

Das Aussterben der Arten und Gattungen.

Von Prof. Dr. R. Hoernes in Graz.

Das Problem des Aussterbens ist in diesem Centralblatt schon vor längerer Zeit durch C. Emery, allerdings nur hinsichtlich der Wirksamkeit der Naturationalese erörtert worden (1). Emery's Ausführungen sind kurz, aber treffend, und mit Recht fasst er ihr Ergebnis mit den Worten zusammen: „Die Naturationalese ist das Gericht letzter Instanz in der Evolution der Organismen. Sie trifft ihre Wahl erst, wenn die Parteien vor sie kommen. 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 Naturationalese fehlerhafte Organismen nur dann vernichten, wenn ihre Fehler wirklich so groß sind, dass sie für ihren Träger schädlich werden.“ Auch Erich Wasmann, der sonst die Selektionstheorie Darwin's für unhaltbar erklärt, macht die Naturationalese wenigstens für das Aussterben verantwortlich. Er sagt (2): . . . „die Naturationalese vermag wohl Unzweckmäßiges auszumerzen, aber nicht Zweckmäßiges zu erzeugen.“ Auf den zweiten Teil dieses Satzes habe ich hier nicht einzugehen, ich darf mich daher wohl auf die Bemerkung beschränken, dass auch Eduard Cope, der Begründer des Neo-Lamarckismus in der Paläontologie, auf dessen Ausführungen über das Aussterben

wir noch zurückzukommen haben, den Ansichten Darwin's zustimmend, den Kampf ums Dasein und um die Fortpflanzung für einen ausreichenden Grund hält, um das Überleben des Geeignetsten und das Aussterben der Arten zu erklären; aber die Selektion nicht als die wirkliche Ursache der Schöpfung neuer Arten anerkennen will, denn „Das Überleben des Geeignetsten ist nicht die Entstehung des Geeignetsten“. Ich hoffe an anderer Stelle Gelegenheit zu finden, auf diese Frage ausführlich zurückzukommen und werde dabei eingehend die von Eduard Cope in zahlreichen Abhandlungen, namentlich aber in der 1895 veröffentlichten Schrift über die Hauptfunktionen der organischen Entwicklung dargelegten Ansichten, zumal sein Gesetz der Nichtspezialisierung (3) zu erörtern haben und zu zeigen versuchen, dass gerade die Ergebnisse der paläontologischen Forschung die Notwendigkeit dartun, zwischen einer übertriebenen darwinistischen ebenso wie einer einseitigen lamarkistischen Auffassung der Deszendenztheorie die richtige Mitte zu halten. Für jetzt aber möchte ich diese Notwendigkeit lediglich hinsichtlich des Problems des Aussterbens erörtern.

Dieses Problem ist schon so vielfach durch Paläontologen und Biologen besprochen worden, dass es fast der Entschuldigung bedarf, wenn es abermals zum Gegenstand einer eingehenden Erörterung gemacht wird. Ich habe daher, als ich 1910 in der Sektion für Paläontologie und Tiergeographie des internationalen Zoologenkongresses über das Aussterben sprach, es für nötig gehalten, ebenso wie in der Vorrede einer seither von mir darüber veröffentlichten Abhandlung (4) zur Motivierung meines Zurückkommens auf einen Gegenstand, der von manchen vielleicht für gänzlich erledigt erachtet werden könnte, zunächst zu zeigen, wie weit die Ansichten der Paläontologen noch heute in dieser Frage auseinandergehen.

Lucas Waagen, der allerdings — worauf ich hier nicht weiter eingehen will — der Deszendenzlehre und den Tatsachen der Paläontologie gegenüber einen sehr eigentümlichen Standpunkt einnimmt, bezeichnet das Problem des Aussterbens der Arten und „ganzer ökonomischer Einheiten der Natur“ als ein Rätsel und behauptet von demselben: „Bisher hat sich jeder Erklärungsversuch als vergeblich erwiesen und wir müssen unsere volle Unkenntnis dieser Tatsache gegenüber bekennen (5).“ So schlimm steht es nun mit der Lösung dieses Rätsels wohl nicht und zu einem derartigen Ausspruch konnte Waagen wohl nur durch Nichtberücksichtigung alles dessen, was über das Aussterben schon von so vielen Forschern, zumal aber von Cope, Rosa, Depéret überzeugend dargelegt wurde, gelangen. Aber nicht dieser negative Ausspruch Waagen's war für mich Veranlassung, mich mit dem Problem des Aussterbens näher zu beschäftigen, sondern vielmehr die einander diametral gegenüberstehenden, durch ausführliche Darlegungen erläuterten

Äußerungen, welche zwei so namhafte Paläontologen wie Charles Depéret und Gustav Steinmann über dieses Problem in den letzten Jahren veröffentlichten. Charles Depéret's 1907 erschienenes Werk „Les transformations du monde animal“, dessen einleitenden Abschnitt Professor Fritz Frech mit Recht für das Beste erklärt, was bis jetzt vom geologisch-paläontologischen Standpunkt über die Deszendenzlehre geschrieben worden ist, wurde nach der zweiten Auflage von Richard N. Wegner 1909 in deutscher, von Depéret autorisierter Übersetzung herausgegeben (6). Wir finden hier S. 180—255 einen eigenen Abschnitt, in welchem die Ursachen für das Aussterben der Arten in vier Kapiteln: „Das Gesetz der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume“, „Das Gesetz von der Spezialisierung der Stammbäume“, „Regressions- und Konvergenzerscheinungen“, „Das Aussterben der Arten und Gruppen“ erörtert werden. Ich möchte gleich hier bemerken, dass der Ausspruch, zu welchem Depéret schließlich gelangt: „Der Mechanismus des Vorgangs beim Aussterben der Arten fängt also an immer klarer zutage zu treten“, mir vollberechtigt scheint. Ich möchte aber auch hinzufügen, dass Depéret's „Gesetze der Paläontologie“ ebensowenig wie die bekannten Haeckel'schen Entwicklungsgesetze streng genommen diesen Namen verdienen, da die Bezeichnung „Gesetz“ eigentlich für solche Regeln nicht zutrifft. Wir können sie schlechterdings nicht mit den allezeit gültigen Gesetzen der Physik vergleichen, die keine Ausnahmen zulassen, während wir es hier gerade so wie bei den Regeln der Sprache, die ja auch die unendliche Mannigfaltigkeit lebender Organismen aufweist, mit zahlreichen Ausnahmen zu tun haben. Freilich bestätigen die Ausnahmen nur die Regel. Es ist aber gut, sie zu berücksichtigen, um vor dem Irrtum bewahrt zu werden, ein allgemein gültiges Gesetz dort zu erkennen, wo es sich doch nur um Vorgänge handelt, die zumeist nach einer Regel verlaufen, aber auch Abweichungen erkennen lassen, wie sie z. B. gleich bei dem ersten der Gesetze, die Depéret als Ursachen für das Aussterben der Arten als „Gesetz von der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume“ anführt, zu erkennen sind.

G. Steinmann hat 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 (7); ausführlicher hat er seine Auffassung über die Entwicklung der organischen Welt in einem 1908 veröffentlichten Buch über die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre niedergelegt (8), welches bald nach seinem Erscheinen Gegenstand der heftigsten Angriffe zumal durch Karl Diener und Otto Jaekel wurde. Im Gegensatz zu

diesen, meines Erachtens nicht in allen Punkten gerechtfertigten Angriffen wurde das Steinmann'sche Buch durch Ernst Koken in einem ausführlichen Referate eingehend gewürdigt (9). Gleich Koken möchte ich das Werk Steinmann's keineswegs als ein Gift betrachten, das sorgsam unter Verschluss gehalten werden müsste, sondern als ein Ferment, welches geeignet ist, vielfache veraltete Meinungen zu beseitigen und für neue, besser zu begründende Platz zu schaffen. Ich betone das ganz besonders, weil 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.

Steinmann geht in seinem Buche von einem Ausspruch Lamarck's aus, den er seinen Ausführungen auch als Motto vorangestellt hat: „Les races des corps vivants subsistent toutes malgré leurs variations.“ Er glaubt ebenso wie Lamarck an kein Erlöschen von Gattungen und Arten, an keinen „Rassentod“. Er kennt nur zwei Vorgänge in der Natur, welche den Bestand an Organismen bis zur Vernichtung beeinflussen: die geologischen und klimatischen Veränderungen, welche jederzeit wirksam gewesen sind, so lange überhaupt Leben auf der Erde besteht, und die ausrottende Tätigkeit des Menschen, von der er glaubt, dass sie schon zur mittleren Tertiärzeit begann. 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 aber nicht einengt, den Menschen aber nennt er geradezu einen Verwüster der Tierwelt. Jeder Vergleich hinkt und so auch dieser. Auch der Gärtner hat zuweilen nicht bloß Messer und Schere nötig, sondern muss zur Axt greifen, um einen Baum, der allzu üppig wächst und seine Nachbarn zu erdrücken droht, gänzlich zu entfernen oder einen anderen, der durch Alter oder schädliche Einflüsse morsch geworden ist, auszurotten. Auch die geologischen und klimatischen Veränderungen haben zuweilen, was übrigens ja Steinmann selbst zugibt, als ausrottende Faktoren gewirkt und zwar in recht ausgiebiger Ausdehnung. Der ausrottenden Tätigkeit des Menschen widmet Steinmann einen eigenen Abschnitt in seinem Buche. Manche dort ausgesprochenen Meinungen sind gewiss berechtigt und ich glaube zumal, dass Steinmann mit Recht gegen die von Melchior Neumayr ausgesprochene Meinung von der unbekanntenen Ursache des Verschwindens vieler Tiere der Diluvialzeit (10) ausführt, dass die großen diluvialen Säugetiere zum größten Teil durch den Menschen ausgerottet wurden. Er verlegt aber die ausrottende Tätigkeit des Menschen viel weiter zurück, in die Tertiärperiode,

weil er auf Grund der Rutot'schen „Eolithen“ annahm, dass der Mensch oder ein Vorfahre desselben, der bereits Steine zu gewollten Werkzeugen zuzuschlagen wusste, schon im Mitteloligozän existierte, ein Irrtum, von welchem Steinmann mittlerweile selbst auf Grund eigener Untersuchungen an den belgischen Fundstätten der oligozänen „Eolithen“ zurückgekommen ist (11). Der Grundfehler in Steinmann's geistreichem und in vieler Hinsicht neue Gesichtspunkte eröffnendem und jedenfalls sehr wertvollem Buche liegt meines Erachtens darin, dass er nicht zugeben will, dass in den Gattungen und Arten selbst, wie dies schon Giovanni B. Brocchi aussprach, der ihnen nur beschränkte Lebensdauer zuerkennen wollte, der Keim ihres Aussterbens gelegen ist. Cope's „Doctrine of the unspecialized“, Rosa's „legge della variazione progressivamente ridotta“ liefern meines Erachtens in den meisten Fällen des Aussterbens den Schlüssel zur Auflösung des Rätsels.

Ich habe in der bereits erwähnten, vor kurzem als Festschrift der Grazer Universität veröffentlichten zusammenfassenden Erörterung des Problems (4) zu zeigen versucht, dass Depéret's Anspruch, der Mechanismus des Aussterbens trete immer klarer zutage, vollkommen berechtigt ist. Es sei gestattet, den von mir dabei eingeschlagenen Weg zu skizzieren und die wesentlichsten Ergebnisse der Erörterung der mannigfachen, mit dem Problem des Aussterbens zusammenhängenden Fragen kurz anzudeuten.

Dem Beispiele Depéret's folgend, der an die Spitze seines Buches über die Umbildung der Tierwelt eine ausführliche Erörterung des historischen Werdeganges der Anschauungen stellt, hielt ich es für zweckmäßig, im ersten Abschnitt die „Historische Entwicklung der Ansichten über ausgestorbene Lebewesen“ zu erörtern, weil hierdurch nicht bloß gezeigt werden kann, welchen Männern wir die wesentlichsten Fortschritte auf dem zu erörternden Gebiete verdanken, sondern auch die mannigfachen Probleme, welche dasselbe umfasst und die verschiedenen Auffassungen derselben aufgezählt werden können. Ich bin in dieser Erörterung des historischen Teiles meiner Aufgabe hauptsächlich von den eingehenden Darstellungen Karl A. von Zittels (12) ausgegangen, von welchen ich nur in zwei wesentlichen Punkten abweichen musste. Einmal in der durch Depéret berichtigten Auffassung der Ansichten von Georges Cuvier über die Erdrevolutionen, da Cuvier die Katastrophenlehre keineswegs in jener Schärfe aufgestellt hat, wie sie später durch Alcide d'Orbigny und Louis Agassiz entwickelt wurde, dann in der Wertschätzung des ersten hervorragenden Gegners dieser Lehre: Karl Ernst Adolf von Hoff. Es muss als ein besonderes Verdienst Otto Reich's anerkannt werden, dass er in einer ausführlichen Lebensbeschreibung v. Hoff's und durch eingehende Würdigung seiner Werke die hervorragende

Bedeutung desselben für die Entwicklung der Geologie klargestellt und namentlich gezeigt hat, dass derselbe vor Lyell die Grundlagen der aktualistischen Geologie geschaffen hat und wie sehr Lyell durch v. Hoff's Untersuchungen beeinflusst und gefördert wurde (13). Allerdings wurde v. Hoff's Werk nur von wenigen seiner Zeitgenossen in seiner großen Bedeutung erkannt und gewürdigt, aber mit Recht hebt Reich hervor: „Das erste und tiefste Verständnis für v. Hoff's bahnbrechende Arbeiten empfand Goethe. Ihm, der die Katastrophentheorie, die ‚vermaledeite Polterkammer der Weltschöpfung‘ verfluchte, war der Gothaer Gelehrte der geistreiche Mann, welcher dem ‚allgemein verrückten Nonsens‘ ein Ende gemacht und die Bildung der Erdoberfläche auf natürliche Ursachen zurückgeführt hatte.“ Die Bedeutung der aktualistischen Geologie für die Lehre von der allmählichen Entwicklung des Lebens auf der Erde hervorzuheben, ist wohl überflüssig; mit Recht nannte Edmund von Mojsisovics die Deszendenztheorie nur eine logische Konsequenz der Lyell'schen Geologie (14). Selbstverständlich hatte ich bei Erörterung der historischen Entwicklung der Paläontologie fast ausschließlich jener Autoren zu gedenken, welche sich eingehender mit dem Problem des Aussterbens beschäftigten. Dabei trachtete ich vor allem auch jene zu berücksichtigen, welche in Depéret's Werk über die Umbildung der Tierwelt keine oder nur geringe Berücksichtigung fanden, eine solche aber, wie ich glaubte, reichlich verdienen. Ein solcher Autor ist z. B. W. Kowalewsky, der, wenn man auch Cope und Osborn als die eigentlichen Begründer des Neolamarckismus auf paläontologischem Gebiete anerkennen muss, doch in mannigfacher Beziehung hinsichtlich seiner Erörterungen über die mechanische Entwicklung des Gebisses und der Extremitäten der Huftiere (15) als Vorläufer der Neo-Lamarckisten bezeichnet zu werden verdient, der auch durch den Nachweis der Bedeutung der inadaptiven Reduktion der Extremitäten bei erloschenen Zweigen der Huftierstämme wesentliche Beiträge zur Beantwortung der Frage nach den Ursachen des Aussterbens lieferte. Ein weiterer Autor, bei dem ich etwas ausführlicher verweilte, war Karl Vogt, zumal wegen seiner zustimmenden Äußerungen über den zuerst durch Brocchi ausgesprochenen Gedanken einer beschränkten Lebensdauer der Arten (16), der von den meisten Deszendenztheoretikern als vitalistisch zurückgewiesen wurde, obwohl er sich recht wohl mit den in neuerer Zeit von Cope, Dollo, Rosa, Depéret u. a. ausgesprochenen Ansichten über die Beschränkung der Variabilität vereinigen lässt.

Im zweiten Kapitel: „Brocchi's Ansicht über die beschränkte Lebensdauer der Arten und der Vitalismus“ versuchte ich, ausgehend von der beschränkten Lebensdauer der

Menschen und der höheren Tiere einerseits, der oft behaupteten Unsterblichkeit der Einzelligen andererseits, und von dem durch August Weismann vertretenen Gedanken, dass der individuelle Tod eine Anpassungserscheinung der entwickelteren Lebewesen sei (17), zu zeigen, dass zwischen dem individuellen Tod und dem Aussterben der Arten ein Parallelismus insoferne vorhanden sei, als beide Anpassungserscheinungen und notwendige Folge höherer Entwicklung sind. Dabei konnte ich mich selbstverständlich auf eine eingehende Erörterung des oft in verschiedenem Sinn besprochenen Todesproblems nicht einlassen, sondern musste mich darauf beschränken, auch die gegen Weismann's Ansicht zumal durch Max Hartmann (in dessen 1906 veröffentlichter Schrift (18) sich auch ausführliche Literaturangaben über das Todesproblem finden) geltend gemachten Bedenken zu erwähnen. Hingegen habe ich zu zeigen versucht, dass die Brocchi'sche Ansicht von einer beschränkten Lebensdauer der Arten nicht notwendig vitalistische Anschauungen voraussetzt, sondern recht wohl mit modernen Auffassungen vereinbar ist. Dabei musste der Begriff der „Lebenskraft“ besprochen und auf neuere Lebenstheorien wie jene von F. Auerbach (19), die in diesem Centralblatt bereits durch J. Rosenthal zum Gegenstand eingehender Erörterung gemacht wurde (20) sowie auf A. Cohen Kysper's „Vitalmechanik“ (21) eingegangen werden.

Im dritten Kapitel: „Cope's ‚Doctrine of the unspecialized‘ und Rosa's ‚legge della variazione progressivamente ridotta‘ wird zunächst bemerkt, dass der Grundgedanke der Nichtspezialisierung der Stammformen und der beschränkten Variation schon vor Cope und Rosa von manchen Autoren, so zumal von R. A. Wallace, von Marion und Saporta sowie von C. Emery ausgesprochen wurde. Sodann wird Cope's 1896 veröffentlichte Abhandlung über die wichtigsten Faktoren der organischen Entwicklung (3) besprochen, die Phylogenie des Menschen, welche Cope als das beste Beispiel für seine Lehre der Nichtspezialisierung anführt, erörtert und die Bedeutung dieser Lehre für das Aussterben der Arten, Gattungen und Gruppen dargelegt. Diese Lehre entspricht nahezu dem von Daniele Rosa 1899 aufgestellten Gesetz der fortschreitenden Beschränkung der Variabilität (22); doch hat dieses weitere Geltung, da es sich auch auf Formen erstreckt, die im Sinne Cope's nicht als spezialisiert bezeichnet werden können. Ich möchte hier bedauernd bemerken, dass ich in Unkenntnis des Umstandes, dass Rosa's bedeutungsvolle Abhandlung auch durch eine gute deutsche Übersetzung zugänglich gemacht wurde (23), seine Ausführungen stets nach dem italienischen Original zitiert habe. Im allgemeinen stimme ich den durch Rosa vertretenen Ansichten vollkommen zu und weiche nur in Einzelheiten von denselben ab. So möchte ich z. B. mit Steinmann die Panzerganoiden

nicht für gänzlich erloschen halten. Steinmann will als ihre Nachkommen die Störe bezeichnen, bei denen sich der Panzer rückgebildet hätte. Zur Unterstützung dieser Meinung möchte ich darauf hinweisen, dass bei *Accipenser* zuweilen überzählige Reihen von Hautknochen vorkommen. Einen solchen Fall, der zweifellos einen interessanten Rückschlag darstellt, hat beispielsweise August v. Mojsisovics beschrieben (24). Eine etwas belangreichere Meinungs-differenz bezieht sich auf die — auch durch Dollo vertretene — Ansicht von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung. Ich vermag dieselbe nicht als ein allgemein gültiges Gesetz, sondern nur als eine Regel anzuerkennen, von der es jedoch Ausnahmen gibt, wofür ich einige Beispiele anführe, von denen mir jenes durch E. Koken (25) erörterte, von der rückläufigen Umgestaltung der Endphalangen der von Osborn als *Ancylopoda* zusammengefassten klauentragenden Huftiere des älteren und mittleren Tertiärs (*Chalicotherium* und *Artionyx*) das lehrreichste zu sein scheint.

Im vierten Kapitel: „Depéret's ,Gesetze der Paläontologie‘“ erörterte ich zunächst, dass und warum die biologischen Regeln nicht mit den Gesetzen der Physik vergleichbar sind. Das ,Gesetz‘ der fortschreitenden Größenzunahme innerhalb der Stammreihen stellt nur eine Regel dar, die zahlreichen Ausnahmen unterworfen ist. Manche derselben, wie sie z. B. eine Anzahl kleiner von mir aufgezählter Gasteropodenformen der sarmatischen Stufe erkennen lassen, die von größeren Typen der vorangegangenen Stufe der Vindobonien abzuleiten sind, lassen sich ohne Schwierigkeit durch besondere äußere Einflüsse — im angeführten Beispiel durch den variablen Salzgehalt des sarmatischen Binnenmeeres — erklären, in anderen Fällen bleibt die Erklärung zweifelhaft, wie z. B. bei dem Vorkommen auffallend kleiner Zwerggrassen ausgestorbener Wirbeltiere auf Inseln, z. B. der *Elephas melitensis* auf Malta und des *Elephas mmaidariensis* auf Sizilien, — eine Erscheinung, die man auch der Ungunst äußerer Verhältnisse, dem Verkümmern infolge ungenügender Ernährung zuschreiben wollte, während Depéret einer anderen, von Miss Bate gegebenen Erklärung zustimmt, nach welcher die Zwergbildung der ausgestorbenen Elefanten der Mittelmeerinseln auf primitive kleinere Rassen des *Elephas antiquus* zurückzuführen wäre. Depéret meint, dass diese primitiven Formen durch geologische Ereignisse auf den Inseln abgesondert wurden und in dieser Isolierung einen besonderen Grund zur Erhaltung ihres primitiven Zustandes fanden, sowie dass ähnliche Gründe zur Auslegung des kleinen *Hippopotomus* auf Madagaskar und des kleinen *Tapirus Bairdi* in Zentralamerika herangezogen werden könnten. Die Cope'sche „Doctrine of the unspecialized“ führt Depéret in umgekehrte Form als sein zweites paläontologisches Gesetz: als jenes der Spezialisierung der Stammbäume an. Er zeigt, dass gerade so wie für

das Gesetz der Größenzunahme auch hier die beweiskräftigsten Beispiele von den Wirbeltieren geliefert wurden und erörtert zunächst jene Spezialisierungen, welche keinen andern Zweck haben als eine stufenweise Vervollkommnung der Bewegung. Auf das zunächst von Depéret angeführte Beispiel der Umformung der Huftierextremitäten bin ich nicht näher eingegangen, da mir diese Verhältnisse und die Darlegung des mechanischen Vorganges der Umgestaltung des Carpus, Tarsus und der Metapodien durch Kowalewsky, Cope und Osborn hinlänglich bekannt und unbestritten schien, hingegen habe ich Depéret's Ausführungen über die Anpassungen an das Leben im Wasser einigermaßen ergänzt durch Berücksichtigung der Ausführungen von G. Baur (26), W. Küental (27) und O. Abel (28) über die *Ichthyosaurus*- und Walflosse, da es mir mit Rücksicht auf die von Steinmann behauptete Abstammung der Delphine, Zahn- und Bartenwale von den Ichthyosauriern, Plesiosauriern und Thalattosauriern (Pythonomorphen) darum zu tun sein musste, zu zeigen, dass diese Flosse in beiden Fällen als eine unabhängige Neugestaltung und nicht als ein Erbstück (bei *Ichthyosaurus* nach Gegenbaur als ein von den Urwirbeltieren ererbtes „Archipterygium“, bei den Delphinen nach Steinmann als die von *Ichthyosaurus* ererbte Flosse) betrachtet werden dürfe. Auch in bezug auf die Erörterung der Spezialisierung der Angriffs- und Verteidigungswaffen, welche vielfach exzessiv entwickelt, schließlich ihren eigenen Trägern verderblich wurden, habe ich Depéret's Darstellungen hauptsächlich an der Hand der von Othenio Abel gebotenen Darlegungen (29) zu ergänzen gesucht. Depéret zeigt im 21. Kapitel seines Werkes, wie zahlreich die Gruppen des Tierreiches sind, die zu hoher Blüte gelangten und dann ausstarben, er erörtert, dass die Hypothesen, welche der alten Vorstellung Cuvier's von der Vernichtung der fossilen Arten durch Erdumwälzungen und der genialen Erklärung Darwin's durch den Kampf ums Dasein folgen, zur Erklärung nicht genügen; dass hingegen zwei für das Aussterben sehr wesentliche Umstände sich häufig aus den Gesetzen von der Zunahme der Körpergröße und der einseitigen Ausbildung der Organe ergeben: „Nach den paläontologischen Beobachtungen können wir ganz allgemein feststellen, dass die Riesenformen, welche zugleich sehr einseitig ausgebildet sind, niemals bei Beginn, sondern allein gegen Ende der Stämme angetroffen werden.“ Depéret hebt die seltsame Tatsache hervor, dass sich die Arten einer Gruppe gerade dann am Vorabend ihres Verschwindens befinden, wenn sie das Maximum ihres Gedeihens, sei es in den Größenverhältnissen ihres Körpers, sei es in der Vervollkommnung ihrer Angriffs- und Verteidigungswaffen, die diesen Geschöpfen scheinbar vor allen Feinden Schutz gewähren müssten, erreicht haben: „Jede anscheinend

fortschreitende Entwicklung, jede neue Anpassung ist dann eine Gefahr mehr für das Weiterleben der Form.“ Diese hier durch gesperrten Druck hervorgehobenen Worte Depéret's bilden meines Erachtens den Schlüssel der Frage des Aussterbens.

Die Bemerkung Depéret's, dass Dollo schon 1893 die Gesetze der paläontologischen Entwicklung dahin zusammenfasste, dass die Entwicklung sprungweise vor sich geht, nicht umkehrbar ist und ihre Grenzen hat, veranlasste mich, die schon im dritten Kapitel angeschnittene Frage der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung nochmals zu erörtern und weitere Ausnahmen von dieser Regel anzuführen, wie die regressiven Formenerscheinungen, die bei schwacher Beleuchtung an den Sprossen der *Campanula rotundifolia* sich einstellen und bei zahlreichen Pflanzen nach Erfrieren der ersten Triebe oder nach Entlaubung durch Insektenfraß oder anderen Schädigungen sich finden, wie dies eingehend durch Franz Krašan (30), Konstantin von Ettiſghausen (31) und A. Noë (32) von Archenegg untersucht worden ist. Bei *Fagus silvatica* und *Liriodendron tulipiferum* erstreckten sich solche Rückschläge bis auf die in der Kreideformation auftretenden Blattformen. Man könnte derartige atavistische Bildungen freilich als bloße Hemmungserscheinungen erklären wollen. Diese Erklärung reicht aber nicht aus bei den Erscheinungen rekurrenter Formenreihen, wie sie die Kreideceratiten und auch manche Gasteropoden -- z. B. die Formenreihe der *Melanopsis recurrens* Neum. -- nicht bloß an den einzelnen im geologischen Alter verschiedenen Gliedern (Mutationen), sondern selbst an den einzelnen Windungen eines und desselben Gehäuses erkennen lassen. Im allgemeinen aber wird die Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung eine Regel darstellen, die ebenso wie das Rosa'sche Gesetz der fortschreitenden Abnahme der Variabilität von wesentlicher Bedeutung für das Aussterben der Arten und Gattungen sein muss. Bezüglich der letzteren äußert sich Depéret allerdings dahin, dass man nicht übersehen dürfe, dass Rosa's Gesetz in gewissem Sinne einen *Circulus virtuosus* darstelle, denn man könnte ebensogut behaupten, dass, wenn die Stämme am Ende ihrer geologischen Dauer angelangt, sehr wenig variieren, dies daran liegt, weil sie gerade auf dem Wege des Aussterbens sind. Depéret betont, dass die Lebensdauer der Stammreihen keineswegs unbegrenzt ist, wie es die Darwin'sche Hypothese logischerweise verlangt und wie es in allerneuester Zeit von Weismann verfochten wird. Er sagt: „Diese Begrenzung der Entwicklung trat unter dem Einfluss des Zusammenspieles mehrerer Naturgesetze ein, wie bei übermäßiger Körpergröße, krankhaftem Wachstum oder einseitiger Ausbildung bestimmter Organe, durch die Unmöglichkeit einer Umkehr in der Entwicklung, schließlich vielleicht auch in

einem bestimmten Grade bei einer fortschreitenden Abnahme der Variabilität.“

Im fünften Kapitel: „Steinmann's Lehre von der Persistenz der Rassen“ musste ich zunächst auf die Behauptung eingehen, dass natürliche Ursachen, geologische und klimatische Veränderungen sowie der Kampf ums Dasein nur in geringem Grade die Mannigfaltigkeit des organischen Lebens beschränkt hätten, während der Mensch schon von der Mitte der Tertiärformation an eine umfassende zerstörende Tätigkeit entfaltete. In Beziehung auf den letzteren Punkt konnte ich, da ich wiederholt der Beweiskraft der Rutot'schen Eolithen entgegengetreten bin (33), mit Genugtuung feststellen, dass Steinmann selbst, nachdem er in Belgien die Lagerstätten der oligozänen Eolithen Rutot's besucht hatte, über diese angeblichen Artefakte anderer Meinung geworden ist. In bezug auf die angeblichen noch heute fortlebenden altertümlichen Säugetiertypen sah ich mich namentlich veranlasst, gegen die von Steinmann behauptete Ableitung von *Trichecus* aus *Dinoceras* (*Loxolophodon*) Stellung zu nehmen. Hingegen mag Steinmann Recht haben, wenn er in *Diprotodon* einen Nachkommen der patagonischen Pyrotherien erblickt und, da *Diprotodon* in Australien wahrscheinlich erst in jüngster Zeit durch den Menschen ausgerottet wurde, sagt, dass der Pyrotherienstamm nicht aus natürlichen Ursachen erloschen sei, sondern vom Menschen vertilgt wurde. „Wenn uns aber — meint Steinmann — „die Funde von *Diprotodon* in Australien zufällig nicht bekannt wären, würde man *Pyrotherium* zu den Geschöpfen rechnen, die wegen ‚zu bedeutender Körpergröße‘ oder wegen ‚Unfähigkeit weiter zu variieren‘ oder wegen ‚ungenügender oder zu sehr spezialisierter Organisation‘ naturgesetzlich hätten verschwinden müssen. Ein warnendes Beispiel, wie vorsichtig wir derartige Erklärungen benützen sollten!“ Auch hierin mag Steinmann recht haben. Gewiss ist Vorsicht geboten, aber nicht allein gegenüber Erklärungen des Erlöschens, wie sie uns bisher durch Cope und Marsh, durch Rosa und Depéret geboten wurden, sondern auch, und in vielleicht noch höherem Grade, gegenüber manchen der Ausführungen Steinmann's über die Fortexistenz vieler bisher für erloschen gehaltenen Arten, Gattungen und größerer Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches. Dies gilt wohl vor allem hinsichtlich der Behauptung, dass alle Sporenpflanzen der paläozoischen Zeit, von denen die meisten als erloschen gelten, noch heute in veränderter Gestalt, als Dikotyledonen, Monokotyledonen und Gymnospermen fortbestehen. Für Steinmann sind Gymnospermen, Monokotyledonen und Dikotyledonen nur Entwicklungsstufen und die Dikotyledonen ein Erzeugnis gleichsinniger Umbildung durch geologische, klimatische und biologische Vorgänge, die sich an allen Pteridospermen der paläozoischen Zeit in ähn-

licher Weise geltend gemacht haben. Das soll auch durch eine Stammtafel bewiesen werden, in der es gewiss am meisten befremdet, dass die Casuarineen vermittels der Gramineen aus den Calamiten und die Cactaceen aus den Sigillarien abgeleitet werden. Die habituelle Ähnlichkeit gewisser Cactaceen und der Sigillarien ist schon durch Corda und Steinininger betont worden, sie wird aber durch Steinmann ganz besonders hervorgehoben und durch den Hinweis darauf erläutert, dass die einzelnen Gruppen der Sigillarien: *Rhytidolepis*, *Tesselata* und *Farularia* in bezug auf Blattstellung und -verteilung sowie Polsterbildung ihr Analogon bei bestimmten Gruppen der Cactaceen haben. Hier wie auch bei dem Auftreten von „Wechselzonen“ an Sigillarien und Cactaceen-Stämmen handelt es sich meines Erachtens nicht um Eigentümlichkeiten, welche geeignet wären, die Stammesverwandtschaft nachzuweisen, sondern lediglich um Erscheinungen, welche bei ganz verschiedenen Stämmen in analoger Weise auftreten können. Die Ausführungen Steinmann's über die Entstehung der Cactaceenblüte aus der verkürzten ährenförmigen Sigillarienblüte durch Umbildung der Mikrosporangien zu Staubbeuteln, der Makrosporangien zu Samenanlagen haben mich auch nicht für seine Hypothese einnehmen können. Am misslichsten ist es wohl für dieselbe, dass die Sigillarien in der unteren Trias verschwinden und durch so lange Zeiträume keine Spur der einst so verbreiteten „weltweiten“ Gruppen übrig bleibt. Steinmann sucht das dadurch zu erklären, dass die Sigillarien zu Beginn der mesozoischen Zeit ihre Lebensweise änderten und zu Xerophyten wurden, wodurch sie für die Erhaltung in fossilen Zustand verloren gingen. Ich glaube aber, dass diese Erklärung nicht ausreicht und dass man das Fehlen von Bindegliedern, das Steinmann so nachdrücklich gegen andere Rekonstruktionsversuche von Stammbäumen geltend gemacht hat, auch hier gegen ihn selbst einwenden kann. Seine Ausführungen über die Blütenbildung verschiedener Pflanzenstämme scheinen mir übrigens viel für sich zu haben und ich möchte ihm darin beipflichten, dass die Entstehung der angiospermen Pflanzen wesentlich in die Zeit des Trias und des Jura fallen, in welcher sich die Pflanzen an ein wechselfeuchtes Klima gewöhnt und von allen trockenen Wohnbezirken der Erde Besitz ergriffen haben, und dass die weitere Ausgestaltung der Blüten der intensiveren Beleuchtung und dem Einfluss der blütenbesuchenden Insekten zuzuschreiben ist. Darin kann ich ihm aber nicht zustimmen, dass sich diese Umbildungen an allen Pteridospermen der paläozoischen Zeit geltend gemacht hätten. Es ist ja möglich, dass es gelingen wird, den genetischen Zusammenhang einer Anzahl von Pteridospermen und Dikotyledonen nachzuweisen, dass aber alle paläozoischen Pteridospermen noch heute in veränderter Weise fortleben sollten, ist von vornherein

ebenso unwahrscheinlich wie die Fortexistenz der Calamiten in den Gramineen und Casuarineen, der Sigillarien in den Cactaceen.

Für die Tierwelt liegen die Tatsachen ähnlich. Ich glaube, dass Steinmann mit Recht einen polyphyletischen Ursprung der heutigen ungestielten Crinoiden, der Antedoniden annimmt und ihren ungeheuren Artenreichtum nicht auf Divergenz aus einer Urantedonide zurückführt, sondern auf gleichsinnige Umbildung, die zahlreiche gestielte Crinoiden älterer Zeit erfahren haben; dass er aber mit Unrecht behauptet, dass alle fossilen Crinoidenformen von so verschiedenem Bau noch heute, nur in moderner Einkleidung fortleben. Es bedarf zweifellos eingehender Untersuchungen, um die Behauptung Steinmann's, dass den Armgerüsten der Brachiopoden jener systematische Wert nicht inneohnt, den man ihnen seit den klassischen Untersuchungen von Davidson und Sueß beimisst, zu bestätigen oder zu widerlegen. Die Beispiele, an welchen Steinmann die Fortexistenz angeblich erloschener Formen (*Orthis*) in mit ganz anderen inneren Einrichtungen versehenen lebenden Typen (*Megerlea*, *Rhynchonellina*, *Kraussina*) zeigen will, haben beim ersten Anblick sehr viel Bestechendes und seine Annahme, dass weitere Vergleichen der mesozoischen und jüngeren Rhynchonelliden und Terebrataliden mit den angeblich erloschenen Spiriferiden, Atrypiden, Pentameriden, Strophomeniden u. s. w. überraschende Verwandtschaftsbeziehungen ergeben werden, bedarf jedenfalls der Überprüfung. Eine weitergehende Hypothese, dass die Productiden und Coralliopsiden ihre heutigen Nachkommen unter den Tunicaten bei den Salpen und Appendicularien besäßen, während die Ascidien von den Rudisten herzuleiten wären, halte ich aber für unzulässig. Hier hat das Bestreben, schalentragende Formen als Stammformen für solche, welche derselben entbehren, nachzuweisen, offenbar viel zu weit: zum Zusammenwerfen ganz verschieden organisierter Formen mit verschiedener Entwicklungsgeschichte geführt; vielen der Darlegungen aber, die Steinmann in seinem Buche über die Umbildung und Rückbildung der Hartgebilde gibt, möchte ich zustimmen.