
Abdruck aus den
**Verhandlungen des VIII. Internationalen Zoologen-Kongresses zu
Graz vom 15.—20. August 1910.**

Das Aussterben der Gattungen und Arten.

Von Prof. Dr. Rudolf Hoernes (Graz).

Die Frage nach den Ursachen des im Laufe der Erdgeschichte vielfach eingetretenen Aussterbens von Arten und größeren Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches ist von Zoologen, Botanikern und Palaeontologen schon so vielfach erörtert worden, daß es fast überflüssig scheinen könnte, sie nochmals zur Sprache zu bringen. Es bedarf der Entschuldigung und Motivierung, wenn ich es wage, Dinge zu erörtern, über die ich nicht allzuviel neues zu sagen habe. Mich eingehender mit dem Problem des Aussterbens zu beschäftigen wurde ich veranlaßt durch die in den letzten Jahren erfolgten Veröffentlichungen zweier hervorragender Paläontologen: Charles Depéret in Lyon und Gustav Steinmann in Bonn. Des ersteren 1907 erschienenes Werk: „Les transformations du monde animal“, dessen einleitender Abschnitt von dem Breslauer Professor Fritz Frech für das Beste erklärt wurde, was über die Deszendenzlehre vom geologisch-paläontologischen Standpunkt geschrieben worden ist, wurde seither nach der zweiten Auflage unter dem Titel „Die Umbildung der Tierwelt, eine Einführung in die Entwicklungsgeschichte auf paläontologischer Grundlage“ von Richard N. Wegner in deutscher Übersetzung herausgegeben. (Stuttgart, E. Schweizerbart 1909.) Im Jahre vor dem Erscheinen dieser Übersetzung veröffentlichte G. Steinmann, der sich schon 1899 in einer bei Übernahme des Prorektorates zu Freiburg gehaltenen Rede über Paläontologie und Abstammungslehre sehr entschieden gegen die herrschenden Ansichten über monophyletische Entwicklung und

über das Aussterben durch Konkurrenzkampf ausgesprochen hatte, sein Buch „Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre“ (Leipzig, W. Engelmann 1908), das bald nach seinem Erscheinen von vielen Seiten angegriffen wurde. Während aber namhafte Paläontologen wie C. Diener und Jaeckel die in dem Steinmannschen Buch geäußerten Ansichten, welche, wie gleich bemerkt werden soll, sich mit den von Depéret vertretenen nur in sehr geringem Grad vereinbaren lassen, auf das schärfste bekämpften, ist Koken dem Buche vollkommen gerecht geworden, ja er stellt es in seinem im Neuen Jahrbuch für Mineralogie und Paläontologie (Jahrg. 1909, II. Bd. S. 470—480) veröffentlichten Referate an Originalität und verarbeitetem Material sogar über Depéret, von dem er meint, daß er aus den alten Geleisen nur an wenigen Stellen sich herausbegibt. Es kann nicht meine Aufgabe sein, in den Kontroversen, zu welchen Steinmanns neue Ansichten über die Stammesverwandtschaft vieler Formen geführt haben, Stellung zu nehmen; ich habe mich mit denselben im wesentlichen nur insoweit auseinanderzusetzen, als sie für das Aussterben von Arten, Gattungen und größeren Gruppen, das von Steinmann in Abrede gestellt wird, von Belang sind; doch kann ich die Bemerkung nicht unterdrücken, daß mir gerade die von Diener angegriffenen neuen Ansichten über die Stammesverwandtschaft von Ammonitengruppen besser begründet scheinen als manche andere Ableitungen Steinmanns und daß meiner Meinung nach Jaeckel, der die ausgestorbenen Cephalopoden größtenteils für sessil hält, die Orthoceren auf dem Grunde des Meeres angeheftet und die Belemniten mit ihrem Rostrum in den Schlamm eingepflanzt erachtet, keinen Grund hat, sich über die Anschauungen Steinmanns lustig zu machen, die allerdings vielfach von den verbreiteten Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen fossiler und lebender Tiere und Pflanzen weit abweichen. Gleich Koken betrachte ich die Steinmannschen Ansichten nicht als ein Gift, das sorgsam unter Verschuß gehalten werden müßte; sondern als ein Ferment, welches geeignet ist, vielfach veraltete Meinungen zu beseitigen und für besser zu begründende Platz zu schaffen. Deshalb habe ich, obwohl auch ich keineswegs mit all den neuen von Steinmann behaupteten Verwandtschaftsbeziehungen einverstanden sein kann, und gerade hinsichtlich des Aussterbens vieler Formen im Gegensatz zu Steinmann die durch Depéret vertretenen Ansichten teile; doch des ersteren Ansichten in einem Spezialkolleg über die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, das ich im Sommersemester 1909 an der Grazer Universität gehalten habe, eingehend dargelegt.

Steinmann geht in seinem Buche von einem Ausspruch Lamarcks aus, den er auch als Motto verwendete: „Les races des corps vivants subsistent toutes malgré leurs variations“, er glaubt

an kein Erlöschen von Gattungen und Arten, an keinen „Rassentod“. Er kennt nur zwei Vorgänge in der Natur, welche den Bestand der Lebewelt bis zur Vernichtung beeinflussen, die geologischen und klimatischen Veränderungen, die jederzeit wirksam gewesen sind, solange das Leben auf der Erde währt und die ausrottende Tätigkeit des Menschen, von der er glaubt, daß sie schon zur mittleren Tertiärzeit anhebt. Den geologischen und klimatischen Veränderungen erkennt er nur eine beschränkte Wirksamkeit zu, er vergleicht ihre Tätigkeit mit der Arbeit eines Gärtners, der eine üppig wuchernde Baumgruppe regelmäßig hier und dort stutzt oder ausätet, ihr natürliches Wachstum also nicht einengt; den Menschen aber bezeichnet *Steinmann* geradezu als Vernichter der Tierwelt. Er erörtert diese ausrottende Tätigkeit des Menschen in einem eigenen Abschnitt seines Buches. Manche dort ausgesprochene Meinungen sind gewiß berechtigt. So möchte ich ihm beistimmen in der Ausführung, daß das schon von *Neumayr* als eine auffallende Erscheinung erörterte Aussterben der größeren Diluvialtiere vor allem und fast ausschließlich dem Menschen zuzuschreiben ist. Gegen *Neumayr*, der darauf hinweist, daß alte Kulturvölker in Indien die Elefanten noch nicht zu vertilgen vermochten, macht *Steinmann* mit Recht geltend, daß Ackerbauer und Viehzüchter die ihnen lästigen Tiere nur gelegentlich verfolgen; anders aber die Jäger, die vielfach die ihnen zur Nahrung dienenden Tiere ausrotten. Das Aussterben der großen Diluvialtiere mag man mit *Steinmann* auf Rechnung der ausrottenden Tätigkeit des Menschen setzen, aber *Steinmann* geht entschieden zu weit, wenn er annimmt, daß diese zerstörende Tätigkeit des Menschen sich schon seit der Oligozänzeit geltend gemacht hätte. An mehreren Stellen seines Buches spricht er davon, daß die Existenz Feuerstein schlagender Menschen durch die „nicht wohl anzuzweifelnden“ Funde *Rutots* sicher erwiesen sei. Da ich die Beweiskraft der *Rutotschen* Eolithen wiederholt (1908 in den Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark, 1909 in einem gelegentlich der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg in der Sektion für Anthropologie gehaltenen Vortrage) bestritten habe, muß ich hier mit Genugtuung feststellen, daß auch *Steinmann* jetzt über dieselbe anderer Ansicht geworden ist. *R. Bonnet* und *G. Steinmann* haben im Jahrgang 1909 der Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde auf Grund eigener Untersuchungen an Ort und Stelle eingehend über die belgischen oligozänen Eolithen berichtet. *Bonnet* hat schwere Bedenken gegen die Artefakt-Natur derselben ausgesprochen, *Steinmann* aber die Gestaltung der Feuersteinbruchstücke durch die Vorgänge in der Brandungszone eines transgredierenden Meeres erklärt. Mit dem Auftreten des Menschen oder eines Steine zerschlagenden Vor-

fahren desselben im Oligozän ist es also vorläufig nichts und es bleibt die Frage, ob die von *Bonnet* neuerdings mit großer Entschiedenheit vertretene Archaeolithen-Natur der Funde von Puy-Boudieu, deren künstliche Bearbeitung bekanntlich *Mayet* bestreitet, durch ähnliche Untersuchungen, wie sie *Bonnet* und *Steinmann* auf dem Hochplateau Hautes-Fagnes anstellten, nicht ebenfalls widerlegt werden könnte. Allerdings wäre das Auftreten des Menschen oder eines Steine zerschlagenden Vorfahren desselben im „Cantalien“, das nach der jetzt in Deutschland üblich gewordenen Stratigraphie dem unteren Pliocän, nach der in Frankreich, Österreich und Italien noch vielfach festgehaltenen Auffassung dem obersten Miocän (Stufe des *Hipparion gracile*) zugerechnet wird, von Haus aus viel weniger unwahrscheinlich, als das von *Rutot* behauptete Erscheinen im Mitteloligocän, es mag auch zugegeben werden, daß die neuerdings von *Bonnet* zur Abbildung gebrachten Stücke von Puy Boudieu gegen die Ansicht *Mayets* zu sprechen scheinen. Ehe man aber nicht noch andere, die mangelnde Beweiskraft der immer noch problematischen Archaeolithen unterstützende Funde, zumal von Knochenresten im „Cantalien“ gemacht hat, möchte ich es sehr bezweifeln, daß die ohne Nachkommen erloschenen Formen der Fauna von *Pikermi* und *Eppelsheim* durch den Menschen ausgerottet worden wären. *Lamarck* hat allerdings seinerzeit geglaubt, daß auch die Paläotherien und Anoplotherien, wenn sie nicht irgendwo noch in einem entlegenen Winkel der Erde lebend angetroffen werden könnten, von dem Menschen ausgerottet worden wären.

Dies führt mich zur Erörterung der älteren Ansichten über das Aussterben der Gattungen und Arten — ein Thema, das ich an dieser Stelle nur andeutungsweise besprechen kann, das ich aber in einer größeren Abhandlung, welche in der diesjährigen Festschrift der Universität Graz zur Veröffentlichung gelangen wird, ausführlich zu erörtern gedenke.

Vielfach begegnen wir in Hand- und Lehrbüchern — ich nenne als Beispiel nur das von *O. Abel* vor kurzem unter dem Titel „Bau und Geschichte der Erde“ veröffentlichte kleine Lehrbuch (Wien-Leipzig, Tempsky u. Freytag 1909) — der Ansicht, daß dem Begründer der wissenschaftlichen Paläontologie, *G. Cuvier* auch der erste Nachweis ausgestorbener Lebewesen zu danken sei. Aber *Robert Hooke*, *Giraud Soulavie*, *Buffon*, *Blumenbach* u. a. m. haben schon vor *Cuvier* das Aussterben zahlreicher Formen erörtert, die früher die Erde bevölkerten und *Lamanon* hat vor *Cuvier* erkannt, daß die Säugetierreste des Pariser Gipses, an welchen dieser seine großen paläontologischen Entdeckungen machte, von ausgestorbenen Typen herrühren. So sehr die paläontologischen Arbeiten *Cuviers* über die fossilen Vertebraten, die er 1812 in seinen „Recherches sur les ossements fossiles“ gesammelt herausgab, die Anerken-

nung und Bewunderung der Mit- und Nachwelt fanden, so geteilt ist die Beurteilung des dem ersten Bande der „Recherches“ vorangestellten „Discours préliminaire“, der später in wiederholt umgearbeiteten Auflagen unter dem Titel „Discours sur les Révolutions de la surface du globe“ veröffentlicht wurde. K. A. v. Zittel, der Cuviers Verdienste auf dem Gebiet der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie rückhaltlos anerkennt, sagt mit Bezug auf dessen Anschauungen über Geologie, daß sie die ungenügende Vertrautheit des großen Anatomen mit den Leistungen seiner Zeitgenossen auf geologischem Gebiet bekunden. Nach einer Reihe tadelnder Bemerkungen sagt Zittel in seiner Geschichte der Geologie und Paläontologie: „Das Verdienst Cuviers für die Erdgeschichte beruht somit nicht in seinen theoretischen Schlußfolgerungen, die im Gegenteil einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung der Geologie ausübten, sondern in seinen bewunderungswürdigen Leistungen auf dem Gebiete der Paläontologie der Wirbeltiere, in der Begründung einer wissenschaftlichen Methode zur Bestimmung fossiler Knochen und in dem sicheren Nachweis, daß die urweltlichen Säugetiere nicht als Varietäten von noch jetzt lebenden Formen zu betrachten sind, sondern zu ausgestorbenen Arten gehören“. Ch. Depéret hat in seinem Eingangs erwähnten Werke über die Umbildung der Tierwelt die Ausführungen Cuviers über die Katastrophen, durch welche zahlreiche Lebewesen zum Aussterben gebracht wurden, eingehend erörtert und gezeigt, daß die Katastrophenlehre durch Cuvier keineswegs in jener Schärfe aufgestellt wurde, in der sie später durch A. d'Orbigny und L. Agassiz entwickelt wurde. Ich möchte in dieser Beziehung der Meinung Kokens beipflichten, nach welcher man Cuvier Unrecht getan habe, wenn man ihm die Ansicht zuschrieb, daß die Katastrophen jegliches Leben ausgelöscht hätten, so daß jedesmal eine neue Schöpfung entstehen mußte; aber tatsächlich habe doch diese Meinung sich festgesetzt und Jahrzehnte hindurch hemmend gewirkt.

Auf die Gegnerschaft Cuviers, der noch an dem Linnéschen Artbegriff festhielt und der großen Vorläufer Darwins: Lamarck und Geoffroy St. Hilaire soll hier ebenso wenig eingegangen werden, wie auf die hemmende Wirkung, welche Cuviers Ansichten noch lange nach seinem Tode auf die Entwicklung der menschlichen Urgeschichte ausübte, eine Hemmung, die sich zumal in der Leidensgeschichte von Boucher de Perthes ersichtlich macht. Cuviers Katastrophenlehre fand fast überall beifällige Aufnahme. In Frankreich wurde sie durch A. d'Orbigny weiter entwickelt, der auf Grund umfassender paläontologischer Untersuchungen, die Zahl der Erdumwälzungen auf 27 vermehrte. Jede Periode sollte eine ganz unabhängige, von der früheren und nachfolgenden verschiedene

Pflanzen- und Tierwelt enthalten und nur ganz ausnahmsweise sollte es einer Art gelingen sein, der allgemeinen Vernichtung zu entgehen und sich in die nächste Periode hinüber zu retten. D e p é r e t hat an den Bestimmungen des Autors der *Paléontologie française* berechtigte Kritik hinsichtlich der behaupteten Verschiedenheit oder Identität der Formen aufeinanderfolgender Perioden geübt. L a m a r c k s Stellungnahme gegen das von C u v i e r behauptete Aussterben der Arten fand ebensowenig Beachtung wie die wenig glücklichen Einwendungen, die durch P r e v o s t gegen die Katastrophenlehre gemacht wurden. In England fand diese Lehre, in der die Sintflutsage eine gewisse wissenschaftliche Begründung erhielt, da man die große Flut als die letzte Erdrevolution betrachten konnte, um so beifällige Aufnahme, als hier die geologischen Anschauungen seit jeher durch theologische Vorurteile beeinflußt wurden. G r e e n o u g h , C o n y b e a r e , B a b b a g e , S e d g w i c k und vor allem B u c k l a n d pflichteten der Katastrophenlehre bei. W. B u c k l a n d , der sich eingehend mit den Überresten von Landsäugetieren in den jungen Anschwemmungen und in den Höhlen beschäftigte, unterschied scharf zwischen älteren Ablagerungen des Diluviums und den modernen Alluvionen und sah in den ersteren den Beweis einer vor wenigen Jahrtausenden eingetretenen universellen Flut, in welcher er die mosaische Sintflut erkennen wollte. Daß solche Ansichten dann von religiöser Seite, wie von dem nachmaligen Kardinal W i s e m a n in dessen 1835 gehaltenen Vorträgen gerne aufgegriffen und weiter verbreitet wurden, ist leicht begreiflich.

Weniger Anklang fand die Katastrophenlehre in Italien und Deutschland. Der ausgezeichnete Paläontologe G i o v . B . B r o c c h i , dem wir die bahnbrechenden Untersuchungen über die Versteinerungen der subapenninen Ablagerungen verdanken, äußerte sich mit Entschiedenheit gegen die Annahme gewaltiger Katastrophen, welchen sämtliche oder doch der größte Teil der in den einzelnen Epochen auftretenden Organismen zum Opfer gefallen wäre. B r o c c h i glaubt an eine beständige und gesetzmäßige Entwicklung des organischen Lebens auf der Erde. Von größtem Interesse sind seine Ansichten über das Erlöschen und die Lebensdauer der fossilen Gattungen und Arten. Wie jedem Individuum eine bestimmte Lebensdauer zugemessen sei, die je nach der Organisation eine längere oder kürzere sein kann, so besitze auch jede Spezies und jede Gattung eine bestimmte Lebenskraft, nach deren Erschöpfung sie aus Altersschwäche zugrunde gehen müsse. Es läßt sich leicht zeigen, daß dieser Gedanke B r o c c h i s , der einen Grund des Aussterbens der Organismen in ihnen selbst sucht, nicht notwendig auf vitalistische Anschauungen begründet werden muß, wie schon N e u m a y r meinte und S t e i n m a n n abermals ausführt, sondern recht

gut vereinbar ist mit modernen Ansichten, wie sie Cope und Marsh, Dollo und Depéret ausgesprochen haben und wie sie vor allem ein Landsmann Brocchis, Daniele Rosa in seiner Abhandlung über die fortschreitende Beschränkung der Variabilität dargelegt hat. Merkwürdig ist es, daß Depéret, der in seinem trefflichen Buch eine so ausführliche historische Darstellung der Entwicklung der Anschauungen über die Umgestaltung der Lebewesen auf paläontologischer Grundlage gibt, Brocchi gar nicht nennt, und nur gelegentlich bemerkt, daß Naturforscher mit mystischer Veranlagung eine Vorherbestimmung der Lebensdauer der Arten, Gattungen und Familien angenommen hätten und daß es seltsam sei, daß diese übernatürliche Hypothese überhaupt noch zu unserer Zeit einen Verteidiger wie K o b e l t gefunden habe.

In Deutschland bürgerte sich die Katastrophentheorie weder so vollständig ein, noch entwickelte sie sich in so extremer Weise wie in Frankreich. Schlothheim anerkennt wohl in seiner Petrefaktenkunde (1820) einige wenige Erdrevolutionen, bestreitet aber auf das entschiedenste, daß jede abweichende Gebirgsschicht nebst den darin befindlichen verschiedenen Tier- und Pflanzenresten als Produkt stets wiederholter Erdrevolutionen und neuer Schöpfungen zu betrachten sei. Durch überaus umfassende Untersuchungen über die in den einzelnen Formationen auftretenden Versteinerungen suchte H. G. Bronn die Hypothese von einer wiederholten totalen Vernichtung und einer darauffolgenden Neu-Schöpfung der gesamten organischen Welt zu bekämpfen und zu zeigen, daß viele Arten aus einer Formation in die nächste höhere aufsteigen. Bronn fand, daß organische Wesen zu allen Zeiten entstanden und vergingen und zu keiner Zeit alle einstigen Tier- und Pflanzenarten gleichzeitig geschaffen wurden oder untergingen. Er hielt aber an der unveränderlichen Einheit der Art, wie sie durch Linné und Cuvier behauptet worden war, fest und glaubte, daß jede Art einen besonderen Schöpfungsakt voraussetze. Die ganze Aufeinanderfolge der fossilen Organismen in den erdgeschichtlichen Zeiträumen hielt Bronn für das Ergebnis der planvollen Tätigkeit eines allmächtigen Schöpfers, beziehungsweise eine planmäßig handelnden, selbstbewußten „Schöpfungskraft“. Ein dritter Deutscher, C. E. A. von Hoff, der eigentlich als Bekämpfer der Katastrophenlehre an erster Stelle zu nennen gewesen wäre, hat leider durch sein großes Werk: Geschichte der durch Überlieferung nachgewiesenen natürlichen Veränderungen der Erdoberfläche bei seinen Zeitgenossen mit wenigen Ausnahmen, zu welchen auch Goethe gehörte, nicht jenes Verständnis gefunden und jene Anerkennung, die ihm wohl gebührt hätte. Auch Zittel ist ihm in seiner Geschichte der Geologie und Paläontologie nicht in vollkommener Weise gerecht geworden. Es muß daher als ein besonderes Verdienst Otto

Reichs anerkannt werden, daß er in seiner Schrift: „Karl Ernst Adolf von Hoff, der Bahnbrecher moderner Geologie (Leipzig 1905)“ in einer ausführlichen Lebensbeschreibung v. Hoff's und in eingehender Würdigung seiner Werke gezeigt hat, daß v. Hoff vor Lyell die Grundlagen der aktualistischen Geologie aufgestellt hat und wie sehr Lyell durch v. Hoff's Untersuchungen angeregt und gefördert wurde.

Von der Umwälzung, die Charles Lyell durch seine „Principles of Geology“, deren erster Band 1830 erschien, in der Geologie herbeiführte, braucht hier wohl keine neue Darstellung gegeben werden, nur mit wenigen Worten muß das Verhältnis Ch. Lyells zur Deszendenzlehre berührt werden. Obwohl später diese mit Recht als eine logische Konsequenz der Lyellschen Geologie bezeichnet wurde, gehörte Lyell doch bis zur vorletzten Ausgabe seiner Principles zu den entschiedenen Gegnern der Deszendenztheorie. Als aber 1858 in den Schriften der Linnean Society die Abhandlungen von R. A. Wallace und Ch. Darwin über die Umwandlung der Arten erschienen und 1859 Darwins Werk über die Entstehung der Arten durch Zuchtwahl folgte, trat schließlich auch Lyell wie Huxley und Spencer für die Deszendenztheorie ein und gab in der zehnten Auflage seiner „Principles“ eine vortreffliche Darlegung der Darwinschen Lehre. In der elften Auflage erscheint der Abschnitt über die geographische Verbreitung der Pflanzen und Tiere den Anforderungen der Deszendenzlehre entsprechend umgearbeitet. Das Aussterben von Arten wird durch Veränderungen der belebten und unbelebten Welt, das Auftauchen neuer Arten durch die Umgestaltung älterer Vorfahren erklärt. Ein besonderes Kapitel widmete Lyell in dieser Auflage dem Alter und der Herkunft des Menschengeschlechtes, in welchem er die Ergebnisse des von ihm schon 1863 über das Alter des Menschengeschlechtes veröffentlichten Werkes zusammenfaßte. Er legt dar, daß auch der Mensch von tiefer stehenden Vorfahren abstamme und kein Grund vorhanden sei, für ihn einen anderen Ursprung anzunehmen wie für die übrigen Lebewesen.

Darwin selbst ist auf die Frage des Aussterbens der Arten und Gattungen nur wenig eingegangen, wie er denn überhaupt bei Aufstellung und Erweiterung seiner Theorie sich fast ausschließlich auf die uns gegenwärtig umgebende Welt der Lebewesen stützte. Selbstverständlich dachte er bei dem Aussterben zunächst an die Wirkung des Kampfes ums Dasein, durch welchen die weniger günstig ausgerüsteten Arten und Gattungen von den besser angepaßten verdrängt werden. Wallace, der hauptsächlich durch tiergeographische Untersuchungen zu seinen Ansichten über die Veränderlichkeit der Art kam, hat bemerkenswerterweise schon fünf Jahre vor der gleichzeitigen, die Deszendenztheorie begründenden Veröffentlichung mit Darwin eine

Ansicht ausgesprochen, welche den Kern von Cope's „Doctrine of the unspecialized“ enthält. Er sagt (Annales and Magazine of natural history 1853): „In der langen Reihe von Veränderungen, welche die Erde erlitten hat, hörte sie nie auf, neue Bewohner zu erhalten und jedesmal, wenn eine der höheren Gruppen teilweise oder völlig verschwand, haben die einfacheren Formen, welche den geänderten Bedingungen besser Widerstand leisten konnten, als Typen für die Entwicklung neuer Rassen gedient.“

Da schon C. H. De pé r e t im ersten Teil seines Werkes über die Umbildung der Tierwelt, welcher den historischen Werdegang der Anschauungen darlegt, eine ziemlich ausführliche Erörterung der Gestaltung des Evolutionsgedankens in der Paläontologie gegeben hat, die allerdings in mancher Hinsicht der Ergänzung und Erweiterung bedarf, kann ich an dieser Stelle darauf verweisen, daß er eine Anzahl von Ansichten, die von namhaften Forschern ausgesprochen sind, eingehend besprochen hat. Doch beschränkt er sich im wesentlichen auf M e l c h i o r N e u m a y r, E d u a r d C o p e, A l b e r t G a u d r y und K a r l A. v. Z i t t e l. Neben E. C o p e wäre aber wohl auch O. C. M a r s h zu würdigen gewesen, wenn er auch nicht so weittragende, klar formulierte Normen für die Entwicklung der Säugetiere ausgesprochen hat, wie C o p e. Aber auch M a r s h erkannte, daß die weniger spezialisierten Formen die dauerhafteren und anpassungsfähigeren sind. Er sagt, daß bei jedem lebenskräftigen Urtypus, der dazu bestimmt war, manchen geologischen Wechsel zu erleben, die Tendenz vorhanden gewesen zu sein scheint, Seitenzweige zu treiben, welche stark spezialisiert wurden und bald erloschen, da sie sich den neuen Bedingungen nicht fügen konnten. M a r s h setzt z. B. auseinander, wie der enge Pfad des langlebigen Schweinetypus die ganze Reihe der amerikanischen Tertiärbildungen hindurch mit Resten von hochstrebenden erloschenen Seitensprossen bedeckt ist, von denen manche die Größe eines Nashorns erlangten, während das typische Schwein mit niemals nachlassender Hartnäckigkeit alle Katastrophen und Evolutionsphasen überdauert hat und noch heutzutage in Amerika lebt. Aber auch eines europäischen Forschers wäre zu gedenken, der auf Grund viel unvollständigeren Materiales als es den Amerikanern zu Gebot stand, dennoch mit Erfolg den Versuch unternahm, die Stammesgeschichte der Huftiere zu beleuchten. W. K o w a l e w s k i zeigte schon 1873, daß die Huftiere wahrscheinlich insgesamt von fünfzehigen Formen abstammen, wie solche dann später in den *Condylarthra* nachgewiesen werden konnten, die in Europa nur selten und meist recht unvollständig vorkommen und auch in Amerika erst seit 1882 in vollständigen Skeletten bekannt sind. Aus solchen fünfzehigen Urhuftieren sind dann die beiden großen Gruppen der *Artiodactyla* und *Perissodactyla* hervorgegangen, bei deren Unterscheidung es, wie K o w a l e w s k y hervorhob, nicht so sehr auf die Zahl

der Zehen als auf die Verteilung der Last auf eine oder zwei Mittelzehen ankommt, die dann bei den jüngeren Gruppen zu den alleinigen Trägern wurden, da die Seitenzehen reduziert wurden. Kowalewsky zeigte dann, daß der adaptiven Reduktion der Zehen, bei welcher die mittleren Metapodien durch Ausbreitung ihrer proximalen Gelenkflächen die seitlichen Metapodien nach außen und innen abdrängen und sich ihrer Ansatzflächen am Carpus und Tarsus bemächtigen, die inadaptive Reduktion gegenübersteht, bei welcher jedes Metapodium seinen Platz unter den betreffenden Hand- beziehungsweise Fußwurzelknochen hartnäckig behauptet. Er schreibt dieser bei *Diplobune*, *Xiphodon* und anderen erloschenen Formen zu beobachtenden inadaptiven Reduktion, welche eine geringere Festigkeit des Extremitätenbaues bedingt, das Aussterben der betreffenden Gruppen zu, obwohl die Reduktion der Seitenzehen und die schlanke Gestaltung der Extremitäten die Tiere rasch beweglich und flüchtig machte. Ein weiteres wesentliches Verdienst Kowalewskys ist wohl in dem Nachweis der parallelen mechanischen Umbildung des brachyodonten in das hypselodonte Gebiß bei verschiedenen Ungulaten-Stämmen zu sehen, welche Umwandlung Kowalewsky auf die Anpassung an die Grasnahrung zurückführte. Wenn auch Cope und Osborne als die eigentlichen Begründer des Neolamarckismus auf paläontologischem Gebiet bezeichnet werden müssen, darf doch auch Kowalewsky den Ruhm in Anspruch nehmen, als einer der ersten die mechanische Anpassung an äußere Reize zur Erklärung paläontologischer Tatsachen herangezogen zu haben. In bezug auf die Untersuchung der Entwicklung der Säugetier-Stämme mußten die Arbeiten Kowalewskys der sich nur auf die weniger zahlreichen und unvollständigeren europäischen Überreste stützen konnte, freilich bald durch die amerikanischen Paläontologen, welchen viel vollständigeres Material zu Gebot stand, überholt werden. Zumal durch E. Cope fand dieses Material die bestmögliche Verwertung und Cope war es auch, der es verstand, aus seinen Studien allgemeine Regeln abzuleiten, welche für die paläontologische Forschung von höchstem Werte waren, so vor allem seine „Doctrin of the not specialized“ von der Depéret mit Recht sagt, daß sie eines der fruchtbarsten Gesetze der Paläontologie darstellt. Daniele Rosa hat dann 1899 eine Erweiterung der Cope'schen Doctrin durch sein allgemein gefaßtes Gesetz der allmählichen Reduktion der Variabilität gegeben und in seiner Abhandlung: „La riduzione progressiva della variabilita“ gezeigt, daß nicht bloß das Aussterben, sondern auch die Entwicklung der Arten durch dieses Gesetz bestimmt wird. Ausführlich hat Ch. Depéret in seinem eingangs erwähnten Werk das Aussterben der Formen erörtert und zu seiner Erklärung die durch Wallace und Darwin, durch Cope, Emery, Dollo und Rosa gegebenen Ausführ-

rungen in einer Weise verwertet, daß sein Ausspruch, der Mechanismus des Aussterbens trete immer klarer hervor, voll berechtigt erscheint.

Im Gegensatz dazu hat Steinmann ähnlich wie vor Jahren K. E. von Baer, welcher ebenfalls für die Ausrottung der großen Säugetiere in erster Linie den Menschen verantwortlich machte, die Lamarck'sche Idee der Persistenz der Rassen verteidigt. Ich möchte nun wohl glauben, daß viele von den Ausführungen Steinmanns, zumal jene über die Hartgebilde der Organismen und die mannigfache Art, durch welche dieselben zu Rudimenten rückgebildet werden können oder auch gänzlich verloren gehen, der eingehendsten Beachtung wert sind. Ich will auch betonen, daß ich es mit Steinmann für sehr wahrscheinlich halte, daß unter den Anthozoen manche der Hartgebilde entbehrenden Formen von solchen abstammen, die wohl entwickelte Kalkskelette besaßen, daß ich gleich ihm geneigt bin, anzunehmen, daß die heutigen, recht verschieden gestalteten Antedoniden die Nachkommen mannigfacher, angeblich erloschener Crinoiden sind, daß ich ihm auch darin beipflichten möchte, daß er — ebenso wie schon vor langen Jahren E. Suess — *Argonanta* für einen Ammoniten erklärt, bei welchem nur das Weibchen noch eine rudimentäre spirale Schale besitzt. Auch die von Steinmann aufgestellten genetischen Beziehungen zwischen Ammoniten-Gruppen der Trias- und der Juraformation scheinen mir viel wahrscheinlicher als die gegenwärtig verbreitete Annahme, daß fast alle Ammonitengeschlechter gegen das Ende des Trias ausstarben (mit Ausnahme der *Phylloceratidae*) und die übrigen mannigfachen Familien der Juraformation sich insgesamt aus den Psiloceraten des Lias entwickelten. Hingegen bin ich nicht imstande, mich der Ansicht anzuschließen, daß die Tunikaten zum Teil (Salpen und Appendicularier) von erloschenen Brachiopoden (*Productidae*), zum Teil (Ascidien) von ausgestorbenen Pelecypoden (Rudisten) herzuleiten wären. Ich halte es auch für unmöglich, daß — wie Steinmann behauptet — die Vögel und Säugetiere von hochdifferenzierten Reptilien der jüngsten mesozoischen Formationen die er in „*Avireptilia*“ und „*Mammoreptilia*“ trennt, abstammen. Aus dem Dinosaurierbecken kann meines Erachtens weder das Becken eines Vogels, noch jenes eines Säugetiers hervorgehen. Auch die doppelten Condyli occipitales des Säugetierschädels lassen die Ableitung von den „*Mammoreptilia*“ (als deren typischen Repräsentanten Steinmann *Triceratops* anführt) nicht zu, denn man müßte dann annehmen, daß sich aus dem doppelten Gelenk der Stegocephalen zunächst der einfache Gelenkkopf der Reptilien und endlich aus diesem durch eine unglaubliche Umkehrung der Entwicklung wieder die doppelte Gelenksverbindung der Säugetiere gestaltet hätte. Am ausführlichsten hat Steinmann die polyphyletische Herkunft der Walfische aus mesozoischen Reptilien

stämmen erörtert. Die *Delphinidae* sollen von den *Ichthyosauria*, die *Physeteridae* von den *Plesiosauria*, und die *Mystacoceti* von den *Pythonomorpha* abstammen. Nun weisen die genannten Sauriergruppen allerdings in der weitgehenden Anpassung an das Wasserleben manche parallele Erscheinungen auf, die bei den Walen wiederkehren, aber doch auch charakteristische Verschiedenheiten gerade im Bewegungsapparat. Aus der vertikalen Schwanzflosse des *Ichthyosaurus*, die, wie F. E. Sch ulz e gezeigt hat, eine ganz andere Funktion hatte, konnte sich nie die horizontale Schwanzflosse eines Delphins entwickeln, bei den *Plesiosauria* sind die flossenartigen Hinterextremitäten teils gleich, teils sogar stärker entwickelt als die vorderen, der überaus gestreckte Körper der *Pythonomorpha* zeigt Einrichtungen der Wirbel, welche große Biegsamkeit der Wirbelsäule bedingen. Gegen Ste in m a n n , der so großes Gewicht auf die historische Seite der Paläontologie legt, muß auch daran erinnert werden, daß alle Bindeglieder zwischen den von ihm als verwandt bezeichneten Stämmen fehlen. Viel wichtiger als alle diese negativen Argumente ist aber der Nachweis der tatsächlichen Stammesgeschichte der Wale, um deren Erforschung sich namentlich O t h e n i o A b e l verdient gemacht hat und die klar erkennen läßt, daß die von Ste in m a n n angezweifelte Abstammung von landbewohnenden Säugetieren (*Creodonta*) zu Recht besteht. Noch abenteuerlicher fast als diese Ableitung der Delphine und Walfische von mesozoischen Reptilien ist der Versuch Ste in m a n n s für die ausgestorbene alttertiäre Huftier-Gattung *Dinoceras* einen lebenden Nachkommen im Walroß nachzuweisen. Beide Formen haben eigentlich nur die ungeheuren Eckzähne gemein, sonst zeigt ihr Skelett die weitgehendsten Verschiedenheiten und muß gegen Ste in m a n n , der von *Trichecus* eine Abbildung des Knochengerüsts nach C u v i e r gibt, erinnert werden, daß wenn er die schöne erste Tafel der Gattung *Phoca* in Blainvilles Osteographie benützt hätte, er sich leicht hätte davon überzeugen können, daß *Trichecus* ebenso wie die übrigen Pinnipedier Klauenphalangen aufweist, also unmöglich von einer Ungulaten-Form wie *Dinoceras* abstammen kann.

Ich werde an anderer Stelle — in der diesjährigen Festschrift der Universität Graz, in welcher ich das Problem des Aussterbens ausführlich behandeln werde — Gelegenheit finden, die Ansichten Ste in m a n n s über die Persistenz der Rassen eingehend zu widerlegen. Ebenso werde ich die Ursachen des Aussterbens näher besprechen und darlegen, daß wir, abgesehen von der ausrottenden Tätigkeit des Menschen, die keinesfalls wie Ste in m a n n meint, schon zur mittleren Tertiärzeit begonnen haben kann, zwei große Gruppen von Ursachen des Aussterbens zu unterscheiden haben: erstens die geologischen und klimatischen Veränderungen oder äußeren Ursachen, zweitens die inneren, ererbten Ursachen, welche

im wesentlichen in der verminderten Anpassungsfähigkeit der hochspezialisierten Formen bestehen, welche dieselben unfähig macht, den die Existenz gefährdenden äußeren Einwirkungen Widerstand zu leisten oder den Kampf ums Dasein siegreich zu bestehen.

In bezug auf die äußeren Einwirkungen werde ich zunächst zu erörtern haben, daß die gewaltsamen plötzlichen Vorgänge, Vulkanausbrüche, Sturmfluten und dergl. nur dann Arten zum Erlöschen bringen können, wenn dieselben ein sehr beschränktes Verbreitungsgebiet besitzen, daß hingegen die langsam auf großen Gebieten sich vollziehenden Änderungen wie die Transgressionen und Regressionen des Meeres in ihrer entgegengesetzten Wirkung auf die Bewohner des Festlandes und des Ozeans vielfach das Aussterben selbst verbreiteterer Formen bedingen mußten. Die Einengung und die Erweiterung der Verbreitungsgebiete, namentlich aber die Herstellung neuer Verbindungen mußten jeweilig einen mächtigen Impuls auf die Lebewesen ausüben, sowohl was die Entwicklung neuer Formen als das Aussterben anderer infolge des gesteigerten Kampfes ums Dasein anlangt. Gegen *Steinmann* werde ich zumal zu zeigen haben, daß die Mischung verschiedener Formen bei neu hergestellten Verbindungen keineswegs so friedlich sich vollzog, wie er glauben machen will, sondern neu eingewanderte Formen in der Regel einen guten Teil der früher vorhandenen verdrängten und zum Aussterben brachten. In bezug auf die klimatischen Veränderungen, von welchen *Steinmann* behauptet, daß sie nur Wanderungen der Bionten verursachten, werde ich zu erörtern haben, daß sich Tiere und Pflanzen bei starken klimatischen Änderungen der drohenden Vernichtung entweder durch Auswanderung oder durch Anpassung an die neuen Verhältnisse entziehen konnten, daß sie aber aussterben mußten, wenn keiner dieser Rettungswege gangbar war. Die heutige Fisch-Fauna der Tiefsee, die aus lauter modernen, erst in letzter Zeit an das Leben im tiefen Wasser angepaßten Formen besteht, scheint nach *Othenio Abel* einen guten Beweis dafür zu liefern. Die ältere, tertiäre Fisch-Fauna der Tiefsee wurde durch die kalten Meeresströmungen des Eiszeitalters vollkommen vernichtet, gerade so wie in der Gegenwart durch Stürme verursachte außergewöhnliche kalte Meeresströmungen einen früher in gewissen Gegenden der nordamerikanischen Ostküste häufigen Tiefsee-Fisch, *Lopholatilus chamaeleonticeps*, nahezu zum Aussterben brachten.

Hinsichtlich der inneren Ursachen des Aussterbens, von denen *K. E. von Baer* in seiner 1861 im Bulletin der Petersburger Akademie veröffentlichten Abhandlung „über das Aussterben der Tierarten in physiologischer und nicht physiologischer Hinsicht überhaupt und den Untergang von Arten, die mit dem Menschen zusammengelebt haben, insbesondere“ sagt, daß ihm Beweise für eine rein physiologische Ursache des Aussterbens

zu fehlen scheinen, aber zugibt, daß die früheren Organismen den damaligen äußeren Lebensbedingungen entsprachen und es als fraglich bezeichnet, ob sie „Biegsamkeit“ genug besaßen zu sehr wesentlichen Umänderungen oder nicht, sei bemerkt, daß wir zu modernen Anschauungen gelangen, sobald wir an Stelle des von K. E. v. B a e r gebrauchten Wortes Biegsamkeit den Begriff der Anpassungsfähigkeit setzen. Diese aber ist wie C o p e, E m e r y, R o s a und D e p é r e t dargelegt haben, keineswegs unbeschränkt, wie das achte „Anpassungsgesetz“ H a e c k e l s besagt, das er selbst das Gesetz der „unbeschränkten oder unendlichen Anpassung“ nennt, von der er aber selbst zugeben muß, daß sie eine Grenze durch den Typus des Stammes habe, wogegen R o s a mit Recht bemerkt, daß nicht einzusehen sei, warum diese Beschränkung sich nicht auch auf die Unterabteilungen des Stammes erstrecken solle. Die Variabilität ist tatsächlich beschränkt, sie wird vor allem geregelt durch die Vererbung und beherrscht durch die Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung. Übertriebene Spezialisierung führt zum Untergang, wie sich am klarsten durch die unzweckmäßige Entwicklung übertriebener sekundärer Geschlechtscharaktere, wie Geweihe und Stoßzähne, die schließlich nicht mehr von Nutzen sein können, sondern nur schädlich wirken können, zeigt. Das Mammut und der Riesenhirsch mögen durch den Menschen ausgerottet worden sein, ähnlich excessiv mit Stoßzähnen und Geweihen ausgestattete Formen wie *Elephas Ganesa* und *Cervus etruscus* sind wohl gerade infolge ihrer übertriebenen Bewaffnung zugrunde gegangen. Die Umkehr der Entwicklung schädlicher Hypertrophien ist ebenso unmöglich wie die Wiedererwerbung gänzlich verloren gegangener oder zu Rudimenten rückgebildeter Organe. Mit Recht hat F ü r b r i n g e r hervorgehoben, daß es für im Laufe der Entwicklung flugunfähig gewordene Vögel oft recht vorteilhaft gewesen wäre, das verloren gegangene Flugvermögen wieder zu erlangen, wenn sie nur imstande gewesen wären, die rückgebildeten Flugorgane wieder von neuem zu entwickeln. Übermäßige Körpergröße ist, wie schon O w e n und D a r w i n bemerkt haben, für ihre Träger gefährlich und zweifellos ist sie in vielen Fällen Ursache des Aussterbens geworden.

Wenn auch in vielen Fällen, wie schon M. N e u m a y r ausführte, die Gründe des Aussterbens uns deshalb unklar bleiben müssen, weil uns die biologischen Verhältnisse der ausgestorbenen Organismen unbekannt sind und wir deshalb oft — wie bei den Rudisten und Nummuliten — die Formen, denen sie im Kampf ums Dasein unterlegen sind, als solche nicht zu erkennen vermögen, obwohl ihre Reste vielleicht in Menge vorliegen, muß man doch zugeben, daß im allgemeinen der Ausspruch D e p é r e t s „daß der Mechanismus des Aussterbens immer klarer hervortritt, volle Berechtigung besitzt. Ich schließe mit den tref-

fenden Worten C. E m e r y s: „Die Naturauslese ist das Gericht letzter Instanz in der Evolution der Organismen. Wie der Richter den Verbrecher nur bestrafen, aber nicht verbessern, und bei moralischen Fehlern, sofern sie nicht zu Verbrechen geführt haben, nicht eingreifen kann, so kann die Naturauslese fehlerhafte Organismen nur dann vernichten, wenn ihre Fehler wirklich so groß sind, daß sie für ihre Träger schädlich werden.“

Diskussion:

Prof. Dr. E. F r a a s (Stuttgart) spricht zunächst seine volle Übereinstimmung mit dem Vorredner aus und betont die Notwendigkeit des Zusammenarbeitens von Palaeontologen und Zoologen. Die S t e i n m a n n schen Theorien charakterisieren sich am besten in dem von ihm supponierten Verhältnis von Reptilien und Säugetieren. Unter Hinweis auf den Vortrag von Prof. G a u p p weist Redner auf die Bedeutung der Rhynchocephalen als des durchlaufenden Grundstammes der Reptilien für die Stammesgeschichte hin, denn die Rhynchocephalen entsprechen am meisten den Ansprüchen, welche an die reptilienartigen Urformen gestellt werden, von welchen wir die Säuger ableiten können. Alle oder jedenfalls die meisten anderen Reptilien sind nur differenzierte Formen, die als Seitenäste des Rhynchocephalenstammes aufgefaßt werden können. Dieselbe Rolle wie die Rhynchocephalen unter den Reptilien spielen die Primaten unter den Säugern. Eine Ableitung der spezialisierten Seitenäste unter Reptilien und Säugern ist aber nicht zulässig.

Herr Dr. Baron W. d e R o t h s c h i l d (Tring).
