber eine zweite — allerdings noch kleine — Gruppe von Forschern, in deren Augen die Unterschiede zwischen den einzelnen durch keinerlei Zwischenglieder

verbundenen Klassen eines Kreises so große Bedeutung besitzen, daß sie die Möglichkeit einer Entstehung derselben aus einer gemeinsamen Ahnenform ablehnen und eher geneigt sind, einen solchen Kreis als polyphyletisch, als vielstämmig anzusehen. Sie stellen sich vor, daß die die einzelnen Klassen trennenden Unterschiede auf eine Verschiedenheit der Ahnen hinweisen und daß die den Klassen gemeinsamen Merkmale des Bauplanes von den Vertretern einer jeden Klasse im Laufe der Stammesgeschichte selbständig erworben wurden.

Die Ansicht, daß selbst unsere größten systematischen Einheiten nicht mit genetischen zusammenfallen, daß sie vielstämmig seien, wird insbesondere von Steinmann mit Entschiedenheit vertreten. Die gemeinsamen typischen Merkmale der Kreise und Klassen sollen sich in verschiedenen, getrennten Stämmen unabhängig 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. So hat sich die fünfstrahlige Anordnung der wichtigsten Organe bei den Echinodermen nicht einmal, sondern in verschiedenen Ordnungen zu wiederholten Malen herausgebildet. Die Eigenschaften der Vögel sind ziemlich gleichzeitig bei den Angehörigen von drei verschiedenen Reptilgruppen entstanden, während jene der Säugetiere von anderen Reptilstämmen erworben wurden, die durch ihre Vorgeschichte zur Herausbildung von solchen befähigt waren.

Steinmann betrachtet alle unsere systematischen Kategorien von den Gattungen aufwärts als künstliche, nicht als stammesgeschichtliche Einheiten, als schräge oder quere Schnitte durch die wahren phylogenetischen

Stammbäume. Die Begründung seiner Lehre mittels des dazu herangezogenen paläontologischen Materials ist allerdings mit einer in der Wissenschaft seltenen Einstimmigkeit als mißlungen bezeichnet worden, aber die Zweifel, ob unsere großen systematischen Kategorien monophyletischen oder polyphyletischen Ursprungs seien, erscheinen damit noch keineswegs beseitigt. Es ist zwar bis jetzt nicht gelungen, die polyphyletische Entwicklung einer großen systematischen Einheit (Kreis, Klasse) mit Sicherheit zu beweisen, aber wir dürfen nicht vergessen, daß auch für eine monophyletische Entstehung derselben nur dürftige Anhaltspunkte, im besten Falle indirekte Beweise vorliegen. In dieser Hinsicht darf man die Lückenhaftigkeit des fossilen Materials mit Recht beklagen.

Die Unsicherheit in bezug auf eine Entscheidung der Frage nach monophyletischer oder polyphyletischer Abstammung der höchsten Kategorien des zoologischen Systems zeigt, auf welcher gebrechlicher Basis die an die Abstammungslehre anknüpfenden Theorien noch immer ruhen, und mahnt eindringlich zur Vorsicht in allen Schlüssen und Überlegungen, die auf dem Boden der Beobachtungstatsachen keinen festen Halt finden.

Erloschene Formengruppen.

Die Lebensdauer der Arten und kleineren Formengruppen ist eine begrenzte. Wohl lassen sich einige wenige Gattungen vom Cambrium oder Untersilur bis in die Gegenwart verfolgen, aber selbst in diesen Fällen sind sie in der rezenten Fauna wenigstens durch andere Arten vertreten.

Viele größere Formengruppen leben heute noch in abgeänderten Nachkommen fort. Dipnoer mit hetero-

cerker Schwanzflosse (vgl. Fig. 5) gibt es heute nicht mehr, aber wir haben gute Gründe, in den jüngeren Dipnoern mit diphycerkem Flossensaum deren veränderte Nachkommen zu erblicken. Das gleiche gilt für die einzehigen Pferde der Gegenwart, in denen der Pferdestamm selbst fortlebt, obwohl die drei- und vierzehigen Pferde der mittleren und jüngeren Tertiärzeit ausgestorben sind.

Das Problem des Artentodes bietet noch größere Schwierigkeiten als jenes der Entstehung der Arten. Daß eine sehr weitgehende Überspezialisierung wie bei *Mesoplodon Layardi* oder *Proprius Schweinfurthi* für den Träger derselben unvorteilhaft wird und zu seinem Untergang führen kann, verstehen wir ebensogut, wie das Unterliegen einzelner Arten im Kampf ums Dasein mit vorteilhafter ausgestatteten Konkurrenten (Hausratte — Wanderratte, Vernichtung der Faunen ozeanischer Inseln). Aber solche Einzelfälle reichen nicht aus zu der Erklärung einer allgemein verbreiteten Erscheinung. Bemerkenswert ist vor allem die Tatsache, daß die Entstehung neuer Arten aus einer Stammform nicht notwendig zum Erlöschen der Stammform führt. Die Ammonitengattung *Lytoceras* erfährt während der älteren Kreidezeit eine Anastrophe, eine Phase lebhafter Formenänderung, die zur Ablösung einer Fülle neuer Gattungen von der Stammform führt. Gleichwohl persistiert die letztere und überlebt alle Seitenzweige, deren rascher Blüte ein ebenso schneller Verfall folgt. Unter den regulären Seeigeln ist die Gattung *Cidaris* ein Dauertypus. Sie lebt weiter, nachdem sich die Familien der *Diadematidae* im Perm und der *Salenidae* im Lias von ihr losgelöst haben und auch die reiche Entwicklung der *Echinidae* in der Tertiärzeit hat ihre Verbreitung nicht beeinträchtigt.

Die Schwierigkeit einer Erklärung des Artentodes bringt es mit sich, daß in der paläontologischen Literatur bei verschiedenen Autoren noch immer der Hinweis auf die alte Meinung von Brocchi wiederkehrt, daß Arten wie Individuen den Keim des Todes in sich tragen, daß ihnen von vornherein eine zwar verschieden lange, aber doch begrenzte Lebensdauer gesetzt worden sei, und daß es überhaupt keines äußeren Anlasses zu ihrem Erlöschen bedürfe. Es braucht kaum betont zu werden, daß eine solche Meinung durchaus unwissenschaftlich ist, weil jene natürlichen Faktoren, die den Tod eines Individuums herbeiführen, die Abnützung der Organe durch die Lebenstätigkeit selbst, für das Aussterben der sich in den Individuen fortwährend erneuernden Art nicht in Betracht kommen.

Alle unsere Theorien versagen vollständig gegenüber dem Versuche, das Erlöschen großer blühender Formengruppen ohne Hinterlassung von Nachkommen zu erklären.

Wir haben bisher nur von jenen Arten und Gattungen aus früheren Epochen der Erdgeschichte gesprochen, die zwar selbst ausgestorben sind, aber eine heute noch lebende, wenn auch in Bau und Form vielfach veränderte Nachkommenschaft hinterlassen haben. Es gibt aber eine noch größere Anzahl von Formengruppen, die völlig erloschen sind, ohne daß wir in jüngeren Faunengesellschaften bestimmte Elemente als ihre Nachkommen ausfindig machen können. Zu ihnen gehören gerade die bezeichnendsten Tiergesellschaften gewisser Epochen, so die Trilobiten, Ammoniten, Panzerfische (*Placodermi*), Ichthyosaurier, Pterosaurier, Dinosaurier u. a.

Jede Epoche der Erdgeschichte zeigt eine andere Gruppierung der Formenkreise, andere Machtverhält-

nisse, andere Abhängigkeiten, aber das Aufblühen und der Niedergang mannigfaltig differenzierter Geschlechter läßt sich weder in einen kausalen Zusammenhang bringen mit einem Wechsel von Meer und Festland oder Veränderungen des Klimas, noch mit dem Kampf ums Dasein zwischen den Individuen derselben Art im Sinne Darwins oder einer allgemeinen Konkurrenz zwischen ganz verschiedenen Arten und Gattungen.

Einige Forscher suchen die Ursache für das Erlöschen großer Abteilungen des Tierreiches von weltweiter Verbreitung nicht in äußeren Faktoren (Wechsel der Existenzbedingungen, Kampf ums Dasein), sondern in der inneren Organisation, insbesondere in der Erschöpfung der Variabilität, der Gestaltungsfähigkeit des ganzen Stammes. Eine so bedeutungsvolle Rolle der Variabilität ist schwer einzusehen, wenn wir bedenken, daß unter den langlebigen Dauerformen solche mit sehr geringer (*Lingula*) neben Formen mit großer Variationsbreite (*Rhynchonella*) sich finden. Auch löst der Hinweis auf die Senilität eines Stammes infolge der Unfähigkeit neue Formen zu bilden, nicht das Problem des wiederholten, relativ raschen Verschwindens sehr verschiedenartig organisierter und mannigfaltig differenzierter Tiergesellschaften während eines bestimmten, mit erdgeschichtlichem Maßstabe gemessen, kurzen Zeitabschnittes.

Der lehrreichste Fall ist der scharfe Faunenwechsel an der Grenze der oberen Kreide und des älteren Tertiärs. Es sterben nahezu gleichzeitig und ohne Hinterlassung von Nachkommen aus: die Rudisten, Inoceramen, Actäonellen, Nerineen, Ammoniten, Pythonomorphen, Ichthyosaurier, Saurapterygier unter den Meerestieren, die Dinosaurier und Flugsaurier unter den Bewohnern des Festlandes. Formenmannigfaltigere, den verschieden-

artigsten Existenzbedingungen angepaßte Cephalopoden als die Ammoniten oder Reptilien als die Dinosaurier, die noch in der oberen Kreide eine fast weltweite Verbreitung besaßen, haben niemals gelebt. Hier handelt es sich durchwegs um Formen, die erloschen sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen, um die vollständige Vernichtung, nicht von Einzelwesen oder von Arten, sondern von ganzen Faunenbeständen.

Natürliche Vorgänge, die eine Vernichtung großer Lebensgemeinschaften von weltweiter Verbreitung herbeiführen, kennen wir nicht. Es ist uns bisher nicht gelungen, für eine so allgemein verbreitete Erscheinung, die zu den auffälligsten in der Geschichte des Lebens gehört, auch eine allgemeine Ursache ausfindig zu machen. Während wir die Ausrottung einiger unter den großen Säugern der Quartärzeit und die Verarmung der heutigen Tierwelt auf das Konto des Menschen setzen können, bleibt die Ursache des Erlöschens der Ammoniten oder der Dinosaurier am Ende der Kreidezeit, oder des Niederganges der *Gigantostraca* und Trilobiten seit dem Beginn des Devon, der spiraltragenden Brachiopoden in der Trias völlig dunkel.

Steinmann hat ein Bestehen dieses Problems des wiederholten Verschwindens großer Gruppen von Tieren und Pflanzen in Abrede gestellt. Da wir in der Natur gegenwärtig keine Vorgänge kennen, die zu einem Erlöschen bestehender Tier- und Pflanzenformen führen, sondern nur Vorgänge, die eine Umbildung der letzteren bewirken, so müssen alle Gruppen, die wir als ausgestorben zu betrachten pflegen, bis in die jetzige Schöpfung hereinragende Nachkommen hinterlassen haben. Der Versuch, diese Ansicht durch positive Beweise zu stützen, muß jedoch als durchaus mißlungen bezeichnet werden und

das Problem des Artentodes besteht vorläufig in voller Schärfe zu Recht.

Die geographische Verbreitung der Säugetiere in ihren Beziehungen zur Paläontologie.

Die geographische Verbreitung der lebenden Tierwelt ist einer der stärksten Beweise zugunsten der Abstammungslehre. Ihre Erklärung ist nur mit Hilfe der Paläontologie unter der Voraussetzung möglich, daß die gegenwärtig lebenden Tierformen sich aus älteren Vorgängern entwickelt haben. Das Studium der Geschichte einer bestimmten Tiergruppe kann uns unter dieser Annahme allein ein Verständnis der vielen scheinbaren Anomalien in der geographischen Verbreitung ihrer rezenten Vertreter ermöglichen.

Zu solchen Studien eignen sich am besten die Säugetiere, weil die Vergangenheit der noch in der modernen Fauna vertretenen Gruppen nicht so weit zurückreicht als jene anderer Landtiere, weil ihre paläontologische Geschichte viel vollständiger bekannt ist und weil die Wanderungen verschiedener Gruppen, die sich im Laufe der einzelnen Abschnitte der Tertiärzeit vollzogen haben, viel besser kontrollierbar sind. Aus diesen Gründen hat man bei einer Einteilung der Erdoberfläche in zoologische Provinzen stets die Säugetiere bevorzugt.

Ein besonderer Wert als Stütze der Deszendenzlehre kommt der diskontinuierlichen Verbreitung von Gattungen, Familien und Ordnungen zu. Die Familie der Tapire findet sich heute nur in zwei durch ein Weltmeer voneinander getrennten Verbreitungsbezirken, nämlich in der malayischen Region (Malakka, Sumatra) und im tropischen Amerika. Fossil finden sich Reste der Gat-

tung *Tapirus* im Pliozän von China und Europa, nicht aber in Nordamerika. Wohl aber kennen wir solche von *Protapirus* aus dem Oligozän von Europa und Nordamerika. Die diskontinuierliche Verbreitung der Gattung *Tapirus* wird also verständlich unter der Voraussetzung einer Abstammung derselben von Vorfahren, die über die ganze nördliche Halbkugel verbreitet waren. Wanderungen haben die in der jüngeren Tertiärzeit entstandene Gattung auf der westlichen Halbkugel in das tropische Amerika, auf der östlichen nach Hinterindien und auf die benachbarten Inseln geführt. In diesen beiden Regionen leben Tapire noch heute, während sie in dem ganzen Zwischengebiete ausgestorben sind.

Die quastenschwänzigen Stachelschweine der Gattung *Atherura* sind heute durch eine malaiische und zwei Arten in West- und Mittelfrika vertreten, aber in einigen Ländern, die zwischen ihren gegenwärtigen, getrennten Verbreitungsgebieten liegen, hat man die fossilen Reste ihrer ausgestorbenen Vorfahren gefunden.

Die Zwergmoschustiere (*Tragulidae*) besitzen ebenfalls eine diskontinuierliche Verbreitung. Die eine der beiden lebenden Gattungen, *Tragulus*, ist heute über Ostindien, Ceylon und die Philippinen verbreitet, die zweite, *Dorcatherium*, auf Westafrika beschränkt. Von der ersteren Gattung kennt man fossile Reste nur aus dem Pliozän und Diluvium Südindiens. *Dorcatherium* aber war schon im Miozän und Pliozän in mehreren Arten über Europa und Indien verbreitet. Die diskontinuierliche Verbreitung der rezenten Traguliden findet eine vernünftige, wissenschaftliche Erklärung nur unter der Annahme einer genetischen Verknüpfung des jüngeren Genus *Tragulus* mit dem älteren *Dorcatherium*.

Bei Familien mit einer geringen Anzahl von Gattungen, die heute eine diskontinuierliche Verbreitung besitzen, läßt sich fast stets die Abstammung aus einem gemeinsamen Ursprungs- oder Entwicklungszentrum nachweisen, von dem aus sich die jüngeren Elemente der Familie nach verschiedenen Richtungen hin ausgebreitet haben, während die Familie selbst in dem ursprünglichen Entwicklungszentrum erloschen ist. Ohne die Annahme eines wirklichen genetischen Zusammenhanges der in einer solchen Familie vereinigten Gattungen hätte jedoch eine wissenschaftliche Erörterung der Frage der Tierverbreitung und der Entstehungszentren überhaupt keinen Sinn.

In der diluvialen und rezenten Fauna von Südamerika lassen sich einheimische Elemente sehr scharf von solchen unterscheiden, die aus dem Norden eingewandert sind. Bis gegen das Ende der Miozänzeit war die tertiäre Säugetierfauna Südamerikas von dem nordamerikanischen Faunengebiet vollständig abgeschnitten und hat sich während der älteren Tertiärzeit selbständig entwickelt. Wenn wir nun in den jüngsten südamerikanischen Faunen einerseits Formen finden, die sich unmittelbar auf solche aus den älteren Abschnitten der Tertiärzeit zurückführen lassen, andererseits solche, die zu den jungmiozänen oder pliozänen Einwanderern aus dem Norden enge Verwandtschaft zeigen, so spricht diese Tatsache sehr stark zugunsten einer direkten, wirklichen Abstammung der lebenden Arten von teils endemischen, teils eingewanderten älteren Formen.

Ähnliche Schlußfolgerungen ergeben sich aus der Verbreitung der modernen Landfaunen den tertiären gegenüber auf der östlichen Halbkugel. Seit der Miozänzeit ist die Nordpolarregion eines der merkwürdigsten Ent-

wicklungszentren für die Säugetiere gewesen. Die heutige Verteilung der Landfaunen in der Richtung von Süd nach Nord entspricht bis zu einem gewissen Grade der Altersfolge der tertiären Säugetierfaunen. Die meisten fossilen Säugetierfaunen haben, wie Sueß gezeigt hat, ihre lebenden Parallelfauen, je älter, desto weiter nach Südost. In der Ausstrahlung der Tierwelt aus der Nordpolarregion macht sich jene Erscheinung geltend, die man als Polflüchtigkeit bezeichnet hat. Die zuletzt aufgetretenen Typen bewohnen den Landring um den Nordpol und meiden die südliche Halbkugel, auf der die Nachkommen der älteren Typen in isolierten Verbreitungsbezirken noch fort dauern.

Schlußbetrachtungen.

Es ist in den vorausgehenden Abschnitten gezeigt worden, welcher Art die Wahrscheinlichkeitsbeweise sind, die uns die Paläontologie für eine stufenweise Entwicklung der organischen Welt liefert. Die Abstammungslehre, die uns für ein Verständnis der lebenden Natur unentbehrlich erscheint, weil sie allein uns die Zusammenfassung einer Fülle disparater Erscheinungen unter einem einheitlichen Gesichtspunkt ermöglicht, wird auch durch das historische Material im allgemeinen gestützt, wengleich noch eine große Zahl ungelöster Probleme bestehen bleibt. Den Entwicklungsgang selbst können wir an der Hand der fossilen Faunen nur in beschränktem Maße ersichtlich machen. Verbindungsglieder zwischen größeren systematischen Abteilungen des Tierreiches sind nicht in hinreichender Zahl vorhanden, um die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den letzteren sicherzustellen. Das wiederholte,

rasche Verschwinden großer Gruppen ohne Hinterlassung von Nachkommen stellt einer befriedigenden Erklärung vorläufig kaum überwindliche Schwierigkeiten entgegen.

Es bleibt zum Schluß noch die Frage nach den treibenden Ursachen der Umbildung der organischen Welt zu diskutieren, eine Frage, in der die persönlichen Auffassungen der einzelnen Forscher am weitesten auseinandergehen. Koken hat in seinem Vortrage „Paläontologie und Deszendenzlehre“ vor der Naturforscherversammlung in Hamburg 1901 die Anhaltspunkte erörtert, die uns die Paläontologie für eine Beurteilung dieser Frage liefert. Wir sind über den von ihm damals präzisierten Standpunkt seither kaum hinausgekommen.

Die Form, die Darwin der Abstammungslehre gegeben hat, besitzt heute unter den Paläontologen nur noch wenige Anhänger. Das fossile Material bietet zu selten und zu dürftige Belege für einen Einfluß der Selektion und eines Kampfes ums Dasein im Sinne Darwins, um das Prinzip der natürlichen Auslese zum Grundstein der ganzen Entwicklung beider Reiche zu erheben. Die Beobachtungen an den Reihen von Organisationsstufen, die viele Formengruppen im Gange ihrer Stammesgeschichte durchlaufen, weisen den Paläontologen vielmehr auf jene Bahn der Erklärung, die zuerst Lamarck eingeschlagen hat und die später von den Begründern der neolamarckistischen Schule in Nordamerika mit so großem Erfolge wieder betreten worden ist.

Solange die Arten einer eng geschlossenen Formengruppe unter gleichen Bedingungen und in denselben Gegenden leben, werden die kleinen, ursprünglich vorhandenen Differenzen durch die natürliche Auslese nicht weiter ausgestaltet. Bezeichnend ist das von Koken

angeführte Beispiel der *Felidae* (Katzen), die sich vom Eozän an in zwei getrennten Stämmen parallel entwickelt haben, ohne daß die ursprüngliche Divergenz sich vergrößert hätte. Die gleiche Tatsache läßt sich an mehreren der von Déperet so sorgfältig zusammengestellten Stammesreihen tertiärer Säugetiere konstatieren. Die parallele Entwicklung läßt sich sehr lange Zeiträume hindurch nach rückwärts verfolgen, solange keine Änderungen der Lebensweise durch Anpassung an eine neue Umgebung zu stärkerer Differenzierung führen.

Die Häufigkeit der Dauertypen und das konservative Beharren von Formengruppen auf ihren primitiven Zuständen trotz erheblicher Variationsbreite ist gleichfalls der Selektionstheorie ungünstig. Ein schwerwiegender Einwand gegen die Allmacht des Selektionsprinzips ist insbesondere das Verhalten einer Gruppe mit langer Lebensdauer, starker Variabilität, weltweiter Verbreitung und sehr großem Arten- und Individuenreichtum wie *Rhynchonella*, bei der sich im Laufe der Stammesgeschichte alle Variationsmöglichkeiten — man möchte sagen bis zur Erschöpfung — wiederholen, ohne daß jemals aus einer der zahlreichen Variationen ein neues Element hervorgehen würde.

Wenngleich für die Frage nach den Grenzen des Geltungsbereiches der natürlichen Zuchtwahl bei der Umbildung der organischen Welt das paläontologische Material im Vergleich zu dem rezenten nur von geringem Belang ist, so darf doch der Mangel einer Übereinstimmung mit den Voraussetzungen der Selektionslehre nicht übersehen werden. Das paläontologische Material spricht mindestens nicht für eine weittragende Bedeutung des Selektionsprinzips, viel eher für einen erheblichen Einfluß reizbedingter Anpassung, für eine Modifi-

zierung der Formzustände einer Tiergruppe unter der direkten Einwirkung der Umgebung und Lebensweise.

Zwei Vorgänge in der Natur werden von den meisten Forschern als maßgebend für den Bestand der Lebewelt betrachtet, die geologischen und die klimatischen Veränderungen, die während des ganzen Verlaufes der Erdgeschichte wirksam gewesen sind. Die Entwicklung der Land- und Meeresfaunen wird durch den Wechsel in der Verteilung der Festländer und Ozeane beeinflusst. Doch hat es, wie Sueß gezeigt hat, mindestens drei große Kontinentalgebiete gegeben, die seit der cambrischen Epoche niemals überflutet worden sind und so für die Landfaunen Asyle boten, Laurentia, Angaraland und Gondwanaland, zu denen sich vielleicht noch die Antarktis als ein viertes Asyl hinzugesellt. Die peripherischen Gebiete in der Umrandung der Asyle sind als die Regionen des häufigsten Wechsels zwischen Land und Meer zugleich jene der stärksten Umbildung der Faunen gewesen.

Den zumeist auf einem solchen Wechsel von Land und Meer beruhenden, bzw. durch einen solchen regulierten Wanderungen oder Migrationen der Faunen kommt ein gewichtiger Einfluß auf die Verbreitung der Einzelelemente einer Fauna zu. Den Migrationen verdankt die gegenwärtig ausgeprägte Verschiedenheit der Faunen verschiedener Teile der Erdoberfläche vorzugsweise ihre Entstehung. Auch die Sonderung der gleichzeitigen Faunen älterer Epochen der Erdgeschichte nach größeren oder kleineren zoogeographischen Provinzen läßt sich in vielen Fällen auf Migrationen zurückführen. Aber diese Migrationen sind wohl kaum ein wesentlicher Faktor bei der Artbildung. Sie sind bedeutsam für die Verbreitung, für die gelegentliche explosive Dispersion,

aber nicht für die Entstehung neuer Arten. Man kann sie daher mit einer gewissen Reserve zur Erklärung jener Lücken heranziehen, die man fast regelmäßig an der Basis von Stammesreihen an jener Stelle trifft, wo der Knotenpunkt für die Ablösung einer zweiten Nachbarreihe zu erwarten wäre.

Auch den formenbildenden Einfluß klimatischer Veränderungen dürfen wir nicht überschätzen. Die schöpferische Kraft der diluvialen Eiszeit mit ihrem wiederholten Wechsel von kalten und interglazialen, warmen Perioden war eine außerordentlich geringe. Sie hat allerdings die periodischen Wanderungen der Land- und Meerestiere — nordische Gäste im Mittelmeer —, ihren Ortswechsel und ihre Lebensweise stark beeinflußt, aber sonst lediglich zu einer Verarmung der Diluvialfauna und nur in ganz untergeordnetem Maße zu der Entstehung neuer Formen geführt.

Die Armut der tertiären und rezenten Fauna Neuseelands ist ein schlagender Beweis für die geringe Bedeutung der Klimaänderungen als eines artschaffenden Faktors. Während seiner langen Abgeschlossenheit — die ganze känozoische Ära hindurch — hat Neuseeland keine eigene Fauna zustandegebracht, weder Säugetiere noch moderne Reptilien. Selbst der große Klimawechsel der Diluvialzeit hat hier keinen Anreiz zur Hervorbringung neuer Formen gegeben.

Zugunsten der Abhängigkeit einer Umprägung der Landfaunen von klimatischen Einflüssen pflegt man mit Vorliebe auf die in dem vorangehenden Kapitel erwähnte „Polflüchtigkeit“ der Säugetierfaunen hinzuweisen. Es darf aber nicht übersehen werden, daß diese Polflüchtigkeit erst vom Miozän ab sich einstellt und daß sie die heutige Verbreitung der Säugetiere nicht aus-

schließlich beherrscht. Während der jüngeren Tertiärzeit ist Ostindien, wo kein Klimawechsel zur Bildung neuer Arten den Anreiz geben konnte, ein dem zirkumpolaren gleichwertiges, besonderes Entwicklungszentrum gewesen.

Daß den klimatischen Veränderungen ebenso wie den größeren Transgressionen und Regressionen des Meeres eine umgestaltende Wirkung auf manche Faunenelemente zukommen kann, mag immerhin zugestanden werden, dennoch sind diese beiden Gruppen von Vorgängen keinesfalls ausreichend zu einer Erklärung des allgemeinen Entwicklungsprozesses der Organismen.

Wenn wir aus den schönen Anpassungsreihen der Seesäugetiere ersehen, daß die älteren tertiären Formen in ihrer Anpassung an das Leben im Wasser weniger vorgeschritten sind und den Landsäugetieren näher stehen als die rezenten Arten, wenn wir dieselben Prinzipien bei der Anpassung der Säugetiere und der Reptilien an das marine Leben wirksam und zu auffallenden Konvergenzerscheinungen führen sehen, so finden solche Tatsachen wohl ihre natürliche Erklärung in der Annahme, daß Gebrauch und mechanische Einwirkung von außen her bei einer Umgestaltung von Organgruppen in einer bestimmten Richtung eine wesentliche Rolle gespielt haben. Man mag jedoch den Einfluß solcher Faktoren noch so hoch einschätzen, vollständig erklären läßt sich die gerichtete Variation, die Tendenz des Organismus; eine bestimmte Entwicklungsrichtung überhaupt einzuschlagen, durch dieselben nicht. Daß bei den ältesten plazentalen Landsäugetieren der Tertiärzeit die Zahnformel eine ganz bestimmte Zusammensetzung zeigt und daß in den folgenden Epochen bis zur Gegenwart bei allen Ordnungen dieser Unterklasse trotz der

Verschiedenheit ihrer Lebensweise und sonstigen Entwicklungsrichtung ausnahmslos eine Reduktion des Gebisses eintritt, weist auf Ursachen hin, die, in der Konstitution der Säugetiere selbst liegend, von Umgebungsreizen unabhängig sind.

Daß bei Wassertieren durch fortgesetzten Gebrauch die Schwimmorgane sich immer mehr ausgebildet haben, daß der ganze Bau des Körpers zugleich eine entsprechende Umgestaltung erfuhr, können wir verstehen. Dunkel bleiben dagegen die Ursachen, die ein Landtier überhaupt bestimmen konnten, sich dem Leben im Wasser anzupassen und eine neue Lebensweise zu verfolgen, der die Beschaffenheit seines Skelettes noch gar nicht entsprach. Warum haben baumbewohnende Beuteltiere, wie uns das Studium ihrer fossilen Vorfahren lehrt, zweimal die kletternde Lebensweise aufgegeben? Koken glaubt, daß der Wille des Tieres hier bestimmend eingegriffen habe, während Dollo die Zielstrebigkeit in die Organe verlegt, deren Umgestaltung für das Einschlagen der neuen Lebensweise notwendig wurde.

So werden wir bei unseren Versuchen, die Umbildungen, als deren Ergebnis die jetzige Lebewelt vor uns steht, auf rein mechanische, vor unseren Augen wirkende Ursachen zurückzuführen, immer wieder auf das Eingreifen von Faktoren hingelenkt, die wir naturwissenschaftlich nicht unmittelbar erfassen können. Die Erkenntnis der Anpassungserscheinungen ist eine Sache der Erfahrung, aber die Erklärung, wie eine solche Anpassung den Zellgruppen eines komplizierten Organismus möglich wird, gehört bereits in das Gebiet der Metaphysik. Wenn mühsame Forscherarbeit die Gesetze, unter denen die Evolution sich vollzieht, unserer Erkenntnis Schritt für Schritt näher rückt, so haben wir doch noch einen weiten

Weg bis zum Verständnis des eigentlichen Problems der organischen Formenbildung zurückzulegen. Ob wir von Neuschöpfungen im Sinne A. d'Orbignys 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.

Sachregister.

- | | | |
|---|---|--|
| Aaltypus 83. | Creodontia 54. | Hemilaster 79. |
| Adaptive Reduktion 96. | Crinoiden 95, 101. | Hipparion 91. |
| Ammoniten 26, 30, 37,
42, 59, 63, 78, 85, 109,
111, 118, 128. | Diadectes 35. | Hippurites 82. |
| Anastropfen 105. | Diaptosauria 55. | Hirschgeweih 77. |
| Anthracotheriidae 60, 62. | Diluviale Riesentiere 120. | Höhltiere 121. |
| Archaeocyathus 37, 39, 70. | Dinosaurier 84, 128. | Hoplites 106. |
| Archaeopteryx 29, 51, 67. | Dinothierium 35, 60. | Huftiere, Stammesreihen
der — 63, 66, 96. |
| Arietidae 107. | Diplomystus 75. | Hyaenodontidae 54. |
| Artbegriff 15. | Dipnoi 43, 86, 124. | |
| Astropyga 100. | Diphyerkie der Schwanz-
flosse 43, 80. | Ichthyosaurus 83, 97. |
| Asyle der Landfaunen
135. | Diprotodon 36. | Insekten 48. |
| Atavismen 100. | Diskontinuierliche Ver-
breitung 129. | Irreversibilitätsgesetz 98,
110. |
| Atherura 131. | | Isocrania 61. |
| | Echinocystis 52. | |
| Balanidae 101, 116. | Eiszeit 136. | Kängurubratten 92. |
| Belemniten 35. | Embryonaltypen 76. | Katastrophentheorie 9. |
| Beltina 39. | Equus 90, 121. | Krokodile 48. |
| Beuteltiere 34, 54, 97,
113. | | |
| Biogenetisches Grund-
gesetz 77. | Felidae 134. | Lingula 72, 127. |
| Brachiopoden 30, 61, 75. | Fossilien 31. | Lungenfische 43, 75, 86,
124. |
| | | Lysorophus 65. |
| Calceola 82. | Galaxias 121. | Lytoceras 106, 125. |
| Campylopegmata 24, 25. | Ganoidfische 25, 52. | |
| Cestraelon 75. | Gattungsbegriff 19, 60,
61, 121. | Macrotherium 35. |
| Chrysochloris 82. | Gomphodontia 51. | Menschenaffen 103. |
| Cidaris 73, 125. | Goniatites 26. | Mesoplodon 96, 125. |
| Clymenia 75, 106. | Graphularia 35. | Miolania 75. |
| Cotylosauria 46, 47, 56. | Haifische 97. | Monotremata 66. |
| | Helicopegmata 24. | Mutation 59. |

- Nagezähne 83.
 Nautilus 42, 85.
 Neolobites 111, 112.
 Neotenie 100.
 Notoryctes 82.
 Nummulites 116.
- Olenellus-Zone 37.
 Oppelia 59.
 Orthogenesis 11, 93.
 Ostrea 78.
- Paarhufer 80.
 Palaeobalium 100.
 Palaeodyctioptera 48.
 Paläozäne Säugetiere 41,
 45.
 Paludinenreihe 58.
 Parasitäre Lebensweise
 100.
 Peltephilus 35.
 Pentacrinus 73, 115.
 Pferdreihe 80, 89, 90,
 117.
 Phylloceras 59.
 Placosaurus 35.
- Polflüchtigkeit der Säu-
 gertierfaunen 132, 136.
 Psiloceras 100, 108.
 Pterosaurier 84.
 Pyrotherium 36, 84.
 Pythonomorpha 106.
- Radiolarienschichten 39.
 Reptilien, Systematik der
 55.
 Rhynchonella 73, 76, 115,
 127, 134.
 Richthofenia 82.
 Rochentypus 83.
- Sägetiere 82, 96, 113.
 Sarmatische Fauna 104.
 Schildkröten 56, 112.
 Seeigel, Verbindungsglie-
 der zwischen regulären
 und irregulären 53, 95.
 Seekühe 88.
 Sinopa 54.
 Sirenen 88.
 Stegocephalen 46, 47, 50,
 51. „ „
 Steinkorallen 52.
- Stringocephalus 75.
 Südamerikanische Säu-
 gerfauna 131.
 Süßwassersohnecken 57.
- Tapire 130.
 Terebratula 73, 76.
 Terebratulidae 24.
 Tetracardis 100.
 Theromorpha 50, 56, 84.
 Tissotia 111, 112.
 Tragulidae 131.
 Tritylodon 35, 119.
- Uncites 75.
 Unveränderlichkeit der
 Art 8.
- Vola 114.
- Waldheimia 24, 79.
 Würmer 31.
- Zahnbau der Muscheln
 26.
 Zahnbau der Säugetiere
 35, 80, 94.

Tabellarische Übersicht der wichtigsten Ereignisse aus der Geschichte der Tierwelt während der Hauptabschnitte der Erdgeschichte.

Känozoische Ära	Pleistozän (Diluvium)	Erstes sicher beglaubigtes Auftreten des Menschen. Wechsel von Eiszeiten und Inter-glazialzeiten.
	Neogen (Miozän und Pliozän)	Fortschreitende Modernisierung der Säugetierfaunen. Erstes Auftreten von Menschenaffen im Miozän.
	Paläogen (Paleozän, Eozän und Oligozän)	Mächtiges Aufblühen der Säugetiere, deren wichtigste Ordnungen in den Eozänfaunen Europas und Nordamerikas erscheinen (Monotremata, Beuteltiere, Insektenfresser, Nager, Fledermäuse, Huftiere, Halbaffen, Raubtiere, Wale, Edentata). Die ältesten Schlangen und Eidechsen. Zunehmende Modernisierung der Molluskenfauna. Erlöschen der Belemniten. Blütezeit der Nummuliten.
Mesozoische Ära	Oberkreide	Auftreten der modernen Krokodile und Pythonomorphen. Blüte der Rudisten. In der obersten Kreide Erlöschen zahlreicher Reptilordnungen (<i>Ichthyosauria</i> , <i>Sauropterygia</i> , <i>Dinosauria</i> , <i>Pterosauria</i>), ferner der Pythonomorphen, Rudisten, Ammoniten. Niedergang der Belemniten. Auftreten bezahnter Vögel. Überwiegen der Knochenfische. Säugetiere nur vertreten durch kleine Formen, die sich an Beuteltiere und Monotremata anschließen.
	Unterkreide	Die ältesten Molche. Umprägung der Ammonitenfauna. An der Grenze der Unter- und Oberkreide Umprägung der Fischfauna.
	Jura	Erstes Auftreten der Hymenoptera, Schmetterlinge, Krabben, echten Amphibien (Frösche) und Vögel (<i>Archaeopteryx</i>). Mächtiges Aufblühen der Dinosaurier.
	Lias	Blütezeit der <i>Lepidostei</i> . Erstes Auftreten von irregulären Seeigeln und Dipteren. Vollständige Umprägung der triadischen Ammonitenfauna. Erlöschen der Nautiloidea mit gestreckter Schale (<i>Orthoceras</i>). Die ältesten echten Tintenfische (<i>Sepioidea</i>) und Flugsaurier. Aussterben der Theromorpha.
	Trias	Die ältesten modernen Steinkorallen (<i>Hexacoralla</i>). Aufblühen der <i>Lepidostei</i> unter den Ganoidfischen, der Belemniten unter den Kopffüßern. Reiche Entwicklung der Reptilien (<i>Theromorpha</i> , <i>Ichthyosauria</i> , <i>Sauropterygia</i> , <i>Dinosauria</i> , Schildkröten, Krokodile). Blüte der Labyrinthodonten. In der Obertrias die ersten langschwänzigen Krebse (<i>Decapoda</i>), Käfer, Knochenfische und Säugetiere. Aussterben der Labyrinthodonten.
Paläozoische Ära	Perm	Reiche Entwicklung der Ammoniten und Ganoidfische (<i>Heterocerci</i>). Aussterben der Trilobiten und Cystoidea. Blüte der Stegocephalen und <i>Cotylosauria</i> .
	Obercarbon	Reiche Entfaltung der Insekten (<i>Palaeodictyoptera</i>) und Spinnen. Aussterben der Riesenkrebse. Die ersten Landwirbeltiere (vielleicht schon Oberdevon?). Stegocephalen und Reptilien (<i>Diaptosauria</i> und <i>Cotylosauria</i>)
	Untercarbon	Aussterben der Panzerfische. Rückgang der Trilobiten. Blüte und Erlöschen der Blastoidea. Blütezeit der Selachier.
	Oberdevon	Blütezeit der Panzerfische. Reiche Entfaltung der Goniatiten und Clymenien.
	Unterdevon	Die ersten Ganoidfische und Dipnoi.
	Obersilur	Blütezeit der Nautiloidea, Palaeocrinoidea und Gigantotraca. Erstes Auftreten der Blastoidea, Ammoniten (Goniatiten) und Fische (Panzerfische und Selachier). Die ältesten landbewohnenden Gliedertiere (Skorpione).
	Untersilur (Ordovicien)	Aufblühen der Crinoiden (Seelilien) und alten Korallen (<i>Tetracoralla</i> und <i>Tabulata</i>). Die ersten Seeigel, artikulierten Brachiopoden, Nautiloidea mit eingerollter Schale und Riesenkrebse (<i>Gigantotraca</i>). Blütezeit der Cystoidea.
Archaische Ära	Cambrium	Im unteren Cambrium die älteste, reiche Meeresfauna. Quallen, Spongien, Seesterne, Schlangensterne, Korallen (<i>Archaeocyathus</i>), Gliederwürmer, inartikuläre Brachiopoden, Napschnecken, Muscheln, Pteropoden, Kopffüßer mit gestreckter Schale (<i>Volborthella</i>), Schalenkrebse, Trilobiten. Im Obercambrium die ersten Schnecken mit eingerollter Schale, Graptolithen und Cystoidea.
	Bildungszeit der kristallinen Schiefergesteine	In dem letzten Abschnitt (Algonkische Epoche) Spuren des Lebens.