

Das Aussterben der Arten und Gattungen

sowie der größeren Gruppen
des Tier- und Pflanzenreiches.

Von

Dr. Rudolf Hoernes,

k. k. o. ö. Professor der Geologie und Paläontologie an der Universität zu Graz.

FESTSCHRIFT

der k. k. Karl-Franzens-Universität in Graz

für das Studienjahr 1910/11

aus Anlaß der Wiederkehr

des Jahrestages ihrer Vervollständigung.

Graz.

Leuschner & Lubensky,

Universitäts-Buchhandlung.

1911.

K. u. K. Hofbuchdruckerei Karl Prochaska in Teschen.

Vorrede.

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 Paläontologen schon so vielfach erörtert worden, daß es fast überflüssig scheinen könnte, sie nochmals zur Sprache zu bringen. Es bedarf der Motivierung, daß ich es unternehme, in eingehender Darstellung Dinge zu besprechen, über die ich vielleicht nicht sehr viel Neues zu sagen im stande sein werde. Veranlassung, mich näher mit dem Problem des Aussterbens zu beschäftigen, fand ich in den Veröffentlichungen zweier hervorragender Paläontologen: Charles Depéret in Lyon und Gustav Steinmann in Bonn über die Deszendenzlehre vom paläontologischen Standpunkt, worin gerade über das Aussterben sehr verschiedene Ansichten geäußert wurden. Depérets 1907 erschienenes Werk „*Les transformations du monde animal*“, dessen einleitenden Abschnitt der Breslauer Professor Fritz Frech geradezu für das Beste erklärt, was bis jetzt vom geologisch-paläontologischen Standpunkte über die Deszendenzlehre geschrieben worden ist, wurde seither nach der zweiten Auflage von Richard N. Wegner unter dem Titel „Die Umbildung der Tierwelt, eine Einführung in die Entwicklungsgeschichte auf paläontologischer Grundlage“ in deutscher Übersetzung herausgegeben. (Stuttgart, E. Schweizerbart, 1909.) Im Jahre des Erscheinens dieser Übersetzung veröffentlichte G. Steinmann, der sich schon 1899 in einer bei Übernahme des Pro-

IV

rektorats 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 Jaekel, die in dem Steinmannschen Buche geäußerten Ansichten, welche sich mit den von Depéret vertretenen nur in sehr geringem Grade vereinbaren lassen, auf das schärfste bekämpften, ist Koken dem Buche vollkommen gerecht geworden, ja, er stellt es in dem eingehenden Referate, welches er über dasselbe im Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie (Jahrgang 1909, II. Bd., S. 470—480) veröffentlichte, sogar an Originalität und verarbeitetem Material 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 ja mit diesen Ansichten nur insoweit auseinanderzusetzen nötig, 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 gerade Jaekel, der die ausgestorbenen Cephalopoden größenteils 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 Organisationsverhältnisse und die Verwandtschaftsbeziehungen fossiler und lebender Tiere und Pflanzen weit abweichen. Gleich Koken betrachte ich die Steinmann-

schen Ansichten keineswegs 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, das ich im Sommersemester 1909 an der Grazer Universität über die geologischen Grundlagen der Deszendenzlehre gehalten habe, eingehend dargelegt.

Steinmann geht in seinem Buche von einem Aussprüche Lamarcks aus, den er auch als Motto verwendete: „*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 der Lebewelt bis zur Vernichtung beeinflussen, die geologischen und klimatischen Veränderungen, welche jederzeit wirksam gewesen sind, so lange das 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 wachsende Baumgruppe regelmäßig hier und dort stutzt oder ausäset, ihr natürliches Wachstum aber nicht einengt, den Menschen aber nennt er geradezu einen Vernichter der Tierwelt. Steinmann widmet dieser ausrottenden Tätigkeit des Menschen einen eigenen Abschnitt in seinem Buche. Manche dort ausgesprochenen Meinungen sind gewiß berechtigt und ich glaube zumal, daß Steinmann mit Recht gegen Neumayr 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 Rutotschen

„Eolithen“ annahm, daß der Mensch oder ein Vorfahre desselben, der im stande war, Steine zuzuschlagen, schon im Mitteloligocän existierte, ein Irrtum, von welchem Steinmann auf Grund eigener Untersuchungen an den belgischen Fundstätten der oligocänen „Eolithen“ mittlerweile zurückgekommen ist. Der Grundfehler in Steinmanns geistreichem und in vieler Hinsicht neue Gesichtspunkte eröffnenden und jedenfalls sehr wertvollem Buche liegt meines Erachtens darin, daß er nicht zugeben will, daß in den Gattungen und Arten selbst, wie dies schon Brocchi aussprach, der ihnen nur eine beschränkte Lebensdauer zuerkennen wollte, der Keim ihres Aussterbens gelegen ist. Copes „*Doctrine of the unspecialized*“, Rosas „*legge della variazione progressivamente ridotta*“ liefern den Schlüssel zur Auflösung des Rätsels des Aussterbens. Ich werde zu zeigen versuchen, daß Depéret mit Recht sagt, daß der Mechanismus des Vorganges beim Aussterben immer klarer zu Tage tritt. Der Weg, den ich dabei einschlage, mag mit wenigen Worten angedeutet sein. Dem Beispiele Depérets folgend, der an die Spitze seines Buches über die Umbildung der Tierwelt eine ausführliche Erörterung des historischen Werdeganges der Anschauungen stellt, halte auch ich es für zweckmäßig, in einem ersten Abschnitt die historische Entwicklung der Ansichten über ausgestorbene Lebewesen zu erörtern, weil hiedurch nicht bloß gezeigt werden kann, welchen Männern wir die wesentlichsten Fortschritte unserer Erkenntnis auf dem zu besprechenden Gebiete verdanken, sondern auch die mannigfachen Probleme, welche dasselbe umfaßt, und die verschiedenen Auffassungen derselben klargelegt werden können. In einem zweiten Abschnitte soll die Brocchische Ansicht über das Aussterben der Arten infolge einer beschränkten Lebensdauer derselben erörtert und gezeigt werden, daß dieselbe nicht notwendig durch vitalistische Auffassung des Problems begründet werden müsse. Der dritte Abschnitt ist der Besprechung von Copes „*Doctrine of the unspecialized*“ und Rosas „*legge della variazione progressivamente ridotta*“, der vierte den Depéretschen „Gesetzen der Paläontologie“, der fünfte der

Steinmannschen Lehre der Persistenz der Rassen gewidmet. Im sechsten soll die Rolle, welche der Mensch als Vernichter der Tier- und Pflanzenwelt spielt, erörtert und gezeigt werden, daß diese Wirkung sich auf die letzten, vergleichsweise sehr kurzen Zeiträume der geologischen Geschichte beschränkt und daß auch in diesem Zeitraume die direkte und indirekte Zerstörung durch den Menschen nur in bezug auf eine geringe Zahl von Lebewesen besonders auffallend hervortritt und anscheinend ein Überwiegen des menschlichen Einflusses über die natürlichen Ursachen des Aussterbens erkennen läßt. Im siebenten Abschnitt sollen die geologischen und klimatischen Veränderungen (äußere Bedingungen) und im achten die inneren (ererbten) Ursachen des Aussterbens Erörterung finden und im Schlußworte gezeigt werden, daß diesen neben den äußeren Bedingungen eine hervorragende Rolle sowohl in bezug auf die Entwicklung, wie auf das Aussterben der Formen zukommt und daß die sich darbietenden Probleme der Geschichte des Lebens sich weder durch einen einseitigen Darwinismus, noch durch einen übertriebenen Lamarckismus lösen lassen, wohl aber dann derselben zugeführt werden können, wenn man alle Faktoren, welche auf die Entwicklung und auf die Zerstörung Einfluß nehmen, in gleicher Weise berücksichtigt.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Historische Entwicklung der Ansichten über ausgestorbene Lebewesen	1
II. Broccis Ansicht über die beschränkte Lebensdauer der Arten und der Vitalismus	53
III. Copes » <i>Doctrine of the unspecialized</i> « und Rosas » <i>Legge della variazione progressivamente ridotta</i> «	81
IV. Depérets »Gesetze der Paläontologie«	115
V. Steinmanns Lehre von der Persistenz der Rassen	151
VI. Der Mensch als Vernichter der Tier- und Pflanzenwelt	197
VII. Geologische und klimatische Veränderungen als (äußere) Ursachen des Aussterbens	221
VIII. Innere (ererbte) Ursachen des Aussterbens	241

I.

Historische Entwicklung

der Ansichten über ausgestorbene Lebewesen.

Die Paläontologie im Altertum und im Mittelalter. — Die vis plastica des Avicenna und die Scholastik. — Lionardo da Vinci und andere Vertreter richtigerer Ansichten. — Die »Diluvianer«, Woodward und Scheuchzer. — Die Vorläufer der richtigen Wertschätzung der Versteinerungen: R. Hooke, G. Soulavie, Esper, Blumenbach. — G. Cuvier und seine Katastrophenlehre. Anhänger und Gegner derselben in Frankreich. A. d'Orbigny, Lamarck, Geofroy St. Hilaire. — Günstige Aufnahme der Katastrophenlehre in England durch Greenough, Conybeare, Buckland u. a., Ablehnung durch Brocchi, Schötheim und Bronn. — Begründung der aktualistischen Geologie durch v. Hoff's »Geschichte der durch Überlieferung nachgewiesenen natürlichen Veränderungen der Erdoberfläche« und Lyell's »Principles of Geology«. — Die durch Wallace und Darwin zur Geltung gebrachte Deszendenzlehre eine logische Konsequenz der Lyellschen Geologie. — Die Ansichten von Wallace und Darwin über das Aussterben der Arten. Äußerungen über dasselbe von C. Vogt, M. Neumayr, Kowalewsky und Marsh. Cope's »*Doctrine of the unspecialized*«. D. Rosas: »*legge della variazione progressivamente ridotta*«. Ch. Depéret's Gesetze der Paläontologie, G. Steinmann's Lehre von der Persistenz der Arten.

Der Gedanke, daß die in den Schichten der Erde überlieferten Überreste von Tieren und Pflanzen von anderen als den noch heute existierenden Lebewesen herrühren, mag schon im Altertum bei Griechen und Römern verbreitet gewesen sein. Wir wissen recht wenig über ihre Kenntnisse von den Versteinerungen. Die beiden Werke des Theophrast, die von denselben handeln, sind verloren gegangen. An den meisten Stellen, wo andere Schriftsteller, wie Xenophanes, Herodot, Eratosthenes, Strabo, von versteinerten Muscheln in der Erde und auf Bergen oder von Fischabdrücken sprechen, führen sie dieselben als Beweis dafür an, daß das Meer einst die Erde überflutet habe, und Zittel meint, man müsse sich bei diesen naiven Erzählungen der alten Autoren unwillkürlich fragen, ob den Sintflutsagen in den Traditionen fast aller Völker wirklich ein der Gegenwart verhältnismäßig naheliegendes Ereignis zu Grunde liegt oder ob dieselben nicht als Ausfluß des Nachdenkens über die auf dem Festland vorkommenden Reste von Meerestieren entstanden sind.¹⁾ Er bemerkt aber ferner: „Auf den Gedanken, die Versteinerungen könnten von anderen, als den noch jetzt existierenden Tierformen herrühren, scheint bereits Empedokles von Agrigent (450 v. Chr.) gekommen zu sein. Er hält wenigstens die in Sizilien vorkommenden fossilen Nilpferdknochen für Gebeine eines erloschenen Riesengeschlechtes. Daß sich diese Tatsache für die Geschichte der Tierwelt verwerten ließe, ahnte übrigens Empedokles nicht.“ Es mag hier daran erinnert werden, daß die großen Knochen verschiedener riesiger Tiere, die in geologisch jüngeren, tertiären und diluvialen Ablage-

¹⁾ K. A. v. Zittel: Handbuch der Paläontologie I. 1876, S. 25.

rungen so häufig gefunden werden, im Altertum und im Mittelalter allgemein als Überreste riesiger Menschen betrachtet wurden. Mein Bruder Moriz hat darüber an verschiedenen Stellen ausführlich Nachricht gegeben¹⁾ und gezeigt, daß dieser Aberglaube des Altertums über die enorme Größe unserer Vorfahren noch bis in die neuere Zeit sich erhalten hat. So verdankt der Kanton Luzern den Schildhalter seines Wappens, den „wilden Mann“, einem Knochenfund von 1577, den die Gelehrten jener Zeit einem Riesen von 5 Meter Höhe zuschrieben. Unter den Heiligen, deren Reliquien man verehrte, eignete sich — wie M. Hoernes berichtet — der lange Christoph vortrefflich dazu, durch den Backenzahn eines Mammut auf Erden sichtbar vertreten zu sein und genoß unter dieser Form inbrünstige Ehren zu Valencia in Spanien. Gleiches widerfuhr einem Mammutschenkelknochen zur höheren Glorie des hl. Vinzenz, dessen Arm man zu besitzen und in feierlicher Prozession (noch 1789) herumzutragen glaubte. Das Riesentor zu St. Stephan in Wien hat seinen Namen von dem Knochen eines vermeintlichen Riesenmenschen, richtiger eines diluvialen Säugetieres, welcher ehemals an dem Portal zu sehen war. Im geologischen Universitätsmuseum zu Wien befindet sich ein Elefantenknochen mit der aufgemalten Jahreszahl 1443. Dieses Stück ist wahrscheinlich bei der Aushebung des Grundes zum zweiten Turme von St. Stephan gefunden worden und identisch mit dem Riesenknochen, welchen Bruckmann noch 1729 am Portal dieses Domes hängen sah.²⁾ M. Hoernes hebt hervor, daß die Vorstellung von dem ungeheuren Wuchse der vorzeitlichen Erdbewohner über die ganze Erde verbreitet sei. Die Spanier fanden sie bei den alten Mexikanern, die Engländer bei den Indianerstämmen Nordamerikas.

¹⁾ M. Hoernes: Einige Notizen alter Klassiker über Auffindung vorweltlicher Tierreste (sogen. Riesenknochen) — im Anhang zu M. Neumayrs Abhandlung über den geologischen Bau der Insel Kos, Denkschriften der kais. Akademie d. Wiss., Wien, math. nat. Cl., 40. Bd., 1879, S. 308—312. — M. Hoernes: Die Urgeschichte des Menschen, 1892, S. 10—16.

²⁾ Vergleiche hierüber E. Sueß, Boden der Stadt Wien, 1862, S. 138—139.

Er meint, es sei überflüssig zu untersuchen, wie weit sie mit der Entdeckung der Überreste ausgestorbener Tiergattungen zusammenhänge; dagegen spricht er die Vermutung aus, daß die Fabeltiere und Ungeheuer, von welchen nach den Märgen und Legenden die Wälder einst wimmelten, vielleicht auf Rechnung solcher Funde zu setzen sind: „Glaubte man doch auch im Altertum die Reste des Seetieres wieder zu erkennen, durch dessen Tötung Perseus die Andromeda befreit haben sollte, und der Lindwurm auf dem Hauptplatze zu Klagenfurt, das Wahrzeichen der Hauptstadt Kärntens, ist nach Professor Ungers ansprechender Vermutung entstanden aus der Befruchtung bildkünstlerischer Phantasie durch den Fund eines diluvialen Rhinozerosschädels.“ Ich möchte als eine fernere Bestätigung dieser Anschauung die Drachenhöhle bei Mixnitz in Steiermark erwähnen, die ihren Namen von den Höhlenbärenresten erhalten hat, an denen sie einst reich war und die man den sagenhaften Drachen zuschrieb. In den „Drachenzähnen“, die man aus der Höhle holte, glaubte man, wie uns die ältere medizinische Literatur berichtet, ein köstliches Arkanum zu besitzen. In China hat ein ähnlicher Aberglaube zum großen Bedauern der Paläontologen die fossilen Reste der Höhlentiere gänzlich der wissenschaftlichen Untersuchung entzogen.

Daß schon die Römer — wenigstens teilweise — richtigere Ansichten über die Knochen ausgestorbener Säugetiere besaßen, bekundet eine Nachricht in der Biographie des Kaisers Augustus. Suetonius berichtet, daß Augustus seine Landhäuser nicht so sehr mit Statuen und Gemälden schmückte, wie mit Wandelgängen und Lusthainen und mit allerlei durch Alter und Seltenheit merkwürdigen Dingen. So bewahrte er in seiner Villa auf Capri die ungeheuren Knochen riesiger See- und Landtiere, welche gewöhnlich Gebeine der Giganten und Waffen der Heroen heißen. Es ist unsicher, ob Kaiser Augustus bei der Anlage dieses ältesten paläontologischen Museums noch die landläufige Meinung über die von ihm geschätzten und gesammelten Dinge teilte, gewiß aber ist Suetonius über diese hinaus zur richtigen Erkenntnis gelangt.

Im Mittelalter herrschte eine eigenartige Lehrmeinung über den Ursprung der Versteinerungen, welche eine genauere Untersuchung und richtige Deutung derselben hemmte. Ibn Sina oder Aricenna (geb. 980) hatte anknüpfend an die alte Lehre des Aristoteles von der elternlosen Zeugung aus Schlamm oder erdigen Teilen die „*vis plastica*“ ersonnen, die im Schoße der Erde die Versteinerungen erzeugen sollte. Die scholastische Philosophie und die kirchlichen Vorurteile hielten daran fest, daß die Versteinerungen entweder im Boden durch die *vis plastica* oder den Einfluß der Gestirne erzeugt wurden oder bei der biblischen Sintflut zurückgelassen worden seien. „Nahezu drei Jahrhunderte“ — klagt Zittel¹⁾ — „wurden mit Streitigkeiten über die Fragen vergeudet, ob die Versteinerungen durch eine geheimnisvolle *vis plastica* oder eine ähnliche Kraft gebildet seien, ob man sie als Naturspiele zu betrachten habe oder ob sie von lebenden Wesen herrührten und durch die Sintflut oder durch andere Ursachen in die Erde gelangt seien.“¹⁾ Es ist bemerkenswert, daß man auch im Mittelalter schon früh an der Schwelle der richtigen Erkenntnis stand. Albert von Vollstaedt, genannt Albertus magnus (1193—1280), nimmt wohl wie Avicenna die Bildungen der Versteinerungen durch eine „*virtus formativa*“ in der Erde an; er gibt aber die Möglichkeit zu, daß Tiere und Pflanzen an solchen Orten zu Stein erhärten können, wo eine steinmachende Kraft vorhanden sei. Er steht also auf einem ähnlichen Standpunkt, wie drei Jahrhunderte später der ausgezeichnete Arzt und Bergmann Georg Bauer (1494—1555), der unter dem Namen Agricola schrieb und allerdings Ammonshörner, Belemniten und Glossopetren (versteinerte Haifischzähne) geradezu so wie Marmor, Kalkstein und Galmei nur für verhärtete Wassergemenge erklärte, während er Fisch- und Blattabdrücken, versteinerten Hölzern und Knochen organischen Ursprung zuerkannte und meinte, sie seien durch den vom Wasser überall mitgeführten „*succus lapidescens*“ versteinert worden. Gegen die herrschende Scho-

¹⁾ K. A. v. Zittel: Handbuch der Paläontologie I, 1876, S. 27.

lastik vermochten aber die richtigen Ansichten, welche Leonardo da Vinci (1452—1519), Alessandro degli Alessandri (1461—1523) und Hieronymus Fracastoro (1483—1553) über die Versteinerungen äußerten, nicht durchzudringen.

Zittel gibt sowohl in seinem großen Handbuch der Paläontologie, wie später in seiner Geschichte der Geologie und Paläontologie, ausführliche Nachricht über all die Autoren, welche bis in die Mitte des 18. Jahrhunderts über Versteinerungen schrieben, sie aber teils als absonderliche mineralische Gebilde (*lapides sui generis*), teils als Naturspiele (*lusus naturae*), teils als im Boden durch die *vis plastica*, durch den *spiritus lapidificus* oder *architectonius* oder durch die *aura seminalis* erzeugt betrachteten. Er gedenkt aber auch der Vertreter richtigerer Anschauungen, so vor allem des keramischen Künstlers Bernard Palissy, dann Fabio Colonnas, Nicolas Stenos, Scillas und anderer, durch deren Schriften endlich richtigere Ansichten über die Natur der Versteinerungen verbreitet wurden, so daß, wie Zittel meint, in der Mitte des 18. Jahrhunderts niemand mehr im Ernste von den Versteinerungen als Naturspielen oder Produkten der Erde spricht.¹⁾ Er nennt den durch von den Studenten fabrizierte „Lügensteine“ gefoppten Würzburger Professor J. B. Beringer als denjenigen, dessen *Lithographia Wirceburgensis* 1726 den tragikomischen Abschluß jener Literatur bilde, in welcher die direkte Entstehung der Versteinerungen im Erdboden behauptet wurde. Aber noch 1819 bezeichnete der Schüler Werners, Karl v. Raumer, die Pflanzenversteinerungen der Steinkohlenformation als „eine Entwicklungsfolge ungeborener Pflanzenembryonen im Erden-schoß“ und verwahrte sich gegen die Verwertbarkeit der Versteinerungen zur Altersbestimmung der geschichteten Gesteine.²⁾ Man sieht, wie alte Irrtümer immer von neuem wieder auftauchen und wie die großen Wahrheiten wiederholt

¹⁾ K. A. v. Zittel: Geschichte der Geologie und Paläontologie, S. 22.

²⁾ K. v. Raumer: Das Gebirge von Niederschlesien, der Grafschaft Glatz und eines Teiles von Böhmen und der Ober-Lausitz, 1819.

gefunden werden müssen, bis sie endlich Gemeingut der Menschheit werden.

Schon in einer 1688 geschriebenen, aber erst 1705 nach dem Tode des Verfassers herausgegebenen Abhandlung über Erdbeben¹⁾ hatte der englische Physiker und Mathematiker Robert Hooke Ansichten über Versteinerungen und die aus denselben abzuleitende Chronologie der Erde ausgesprochen, welche geeignet gewesen wären, große Fortschritte anzubahnen, wenn Hookes Zeitgenossen seine Aussprüche nicht unbeachtet gelassen hätten. Er erklärte die versteinerten Muscheln für wichtigere Denkmäler der Natur, als Münzen und Manuskripte, da sie nicht gefälscht werden könnten, und erachtete es für möglich, wenn auch schwierig, durch Untersuchung der Versteinerungen die Anhaltspunkte für eine Chronologie der Erde zu gewinnen, welche sich allerdings seiner Ansicht nach, nur auf die Zeit zwischen dem ersten Schöpfungstag und der Sintflut zu erstrecken hätte. Hooke erkannte, daß gewisse Versteinerungen nur an gewissen Orten vorkämen und anderwärts nicht gefunden würden; er schloß aus dem Vorkommen von Schildkrötenresten und großen Ammoniten in Portland auf ein früheres, heißeres Klima in England und erörterte auch die Frage, ob die Versteinerungen nicht wenigstens teilweise von erloschenen Lebewesen herrühren. Er meinte, daß zwar viele fossile Ammoniten, Nautilen und andere Konchylien sich wesentlich von den bekannten lebenden Formen unterscheiden; doch sei es zweifelhaft, ob sie von ausgestorbenen Arten herrühren, da die Kenntnis der Meerestiere und zumal jener aus größerer Tiefe noch sehr mangelhaft sei. Immerhin neigte Hooke der Ansicht zu, daß die Versteinerungen vielfach von Arten herrühren, die durch frühere Katastrophen vernichtet worden seien. Hundert Jahre vor Hooke hatte sein Landsmann Martin Lister (1638—1711) sich mit englischen Tertiärversteinerungen beschäftigt und ihre Verschiedenheit von heute lebenden Formen wohl erkannt. Er machte auch die Verschiedenheit der fossilen und rezenten Konchylien klar ersicht-

¹⁾ R. Hooke: *Opera posthuma* ed. Rich. Waller: *Tractatus de terrae motis*, London 1705.

lich, indem er beide nebeneinander zur Abbildung brachte.¹⁾ Lister hatte auch bereits erkannt, daß in verschiedenen Erdschichten verschiedene Versteinerungen auftreten, aber in den alten scholastischen Irrtümern befangen, hielt er die Versteinerungen nur für Naturspiele, welche im groben, aufs Ungefähr den noch jetzt lebenden Muscheln nachgebildet seien, ohne deren Gestalt gänzlich erreichen zu können.

„Kaum hatte man sich“, sagt Zittel, „von den irrthümlichen und widersinnigen Anschauungen über das Wesen der Versteinerungen losgemacht, so verfiel die damalige, von der Theologie beeinflusste Naturwissenschaft auf eine nicht minder verkehrte und für die Entwicklung der Geologie verhängnisvolle Hypothese. Konnte man den organischen Ursprung der Versteinerungen nicht mehr leugnen, so sollten sie wenigstens zu Gunsten des mosaischen Schöpfungsberichtes und als Reliquien der Sintflut verwertet werden.“ Es muß nun wohl zugegeben werden, daß die Annahme, sämtliche Versteinerungen seien durch die Sintflut in die Erde gelangt, den Fortschritt der Geologie zumal dadurch aufhalten mußte, daß gegen-
teilige Meinungen als religionsfeindlich verabscheut und verfolgt wurden; immerhin war es aber doch ein wesentlicher Fortschritt, daß das geistige Oberhaupt der „Diluvianer“, der Züricher Professor Johann Jakob Scheuchzer (1672 bis 1710), durch die von ihm besorgte Übersetzung eines 1695 von J. h. Woodward veröffentlichten Werkes²⁾ veranlaßt wurde, seine frühere Meinung, die Versteinerungen seien eher für Naturspiele denn für Überreste der Sintflut zu halten, aufzugeben und später die versteinerten Fische darüber Klage führen zu lassen, daß sie unverschuldet das Opfer der Sintflut geworden seien und daß die ungerechten Menschen sie nicht als Urahnen der jetzigen Fische anerkennen, sondern „vor mineralische Stein- und Mergelgebürthen“ halten wollten.³⁾

¹⁾ M. Lister: *Hist. anim. Angliae tractatus*, London 1678.

²⁾ J. Woodward: *Essay toward a natural history of the earth and terrestrial bodies etc.*, London 1695. — Die durch Scheuchzer besorgte Übersetzung führt den Titel: *Specimen geographiae physicae quo agitur de terra et corporibus terrestribus etc.*, Tiguri 1704.

³⁾ J. J. Scheuchzer: *Piscium querelae et vindiciae*, 1708.

Wir lächeln heute freilich über den Irrtum Scheuchzers, der in dem Riesensalamander von Oeningen einen „*homo diluvii testis*“ erkennen wollte und über den gutgemeinten Vers, den er der Beschreibung des Skeletts eines verruchten Menschenkindes, um dessen Sünde willen das Unglück der Sintflut über die Welt hereingebrochen sei, beigab:

„Betrübtes Beingerüst von einem alten Sünder,
Erweiche Geist und Herz der neuen Bosheitskinder!“

Wir müssen aber doch zugeben, daß durch die Auffassung der Versteinerungen durch die Diluvianer ein Fortschritt der Erkenntnis angebahnt wurde und auch den erst durch Cuvier richtiggestellten Irrtum des um die naturwissenschaftliche Erforschung der Schweiz hochverdienten Scheuchzer können wir um so weniger allzu hoch anschlagen, als noch 1805 Blumenbach den Rest von Oeningen einem Fisch: *Silurus glanis*, zuschrieb.

Auf die in der Geschichte der Geologie bemerkenswerte, mit der biblischen Überlieferung in starkem Widerspruch stehende Veröffentlichung des „*Telliamed*“¹⁾ soll hier nicht ausführlich eingegangen werden, obwohl sie namentlich durch Beeinflussung Buffons von Bedeutung wurde. *Telliamed* ist das Anagramm des Verfassers De Maillet, der die ketzerischen Ansichten, die er einem indischen Weisen in den Mund legte, 1715—1716 niederschrieb; doch wurde das Buch erst 1748 veröffentlicht. Uns interessiert von seinem Inhalt vor allem die Meinung, daß die höchsten oder primitiven Gebirge aus einer Zeit herrühren, wo das Meer noch keine oder nur wenige Organismen enthielt. Die ältesten Gesteine wären deshalb fossilfrei oder doch arm an Versteinerungen. Je jünger die Ablagerungen, desto reichlicher seien sie von Überresten der Tiere und Pflanzen erfüllt und unter den Meereskonchylien fänden sich viele unbekannte Arten. De Maillet kann auch in gewissem Sinne als ein Anhänger der Trans-

¹⁾ *Telliamed ou entretien d'un Philosophe Indien avec un Missionnaire François sur la diminution de la Mer etc.* — Mis en ordre sur les Mémoires de feu M. de Maillet par I. A. G., Amsterdam 1748.

mutationslehre betrachtet werden, denn er vertritt die Ansicht, daß alles Leben zuerst im Meere entstanden sei, aus den Meerespflanzen hätten sich durch Umwandlung die Landpflanzen, aus den Meerestieren die Landtiere entwickelt. Die Art freilich, wie er sich eine solche Umwandlung vorstellt, wie er z. B. einen aufs Land geratenen Fisch in einen Vogel sich verwandeln läßt, ist wohl wenig geeignet, für seine Ideen einzunehmen.

G. L. Leclerc de Buffon (1707—1788), der schon in seiner 1744 geschriebenen, 1749 veröffentlichten „*Théorie de la terre*“ die unhalbaren Theorien, welche Woodward, Leibnitz u. a. über die Bildung der Erde aufgestellt hatten, ebenso bekämpfte wie die Annahme einer allgemeinen Sintflut und die Entstehung der Planeten durch den Zusammenstoß eines Kometen mit der Sonne erklärte, wodurch von dieser ursprünglich glühende Stücke abgerissen wurden, veröffentlichte 29 Jahre später in den „*Epoques de la nature*“ eine verbesserte, bis ins einzelne durchgeführte Erdtheorie. „Buffons Größe“, sagt Zittel, „beruht vor allem in dem kühnen Aufbau seiner großartigen Theorie, worin das historische Element zum erstenmal in prägnanter Schärfe in den Vordergrund tritt. Zahlreiche Irrtümer sind später aufgedeckt und widerlegt worden, allein die Grundgedanken der Buffonschen Erdgeschichte haben sich als richtig bewährt. In der Bemessung der Zeitdauer für die einzelnen Epochen bewegt sich Buffon auf einem ganz unsicheren Boden; die ermittelten Zahlen beruhen auf willkürlichen Annahmen, aber die mit größtem Nachdruck betonte Notwendigkeit, in der Erdgeschichte mit langen Perioden zu rechnen, bedeutet einen der wichtigsten Fortschritte für die Entwicklung unserer Wissenschaft.“ Hiezu wäre in Ergänzung der Darstellung Zittels zu bemerken, daß als erster, der den Buffonschen verwandte Ansichten über die Bildung der Weltkörper entwickelte, Cartesius zu nennen ist, der auch zuerst die Notwendigkeit nachwies, in der Geogenie mit sehr langen Zeiträumen zu rechnen.¹⁾ Hingegen muß man

¹⁾ Siehe G. Daubrée: Descartes l'un des créateurs de la Cosmologie et de la Géologie, Paris 1880.

Zittel beipflichten, wenn er in der Befreiung von der mosaïschen Chronologie und in der Erklärung der Sintflut als lokales Ereignis, Beweise für Buffons Unbefangenheit gegenüber den religiösen Vorurteilen seiner Zeit erkennt, und die Erkenntnis, daß die ältesten Meerestiere ausgestorben seien und durch andere ersetzt wurden, daß die Landsäugetiere erst spät, und zwar zuerst in den Polarländern erschienen, daß tiergeographische Tatsachen eine einstmalige Verbindung der östlichen und westlichen Kontinentalmassen annehmen lassen, als Gedanken hervorhebt, deren Tragweite erst später richtig gewürdigt wurde. Mit Recht nennt Zittel Buffon den genialsten Vertreter jener spekulativen Richtung, welche im 16., 17. und 18. Jahrhundert in hohem Ansehen stand und auf deduktivem Wege Probleme zu lösen suchte, für deren Beantwortung es noch an einer genügenden empirischen Unterlage gebrach.

Es ist bemerkenswert, wie lange man anderseits an der Meinung festhielt, daß alle Versteinerungen von noch jetzt lebenden Formen herrühren und zu welch gewagten Hypothesen man bei der steigenden Bekanntschaft mit den organischen Überresten früherer Epochen der Erdgeschichte schritt, um diese Vorkommnisse zu erklären. Im Jahre 1796 veröffentlichte S. Volta eine Monographie der fossilen Fische vom Monte Bolca, die noch heute großen Wert besitzt wegen der prächtigen Illustrationen, mit denen sie geschmückt ist.¹⁾ Volta führte jedoch die alttertiären Überreste auf heute noch lebende Fische zurück, und während Fortis unter den Bolca-Fischen sechs bis sieben noch heute in den südlichen Meeren lebende Arten zu erkennen glaubte, erhöhte Volta die Zahl der angeblich noch heute lebenden, daselbst vorkommenden Arten auf 110. Giov. B. Fortis (1741—1803) gab auch eine merkwürdige Erklärung für das Vorkommen tropischer Mollusken und Fische in den Ablagerungen Oberitaliens, er glaubte, daß durch die brennenden Vulkane im Vicentinischen seinerzeit die Temperatur des Adriatischen Meeres so sehr erhöht worden sei, daß jene Tiere darin leben konnten. Gegen

¹⁾ S. Volta: *Ittiolitologia Veronese*, Verona 1796.

Ende des 18. Jahrhunderts aber war die Kenntnis der Versteinerungen schon ziemlich weit vorgeschritten. In England hatte der Ingenieur William Smith die sedimentären Ablagerungen eines großen Teiles des Landes auf Grund der leitenden Versteinerungen richtig zu gliedern gewußt und die von ihm zur Bezeichnung einzelner Schichtgruppen gebrauchten Ausdrücke haben seither dauernd nicht nur für Englands Stratigraphie, sondern vielfach auch für jene anderer Länder Anwendung gefunden. Man kann die Lebensarbeit dieses Mannes, der als Autodidakt eine der schwierigsten Aufgaben glücklich gelöst und die Grundlage für die topographische Geologie Englands gelegt hat, nicht hoch genug einschätzen. Der Abbé Giraud Soulavie war zu jener Zeit durch seine Studien in Südfrankreich zu ähnlichen Ergebnissen gekommen.¹⁾ Er meinte, wenn seine im Vivarais gemachten Beobachtungen anderwärts Bestätigung finden würden, könnte sich eine auf unantastbaren Tatsachen beruhende chronologische Geschichte der fossilen und lebenden Tiere ergeben. Soulavie unterschied primitiven Kalkstein (*calcaire primordiale*) mit ausgestorbenen Tieren (Ammoniten, Belemniten, Orthoceratiten u. s. w.) von sekundärem Kalkstein mit teilweise ausgestorbenen, teilweise lebenden Formen ähnlichen Versteinerungen, endlich Kalkstein dritten Alters mit Resten von Muscheln und Schnecken, deren Nachkommen noch heute in den benachbarten Meeren leben. Er nahm bereits eine allmähliche Entwicklung der organischen Schöpfung an, wobei die Natur stets die Familien vervielfältigte und aus den einfacheren älteren Formen die vollkommeneren hervorgehen ließ. „Diese Bemerkungen“, sagt Zittel,²⁾ „zeigen, daß Soulavie eine bestimmtere Vorstellung von der Zusammensetzung der Erdkruste und von der Bedeutung der Versteinerungen besaß, als die meisten seiner Zeitgenossen“, und mit Recht fügt er bei, daß die geringen äußeren Erfolge Soulavies — die Resultate seiner Untersuchungen blieben

¹⁾ I. L. Giraud Soulavie: Histoire naturelle de la France meridionale, Nismes 1780—1784.

²⁾ K. A. v. Zittel: Geschichte der Geologie und Paläontologie, S. 59.

fast unbeachtet und wurden erst spät durch D'Archiac der Vergessenheit entrissen — der mangelhaften naturwissenschaftlichen Vorbildung und geringen Literaturkenntnis des fern von dem geistigen Zentrum Frankreichs lebenden Geistlichen zuzuschreiben sind. Ein anderer Franzose, L a m a n o n, untersuchte die Gipsablagerungen von Paris, in welchen er die Ablagerungen eines Süßwassersees erkannte, da er in den, den Gips begleitenden Mergeln Süßwassermuscheln und Schnecken fand. Im Gips selbst aber beobachtete er die Knochen von Landtieren, die mit keiner lebenden Art übereinstimmten.¹⁾ Es ist dies deshalb bemerkenswert, weil häufig in Vergrößerung der Verdienste Cuviers demselben auch der erste Nachweis ausgestorbener Tiere im Pariser Gips zugeschrieben wird.

In Deutschland, wo die Geologen den Versteinerungen bei den ersten stratigraphischen Versuchen viel geringere Bedeutung zuerkannten als der Beschaffenheit der Gesteine, hatte der Pfarrer J. F. Esper 1774 in den Knochenhöhlen der fränkischen Schweiz neben den Resten von Höhlenbären und anderen diluvialen Tieren auch unzweifelhafte Menschenknochen entdeckt; er fand einen Unterkiefer, ein Schulterblatt und einen ziemlich wohlerhaltenen Schädel und schloß aus dem Zusammenvorkommen im gleichen Höhlenlehm vollkommen richtig auf die Zusammengehörigkeit und Gleichzeitigkeit der menschlichen und tierischen Reste.²⁾ Joh. Friedrich Blumenbach aber erklärte 1791, keinen Grund zu kennen, warum nicht fossile Menschenknochen ebenso gut wie fossile Skelettreste von Elefanten, Rhinoceros u. s. w. in den Schichten der letztvergangenen Erdperiode gefunden werden sollten. Freilich werde niemand erwarten dürfen, menschliche Reste unter Ammoniten, Trilobiten u. dgl. zu finden, d. h. aus einer Zeit, deren Fauna von der gegenwärtigen durchaus verschieden gewesen sei. In einer später (1803) veröffent-

¹⁾ Journal de Physique 1782, Vol. XIX u. XXII (zitiert nach Zittel).

²⁾ Joh. Fr. Esper: Ausführliche Nachricht von neu entdeckten Zoolithen vierfüßiger Tiere des Markgraftums Bayreuth, Nürnberg 1774.

lichten Schrift¹⁾ teilt Blumenbach die Versteinerungen in vier Gruppen: 1. Versteinerungen, welche von noch jetzt in demselben Verbreitungsgebiet existierenden Arten herrühren (wie z. B. die Überreste von Oeningen, unter denen der *Homo diluvii testis* Scheuchzers, der später durch Cuvier als Riesensalamander erkannt und als *Audrias Scheuchzeri* beschrieben wurde, von Blumenbach für einen Wels, *Silurus glanis* gehalten wurde); 2. Versteinerungen, welche zwar von heute noch lebenden Arten herrühren, die jedoch durch die Fluten oder andere Katastrophen aus anderen Regionen herbeigeschwemmt wurden (hierher wurden die Säugerreste aus den Knochenbreccien der Mittelmeerländer gerechnet); 3. Versteinerungen, welche auf eine allgemeine Veränderung des Klimas auf der Erde hinzudeuten scheinen und von Arten herrühren, welche zwar mit noch jetzt lebenden Ähnlichkeit besitzen, jedoch nicht völlig mit denselben übereinstimmen (hierher zählt Blumenbach die Säugetierknochen in Höhlen und Alluvionen, wie Höhlenbär, Höhlenlöwe, Mammut und Rhinoceros, aber auch die Versteinerungen aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt und Solenhofen sowie jene der Kreide Hannovers); 4. Versteinerungen, die von ausgestorbenen Meerestieren herrühren (z. B. Ammoniten und Orthoceratiten). Zittel, der den berühmten Göttinger Zoologen vielleicht etwas zu scharf beurteilt, hat dennoch recht, wenn er die paläontologischen Arbeiten Schlotheims für wertvoller erklärt als jene Blumenbachs, und von Schlotheims erster, 1804 veröffentlichter Arbeit über fossile Pflanzen von Ilmenau und Mannebach in Thüringen²⁾ sagt, daß sie wohl das beste darstellt, was bis dahin über fossile Pflanzen geschrieben wurde.³⁾ Nach sorgfältiger Vergleichung jener Reste mit den damals bekannten lebenden Verwandten gelangte Schlotheim zu dem Ergebnis, daß die verstei-

¹⁾ Joh. Friedr. Blumenbach: Specimen Archaeologiae Telluris, Terrarumque imprimis Hannoveranarum, Göttingen 1803.

²⁾ E. F. Schlotheim: Beschreibung merkwürdiger Kräuterabdrücke und Pflanzenversteinerungen. Ein Beitrag zur Flora der Vorwelt. Gotha 1804.

³⁾ K. A. v. Zittel: Geschichte der Geologie und Paläontologie, S. 179.

nerten Farnkräuter trotz großer Ähnlichkeit mit ostindischen und amerikanischen Formen doch wesentliche Verschiedenheiten aufweisen und wahrscheinlich von untergegangenen Gattungen und Arten herrühren. Da gleiches auch für die übrigen Pflanzen aus der Steinkohlenformation zutrefte, so läge der Gedanke nahe, daß es sich hier wirklich um eine erloschene Flora der Vorwelt handle. Daraus dürfe man vielleicht folgern, daß gewisse Arten bei den großen Erdrevolutionen entweder wirklich vernichtet wurden und ausstarben, oder nachträglich so ausarteten, daß wir sie jetzt kaum noch als die Nachkommen jener fossilen Stammarten erkennen können. Schon früher (1784) hatte G. A. Suckow sich dahin ausgesprochen, daß die Kalamiten mit keinen jetzt existierenden Pflanzen vergleichbar, sondern entschieden erloschen seien.¹⁾

Ende des 18. Jahrhunderts war also, wie wir gesehen haben, die Kenntnis der Tatsache, daß zahlreiche Versteinerungen von ausgestorbenen Lebewesen herrühren, deren Organisation wesentlich von jener der heutigen abwich, schon so allgemein verbreitet, daß man die Monographie des Maestrichter Petersbergerer von Faujas de Saint Fond,²⁾ in welcher auf Grund einer ausführlichen osteologischen Erörterung aller bis dahin bekannten Krokodilier, der später durch Cuvier als *Mosasaurus* beschriebene Schädel einem Krokodil zugeschrieben wurde, entschieden als rückständig bezeichnen kann.

George Cuvier (1769—1832), den man mit Recht den Begründer der wissenschaftlichen Paläontologie nennen kann, wird auch oft als derjenige bezeichnet, der zuerst die einstige Existenz ausgestorbener Tiere nachgewiesen habe. So sagt Othenio Abel, nachdem er in seinem 1909 veröffentlichten Lehrbuch die Verschiedenheit der Tierwelt der Vorzeit von

¹⁾ G. A. d. Suckow: Beschreibung einiger merkwürdiger Abdrücke von Art der sogenannten Kalamiten. Hist. et Comment. Acad. Theodoro. Palatinae. V. 1784 (zitiert nach Zittel).

²⁾ Faujas de St. Fond: Histoire naturelle de la Montagne de Saint Pierre près Maestricht. Paris 1799.

der heutigen erörterte: „Diese Erkenntnis ist, so unbegreiflich uns dies heute erscheint, sehr jungen Datums. Vor Cuvier (Anfang des 19. Jahrhunderts) war kein Naturforscher von dem Vorhandensein ausgestorbener Tiere überzeugt, und erst Cuvier war es vorbehalten, den wissenschaftlichen Beweis dafür zu erbringen.“¹⁾ Wir haben jedoch oben gesehen, daß schon R. Hooke das Vorhandensein erloschener Tiere erkannte, daß G. Soulavie über dieselben Gedanken äußerte, welche jenen seiner Zeitgenossen weit voraneilten, und daß Lamanon gerade hinsichtlich des Pariser Gipses, dessen Säugetierreste später durch Cuvier so genau untersucht wurden und ihm Gelegenheit gaben, das Gesetz der Korrelation zu finden, schon vor diesem das Vorkommen erloschener Formen feststellen konnte. Damit soll der Ruhm des Begründers der wissenschaftlichen Paläontologie, der ja allseits anerkannt ist, keineswegs geschmälert werden. Mit Recht sagt Zittel: „Erst dem schöpferischen Geist Cuviers war es beschieden, die Grundlage paläontologischer Forschung, die vergleichende Anatomie, zu einer selbständigen Wissenschaft zu entwickeln und damit jenen Boden zu schaffen, auf welchem eine exakte Untersuchung der fossilen Wirbeltiere gedeihen konnte.“²⁾

So sehr die paläontologischen Arbeiten Cuviers über die fossilen Vertebraten, die er zuerst in den *Annales du Museum* veröffentlichte, dann (1812 zum erstenmal) in einem besonderen Werke: „*Recherches sur les ossements fossiles*“ gesammelt herausgab, die Anerkennung und Bewunderung der Mit- und Nachwelt erregten, so geteilt ist das Urteil über den berühmten „*Discours préliminaire*“, der später geschrieben wurde als die osteologischen Untersuchungen und erst 1812 dem ersten Bande der „*Recherches*“ vorangesetzt wurde, dann aber auch selbständig in sechs mehrfach umgearbeiteten Auflagen unter dem Titel: „*Discours sur les Révolutions de la surface du globe*“ erschienen ist. In diesem *Discours*, dessen grundlegende Gedanken über die gewaltsamen Veränderungen

¹⁾ O. Abel: Bau und Geschichte der Erde, 1909, S. 84.

²⁾ K. A. v. Zittel: Geschichte der Geologie und Paläontologie, S. 192.

der Erde Cuvier bereits 1808 in einem Berichte an den Kaiser Napoleon angedeutet hatte, wird der Nachweis versucht, daß die Oberfläche der Erde wiederholt durch heftige Revolutionen und Katastrophen verheert wurde, welche plötzlich eintraten und zahllosen Lebewesen den Untergang brachten. Die Prüfung der Kräfte, welche heute verändernd auf die Erdoberfläche einwirken, führte Cuvier zu dem Schlusse, daß dieselben nicht hinreichten, um jene Katastrophen herbeizuführen, durch welche so viele früher vorhandene Lebewesen vernichtet wurden, die für immer erloschen sind und nur einige, kaum für den Naturforscher erkennbare Überreste in den Schichten der Erdrinde zurückließen. Cuvier betont, daß den versteinerten Überresten von Tieren und Pflanzen durch die meisten Geologen zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt würde, obwohl gerade diese Überreste die sichersten Aufschlüsse über die Bildung der Gesteine und über das Medium, aus welchem sie zur Ablagerung gelangten, sowie über die Zahl und Reihenfolge der Revolutionen, welche die Erde durchgemacht habe, ermöglichten. Für besonders wichtig erachtet Cuvier die Untersuchung der Überreste der Vierfüßler. Bei diesen lasse sich die Frage, ob man es mit ausgestorbenen oder noch lebenden Gattungen und Arten zu tun habe, mit weit größerer Sicherheit entscheiden, wie bei niederen Tieren, weil die verschiedenen Weltteile mit hinreichender Genauigkeit hinsichtlich der auf ihnen wohnenden größeren Vierfüßler bekannt seien, so daß wenig Aussicht vorhanden wäre, noch neue Arten von größeren Landtieren zu entdecken. Allerdings würde die genaue Bestimmung der fossilen Überreste der Landtiere durch die Seltenheit ganzer Skelette und die oft unvollkommene Erhaltung der Knochen und Zähne sehr erschwert; Cuvier zeigt jedoch, daß das von ihm gefundene Gesetz der Korrelation die sichere Bestimmung und Rekonstruktion der fossilen Säugetiere auch bei unvollkommener Erhaltung ihrer Überreste ermögliche. Er gibt sodann eine Übersicht der Ergebnisse seiner Untersuchungen über die fossilen Knochen und weist nach, daß sie in Ablagerungen von verschiedenem geologischen Alter auftreten, daß Fische,

Amphibien und Reptilien den Säugetieren vorangegangen sind und zum Teil schon in sekundären Ablagerungen auftreten, daß ferner die erloschenen Säugetiergattungen, wie *Anoplotherium* und *Palaeotherium* in älteren Schichten vorkommen, als die ausgestorbenen Arten, welche noch jetzt lebenden Gattungen angehören, und daß die wenigen Formen, welche von jetzt noch lebenden Arten nicht unterschieden werden können, auf die allerjüngsten Ablagerungen beschränkt sind. Cuvier bekämpft die Meinung, die erloschenen Säugetiere wären nur Varietäten der heute noch lebenden Arten, er hält an der Unveränderlichkeit der in wildem Zustand lebenden Arten fest und meint, daß auch die durch Zucht erzielten Rassen eine Reihe von Merkmalen bewahren, die sie als Angehörige einer bestimmten Art erkennen lassen. Da mit den fossilen Knochen keine Überreste des Menschen vorkämen, folgert Cuvier daraus, daß der Mensch erst nach der Katastrophe, welche die jüngsten Knochen verschüttet habe, erschienen sei. Die letzte große Erdrevolution hätte nach Cuviers Meinung vor nicht mehr als 5000 bis 6000 Jahren stattgefunden. Schließlich macht Cuvier darauf aufmerksam, daß die Untersuchung der sekundären Gebirge kaum erst begonnen habe, daß nur aus wenigen Gebieten genauere Angaben über die Reihenfolge der Ablagerungen und der in denselben auftretenden Gesteine vorliegen, er hätte deshalb gemeinschaftlich mit Brongniart den Bau des Pariser Beckens untersucht, aber noch sei das Alter der Schiefer von Oeningen, vom Monte Bolca, von Glarus, von Eichstädt und von anderen wichtigen Versteinerungsfundstätten nicht festgestellt. Er weist endlich auf die Vorteile hin, die daraus zu ziehen wären, wenn man die organisierten Produkte der Natur in ihrer chronologischen Ordnung vor sich sehen würde.

K. A. v. Zittel, dessen Erörterung des *Discours préliminaire* wir hier gefolgt sind, bemerkt dazu: daß Cuvier in demselben nicht nur die Hauptergebnisse seiner bewundernswürdigen Forschungen über fossile Wirbeltiere, sondern auch seine Ansichten über Geologie niedergelegt habe, und meint hinsichtlich der letzteren nicht mit Unrecht, daß der große

Anatom nicht genügend mit den Leistungen seiner Zeitgenossen auf geologischem Gebiete vertraut war,¹⁾ und äußert sich nach einer Reihe tadelnder Ausführungen mit folgenden Worten: „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.“ Zittel ist ferner wohl im Rechte, wenn er sagt, daß manche der Irrtümer Cuviers sich als fruchtbar erwiesen haben, vor allem indem sie zur schärferen Bestimmung der Versteinerungen aus verschiedenen, durch vermeintliche Erdrevolutionen getrennten Ablagerungen Veranlassung geben.

Auf die Gegnerschaft Cuviers, der noch an dem Linnéschen Artbegriff festhielt, und der großen Vorläufer Darwins, Lamarcks und Geoffroy St. Hilaires, soll hier ebensowenig eingegangen werden, wie auf die hemmende Wirkung, welche Cuviers Ansehen noch lange nach seinem Tode auf die Entwicklung der menschlichen Urgeschichte ausübte. Wohl aber müssen wir uns mit dem Versuche beschäftigen, den Depéret in neuester Zeit unternommen hat, Cuvier von dem Vorwurf zu entlasten, die Entwicklung der Geologie durch seine Katastrophenlehre aufgehalten zu haben. Depéret hat in seinem 1907 veröffentlichten Werke „*Les transformations du monde animal*“ die Ausführungen Cuviers über die Katastrophen, durch welche zahlreiche Lebewesen zum Aussterben gebracht wurden, eingehend erörtert und auch eine längere Stelle aus seiner Abhandlung über die Erdumwälzungen wiedergegeben, um zu zeigen, daß es sich für Cuvier dabei hauptsächlich um Invasionen von neuen

¹⁾ K. A. v. Zittel: Geschichte der Geologie und Paläontologie, S. 199.

Tierformen aus entfernten Gegenden handelt und die Katastrophenlehre durch Cuvier keineswegs in jener Schärfe aufgestellt wurde, wie sie später durch A. d'Orbigny und L. Agassiz entwickelt wurde. E. Koken hat in einem eingehenden Referat über die deutsche, durch Wegner besorgte Ausgabe des Depéretschen Werkes¹⁾ sich über die Abschätzung der Bedeutung Cuviers gegen Lamarck durch Depéret dahin geäußert, als ob dieser die Kritik an dem Werke Lamarcks strenger gehandhabt hätte, als an jenem Cuviers.²⁾ Koken bemerkt mit Recht von Cuvier: „Zweifellos bleibt dessen *Discours préliminaire* ein klassisches Werk für alle Zeiten, ein Muster klarer, glänzender Beweisführung, und sicher hat man Cuvier Unrecht getan, wenn man ihm die Ansicht zuschrieb, daß die Katastrophen jegliches Leben ausgelöscht hätten, so daß jedesmal eine durchaus neue Schöpfung entstehen mußte, aber tatsächlich hat doch diese Meinung sich fortgesetzt und Jahrzehnte hindurch hemmend gewirkt. Lamarck ist in den letzten Ausführungen seiner Ideen Phantast; logische Schärfe fehlt ihm öfter, er ist auch trotz der *Philosophie zoologique* nichts weniger als ein strenger Philosoph, aber trotzdem sind die schönen Gedanken, deren Schöpfer er ist, immer wieder Kristallisationspunkt für die Versuche einer Weltanschauung geworden, die weit über Cuvier hinausträgt.“

Cuviers Katastrophenlehre fand fast überall beifällige Aufnahme. In Frankreich wurde sie durch A. d'Orbigny weiterentwickelt, der auf Grund umfassender paläontologischer Untersuchungen, die sich auf die von Cuvier weniger berücksichtigten Überreste der marinen Mollusken und anderer Meerestiere erstreckten, 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

¹⁾ Charles Depéret: Die Umbildung der Tierwelt. Eine Einführung in die Entwicklungsgeschichte auf paläontologischer Grundlage. Ins Deutsche übertragen von R. N. Wegner, Stuttgart 1909.

²⁾ Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1909, II. Band, S. 311.

Art gelungen sein, der allgemeinen Vernichtung zu entgehen und sich in die nächste Periode hinüber zu retten. Depéret hat an den Bestimmungen des Autors der „*Paléontologie française*“ berechtigte Kritik hinsichtlich der behaupteten Verschiedenheit oder Identität der Formen aufeinanderfolgender Epochen geübt, er sagt:¹⁾ „Wenn d'Orbigny von Arten spricht, die ausnahmsweise einmal mehrere geologische Stufen überdauern, so hat man es sehr selten mit Formen zu tun, die einander in den verschiedenen Niveaus wirklich gleich sind. Ein aufmerksamer Beobachter wird unter diesen einander folgenden Formen desselben Typus, sei es in der Größe, sei es in den Umrissen der Schale oder in den Einzelheiten ihrer Ornamentierung fast immer nennenswerte Variationen erkennen können; leichte, ohne Zweifel aber konstante Variationen, die für ein geübtes Auge genügen, um mit aller Sicherheit das genaue Niveau wiederzuerkennen, aus dem diese Varietät, oder wie man heutzutage nach Waagen sagen würde, diese stratigraphische *Mutation* stammt. Wenn anderseits d'Orbigny zwei Formen derselben Gattung, die zwei einander folgenden geologischen Stufen angehören, unter verschiedenen Namen trennt, so braucht man nicht zu glauben, daß es sich um beträchtliche Verschiedenheiten handelt, die uns den Gedanken an einen verschiedenen Ursprung nahelegen.“ Depéret erörtert dann, wie feine Unterschiede bei gewissen Molluskengattungen schon zur Trennung von Arten geführt haben, so daß z. B. *Perisphinctes* und *Hoplites* unter den Ammoniten, *Trigonia* unter den Lamellibranchiaten von den Beschreibern buchstäblich „pulverisiert“ worden sind. Doch würde die Behauptung übertrieben sein, daß derartige Unterschiede wesentlich sind und jedes Verwandtschaftsband zwischen den betreffenden Formen ausschließen. Er meint, daß diese Ungenauigkeit, dieses Fehlen an einem Unterscheidungsmerkmal für die Grenzen der Art, diese Menge von örtlichen und stratigraphischen Variationen, die von den einen zum Range von Arten erhoben, von den anderen als einfache Varietäten desselben eigenartigen Typus angesehen werden,

¹⁾ Ch. Depéret: Die Umbildung der Tierwelt, S. 17.

derzeit den stärksten Beweis für die transformistische Theorie in der Paläontologie bilden. Diese Einschränkungen lassen jedoch nach der Meinung Depérets die Beobachtungen d'Orbignys in ihren großen Zügen bestehen und es könne die plötzliche Änderung der Meeresformen fast als allgemeine Regel betrachtet werden. Wenn dafür die Erklärung durch aufeinanderfolgende Schöpfungen nicht genügen könne, so bleibe eine weitere in den Wanderungen der Formen und der Wanderung des Milieus — in Ursachen, welche Cuvier bereits für die Landtiere hervorgehoben habe. Die übergroße Zahl neuer, mit der Präposition „sub“ gebildeter Artnamen, die d'Orbigny vielfach höchst überflüssigerweise kreierte, sind von ihm zum größten Teil infolge der Überzeugung gebildet worden, daß in den Ablagerungen der nächst jüngeren Periode wohl eine ziemlich ähnliche, aber doch verschiedene Form vorläge — ein Vorgehen, das d'Orbignys mühevollen Zusammenstellung und Aufzählung der in den einzelnen Epochen auftretenden Versteinerungen in hohem Grade beeinträchtigte, so daß schon aus diesem Grunde sein 1850 veröffentlichtes Werk über diesen Gegenstand¹⁾ viel geringeren Wert besitzt, als Bronns paläontologischer Enumerator und Nomenklator.

Ein weiterer hervorragender Autor, der sich als unbedingter Anhänger und Ausgestalter der Katastrophenlehre zeigte, war L. Agassiz, der in seinen Untersuchungen über fossile Fische und mehrere Molluskengattungen zu dem Ergebnis kam, daß keine einzige Art aus einer Formation in die nächst höhere aufstieg. In Frankreich war Cuviers Ansehen so groß, daß Einwendungen gegen die Katastrophenlehre, wie sie z. B. von Prevost vorgebracht wurden, keine Wirkung erzielten. Auch Lamarcks gegen die Anschauungen Cuviers über das Aussterben der Arten vorgebrachte Meinung fand keine Beachtung. Er behauptete „*Les races des corps vivants subsistent toutes malgré leurs variations*“, ein Gedanke, den, wie wir sehen werden, auch G. Stein-

¹⁾ A. d'Orbigny: *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle*, 1850.

mann in neuester Zeit vertreten hat. Lamarck glaubte, ebenso wie Steinmann, daß lediglich der Mensch an dem tatsächlichen Untergang verschiedener Tierformen Schuld trage, er glaubte, daß manche der als ausgestorben betrachteten Tiere noch in entlegenen Gegenden gefunden werden könnten, und diese Ansicht hat auch, wenngleich in sehr beschränktem Maße, Bestätigung gefunden. Die weitere Erforschung entlegener Erdstriche hat nur wenige größere, für erloschen erachtete Tierformen ans Licht gebracht, von denen hier nur der sumatranische Schabrackentapir, das javanische Nashorn und das afrikanische Okapi erwähnt sein mögen. Ob in Südafrikas Sümpfen, wie Hagenbeck auf Grund unsicherer Jägererzählungen anzunehmen geneigt ist, noch ein großer Dinosaurier lebt, ist freilich recht zweifelhaft.

In England fand die Katastrophenlehre, in welcher ja die Sintflutsage eine gewisse wissenschaftliche Begründung erfuhr, eine um so beifälligere Aufnahme, als hier die geologischen Anschauungen seit jeher durch theologische Vorurteile beeinflußt wurden. Greenough, Conybeare, Babbage, Sedgwick und vor allem Buckland erkannten in der mosaischen Sintflut die letzte große Erdkatastrophe. W. Buckland, der sich eingehend mit der Untersuchung der Überreste von Landsäugetieren in den Höhlen und in den Anschwemmungen Englands und anderer Länder beschäftigte, unterscheidet scharf zwischen den älteren Ablagerungen des Diluviums und den modernen Absätzen der Gewässer und sieht in den ersteren den Beweis einer vor wenigen Jahrtausenden eingetretenen universellen Flut, in welcher er die mosaische Sintflut erkennt.¹⁾

In Italien äußerte sich der ausgezeichnete Paläontologe Giovanni B. Brocchi (1772—1826), dem wir die bahnbrechenden Untersuchungen über die Versteinerungen der subapenninen Ablagerungen verdanken, gegen die Annahme gewaltiger Katastrophen, welchen sämtliche oder doch fast alle in den einzelnen Formationen auftretenden Organismen zum Opfer gefallen sein sollten. Für unsere Betrachtungen sind besonders Brocchis Ideen über das Erlöschen und die Le-

¹⁾ W. Buckland: *Reliquiae diluvianae*.

bensdauer der fossilen Gattungen und Arten von größtem Interesse. Er glaubt an eine beständige und gesetzmäßige Entwicklung des organischen Lebens auf der Erde. Wie jedem Individuum eine bestimmte Lebensdauer zugemessen sei, die je nach seiner Organisation eine längere oder kürzere sein kann, so besitze auch jede Spezies und jede Gattung eine bestimmte Lebenskraft, nach deren Erschöpfung sie aus Altersschwäche zu Grunde gehen müsse. Es läßt sich leicht zeigen, daß dieser Gedanken Brocchis, der einen Grund des Aussterbens der Organismen in diesen selbst sucht, nicht notwendig auf vitalistische Anschauungen zurückgeführt werden muß, wie z. B. Neumayr meinte, sondern daß er — wie noch eingehend gezeigt werden soll — recht gut vereinbar ist mit modernen Ansichten, wie sie Cope, Marsh, Dollo und Depéret ausgesprochen haben und wie sie vor allem ein Landsmann Brocchis, Daniele Rosa, in seiner Abhandlung über die allmähliche Beschränkung der Variabilität¹⁾ dargelegt hat. Es ist deshalb bemerkenswert, daß Depéret, der in seinem vortrefflichen Buche eine so ausführliche historische Darstellung über die Entwicklung der Ansichten über die Umgestaltung der Lebewesen gibt und in einem eigenen Abschnitt die Ursachen für das Aussterben der Arten erörtert, Brocchi gar nicht nennt und nur an einer Stelle der Meinung, daß auch den Gattungen und Arten eine gewisse Lebenskraft zukomme, nach deren Erschöpfung sie zu Grunde gehen müssen, mit folgenden ablehnenden Worten gedenkt: „Andere Naturforscher mit mehr mystischer Veranlagung haben sich auf eine Vorherbestimmung der Lebensdauer der Arten, Gattungen und Familien berufen. Es ist seltsam, daß diese übernatürliche Hypothese überhaupt noch zu unserer Zeit einen Verteidiger wie Kobelt gefunden hat.“²⁾

In Deutschland bürgerte sich, wie Zittel hervorhebt,³⁾ die Cuviersche Kataklysmentheorie weder so voll-

¹⁾ D. Rosa: *La riduzione progressiva della variabilità e sui rapporti coll' estinzione e coll' origine delle specie*, Torino 1899.

²⁾ Ch. Depéret: *Die Umbildung der Tierwelt*, S. 217.

³⁾ K. A. v. Zittel: *Handbuch der Paläontologie*, S. 39.

ständig ein, noch entwickelte sie sich in so extremer Weise, wie in Frankreich. Zittel verweist vor allem auf Schlotheim und betont, daß dieser in seiner *Petrefaktenkunde* (1820) zwar einige wenige Erdrevolutionen anerkennt, aber auf das entschiedenste bestreitet, „daß jede abweichende Gebirgsschicht nebst den darin befindlichen so verschiedenen Tier- und Pflanzenüberresten als Produkte stets wiederholter Erdrevolutionen und neuer Schöpfungen zu betrachten seien“. — Wir dürfen wohl überhaupt mit der Schöpfung nicht die Vorstellung verbinden — meint Schlotheim: als wenn sie gleichsam ein abgetanes Geschäft in einem kurzen bestimmten Zeitraum sei, da sie im Gegenteil offenbar ins Unendliche fortwirkt und alles Mögliche und Notwendige nach unveränderlichen Gesetzen in den günstigsten Augenblicken hervorruft, verändert und umbildet. Zittel nennt weiter H. G. Bronn als denjenigen, der mit bewunderungswürdiger Gelehrsamkeit die Hypothese von einer wiederholten totalen Vernichtung und einer darauffolgenden Neuschöpfung der gesamten organischen Welt zu widerlegen suchte und zeigte, daß viele Arten von einer Formation in die andere übergehen können. Bronn glaubte sich durch seine umfassenden Untersuchungen zu dem Schlusse berechtigt, daß organische Wesen zu allen Zeiten entstanden und vergingen und daß zu keiner Zeit alle einstigen Tier- und Pflanzenarten der Erdoberfläche gleichzeitig geschaffen wurden oder untergingen. Bronn hielt aber noch 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 hält Bronn für das Ergebnis einer planvollen Tätigkeit eines allmächtigen Schöpfers, beziehungsweise einer planmäßig handelnden, selbstbewußten „Schöpfungskraft“.

Während Zittel Schlotheim und Bronn als hervorragende Gegner der Katastrophenlehre, nach Gebühr würdigt, ist er einem anderen, in dieser Richtung ungleich ver-

dienstvolleren deutschen Autor, Karl Ernst Adolf von Hoff, nicht vollkommen gerecht geworden, und doch war v. Hoff's Geschichte der durch Überlieferung nachgewiesenen natürlichen Veränderungen der Erdoberfläche, sicher von größtem Einfluß auf Ch. Lyell, dem gewöhnlich der Ruhm zuerkannt wird, der Katastrophenlehre den Todesstoß versetzt zu haben. Es muß als ein besonderes Verdienst Otto Reichs anerkannt werden, daß er in einer ausführlichen Lebensbeschreibung v. Hoff's und eingehenden Würdigung seiner Werke¹⁾ die hervorragende Bedeutung v. Hoff's 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. In Deutschland vermochten allerdings nur wenige von v. Hoff's Zeitgenossen die volle Bedeutung seines Lebenswerkes zu ermessen, zu diesen aber gehörte einer, dessen freudige Zustimmung die ablehnende oder gleichgültige Haltung der übrigen reichlich aufwiegt: „Das erste und tiefste Verständnis für v. Hoff's bahnbrechende Arbeiten empfand Goethe. Ihm, der die Katastrophen-theorie, 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.“²⁾ Über die „Geschichte der durch Überlieferung nachgewiesenen natürlichen Veränderungen der Erdoberfläche“ urteilt Goethe mit folgenden bezeichnenden Worten: „Wenn man das Studium dieses trefflichen Werkes antritt, so scheint es uns gleich, man setze sich zu Rat, und ein umsichtiger, seinem Gegenstande mit Liebe zugetaner Referent trüge den fraglichen Fall umständlich und zugleich gewissenhaft vor, dergestalt, daß er zwar wünscht, seine Kollegen von seiner Meinung zu überzeugen, aber nicht den min-

¹⁾ Otto Reich: Karl Ernst Adolf v. Hoff, der Bahnbrecher moderner Geologie, Leipzig 1905.

²⁾ Reich, a. o. a. O., S. 129.

desten Versuch macht, sie zu überreden.“ Und weiter: „Uns hat dieses Werk aus tiefer Wintereinsamkeit in die weite Welt geführt und angeregt, aus eigener Erfahrung zustimmende Beiträge freundlichst mitzuteilen.“¹⁾ Die große Wertschätzung v. Hoff's durch Goethe findet auch ihren Ausdruck durch die Worte der Zueignung der Abhandlung über den Serapistempel bei Pozzuoli: „Diesem würdigen Mann sei denn zuvörderst gegenwärtiger Aufsatz gewidmet, mit Vorbehalt, unseren verpflichteten Dank für die große, durchgreifende Arbeit öfters, und zwar bei Gelegenheit anderer bedeutender Punkte, unumwunden auszusprechen.“²⁾

Von der Umwälzung, die Charles Lyells „*Principles of Geology*“, deren erster Band 1830 erschien, in der Geologie herbeiführten, eine ausführliche Darstellung zu geben, ist wohl überflüssig, nur mit wenigen Worten muß das Verhältnis Lyells zur Deszendenzlehre berührt werden. Obwohl später die letztere mit Recht als eine logische Konsequenz der Lyellschen Geologie bezeichnet wurde,³⁾ gehörte Lyell 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 erschien und 1859 Darwins Werk über die Entstehung der Arten durch Zuchtwahl folgte, trat auch Lyell, wie Huxley und Spencer, für die Deszendenztheorie ein und gab in der zehnten Auflage der „*Principles of geology*“ eine vortreffliche Darlegung der Darwinschen Lehre. In der elften Auflage erschien der Abschnitt über die geographische Verbreitung der Pflanzen und Tiere der Deszendenzlehre entsprechend umgearbeitet. Das Aussterben der Arten wird durch Veränderungen der belebten und unbelebten Welt, das Auf-

¹⁾ Kürschner: Goethes nat. Schriften, II., S. 186 (zitiert nach O. Reich).

²⁾ „Architektonisch-naturhistorisches Problem im 1. Heft des II. Bandes „Zur Naturwissenschaft“. Vgl. dazu auch den Brief Goethes an Hoff vom 23. Dez. 1823 (zitiert nach O. Reich).

³⁾ E. v. Mojsisovics: Die Dolomitriffe von Südtirol und Venetien, 1879, S. 4.

tauchen neuer Arten durch Umgestaltung älterer Vorfahren erklärt. Ein besonderes Kapitel ist in dieser Auflage dem Alter und der Herkunft des Menschengeschlechtes gewidmet. Lyell faßte in demselben die Ergebnisse des schon 1863 von ihm veröffentlichten Werkes über das Alter des Menschengeschlechtes zusammen; 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 anderen 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 Welt der gegenwärtigen Lebewesen beschränkte; es ist wohl zur Genüge klar, daß seine Erklärung der Vernichtung vieler Arten durch den Kampf ums Dasein wohl in manchen Fällen zutrifft, aber doch, wie Depéret hervorhebt,¹⁾ nicht hinreicht, um das Aussterben der Arten zu erklären. Um das Aussterben sehr großer Formen zu erklären, welches kaum durch den Kampf ums Dasein herbeigeführt worden sein konnte (wie der großen tertiären Säugetiere und der riesigen mesozoischen Reptilien), wurde die Schwierigkeit der Ernährung so riesiger Geschöpfe hervorgehoben. Depéret findet die letztere Erklärung so mangelhaft, daß sie fast kindlich erscheint. Er verweist darauf, daß es sich bei den riesigen Dinosauriern um Pflanzenfresser handelt, die ungeheuer ausgedehnte Festländer bewohnten, wie es die weiten Ebenen im Innern und im Westen der Vereinigten Staaten zur Jurazeit sein mußten. Bis zu einem gewissen Grade scheint mir aber, wie noch ausführlicher zu zeigen sein wird, die exzessive Größe allerdings gerade wegen des gesteigerten Nahrungsbedürfnisses eine wesentliche Gefahr für die betreffenden Formen darzubieten. Geänderte äußere Bedingungen, z. B. Umwandlungen der Pflanzenwelt infolge klimatischer Veränderungen, mußten gewiß auf die Tierwelt zurückwirken und es scheint mir selbstverständlich, daß bei einer solchen ungünstigen Veränderung des Pflanzenkleides

¹⁾ Ch. Depéret: Die Umbildung der Tierwelt, S. 216 u. 217.

noch so großer Festländer eine entsprechende Rückwirkung auf die Tierwelt nicht ausbleiben konnte, die gerade auf die riesigen Pflanzenfresser, die sich den geänderten Bedingungen nicht anpassen konnten (und dann indirekt auch auf die großen Fleischfresser), zunächst ihren verderblichen Einfluß äußern mußte. Depéret bemerkt dann weiter: „Darwin fühlte sehr wohl den Wert der Einwendungen, die sich gegen die Hypothese vom Kampfe ums Dasein aus wohlbekannten Tatsachen, wie dem fast plötzlichen Aussterben aller Stämme bestimmter großer Gruppen mit weiter geographischer Verbreitung, erheben ließen, wie z. B. der Trilobiten am Ende der Primärzeit, der Ammoniten am Ende der Kreidezeit. Ohne Zweifel versuchte er eine Antwort darauf in dem Nachweis zu geben, daß die Arten nicht so plötzlich ausstarben, wie man gern hinstellen wollte, und daß das Verschwinden der Gattungen stufenweise während mehrerer geologischer Perioden vor sich ging.“¹⁾ Ich möchte hier betonen, daß gerade die beiden von Depéret angezogenen Beispiele der Trilobiten und der Ammoniten keineswegs ein plötzliches Erlöschen großer Gruppen von weltweiter Verbreitung darstellen. Denn die Trilobiten erreichen das Maximum der Mannigfaltigkeit, wenigstens was die Gattungen anlangt, schon im Untersilur. Im Obersilur sind bereits weniger Gattungen vorhanden, von denen allerdings noch manche großen Artreichtum entfalten, im Devon treten die Trilobiten, sowohl was die Zahl der Gattungen als die Zahl der Arten anlangt, allmählich zurück und in der Kohlenformation sind sie auf eine sehr kleine Gruppe mit einigen wenigen Arten reduziert. Das Aussterben der Trilobiten vollzieht sich also durch eine lange Reihe paläozoischer Stufen, wahrscheinlich durch Verdrängung von Seite besser ausgerüsteter Konkurrenten, als welche zumeist die Cephalopoden betrachtet werden. Aber auch das Aussterben der Ammoniten ging keineswegs so plötzlich vor sich; schon in den älteren mesozoischen Formationen, in Trias und Jura, erfolgte teilweise ein Erlöschen der Gattungen, welche vorher großen Artenreichtum entwickelten und gegen das Ende der Kreide-

¹⁾ Ch. Depéret: Die Umbildung der Tierwelt, S. 217.

formation tritt eine allmähliche Reduktion der Mannigfaltigkeit in bezug auf Gattungen und Arten ein, so daß man nicht von einem plötzlichen, mit einem Schlage erfolgenden Erlöschen sprechen kann. Die Ammoniten verhalten sich in bezug auf das angebliche plötzliche Aussterben am Ende der mesozoischen Epoche gerade so wie die Belemniten, die auch allmählich abnehmen; übrigens ist es in hohem Grade wahrscheinlich, daß beide Gruppen in geänderten Formen noch heute fortleben. Für die Belemniten, die durch tertiäre Formen, wie *Spirulirostra*, mit den Sepien verbunden werden, wird dies allgemein angenommen; für die Ammoniten hat Sueß schon vor Jahren ausgeführt, daß *Argonauta* ein Ammonit sei, bei welchem nur das Weibchen mit einer rudimentären Schale ausgestattet ist, Steinmann aber hat, worauf wir ausführlich zurückkommen müssen, nicht nur *Argonauta*, sondern zahlreiche lebende Oktopoden für Ammoniten-nachkommen erklärt. Dies hat große Wahrscheinlichkeit für sich, viel geringere aber die weitere Annahme Steinmanns, daß auch die Trilobiten noch heute in veränderten Nachkommen fortleben.

Depéret bemerkt, nachdem er des stufenweisen Verschwindens der Gattungen während mehrerer geologischer Perioden gedachte: „Aber noch bliebe zu erklären, warum diese Gattungen und diese Arten mit einer weiten Verbreitung nirgends einen Abkömmling hervorbringen konnten, der fähig war, fortzuleben, obgleich nach der Darwinschen Theorie jeder Organismus darauf ausgehen soll, sich umzuformen, falls er nur die nötige Zeit vor sich hat. Der Kampf ums Dasein genügt entschieden nicht, um das Aussterben der Arten zu erklären.“ In bezug auf den letzten Satz muß man Depéret wohl beipflichten, denn der Kampf ums Dasein genügt allein gewiß nicht, das Aussterben zu erklären, ebensowenig wie er genügt, um die Veränderungen herbeizuführen, welche die Lebewesen im Laufe der Zeit erlitten haben. Es ist aber doch unzweifelhaft, daß er in beiden Richtungen eine sehr wichtige Rolle gespielt hat. Hinsichtlich des Aussterbens weit verbreiteter Gruppen mahnt gerade das oben angezogene Bei-

spiel der Belemniten und Ammoniten zur Vorsicht. Wir werden später sehen, das Steinmann für zahlreiche, angeblich erloschene größere und kleinere Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches den Nachweis zu führen sucht, daß sie noch heute in veränderter Form fortleben. Wenn wir ihm auch nicht in allen Fällen beizustimmen vermögen, müssen wir doch zugeben, daß seine Ausführungen uns dazu veranlassen sollen, das angebliche Aussterben dieser Gruppen als ein Problem zu betrachten, das noch die sorgfältigste Untersuchung erfordert.

R. A. Wallace, der bekanntlich durch sein Eintreten für die Veränderlichkeit der Arten Darwin veranlaßte, auch seine Ansichten über die Umwandlung der Arten zu veröffentlichen, hat einige Jahre vor der 1858 erfolgten Veröffentlichung jener Schriften, welche den Siegeszug der Deszendenzlehre inaugurierten, eine bemerkenswerte Äußerung über das Aussterben der Arten gemacht. Er sagt: „In der langen Reihe von Umwälzungen, welche die Erde erlitten hat, hörte sie keinen Augenblick auf, neue Bewohner zu erhalten, und jedesmal, wenn eine der höheren Gruppen teilweise oder ganz verschwand, waren es die primitiven Formen, welche den geänderten Bedingungen besser widerstehen konnten und als Typen für die Entwicklung neuer Rassen dienten.“¹⁾ Wallace sprach damit einen Gedanken aus, der später durch Cope, Dollo, Rosa und Depéret weiter entwickelt wurde, seine Worte enthalten bereits *in nuce* die Copesche „Lehre von der Nicht-Spezialisierung“, die Rosa in seinem Gesetz der beschränkten Variation weiterentwickelt hat und von der Depéret sagt, daß sie bei den Forschungen der modernen Paläontologie geradezu als Leitfaden dient.

Es ist klar, daß seit der Vernichtung der Katastrophenlehre durch Lyell und der Begründung der Deszendenzlehre durch Darwin die Geologen und Paläontologen sich ganz allgemein ebenso mit der Frage der Entwicklung, wie mit

¹⁾ Annals and Magazine of natural history, 1855 (zitiert nach Daniele Rosa).

jener des Aussterbens der Lebewesen beschäftigten, und so wie über die erstere Frage, so auch über die zweite die mannigfachsten Ansichten auftauchten. Wollte ich aller Meinungen gedenken, die seither von Geologen, Paläontologen und Zoologen über das Aussterben von Arten und Gattungen ausgesprochen wurden, so würde dieser Rückblick einen ganz ungebührlich großen Umfang gewinnen. Es scheint mir dies aber um so mehr überflüssig, als ich ja in den folgenden Abschnitten mich mit diesen Ansichten eingehender werde beschäftigen müssen. Es mag daher gestattet sein, lediglich die wichtigsten Veröffentlichungen in den folgenden Darlegungen kurz zu berühren und nur diejenigen etwas ausführlicher zu besprechen, auf welche später nicht zurückgekommen werden soll. Ich möchte dabei namentlich jener Autoren gedenken, welche im ersten Teile von Depérets Werk über die Umbildung der Tierwelt keine oder nur geringe Berücksichtigung fanden, eine solche aber, wie ich glaube, reichlich verdienen. Ein solcher Autor ist z. B. W. Kowalewsky, der von Depéret nur nebenher, z. B. in den tadelnden Ausführungen über Gaudrys „*Enchaînements du monde animal*“ genannt wird,¹⁾ und der, wenn man auch Cope und Osborn als die eigentlichen Begründer des Neolamarckismus auf paläontologischem Gebiete anerkennen muß, doch in mannigfacher Beziehung als ihr Vorläufer genannt zu werden verdient, da er die Ausbildung des hypselodonten Gebisses und die durch sie herbeigeführte Umgestaltung der Kiefer und des ganzen Schädels auf die mechanische Einwirkung des durch eine widerstandsfähigere, härtere Pflanzennahrung beeinflussten Kaugeschäftes zurückgeführt und auch die Umgestaltung der Huftierextremitäten auf mechanische Weise treffend erörtert hat.²⁾ Kowalewsky zeigte, daß die primitiven Huftiere zahlreichere Zehen besaßen und vermutete schon 1873, daß alle Ungulaten von fünfzehigen Formen abstammen, wie solche

¹⁾ Ch. Depéret: Die Umbildung der Tierwelt, S. 94 u. 95.

²⁾ W. Kowalewsky: Monographie der Gattung *Anthracotherium* und Versuch einer natürlichen Klassifikation der Huftiere. *Palaeontographica*, XXII., 1873.

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 Kowalewsky hervorhebt, 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 durch Schwund der Seitenzehen zu den alleinigen Trägern 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 Korpus 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, eine Eigenschaft, die zumal bei *Xiphodon gracile* Cuv. aus dem Pariser Gips, bei welchem die seitlichen Metopodien nur durch winzige Stummel angedeutet sind, hervortritt. Nach der Cuvierschen Restauration war das oligozäne *Xiphodon gracile* ein höchst zierlicher, hochbeiniger Zweihufer, der, wie die vielfach wiedergegebene Abbildung¹⁾ zeigt, Ähnlichkeit mit einem geweihlosen Reh oder einer Antilope aufweist. Kowalewsky meint gewiß mit Recht, daß die adaptive Reduktion der Zehen dem Fuße größere Festigkeit gewährte, und die betreffenden Formen zu einem erfolgreicherem Kampf ums Dasein befähigte, den die wehrlosen Pflanzenfresser wahrscheinlich in der schnellen Flucht vor ihren Verfolgern führen mußten. Es ge-

¹⁾ Z. B. bei Zittel, Handbuch der Paläontologie, IV., S. 379.

hören tatsächlich alle noch heute lebenden artiodaktylen Huftiere mit reduzierten Extremitäten der adaptiven Gruppe an. Bei dieser trat dann allmählich im Laufe der geologischen Entwicklung jene Verschmelzung der Metapodien ein, deren Anbahnung Kowalewsky an dem alttertiären *Gelocus* erörtert und die, an den entwickelten Formen zur vollkommenen Ausbildung gelangt, schließlich zur Ausbildung des Kanonenbeines führt, so daß bei den zweihufigen Wiederkäuern, wie beim Pferd, schließlich ein einziger Knochen als Träger der Extremitäten erscheint, wenn auch das Kanonenbein stets durch zwei Markhöhlen und sein distal gespaltenes und mit zwei Gelenkflächen ausgestattetes Ende auf die Entstehung aus zwei Knochen hinweist. Aber auch bei den heute am weitesten vorgeschrittenen Artiodaktylen, den *Cavicornia*, zeigen die Embryonen die im ausgewachsenen Zustand verschmolzenen Knochen getrennt angelegt,¹⁾ so daß die Ontogenie der höchst stehenden Paarhufer deutlich auf die im Laufe der Zeit erfolgte und durch zahlreiche fossile Zwischenformen belegte Umgestaltung des Fußes hinweist. Kowalewsky hat sowohl hinsichtlich der Bezahnung (Entwicklung des hypselodonten aus dem brachyodonten Typus) als auch der Umgestaltung der Extremitäten (Reduktion der Zehen bei den Ungulaten) gezeigt, daß Anpassungserscheinungen vorhanden sind, welche sich bei verschiedenen Gruppen in paralleler Weise beobachten lassen und den zweckmäßig angepaßten Formen reiche Entwicklung gegenüber den nicht angepaßten oder unzweckmäßig veränderten und deshalb allmählich verschwindenden Formen sichern. Das unvollständige europäische Material hat Kowalewsky allerdings nur in den Stand gesetzt, lückenhafte und vielfach problematische Abstammungsreihen der Huftiere aufzustellen, welche auf Grund des viel vollständigeren amerikanischen Materials ausgedehnte Berichtigungen und Erweiterungen erfahren mußten. Hinsichtlich der Zähne, bezüglich welcher Rüttimeyer schon 1863 die Modifikationen des Baues als Anpassungsergebnisse des physiologischen Zweckes erklärte,

¹⁾ Alex. Rosenberg: Über die Entwicklung des Extremitäten-Skeletts, Leipzig 1872 (zitiert nach Zittel).

haben später E. Cope und H. F. Osborn die mechanische Umbildung durch den bei dem Kaugeschäft und der Bewegung der Kiefer ausgeübten Reiz eingehend erörtert und gezeigt, wie alle Modifikationen der Zähne aus primitiven Grundformen sich gesetzmäßig entwickeln. Wenn auch zugegeben werden muß, daß sie hiedurch viel weittragendere Resultate erzielten — ebenso wie Marsh auf Grund des reichen amerikanischen Materials die Stammesgeschichte der Huftiere viel besser und auf sicherer Grundlage entwickeln konnte als Kowalewsky, so hat dieser doch unstreitig hervorragende Verdienste auf dem Gebiete der paläontologischen Entwicklungslehre und auch speziell auf jenem des uns hier beschäftigenden Problems des Aussterbens der Gattungen und Arten.

Ein weiterer Autor, bei dem ich etwas ausführlicher verweilen möchte, ist Karl Vogt. Seine Ansichten über das Aussterben der Arten scheinen mir besonders deshalb bemerkenswert, weil er zu den entschiedensten Vorkämpfern der Deszendenzlehre gehört. Er bemerkt über den Untergang der Arten: ¹⁾ „Bei den meisten Fossilien läßt sich erkennen, daß ihre Tötung in Masse geschah, wahrscheinlich durch Veränderung des Meeresniveaus, Durchbrüche von Gasarten oder durch Versandung und Überschwemmung, durch Veränderung des Bodenreliefs, des Klimas, überhaupt aller Lebensbedingungen. Die meisten am Boden festgewachsenen Tiere, besonders die Muschelbänke, sind offenbar durch allmählichen Absatz von Gesteinsmassen, welche sie umhüllten, zu Grunde gegangen.“ — „Viele spezielle Anhäufungen solcher Tiere dagegen, welche ihren Standort ändern können und die man in Masse an beschränkten Lokalitäten versteinert findet, beruhen offenbar auf plötzlichen mechanischen oder chemischen Veränderungen des Mediums, in welchem sie lebten.“ Vogt erörtert dann Naturereignisse, welche solche Wirkungen herbeiführen können, atmosphärische Agentien, Winterfrost oder Sommerhitze, anhaltende Regengüsse, Überschwemmungen, Orkane, vulkanische Ausbrüche. Er verweist darauf, daß ähnliche Ereignisse wie die massenhafte Vernichtung von Mee-

¹⁾ Karl Vogt: Lehrbuch der Geologie, IV. Aufl., 1879, II. Bd., S. 491.

resorganismen bei dem Ausbruche der Insel Ferdinanda sich auch in der Vorzeit abgespielt haben mögen und meint, daß ähnliche Ereignisse gewiß dem Tode solcher jetzt versteinerten Tiere zu Grunde liegen, welche, obgleich mit bedeutender Bewegungsfähigkeit begabt, dennoch in großen Haufen, und zwar so vereinigt gefunden werden, daß man auf fast unmittelbare Einhüllung ihrer toten Körper durch steinbildende Niederschläge schließen kann. Er nennt die Lagerstätten der fossilen Fische vom Monte Bolca als Beispiel, bemerkt aber, daß derartige Ereignisse gewiß nicht hinreichen, die Bevölkerung eines ganzen Meeres zu verschütten und zu zerstören. Von großem Interesse sind die Ausführungen Vogts über den zuerst durch Brocchi geäußerten Gedanken einer beschränkten Lebensdauer der Arten. Vogt sagt: „Man hat sich gefragt, ob es nicht möglich sei, daß das Aussterben der Arten und ganzer Schöpfungen nach einer bestimmten Regel vor sich gehe, ob nicht anzunehmen sei, daß jeder Art eine gewisse Zeit der Existenz gewährt sei, nach welcher sie ebensogut aussterben müsse, wie das Individuum, welches an einem gewissen Alter angelangt ist. Gewiß hat diese Ansicht viel innere Wahrscheinlichkeit, wenn wir auch keine Tatsachen für sie aufbringen können. Aber wenn wir behaupten können, daß die Existenz der Arten ein Resultat des Zusammentreffens äußerer Umstände sei, mit deren Änderung auch notwendig die Art selbst als solche aufhören und sich entweder umwandeln oder zu Grunde gehen müsse, so ist damit wohl eine genügende Erklärung beschafft. Wir sehen an vielen Beispielen, daß einige Formen biegsamer sind als andere, daß die einen sich umändern können, während die anderen zu Grunde gehen.“

Es scheinen mir diese Ausführungen Vogts zumal deshalb bemerkenswert, weil ein so hervorragender Paläontologe wie M. Neumayr, der sich um die Verwertung der Deszendenztheorie für paläontologische Forschung die größten Verdienste erworben hat, der Brocchischen Meinung gegenüber den entgegengesetzten Standpunkt einnahm.

Neumayr, der auch in anderen Schriften wiederholt das Problem des Aussterbens der Arten erörterte, hat ihm ein besonderes Kapitel in seinem leider unvollendeten Werke „Die Stämme des Tierreiches“ gewidmet.¹⁾ Er sagt: „Die einzige Art des Aussterbens, für welche wir Beispiele in der Jetztwelt finden, ist die Verdrängung im Kampfe ums Dasein, beziehungsweise durch Verschwinden der Bedingungen, an welche eine Form eigens angepaßt ist, wie das z. B. einem Insekt widerfahren kann, dessen Futterpflanze ausstirbt, Austrocknung eines Sees, auf den eine Art von Wassertieren beschränkt ist u. s. w. Neben diesem zeigt uns aber die Paläontologie noch einen zweiten Vorgang, durch welchen eine bestimmte Form verschwindet, nämlich die Umbildung in eine andere neue Art, wie das bei den Formenreihen in klarster Weise beobachtet werden kann.“ Neumayr wirft nun die Frage auf, ob diese Vorgänge wirklich genügen, um das Verschwinden all der zahllosen Organismen zu erklären, welche in den früheren Abschnitten der Erdgeschichte vorhanden waren, und wendet sich dann gegen die selbst von Vertretern des Darwinismus gemachte Annahme, daß die Arten wie die Individuen einen gesetzmäßigen Lebensgang durchmachen, entstehen, aufblühen, verfallen und wieder absterben, wenn sie nicht durch allmähliche Veränderung eine Art Verjüngung erfahren und also das Erlöschen durch ihre Unfähigkeit, weiter abzuändern, bedingt sei. Neumayr will nicht in Abrede stellen, daß Formen in ungeheurer Menge aus dem Grunde erloschen sind, weil sie bei Änderung der Verhältnisse sich nicht rasch genug an dieselben anpassen konnten, er wendet sich aber gegen die Annahme, daß die Formen nur eine Zeitlang die Fähigkeit behalten, abzuändern, dann aber starr und unbildsam werden und deshalb zu Grunde gehen müßten. Er verweist auf *Rhynchonella*, *Lingula* und *Discina*, die sich seit dem Silur nur wenig veränderten und doch bis heute erhalten haben, während die Ammoniten und Rudisten noch kurz vor ihrem Aussterben in ganz ausnahmsweisem Umfang weit abweichende Formen entwickelten. Ich vermag Neu-

¹⁾ M. Neumayr: Die Stämme des Tierreiches, Wirbellose Tiere, I. Bd., 1889, S. 141—149.

m a y r nicht beizupflichten in bezug auf diese Ausführungen und seinen Ausspruch: „Ganz abgesehen davon, muß es aber als wenig folgerichtig bezeichnet werden, in der Annahme einer greisenhaften Degeneration ganzer Arten, Gattungen oder Familien eine hochgradig vitalistische Auffassung in die Darwinsche Lehre hineinzutragen, eine Auffassung, für welche kein anderer Beleg als der allerdings nahe liegende Vergleich mit dem Lebensgang des Einzelwesens vorhanden ist.“ Wir werden später ausführlich darauf zurückzukommen haben, daß dieser zuerst von Brocchi ausgesprochene Gedanke sich recht wohl mit den in neuerer Zeit von Cope, Dollo, Rosa, Depéret und anderen ausgesprochenen Ansichten über die Beschränkung der Variabilität vereinen läßt und keineswegs vitalistische Annahmen erfordert.

N e u m a y r bespricht dann das auf den ersten Blick schwer erklärbare Erlöschen großer Formengruppen, welche teilweise durch lange geologische Zeiträume in außerordentlich großer Menge und Mannigfaltigkeit vorhanden waren und dann entweder vollständig verschwanden oder nur mehr in unbedeutenden Überresten fortvegetieren. Solche Vorkommnisse, wie das Aussterben oder der Rückgang der Trilobiten, der Nautiliden, verschiedener Brachiopodengruppen, ferner der Cystideen, Paläoechiniden, Paläokriniden, der Tetrakorallier, der Fusulinen gegen das Ende der paläozoischen Zeit, der Stegocephalen gegen das Ende der Trias, der Dinosaurier, Pterodaktylen, Mosasauriden, Sauropterygier, Ichthyopterygier, Ammoniten, Belemniten, Rudisten am Ende der Kreidezeit, der Nummuliten im Oligozän sind vielfach zum Versuch des Nachweises benützt worden, daß eine Erklärung durch die Deszendenztheorie unmöglich und daher die Annahme von Katastrophen oder eine vitalistische Deutung notwendig sei.

N e u m a y r weist demgegenüber zunächst die Behauptung, daß große, weit verbreitete Abteilungen des Tier- und Pflanzenlebens in entlegenen Gegenden gleichzeitig ausgestorben seien, zurück und zeigt, daß das Aussterben der größeren Gruppen nicht plötzlich eintrat, sondern daß ihm in der Regel eine allmähliche Zurückdrängung voranging. Er er-

örterte dies an einer Reihe von Beispielen (Trilobiten, Cystideen, Ammoniten), er betont ferner, daß die Paläocriniden und die Paläoechiniden unter den Echinodermen sowie die Tetrakorallen oder Rugosen unter den Korallen am Schlusse der paläozoischen Zeit nicht plötzlich verschwanden, sondern daß die Nachkommen dieser Gruppen in späteren Epochen nachgewiesen werden können. Er erklärt den Rückgang und das Verschwinden zahlreicher großer Gruppen durch den Kampf ums Dasein: die Trilobiten, die in den ältesten Zeiten die erste Stelle in der Tierwelt eingenommen hatten, seien verdrängt werden durch das Überhandnehmen der Cephalopoden, der „gefährlichsten und wildesten Räuber, die wir unter den wirbellosen Tieren des Meeres überhaupt kennen“. Der Beginn des Rückganges der Cephalopoden zur Kreidezeit falle zusammen mit der starken Entwicklung der Knochenfische, der Teleostier, einem Ereignis, das auch den Verfall der Ganoiden bedingte. Ähnlich wie bei den Meerestieren verhalte es sich auch mit den Bewohnern des festen Landes. Die Stegocephalen, welche gegen das Ende der paläozoischen Epoche die herrschende Gruppe darstellen, seien durch die Reptilien verdrängt worden, diese wieder durch das Überhandnehmen der Säuger, ebenso hätten die fliegenden Reptilien den Vögeln Platz machen müssen. Diese Ansichten über das Aussterben oder starke Zurücktreten großer Gruppen infolge des Kampfes ums Dasein sind vor kurzem, wie wir später sehen werden, durch G. Steinmann lebhaft und wenigstens teilweise — wie z. B. hinsichtlich der großen Reptilgruppen, die vor der Entwicklung der an ihre Stelle tretenden Säuger ausstarben — mit Glück bekämpft worden. Neumayr, der den Kampf ums Dasein für den wichtigsten Faktor des Aussterbens erachtet, gibt aber zu, daß in manchen Fällen, wie in dem Verschwinden der Fusulinen und der Nummuliten, ebenso der Rudisten die Ursache nicht leicht aufzufinden sei, da man sie nicht mit dem Überhandnehmen anderer Formen in Beziehung bringen könne. Er ist aber, da wir über die Lebensbedingungen und die Mitbewerber dieser Formen nichts wissen, der Meinung, daß wir aus diesem Grunde auch nicht

erraten können, durch welche Tiergruppe sie möglicherweise verdrängt worden seien: „Mag dies vielleicht auch geschehen sein und liegen uns etwa auch ihre Vertilger in Menge fossil vor, so sind wir gar nicht im stande, sie als solche zu erkennen.“

Aus alldem leitet Neumayr den Schluß ab, daß das Aussterben größerer Gruppen durchaus keine Annahme geheimnisvoller Ursachen notwendig mache. Er bespricht aber schließlich noch eine auffallende Erscheinung, die er als einen höchst sonderbaren, unerklärlichen Fall bezeichnet: das Verschwinden so zahlreicher riesenhafter Landbewohner seit der Diluvialzeit. Nach eingehender Erörterung der Verbreitung großer Säuger zur Diluvialzeit und der heutigen verkümmerten Landbevölkerung, meint er, daß wir hier vor einem ungelösten Rätsel stehen. Die Erklärung, daß gerade die Riesen der Tierwelt, wenn ihnen auch feindliche Angriffe wenig anzuhaben vermochten, wegen der für sie erforderlichen großen Menge der Nahrung bei spärlich werdendem Futter leicht zu Grunde gehen konnten, hält er nicht für ausreichend, er wendet sich auch gegen die Annahme, daß der Mensch alle diese Tiere ausgerottet haben könne und verweist auf das uralte Kulturland Indien, in welchem es den Hindu nicht gelungen sei, die Elefanten, die ihre Felder verwüsten, auszurotten. Es mag hier bemerkt sein, daß Steinmann, der dem Menschen die fast ausschließliche Schuld an der Ausrottung der großen Säugetiere zuschreibt, hiegegen mit Recht den Unterschied zwischen dem Ackerbauer, der nur gelegentlich und mit unzulänglichen Mitteln gegen die Tiere ankämpft, und dem Jäger, der von ihrer Verfolgung lebt, hervorgehoben hat. Neumayr meint, daß auch die großen klimatischen Einflüsse der diluvialen Vereisung höchstens für die nördlichen Teile Europas und Nordamerikas sowie für die südlichen Südamerikas das Erlöschen größerer Säugetiere hätte herbeiführen können, nicht aber in Australien oder Brasilien, da doch ähnliche Erscheinungen in Afrika und Indien nicht eingetreten seien.

Es mag hier gestattet sein, die Ansicht anzuführen, welche A. R. Wallace über das Aussterben großer Tierarten aus-

sprach. Er sagt: ¹⁾ „Für das so oft sich wiederholende Aussterben großer Tierarten im Gegensatz zu kleineren gibt es verschiedene Gründe, zunächst haben große Tiere verhältnismäßig mehr Futter nötig und ein Eintreten ungünstiger äußerer Verhältnisse vermag sie stärker zu schädigen als kleinere. Alsdann muß es der hohe Grad spezieller Anpassung bei vielen dieser großen Tiere weit schwieriger machen, daß sie unter anderen Bedingungen in einer neuen Richtung sich verändern. Vielleicht ist es aber von noch größerer Bedeutung, daß größere Tiere sich im Vergleiche mit kleineren stets langsamer vermehren, daß z. B. ein Elefant etwa alle drei Jahre ein Junges wirft, ein Kaninchen dagegen sieben bis acht Junge zugleich zwei- bis dreimal des Jahres. Nun steht die Wahrscheinlichkeit günstiger Variationen in geradem Verhältnis zu der Anzahl der Individuen der Art, und da die kleinen Arten nicht nur viel hundertmal zahlreicher sind als die größten, sondern sich auch wohl hundertmal rascher vermehren, so sind sie auch im stande, durch Variationen und natürliche Zuchtwahl rasche Umwandlungen im Einklang mit veränderten äußeren Verhältnissen zu erfahren; die großen Arten von bedeutendem Körpergewicht, die nicht rasch genug variieren können, müssen dagegen im Kampfe ums Dasein unterliegen.“ Wallace führt hiezu treffende Worte von Prof. Marsh an: „Bei jedem lebenskräftigen Urtypus, welcher dazu bestimmt war, manchen geologischen Wechsel zu überleben, scheint eine Tendenz vorhanden gewesen zu sein, Seitenzweige zu treiben, welche stark spezialisiert wurden und bald erloschen, da sie sich den neuen Bedingungen nicht fügen konnten.“ Marsh setzt dann 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

¹⁾ Alfred Russel Wallace: Der Darwinismus, eine Darlegung der Lehre von der natürlichen Zuchtwahl, autor. deutsche Übersetzung von D. Brauns, Braunschweig 1891, S. 607.

alle Katastrophen und Evolutionsphasen überdauert hat und noch heutzutage in Amerika lebt“.

Diesen Gedanken hat auch C. Emery mit folgenden Worten vortrefflich zum Ausdruck gebracht: „Nur verhältnismäßig indifferent bleibende, d. h. den Hauptstämmen näher gebliebene Formengruppen höherer Tiere können durch viele geologische Perioden hinaus bestehen. Es sind Formen, die nie lange genug eine bestimmte Differenzierungsbahn eingeschlagen haben, um dieselbe dauernd zu fixieren und nicht mehr zeitig ändern zu können. Sie kommen nicht selbst zur Weltherrschaft und ihre Körpergröße bleibt bescheiden; sie besitzen aber die Fähigkeit, nach verschiedenen Richtungen üppig wuchernde Zweige von ihrem Stamme abzugeben, welche infolge einseitiger Differenzierung zu hoher Blüte, aber auch zu raschem Untergang gelangen können.“¹⁾

Diese Ansichten von Wallace, Marsh und Emery decken sich im wesentlichen mit E. Copes „*Doctrine of the unspezialized*“, welche Ch. Depéret in seiner eingehenden Würdigung der hervorragenden Verdienste Copes um die paläontologische Forschung ganz besonders hervorhebt und von der er sagt: „Dieses fruchtbare Gesetz, dessen genaue Formulierung wohl Cope zukommt, dient bei den Forschungen der modernen Paläontologie geradezu als Leitfaden.“¹⁾ Depéret gibt in vortrefflicher Weise einen Überblick über die Tatsachen, die dieses Gesetz begründen. Er geht davon aus, daß die Paläontologie uns lehrt, wie die Geschöpfe nicht in einer einzigen fortlaufenden Linie aufeinanderfolgen, sondern hunderte divergierende Linien vorhanden sind, die zum großen Teil erlöschen mußten. Nicht ohne Grund habe man daher das Leben mit einem Baume verglichen, von dessen vielfach verästelten Zweigen nur eine geringe Anzahl die Spitze erreiche. Aber auch unter denjenigen Zweigen, die man von den niedrigsten Anfängen bis zur Gegenwart verfolgen könne, sei eine große Anzahl unfähig dazu geworden,

¹⁾ C. Emery: Gedanken zur Deszendenz- und Vererbungstheorie, Biologisches Zentralblatt, XIII, 1893, S. 419.

²⁾ Ch. Depéret: Die Umbildung der Tierwelt, Stuttgart 1909, S. 77.

noch höher entwickelte Formen hervorzubringen. Die Zweige, die sich einseitig in ihrem Baue ausgebildet haben, würden nicht mehr in einer anderen Richtung, die von der heute eingeschlagenen bedeutend abweicht, variieren können: „Diese einseitig ausgebildeten Typen haben viel weniger Aussicht weiter zu leben und sind zu Grunde gegangen oder dazu bestimmt, infolge eines Wechsels im Milieu zu Grunde zu gehen.“ Depéret führt dann eine Reihe sehr überzeugender Beispiele an, welche die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere Cope für die Untauglichkeit der einseitig ausgebildeten Formen lieferte: So stammen die verschiedenen Klassen der Wirbeltiere sicherlich von Fischen ab, aber man würde auf keinen einzigen Typus unserer heute lebenden, allzu einseitig ausgebildeten Knochenfische zurückgreifen können. Um den Ursprung der Batrachier zu finden, muß man weiter hinab bis zu den weniger spezialisierten und älteren Formen, wie den Dipneusten zurückgehen. Ebenso würden wir die Säugetiere von keinem einzigen Typus der heutigen Reptilien herleiten können und wir müssen bis zum Perm hinabgehen, um ihre Herkunft bei den Theromorphen zu entdecken. Nach diesen in ihnen nur angedeuteten Ähnlichkeiten betrachtet, stehen die Theromorphen unter den heutigen Reptilien und einige erinnern in ihren Jugendstadien sowohl an die Klasse der Reptilien wie an die der Säugetiere. Innerhalb der Gruppe der Säugetiere können die Affen weder von den Carnivoren noch von den Ungulaten abstammen, wir vermögen lediglich ihre Verwandtschaft mit bundonten Formen des unteren Eozän zu vermuten. Die verschiedenen Gruppen der Ungulaten lassen sich mit der wenig spezialisierten Gruppe der *Amblypoda* in Verbindung bringen, die ein nur gering entwickeltes Gehirn und einen fünfzehigen, plantigraden Fuß besaßen. „Es ist leicht zu verstehen, daß in ihrer nach keiner Richtung hin erfolgten Spezialisierung und in der noch vorhandenen Fähigkeit zu Umbildungen das eigentlich Ahnenhafte in ihrem Wesen zu suchen ist.“ Eine allzu einseitige Ausbildung macht uns hingegen das Aussterben vieler Formen begreiflich, die durch ihre Größe und durch ihre vervollkomm-

neten Waffen zu den gewaltigsten Tieren gehörten. „Gewohnt, in einer ‚luxuriösen Lässigkeit‘ zu leben, konnten diese großen Tiere nicht die geringste Abnahme in der Nahrung, noch andere Veränderungen des Milieus ertragen. Es ist eine wohlbegründete Tatsache, daß keine der großen Landtierformen lange Zeit die Vorherrschaft in den geologischen Zeiten behalten konnten. Alle Gruppen der Carnivoren, Ungulaten und Quadrumanen, die wir bis ins einzelne kennen, beginnen mit Formen von kleiner Gestalt und winzigen Kräften.“ In seiner Erörterung der Ursachen für das Aussterben der Arten kommt Depéret ausführlich auf Copes Ansichten zurück;¹⁾ er entwickelt das Gesetz von der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume, für welches er zahlreiche Beispiele aus der Gruppe der wirbellosen, wie der Wirbeltiere anführt; er erörtert ferner das Gesetz der Spezialisierung der Stammbäume und zeigt, daß dieselben einem allgemeinen Gesetz unterworfen sind, welche sie mehr oder minder schnell und scheinbar oft ohne eine mechanische oder funktionelle Ursache zu einer mehr oder minder vollkommenen Spezialisierung führt, welche keineswegs ein Grund für ein Gedeihen oder eine lange Dauer der Stämme ist, sondern im Gegenteil ein seniles Anzeichen darstellt, das ihrem baldigen Erlöschen vorangeht.²⁾ Depéret erörtert dann eingehend die Regression und Konvergenzerscheinungen, wobei er (meines Erachtens mit vollem Rechte) die Meinung ausspricht, daß die Konvergenzerscheinungen, welche man fast bei allen Tiergruppen angab, bedeutend überschätzt wurden, und daß die als Konvergenz bezeichneten Ähnlichkeiten meist sehr oberflächlich und leicht durch den Vorgang der Anpassung an gemeinsame Funktionen zu erklären sind.³⁾ Er bespricht dann das Aussterben der Arten und Gruppen, erörtert zahlreiche Beispiele, legt die Mängel der Darwinschen Theorie dar und verweist

¹⁾ Ch. Depéret, a. a. O., S. 180 u. f.

²⁾ „ „ a. a. O., S. 200.

³⁾ „ „ a. a. O., S. 213.

darauf, daß Dollo schon 1893 die Gesetze der paläontologischen Entwicklung dahin zusammenfaßte, daß die Entwicklung sprunghaft vor sich geht, nicht umkehrbar ist und ihre Grenzen hat. Depéret erinnert dann daran, daß durch die neueren Schriften Rosas eine sehr alte Idee neuen Glanz gewonnen habe, welche neben dem Gesetze, daß die Entwicklung nicht umkehrbar ist, von Bedeutung für das Aussterben erscheint: Das Gesetz des stufenweisen Zurückgehens der Variabilität.¹⁾ Schon Haeckel habe gezeigt, daß die Gruppen, welche sich auf dem Wege des Aussterbens befinden, keine neuen Varietäten hervorbringen, und wenn man sich mit Wallace auf den Boden der Darwinschen Selektionstheorie stelle, müsse man zugeben, daß die Ansichten für das Überleben eines Typus in direkter Beziehung zu der Anzahl geeigneter Varietäten stünden, die er hervorbringen könne. Rosa habe festgestellt, daß jede Formenreihe, die sich nach einer bestimmten Richtung einseitig ausbildet, dem Aussterben anheimfällt, weil diese Formen nicht mehr im stande sind, genügend zu variieren. „Es ist vollkommen klar,“ sagt Depéret, „daß Anzahl und Ausdehnung der Variationen in dem Maße abnehmen, in welchem eine einseitige Ausbildung zunimmt.“ Er führt dann eine Reihe von Beweisen dafür an, von denen allerdings manche unter anderen Gesichtspunkten betrachtet werden können, wie dies zumal durch Steinmann geschehen ist. Depéret bemerkt jedoch, daß man nicht übersehen dürfe, daß Rosas Gesetz in gewissem Sinne einen *circulus vitiosus* darstelle, denn man könne ebenso leicht behaupten, daß, wenn die Stämme am Ende ihrer geologischen Dauer angelangt, sehr wenig variieren, dies daran liege, weil sie gerade auf dem Wege des Aussterbens wären. Hierin vermag ich ihm nicht beizustimmen, denn dies hieße doch Ursache und Wirkung vertauschen. Ich betrachte, wie in einem späteren Abschnitt ausführlich erörtert werden soll, Rosas „*legge della variazione progressivamente ridotta*“ in der Tat als den Schlüssel bei der Lösung der Frage des Aussterbens. Es ist Rosas

¹⁾ Ch. Depéret, a. a. O., S. 220.

Gesetz im wesentlichen eine Erweiterung der Copeschen „*Doctrine of the unspecialized*“, beide Forscher haben dabei einen Gedanken in eine bestimmte Form gebracht, der, wie wir gesehen haben, schon von zahlreichen Autoren geäußert wurde, wenngleich nie so klar und umfassend wie 1899 durch Daniele Rosa.¹⁾

G. Steinmann stellt freilich alle diese Dinge vollkommen in Abrede.²⁾ Er leugnet eine aus natürlichen Ursachen hervorgehende Abschwächung der Variabilität aus nicht ersichtlichen „inneren“ Ursachen, die er nie beobachtet habe. Er sagt, daß ihm kein einziger Fall bekannt wäre, in welchem gewaltige Körpergröße das Verschwinden einer Tier- oder Pflanzenform herbeigeführt hätte, und im Gegenteil die Existenz der Wale, Elefanten, Giraffen u. s. w., die nicht durch natürliche Vorgänge, sondern höchstens durch das Eingreifen des Menschen bedroht erscheine, den Beweis liefere, daß ungewöhnliche Größe kein Hindernis für das Fortbestehen von Tieren und Pflanzen, weder auf dem Festlande noch im Meere, bilde. Steinmann betont, daß ihm Elefanten, Nilpferde, Strauße u. s. w. für ebensosehr oder ebensowenig spezialisierte Wesen gelten, wie irgend welche ausgestorbenen, und dennoch prosperierten sie, wo der Mensch sie nicht störe. Weit davon entfernt, in der belebten Natur irgendwo die Anzeichen einer beginnenden natürlichen Senilität zu finden, sehe er, daß das Leben, in welcher Form und Äußerung es auch bestehen möge, sich immer und überall durchsetzt und unsterblich ist, wo brutale Gewalt es nicht abtötet. Diese Ansichten sind sicher übertrieben und man konnte eben nur dann zu ihnen gelangen, wenn man wie Steinmann zu den abenteuerlichsten Hypothesen Zuflucht nimmt, um die Unsterblichkeit aller Rassen (soweit sie nicht durch den Menschen vertilgt wurden) nachzuweisen, wenn man die Salpen von den Produktiden, die Ascidien von den

¹⁾ D. Rosa: La riduzione progressiva della variabilità es sui rapporti coll' estinzione e coll' origine delle specie, Torino 1899.

²⁾ G. Steinmann: Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, Leipzig 1908, S. 39.

Rudisten, die Delphine von *Ichthyosaurus*, die Physeteriden von *Plesiosaurus*, die Bartenwale von den Pythonomorphen, die Helmkasuare von *Ceratosaurus*, das Walroß von *Dinoceras* herleitet. Dann kann man freilich behaupten, daß es gar keine ausgestorbenen großen Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches gibt. Selbst Dinosaurier wären nach Steinmann nicht erloschen, aus ihnen, die er in *Avireptilia* und *Mammo-reptilia* teilt, wären einerseits Vögel, anderseits Säugetiere hervorgegangen. Aber auch die Existenz großer ausgestorbener Pflanzengruppen will Steinmann nicht zugeben. Für ihn existieren die allerdings hochgradig veränderten Kalamiten, Lepidodendren und Sigillarien noch heute — aus den Kalamiten seien die Gramineen und Kasuarineen, aus den Lepidodendren die Koniferen, aus den Sigillarien die Kaktazeen hervorgegangen. Ich werde auf diese überaus abenteuerlichen Vorstellungen noch eingehender zurückzukommen haben und möchte mich an dieser Stelle auf die Bemerkung beschränken, daß die meisten dieser Steinmannschen Ableitungen sich leicht als bare Unmöglichkeiten nachweisen lassen und jedenfalls nicht geeignet sind, wie Steinmann meint, die Grundkenntnis Lamarcks von dem ungeschmälerten Fortbestand des Lebendigen durch alle Zeiten hindurch wahrscheinlich zu machen. Steinmann glaubt freilich, daß es durch Beschreiten der von ihm vorgezeichneten Wege gelingen werde, die Ansicht Lamarcks für die gesamte Schöpfung zu erweisen und meint, daß damit das Tor entriegelt wäre, durch welches nach seiner Auffassung der einzige Weg zum Verständnis der Schöpfung führe: „Gibt es keinen Überschuß an Arten, aus denen die Natur hat auslesen können, so schwindet die einzige wirkliche Grundlage, auf der eine Theorie der natürlichen Auslese fußen kann.“¹⁾ Man erkennt aus diesen weittragenden Worten Steinmanns die Bedeutung, welche sein Verkennen der von Cope und Rosa aufgestellten Gesetze für die Deszendenztheorie hat. Ich möchte es bezweifeln, daß Lamarck, wenn er Kenntnis von allen seither festgestellten

¹⁾ G. Steinmann, a. a. O., S. 281.

Tatsachen hätte, und heute, nach so vielen Jahren, die seit dem Erscheinen seiner zoologischen Philosophie verstrichen sind, ein Urteil in dieser Frage abzugeben in der Lage wäre, besonderes Wohlgefallen über die Einseitigkeit äußern würde, mit der Steinmann seine Ideen vertritt. Gewiß reicht die natürliche Auslese und der Kampf ums Dasein nicht hin, um einerseits die Fortentwicklung, anderseits das Aussterben der Lebewesen zu erklären. Das gilt aber ebenso von den äußeren Einwirkungen, von den geologischen und klimatischen Vorgängen, welche ebenfalls nicht hinreichen, die große Mannigfaltigkeit der Erscheinungen der Entwicklung, des Aufblühens, der Regression und des Aussterbens zu erklären. Steinmann behauptet, daß ein wesentlicher Vorzug seiner Methode, die Probleme der Abstammungslehre zu betrachten, in dem historischen Gesichtspunkt läge, von dem er auszugehen vorgibt. Deshalb stellt er in einem zweiten Vorwort seines Werkes „Zur Einführung“ die Worte Kants an die Spitze: „Die Naturbeschreibung ist lange nicht hinreichend, von der Mannigfaltigkeit der Abartungen den Grund anzugeben. Man muß, so sehr man auch, und das mit Recht, der Frechheit der Meinungen Feind ist, eine Geschichte der Natur wagen, welche eine abgesonderte Wissenschaft ist, die wohl nach und nach von Meinungen zu Einsichten fortrücken könnte“, und am Schlusse des Buches betont er, daß er bei Betrachtung des historischen Materials bemüht gewesen sei, alle Begriffe und Auffassungen tunlichst auszuschalten, die sich nicht aus der Geschichte der Schöpfung selbst oder aus dem Werdegang des Planeten überhaupt ableiten lassen. Deshalb sagt Steinmann auch von Lamarck: „Er kannte zwar nur einen kleinen Teil der Vorwelt, im besonderen die Konchylien des Tertiärs, aber sein Blick umfaßte ein Stück wirklicher Geschichte und dieses Stück lehrte ihn den Bestand der Rasse. Ihm galt der Entwicklungsprozeß der Natur als ein einheitlicher Vorgang und die Gesetze, die ihn beherrschen, waren für ihn ewig und unabänderlich. Was er daher aus dem Bruchstück der Geschichte mit Sicherheit abgelesen hatte, wagt er als all-

gemeines Gesetz zu formulieren. Es war historischer Blick, historische Methode, die es ihm ermöglichten, seiner Zeit um ein volles Jahrhundert voranzueilen und Gesetzmäßigkeiten zu erkennen, die auch heute nur auf historischer Grundlage verstanden werden können.“¹⁾ Demgegenüber muß betont werden, daß Depéret mit Recht den ersten genealogischen Versuch, den wir Lamarck verdanken, einem herben Tadel unterwirft. Er gibt einen Überblick desselben, wie er im Schlußkapitel der Zoologischen Philosophie enthalten ist, und bemerkt, daß jeder Leser, der nur ein wenig mit der Naturgeschichte vertraut ist, sieht, daß fast alle Beziehungen, die von Lamarck aufgeführt werden, ungenau und oberflächlich sind, sowie allen embryologischen und paläontologischen Tatsachen widersprechen. „Wie konnte es geschehen,“ ruft Depéret aus,²⁾ „daß Lamarck, der die wirbellosen Tiere so vollkommen kannte, es fertig brachte, einfach durch ihren Wohnort bewogen, die Insekten mit den Eingeweidewürmern zu verbinden, die Crustaceen von den Arachniden und diese von den Insekten, entgegen der geologischen Reihenfolge des Auftretens dieser Gruppen herzuleiten? Wie konnte er derartige naturwidrige Abstammungen für die Wirbeltiere ersinnen, die darin bestehen, die Fische von den Mollusken, die Vögel von Schildkröten abstammen zu lassen und die Meeressäuger, welche verhältnismäßig jungen Datums sind, als die Stammväter aller Landsäugetiere anzusehen?“ Ähnliche Bedenken müssen wohl auch gegen die oben angeführten, von Steinmann behaupteten genealogischen Beziehungen vorgebracht werden; auch sie stoßen nicht nur gegen alle uns bekannten Tatsachen der vergleichenden Anatomie und der Embryologie, sie stehen auch in offenkundigem Widerspruch mit den paläontologischen Erfahrungen. Wäre Steinmanns Ableitung der Vögel und Säugetiere von den Dinosauriern beziehungsweise den von ihm als „*Avireptilia*“ und „*Mammoreptilia*“ gedeuteten Abteilungen richtig und

¹⁾ G. Steinmann, a. a. O., S. 277.

²⁾ Ch. Depéret: Die Umbildung der Tierwelt, S. 28.

wären, wie er annimmt, die Reptilienstämme in ungefähr gleich bleibendem Umfang in Vögel und Säuger übergegangen, dann müßten doch irgendwo Bindeglieder vorhanden sein, welche eine Vermittlung der so sehr abweichenden Organisationsverhältnisse erkennen lassen würden. Die Dinosaurier sind viel zu sehr spezialisiert, als daß sich aus ihnen so ganz verschieden organisierte große Gruppen hätten entwickeln können. Aus einem Dinosaurierbecken kann sich weder jenes eines Vogels, noch jenes eines Säugetieres entwickeln. Ebenso spricht die Gestaltung der beiden ersten Halswirbel bei Säugern und hoch entwickelten Reptilien, wie Dinosaurier, Ichthyopterygier, Sauropterygier und Pythonomorphen unwiderleglich gegen Steinmanns Ableitungen. Hier sprechen nicht nur die Tatsachen der vergleichenden Anatomie und der Embryologie gegen dieselben, sondern auch die historischen, paläontologischen. Wäre Steinmanns Auffassung der „*Mammoreptilia*“ richtig, so müßte sich doch unter all diesen irgend ein „*missing link*“ finden, bei dem ein Übergang zur Ausgestaltung des doppelten *Condylus occipitalis* der Säuger angedeutet wäre (nebenbei bemerkt, wäre dies eine höchst merkwürdige, in zahlreichen Gruppen wiederkehrende Umkehrung der Entwicklung!) oder eine Andeutung der Ausgestaltung des *Atlas* und *Epistropheus*; oder es müßte sich unter den alttertiären Säugetieren irgend eine Form finden, die in der Gestaltung des Hinterhauptgelenkes und der ersten Halswirbel einigermaßen an die bei den mesozoischen Reptilien auftretenden Verhältnisse gemahnen würde. Ich werde später auf die Unmöglichkeit der Entdeckung solcher Zwischenglieder noch ausführlicher zurückzukommen haben, für jetzt möchte ich mich begnügen, darauf hinzuweisen, daß gerade vom historischen Gesichtspunkte aus die Steinmannschen Ableitungen sich als unbewiesen und unbeweisbar erkennen lassen. Steinmann erörtert unter den paläontologischen Problemen das Fehlen von Übergangsgliedern zwischen den größeren Abteilungen des Tier- und Pflanzenreiches,¹⁾ er verweist auf die Worte Zeillers am Schlusse seiner

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 50–52.

„*Éléments de Paléobotanique*“ (1900), in welchen dieser das häufige Fehlen von Verbindungsgliedern hervorhebt, auf das offene Geständnis Depérets, daß wir heute lediglich durch theoretische Ansichten die großen Verzweigungen des Tierreiches erklären können, wie denn auch Zittel (1894) und Steinmann selbst (1899) darauf hingewiesen haben, daß die paläontologische Forschung nicht im stande sei, die Übergangsformen zwischen den höheren Kategorien aufzuzeigen. Und an anderer Stelle¹⁾ betont er, daß die meisten der heutigen Säugerordnungen schon im Eozän fast gerade so fertig geprägt und scharf voneinander gesondert gewesen seien und daß die Geologie keine befriedigende Antwort auf die Frage zu geben vermöge, warum wir von den zahlreichen Vorfahren der plazentalen Säuger (von den fraglichen Insektivoren abgesehen) aus der Kreidezeit nicht einen Knochen, nicht einen Zahn kennen. Aber — die Richtigkeit seiner Anschauungen vorausgesetzt — wäre es noch unendlich viel wunderbarer, weshalb nirgend ein „*missing link*“ zwischen den nach ihm stammesverwandten Formen nachgewiesen wurde. Doch wohl nur darum, weil es diese Bindeglieder nie gegeben hat und auch nie geben konnte. Ich glaube den Grundfehler der Steinmannschen Behauptungen darin zu erkennen, daß er nicht zugeben will, daß große Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches erloschen sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen, und daß dieses Ereignis im Laufe der geologischen Geschichte sich wiederholt ereignete, jedesmal verursacht durch eben dieselben Faktoren, die, wie wir gesehen haben, schon zahlreiche Forscher in ihrer Wesenheit erkannten und die in den nachfolgenden Abschnitten näher erläutert werden sollen.

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 233.

II.

Brocchis Ansicht

über die beschränkte Lebensdauer der Arten
und der Vitalismus.

Die beschränkte Lebensdauer des Menschen und der höheren Tiere. — Die Unsterblichkeit der Einzelligen. — Der individuelle Tod eine Anpassungserscheinung der entwickelteren Lebewesen. — Die „Lebenskraft“. — Auerbachs physikalische Theorie des Lebens. — Ektropie und Entropie. — Cohen Kyspers Vitalmechanik. — Anwendung der modernen Anschauungen auf Brocchis Erklärung des Aussterbens. — Äußerungen von Zittel und Depéret im Sinne Brocchis und von Steinmann dagegen. — Parallelismus zwischen dem individuellen Tod und dem Aussterben der Arten und größeren Gruppen als Anpassungserscheinungen und notwendige Folge höherer Entwicklung.

Giovanni B. Brocchi erklärt das Aussterben durch die Annahme, daß jeder Art ebenso wie jedem Individuum eine beschränkte Lebensdauer zugemessen sei, und ebenso wie dieses auch jene dem Untergang geweiht wäre, sobald die ihm innewohnende „Lebenskraft“ erschöpft sei. Zwischen beiden Erscheinungen liegt nicht bloß eine oberflächliche Analogie vor, es läßt sich vielmehr die von Brocchi aufgestellte Vergleichung auch vom Standpunkte der modernen Biologie und Entwicklungslehre mutatis mutandis aufrecht erhalten. Wir müssen nur den individuellen Tod und das Erlöschen der Art richtig auffassen und uns von dem vitalistischen Begriffe der „Lebenskraft“ freimachen. Wenn wir vom Tode sprechen, so denken wir zunächst an das uns selbst und allen Menschen bevorstehende Ende und legen uns nicht einmal die Frage vor, ob der individuelle Tod eine allen Lebewesen gemeinsame und von Anfang her bestehende Einrichtung ist. Wir bezeichnen als den natürlichen, nicht durch äußere schädliche Einwirkungen, durch Infektionskrankheiten oder Verletzungen herbeigeführten Tod beim Menschen den Tod durch „Altersschwäche“. Wir wissen, daß dem menschlichen Leben enge Grenzen gesetzt sind und daß dasselbe auch dann, wenn es allen den unzähligen Schädlichkeiten entgeht, die es beeinträchtigen und vor der Zeit zu vernichten drohen, erlöschen muß, wenn der gealterte menschliche Körper nicht mehr im stande ist, den physiologischen Anforderungen des Lebens zu genügen. Diese Grenze zu erreichen ist allerdings nur den wenigsten Menschen gegönnt, fast alle sterben viel früher, durch Schädlichkeiten ihres Berufes, durch Krankheiten und Unfälle dahingerafft. Nur vereinzelte Menschen erreichen ein Alter von über

hundert Jahren. Dereinst soll das ja anders gewesen sein, wie die Bibel im fünften Kapitel des ersten Buches Mose berichtet. Da heißt es im Geschlechtsregister der Patriarchen von Adam bis Noah unter anderem: „Methusalah war hundert sieben und achtzig Jahre alt und zeugte Lamech; und lebte darnach siebenhundert zwei und achtzig Jahre und zeugte Söhne und Töchter, daß sein ganzes Alter ward neunhundert neun und sechzig Jahre.“ Da aber nicht bloß Methusalah, dem es unter allen Menschen vergönnt gewesen sein soll, die längste Lebensdauer zu erreichen, sondern auch die übrigen Patriarchen ein sehr hohes Lebensalter aufweisen (Adam 930, Seth 912, Enos 905, Kenan 910, Mahalaleel 895, Jareb 962, Lamech 777, Noah 950 Jahre; — nur Henoch wurde, wie die Bibel erzählt, weil er ein göttliches Leben führte, im Alter von 365 Jahren von Gott hinweggenommen und ward nicht mehr gesehen), hat man vielfach von einer allmählichen Verkürzung der Lebensdauer der Menschen gefabelt. Ich kann auf die Versuche, die Angaben der Bibel über das hohe Alter der Patriarchen durch willkürliche Annahmen, z. B. die Voraussetzung, daß es sich nicht um Sonnen-, sondern um Mondjahre handle, zu erklären, nicht weiter eingehen, und auch nicht auf die Behauptung, daß im Laufe der Zeit die durchschnittliche Lebensdauer der Menschen eher größer als kleiner geworden wäre. In neuerer Zeit mag gewiß diese Lebensdauer durch die Unterdrückung so mancher Schädlichkeiten zugenommen haben, geradeso wie nachweislich die durchschnittliche Körpergröße der Kulturvölker seit dem Mittelalter eine Erhöhung erfahren hat; ob aber auch die von äußeren Einwirkungen unbeeinflusste, durch die Konstitution bedingte Lebensdauer zugenommen hat, dürfte schwieriger zu entscheiden sein. Oft wurde die Behauptung aufgestellt, daß die verfeinerte Kultur den Menschen schwächer und weniger widerstandsfähiger und somit wohl auch kurzlebiger gemacht habe. Demgegenüber muß betont werden, daß die moderne Hygiene und der Wert, den die Erziehung gegenwärtig auf die gleichmäßige Ausbildung des Körpers und des Geistes legt, gewiß geeignet sind, den angeblich so sehr schädigenden Einflüssen

der Kultur erfolgreich entgegenzuarbeiten. Man könnte höchstens gegen die hochentwickelte ärztliche Kunst den Vorwurf erheben, daß es ihr gelingt, zahllose schwächliche und von tief schädigenden Krankheiten befallene Menschen von dem Untergang zu retten, so daß sie zur Fortpflanzung gelangen und eine Verschlechterung der Nachkommen herbeiführen können. Demgegenüber ist wiederholt auf die Notwendigkeit hingewiesen worden, Individuen, von welchen eine Schädigung der Nachkommenschaft zu gewärtigen wäre, von der Fortpflanzung auszuschließen, und selbst der Gedanke einer Höherzüchtung des Menschen, den zuerst ein preußischer König bei seinen Riesengardisten in einseitiger und keineswegs glücklicher Weise verwirklichen wollte, ist seither wiederholt ausgesprochen worden. Es ist auch nicht einzusehen, warum der Weg, der sich bei unseren Haustieren bewährte, nicht auch mit Erfolg bei uns selbst eingeschlagen werden könnte. Am besten hat meines Erachtens die zu erstrebende Höherzüchtung des Menschen Paul C. Franze in einem Vortrag besprochen, den er in der anthropologischen Sektion der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg 1909 gehalten hat. Eine solche Höherzüchtung würde wohl auch die Lebensdauer zu verlängern vermögen.

Die Begrenzung des Lebens durch das Alter und den Tod ist freilich nicht bei allen Lebewesen in gleicher Weise vorhanden. Bei höheren Tieren erkennen wir ähnliche Verhältnisse wie beim Menschen. Es schwankt die Zahl der Jahre, welche Säugetiere erreichen können, allerdings in sehr weiten Grenzen; es gibt welche, die, wie der Elefant, den Menschen an Lebensdauer weit übertreffen, während andere weit zurückbleiben. Dabei scheint sich ein ziemlich allgemein verbreiteter Zusammenhang zwischen der Fortpflanzungsreife und der Lebensdauer geltend zu machen: früh zur Fortpflanzung gelangende Formen altern früher und gehen früher zu Grunde. Es ist dies eine Erscheinung, die so allgemein zu beobachten ist, daß sie fast den Charakter eines Gesetzes annimmt, und man möchte glauben, daß der Verfasser des Geschlechtsregisters der Patriarchen von dieser ihm gewiß

bekannten Regel beeinflusst war bei dem Berichte, daß unsere Vorfahren von Adam bis Noah erst in einem Alter zur Fortpflanzung geschritten wären, welches von den heutigen Menschen überhaupt nicht mehr oder nur äußerst selten erreicht wird. Sehen wir uns aber weiter im Tierreiche um, so bemerken wir, daß jene Regel (wie wohl alle biologischen „Gesetze“) sehr viele Ausnahmen hat. Die Kröte, welche ein Alter von 40 Jahren erreicht, wird erst nach einigen Jahren geschlechtsreif, der Kuckuck, der schon in einem Jahre reif ist, erreicht nichtsdestoweniger das gleiche Alter. Aber auch andere Eigenschaften, Körpergröße, Trägheit oder rasche Bewegung, spärliche oder reichliche Fortpflanzung entscheiden da in keiner Weise.

Bei vielen Tieren übertrifft die Lebensdauer nicht unerheblich diejenige des Menschen, von dem der Psalmist sagt: „Unser Leben währt siebzig Jahre, und wenn es hoch kommt, so sind es achtzig Jahre, und wenn es köstlich gewesen ist, so ist es Mühe und Arbeit gewesen.“ Man glaubt, daß Elefanten in Freiheit ein Alter von 150—200 Jahren erreichen. Papageien dauern, obwohl sie schon sehr früh, meist schon im zweiten, die kleinen Arten sogar schon im ersten Lebensjahre zur Fortpflanzung schreiten, mehrere Menschenalter aus; bekannt ist ja Humboldts Bericht vom Aturenpapagei, der ein ganzes Volk überlebte und dessen Worte man nach der Behauptung der Eingeborenen deshalb nicht verstand, weil er die Sprache der ausgestorbenen Aturen redete. Adler haben in der Gefangenschaft nachweislich über 100 Jahre gelebt, so erzählt Fitzinger, daß ein Goldadler in der Wiener Hofburg von 1615 bis 1719 in Gefangenschaft gehalten wurde. Unter den Vögeln sind auch sonst manche, wie Geier, Uhu, Falke, Rabe, Gans, Eiderente, Schwan u. a. m., als langlebig bekannt. Auch andere Tiere, z. B. Schildkröten, sind durch sehr lange Zeit in Gefangenschaft gehalten worden, so lebte *Testudo Daudini* nicht weniger als 150 Jahre in Gefangenschaft und mag im ganzen wohl ein Alter von 300 Jahren erreicht haben. Auch Karpfen, Hecht und Wels sollen ein Alter von über 100 Jahren erreichen. Bei den Meerestieren ist es

schwierig, die Lebensdauer, die sie erreichen können, zu ermitteln. Auch bei ihnen gibt es gewiß sehr langlebige Formen, doch vermag man eine besonders ausgedehnte Lebensdauer vielfach nur aus der außerordentlichen Größe, die manche Individuen erreichen können, zu erschließen. So werden zuweilen Cephalopoden von ganz ungewöhnlichen, riesigen Dimensionen gefangen, die darauf hinzuweisen scheinen, daß diese Tiere, wenn sie nicht vor der Zeit durch äußere Fährlichkeiten ihr Leben einbüßen, ein außerordentlich hohes Alter erreichen können. Bei anderen freilich ist die Lebensdauer wieder sehr kurz, so ist z. B. *Rossia macrosoma Chiaje* nur einjährig. Auch bei fossilen Formen sind einzelne, ganz ungewöhnlich große Überreste beobachtet worden, die auf ein hohes Alter der betreffenden Individuen schließen lassen. Ich erinnere an die Riesenformen mancher Ammonitengattungen: an *Pinacoceras Metternichi* v. Hau, *Ancyloceras gigas* Sow., *Toxoceras plicatile* d'Orb., *Pachydiscus peramplus* Mant. sp. u. s. w. Bei solchen Formen scheint das Alter und die Größe, welche sie erreichen können, ebensowenig einer Grenze zu unterliegen, wie bei den Baumriesen der Pflanzenwelt, bei *Pinus cedrus* L., *Taxodium distichum* L. und *Adansonia digitata*, um nur einige der bekanntesten Beispiele zu nennen.

Man hat aber nicht bloß kurz- oder langlebige Bionten zu unterscheiden, sondern auch die Frage in Erwägung zu ziehen, ob der Tod des Individuums überhaupt eine allgemein verbreitete Erscheinung, eine *conditio sine qua non*, des Lebens wäre. Um die Erörterung dieser Frage hat sich August Weismann schon 1881 durch einen auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg gehaltenen Vortrag und ein später (1884) veröffentlichtes Buch¹⁾ verdient gemacht, in welchen er darlegte, daß man bei den einfacher organisierten Lebewesen nicht im selben Sinne wie bei den höheren von einem Tode des Individuums sprechen könne. Da sich die niedrigeren Lebewesen hauptsächlich durch Teilung vermehren und jedes neue Individuum das Leben ohne

¹⁾ A. Weismann: Über Leben und Tod, eine biologische Untersuchung, Jena 1884.

Unterbrechung fortsetzt, kann man hier von einem natürlichen, nicht durch äußere Ursachen bewirkten Tod gar nicht mehr sprechen und der Tod der Individuen erscheint demnach nicht als eine ursprüngliche, sondern erst durch die höhere Entwicklung herbeigeführte und durch sie bedingte Erscheinung. Gegen die Ansichten Weismanns hat sich zumal Max Hartmann in seiner 1903 gehaltenen und später (1905) in Druck gelegten Antrittsvorlesung ausgesprochen,¹⁾ in welcher er ebenso wie Götte 1883 den natürlichen Tod als eine allgemeine Erscheinung nachzuweisen sucht, die auch den Protozoen eigen ist. Er stützt sich dabei im wesentlichen auf jene Fortpflanzungsweise der Protozoen, bei welcher Restkörper, also Leichenteile, übrigbleiben, die sog. Zerfallteilung, die er an *Amoeba proteus*, an *Spirochaete Ziemanni*, an *Stylo-rhynchus* und bei den Myxosporidien erörtert. Es könne daher die Weismannsche Ansicht von der Lehre der Unsterblichkeit der Protozoen nicht aufrechterhalten werden. Nach Hartmann fällt die Frage nach den inneren Ursachen des natürlichen Todes zusammen mit der Frage nach den Ursachen der Fortpflanzung. Tod und Fortpflanzung sind gewissermaßen nur die negative und positive Seite desselben Problems, das ein Problem der Entwicklung ist. Eine ursächliche Erklärung des natürlichen Todes könne derzeit ebensowenig gegeben werden, wie eine Erklärung der Fortpflanzung. Es sei aber schon ein Fortschritt, wenn man zwei Probleme auf eines zurückführen und in einer bestimmten präzisen Fragestellung zu fassen vermöge. Es sei dies, ganz speziell ausgedrückt, die Frage nach den inneren Entwicklungsbedingungen der einfachen Zweiteilung eines Protisten.

Nun scheint es allerdings, als ob die Vermehrung der Organismen durch Teilung keine unbegrenzte wäre. Maupas stellte fest, daß sich Infusorien nicht unbeschränkt lang züchten lassen, wenn man die Konjugation verhindert, wie dies durch gute Ernährung und ausschließliche Haltung naher Verwandter

¹⁾ Max Hartmann: Tod und Fortpflanzung. Eine biologische Betrachtung, München 1906. — Hier auch ausführliche Literaturangaben über das Todesproblem.

bewirkt werden kann. Er konnte *Stylonychia mytilus* Ehrenbg. durch 316, *Leucophrys patula* Ehrenbg. sogar durch 660 Generationen am Leben erhalten, wobei dieselben unter steter Zerteilung sich vermehrten, aber schließlich gingen die Kulturen doch unter Degenerationserscheinungen zu Grunde. Der Untergang ist jedoch zu vermeiden, wenn man durch Nahrungsentziehung und Zusatz von Individuen einer nicht nahe verwandten Zucht die Tierchen zur Konjugation veranlaßt. Calkins hat die Versuche an *Paramecium caudatum* Ehrenbg. wiederholt und gefunden, daß es möglich war, die nach 120 bis 150 Generationen eintretenden Depressionen in der Zucht durch Änderungen in der Ernährung zu beheben, so daß er in 23 Monaten 742 Generationen züchten konnte, aber schließlich ergab sich dasselbe Resultat wie bei Maupas.

Man hat das Altern der höheren Tiere und den Tod derselben mit der Degeneration und dem Aussterben einer Infusorienzucht mit verhinderter Konjugation verglichen. Auch die vielzelligen Tiere entwickeln sich aus der befruchteten Eizelle durch zahlreiche aufeinanderfolgende Teilungen. Auch hier nimmt nach einer bestimmten Zeit die Teilungsfähigkeit ab, die Zellen werden abgenützt, sie degenerieren und finden keinen Ersatz. Die Alterserscheinungen beim Menschen: das Aufhören der Vermehrung der Epidermiszellen, das Dürwerden der Haut, die Nichterneuerung der Haare, das langsame Heilen der Wunden, das Schwachwerden der Muskeln und das Nachlassen der Sinnes- und Nerventätigkeit, schließlich der Tod können auf die Erschöpfung der Teilungsfähigkeit der Körperzellen zurückgeführt werden. Der Umstand, daß verschiedene Tierarten eine verschiedene Teilungsfähigkeit der Zellen und hiedurch eine größere oder geringere Lebensdauer besitzen, ließe sich in Parallele bringen mit der Erwägung, daß Maupas bei seinen Infusorienkulturen bei verschiedenen Formen die Erschöpfung der Teilungsmöglichkeit nach einer verschiedenen Zahl von Generationen, bei *Stylonychia* nach 316, bei *Leucophrys* aber erst nach 660 Teilungsfolgen wahrnahm.

Auch bei Pflanzen scheint die Vermehrung durch Teilung keine unbegrenzte zu sein, wenngleich hier die ungeschlechtliche Fortpflanzung eine noch größere Rolle spielt als bei den Tieren. In der Kultur der Pflanzen ist die Vermehrung durch Senker oder Ableger, durch Stecklinge u. s. w. neben der Aussaat außerordentlich verbreitet, doch wissen die Gärtner und Landwirte sehr gut, daß die ausschließliche Vermehrung auf erstere Art mit der Zeit eine Degeneration herbeiführt. In der Natur tritt auch hier die Verjüngung durch geschlechtliche Vermehrung ein, wenngleich sie, wie es scheint, erst nach sehr zahlreichen Teilungsvorgängen der Zellen notwendig wird.

In einem Referat über M. Hollrungs Jahresbericht über das Gebiet der Pflanzenkrankheiten, 11. Band: Das Jahr 1908, heißt es: „Die Praktiker vertreten schon seit langem die Ansicht von dem „Altwerden“ bestimmter Pflanzensorten. Die wissenschaftlichen Botaniker treten dieser Ansicht mehr oder weniger scharf entgegen. Schellenberg erörtert diese Frage in für die Praktiker günstigem Sinn. Das Altern kommt nur bei Pflanzen vor, die auf ungeschlechtlichem Wege vermehrt werden, wie Obstbäume, Weinrebe, Kartoffel. Schellenberg betrachtet nun jede „Sorte“ einer solchen Pflanze als ein selbständiges Individuum, identisch mit der Mutterpflanze. Ein neues Individuum kann nur durch Befruchtung geschaffen werden. Die ganze Sorte muß daher die Erscheinung des Alterns annähernd gleichzeitig zeigen. (Nach Beobachtungen des Referenten ist das nicht der Fall. Zuerst altern die Pflanzen, die an den Entstehungsorten der Sorte weiter gezüchtet sind. Durch Überführung von Pflanzen unter neue, verschiedene Existenzbedingungen kann der Sorte vorübergehend neue Lebensenergie zugeführt werden, die das Altern aber nur hinausschieben, nicht verhindern kann.) Unsicherheit des Ertrages, kleine unvollkommene Früchte, Disposition für Erkrankungen sind Zeichen herannahenden Alters.“¹⁾

Auch die Erscheinungen des latenten Lebens müssen an dieser Stelle erwähnt werden. Es gibt Fälle, in welchen

¹⁾ Biologisches Zentralblatt, XXX. Bd., 1910, Nr. 21, S. 720.

an organischen Körpern keine Spur von Lebenstätigkeit, kein Stoffwechsel beobachtet werden kann, und doch sind sie nicht tot. Völlig trockene Pflanzensamen wurden in ein Glasrohr eingeschlossen, dieses luftleer gemacht und zugeschmolzen. Nach Monaten war im Glasrohr keine Spur von Kohlensäure nachweisbar. Die Samen aber keimten, als sie ausgesät wurden, hatten also die Lebensfähigkeit vollkommen bewahrt. Rädertiere (*Rotatoria* oder *Rotiferi*) bewahren in vollkommen trockenem Zustand durch lange Zeit ihre Lebensfähigkeit und kommen wieder befeuchtet in kurzer Zeit zu neuem Leben. Bei Bärtierchen (*Macrobiotus*) wurde ein Erwachen aus dem latenten Leben nach drei Jahren, bei den Weizenälchen (*Tylenchus scandens* Schn.) nach noch längerer Zeit — nach einem Berichte sogar noch nach 27 Jahren — beobachtet, ebenso können viele auf Felsen wachsende Lebermoose, Flechten und Algen vollkommen austrocknen, ohne dadurch das Leben einzubüßen. *Selaginella lepidophylla* Spring. wird ebenfalls während der monatelangen, regenlosen Sommer der mexikanischen Hochebenen vollkommen lufttrocken, erwacht aber befeuchtet wieder zu neuem Leben. Außerordentlich groß ist die Lebensfähigkeit der niedrigsten Organismen. Ihre Sporen halten weitgehende Temperaturerhöhungen und -erniedrigungen durch lange Zeit ohne Schaden aus, und Svante Arrhenius glaubt bekanntlich, daß solche Keime durch den Strahlungsdruck von einem Weltkörper zum anderen gelangen und überallhin Leben verbreiten können und vertritt so die 1865 von H. E. Richter aufgestellte Theorie der „Pauspermie“, wenn auch in veränderter Form. Ausgehend von Flammarions Ansichten über die Mehrheit der bewohnten Welten, nahm Richter an, daß Samen von einer anderen Welt zur Erde gelangen können und verwies dabei auf den Kohlengehalt der Meteoriten. Wohl mit Recht tritt Arrhenius gegen die — übrigens von so hervorragenden Physikern, wie Lord Kelvin geteilte — Annahme, daß die Meteoriten die Vehikel der Verbreitung des organischen Lebens im Weltall sein könnten, entgegen, indem er auf die anorganische Natur des in ihnen enthaltenen Kohlenstoffes hinweist und betont,

daß die Meteoriten bei ihrer Ankunft auf der Erde oder einem anderen Planeten so sehr erhitzt werden, daß die etwa von ihnen mitgebrachten Keime jedenfalls zerstört werden müßten. Hingegen pflichtet er dem Ausspruche Richters bei, daß der Weltenraum werdende, reife und ersterbende Weltkörper enthält, wovon die reifen lebende Organismen beherbergen können. „Wir sehen daher“, sagt Arrhenius, „die Existenz des organischen Lebens in der Welt als ewig an, es ist immer gewesen, hat sich beständig fortgepflanzt, immer in Form von lebenden Organismen, von Zellen und von aus Zellen zusammengesetzten Individuen.“ Für die Möglichkeit der Verbreitung organischen Lebens von einem Weltkörper zum anderen nimmt Arrhenius den Strahlungsdruck in Anspruch, den Euler schon 1746 vermutete und Maxwell 1873 nachzuweisen vermochte. Mit Hinweis auf die durch Lebedeff, Nichols und Hall 1900 und 1901 ermittelte Größe dieser Druckwirkung sucht Arrhenius zu zeigen, daß Dauersporen, wie wir sie von vielen Bakterien kennen, die nur eine Größe von 0.0003 bis 0.0002 mm haben, tatsächlich durch den Strahlungsdruck von einem Weltkörper zum anderen verbreitet werden können.¹⁾ Er erörtert hiezu ausführlich die Widerstandsfähigkeit solcher Sporen gegen Temperaturunterschiede, namentlich gegen große Kälte,²⁾ und gelangt schließlich zu dem Ausspruch: „Auf solche Weise kann das Leben seit ewigen Zeiten von Sonnensystem zu Sonnensystem oder von Planet zu Planet innerhalb desselben Sonnensystems getragen worden sein.“ Es ist klar, daß die durch Arrhenius erweiterte und besser begründete Lehre der Panspermie die Frage nach dem Ursprung des Lebens und der seit Aristoteles so oft behaupteten und geleugneten „*generatio aequivoca*“ umgeht. Es kann nicht meine Aufgabe sein, an dieser Stelle auf die Erörterung solcher, nach dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens nicht zu lösender Fragen einzugehen, ich möchte mich auf die Bemerkungen

¹⁾ Svante Arrhenius: Das Werden der Welten, übersetzt von L. Bamberger, Leipzig 1908, Seite 199.

²⁾ Svante Arrhenius, a. a. O. S. 201.

kung beschränken, daß Arrhenius selbst an anderer Stelle zwar an der Verbreitung von Dauerkeimen von einem Weltkörper zum anderen durch Strahlungsdruck festhält, aber doch die Möglichkeit zugibt, daß das Leben unter besonderen Umständen auf einem Weltkörper von neuem entstehen könne.

Als man die Erscheinungen des Lebens lediglich durch die Annahme einer besonderen Kraft erklären zu können vermeinte, mußte man dieser, welche sich auch sonst angeblich von den physikalischen und chemischen Kräften wesentlich unterschied, die besondere Eigenschaft zuerkennen, daß sie bei der Fortpflanzung sich erhöhe, beim Tode aber vergehe. Es mag überflüssig sein, darauf einzugehen, wie zu verschiedenen Zeiten und von verschiedenen Forschern die „Lebenskraft“ definiert und aufgefaßt wurde, wie man sie der Seele verglich oder ihr selbst gleichsetzte oder in ihr eine unwägbare Materie vermutete, die alle Teile eines organischen Körpers durchdringe; — es mag genügen, die Auffassung der Lebenskraft durch Johannes Müller mit wenigen Worten anzudeuten. Für diesen hervorragenden Physiologen ist die organische Kraft oder Lebenskraft eine zweckmäßig aber unbewußt sich äußernde, blinder Naturnotwendigkeit unterliegende Schöpfungskraft, die nicht mit den allgemeinen Naturkräften, wie Wärme, Licht, Elektrizität, identisch ist. Die Zusammensetzung der organischen Substanz wird durch die Lebenskraft bewirkt, indem die Materie durch diese Kraft zweckmäßig verändert wird. Die Lebenskraft ist der Steigerung fähig, sie multipliziert sich bei der Fortpflanzung in der Keimbildung und geht so auf die Nachkommen über, sie ergießt sich gleichsam in einem Strome von den produzierenden Teilen aus in immer neu produzierte. Die organische Kraft bewirkt bei der Entwicklung des Keimes die Formbildung und schafft die Harmonie der zum Ganzen notwendigen Teile. Beim Sterben aber scheint die organische Kraft zu Grunde zu gehen. Dieses Vergehen der organischen Kraft im Tode und anderseits ihre Multiplikation bei der Fortpflanzung bereitet der Erklärung große Schwierigkeiten. Johannes Müller meinte die Erklärung darin zu finden, daß die organische

Kraft fortwährend durch Ernährung regeneriert werde, während sie beim Tode ihr Ende durch Auflösung in die allgemeinen natürlichen Ursachen finde. Für ihn ist die organische Kraft die Endursache des organischen Wesens und: „Organisches Wesen, Organismus ist die faktische Einheit von organischer Schöpfungskraft und organischer Materie.“

Solche vitalistische Anschauungen wurden wesentlich erschüttert durch die allmählich sich entwickelnde Erkenntnis, daß die Vorgänge im Organismus denselben Gesetzen unterliegen wie jene außerhalb desselben. Während man zuerst meinte, daß organische Verbindungen nur im lebenden Körper gebildet werden können und Goethe noch Mephistopheles sagen läßt:

„*Eu cheiresin naturae* nennt's die Chemie,
Spottet ihrer selbst und weiß nicht wie.“

hat man, seitdem es Wöhler 1828 gelang, zum erstenmal einen organischen Stoff, den Harnstoff, aus anorganischer Materie aufzubauen, gelernt, unzählige andere organische Verbindungen im Laboratorium herzustellen, und wenn auch noch wenige, wie die kompliziert gebauten Eiweißkörper, den emsigen Bemühungen der Chemiker noch hartnäckigen Widerstand leisten, so ist doch zu hoffen, daß auch dieser sich auf die Dauer nicht als unüberwindlich herausstellen wird. Den Todesstoß erhielt aber der Vitalismus durch das von Robert Mayer gefundene Gesetz der Erhaltung der Energie, das gerade an lebenden Wesen zuerst erkannt und nachgewiesen wurde. Jene Schwierigkeit der Erklärung der Multiplikation der Lebenskraft bei der Fortpflanzung und ihres Erlöschens beim Tode, die Johannes Müller zu umgehen suchte, wurde nun zur Unmöglichkeit und die meisten Physiologen und Biologen gehen gegenwärtig von der Überzeugung aus, daß alle Lebenserscheinungen sich in physikalisch-chemische Prozesse auflösen lassen, die eben denselben Gesetzen unterliegen, wie sie außerhalb der Organismen bestehen, und es ist sicher, daß, wenn auch die Rätsel des Lebens heute noch keineswegs vollkommen gelöst sind, doch diejenigen zweifellos am meisten zur endlichen Lösung derselben beitragen

werden, welche von der Überzeugung ausgehen, daß alle Lebensvorgänge nach denselben Gesetzen verlaufen wie die Vorgänge in der anorganischen Natur und sonach eine kausale Erklärung der Lebenserscheinungen auf Grund dieser Gesetze anstreben. In diesem Sinne hat man in neuerer Zeit viel Gewicht auf Erscheinungen gelegt, die an anorganischen Körpern beobachtet wurden und in hohem Grade an Vorgänge erinnern, die man sonst nur an organischen Wesen wahrzunehmen gewohnt ist. Solche Erscheinungen kannte man bereits im beschränkten Grade im Wachsen und Ausheilen der Kristalle, in weitaus höherem aber konnte man sie an den „flüssigen Kristallen“ wahrnehmen, wie O. L e h m a n n dargelegt hat.¹⁾ Handelt es sich dabei auch nicht um Lebensvorgänge selbst, so konnten doch diesen außerordentlich ähnliche Erscheinungen beobachtet werden. L. P l a t e sagt geradezu von den flüssigen Kristallen, daß sie sich bewegen, sich teilen, durch Intussuszeption wachsen, einander auffressen, miteinander kopulieren und alle möglichen Erscheinungen zeigen, die wir sonst nur bei Lebewesen beobachten. Dabei sind es aber richtige Kristalle. Sie sind tot, aber sie zeigen schon eine große Fülle der Eigenschaften, die man sonst als charakteristisch für die Lebesubstanz ansieht.“²⁾ E. W a s m a n n hat allerdings gegen P l a t e betont, daß flüssige Kristalle keinen Übergang zwischen anorganischer und organischer Substanz bilden, da die Ähnlichkeit ihrer Bewegungserscheinungen mit jenen der niedersten Organismen eine rein äußerliche sei und lediglich auf chemisch-physikalischen Zustandsänderungen beruhe. Es wäre deshalb Phantasie, von einem Fressen, Kopulieren u. s. w. dieser Gebilde im wirklichen Sinne zu reden.³⁾ L e h m a n n selbst ist jedoch in neuerer Zeit nochmals auf dieses

¹⁾ O. Lehmann: Flüssige Kristalle und die Theorien des Lebens Leipzig 1906.

²⁾ L. Plate: Ultramontane Weltanschauung und moderne Lebenskunde, Orthodoxie und Monismus, Berlin 1907, S. 57.

³⁾ E. Wasmann: Der Kampf um das Entwicklungsproblem in Berlin. 1907. S. 66.

Problem zurückgekommen.¹⁾ Er bemerkt, nachdem er die vorzügliche Eignung des Ammoniumoleats, des Cholesteryl-oleats und zumal des Lezithins für das Studium der flüssigen Kristalle erörterte: „Es ist vielleicht kein Zufall, daß diese drei hervorragenden Beispiele von Stoffen, welche in flüssigen Kristallen auftreten, Bestandteile des Protoplasmas sind und daß alle drei mit Wasser, in welchem sie unlöslich sind, sogenannte Myelinformen bilden können, deren Wachstum in mancher Hinsicht an das der Organismen erinnert.“ Auf die Ähnlichkeit der Myelinformen mit niedrigsten Lebewesen hatte Lehmann schon 1907 hingewiesen, nun aber betont er, daß nach den neuesten Ergebnissen die Myelinformen geradezu als künstliche Zellen mit flüssig-kristallinischer Haut betrachtet werden können. Er verwahrt sich gegen die durch Mißverständnis ihm zugeschriebene Meinung, es handle sich bei den scheinbar lebenden Kristallen um wirkliche Lebewesen, betont aber, daß zwischen ihren Bewegungsvorgängen und jenen der Lebewesen kein essentieller Unterschied bestehe. Gegen Roux, nach welchem zu einem Lebewesen vor allem die Fähigkeit der Assimilation und Dissimilation gehöre, erinnert Lehmann an die Existenz des latenten Lebens, d. h. eines solchen ohne Stoffwechsel, ferner an die Erscheinung der Nekrobiose. Auf seine weiteren Ausführungen, welche sich auf die anzustrebende physikalische Erklärung der Bewegungserscheinungen bei Organismen, auf die vielleicht mögliche künstliche Herstellung eines Motors, der in gleicher Weise wie ein Lebewesen chemische Energie direkt in mechanische verwandle, wie auf das Problem der Urzeugung beziehen, soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Das Wesen des Lebens — wie übrigens auch der Materie — ist uns allerdings heute noch keineswegs vollkommen klar; wenn es auch an physikalischen Theorien des Lebens nicht mangelt. Als eine der neuesten mag jene von F. Auerbach erwähnt sein, die das Leben als eine Ausnahme von dem

¹⁾ O Lehmann: Scheinbar lebende Kristalle. Biologisches Zentralblatt. XXVIII. Bd. N. 15, 16, August 1908.

sonst allgemein geltenden Satz der „*Entropie*“ erklärt.¹⁾ Auerbach läßt den Begriff „Stoff“ fallen zu Gunsten des Begriffes „Energie“ — wie dies bereits durch Ostwald geschah —, das erste Grundgesetz ist nach ihm, wie nach allen Physikern, das Gesetz von der Erhaltung der Energie. Alle Vorgänge aber haben die Tendenz des Ausgleiches der Unterschiede und sonach die Tendenz, die Energie zu zerstreuen, zu „entwerten“, wie Auerbach sagt. Die Energie im Weltall findet sich teils im freien, teils im gebundenen Zustand, nur in ersterem ist sie wirkungsfähig. Die Tendenz im Weltprozeß ist fortwährende Verminderung des freien Anteils der Energie und die Umwandlung derselben in gebundene, ein Vorgang, den Auerbach mit Clausius als „Entropie“ bezeichnet. Für die Umwandlung der gebundenen in freie Energie aber prägt Auerbach die Bezeichnung „Ektropie“. Die Tendenz der Natur gehe also auf fortwährende Steigerung der Entropie auf Kosten der Ektropie (zweiter Hauptsatz der Wärmelehre nach Clausius). Wenn dieses Gesetz aber für das Weltganze auch unabänderlich gelte, so gebe es — meint Auerbach — doch Ausnahmen für einzelne Teile des Ganzen; in Teilsystemen könne, was er an dem Beispiel einer aufgezogenen Uhr erläutert, auf Kosten anderer Teile die Ektropie zunehmen. Nun gebe es in der Natur eine Organisation, welche der fortwährenden Zerstörung der Energie, der Tendenz ihrer „Entwertung“ entgegenarbeite: das Leben. Durch dieses werde der Entwertungsprozeß des Weltalls verlangsamt, eventuell bis zu einem Grade, der zu einem Gleichgewicht der entwertenden und wertsteigernden Kräfte führe.

J. Rosenthal hat in einer Kritik der Auerbachschen Schrift erörtert, daß mit der Bezeichnung „Ektropie“ für die Vorgänge in der Pflanzenwelt, bei welchen unter Mitwirkung des Chlorophylls und unter Einwirkung des Sonnenlichtes kohlenstoffhaltige, brennbare Substanzen abgelagert werden, für die Theorie des Lebens eigentlich nichts gewonnen

¹⁾ F. Auerbach: Ektropismus oder die physikalische Theorie des Lebens, Leipzig 1910.

wird.¹⁾ Rosenthal hebt auch mit Recht hervor, daß die kinetische Energie der Sonnenstrahlen, welche bei der Arbeitsleistung der Pflanzen nur vorübergehend in potentielle Energie umgewandelt wird, schließlich doch in der Form von Wärme Zerstreuung findet. Gegen die Meinung aber, die Rosenthal in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der Physiker ausspricht, daß wir es überall im Weltgeschehen mit einer Vermehrung der Entropie zu tun haben, mag an die gegenteilige Ansicht von Svante Arrhenius erinnert werden. Dieser erörtert den geistreichen Gedanken Maxwells, der ein von einem Gas gleicher Temperatur gefülltes Gefäß durch eine Wand geteilt sein läßt, die so kleine Löcher besitzt, daß durch jedes auf einmal nur ein einziges Gasmolekül hindurchgehen kann. An jedem Loch aber sitzt ein Dämon, der die Molekel mit größerer als der Durchschnittsgeschwindigkeit nach der einen, die mit kleinerer nach der anderen Seite hindurchläßt, anderen aber den Weg sperrt. Demnach müßten allmählich alle Molekel mit größerer Geschwindigkeit in der einen, die mit kleinerer in der anderen Abteilung sich sammeln, mit anderen Worten, es ginge Wärme, die ja in der Bewegung der Moleküle besteht, von der sich abkühlenden Seite zu der sich erwärmenden und die Entropie sinkt, Arrhenius zeigt nun, daß dieser von Maxwell erdachte Fall in der Natur ein Analogon hat und der Haushalt der Nebelflecke wesentlich von jenem der Sonnensysteme verschieden ist. Bei den ersteren wird alle von den heißen Himmelskörpern ausgehende Strahlung angesammelt; in die Nebelflecke einwandernde Himmelskörper kondensieren die Gase ihrer Umgebung, erhalten dabei höhere Temperatur und die Umbildung eines Spiralnebels zu einem Sonnensystem vollzieht sich unter beständigem Sinken der Entropie. Das Uhrwerk des Weltsystems kann also fortwährend im Gang bleiben, ohne daß es abläuft, denn während die Energie bei Körpern, die sich im Sonnenstadium befinden, sich verschlechtert, verbessert sie sich bei jenen, die dem Nebelfleckenstadium angehören.

¹⁾ Biologisches Zentralblatt, XXX. Bd, 1910, Nr. 19.

Die durch Arrhenius vertretene Ansicht, daß das Weltganze seinem Wesen nach stets so war, wie es jetzt ist, und Materie, Energie und Leben nur Form und Platz im Raume gewechselt haben, findet eine wesentliche Bestätigung in der Tatsache, daß wir neben den zahllosen Sonnen auch Nebel in den verschiedensten Stadien der Entwicklung sehen, und die Sonnen selbst teils als jugendliche, teils als gealterte Körper erkannt werden können.

Doch kehren wir von dieser Abschweifung ins Universum wieder zu dem uns beschäftigenden Problem des Lebens auf unserer Erde zurück. Man ist demselben nicht bloß durch Untersuchung der Lebensvorgänge und ähnliche Erscheinungen bei anorganischen Körpern, sondern auch durch philosophische Erörterungen näher getreten. So hat A. Cohen-Kysper es versucht, ausgehend von den Prinzipien der Mechanik von Heinrich Hertz, die Grundlagen einer „Vitalmechanik“ zu entwickeln.¹⁾ Er gelangt dabei zu dem Resultat, daß die teleologische Betrachtung der Natur auch hinsichtlich der Lebewesen durch eine mechanische ersetzbar ist. Einen wesentlichen Fortschritt in der Betrachtung des Problems begründet meines Erachtens dabei die Aufstellung des Begriffes „katechetische Energie“ (von *κατεχειν* erhalten) durch Cohen-Kysper. Infolge der Einwirkung der den vitalen Systemen eigenen katechetischen Energie können diese Systeme als solche erhalten bleiben, während sie durch äußere Einwirkungen verändert werden. Cohen-Kysper bringt so das Verhalten der vitalen Systeme unter ein allgemeines mechanisches Gesetz. Es würde zu weit führen, hier eine vollständige Analyse seiner Ausführungen zu geben, es mag genügen, darauf hinzuweisen, daß Cohen-Kysper auch die Variabilität der organischen Formen als eine Folge der katechetischen Energie darlegt. Diese ist die eine Komponente einer jeden katechetischen Veränderung, während die äußeren Komponenten variabel sind. Seit langer Zeit hat man bereits alle Vor-

¹⁾ A. Cohen-Kysper: Versuch einer mechanischen Analyse der Veränderungen vitaler Systeme, Leipzig 1910.

gänge des Lebens, alle Veränderungen des Tier- und Pflanzenkörpers auf das Bestreben zurückgeführt, das Individuum und die Art zu erhalten. Es darf wohl als ein Verdienst Cohen-Kypers bezeichnet werden, daß er nicht bloß diesem Erhaltungsprinzip eine gute Bezeichnung gegeben, sondern auch gezeigt hat, welche Bedeutung demselben in der Vitalmechanik zukommt.

Versuchen wir, die neueren Anschauungen, welche die Existenz einer besonderen „Lebenskraft“ in Abrede stellen, auf Broccis Erklärung des Aussterbens der Arten anzuwenden. Diese Erklärung besagt dann eigentlich so viel, daß die Ursache des Erlöschens mancher Formen in ihnen selbst gelegen ist. Ebensowenig wie wir für den individuellen Tod ein Erlöschen einer rätselhaften Lebenskraft annehmen müssen, sind wir gezwungen, für das Aussterben der Arten, Gattungen und der größeren Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches, die im Laufe der geologischen Entwicklungsgeschichte des Planeten erloschen sind, ein Aufhören einer geheimnisvollen Kraft vorzusetzen, die durch bestimmte Zeit das Entstehen, die Entwicklung und das Aufblühen gestattete, um dann das Alter und Aussterben zu bedingen.

Es gibt Arten und Gattungen, die durch sehr lange Zeit fast unverändert persistierten. Manche Formen haben anscheinend seit jener Zeit, in welcher sie zum erstenmal in uralten paläozoischen Formationen erschienen, bis auf den heutigen Tag ohne wesentliche Veränderungen angedauert, ich nenne als Beispiele nur *Lingula* und *Rhynchonella* unter den Brachiopoden, *Nucula* unter den Pelecypoden, *Natica* unter den Gastropoden, *Nautilus* unter den Cephalopoden. Zweifellos danken diese Formen ihre Persistenz dem Umstand, daß ihnen durch geänderte Lebensbedingungen oder durch die Konkurrenz anderer Formen niemals eine Anpassung aufgezwungen wurde, welche sich im Verlaufe der Zeit zuerst nützlich und das Aufblühen und die Verbreitung fördernd, dann aber bei geänderten Verhältnissen wieder als schädlich und geradezu vernichtend erwiesen hätte. Es gibt auch unter den Arthropoden und Vertebraten solche langlebige Formen, es mag diesbezüglich an

Limulus, *Accipenser*, *Ceratodus* und *Hatteria* erinnert werden. Ihr Ausdauern darf nicht wohl einer ganz besonderen Lebenskraft, sondern nur dem Umstand zugeschrieben werden, daß ihre Organisation Lebensbedingungen angepaßt ist, die sie seit ihrem ersten Erscheinen stets in ähnlicher Weise vorfanden, so daß sie bis heute ausdauern konnten. Eine Reptilienurform, wie *Hatteria*, von mäßiger Größe und leicht erfüllbaren Lebensbedingungen konnte sich zumal dann, wenn sie durch günstige Umstände dem Konkurrenzkampfe entrückt war, bis heute erhalten, während zahlreiche durch Anpassung an verschiedene äußere Bedingungen und natürliche Auslese hochgezüchtete Reptiliengruppen, bald nachdem sie die größte Mannigfaltigkeit und ungeheure Körperdimensionen erlangt hatten, der Vernichtung anheimfielen. Ob deshalb aber *Hatteria* heute im stande wäre, bei geänderten Lebensbedingungen sich diesen leicht anzupassen und dann in fernerer Zukunft vielleicht hoch veränderte Nachkommen entstehen zu lassen, bleibt freilich zweifelhaft. Man könnte voraussetzen, daß eine Form, die durch sehr lange Zeit ihre ursprünglichen Eigenschaften bewahrt hat, nicht im stande wäre, dieselben, die gewissermaßen eingerostet seien, zu ändern. Erfahrungen, die man an anderen, gleichfalls wenig umgemodelten, ursprünglichen Typen gemacht hat, sprechen allerdings dafür, daß solchen eine größere Plastizität und Anpassungsfähigkeit innewohnt, als hochgradig differenzierten. Ich möchte da an die Versuche mit Urodelen erinnern, die gewiß nicht als eine moderne, sondern als eine den paläozoischen „Urvierfüßern“ (*Eotetrapoda*, wie H. Credner treffend die Stegocephalen nannte) nahestehende, ursprüngliche Gruppe zu betrachten sind, wenn wir auch nahezu keine Vertretung der Urodelen aus mesozoischen Formationen kennen. So gelang es bei *Triton* durch Änderung der äußeren Lebensbedingungen (Zurückhalten der Larven im Wasser) in relativ kurzer Zeit nicht nur Veränderungen in der äußeren Erscheinung, sondern selbst im Skelettbau (Vermehrung der Wirbelzahl) zu erzielen. Es scheint mir wahrscheinlich, daß länger fortgesetzte Züchtungsversuche bei Urodelen (*Hatteria* dürfte dafür ein leider kaum erreichbares Objekt bilden) eine

weitgehende Anpassungs- und Umgestaltungsfähigkeit der primitiven Formen erweisen könnten. Man könnte so einen unmittelbaren Beweis für Copes „*Doctrine of the unspecialized*“ gewinnen, worauf wir an anderer Stelle zurückzukommen haben.

Im vorigen Abschnitt wurde gezeigt, daß namhafte Paläontologen zu Brocchis Ansicht über das Aussterben in sehr verschiedener Weise Stellung nahmen, wir sahen, daß ein so lebhafter Anhänger der Deszendenzlehre, wie Carl Vogt, Brocchis Meinung teilte, während sie Neumayr zurückwies. K. A. v. Zittel läßt sie, obgleich nur in beschränktem Umfang, gelten. Er sagt: In manchen Fällen scheint lediglich Senilität den Untergang gewisser Formen verursacht zu haben. Sehr alte Stämme gehören meist zu den persistenten und artenarmen Typen. Sie scheinen die Propagationsfähigkeit eingebüßt zu haben und befinden sich, wie das dem Erlöschen nahe Individuum, im Stadium der Altersschwäche.“¹⁾ Auch Depéret hat — obwohl er an einer Stelle seines Werkes eine Bemerkung macht, die sich gegen die vitalistische Auffassung eines vorher bestimmten Aussterbens kehrt (vgl. oben Seite 25) — sich an mehreren Orten, ohne jedoch Brocchi zu nennen, in ähnlicher Weise über das Altern der Stämme geäußert. So spricht er davon, daß die hohe Spezialisierung der Gattungen *Radiolites* und *Hippurites* ein Zeichen für die weit vorgeschrittene Entwicklung oder Senilität dieses Stammes ist.²⁾ Er betont ferner, daß die Aussichten für das Überleben eines Typus in direkter Beziehung zu der Anzahl geeigneter Varietäten stehe, die er hervorbringen könne und daß diese in dem Maße abnehmen, in welchem eine einseitige Ausbildung zunimmt.³⁾ Er verweist auf eine Reihe von Beispielen: Das Erlöschen der Trilobiten, die schon vom Carbon an einen einzigen Zweig, *Phillipsia*, aufweisen, der sich bis ins Perm fort-

¹⁾ K. A. v. Zittel: Grundzüge der Paläontologie, II. Aufl., 1903, S. 15.

²⁾ Ch. Depéret: Die Umbildung der Tierwelt. Deutsch von R. Wegner, 1909, S. 200.

³⁾ Ch. Depéret, a. a. O., S. 221.

setzt, wobei er nur unbedeutende Mutationen oder Variationen hervorbringt, — das Aussterben der Spiriferiden, die gegen das Ende ihres Daseins im Lias nur zwei kleine Gattungen: *Spiriferina* und *Suessia* mit wenig voneinander verschiedenen Formen aufweisen, — die Reduktion der tetrabranchiaten Cephalopoden, die seit dem Ende der Trias nur noch nautilidenförmige Schalen von so einförmigem Typus aufweisen, daß die Paläontologen Mühe haben, die Arten zu unterscheiden, — das Erlöschen der Dinotherien, welche ohne irgend eine andere Variation eine regelmäßige Zunahme der Größe zeigen, so daß jedes andere Merkmal einer Speziesunterscheidung fehlt. Ähnliche Bemerkungen könne man auch bei anderen ausgestorbenen oder auf dem Wege des Aussterbens befindlichen Gruppen, z. B. bei den Paläotherien, Tapiren, Oreodonten, Anoplotherien, Mastodonten, Toxodonten, Hyracoiden, Hyäodonten machen. Übrigens meint Depéret, daß Rosas Gesetz, daß die nach bestimmter Richtung einseitig ausgebildeten Formenreihen dem Aussterben anheimfallen, weil sie nicht mehr im stande sind, genügend zu variieren, in gewissem Sinne einen *circulus vitiosus* darstellte, denn man könnte genau ebenso leicht 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 führt dann aus, daß jeder Stamm eine Art geologischer Laufbahn durchmacht, während der man Phasen der Jugend, der Reife, des Alters oder einer Degeneration unterscheiden kann, wobei letztere das Aussterben der Typen vorbereitet. Er erläutert dies — worauf wir noch an späterer Stelle zurückkommen müssen — an den durch Hyatt unterschiedenen Stadien der Kindheit, der vollen Reife und der Senilität bei den *Nautiloidea*, an den ähnlichen Stadien, welche die Ammoniten sowohl hinsichtlich der Schalengestaltung als der allmählichen Entwicklung der Lobenlinie erkennen lassen, an dem jugendlichen Charakter der unentwickelten Wirbelsäule bei den primären Ganoiden im Gegensatz zu der nach Art der Teleostier verknöcherten bei den geologisch jüngeren Formen, endlich an den primitiven Schädelmerkmalen tertiärer

Säugetiere, denen man andere Stadien mit weiter vorgeschrittener Spezialisierung oder senile Stadien gegenüberstellen könne. Wenn auch manche der von Depéret angeführten Beispiele, wie noch zu zeigen sein wird, keineswegs einwandfrei sind, müssen wir ihm doch darin beipflichten, daß die Lebensdauer der Stammesreihen keineswegs unbegrenzt ist, sondern jeder Stamm mit für ihn eigenartiger Geschwindigkeit zu Mutationen von beträchtlicher Körpergröße und weitgehender Spezialisierung führt, welche schließlich aussterben, ohne Nachkommen zu hinterlassen. Sobald ein Stamm durch Aussterben verschwindet, wird er gewissermaßen durch einen anderen abgelöst, der sich bis dahin langsamer entwickelt hat und der nun seinerseits die Phasen der Reife und des Alters durchläuft, bis er erlischt.“¹⁾

G. Steinmann, der ebenso wie Weismann annimmt, daß die Lebensdauer der Stammreihen unbegrenzt ist, hat sich selbstverständlich auch gegen die Broccchische Ansicht von dem Erlöschen der Arten aus Altersschwäche ausgesprochen. Schon 1899 sagt Steinmann bei Besprechung des Erlöschens zahlreicher mesozoischer Sauriergruppen: „Es bleibt aber noch eine letzte Erklärung, die man für die Fälle plötzlichen Erlöschens großer Formenkreise mit ruhmreicher Vergangenheit in Bereitschaft hält, das natürliche Ableben aus Altersschwäche. Hier wird die begrenzte Lebenszeit des Individuums auf den ganzen Stamm übertragen. Es fragt sich aber, ob das überhaupt zulässig ist? Ich möchte die Frage verneinen, da die Ursache, welche der individuellen Lebensdauer bei den Organismen eine Schranke setzt, die Summierung der unvermeidlichen Schädlichkeiten durch die normale Lebenstätigkeit auf die Reihenfolge der Generationen zweifellos keinen Einfluß ausübt.“²⁾ Seither hat allerdings Depéret durch das Zusammenfassen der diesbezüglich von verschied-

¹⁾ Ch. Depéret, a. a. O. S. 225.

²⁾ G. Steinmann: Paläontologie und Abstammungslehre, Rede, gehalten bei der Übernahme des Protektorats der Albert-Ludwigs-Universität in Freiburg i. B. 1899, S. 32.

denen Autoren geäußerten Meinungen gezeigt, daß der Mechanismus des Vorganges beim Aussterben der Arten immer klarer zu Tage tritt und Steinmann hat sich veranlaßt gesehen, gegen diese Ansichten Stellung zu nehmen, freilich ohne eine eingehende Widerlegung zu versuchen, die er wohl deshalb für überflüssig erachten mag, weil er eben kein Aussterben aus natürlichen Ursachen kennen will. „In der neueren Literatur“ — sagt Steinmann 1908¹⁾ — „über den Gang und die treibenden Ursachen der phylogenetischen Entwicklung nehmen Erörterungen über gewisse Eigenschaften der belebten Natur einen breiten Raum ein, die zu einem selbständigen Erlöschen von Tier- und Pflanzengruppen oder von Gattungen oder von Arten führen sollen. Eine aus „natürlichen Ursachen“ hervorgehende Abschwächung der Variabilität, die Erreichung einer gewaltigen Körpergröße, allzuweit gehende Spezialisierung gewisser Organe und ihrer Funktionen oder eine allgemeine natürliche Stammsenilität, bald die eine, bald die andere dieser Ursachen, soll das Erlöschen von Tier- und Pflanzenstämmen verursacht haben und noch verursachen. Ich würde gern in eine Erörterung dieser Eigenschaften der belebten Natur und ihrer Folgen für das Erlöschen der Arten und Stämme eintreten, wenn ich mich in dieser Materie für kompetent halten könnte. Das ist leider nicht der Fall. Mir sind Anzeichen von solchen Eigenschaften weder an heutigen Wesen noch an solchen der Vorzeit jemals entgegengetreten“ — (es ist merkwürdig, möchte ich hier einschaltend bemerken, daß andere Autoren, wie wir oben sahen, sie in einer so großen Zahl von Fällen erkennen und ausführlich erörtern konnten). — „Wohl kenne ich“ — fährt Steinmann fort — „ein Schwanken der Veränderlichkeit, ich glaube auch später Ursachen für eine Zunahme der Veränderlichkeit und Abschwächen der Variabilität in der Geschichte eines Tierstammes aufzeigen zu können, aber einen Rückgang der Variabilität aus nicht ersichtlichen „inneren“ Ursachen, der zum Aussterben hinführte, habe ich nie beobachtet. Daß gewaltige Körpergröße

¹⁾ G. Steinmann. Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, Leipzig 1908, S. 38 und 39.

das Verschwinden einer Tier- oder Pflanzenform herbeigeführt hätte, ist mir in keinem einzigen Falle bekannt geworden; im Gegenteil beweist mir die Existenz der Wale, Elefanten, Giraffen, Boas, der Lessonien, Eukalypten, Sequoia u. s. w., die nicht durch natürliche Vorgänge, höchstens bei einigen durch das Eingreifen des Menschen bedroht erscheint, daß ungewöhnliche Größe kein Hindernis für das Fortbestehen von Tieren und Pflanzen, weder auf dem Festlande noch im Meere bildet.“ — (Hier wäre nun zu bemerken, daß Steinmann aus dem Grunde das Aussterben der gewaltigen Dinosaurier, Ichthyosaurier, Plesiosaurier und Pythonomorphen leugnet, weil er glaubt, daß die ersteren auch heute noch in landbewohnenden Säugern und in Gestalt von Vögeln, die Ichthyosaurier als Delphine, die Plesiosaurier als Pottwale und die Pythonomorphen als Bartenwale fortleben. Es wird in einem späteren Abschnitt meine Aufgabe sein, zu zeigen, daß diese Annahmen sowie manche andere über die Persistenz ausgestorbener Stämme, z. B. der Dinoceraten, die Steinmann als Walrosse fortleben läßt, aus anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Gründen unzulässig sind.) — „Auch gelten mir“ — sagt Steinmann — „Elefanten, Nilpferde, Strauße, Schlangen, Lungenfische, Einsiedlerkrebse, Kakteen, Balanophoren u. s. w. für ebensosehr oder ebensowenig spezialisierte Wesen, wie irgend welche ausgestorbenen; aber sie prosperieren doch, wo der Mensch sie nicht stört. Und weit davon entfernt, in der belebten Natur irgendwo die Ansichten einer beginnenden Senilität gefunden zu haben, sehe ich, daß sich das Leben, in welcher Form und Äußerung es auch bestehen möge, immer und überall durchsetzt, unsterblich ist, wo brutale Gewalt es nicht abtötet. Der einzige Trost dafür, daß ich in der Natur jene immanenten Schwächen nicht sehen kann, liegt für mich darin, daß ich diesen Mangel an Findigkeit mit Forschern von Namen und Verdienst teile, Lamarck, Neumayr, Weismann u. a. m.“

In bezug auf die Nennung der drei zuletzt angeführten Autoren, die angeblich Steinmanns Ansichten teilen, muß bemerkt werden, daß Neumayr lediglich, wie wir im vorher-

gehenden Abschnitt sahen, die Brocchische Erklärung vom Altern und Aussterben der Stämme als vitalistisch abgelehnt hat, daß aber gerade er das Aussterben zahlreicher Gruppen eingehend erörtert, die Ursachen prüft, welche dasselbe herbeigeführt haben können, den Kampf ums Dasein als eine dieser Ursachen ausdrücklich anerkennt und betont, daß bei manchen uns unerklärbaren Fällen des Aussterbens wir aus dem Grunde die Ursache derselben nicht enträtseln können, weil uns die biologischen Verhältnisse der ausgestorbenen Formen, z. B. der Nummuliten, der Rudisten u. a., unbekannt sind, wir also auch ihre Besieger im Konkurrenzkampfe als solche nicht zu erkennen vermögen, obwohl uns vielleicht ihre Reste in Menge in den Schichten der Erdrinde erhalten blieben. Es mag überflüssig erscheinen, darüber eine Meinung zu äußern, aber bei der Verschiedenheit der sonstigen Ansichten Neumayrs einer, Steinmanns und Weismanns anderseits, möchte ich der Vermutung Raum geben, daß Neumayr die Ansichten von Cope, Rosa und Depéret über die Ursachen der Verringerung der Variabilität und sohin des Aussterbens der Formen kaum abgelehnt hätte, da sie eben eine mechanische, kausale Erklärung des Aussterbens geben, während er sich lediglich gegen die vitalistische Auffassung des Problems wandte, die aber, wie wir gesehen haben, mit der Brocchischen Idee von der begrenzten Lebensdauer der Stämme keineswegs untrennbar zusammenhängt.

Es wurde oben bereits erwähnt, daß der Tod des Individuums keine ursprüngliche Einrichtung ist. Nach den bereits angeführten Schriften Weismanns und einem später von ihm veröffentlichten Aufsätze,¹⁾ in welchem er gegen die Einwendungen Gött es in dessen Abhandlung „über den Ursprung des Todes“ und Möbius' in seiner Schrift „Das Sterben der einzelligen und der vielzelligen Tiere“ Stellung nimmt, wären die einzelligen Formen unsterblich und der natürliche Tod nur den Metazoen eigen. In seiner Abhandlung über die Dauer des Lebens hat Weismann gezeigt, daß die-

¹⁾ A. Weismann: Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biologisches Zentralblatt, IV. Bd. N. 21 und 22.

selbe genau den Lebensbedingungen angepaßt ist, daß sie im Laufe der Artenbildung je nach den Lebensbedingungen der Art verlängert oder verkürzt werde, kurz, daß sie durchaus als eine Anpassung an die Bedingungen des Lebens erscheint.¹⁾ So wie der Tod der Individuen im Sinne der Weismannschen Auffassung eine Anpassungserscheinung darstellt, die nur den höher entwickelten Lebewesen eigen ist, so können wir auch im Sinne Brocchis das Aussterben der Arten, Gattungen und höheren Gruppen als eine Entwicklungserscheinung betrachten, die von der Anpassung der Lebewesen an ihre Existenzbedingungen abhängig ist. Würden die Lebewesen auf dem Zustand der Einzelligkeit verblieben sein, so würde die Erscheinung des natürlichen Todes nicht zur Entwicklung gekommen sein, und nur die Weiterentwicklung des organischen Lebens bedingte neben der Erscheinung des natürlichen Todes des Individuums, auch das Erlöschen der Arten, Gattungen u. s. w., die auch nach eingehend zu erörternden Gründen innerer und äußerer Natur aussterben mußten, weil sie den Lebensbedingungen nicht mehr entsprechen, sich ihnen nicht mehr anpassen konnten. So wie der individuelle Tod erscheint auch das Aussterben in der Entwicklung der Lebewesen begründet und auch von diesem Gesichtspunkte aus der Vergleich Brocchis zwischen der Lebensdauer und dem Tod eines Individuums einerseits, der Verbreitung in den geologischen Zeiträumen und dem Aussterben anderseits vollkommen zutreffend.

¹⁾ A. Weismann: Dauer des Lebens, Jena 1882, S. 17 und f.

III.

Copes »*Doctrine of the unspecialized*«

und

Rosas »*legge della variazione progressivamente ridotta*«

Aussprüche von Marion und Saporta 1881, von Emery 1893. — Copes Abhandlung: Primary factors of organic evolution 1896. — Die Phylogenie des Menschen das beste Beispiel für das Gesetz der Nichtspezialisierung. — Copes Anaptomorphus und der *Homo Heidelbergensis*. — Die Bedeutung des Copeschen Gesetzes für das Aussterben der Arten, Gattungen und größeren Gruppen. Zustimmung Äußerungen von K. A. v. Zittel und Ch. Depéret; Ablehnung durch G. Steinmann. — D. Rosas: legge della variazione progressivamente ridotta 1899. Die Beschränkung der Variation die Ursache des Aussterbens. — Copes Doctrine of the unspecialized entspricht nahezu dem Rosaschen Gesetze, das weitere Geltung hat und sich auch auf Formen erstreckt, die im Sinne Copes nicht als spezialisiert bezeichnet werden können. — Das von Rosa angeführte Beispiel des Aussterbens der hochspezialisierten Panzerorganoiden kann auch anders gedeutet werden. Steinmanns Auffassung der Störche als ungepanzerte Nachkommen. — Die Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung. — Ausnahmen von der Regel.

Der Grundgedanke der Regel, mit welcher wir uns zu beschäftigen haben, ist — wie bereits im ersten Abschnitt (S. 32) erwähnt — schon 1855 von Wallace ausgesprochen worden, der sich dahin äußerte, daß bei der Veränderung der Bevölkerung die Erde jedesmal, wenn eine der höheren Gruppen ganz oder teilweise verschwand, die primitiveren Formen den geänderten Bedingungen besser widerstanden und den Ausgangspunkt für neue Rassen gaben. Die Beschränkung der Variation haben auch Marion und Saporta Ausdruck gegeben, indem sie, anknüpfend an den von Gaudry ausgesprochenen Satz, nach welchem die höheren Formen viel rascher variieren als die niedrigeren, erörtern, daß die Variationen schließlich immer geringfügiger werden: „L'être se transforme ainsi d'autant plus rapidement qu'il acquiert un plus haut degré de supériorité organique; mais en se transformant il se complique forcément, et cette complexité le conduit soit à se fixer à l'aide de l'adaptation, dans une direction désormais déterminée, soit à subir une suite plus ou moins longue de modifications graduellement obtenues, mais d'une importance sensiblement décroissante, dès que de la souche on passe aux dernières ramifications de chaque groupe pris en particulier. Les modifications finissent pour ne plus être alors que de variations de détail, et c'est ainsi que se caractérisent la plupart des formes auxquelles nous appliquons le nom d'espèces, jusqu'à ce que de subdivision en subdivision on parvienne finalement aux simples individualités, elles mêmes diversifiées de manière à n'être jamais absolument identiques.“¹⁾

Dieses Erlöschen der Variabilität führt jedoch schließlich zur Nichtanpassungsfähigkeit der extremen Formen, welche von so zahlreichen Autoren hervorgehoben wurde und zweifellos ein wesentlicher Grund des Aussterbens derselben ist. Es

¹⁾ Marion et Saporta: L'évolution du règne végétal, Paris 1881, zitiert nach D. Rosa.

wurde bereits in der Übersicht der Entwicklung der Ansichten über das Problem des Aussterbens zahlreiche Ansprüche gedacht, welche sich auf das Erlöschen allzu extrem entwickelter, nicht weiter anpassungsfähiger Formen beziehen. Es mag, ehe wir auf die Formulierung dieser Idee durch E. Cope in dessen „*doctrine of the unspecialized*“ eingehen, gestattet sein, noch einen Ausspruch anzuführen, der das Verderbliche allzu weitgehender Spezialisierung, die endlich den Untergang herbeiführt, klar zum Ausdruck bringt.

Den Gedanken, daß exzessive Entwicklung zumal der Körpergröße schädlich werden und schließlich zum Aussterben der betreffenden Organismen führen kann, hat C. Emery treffend erörtert. „Nehmen wir“, sagt Emery¹⁾, „mit Fürbringer an, daß die verschiedenen Reihen flugunfähiger Vögel aus fliegenden Formen dadurch entstanden sind, daß bei progressiver Zunahme des Leibesgewichtes das Fliegen am Ende unmöglich wurde und dann nachträgliche Reduktion der Flügel erfolgte, so müssen wir auch annehmen, daß jene Vergrößerung des Körpers in einem gewissen Punkt ihrer Laufbahn der Spezies nur nachteilig sein konnte. Den ganzen Vorgang kann ich mir nicht anders erklären als durch eine Variationstendenz, welche, eine Zeitlang von der Naturauslese als günstig bevorzugt, später die Überhand gewann und die Nachkommen mächtiger Flieger zu Boden stürzte.“

„Solche früher nützliche, später bei ihrem weiteren Fortschreiten oder bei Änderung der Lebensverhältnisse schädlich gewordene Entwicklungs- und Variationstendenzen haben gewiß in der Stammesgeschichte des Tierreiches eine bedeutende Rolle gespielt und nicht nur einzelne Arten und Artengruppen, sondern ganze Formenreihen zu Grunde gerichtet. Wenn wir die Gesamtgeschichte einer größeren Abteilung des Tierreiches betrachten, so fällt uns sofort auf, wie sukzessive mächtige Äste sich von den Stämmen abzweigten und zu progressiv höherer Ausbildung gelangten, um nach abgelaufener Blütezeit rasch zu schwinden. So z. B. die vielen Ordnungen von großen Reptilien des Jura und der Kreide; ebenso viele Fa-

¹⁾ Gedanken zur Deszendenz- und Vererbungstheorie, Biologisches Zentralblatt, XIII, 1893, S. 418.

milien frühtertiärer Säugetiere. In der Stammreihe einer jeden von diesen Gruppen erkennen wir eine immer weiter gehende Spezialisierung der Organisation nach einer bestimmten Richtung und meist eine regelmäßig zunehmende Körpergröße. Gerade jene bestimmte Richtung der Differenzierungsstraße war es wahrscheinlich, welche die betreffende Tiergruppe zu üppiger Entwicklung führte; war sie aber einmal durch Tausende von Generationen angebahnt und fixiert, so schritt sie immer weiter über die optimale Grenze fort und brachte endlich ihre Träger infolge der Konkurrenz mit besser äquilibrierten Formen rettungslos zum Verderben.“

Eduard Cope, der Begründer des Neo-Lamarckismus in der Paläontologie, hat in zahlreichen Abhandlungen die Probleme der Entstehung der Arten und Gattungen sowie ihres Aussterbens erörtert, wobei er sich hauptsächlich auf die Untersuchung der höheren Wirbeltiere stützte. Ch. Depéret, der eine ausführliche Analyse der transformistischen Gedanken Copes gibt, nennt als die wichtigsten der Arbeiten der großen amerikanischen Paläontologen in dieser Richtung: „Die Entstehung der Gattungen“ (1869), „Die Schöpfungsmethode der organischen Formen“ (1871), „Übersicht über die moderne Entwicklungslehre“ (1880), „Progressive und regressive Entwicklung bei den Wirbeltieren“ (1884), „Die Grundfaktoren der organischen Entwicklung“ (1896) und „Der Ursprung des Geeignetsten“ (1897). Es kann nicht meine Aufgabe sein, ähnlich wie Depéret, auf dessen Darstellung ich verweisen möchte, einen Überblick der theoretischen Ansichten Copes zu geben, da hier vor allem seine „Doctrine of the non specialized“ zu berücksichtigen sein wird. Ich möchte nur mit wenigen Worten Copes Stellungnahme gegenüber dem Darwinismus andeuten. Obwohl Cope den Ansichten Darwins 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, erachtet er die Selektion nicht als die wirkliche Ursache der Schöpfung neuer Arten; „Das Überleben des Geeignetsten ist nicht die Entstehung des Ge-

eignetsten.“ Cope erörtert die stufenweise Addition von Merkmalen bei den Abänderungen der Arten, Gattungen oder Familien, wobei er die Beispiele teils der lebenden Tierwelt, teils der Paläontologie entnimmt. Er betont aber auch, daß sich in der Entwicklung oft Subtraktion geltend gemacht hat und die Entwicklung je nach dem Überwiegen der ersteren oder der letzteren progressiv oder regressiv gewesen sei. Von diesem Gesichtspunkte aus gelangt Cope zu einer richtigen Wertschätzung des bekannten Haeckelschen Gesetzes von der Übereinstimmung der Phylogenie und der Embryologie. Bei dem Auftreten von rudimentären Organen handelt es sich ja um die Frage, ob die beobachteten Verhältnisse fortbestehende, primitive, oder ob dieselben das Resultat einer regressiven Entwicklung sind. Wenn nun auch die Embryologie oft die wichtigsten Anhaltspunkte für die richtige Deutung rudimentärer entweder primitiver, erst in der Anlage vorhandener, oder aber rückgebildeter, im Verschwinden begriffener Organe liefert, so verlangt Cope doch mit Recht, daß die durch die Embryologie erschlossenen Stufen der Stammesgeschichte stets durch Tatsachen der Paläontologie Bestätigung finden, um über jeden Zweifel erhaben zu sein. Cope erörtert den auch von Kowalewsky betonten Unterschied angepaßter und nicht angepaßter Struktur als eine allgemeine Eigenschaft der Lebewesen. Er formuliert unter dem Namen der Lehre von der Nichtspezialisierung ein Gesetz, das er für eines der wichtigsten für die Deszendenzlehre und geradezu für einen Prüfstein derselben erachtet. Die Paläontologie liefert uns die Kenntnis von zahlreichen, zum größten Teil erloschenen Stämmen. Nur eine geringe Zahl von Zweigen derselben reicht bis in die Gegenwart herauf und auch unter diesen erkennen wir viele, die nicht mehr im stande wären, noch höher entwickelte Formen hervorzubringen. Diese einseitig ausgebildeten Zweige würden nicht mehr im stande sein, sich geänderten Lebensbedingungen anzupassen, sie haben daher viel weniger Aussicht, weiter zu leben als weniger spezialisierte Stämme.

Cope entwickelt seine Ansichten hierüber am deutlichsten in jenem Abschnitte der 1896 veröffentlichten Abhandlung

über die Hauptfaktoren der organischen Entwicklung, welcher den Titel führt: „The law of the unspecialized“.¹⁾ Er erörtert in demselben, daß die phylogenetischen Linien keineswegs einfach seien, sondern ein dichotomisches System erkennen lassen: „In other words, the point of departure of the progressive lines of one periode of time has not been from the terminal types of the lines of preceding ages, but from points further back in the series.“ Und nachdem er zahlreiche Beispiele hiefür angegeben hat, bemerkt er über seine „Doctrine of the unspecialized“: „This describes the fact that the highly developed, or specialized types of one geologic period have not been the parents of the types of succeeding periods, but that the descent has been derived from the less specialized of preceding ages. No better example of this law can be found than the man itself, who preserves in his general structure the type that was prevalent during the Eocene period, adding thereto his superior brain structure.“

Es scheint mir nicht unzweckmäßig, das Beispiel der Phylogenie der Menschen, auf welches Cope hier hinweist, einer näheren Erörterung zu unterziehen, weil in der Tat gerade die Abstammungsverhältnisse des Menschen, soweit sie uns derzeit schon bekannt sind, klar erkennen lassen, daß die *Bimana* oder *Hominidae* nicht von den höchst differenzierten Endgliedern des Stammes der *Quadrumania*, den *Anthropomorphi*, abgeleitet werden können, sondern auf tiefer liegende, weniger spezialisierte Formen zurückgeführt werden müssen, von welchen sowohl die Menschen als die Anthropomorphen herzu-leiten sind, da sie der Friedenthalsche Serumnachweis als unzweifelhaft bluts- und stammesverwandt erkennen läßt.

Die von Cope ausgesprochene Ansicht bezieht sich zweifellos auf die von ihm für Reste aus dem unteren Eozän Nordamerikas aufgestellte Gattung *Anaptomorphus* (= *Antiacodon Marsh*, *Washakius Leidy*). Es handelt sich hier um die höchst stehende Form der Halbaffen (*Prosimiae*), welche in mancher Hinsicht noch den *Lemuridae* gleicht, in anderen aber

¹⁾ E. Cope: Primary factors of organic evolution. Chicago 1896. S. 172 bis 175.

den *Simiidae* und *Hominidae*, wie Cope in seinem großen Werk über die tertiären Wirbeltiere der Vereinigten Staaten ausführlich erörtert. Mit Recht sagt Cope: „The characters of this genus now known warrant us in thinking it one of the most interesting of Eocene Mammalia.“¹⁾ Er erörtert dann die Ähnlichkeiten mit den *Lemuridae*, die er besonders in zwei Eigentümlichkeiten erkennt: „These are the external position of the lachrymal foramen and the unossified symphysis mandibuli.“ Er geht dann auf die Zahnformel und die Gestaltung der Zähne bei *Anaptomorphus* ein und bemerkt: „Among *Lemuridae* its dental formula agrees only with the *Indrisinae*, which have, like *Anaptomorphus*, two premolars in each jaw. But no known *Lemuridae* possess interior lobes and cusps of all the premolars, so that in this respect, as in the number of its teeth, this genus resembles the higher monkeys, the *Simiidae* and *Hominidae* more than any existing number of the family. Of these two groups the resemblance is to the *Hominidae* in the small size of the canine teeth. (Der Eckzahn von *Anaptomorphus* ist sehr klein, stiftförmig.) Cope erörtert dann weniger hervorstechende Ähnlichkeiten mit *Tarsius* und den echten Quadrumanen und sagt: „When we remember that the lower Quadrumana, the *Hapalidae*, and the *Cebidae* have three premolar teeth, the resemblance to the higher members of that order is more evident. The brain and its hemispheres are not at all smaller than those of the *Tarsius*, or of the typical lemurs of the present period. This is important in view of the very small brains of the flesheating and angulate Mammalia of the Eocene period so far as yet known. In conclusion, there is no doubt but that the genus *Anaptomorphus* is the most simian lemur yet discovered, and probably represents the family from which the true monkeys and men were derived. Its discovery is an important addition to our knowledge of the phylogeny of man.“ Die hier durch gesperrten Druck hervorgehobenen Worte zeigen am besten die hohe Bedeutung,

¹⁾ E. D. Cope: The Vertebrata of the tertiary formations of the West. I. (U. S. Geological Survey of the Territories, Vol. III). 1883. p. 246.

Ich möchte zu diesem Stammbaum vor allem bemerken, daß es sehr unwahrscheinlich ist, daß die primitiven *Hominidae* von den *Homunculidae* abzuleiten wären, denn diese stimmen in ihrer Zahnformel mit den *Cebidae* überein, während der geologisch ältere *Anaptomorphus* bereits die Zahnformel der altweltlichen Affen (*Catarrhini*) und der *Bimana* (*Hominidae*) aufweist. Auf die geringe Beweiskraft der in ihrem geologischen Alter augenscheinlich überschätzten und in ihren morphologischen Eigenschaften von Ameghino vielleicht nicht ganz richtig beurteilten, problematischen, als *Tetraprothomo argentinus* und *Diprothomo platensis* beschriebenen Reste möchte ich nicht weiter eingehen. Es scheint mir höchst zweifelhaft, ob auf Grund derselben, wie Ameghino will, wirklich ein südamerikanischer Ursprung der *Hominidae* angenommen werden kann. Ich möchte hervorheben, daß der oben wiedergegebene Stammbaum der *Hominidae* schon bezüglich des *Homo primigenius*, der von fast allen Anthropologen und Prähistorikern als der unmittelbare Vorfahre des heutigen Europäers betrachtet wird, und des javanischen *Pithecantropus* sehr unwahrscheinliche Annahmen macht, daß er aber in bezug auf den „*Pseudohomo Heidelbergensis*“ entschieden zurückzuweisen ist. F. Ameghino sucht die eigentümliche Stellung, die er dem *Homo Heidelbergensis* zuweist, durch folgende Worte zu rechtfertigen: „Dans ce tableau on notera la position de *Pseudohomo Heidelbergensis*. Il est clair qu’aussi bien par la forme de la mandibule que par son énorme grandeur cet Hominien gigantesque ne peut être l’ancêtre de genre *Homo* et constitue une branche latérale éteinte qui s’est séparée de très bonne heure de la ligne principale, représentée alors par une forme de petite taille qui probablement est l’*Homosimius*, l’être inconnu auquel on attribue la fabrication des éolithes du tertiaire moyen d’Europe.“¹⁾

Auf den problematischen *Homosimius* und die oligozänen Eolithen Rutots, an welche auch W. Branca noch glaubt,²⁾

¹⁾ F. Ameghino, a. a. O. S. 207.

²⁾ W. Branca: Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen. Leipzig, Veit & Comp. 1910. S. 3, sowie S. 68 bis 72.

obwohl, wie bereits erwähnt, sich G. Steinmann an Ort und Stelle davon überzeugen konnte, daß sie durch natürliche Ursachen, durch die Brandung des Meeres geformt wurden, möchte ich hier nicht weiter zurückkommen. Auch den so mannigfach gedeuteten javanischen *Pithecantropus*, der doch seine Rolle als ein (nicht das) „missing link“ zwischen Affe und Mensch behält, ob wir ihn nun mit seinem Entdecker E. Dubois als Mittelform im engeren Sinn oder als tiefstehenden Menschen oder als hochstehenden Affen oder gar, wie Branca will¹⁾, als Bastard zwischen Mensch und Affe (und zwar wegen seiner Größe als solchen aus Menschenweib und Gibbonmännchen) betrachten, will ich hier nicht besprechen, zumal auch heute noch die Ansichten über sein geologisches Alter noch keineswegs geklärt sind. Der altdiluviale *Homo Heidelbergensis* aber, dessen Unterkiefer uns durch Schoetensack²⁾ so genau geschildert wurde, verdient im Sinne des Copeschen Ausspruches berücksichtigt zu werden. Der Kiefer ist gewaltig groß und überaus massiv, die Zähne aber zeigen große Pulpahöhlen und eine dünne Dentinwand ähnlich wie die Zähne des heutigen Menschen im Kindesalter. Sie sind zugleich mäßig groß und der Eckzahn tritt aus der Reihe durchaus nicht stärker hervor, wie das bei Anthropomorphen der Fall ist. Schoetensack schließt daraus meines Erachtens mit vollem Recht, daß *Homo Heidelbergensis* sich unmöglich von einem Anthropomorphenstadium ableiten lasse und daß er vielmehr der Urform nahe stehe, von welcher sowohl die Menschen als die Anthropomorphen herzuleiten wären. Auf das Vorhandensein einer oder mehrerer solcher gemeinsamen Wurzelformen in früheren Epochen der Erdgeschichte weisen auch die Untersuchungen Adloffs über die Bezeichnung der Anthropoiden und des Menschen hin. Die von Adloff erörterten Verschiedenheiten zeigen, daß trotz der zweifellosen Verwandtschaft die Teilung der Stämme ziem-

¹⁾ W. Branca: Der fossile Mensch. V. Internationaler Zoologenkongreß. Berlin 1902. S. 23. — Sowie a. o. a. O. S. 74 bis 76.

²⁾ Schoetensack: Der Unterkiefer des *Homo Heidelbergensis*. Leipzig, Engelmann 1903.

lich weit zurückliegen müsse, denn es kann weder aus dem Gebiß der anthropoiden Affen das menschliche Gebiß, noch umgekehrt aus dem Gebiß des Menschen jenes der menschenähnlichen Affen hervorgegangen sein. Keineswegs sprechen diese Verschiedenheiten aber gegen die Abstammung aus einer gemeinsamen Wurzel, die der Zeit und der Form nach zwischen dem eozänen *Anaptomorphus Cope* und dem diluvialen *Homo Heidelbergensis* liegen muß. Es scheint, als ob es in letzter Zeit gelungen wäre, im Oligozän Ägyptens diese Form oder doch eine ihr nahestehende Type nachzuweisen. Der Rest stammt aus dem Material, welches E. Fraas in den alt-tertiären Ablagerungen Ägyptens für das Stuttgarter Naturalienkabinett aufsammeln ließ, und besteht in dem Unterkiefer eines kleinen Menschenaffen von etwa Katzensgröße, dessen Zahnformel die normale des Menschen und der anthropomorphen Affen ist: 2 J, 1 C, 2 P, 3 M. M. Schlosser beschreibt ihn unter dem Namen *Propliopithecus Haeckeli* nov. gen., nov. sp. und bemerkt: „Abgesehen von der geringen Größe, der schwachen Entwicklung des C. und der Kleinheit, Kürze und Einfachheit der P. bereits ein echter *Pliopithecus*. Der aufsteigende Kieferast hat einen sehr hohen Kronfortsatz und sein Vorder- rand erhebt sich in nahezu vertikaler Richtung. *Propliopithecus* steht in der Größe zwischen *Chrysothrix* und *Cebus*. In phylogenetischer Hinsicht kommt dieser neuen Gattung zweifellos eine ungemein hohe Bedeutung zu, denn sie ist nicht nur der Ahne aller Simiiden, sondern vermutlich auch der Hominiden.“¹⁾ Der hier durch gesperrten Druck hervorgehobene Satz wird zweifellos vielfache Erörterung finden. Stimmen für und gegen werden laut werden und der *Propliopithecus Haeckeli* Schloss. wird gewiß ebenso ein wissenschaftliches Streitobjekt werden wie einst der noch heute von mancher Seite²⁾ wenigstens in seinem diluvialen Alter bezweifelte Neandertalschädel und vor kurzem der javanische *Pithecanthropus erectus* Dub.

¹⁾ M. Schlosser: Über einige fossile Säugetiere aus dem Oligozän von Ägypten. Zoologischer Anzeiger 1910. S. 500 bis 508.

²⁾ W. Branca: a. o. a. O., Vorwort, Seite V.

Zweifellos erfüllt *Propliopithecus Haeckeli* insofern die Anforderungen, welche theoretisch an die vermutete Stammform der Anthropoiden und der Homoniden zu stellen sind, als er eine wenig differenzierte, kleine Form darstellt. Jedenfalls bleibt zwischen ihm und den sicher nachgewiesenen diluvialen Vorfahren des Menschengeschlechtes noch ein ungeheuer weiter Spielraum für die Annahme zahlreicher Mutationen, sowohl was die Zeit als die Gestaltungsmöglichkeiten anlangt. Wer dazu Lust hat, mag diese Lücke, die einstweilen noch in unseren Kenntnissen vorhanden ist, durch hypothetische Zwischenglieder ausfüllen, ein Unternehmen, das freilich meines Erachtens keinen sonderlichen Wert hat.

Es ist auch in bezug auf solche hypothetische Ableitungen, wie man sich allenfalls eine Abstammungsreihe vorstellen könnte, in Betracht zu ziehen, daß es heute noch kaum möglich ist zu sagen, ob das heutige Menschengeschlecht monophyletischen — oder, wie es schon Goethe in einem von Eckermann mitgeteilten Gespräch als möglich erklärte und neuerdings Steinmann sehr entschieden vertritt,¹⁾ polyphyletischen Ursprunges ist. Zweifellos ist nur, daß man die Wurzel, wie es Copes Doctrine of the unspecialized verlangt, in nicht allzu spezialisierten Formen zu suchen hat. Otto Hamann, der auch die Eolithen als vollgültige Beweise für die Existenz des Menschen im Alttertiär betrachtet, sowie um jeden Preis die Verwandtschaft des Menschen und der anthropoiden Affen in Abrede stellen und für den ersteren eine vollkommen selbständige Stammesentwicklung behaupten will, leitet den Menschenstamm sogar von *Chirotherium* ab,²⁾ wohl nur deshalb, weil er von diesem lediglich die handähnlichen Fährten kennt und nicht weiß, daß Owen schon vor langer Zeit gezeigt hat, daß diese Fährten von Labyrinthodonten herrühren, von erloschenen riesigen Stegocephalen mit krokodilartigem Schädel

¹⁾ G. Steinmann: Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. 1908. S. 265 bis 269.

²⁾ O. Hamann: Die Abstammung des Menschen, Heft 6 der vom Keplerbund herausgegebenen Naturwissenschaftlichen Zeitfragen.

und gewaltigen, kompliziert gebauten Fangzähnen, von Formen also, welche von menschlicher Bildung unendlich weiter entfernt sind als die anthropoiden Affen, zugleich aber so weit differenziert, daß sich aus ihnen unmöglich eine Reihe von Wesen entwickeln konnte, die zum Menschen führt.

Doch kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zu den Äußerungen Cope's über seine Lehre oder sein Gesetz der Nichtspezialisierung zurück.¹⁾ Er erörtert die Wirksamkeit desselben hinsichtlich des Aussterbens mit folgenden Worten: „The validity of this law is due to the fact that the specialized types of all periods have been generally incapable of adaption to the changed conditions, which characterised the advent of new periods. Changes of climate and food consequent on disturbances of the earth's crust have rendered existence impossible to many plants and animals, and have rendered life precarious to others. Such changes have been often specially severe in their effects on species of large size, which required food in large quantities. The results have been degeneracy or extinction.“ Nicht spezialisierte Formen aber konnten, wie Cope darlegt, fortleben: „On the other hand plants and animals of unspecialized habits have survived. For instance, plants not especially restricted to definite soils, temperatures or degrees of humidity, would survive changes in these respects better than those that have been so restricted. Animals of omnivorous food habits would survive where those which required special food would die. Species of small size would survive a scarcity of food, while large ones would perish. It is true, as observed by Marsh, that the lines of descent of Mammalia have originated or been continued through forms of small size. The same is true of all other vertebrates.“

Cope erörtert dann, daß das Gesetz der Nichtspezialisierung nicht erfordere, daß die Lebewesen einer neuen Periode aus den einfachsten der vorangegangenen hervorgehen würden, er bemerkt, daß die Entwicklung hoch spezialisierter Formen allmählich vor sich gegangen sei und diese geologische

¹⁾ E. Cope: Primary factors of organic evolution. Chicago 1896.

Revolutionen überstanden hätten; aber diese Formen seien nicht die am meisten spezialisierten ihrer Zeitalter gewesen und hätten in ihrer Struktur eine gewisse Plastizität besitzen müssen, um sich den geänderten Bedingungen anpassen zu können: „It is not to be inferred from the reality of the law of ‚the unspecialized‘ that each period has been dependent on the simplest of preceding forms of life for its population. Definite progress has been made and highly specialized characters have been gradually developed, and have passed successfully through the vicissitudes of geologic revolutions. But these have not been the most specialized of their relative ages. They have presented a combination of effective structure with plasticity, which has enabled them to adapt themselves to changed conditions.“

Cope erörtert dann, daß Anpassung an parasitisches Leben den Kampf ums Dasein auf ein Minimum reduziert und Degeneration herbeiführt, daß Degeneration durch ausnahmsweise günstige Nahrungsverhältnisse und Abwesenheit von Feinden stattfindet, welche den Kampf überflüssig machen; daß aber auch ein übermäßig harter Kampf nicht günstig für das Gedeihen sein könne, so daß er Degeneration hervorrufe. Degeneration ist eine Folge der Evolution und durch extreme Spezialisierung gekennzeichnet, sie ist ebenso wie eine übermäßige Ausgestaltung des Baues ungeeignet für eine lange Lebensdauer, die vielmehr durch eine „goldene Mitte“ gesichert wird: „In a large number of cases, in each geologic age forms have been successful in the struggle for existence through the adoption of some mode of life parasitic on other living beings. Such habits reduce the struggle to a minimum, and the result has been always degeneracy. In other cases it is to be supposed that extremely favorable conditions of food, with absence of enemies, would have occurred, in which the struggle would have been almost nil. Degeneracy would follow this condition also. On the other hand, extreme severity of struggle cannot have been favorable to propagation and survival so that here also we have a probable cause of degeneracy. Degeneracy is a fact of evolution, as already remarked, and

its character is that of an extreme specialization, which has been, like an overperfection of structure, unfavorable to survive. In general, then, it has been the 'golden mean' of character which has presented the most favorable condition of survival in the long run."

Ich werde im folgenden Kapitel ausführlich zu erörtern haben, wie Ch. Depéret unter seinen paläontologischen Gesetzen die „Doctrine of the unspecialized“, Copes als „Gesetz der Spezialisierung der Stammbäume“ darlegt und möchte hier nur als ein weiteres Beispiel der Annahme der Copeschen Regel durch einen hervorragenden europäischen Paläontologen K. A. v. Zittel anführen, der mit folgenden Worten den Einfluß derselben auf das Aussterben der Arten, Gattungen und größeren Gruppen kennzeichnet: „Eine einseitige Ausbildung in gewisser Richtung, übermäßige Größe, außerordentliche (hypertrophische) Ausbildung oder allzu große Differenzierung gewisser Organe pflegt dem Träger in der Regel verderblich zu sein und führt meist seinen Untergang herbei. So dürften viele hoch differenzierte Gruppen (*Dinosauria*, *Pterosauria*, *Amblypoda*, *Toxodontia* etc.) erloschen sein, weil eine weitere Ausbildung ihrer Körper in einer bestimmten, eingeschlagenen Richtung nicht mehr möglich war.“¹⁾ Im Gegensatz zu Depéret und Zittel mußte Steinmann die Copesche Regel ablehnen, da er ja, in übertriebener Weise den Anschauungen Lamarcks huldigend, die Persistenz aller Rassen verteidigte. Wir werden Gelegenheit haben, auf diese eigenartigen Ansichten, die sich wesentlich von jenen der übrigen Paläontologen unterscheiden, aber keineswegs a limine abzuweisen, sondern einer genauen Überprüfung wert zu halten sind, in einem eigenen Kapitel zurückzukommen.

Daniele Rosa, der schon 1885 an der Universität Turin gegen Professor Giacinto Berruti die These verteidigt hatte, daß die fossilen Formen, welche ausgestorben seien, ohne sich zu verändern, im allgemeinen die vollkommensten wären. („*Le forme fossili che sono comparse senza*

¹⁾ K. A. v. Zittel: Grundzüge der Paläontologie. II. Aufl. 1903. S. 15.

modificarsi sono generalmente le più perfette“) veröffentlichte 1899 eine Abhandlung, in der er die fortschreitende Beschränkung der Variabilität und ihren Zusammenhang mit dem Aussterben und dem Ursprung der Arten eingehend erörterte.¹⁾ Er erwähnt zahlreiche frühere Aussprüche von Wallace, Saporita, Cope und bemerkt, daß des letzteren „*Doctrine of the unspecialized*“ seinem eigenen Gesetze der fortschreitenden Beschränkung der Variabilität nahe komme, aber nicht den gleichen Umfang habe, da sein Gesetz „*legge della variazione progressivamente ridotta*“, alle Formen umfasse, auch jene, welche man im Sinne Copes nicht als spezialisiert betrachten könne, und daher eine viel allgemeinere Erscheinung ausdrücke.

D. Rosa teilt seine Arbeit in drei Kapitel:

I. L'estinzione delle specie e la riduzione progressiva della variazione.

II. Riduzione progressiva della variazione e riduzione progressiva della variabilità.

III. La Riduzione progressiva della variabilità e l'origine della specie.

Obwohl auch die beiden letzteren Kapitel viele für unsere Betrachtungen interessante Ausführungen enthalten, ist doch für die ersteren der Inhalt des ersten Kapitels selbstverständlich der wichtigste. Rosa erörtert in demselben vor allem, daß das Problem des Erlöschens der Arten kein so einfaches sei, wie man gewöhnlich annehme und daß man zwei Arten desselben zu unterscheiden habe: „le specie muoiono sia trasformandosi in altre specie, sia scomparendo senza lasciare discendenza.“ Mit dem ersteren Falle, der das Entstehen der Arten betrifft, haben wir uns hier nicht weiter zu beschäftigen. Rosa bespricht dann die mannigfachen Vorgänge des Aussterbens im engeren Sinne und hebt hervor, daß nicht bloß einzelne Arten und kleine Abteilungen, sondern große Gruppen erloschen seien, ohne Nachkommen zu hinterlassen, so daß man von einem gänzlichen Aussterben sprechen könne:

¹⁾ Daniele Rosa: La riduzione progressiva della variabilità e i suoi rapporti coll'estinzione e coll'origine delle specie. Torino 1899.

„La paleontologia c'insegna, che molte volte è accaduto che non solo singole specie, ma generi, famiglie, ordini, intiere classi si siano estinte in tutti i loro individui, in modo da non lasciare alcun discendente per quanto modificato, fatto che ha pure il suo riscontro in ciò che è accaduto di molte lingue. Noi possiamo parlare qui di *estinzione assoluta*.“¹⁾ Rosa findet eine wesentliche Schwierigkeit der Erklärung dieser Tatsache in der gewöhnlich gemachten Annahme einer unbegrenzten Variabilität: „Il problema que in questo caso ci si impone, al quale qui non possiamo più sottrarci è questo: Come avviene che malgrado la variabilità quasi infinita che per solito si accorda alle forme organiche, tanti gruppi si siano estinti interamente senza lasciar discendenti e senza trasformarsi più?“ Die Erklärung des Aussterbens, welche Darwin im elften Kapitel seines Werkes über den Ursprung der Arten gibt, findet Rosa ungenügend: „Il Darwin stesso non si è domandato come potesse essere avvenuto che mentre un gruppo di viventi prendeva uno sviluppo tale da mettere a repentaglio la conservazione di altri gruppi preesistenti, questi altri gruppi non abbiano per parte loro variato in modo sufficiente tanto da sfuggire ad una totale estinzione.“ Nur dann, wenn eine Änderung der unorganischen und organischen Umgebung allzu rasch eingetreten sei, wäre dieses gänzliche Erlöschen leicht erklärlich: „E pure in un caso solo questa compiuta estinzione è facilmente spiegabile, nel caso cioè in cui sia avvenuto un cambiamento troppo rapido nell'ambiente inorganico od organico.“

Rosa erwähnt dann, daß viele Formen in historischer wie in prähistorischer Zeit direkt oder indirekt durch den Menschen ausgerottet worden seien und zeigt an einem guten Beispiel (*Lumbricidae*), daß auch die weniger auffallende, indirekte Ausrottung durch den Menschen sehr wichtig sei, wir werden später hierauf zurückzukommen haben. Er betont ferner, daß die allzu rasche Änderung des Milieus nur den Untergang einzelner Arten oder Gruppen erklären könne: „Ma quest' estinzione assoluta per cambiamento rapido del am-

¹⁾ D. Rosa, a. o. a. O., S. 8.

biente inorganico od organico non é stata certamente la regola ed ad ogni modo questa causa non può colpire che singolo specie o piccoli gruppi, non gruppi maggiori che abbiano una vasta area di distribuzione.“ Dieselbe Ansicht ist von vielen Geologen und Paläontologen ausgesprochen worden, ich werde aber in dem Kapitel, in welchem die äußeren Ursachen des Aussterbens erörtert werden sollen, zu zeigen haben, daß die geologischen und klimatischen Veränderungen einen weit größeren Einfluß auf das Aussterben selbst größerer Gruppen ausüben, als man ihnen gewöhnlich zuerkennen will. Rosa spricht dann von den langen Zeiträumen, welche zwischen der Blüte vieler ausgestorbener Stämme und ihrem Verschwinden liegen und von der Persistenz gewissermaßen privilegierter Formen, und meint, man könne sich recht gut einen historischen Entwicklungsprozeß ohne massenhaftes Aussterben vorstellen: „Per molti dei gruppi maggiori che si sono estinti il tempo trascorso dalla loro più rigogliosa fioritura sino a quello della loro estinzione assoluta si misura a periodi geologici, è di questa lentezza con cui decaddero tante stirpi un di fiorentissime troviamo molto più gran numero di esempi se, com' è logicamente permesso, noi prendiamo in considerazione anche quei gruppi di cui qualche privilegiato epigono giunse, attraversando quasi senza modificarsi intiere epoche geologiche, in sino a noi. E pure noi possiamo perfettamente immaginare un processo storica d'evoluzione che avesse seguito tutt' altro andamento, in cui queste estinzioni in massa non avessero avuto luogo.“ Rosa meint, daß vom Standpunkt des Darwinismus die theoretische Möglichkeit zugegeben werden müsse, daß die erloschenen Gruppen sich wenigstens teilweise an die Umgebung durch langsame Änderung angepaßt hätten und in ihren letzten Verzweigungen bis heute erhalten geblieben waren. Er entwirft ein lebhaftes Bild des Lebens, das sich dann unseren Blicken darbieten würde: „Come più vario ci si sarebbe presentato lo spettacolo del mondo vivente se il regno dell'aria non fosse divenato monopolio della variopinta ma uniforme classe degli uccelli e vedessimo invece librarsi accanto ad essi i disendenti dei ptero-

dattili dei ramforinchi e di tutta la schiera quasi favolosa dei draghi alati (pterosauri), se gli halisauri (ittiosauri, plesiosauri pliosauri), non avessero perduto interamente l'impero dei mari, se in foreste dove si intrecciassero le antiche e le moderne flore, i mammiferi e rettili dell' età presente dovessero contendere ancora la vita ai teriodonti e dinosauri!“ Ich muß gestehen, daß ich mich, als ich diese Zeilen las, an einen Wunsch erinnerte, der manchmal bei dem Besuche großer paläontologischer Museen — im Jardin des plantes in Paris ebenso wie in der Alten Akademie in München — in mir wach wurde: „Es möchten doch einmal alle die Lebewesen, deren Reste da aufgehäuft liegen und uns nur unvollständige Vorstellungen erwecken können, wieder aufleben und uns den Anblick ihres ganzen Wesens gestatten.“ Rosa aber sagt von seiner oben wiedergegebenen Schilderung: „Questo non sono malinconie d'un naturalista cui agiti il sogno di rievocare dai lunghi silenzi quello strano mondo preumano. No! ciò poteva essere“ und er erweitert seine, auf die Gruppen der Sänger, Vögel und Reptile sich beziehenden Ausführungen durch folgende, das traurige Schicksal vieler anderer Abteilungen der Tierwelt betreffende Fragen: „Qual ferrea legge vietava che a lato dei teleostei seguitasse ad avanzarsi la legione pesante dei ganoidi ora ridotta a pochi avanzi dispersi nei più lontani fiumi; che a lato dei crostacei veri seguitassero ad arricchirsi di strane forme i trilobiti, i merostomi, gli emiaspidi, i xifosuri fra i quali il solo limulo è giunto sino a noi? Perchè la flotta elegante delle ammoniti, delle goniatiti, dei nautilidi si è perduta così completamente che solo qualche nautilo è giunto ancora a salvarsi? Perchè i brachiopodi e i briozoi sono stati così decimati? Perchè fra gli echinodermi sono scomparse le intere classi degli anforidei, dei cistoidi, dei blastoidi, mentre dei crinoidi stessi non son persistiti presso alle comuni comatule che alcuni generi di pentacrini che han cercato rifugio nel più profondo del mare? Perchè, fra i celenterati, i paleozoici tetracoralli (rugosi) han dovuto interamente cedere il campo agli esacoralli cenozoici e moderni?“

Diese Fragen sind gewiß berechtigt, doch möchte ich hier bemerken, daß, wie später ausführlich zu erörtern sein wird, G. Steinmann für alle diese Gruppen ein Aussterben oder selbst eine weitgehende Verminderung in Abrede stellt. Ich bin nun weit entfernt, allen Versuchen Steinmanns, in heute noch lebenden Abteilungen die hochgradig veränderten Nachkommen erloschener Gruppen zu erkennen, beizupflichten; ich halte den von ihm verteidigten Satz Lamarcks von der Persistenz aller Rassen für unrichtig, aber für viele angeblich erloschene Gruppen besitzen die Steinmannschen Ableitungen mehr oder minder große Wahrscheinlichkeit und erheischen zum mindesten eine genaue Überprüfung. Was zunächst die Ganoiden anbelangt, so hat schon Kner vor vielen Jahren gezeigt, daß die strenge Abgrenzung dieser Gruppe keineswegs, wie Agassiz meinte, der größte Fortschritt war, den er die Ichthyologie machen ließ, da verschiedene Gruppen der Teleostier und der Genoiden stammesverwandt sind. Die beschalten Cephalopoden sind keineswegs bis auf die wenigen heute noch lebenden *Nautilus*-Arten ausgestorben, es ist vielmehr in hohem Grade wahrscheinlich, daß sowohl Ammoniten wie Nautiliden in nacktschaligen heute lebenden Formen Nachkommen besitzen. Sueß hat schon vor langer Zeit ausgeführt, daß *Argonauta* ein Ammonit mit verkümmerter Schale ist, die noch dazu nur dem Weibchen zukommt, während das Männchen der Schale ganz entbehrt, und Steinmann hat diesen Gedanken des Schalenverlustes noch für andere Cephalopoden-Gruppen wahrscheinlich zu machen gewußt. Ich möchte Steinmann auch darin beipflichten, daß er in den zahlreichen und mannigfachen Comatuliden die Nachkommen verschiedener, ursprünglich gestielter und nun frei gewordener, fälschlich für erloschen gehaltener Krinoiden erklärt. Die Holothurien, bei welchen nur isolierte Skelettkörperchen erhalten blieben, stammen wahrscheinlich von Echinodermen ab, welche eine vollständige Schale besaßen, und gleiches gilt unter den Anthozoen wahrscheinlich von den Actinien. Steinmann vermutet, daß gerade von den paläozoischen rugosen Korallen sich manche von ihrem Kalkskelett

befreit haben, während bei anderen das Skelett rudimentär wurde. Andere Ableitungen Steinmanns erscheinen mir freilich, wie ich noch eingehend zu erörtern haben werde, unzulässig, wie z. B. die von ihm angenommene Herkunft von Säugetieren und Vögeln von *Mammo-* und *Avi-Reptilia*, in welche er beispielsweise die Dinosaurien einteilt, die Ableitung der Delphine von *Ichthyosaurus*, der *Physeteridae* von *Plesiosaurus* und der Bartenwale von den *Pythonomorpha*. — Jedenfalls aber hat Rosa recht, wenn er die darwinistische Erklärung des Aussterbens mit den Worten zurückweist: „Lo ripeto, la lotta per la vita non spiega da sola perchè molti rappresentanti di quelle e d’altre forme scomparse (de molte delle quali non sospettiamo nemmeno la primitiva esistenza) non abbiano potuto conservarsi, perchè non potessero molto più svariato stirpi seguitare la loro evoluzione le une accanto alle altre, mantenendo fra loro un giusto equilibrio, senza soverchiamenti, senza totali sostituzioni di classi di nuovi arrivati alle classi da lungo tempo dominanti.“¹⁾

Es ist deshalb zu untersuchen, weshalb sich der historische Vorgang der Entwicklung sich in der Weise vollzog, welche unser Problem darstellt. Rosa nennt unter den wenigen, welche sich mit dieser Frage beschäftigten, Nägeli, der bei der Besprechung des Unterganges ganzer Stämme des Pflanzenreiches wie der Lepidodendren, Kalamiten, Astero-phylliten und Sigillarien sich dahin äußert, daß ein solches Aussterben sich nur durch seine Theorie der Entwicklung durch innere Ursachen erklären lasse und offen erklärt, daß die Selektionstheorie keine genügende Erklärung für die Tatsache des Aussterbens darbiete, da die Variation um so eher eine nützliche Anpassung gestattet hätte, als die Konkurrenz nahestehender Formen nicht zu überwinden gewesen sei.²⁾

Die Schwierigkeit, die richtige Erklärung für das Aussterben großer, weitverbreiteter Gruppen zu finden, hat sogar noch in unseren Tagen einen hervorragenden Paläontologen,

¹⁾ Rosa, a. o. a. O., S. 72.

²⁾ C. v. Nägeli: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884, S. 333.

der nicht, wie Steinmann, dieses Aussterben überhaupt in Abrede stellt, zu dem Ausspruche verleitet, daß das Problem des Aussterbens unlösbar sei. Lucas Waagen, der allerdings der Entwicklungslehre 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.“¹⁾ 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 den Gegenstand Zutreffendes schon von so vielen Forschern, zumal aber von Cope, Rosa und Depéret, überzeugend dargelegt wurde, gelangen. Es ist eine auffallende Tatsache, daß die Gegner der Deszendenzlehre und zumal der darwinistischen Auffassung derselben so häufig alle ihnen unbequemen bekannten und vielfach erörterten Tatsachen ignorieren. L. Waagen liefert dafür auch an anderen Stellen seiner Schrift so manches Beispiel, von denen ich hier nur die Erörterung der Abstammung des Menschen nennen möchte, in der Waagen sich damit begnügt, gegen Haeckels „Stammbaum der Primaten“ zu polemisieren — ein Vergnügen, das man füglich mit dem Windmühlenkampf Don Quichottes vergleichen kann — und zu behaupten, daß man heute über den „famosen“ *Pithecanthropus Dubois* darin einig sei, „daß wir uns in seinem *Pithecanthropus* nur einen großen Gibbon, einen Affen vorzustellen haben.“²⁾ Ich möchte dazu bemerken, daß auch heute noch die Meinungen über den *Pithecanthropus* sowohl hinsichtlich seines geologischen Alters wie seiner systematischen Stellung weit auseinander gehen, und zu den drei früheren Auffassungen: Hochstehender Affe — tiefstehender Mensch — Übergangsglied, nun glücklich noch eine vierte, durch Branca vertretene: Bastard zwischen Gibbonmännchen

¹⁾ L. Waagen: Die Entwicklungslehre und die Tatsachen der Paläontologie. München 1909, S. 40.

²⁾ L. Waagen, a. a. O. S. 28.

und Menschenweib, gekommen ist. (Vergl. oben S. 91.) Waagen nennt dann wohl die Schädel von Spy, Neandertal und Krapina, sowie die Unterkiefer von Schipka, La Naulette und Ochos (seither sind noch viel vollständigere Reste von tiefstehenden diluvialen Menschen gefunden worden) sagt aber, daß sie nur in manchen Merkmalen von den heute lebenden Menschen abweichen. An anderer Stelle¹⁾ äußert sich Waagen, nachdem er die Ansichten von Klaatsch und Kathariner über die Abstammung des Menschen einander gegenübergestellt und jenen des letzteren beige pflichtet hat, mit den Worten: „So können wir über den physischen Ursprung des Menschen weder paläontologisch noch morphologisch etwas Bestimmtes sagen.“ Er meint: „Die Evolutionstheorie gleicht dem Bilde von Sais, dessen Schleier zu lüften noch keinem Menschen gelangt“, und tröstet sich mit dem Wort Hyrtls: „Die Wahrheit vor der Zeit erfassen zu wollen, hat, so lange die Welt steht, nur zu Täuschungen geführt.“ Diese „Vogel-Strauß-Politik“ mag allerdings den Lesern gegenüber, für welche der Verlag der Leo-Gesellschaft arbeitet, sehr angezeigt sein, ob sie aber auf die Dauer viel nützen wird, steht dahin.

Kehren wir aber wieder zur Verfolgung des Gedankenganges von Rosa zurück. Er führt aus, daß die wahre Ursache des Aussterbens in ungenügender Variation zu suchen sei: „Cercando ora di attaccare più da vicino il problema, io credo che non ci comprometteremo molto ritenendo anzitutto e in tesi affatto generale che se pure la causa determinante della estinzione assoluta sta nella lotta per la vita, una causa, antecedente, una condizione necessaria (se non sufficiente) del fenomeno sta in un'inadeguata variazione.“ Diese Ursache des vollkommenen Erlöschens ist vollkommen klar bei stark spezialisierten oder einseitig differenzierten Formen. Wenn auch diesen (was nicht zugegeben werden könne) ihre ganze Variabilität ungeschmälert verblieben wäre, so würde der von diesen Formen einzuschlagende Weg, der zunächst in einer Rückkehr

¹⁾ Lukas Waagen: Unsere Erde, der Werdegang des Erdballes und seiner Lebewelt, seine Beschaffenheit und seine Hüllen. Wien, Verlag der Leo-Gesellschaft, 1909, S. 538.

von ihrer Spezialisierung zu einer indifferenten Form bestehen mußte, welche geeignet wäre, sich an verschiedene Bedingungen anzupassen, ein zu weiter sein, als daß sie im Kampfe ums Dasein nicht von anderen Formen bedingt würden, die sich bereits an das neue Milieu angepaßt hätten oder, weil weniger spezialisiert, anpassungsfähiger wären. Rosa geht aber hier auf diesen Punkt nicht weiter ein, weil die Nichtanpassungsfähigkeit extremer Formen schon von vielen Autoren, wie Gaudry, Wallace, Saporta, Emery, Cope u. a., erörtert worden sei. Aber auch bei nicht einseitig spezialisierten Formen lasse sich eine unzureichende Variation erkennen: „Frattanto noi osserviamo una notevole insufficienza di variazione anche in forme che pure non presentano nel loro complesso quei caratteri di adattamento unilaterale troppo spinto.“

Rosa erinnert daran, daß Haeckel in seiner Schöpfungsgeschichte, nachdem er das rasche Verschwinden der Übergangsformen und das Zurückbleiben der divergierenden Arten erörterte, bemerkt, daß im Zusammenhang damit wir keine Übergangsformen in jenen Gruppen finden, welche dem Aussterben entgegengehen, wie z. B. die Strauße unter den Vögeln, die Elefanten, Giraffen, Kamele, Edentaten und Monotremen unter den Säugetieren. Diese aussterbenden Gruppen erzeugen keine Varietäten mehr und deshalb sind ihre Spezies sogenannte „gute Arten“, wohl getrennt untereinander. Bei jenen Gruppen aber, welche den Gesetzen der Differentiation und des Fortschrittes folgen, neue Varietäten erzeugen und sich in viele Arten differenzieren, finden wir eine Menge von Übergangsformen, welche der Systematik Schwierigkeiten bereiten. Nun wirft Rosa aber die Frage auf, warum die angeführten Gruppen im Begriffe sind auszusterben, warum ihre Arten keine neuen Varietäten mehr erzeugen und warum in diesen Gruppen die Gesetze der Differentiation und des Fortschrittes nicht mehr gelten. Haeckel sage es nicht und er erkläre auch nicht, wie diese Tatsachen mit seinem Gesetz der unbegrenzten Variabilität in Einklang gebracht werden könnten. Haeckel sage wohl, daß die geringe Variabilität einer Form durch die Vorherrschaft der Erblichkeit über die

Anpassung bedingt sei, doch meint Rosa, daß er mit diesen Worten keine wirkliche Erklärung beabsichtigt habe. Rosa betont ferner als eine ganz besonders wichtige Tatsache: „che noi vediamo gruppi interi di forme, che pur non sono troppo unilateralmente differenziate essere facilmente esposti all' estinzione assoluta per causa di una notevole insufficienza di variazione.“ Das gänzliche Erlöschen der Gruppen ist nach Rosa (wenn es nicht durch eine allzu rasche Änderung des Milieus verursacht wird) in erster Linie einer unzureichenden Variation zuzuschreiben, welche sich in vielen Fällen nicht durch eine allzu einseitige Anpassung erklären läßt. Auch in diesen Fällen ist die Variation beschränkt und verringert, und um die Natur dieser Beschränkung zu erkennen, müsse man vor allem eine Untersuchung anstellen, ob die Fälle der beschränkten Variation vereinzelt sind oder nicht vielmehr Äußerungen eines Vorganges von allgemeinem Charakter. „Ma a quest' ultima domanda risponde tutta la filogenesi delle piante e degli animali.“ Rosa gibt zu, daß unser Wissen auf diesem Felde noch sehr unvollkommen ist, er erinnert an die mannigfachen Schwierigkeiten, welche der phylogenetischen Untersuchung durch die Erscheinungen der Konvergenz und der Caenogenese bereitet werden, stellt aber doch als allgemeines Ergebnis dieser Forschungen fest: „Che i gruppi equipollenti sono uniti fra loro solo alle ime radici, che un nuovo gruppo ha sempre preso origine dalle forme meno differenziate di un altro.“ Den phylogenetischen Erörterungen, welche Rosa hier einschaltet, will ich nicht folgen, sondern nur hervorheben, daß er durch dieselben die Beschränkung der Variation als eine allgemeine Erscheinung bestätigt findet und sich dadurch zu folgendem Ausspruch veranlaßt sieht: „Almeno sta come un fatto che il processo storico dell' evoluzione delle forme si è svolto secondo una legge (che chiameremo della variazione progressivamente ridotta) per la quale a misura que le specie in quel processo si allontanavano dagli stipiti primitivi vederano diminuire l'importanza della loro variazione.“ Rosa erörtert dann die Wirksamkeit dieses Gesetzes auf die Evolution und das Aussterben der Formen. Er zeigt

z. B., daß der paradox erscheinende Schluß, nach welchem das Aussterben einer Gruppe durch diese Perfektion herbeigeführt wird, seine Erklärung dadurch findet, daß durch diese Vollendung auch die Variation immer mehr beschränkt werde. Das sei am klarsten an jenen Formen zu sehen, bei welchen die Superiorität auf einer Anpassung der ganz besonderen Bedingungen, auf einer einseitigen Differentiation beruhe. Das Gesetz gelte aber auch für weniger spezialisierte Formen, die Reduktion der Variation könne man am leichtesten bei den Formen feststellen, welche die Spitzen der einzelnen Zweige darstellen und am häufigsten dem Aussterben anheimfielen, während niedrigere, weniger entwickelte Formen fortleben und ihre Entwicklung fortsetzen konnten, indem sie neue Bedingungen abwarteten, welche die entwickelteren Formen zum Aussterben brachten. Es sei nicht in Abrede zu stellen, daß auch niedrigere Formen gänzlich ausgestorben seien, doch meint Rosa, daß gewöhnlich die Zahl dieser niedrigen erloschenen Formen übertrieben werde, sie sei gewiß viel kleiner als jene der höher entwickelten Formen, weil bei der Entwicklung die Zahl der Spezies, welche nicht ausstarben, in geometrischer Progression wachsen mußte. Jedenfalls muß man, wie ich glaube, Rosa beipflichten, wenn er, seine Ausführungen zusammenfassend, sagt: „Il processo generale dell'evoluzione organica è un processo di sostituzione, in cui i singoli gruppi dopo un periodo più o meno lungo in cui prendono sovente un grande sviluppo finiscono per scomparire, e sono ragginiti e sorpassati nella via del progresso da forme che si erano mantenute inferiori, da quelle forme meno evolute, in cui la variazione è più ampia, e non si è ancor ridotta, come in quelle superiori, a modificazioni di importanza molto subordinata.“

Rosa erwähnt dann Aussprüche früherer Autoren, welche ähnliche Ansichten entwickelten, wie Wallace, Saporta und Cope und bespricht dann besonders des letzteren Darlegungen über seine *Doctrine of notspecialized*. (Vergleiche oben S. 85—96.) In bezug auf letztere bemerkt Rosa: „La ‚legge del non specializzato‘ di Cope corrisponde pressa-

poco alla nostra lege della variazione progressivamente ridotta, ma, come si vede, non ne ha la stessa comprensione. Quest' ultima comprende in sè la prima, e si applica a tutte le forme, anche a quelle cui non si potrebbe dare nel senso di Cope il nome di specializzato; essa esprime un fenomeno più generale, che ha cominciato a manifestarsi fin dal principio dell' evoluzione organica.“¹⁾

Ich habe mich bemüht, eine möglichst ausführliche Analyse des ersten Kapitels des Rosaschen Buches: „La riduzione progressiva della variabilità“ zu geben, da dieses Kapitel zweifellos für das Problem des Aussterbens von höchster Wichtigkeit ist. Die beiden weiteren, umfangreicheren und hauptsächlich auf die Entwicklungstheorie sich beziehenden Kapitel können hier nicht in gleicher Weise zur Erörterung gelangen, obwohl auch in ihnen vielfach Dinge zur Sprache kommen, die sich auf das Problem des Aussterbens beziehen. So finden wir gleich zu Beginn des zweiten Kapitels, welches die fortschreitende Reduktion der Variation durch die Reduktion der Variabilität begründet, eine drastische Erörterung des Aussterbens einer allzu sehr spezialisierten Gruppe: „Un esempio ce lo offrano gli animali potentemente corazzati che furono così comuni nelle scorse epoche geologiche, p. es. i ganoidi. Al primo ganoide in cui si sviluppo una corazzatura di piastre dermiche fu di un' utilità immediata sempre crescente un maggiore sviluppo di questa corazza e delle strutture che con esso erano compatibili, rimanendo invece mal protette dalla scelta naturale le variazioni che si fossero prodotte in altro senso. Ciò permise che si sviluppassero quelle forme potentemente corazzate di *Pterichthys* di *Pteraspis* etc., che scomparvero poi così rapidamente come scomparvero le armature del medio evo davanti alle armi da fuoco.“ Es sei gestattet, hier einige Bemerkungen anzufügen. Gewiß verschwanden die Rüstungen des Mittelalters, als die Zeit der Feuerwaffen kam, aber die Träger jener Rüstungen legten sie ab, als diese Schutzwehr nutzlos wurde. Es ist nun die Frage, ob nicht auch bei den gepanzerten Tieren der Vorwelt vielfach ein Gleiches geschah.

¹⁾ D. Rosa, a. a. O., S. 36.

Für mehrere Gruppen der Gastropoden ist Schalenverlust mit Sicherheit nachweisbar. Er erfolgte auf doppeltem Wege, durch Abstreifen der Schale oder durch Umwachsen derselben. E. Sueß hat, wie noch eingehend zu erörtern sein wird, für große Gruppen der Cephalopoden die gleichen Vorgänge angenommen, und in sehr allgemeiner Weise hat G. Steinmann zu zeigen versucht, daß viele angeblich ausgestorbene Tiergruppen, die einst einen stark entwickelten Panzer oder kräftige Schalen besaßen, noch heute in ungepanzerten oder unbeschalten Nachkommen fortleben. Ich bin weit entfernt, für alle diese Steinmannschen Ableitungen eintreten zu wollen, wie ich im fünften Kapitel dieser Schrift zu erörtern haben werde, allein gerade hinsichtlich des von Rosa angezogenen Beispiels möchte ich Steinmann beipflichten, der die Panzerganoiden nicht als ausgestorbene Gruppe gelten lassen will, sondern die Störe als ihre Nachkommen mit rückgebildetem Panzer bezeichnet. Zur Unterstützung dieser Auffassung möchte ich auch 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.¹⁾

In diesem zweiten Kapitel erörtert Rosa auch, und zwar als Beweis für den Zusammenhang der Reduktion der Variation mit der Reduktion der Variabilität die Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung, und zwar zunächst die Unmöglichkeit, ein im Laufe derselben verloren gegangenes Organ wieder zu erwerben: „Un organo, che nel corso della filogenesi sia scomparso, è scomparso per sempre.“²⁾ In einer Note macht Rosa dazu allerdings die einschränkende Bemerkung: „Naturalmente ciò non è applicabile agli organi la cui presenza od assenza sta ancora nei limiti delle variazioni individuali“ — Beziehungen, die er im dritten Kapitel seiner Ab-

¹⁾ A. v. Mojsisovics: Über eine seltene (neue) Varietät des *Accipenser ruthenus*. Sitzungsbericht der Wiener Akademie. math. nat. Cl. Bd. 101, 1892.

²⁾ D. Rosa, a. o. a. O., S. 44.

handlung erörtert. Für diesen endgültigen Verlust eines durch Phylogenese verloren gegangenen Organs führt Rosa zahlreiche Aussprüche an; so zunächst jenen Haackes: . . . „ist es geschwunden, so kann es nie wiederkehren,“¹⁾ dann jenen von Demoor, Massart und Vandervelde: „L'évolution régressive est irréversible et par conséquent, sauf quelques exceptions plus ou moins nettes, une institution ou un organ disparus ne peuvent réapparaître.“²⁾ Rosa betont, daß hier eine evidente Reduktion der Variation eintritt und er wirft die Frage auf, ob es sich bloß um diese oder auch um eine Beschränkung der Variabilität handle. Es könne nicht abgeleugnet werden, daß in vielen Fällen die Wiedererlangung eines Organs sehr nützlich für eine Art wäre, wie Haacke z. B. bemerkt: „Man kann sich leicht vorstellen, daß es für flugunfähige Laufvögel unter Umständen von großem Vorteil gewesen sein müßte, sich wieder zu fliegenden Vögeln zu entwickeln.“ Man könne — meint Rosa — freilich die Einwendung machen, daß ein solches sich wieder erneuerndes Organ zunächst so wenig entwickelt sein werde, daß es nicht von Nutzen sein könne und daher nicht höher gezüchtet werden könne. Allein die gleiche Einwendung könne man auch bei der ursprünglichen Entwicklung eines Organs machen. Man könne also, wie Rosa hervorhebt, der Unmöglichkeit der Wiedererlangung eines verloren gegangenen Organs noch eine zweite Erscheinung zur Seite stellen, es gelte dasselbe von mehr oder weniger rudimentären aber noch nicht verschwundenen Organen. Er beruft sich auf Haacke, welcher vom Auge sagt: „Ein hin und her in seiner Entwicklung hat es innerhalb einer zusammenhängenden Abstammungslinie nicht gegeben, und wenn es verkümmert, bildet sich ein Teil mit oder nach dem anderen zurück,“ und zitiert noch einen weiteren Ausspruch von Demoor, Massart und Vandervelde: „Une institution ou un organe réduits à l'état de vestiges ne peuvent se developper a nouveau et reprendre leurs

¹⁾ W. Haacke: Gestaltung und Vererbung. Leipzig 1893.

²⁾ Demoor, Massart et Vandervelde. L'évolution régressive (Bibl. scientif. internat., Paris 1897).

anciennes fonctions.“ Ähnliche Gedanken finden sich auch bei Nägeli, sie sind übrigens im allgemeinen den Anhängern der Orthogenese eigen. In diesen Fällen könne man, wie Rosa meint, die oben angeführte Einwendung nicht machen, da viele solche zwar rückgebildete aber noch nicht verschwundene Organe leicht vom ersten Augenblick an, in welchem sie wieder eine progressive Entwicklung einschlagen, nützlich werden könnten. Jeder Paläontologe, jeder Anatom, jeder Systematiker, der irgend einer Gruppe des Tier- oder Pflanzenreiches mit phylogenetischer Kritik studierte, werde aber bestätigen, daß sich solches nie ereignete: „Nessun zoologo p. es., sara disposto ad ammettere che specie con occhi ben sviluppati siano mai discese da specie divenute cieche, che un gruppo di insetti volatori sia discese mai da insetti con ali divenute rudimentali, che un vertebrato munito di estremità sviluppate possa essere il discendente di una forma ad estremità regresse, che da un gruppo di molluschi à conchiglia ridotta (o scomparsa) sia mai nato un gruppo di molluschi con conchiglia nuovamente ben sviluppata.“ Ich möchte diesen Ausführungen Rosas im allgemeinen zustimmen, muß aber doch bemerken, daß es auch hier Ausnahmen von der Regel gibt, wenn sie auch selten genug sein mögen. Ich möchte mich darauf beschränken, ein Beispiel anzuführen, das sich gerade auf den letzten, von Rosa erwähnten Fall: das Wiedererscheinen einer Schale bei Mollusken, bezieht. Die Entwicklungsgeschichte mancher Pteropoden (*Cymbuliidae*) lehrt uns, daß die erste Anlage der Schale nicht definitiv ist, sondern verloren geht und eine ganz anders gebaute Schale an ihre Stelle tritt. Was sich hier in der Entwicklung der Individuen abspielt, ereignete sich wahrscheinlich auch in der Stammesgeschichte: die ursprünglich vorhandene Schale ging verloren und wurde dann durch eine neue ersetzt, ein Vorgang, der übrigens auch vermuten läßt, daß die Pteropoden keineswegs, wie Haeckel meint, eine uralte Stammgruppe darstellen, aus der andere Weichtiergruppen hervorgegangen sein könnten, sondern viel eher eine vergleichsweise moderne, von den Gastropoden abgezweigte Gruppe sind. Das hohe Alter des

Pteropodenstammes wird zumeist wohl auf die Zurechnung zweifelhafter paläozoischer Formen, wie *Conularia*, gestützt, die freilich von anderen (z. B. Gaudry) als Cephalopoden gedeutet werden. Ohne in eine Diskussion über diese mir sehr unwahrscheinlich dünkende Annahme einzutreten, möchte ich die Meinung aussprechen, daß *Conularia* (ebenso wie manche ähnliche altpaläozoische Formen) vielleicht eher einer gänzlich erloschenen Weichtiergruppe angehörte, deren Organisation uns ganz unbekannt ist. Mit den pelagischen Pteropoden aber, deren kleine, zarte Schälchen erst in den jüngsten Formationen auftreten, haben die zum Teil riesigen Konularien, die an den Boden festgeheftet waren, gewiß nichts zu schaffen. Ich will durch diesen Hinweis auf die Neuerwerbung einer Schale bei Pteropoden keineswegs den Argumentationen Rosas entgegentreten, — ich möchte nur darauf hinweisen, daß die biogenetischen „Gesetze“ eben nicht den Charakter der unabänderlichen, starren Gesetze der Physik besitzen, sondern nur Regeln darstellen, die Ausnahmen unterworfen sind, die freilich durch ihre Seltenheit die Regeln bestätigen. Ich werde übrigens im nächsten Abschnitt, der die Depéretschen „Gesetze der Paläontologie“ zum Gegenstand hat, auf die Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung und auf das mit ihr zusammenhängende Problem des Atavismus zurückzukommen haben. Sprechen schon individuelle Rückschläge, bei welchen verloren gegangene Organe wieder erscheinen (wie z. B. die Seitenzehen beim Pferd) gegen eine universelle Geltung des Satzes, daß die Entwicklung nie umkehrt, so lassen atavistische Formenreihen, wie sie unter den Mollusken mehrfach festgestellt werden konnten, deutlich erkennen, daß es sich auch hier nicht um ein allgemein gültiges Gesetz, sondern um eine Regel handelt, die Ausnahmen unterliegt. Auch die von Osborn als *Ancyllopoda* zusammengefaßten klauentragenden Huftiere des älteren und mittleren Tertiärs (*Chalicotherium* und *Artionyx*) können als eine solche Ausnahme angeführt werden. Von ihnen sagt E. Koken: „Hier kommen ganz neue, in gewissem Sinne sogar rückläufige Richtungen zum Ausdruck, allerdings nur an einem ganz be-

schränkten Teile des Skeletts. Vom Schädel bis zum Karpus und Tarsus herrscht der Bau der Ungulatentypen — die Endphalangen sind scharfe, bei einigen Arten retraktile Klauen. Nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse müssen diese Tiere sich schon sehr früh vom Stamme der echten Ungulaten getrennt haben, anscheinend von Formen ausgehend, die wie *Meniscotherium* noch den altertümlichen *Condylarthra* angehören. Eine Rückbildung der Hufe zu Klauen konnte damals noch leichter geschehen, da die Differenz noch nicht so weit wie in den jüngeren Zeiten des Tertiärs gediehen war. Immerhin bedurfte es einer ganz energischen Änderung der ganzen Gewohnheiten, um das zu ermöglichen. Die Erfahrung lehrt, daß die verlassene Entwicklungsrichtung die bessere war, die *Ancylopoda* sind sämtlich ausgestorben. Nicht eine Verbesserung der Typen ist hier herausgezüchtet aus dem Ungulatenstamme, sondern Wille und Gewöhnung haben einen Erfolg herbeigeführt, der nur den Instinkten des Tieres zu gute kam, die dauernde Existenz der Arten aber direkt gefährdete.“¹⁾

¹⁾ E. Koken: Paläontologie und Deszendenzlehre, Vortrag, gehalten in der allgemeinen Sitzung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Hamburg am 26. September 1901. — Jena 1902, S. 20 und 21.

IV.

Depérets „Gesetze der Paläontologie“.

Die biologischen Regeln sind nicht mit den Gesetzen der Physik vergleichbar. — Das Gesetz der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume. — Ausnahmen von demselben und Bestätigungen der Regel. — Das Gesetz der Spezialisierung der Stammbäume. — Funktionelle Spezialisierung durch Reduktionsprozesse bei Huftieren und Sirenen, anormale Mehrbildung in der Flossenhand bei *Ichthyosaurus* und *Delphinopterus*. — Spezialisierung der Angriffs- und Verteidigungswaffen. — Schädlichkeit der exzessiven Entwicklung derselben. — Das Gesetz der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung. Ausnahmen von demselben. Individuelle Rückschläge und atavistische Formenreihen. — Einfluß der paläontologischen Gesetze auf die Lebensdauer der Stammreihen.

Depérets Werk: „*Les transformations du monde animal*“ zerfällt, wie schon eingangs erörtert, in zwei Hauptteile. Im ersten gibt er einen Überblick über den historischen Werdegang der Anschauungen, im zweiten entwickelt er die „Gesetze der Paläontologie“. Er schickt eine kurze Übersicht über die Fortschritte und den heutigen Stand der theoretischen Paläontologie voraus und erörtert dann die Variationen oder Abänderungen im Raume und die Mutationen oder Abänderungen im Laufe der Zeit. Es folgt dann die Besprechung der auf die „Ursachen für das Aussterben der Arten“ sich beziehenden Gesetze, mit denen wir uns eingehender zu beschäftigen haben werden, während jene, welche den „Mechanismus des Vorganges beim Entstehen neuer Formen“ betreffen, für unsere Betrachtungen nur zum geringeren Teile von Belang sind. Hingegen werden wir uns mit Depérets Erörterung der Bedeutung der Wanderungen beschäftigen müssen, da diese sowohl auf die Entwicklung neuer Formen, wie auf das Aussterben anderer Einfluß nehmen.

Es mag gleich hier, ehe wir in die Erörterung der Depéretschen Gesetze, welche auf das Aussterben der Arten und Gattungen Bezug haben, eingehen, hervorgehoben werden, daß die Bezeichnung „Gesetz“ eigentlich für solche Regeln nicht vollkommen zutrifft. Ebensowenig als die biologischen Gesetze Haeckels verdienen die paläontologischen Depérets streng genommen diesen Namen. 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, stets wechselnde Mannigfaltigkeit lebender Organismen aufweist — mit zahlreichen Ausnahmen zu tun haben. Freilich bestätigen die Ausnahmen nur die Regel. Es ist aber gut, sie zu berücksichtigen, da man hiedurch vor dem Irrtum bewahrt wird, ein allgemein gültiges Gesetz dort zu erkennen, wo es sich doch nur um Vorgänge handelt, die zumeist (aber nicht immer) nach einer bestimmten Regel verlaufen, dann nämlich, wenn die äußeren Bedingungen die gewöhnlich herrschenden sind, jedoch Ausnahmen unterworfen sind, die unter besonderen Umständen eintreten. Wir werden dies gleich bei dem ersten der Gesetze, welche von Depéret unter den Ursachen für das Aussterben der Arten erörtert werden, erkennen. Depéret nennt es „das Gesetz von der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume“.

Wir haben bereits im vorhergehenden Abschnitt (S. 94) gesehen, daß E. Cope erörterte, wie alle Säugetiergruppen, die uns genauer bekannt sind, mit Formen von kleiner Gestalt und winzigen Kräften beginnen, daß keine der großen Landtierformen lange Zeit die Vorherrschaft in den Zeiträumen der Erdgeschichte behaupten konnte und gerade die größten und mit den gewaltigsten Waffen ausgestatteten Formen dem Aussterben unterlagen. Depéret, der schon an früheren Stellen seines Buches Beispiele für die allmähliche Größenzunahme bei den Mutationen eines und desselben Stammes — so z. B. bei *Brachyodus*,¹⁾ bei *Dinotherium*²⁾ — erörterte, bezeichnet dieses Gesetz als das „Gesetz der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume“. Er sagt von ihm, daß es allgemeine Gültigkeit besitze und damit zu einem der seltsamsten und wichtigsten werde, das die modernen Paläontologen durch ihre Arbeiten festgestellt haben.³⁾ Es werde zwar fast unterschiedslos in allen Klassen des Tierreiches beobachtet, doch fände man zahlreichere und deutlichere Anwendungen desselben in der Gruppe der Wirbeltiere als unter

¹⁾ Charles Depéret: Die Umbildung der Tierwelt, S. 163 u. f.

²⁾ A. a. O., S. 167—168.

³⁾ A. a. O., S. 180.

den Wirbellosen. Aus Depérets eigenen Erörterungen über das „Gesetz“ von der Größenzunahme geht meines Erachtens am besten hervor, daß die Bezeichnung „Gesetz“ für eine so zahlreichen Ausnahmen unterworfenen Regel unzutreffend ist.

Depéret erörtert vor allem die Ursachen, weshalb das Gesetz der Größenzunahme bei den Wirbellosen nicht so klar hervortritt, wie bei den Wirbeltieren. Er sagt: „Die besonderen Verhältnisse der wirbellosen Tiere komplizieren hier in der Tat die Feststellung des Gesetzes von der fortschreitenden Größenzunahme. Ihre Stammbäume sind weit zahlreicher, weit geschlossener, und es scheint, daß die Paläontologen seit den bemerkenswerten Versuchen von Waagen, Neumayr, Würtemberger, Mojsisovics und Hyatt nicht die notwendigen Anstrengungen gemacht haben, um die parallel laufenden Stämme und Unterstämme zu rekonstruieren, welche die Entwicklung einer Gattung, mag sie auch noch so zahlreich erscheinen, darstellen. Im allgemeinen war man zu eilig darin, die genealogischen Beziehungen der großen Gattungen und Familien aufdecken zu wollen, anstatt geduldig die Reihe der schrittweisen Mutationen eines gegebenen speziellen Typus zu verfolgen. Derartig große Gattungen, wie die Gattung *Hoplites* bei den Ammoniten, die Gattung *Cerithium* bei den Gastropoden, die Gattung *Pecten* oder auch *Trigonia* bei den Lamellibranchiaten umfassen jede vielleicht etwa zwanzig unabhängige Stämme, die notwendig in gründlicher Weise wieder herzustellen wären, bevor man Schlüsse auf die Phylogenie der Gattung ziehen kann.“ Diesen Worten Depérets möchte ich vollinhaltlich beipflichten. Es unterliegt keinem Zweifel, daß derartige Untersuchungen, welche sich auf die Feststellung der phylogenetischen Verhältnisse einer solchen Gruppe bis in ihre kleinsten Details zu erstrecken hätten, uns durch die Verfolgung der einzelnen Formenreihen die wichtigsten Aufschlüsse über die Kausalität der Entwicklungsvorgänge zu liefern im stande wären. Ich möchte auch bemerken, daß wenigstens auf jenem engeren Gebiete, über welches ich mir auf Grund eigener Arbeiten und Erfahrungen ein Urteil erlauben darf, auch bei wirbellosen Tieren die einzelnen

Formenreihen vielfach eine graduelle Größenzunahme erkennen lassen, auch abnorm große Typen am Ende der Stämme erscheinen und wie es scheint dem Erlöschen derselben vorangehen. Es läßt sich gerade bei den Gastropoden — und ich hoffe, hiezu an anderer Stelle noch Gelegenheit zu finden — leicht zeigen, daß das „Gesetz der Größenzunahme innerhalb der Stammreihen“ im allgemeinen zutrifft. Besondere Verhältnisse aber lassen auch bei dieser Weichtiergruppe bemerkenswerte Ausnahmen erscheinen. Die Regel der Größenzunahme finden wir z. B. bestätigt bei der Formenreihe: *Melanopsis Aquensis* Grat. (Vindobonien) — *Melanopsis impressa* Krauss (sarmatische und untere pontische Stufe) — *Melanopsis Martiniana* Fér (pontische Stufe). Hier scheint die Änderung des Milieus, zunächst der variable Salzgehalt des sarmatischen Meeres und noch mehr die Aussüßung der pontischen Gewässer die Regel der Größenzunahme nicht beeinträchtigt, sondern eher gefördert zu haben, gerade so, wie dies z. B. bei den zahlreichen Formenreihen der Limnocardien unter den Lamellibranchiern zutrifft. Wir wissen aber, daß die Isolierung des sarmatischen Meeres durch Unterbrechung der Kommunikation mit dem Ozean und der dadurch bedingte variable Salzgehalt des Binnenmeeres, der nunmehr von den wechselnden Größen des Zuflusses und der Verdampfung abhängig wurde, zahlreichen, eine solche Veränderung nicht vertragenden Meeresorganismen (allen Korallen, Echinodermen, Cephalopoden, wie der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Gastropoden und der Lamellibranchier) den Untergang brachte und daß die weitergehende Änderung des Milieus, die Aussüßung der pontischen Gewässer, auch zahlreiche Weichtiere zum Erlöschen brachte, die im sarmatischen Binnenmeer lebten (z. B. die Angehörigen der Gattungen *Trochus* und *Cerithium* unter den Gastropoden, der Gattungen *Macra*, *Tapes*, *Solen* und *Ervilia* unter den Pelecypoden). Unter den Formen, welche den Übergang von den im Vindobonien herrschenden normalen Verhältnissen zu jenen des sarmatischen Binnenmeeres zu ertragen vermochten, befinden sich manche, welche ersichtlich prosperierten, während andere verkümmerten.

ten. Im Gegensatz zu der oben angeführten, größere Dimensionen erreichenden und vortrefflich gedeihenden *Melanopsis*-Reihe verweise ich auf *Murex sublavatus* Bast, *Pleurotoma Doderleini* M. Hoern. und *Pleurotoma Sotterii* Mich., welche in den sarmatischen Schichten nur durch kleine, offenbar verkümmerte Nachzügler vertreten sind, während ihre Vorfahren im Vindobonien viel größere, kräftigere und stärker ornamentierte Gehäuse aufweisen. Für die Kleinheit dieser offenbar verkümmerten und ihrem Erlöschen entgegengehenden Formen ist zweifellos der ungünstige Einfluß äußerer Verhältnisse verantwortlich zu machen. Es ist bekannt, daß man auch das Vorkommen auffallend kleiner Zwerggrassen von Wirbeltieren, z. B. des *Elephas melitensis* auf Malta und des *Elephas mnai-dariensis* auf Sizilien, der Ungunst äußerer Verhältnisse — dem Verkümmern infolge ungenügender Ernährung auf Inseln zuschreiben wollte, während Depéret einer anderen, von Miß Bate gegebenen Erklärung zustimmt, nach welcher die Zwergbildung der Elefanten der Mittelmeerinseln auf primitive kleinere Rassen des *Elephas antiquus* zurückzuführen wäre. Ich werde später auf dieses Problem, das auch Steinmann in Erörterung zieht, zurückzukommen haben, für jetzt mag die Bemerkung genügen, daß das „Gesetz“ der fortschreitenden Größenzunahme eben nur eine Regel darstellt, die zahlreichen Ausnahmen unterworfen ist, von welchen manche (wie z. B. die oben angeführten kleinen sarmatischen Gastropoden) ohne Schwierigkeit durch besondere äußere Einflüsse erklärt werden können, während dies in anderen Fällen zweifelhaft bleibt. Depéret selbst führt übrigens eine Anzahl von Ausnahmen an. Er erwähnt, daß zahlreiche Foraminiferen- und Radiolarien-Gattungen sich seit der Primärzeit bis zur Gegenwart unter den gleichen Formen und Größenverhältnissen finden. Er bemerkt ferner, daß Ähnliches auch bei den Gattungen *Cidaris*, *Lingula*, *Crania*, *Nucula*, *Mytilus*, *Acmaea*, *Capulus*, *Estheria*, *Cypridina* u. a. zu beobachten sei. Dann weist er auf die Schwierigkeit der Entscheidung hin, ob ein bestimmtes fossiles Exemplar das Maximum der Größe bei der betreffenden Art erreicht hat, oder ob es fähig war, während seiner individuellen Ent-

wicklung noch weiter zu wachsen. Dies sei bei den Schalen der *Nautiloidea* und *Ammonoidea* sehr häufig der Fall, da dieselben im Verlauf ihres Wachstums zahlreiche Kammern aneinanderreihen und stets neue Wohnkammern bilden und die Altersmerkmale, Verschwinden der Ornamentierung und unregelmäßige Einrollung, nicht immer leicht zu erkennen wären. Ich möchte hinzufügen, daß es gerade bei diesen Gruppen durch die eigenartige Gestaltung der Mündung in vielen Fällen leicht ist, die alten, ausgewachsenen Gehäuse als solche zu erkennen. Es mag genügen, an die verengten Mündungen von *Gomphoceras* und *Phragmoceras*, welche Barrande aus dem böhmischen Silur beschrieben hat, an die kappenförmigen Abschlüsse der Wohnkammern mancher Triasammoniten, die Mojsisovics schilderte, an den visierartigen Abschluß des Gehäuses von *Morphoceras pseudoanceps* Ebray zu erinnern. In allen diesen Beispielen konnten die Tiere, welche solche Schalen bewohnten, unmöglich mehr weiter wachsen und man kann daher mit Sicherheit derartige Exemplare als alte, ausgewachsene erkennen. Es muß aber zugegeben werden, daß in vielen anderen Fällen es, wie Depéret sagt, nicht leicht ist, die alten Exemplare als solche zu erkennen.

Trotz aller Schwierigkeiten tritt jedoch nach Depéret das Gesetz von der fortschreitenden Größenzunahme bei einer Anzahl von Stämmen der wirbellosen Tiere klar zu Tage. Er führt als Beispiel aus der Gruppe der Foraminiferen den Stammbaum der Orbitolinen an, der sich vom Barremien bis zum Cenoman entwickelt, in ersterem durch *Orbitolina conoidea* von einigen Millimetern Durchmesser, in letzterem durch die *Orbitolina concava* vertreten ist, welche letztere bis drei Zentimeter Durchmesser erreicht. Im oberen Aptien und im Gault aber liegt eine ganze Reihe von Zwischenmutationen, bei denen die Größe zunimmt, je mehr man nach aufwärts steigt. Diese Zwischenmutationen machen eine scharfe Abtrennung zwischen *Orbitolina discoidea* und *O. concava* illusorisch und künstlich. Depéret verweist ferner auf die Foraminiferen aus der Gattung Orbitoides und insbesondere die oligozäne *Lepidocyclina*, welche ein ähnliches Fortschreiten im Wachstum

zeigen. Aus der großen Gruppe der Echiniden macht er die Gattung *Clypeaster* namhaft, die Formen von mittelmäßiger Größe im Eozän Italiens und Ägyptens aufweist, im Miozän aber mit *Clypeaster altus*, *C. crassicosatus* und *C. aegyptiacus* von Malta, dem Wiener Becken und der Gegend von Gizeh ganz beträchtliche Dimensionen erreicht. Depéret sagt ferner: „Das gleiche zeigt die Gattung *Megalodon*, kleine Formen aus dem Devon gehen riesigen Schalen aus der Trias voraus. Die Gehäuse des Stammes der Diceratinen, von denen die Gattungen *Diceras* und *Heterodiceras* die Korallenriffe des oberen Jura bevölkerten, erreichen in den Korallenriffen aus dem Tithon von Echaillon erstaunliche Dimensionen, wie sie einige Exemplare des *Diceras Lucii* aufweisen, die sich in den Sammlungen der Universität Grenoble befinden. In diesen ungeheuren Formen der Gattung *Diceras* kann man sogar einen Beweis für die Behauptung finden, daß dieser Stamm keine unmittelbaren Abkömmlinge in der Kreide mehr haben konnte.“ Hiezu möchte ich mir einige Bemerkungen erlauben. Ich habe vor längerer Zeit zu zeigen versucht, daß die Megalodonten, Diceraten, Capriniden und Rudisten einem großen Stamme angehören und die weitgehenden Verschiedenheiten, welche diese Formen in den aufeinanderfolgenden Faziesgleichen Ablagerungen der Trias-, Jura- und Kreideformation sowohl in der allgemeinen Gestaltung der Schalen, wie zumal im Schloßbau zeigen, hauptsächlich durch das Sessilwerden der Formen verursacht werden.¹⁾ Die Umgestaltung des Schloßbaues kann, wenigstens bei einem Teil dieser „Pachyodonten“ Neumayrs, Schritt für Schritt verfolgt werden. Ohne allzusehr in die Einzelheiten einzugehen, möchte ich hervorheben, daß in der oberen Trias, in welcher bereits exzessive, sehr große, bald erlöschende Formen, wie *Conchodon* und *Dicerocardium*, auftreten, neben diesen und riesigen Megalodonten mit enorm kräftigen Schalen und stark umgewandeltem Schloß auch Megalodonten auftreten, welche inmäßige Größe, nur wenig ungleichklappige Gehäuse und geringere

¹⁾ R. Hoernes: Die Entfaltung des Megalodus-Stammes in den jüngeren mesozoischen Formationen, Kosmos V, 1881.

Abweichungen vom ursprünglichen Schloßbau aufweisen. Von solchen „nicht spezialisierten“ Formen mögen die Diceraten des Jura abzuleiten sein, die, abgesehen von der meines Erachtens weniger ins Gewicht fallenden Anheftung der rechten oder linken Klappe, mehrere Formenreihen umfassen. Von diesen mögen die exzessiven, welchen z. B. die von Depéret erwähnten Riesenexemplare aus dem Tithon angehören, ohne Nachkommen erloschen sein, während die kretazischen Capriden und Rudisten und die bis in die Gegenwart andauernden Chamiden gewiß auf weniger spezialisierte Diceraten zurückzuführen sind. Die Gattungen *Conchodon* und *Dicercardium* sowie die Riesenformen der Gattung *Megalodon* der Trias, die exzessiven Diceraten aus der tithonischen Gruppe des *Diceras Lucii*, die großen Caprotinen u. s. w. der unteren und die Rudisten der oberen Kreide¹⁾ sind als die exzessiven, erloschenen Äste des Stammes der Pachyodonten zu betrachten, der noch heute in den mäßigen Dimensionen und nicht allzusehr von dem normalen Schalenbau der Lamelli-branchier abweichende Verhältnisse aufweisenden Chamiden fortlebt. Ich glaube, daß dieses Beispiel zur Genüge die Schwierigkeiten, das Problem der graduellen Größenzunahme bei einer formenreichen Gruppe der wirbellosen Tiere zu erörtern, erkennen läßt. Die Gruppe der Pachyodonten weist zahlreiche aufstrebende, im Laufe der mesozoischen Epoche von den primitiven Stämmen sich abzweigende und nach kurzer Blüte erlöschende Seitenäste auf, während die einzige, nicht allzu weit von der ursprünglichen Organisation abweichende Gruppe der Chamiden noch heute ausdauert. Bei solchen Gruppen ist es unumgänglich notwendig, den Entwicklungsgang der einzelnen Formenreihen viel genauer zu verfolgen, als dies bisher geschehen ist. Depéret betont mit Recht gegenüber den allzu sanguinischen Darstellungen, wie sie z. B. A. Gaudry in seinen „Enchaînements du monde animal“ gegeben hat, die Notwendigkeit, die Entwicklung der einzelnen

¹⁾ Steinmann betrachtet allerdings, wie im nächsten Abschnitt erörtert werden soll, die heutigen Ascidien als von der Schale freigewordene Nachkommen der Rudisten.

Formenreihen Schritt für Schritt zu verfolgen, und erörtert an den Entwicklungsreihen der Equiden und Ursiden die Fehler, zu welchen Gaudrys Methode geführt hat.¹⁾ Aber auch die im allgemeinen gewiß richtige Regel der graduellen Größenzunahme innerhalb der Stämme muß meines Erachtens noch an der Hand der einzelnen Formenreihen nachgeprüft werden. Dies gilt kaum weniger für die oben als Beispiel angeführte Gruppe der Lamellibranchier wie für die Ammoniten, von denen Déperet sagt, daß sie am Ende einiger Stämme Arten von sehr großer Gestalt zeigen, z. B. die Gattung *Pinacoceras* aus der Trias, *Arietites* aus dem Lias, *Stephanoceras* aus dem Portlandien, *Ancyloceras* aus dem Aptien, *Scaphites* aus dem Senon und *Pachydiscus* aus den höchsten Schichten der oberen Kreide. „Gerade in dieser letzten Gattung,“ meint Déperet, „deren Formen zugleich eine große Gestalt und senile Merkmale aufweisen, scheint sich die Entwicklungsfähigkeit der großen Gruppe der *Ammonoidea* zu erschöpfen.“ Ich werde im nächsten Abschnitt darauf zurückzukommen haben, daß Steinmann mit ähnlichen Argumenten, wie sie E. Sueß schon vor langen Jahren zu Gunsten der Ableitung von *Argonauta* geltend gemacht hat,²⁾ die Meinung vertritt, daß in den Oktopoden schalenlos gewordene Nachkommen der Ammoniten zu sehen sind — eine Meinung, die mir zum mindesten der genaueren Würdigung durch Untersuchungen auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie und Embryologie würdig scheint, ebenso wie ich glaube, daß die eigenartigen Ansichten Steinmanns über die Stammesverhältnisse innerhalb der Gruppe der Ammoniten und zumal über die Beziehungen gewisser Triasformen zu angeblichen jurassischen Nachkommen³⁾ nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, sondern einer genauen Nachprüfung wert sind. Es wäre nicht unmöglich, daß sich

¹⁾ Ch. Déperet, a. a. O., S. 95 u. f.

²⁾ E. Sueß: Über Ammoniten, II. Die Zusammensetzung der spiralen Schale, Sitzungsbericht der Wiener Akademie, I. Abt., 61. Bd., 1870.

³⁾ G. Steinmann: Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, 1908, S. 190—192.

durch eine solche, die herrschenden Vorstellungen über die Filiation der Ammoniten und ihre mit exzessiven großen Formen endigenden Stämme nicht unerheblich ändern könnten.

Ein allem Anschein nach vortreffliches Beispiel für die allmähliche Größenzunahme einer Gruppe der wirbellosen Tiere führt Depéret in der Familie der Limuliden an, die zuerst in der Trias in ganz kleinen Formen, wie *Limulus priscus* aus dem Muschelkalk von Bayreuth auftritt, sich dann im oberen Jura in Typen von mittlerer Größe, wie *Limulus Walchi* aus dem lithographischen Plattenkalk von Solnhofen, darauf im *Limulus Decheni* aus dem Oligozän fortsetzt und den Höhepunkt in ihren Größenverhältnissen in dem lebenden *Limulus polyphemus* aus dem Golf von Mexiko erreicht. Diese graduelle, im Laufe langer geologischer Zeiträume sich entwickelnde Größenzunahme der *Limulidae* scheint mir deshalb besonders bemerkenswert, weil dieselben zweifellos mit paläozoischen Formen verwandt sind, die, wie schon ihr von Haeckel gewählter Name „*Gigantostraka*“ besagt, riesige Größe erreichten. Wir haben also auch hier, ähnlich wie bei den *Chamidae*, einen Stamm, dessen allerdings entfernteren Verwandten in früher Zeit zu hoher Blüte gelangten, dann aber ausstarben, während sich die kleine Gruppe der *Limulidae* durch die ganze Reihe der Formationen bei sehr langsamer Größenzunahme bis heute erhalten konnte.

Die besten Beispiele für das in Rede stehende Gesetz vermag Depéret freilich aus der Reihe der Wirbeltiere und vor allem aus jener der Säugetiere anzuführen. Ich möchte auf die übrigen Beispiele nicht weiter eingehen, sondern mich auf die Erörterung eines einzigen beschränken, das auch Depéret als besonders interessantes eingehender behandelt hat, da es uns, wie er bemerkt, gestattet, in den allgemeinen Mechanismus, welcher die Entwicklung der Säugetiergruppen regelt, tiefer einzudringen und ihn besser zu verstehen. Es handelt sich um die Familie der *Lophiodontidae*, um eine kleine Familie unpaarzehiger Ungulaten, welche seit dem Eozän in Europa weit verbreitet war, und zwei Hauptstämme, die Gattung *Chasmothereium* und die Gattung *Lophiodon* umfaßt, von

denen die letztere wieder drei parallel laufende Unterstämme mit unabhängiger Entwicklung aufweist. In der nachstehend wiedergegebenen Tabelle bringt Depéret die Mutationsreihen der verschiedenen Stämme der *Lophiodontidae* während des Ypresien, Lutetien und Bartonien zur Anschauung.

Stufe	Stamm <i>Chasmothierium</i>	Stämme der Gattung <i>Lophiodon</i>		
		1. Stamm	2. Stamm	3. Stamm
Bartonien	<i>Chasmothierium Cartieri</i>	<i>Lophiodon lautricense</i>	<i>L. Thomasi</i>	} <i>L. leptorhynchum</i>
Ob.-Lutetien	<i>Chasmothierium Cartieri</i>	{ <i>Lophiodon rhinoceroïdes</i> <i>Lophiodon tapiroïdes</i> <i>Lophiodon isselense</i>	<i>L. parisiense</i>	
Unt.-Lutetien	<i>Chasmothierium minimum</i>		<i>L. medium</i>	} <i>L. subpyrenaicum</i>
Ypresien	<i>Chasmothierium Stehlini</i>	<i>Lophiodon remense</i>	<i>L. remense</i>	

Die Chasmotherien sind ihren Zeitgenossen, den Lophiodonten, in der Entwicklung der Backenzähne vorangeeilt, ihre Prämolare sind komplizierter und den Molaren ähnlicher, sie sind in ihrer Neigung zur „Homöodontie“ zu einem weiteren Entwicklungszustand gelangt. Der Stamm der Chasmotherien beginnt mit dem kleinen *Chasmothidium Stehlini* aus Cuis gegen das Ende des Ypresien und setzt sich unter stufenweiser Zunahme seiner Größe bis zum *Chasmothidium Cartieri* von Robiac fort, mit welchem er erlischt. Die Geschwindigkeit der Größenzunahme ist bei diesem Stamme gering, seine letzte Mutation ist kaum zweimal so groß als die erste. Die Lophiodonten erreichen keine solche Einförmigkeit im Bau der Backenzähne wie die Chasmotherien. Ihre drei Stämme stehen ebenfalls unter dem Gesetz der Größenzunahme, aber dieselbe geht sehr ungleichmäßig vor sich. Der erste nimmt mit außerordentlicher Schnelligkeit an Größe zu. Mit dem kleinen *Lophiodon remense* beginnend, das kaum den Umfang eines Tapirs erreicht, geht er schnell zu großen Formen, wie dem *Lophiodon isselense* von Issel, über und endigt mit einer riesenhaften Mutation, dem *Lophiodon lautricense* von Lautrec (Departement Tarn), das in seinen Dimensionen noch die größten lebenden Nashörner übertrifft. Der zweite, seine Herkunft ebenfalls von *Lophiodon remense* herleitende Stamm entwickelt sich weit weniger schnell, er endigt mit *Lophiodon Thomasi*, dessen Größe kaum die Hälfte von jener des *Lophiodon lautricense* erreicht. Der dritte Stamm umschließt lauter kleine Formen, da seine Größenentwicklung nur sehr langsam ist. Er beginnt mit *Lophiodon subpyrenaicum*, einem Tier, das viel kleiner ist als die Anfangsmutationen der beiden anderen Stämme, und endigt mit dem *Lophiodon leptorhynchum*, das kaum etwas stärker wird als *Lophiodon remense*. Auf diese Weise, sagt Depéret, entwickeln sich alle vier heute bekannter Stammebäume der Familie der *Lophiodontidae* nach dem gleichen Gesetz der Größenzunahme, aber mit ungleicher Intensität. Depéret hebt dann hervor, daß wir es hier keineswegs mit Ausnahmerscheinungen zu tun haben, sondern sich zahlreiche Familien tertiärer Säugetiere anführen ließen, welche

analoge Verhältnisse erkennen lassen: „Bei den Paläotheriden, Anthracotheriden, Rhinocerotiden, Amphicyoniden, Viverriden, Musteliden, Feliden u. s. w. gelangt das Gesetz der Größenzunahme unter ähnlichen Bedingungen wie bei den Lophiodonten zur Anwendung, das heißt, einige Stämme, die mit einer sehr großen Entwicklungsfähigkeit begabt sind, schwingen sich schnell zu Riesenformen auf, während andere ein mäßigeres Tempo einschlagen, schließlich noch andere ohne eine Zunahme in der Größe verbleiben. Daher beobachtet man fast ständig in einer und derselben natürlichen Familie und zu einer und derselben Epoche Typen von großer als auch mittlerer Gestalt sowie kleine oder Zwergformen. Die heutige Naturwelt liefert uns bei den Katzen, Hirschen und Antilopen zahlreiche Beispiele dafür, ja man kann allgemeiner sagen, bei allen nur möglichen Gruppen des Tierreiches.“ Auch der Mensch macht, wie ich hinzufügen will, in dieser Beziehung keine Ausnahme. Noch heute persistieren Zwergstämme und auch an prähistorischen Zwerggrassen fehlt es keineswegs.

Depéret erörtert dann die Frage, ob die Differenzierung in den Größenverhältnissen, wie man sie bei fast allen lebenden oder fossilen Tierfamilien beobachtet, einzig und allein durch den erörterten Vorgang der Größenzunahme erreicht worden sei, welche bei parallel laufenden Stämmen mit verschiedener Schnelligkeit vor sich ging, oder ob nicht etwa ebensogut einmal eine Entartung, das heißt eine Abnahme der Größe bei einigen Stämmen eintreten könnte. Ich habe oben auf einige Fälle hingewiesen, in welchen unter besonderen Umständen eine solche Verkümmerng eintreten kann. Die kleinen, im sarmatischen Meere durch ungünstige Verhältnisse beeinflussten, oben aufgezählten Formen (*Murex sublavatus*, *Pleurotoma Doderleini* und *Pleur. Sotterii*) sind zweifellos Nachkommen größerer Formen des Vindobonien und es wird wohl noch so manche derartige Fälle tatsächlicher Größenabnahme geben, wenn auch nicht immer die Erklärung eine so naheliegende sein wird, wie bei der Beeinflussung jener Weichtiere durch den variablen Salzgehalt des sarmatischen

Meeres. Depéret wirft die Frage auf, ob sich bei dem gegenwärtigen Stande der Paläontologie Stammbäume nachweisen lassen, deren aufeinanderfolgende Mutationen eine stufenweise Abnahme in der Körpergröße zeigen und findet dies wenig wahrscheinlich, obgleich zu wiederholten Malen versucht wurde, auf Vorgänge dieser Art hinzuweisen: „Klassisch dafür sind die Zwergelafanten, die auf mehreren Inseln des Mittelmeeres entdeckt wurden, so *Elephas melitensis* auf Malta und *Elephas mnaidriensis* auf Sizilien, ferner andere ähnliche Formen von den Inseln Cypern und Sardinien, aus Griechenland und von Gibraltar. Diese Zwergelafanten, von denen einige die Größe eines Ponys nicht überschreiten, sind geologisch von jungem Alter und gehen höchstens bis zum Anfang des Quartärs zurück. Sie stehen mit dem Zweige des riesenhaften *Elephas antiquus* in Verbindung. Pohlig und mit ihm fast alle Paläontologen sahen sie als Rassen an, die durch eine lange Isolierung auf einer Insel degeneriert wären.“¹⁾

Wie bereits oben bemerkt, hält Depéret die von Miß Bate gegebene Erklärung für die Zwergbildung der Elefanten der Mittelmeerinseln für zutreffender und ich möchte ihm hierin vollkommen beipflichten. Depéret fragt mit Recht, wie man zunächst annehmen konnte, daß ein so großes Land wie Sizilien nicht dazu fähig gewesen sein sollte, eine genügende Nahrungsmenge für die Elefanten hervorzubringen, um ihre Lebenskraft und Größe zu erhalten. Ein solcher Grund könnte seiner Meinung nach vielleicht für ganz kleine Inseln etwas Gewinnendes für sich haben, er könne aber nicht auf so ausgedehnte Inseln angewandt werden. Es scheint ihm vernünftiger, *Elephas melitensis* und die anderen ein wenig größeren Mutationen, als primitive Formen aus dem *Elephas antiquus*-Stamme zu betrachten, die durch geologische Ereignisse auf diesen Inseln abgesondert wurden und in dieser Unterbrechung ihrer geologischen Verbreitung einen besonderen Grund zur Erhaltung ihres primitiven Zustands fanden. Depéret meint, daß ähnliche Gründe zur Auslegung des

¹⁾ Depéret, a. a. O., S. 190.

kleinen *Hippopotamus* auf Madagaskar, des kleinen *Tapirus Bairdi* aus Zentralamerika u. s. w. hervorgezogen werden könnten, ohne daß man seine Zuflucht zu einer gesetzmäßigen Abnahme in der Größe nehmen muß, die ihm durch keine genaue Beobachtung gerechtfertigt erscheint.

Als zweites paläontologisches Gesetz führt Depéret das „Gesetz der Spezialisierung der Stammbäume“ an, das von E. Cope in der umgekehrten Form als „Doctrine of the unspecialized“ aufgestellt und von D. Rosa, wie wir im vorhergehenden Abschnitt gesehen haben, als „legge della variazione progressivamente ridotta“ in erweiterter Form ausgesprochen wurde. Depéret erörtert, daß seit Cope die Untersuchung der fortschreitenden Spezialisierung innerhalb der Stämme den Gegenstand zahlreicher paläontologischer Arbeiten bildete und die beweiskräftigsten Beispiele gerade so wie für das Gesetz der Größenzunahme von den Wirbeltieren geliefert wurden. Ganz allgemein überträgt sich, wie Depéret betont, die Spezialisierung nicht auf den gesamten Organismus, sondern allein auf ein einziges Organ oder auf eine hinsichtlich ihrer Funktion mehr oder minder zusammengehörige Gruppe von Organen. Er bespricht dann zunächst jene Spezialisierungen, die keinen anderen Zweck als eine stufenweise Vervollkommnung einer bestimmten Funktion, wie Schwimmen, Fliegen, Springen, Laufen u. s. w., haben, und führt hiefür als vortreffliches Beispiel die bekannten Forschungen Kowalewskys und Copes über die fortschreitende Umformung des plantigraden Fußes mit fünf Zehen der primitiven Ungulaten in einen semiplantigraden, darauf in einen digitigraden und schließlich in einen unguligraden mit einer bis zwei Zehen bei vielen heutigen Ungulaten an. Diese Umbildung erfolgt durch stufenweise Aufrichtung und Verlängerung der Metapodien, die von einer Verlängerung des ganzen Gliedes begleitet wird, durch stärkere Entwicklung mittlerer Metapodien auf Kosten der anderen, welche verkümmern und schließlich verschwinden, durch Verschiebung und bessere Verbindung der ursprünglich parallel geordneten Knochen des

Karpus und Tarsus und endlich durch Verwachsung verschiedener vorher getrennter Teile des Karpus, Tarsus und der Metapodien. Kowalewsky, Cope und Osborn haben in vortrefflicher Weise mechanisch zu erklären gesucht, wie diese Anpassungserscheinungen an den Lauf zu stande kamen, eine Spezialisierung, die während verschiedener Perioden und unter einem mehr oder minder schnellen Fortschreiten parallel nebeneinander bei den verschiedensten Stämmen der *Paridigitata* und *Imparidigitata* vor sich ging. Depéret bespricht dann die allmähliche Anpassung der Seekühe (*Sirenia*) an das Leben im Wasser und erörtert, daß alle paläontologischen Erfahrungen zu Gunsten der Hypothese Owens und Flowers sprechen, welche die heutigen, die Meeresufer und Flußmündungen bewohnenden Gattungen *Manatus* und *Halicore* für ehemalige landbewohnende Ungulaten erklärt, die zu Wassertieren wurden, bei welchen die Körperform, die Haut, das Zahnsystem, der Schädel und vor allem die Gliedmaßen entsprechende Veränderungen erfuhren. Depéret erörtert die Umformung des bei den geologisch älteren Formen fast normalen Ungulatengebisses, die Umgestaltung des Vordergliedes zu einem Ruder und die allmähliche Reduktion der hinteren Extremität und des Beckens. Diese bei den oligocänen, miocänen und pliocänen Formen (*Halitherium*, *Metaxytherium*) bis zur rezenten *Halicore* Schritt für Schritt zu verfolgende Rückbildung, welche O. Abel, der auch die eozänen Vorläufer mit in Betracht zieht, als eines der besten Beispiele einer Regression erörtert hat,¹⁾ findet ihr Analogon bei den verschiedenen Gruppen der Zahn- und Bartenwale, bei welchen ebenfalls die Hinterextremität rückgebildet wird, während der Schwanz die Funktion des Propellers übernimmt. Daß die Anpassung an das Leben im Wasser auch in anderer Weise möglich ist, zeigen die *Pinnipedia*, bei welchen die nach rückwärts gestreckten und stark entwickelten Hinterextremitäten dieselbe Funktion übernommen haben, welcher die Schwanzflosse der Wale ebenso dient, wie jene von *Halicore* oder *Manatus*.

¹⁾ O. Abel: Bau und Geschichte der Erde, 1909, S. 181.

Die Huftiere und die Sirenen zeigen eine funktionelle Spezialisierung, die in einem Reduktionsprozeß verschiedener Organe besteht. Depéret weist im Gegensatz hiezu auf eine anormale Mehrbildung bestimmter Elemente hin, wie sie die Flossenhand bei *Ichthyosaurus* zeigt. Ich möchte diesen Fall der Spezialisierung etwas eingehender erörtern, da er Anlaß zu großen Meinungsverschiedenheiten gegeben hat und noch gibt. Nicht bloß die verschiedene Auffassung, die Haeckel und Gegenbauer einer, Baur und Kükenthal anderseits über die Ursprünglichkeit oder die später erworbene Eigenschaft der überzähligen Zehen hegten, sondern zumal die Äußerungen von Depéret und Steinmann über die Bedeutung paralleler Erscheinungen in der Flossenhand der Ichthyosaurier und der Wale erheischen eine ins Detail gehende Besprechung. Die eigenartige Gestaltung der *Ichthyosaurus*-Flosse ist zur Genüge bekannt. Auf den kurzen, flachen, den *Humerus* darstellenden Knochen folgen zahlreiche polyonale Platten, die einander in hohem Grade gleichen. Mit Mühe unterscheidet man unter ihnen zunächst Ulna und Radius, dann zwei Reihen Karpalknochen, eine Reihe von Metakarpalia, denen sich zahlreiche, immer kleiner werdende Phalangen anschließen. Als die auffallendste Erscheinung in der Spezialisierung dieser Flossenhand, die von einer zusammenhängenden Haut umgeben wird, bezeichnet Depéret die unbestimmte Anzahl der Zehen, die bei gewissen Arten bis zu acht oder neun gehen kann. Diese, nur bei einem Teile der Ichthyosaurier zu beobachtende Erscheinung wurde bekanntlich auf eine uralte Einrichtung zurückgeführt und als „*Archipterygium*“ gedeutet. Man glaubte sogar, wegen dieser angeblichen Urflosse der Ichthyosaurier dieselben von allen übrigen Reptilien trennen und unmittelbar von den Selachiern ableiten zu müssen. Baur hat im Gegensatz zu dieser Auffassung in der Ichthyosaurierflosse eine einfache sekundäre Anpassung an das Leben im Wasser gesehen, analog der Ausbildung der Flossen der Cetaceen. Er betrachtet wohl mit Recht die Ichthyosaurier als stark spezialisierte Abkömmlinge von landbewohnenden Reptilien, die mit primitiven

Formen der Ordnung der *Rhynchocephalia* verwandt sind. Bezüglich der von so vielen Forschern, Anatomen wie Paläontologen, hervorgehobenen Ähnlichkeit der Flossenhand der *Ichthyosauria* und *Cetacea* bemerkt Depéret: „Die Seesäuger aus der Familie der Wale (*Cetacea*) zeigen eine Spezialisierung in ihrem vorderen Gliede, die der bei den Ichthyosauriern durchaus analog ist, obgleich die Zahl der Zehen in der normalen Fünffzahl erhalten bleibt.“¹⁾ Das ist nun nicht vollkommen richtig, denn Kükenthal hat gezeigt, daß beim Embryo von *Delphinopterus* ein überzähliger sechster Finger vorhanden ist. Steinmann hat darauf ganz besonderes Gewicht gelegt, er erörtert diesen sechsten Finger des *Delphinopterus*-Embryos als einen besonderen Beweis für die Abstammung der *Delphinidae* von den *Ichthyosauria*. Er betont, daß dieser sechste Finger des *Delphinopterus* genau dieselbe Lage hat, wie der große überzählige sechste (siebente) Finger bei *Ichthyosaurus communis*, womit aber die Übereinstimmung noch nicht erschöpft sei. „Jeder einzelne Knochen der Handwurzel von *Delphinopterus*“, sagt Steinmann,²⁾ „läßt sich ohne weiteres auf ein entsprechendes Element bei *Ichthyosaurus* zurückführen und die gegenseitige Verschiebung einiger Knochen seit der Jurazeit ist nur minimal.“ Ich möchte dazu bemerken, daß allerdings eine allgemeine Ähnlichkeit (Konvergenzerscheinung) zwischen den Flossen ersichtlich ist, die Steinmann zur Abbildung bringt, daß aber eine wesentliche Verschiedenheit der *Ichthyosaurus*- und der *Delphinopterus*-Flosse darin besteht, daß erstere viel mehr spezialisiert und umgebildet ist, als letztere. Steinmann meint, es sei gewiß eine merkwürdige Erscheinung, daß diese in der Säugerwelt einzig dastehende Hyperdaktylie gerade bei einem Delphin, und zwar in der bei *Ichthyosaurus* bekannten Form auftritt, und behauptet: „Wenn man aber die Überzähligkeit der Finger bei *Delphinopterus* für eine Neubildung erklärt, wie

¹⁾ Depéret, a. a. O., S. 194.

²⁾ Steinmann: Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, S. 246.

das geschehen ist, so müßte doch ein bestimmter Grund für eine solche Deutung vorliegen, das ist aber meines Wissens nicht der Fall, im Gegenteil, da nach Kükenthal ein gesondertes Band sowohl auf der Innenseite wie an der Außenseite an den sechsten Finger geht, kann es sich doch wohl nur um eine rudimentäre Bildung handeln.“ Ich habe schon oben bemerkt, daß die Flossenhand von *Delphinopterus* in ihrer Spezialisierung merklich hinter jener von *Ichthyosaurus* zurückbleibt. Das ist schon ersichtlich, wenn wir zur Vergleichung *Ichthyosaurus communis* heranziehen, wird aber noch deutlicher, wenn wir andere Arten betrachten, die verschiedene Grade dieser Spezialisierung zeigen. Baur's Auffassung der *Ichthyosaurus*-Flosse, als nicht aus dem Gegenbaur'schen *Archipterygium*, sondern der normalen Extremität eines landbewohnenden Reptils hervorgegangen,¹⁾ stützt sich vor allem auf die Umgestaltung der Vorderextremität bei den einzelnen Mutationen: „Die ältesten *Ichthyosaur*en zeigen noch das Flossenskelett weniger differenziert, später kommt es aber nicht nur zu einer Längsspaltung des fünften Fingers, sondern zu mehrfachen sekundären Strahlen an dessen Seite und Dichotomie anderer Finger, so zeigt z. B. *Ichthyosaurus longimanus* vier hintereinander folgende, auf der ulnaren Seite gelegene Strahlen, also zusammen neun, und an der Hand eines anderen *Ichthyosaurus* trifft man am Rande der Flosse entlang gar 15 Längsstrahlen an.“²⁾ Man muß daher Kükenthal wohl beipflichten, wenn er im Anschluß an die Erörterung der bei den Zahnwalen geringeren Hyperphalangie und beginnenden Längsspaltung der Finger gegenüber der viel weiteren Entwicklung beider Prozesse bei *Ichthyosaur*en, sich in folgender Weise äußert: „Es erscheint mir nun nach Gesagtem wahrscheinlich, daß sich die Walflosse in gleicher Weise weiterentwickeln wird, wie die

¹⁾ Baur: On the morphology and origin of the Ichthyopterygia, American Naturalist, 1887, p. 840.

²⁾ W. Kükenthal: Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. — Rede, gehalten am 17. Mai 1890 in der Aula der Universität zu Jena, Zoolog. Jahrb. V., S. 393.

Ichthyosaurenflosse und die Länge der Zahnwalfinger ist ein im Werden begriffener Prozeß, welcher weitergehend zuletzt die Ähnlichkeit mit der Ichthyosaurenflosse noch erhöhen würde.“

Für die Annahme, daß es sich in beiden Fällen um eine Neuanlage handelt, und nicht, wie Gegenbauer seinerzeit für *Ichthyosaurus* annahm und nun Steinmann für *Delphinopterus* behauptet, um Erbstücke von Vorfahren, spricht die Tatsache, daß auch bei grabenden Säugetieren eine Verbreiterung der als Grabschaufel funktionierenden Hand durch Neuanlage von radialen und ulnaren Handknochen stattfindet, welche mit den Sesambeinen am radialen und ulnaren Flossenrande der Ichthyosaurier verglichen werden können. „So kommt es“, bemerkt O. Abel, „z. B. bei *Ctenomys*, einem grabenden Säugetier Südamerikas, zur Neuanlage eines sechsten Fingers (im physiologischen Sinne), derart, daß sich das Pisiforme vergrößert und in zwei Stücke teilt, dessen distales eine hornige Scheibe trägt. Ebenso kann an der radialen Seite der Hand ein eingliedriger Randknochen (das Os falciforme des Maulwurfs), oder ein zweigliedriger (Präpollex des Kapschen Springhasen) auftreten, so daß von einem Präpollex und Postminimus gesprochen werden kann.“¹⁾

Eine andere weitgehende Spezialisierung der Hand, welche Depéret nur kurz erwähnt und auf deren Erörterung, als auf einen hinlänglich bekannten Fall ich gleichfalls nicht näher einzugehen brauche, ist die Umbildung zu einem Flugorgan. Sie bewirkt bei den Vögeln eine Verkümmern der Hand, bei den Flugreptilien oder Pterosauriern eine übermäßige Entwicklung zumal der Phalangen des fünften Fingers. Ich möchte mich begnügen, auf die bekannte Gegenüberstellung der Flugextremitäten verschiedener Wirbeltiere hinzuweisen, welche R. Owen vornahm.²⁾

¹⁾ O. Abel: Über ein Endglied des Ichthyosaurierstammes aus der Kreide, Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, Jahrgang 1908, S. 43.

²⁾ R. Owen: On the *Archeopteryx* of von Meyer, with a description of the Fossil Remains of a long-tailed species from the Lithographic stone of Solenhofen Philos. Transact. 1863.

Depéret erörtert ferner die Spezialisierung der Angriffs- und Verteidigungswaffen, welche vielfach exzessiv entwickelt und schließlich ihren eigenen Trägern schädlich wurden. In die Gruppe der Angriffswaffen gehört vor allem die Differenzierung der Eckzähne zu spitzen Dolchen mit messerscharfen und ausgezackten Rändern bei den Raubtieren. Depéret bemerkt, daß verschiedene Gruppen: Stegocephalen, Theromorphen, Dinosaurier und Säuger, Beispiele für diese Differenzierung der Eckzähne liefern, als deren extremste Bildungen man den furchtbaren, wie eine krumme Säbelklinge gestalteten Zahn des *Megalosaurus* und den noch schrecklicheren Eckzahn der Katzengattung *Machairodus* anführen könne. Auf den letzterwähnten Fall, der von verschiedenen Paläontologen und Zoologen in nicht ganz übereinstimmender Weise erörtert wurde, möchte ich etwas näher eingehen, da er meines Erachtens ein recht gutes Beispiel für das Aussterben allzu spezialisierter Formen darbietet. O. Abel hat ihn in einem Vortrag über Angriffswaffen und Verteidigungsmittel fossiler Wirbeltiere besprochen.¹⁾ Er bemerkt, daß die Eckzähne von *Machairodus neogaeus* aus dem südamerikanischen Pleistocän von so außerordentlicher Länge sind, daß bei normaler Weite der Mundöffnung der Eckzahn noch so weit über den Unterkiefer vorgestanden wäre, daß das Tier die Nahrung nicht nach Art lebender Katzen zwischen die Kiefer hätte aufnehmen können. W. D. Matthew hat deshalb die Meinung ausgesprochen, daß *Machairodus* den Unterkiefer fast senkrecht stellen konnte.²⁾ Abel hält das nicht für wahrscheinlich und meint, daß der extrem verlängerte Eckzahn vermutlich stets über dem Unterkiefer so weit vorstand, daß auch bei vollständiger Öffnung der Mundspalte die Eckzahnenden noch über den Unterkiefer vorragten. Brandes hat hervorgehoben, daß die Schneide- und Backenzähne von *Machairodus* weit weniger leistungsfähig erscheinen, als bei

¹⁾ O. Abel: Angriffswaffen und Verteidigungsmittel fossiler Wirbeltiere. Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft, Wien 1908, S. 207.

²⁾ Vergleiche Blainville, Osteographie.

den lebenden Tigern und Löwen. Er vertritt die Meinung, daß die extreme Spezialisierung der Eckzähne von *Machairodus* durch die häufig geübte Gewohnheit bedingt gewesen sei, die Eckzähne in den ungepanzerten Hals der großen gepanzerten Glyptodonten einzuhauen. Weismann¹⁾ hat sich dieser Auffassung angeschlossen und betrachtet die Ausbildung der großen *Machairodus*-Eckzähne einerseits und der schweren Glyptodontenpanzer andererseits als eine „wechselseitige Steigerung der Anpassungen zwischen zwei Tiergruppen“. Abel bemerkt dagegen mit Recht: „Es ist das wohl kein Beispiel für eine derartige wechselseitige Anpassungssteigerung, wohl aber dafür, daß man bei solchen Schlüssen nicht vorsichtig genug zu Werke gehen kann. Die großen Gürteltiere und Glyptodonten sind auf Südamerika beschränkt, aber die Machairodontiden sind weltweite Formen, die in Europa schon im Phosphorit des Querey (Paläogen) auftreten und bereits hoch spezialisiert, erst im Pliocän, nach Herstellung der heutigen Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika, nach Südamerika eingewandert sind. Die europäischen, asiatischen und nordamerikanischen Machairodontiden haben ebenso gewaltige Eckzähne wie die südamerikanischen Formen und die Ausbildung derselben hängt also nicht mit dem Kampfe zwischen den Machairodontiden und Glyptodonten zusammen.“²⁾ Diesen Ausführungen Abels beipflichtend, möchte ich bemerken, daß die exzessive Entwicklung der Eckzähne als Angriffswaffen die Machairodontiden wohl befähigt haben mag, leichter Beute zu machen, daß sie sie aber auch gehindert haben dürfte, dieser Beute andere Nahrung zu entnehmen, als das Blut. Auch heute sind manche Raubtiere, wie die Iltis- und Marderarten, so lüstern nach Blut, daß man sie in vollem Sinne des Wortes blutdürstig nennen kann, die Machairodontiden aber scheinen durch ihre Eckzähne schließlich daran gehindert worden zu sein, andere Nahrung aufzunehmen, was

¹⁾ A. Weismann: Vorträge über Deszendenztheorie, Bd. II, S. 403 bis 404, Jena 1902 (zitiert nach O. Abel).

²⁾ O. Abel, a. o. a. O., S. 209.

einerseits die von Brandes betonte geringere Leistungsfähigkeit der Backenzähne herbeigeführt haben muß, anderseits aber wahrscheinlich das Aussterben der ausschließlich auf Blutgenuß angewiesenen Formen bedingte, denn bei starkem Zurückgehen der Zahl der Beutetiere waren die allzu hoch spezialisierten Machairodontiden gewiß im Nachteil gegenüber den weniger differenzierten Feliden.

Aber auch die extreme Entwicklung der Zähne als Verteidigungswaffen mußte ihren Eigentümern zuletzt schädlich werden. Depéret bezeichnet die Stoßzähne, die in der Gruppe der Proboscidier ihre maximale Größe erreichen, als noch spezialisiere Zahnprodukte, als die gewaltigen *Machairodus-Eckzähne*. „Bei *Mastodon arvernensis*“, sagt Depéret, „wird die Länge des fast gerade gestreckten oberen Stoßzahnes bis ungefähr zu 3 Metern gemessen und bei den großen fossilen Elefantenarten, *Elephas meridionalis*, *Elephas antiquus* und beim Mammut erreichen die meist in Form einer Spirale oder Lyra gekrümmten Stoßzähne noch riesenhaftere Dimensionen. Man hat wahrlich recht, sich zu fragen, welchen Nutzen dermaßen beschwerliche Waffen für diese Tiere haben konnten.“¹⁾ Mit noch mehr Recht wäre aber hier *Elephas Ganesa Falconer*²⁾ zu nennen gewesen, dessen noch weit über das Maß der genannten Typen entwickelten Stoßzähne gewiß eine enorme Last für seinen Träger bedeuteten, oder *Elephas Columbi*, dessen riesige Stoßzähne, wie das von H. F. Osborn geschilderte, im Amerikanischen Museum zu New York aufgestellte Skelett zeigt,³⁾ eingerollt sind und mit ihren Enden übereinanderliegen. Solche exzessiv entwickelte Stoßzähne konnten gar nicht mehr als Waffen gebraucht werden und mögen schließlich für ihre Träger die Ursache des Unterganges geworden sein. Es ist gewiß kein Zufall, daß die heutigen Überbleibsel des einst so blühenden Stammes der

¹⁾ Ch. Depéret, a. a. O., S. 195.

²⁾ H. Falconer: *Fauna antiqua sidalensis*, Illustrations, London 1867, Part III, Plate 23.

³⁾ H. F. Osborn: A mounted Skeleton of the Columbian Manmuth (*Elephas Columbi*), Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXIII. 1907, S. 255—257.

Proboszidier, der afrikanische und in noch höherem Grade der indische Elefant, lediglich mäßig entwickelte, noch als Waffen benützbare Stoßzähne aufweisen.

Aber auch andere Verteidigungswaffen ausgestorbener Tiere weisen exzessive Entwicklung auf, so z. B. die Knochenröhre, in welcher der Schwanz von *Daedicurus* endigt. Sie ist am distalen Ende kolbig aufgetrieben und trägt tiefe Gruben. Abel meint, daß kaum ein Zweifel darüber möglich sei, daß diese Gruben zur Aufnahme von hornigen Hautbuckeln oder Hautstacheln dienten, so daß der Schwanz das Aussehen eines Morgensternes besessen haben mag, wie er das auch bildlich darstellt.¹⁾ Eine solche Waffe habe zweifellos ein wirksames Verteidigungsmittel dargestellt. Auch von *Stegosaurus* aus dem Jura Nordamerikas und *Polacanthus* aus dem Wealden Englands nimmt Abel an, daß die Knochenstachelpaare auf dem Schwanze wahrscheinlich nicht so steil nach oben gerichtet waren, wie es die bisherigen Restaurationen zeigen, sondern in der Schwanzregion schräg seitlich wegstanden, so daß sie bei Schwanzschlägen eine wirksamere Waffe abgeben konnten.

Exzessiv entwickelt sind vielfach die Knochenzapfen und Hautprodukte, welche so viele verschiedenartige Tiere als wirksame Verteidigungsmittel auf dem Schädel trugen. Diese Schädelprotuberanzen, welche bei fast allen Gruppen der landbewohnenden Wirbeltiere an einzelnen Formen vorhanden sind, weisen vielfach seltsame Gestaltungen auf. Die riesige *Miolania* aus den Quartärbildungen Neuseelands trägt auf ihrem Schädel neun mehr oder weniger vorragende Knochenzapfen, von denen zwei nach der Seite gerichtete förmliche Hörner bilden, die seinerzeit mit Hautplatten bedeckt waren. Die nordamerikanische Dinosaurierfamilie der pflanzenfressenden Ceratopsiden, deren Schädel am Hinterende zu einer großen Nackenschutzplatte umgestaltet war, besaß zugleich mehrere als Verteidigungswaffen dienende Schädelprotuberanzen. *Triceratops Marsh* besaß ein kleines, unpaares, auf dem Vorderende der Schnauze sitzendes Nasenhorn und ein

¹⁾ O. Abel, a. o. a. O. Fig. 2 a, S. 213.

Paar mächtiger Knochenzapfen ober und hinter den Augenhöhlen. Unter den fleischfressenden Dinosauriern trug *Ceratosaurus* aus dem oberen Jura von Kolorado auf der Medianlinie der Nase einen hohen, langgestreckten, aufrecht stehenden Knochenkamm, der ein richtiges Nasenhorn bildete. In der Klasse der Vögel weist nur der Helmkasuar eine Hervorragung auf dem Kopfe auf. Steinmann, der ja die Vögel von „Avireptilien“ ableiten will, legt besonderen Wert auf dieses Merkmal, das in beiden Stufen nur ein einziges Mal ausgeprägt ist.¹⁾ Er hebt hervor, daß ein einziger „Avisaurier“, *Ceratosaurus nasicornis*, einen schmalen, rauhen Knochenkamm auf dem Nasenbein besitzt, welcher eine Hornbekleidung getragen habe, und eine einzige Gruppe von Laufvögeln, der Helmkasuar, durch den Besitz eines ganz ähnlichen, auch mit Horn bekleideten Kammes ausgezeichnet sei, der nur etwas weiter zurück auf der Stirn sitze. Obwohl Steinmann weiters bemerkt, daß sich damit bei beiden ein Durchbruch im Unterkiefer und eine starke Entwicklung der Präfrontalien verbindet, glaube ich doch ebensowenig an eine Stammesverwandtschaft zwischen *Ceratosaurus* und Helmkasuar, wie zwischen dem triadischen *Belodon* und dem miocänen *Phororhacos* Patagoniens, die Steinmann ebenfalls auf Grund einiger entfernter Ähnlichkeiten im Schädelbau behauptet.

Die meisten und auffallendsten Schädelprotuberanzen weisen die Säugetiere auf. Die große Gruppe der Nashörner besitzt mehr minder entwickelte Nasen oder Stirnhörner, die als Epidermalgebilde zu betrachten sind. Das ausgestorbene *Elasmotherium sibiricum*, das dieser Gruppe angehört und sich auch im Baue seiner Backenzähne als hoch spezialisierte Form erweist, trug, nach der gewaltigen rauhen Schädelprotuberanz zu urteilen, wohl das gewaltigste Horn unter allen fossilen Huftieren, es ist, wenn, wie behauptet wird, die Sage der Jakuten von dem großen einhornigen Stier, dessen Horn zum Transport allein einen Schlitten erforderte, sich

¹⁾ G. Steinmann: Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, S. 229.

wirklich auf das *Elasmotherium* bezieht, erst vor kurzer Zeit ausgestorben. Mit mächtigen paarigen Nasenzapfen war *Arsinoitherium* aus dem ägyptischen Eozän ausgestattet. Auch bei fossilen Nagern treten derartige stark entwickelte Nasenzapfen auf. Man kennt sie bei *Ceratogaulus* aus dem Miocän von Kolorado und von *Epigaulus* aus dem Miocän von Kansas. J. W. Gidley hält es nicht für ausgeschlossen, daß die mächtigen Nasenzapfen von *Epigaulus* nur bei den Männchen auftreten. „and in that event were probably used principally as fighting weapons“. ¹⁾ Zweifellos darf diese Funktion vor allem den Geweihen der Cerviden zugeschrieben werden, von denen sich manche durch enorme Entwicklung auszeichnen, die ihren Trägern schädlich werden mußte. Es soll hier nicht von der z. B. durch A. Gaudry in seinen *Enchaînements du monde animal* eingehend erörterten allmählichen Ausgestaltung und Komplizierung des Geweihes der Cerviden gesprochen, sondern lediglich darauf hingewiesen werden, daß in manchen Formenreihen die exzessive Entwicklung der bei den Männchen immer höher gezüchteten Geweihe schließlich schädlich werden mußte. Für *Cervus (Euryceros) megaceros*, dem irischen, erst spät ausgestorbenen Riesenhirsch, in dem manche noch den „grimmigen Schelch“ des Nibelungenliedes erkennen wollen, ist dies von vielen Seiten ausgesprochen worden, es gilt aber auch gewiß vom pliocänen *Cervus etruscus*, der unter allen lebenden und fossilen Hirschen das Maximum der Vergabelung des Geweihes zeigt. Exzessive und ihren Trägern gewiß schädliche Schädelprotuberanzen sehen wir ferner bei dem miocänen, mit den heutigen Giraffen verwandten *Sivatherium* aus Indien, das auf den beiden äußersten Ecken der Stirnbeine zwei mächtige, verzweigte Knochenzapfen und ein weiteres kleineres Paar auf dem vorderen Teile der Stirn trug, ferner bei den zu den erloschenen, alttertiären *Amblypoda* gehörigen hochspezialisierten nordamerikanischen *Dinoceras-* (*Loxolophodon-*) Arten. Der Schädel von *Dinoceras Marsh (Loxolophodon)*

¹⁾ J. W. Gidley: A new horned Rodent from the Miocene of Kansas. *Proced. U. S. Nat. Mus.* XXXII p. 627—636, Pl. LVIII—LXV, Washington 1907.

Cope) trug nicht weniger als drei Paare von vorn nach hinten an Größe zunehmende gewaltige Knochenprotuberanzen; außerdem waren die Tiere mit gewaltigen, dolchförmigen Eckzähnen bewehrt. Man kann wohl in dieser ganz abnormen, luxuriösen Entwicklung der schwerfälligen Formen eine wesentliche Ursache ihres baldigen gänzlichen Erlöschens erkennen. Steinmann ist allerdings anderer Ansicht.¹⁾ Er glaubt, daß noch heute Nachkommen der Dinoceraten im Meere leben, und stellt die Abbildungen der Skelette von *Dinoceras (Loxolophodon) ingens* Marsh und *Trichechus rosmarus* L. einander gegenüber, um zu erweisen, daß das Walroß ein Nachkomme der Dinoceraten wäre. Steinmann behauptet, daß die gesamten, weitgehenden Verschiedenheiten, die im Skelett der beiden Formen zu erkennen sind, durch die Anpassung an das Wasserleben (bei *Trichechus*) hervorgerufen wurden. Er meint, die Körpergröße und Proportionen der einzelnen Skeletteile seien im wesentlichen gleich, nur erschienen die Zehen beim Wassertier länger und schmaler, der Schwanz ein wenig kürzer. Ich hingegen bin der Ansicht, daß aus dem Ungulatenfuß des *Dinoceras* niemals die vollkommen mit jener der Pinnipedier übereinstimmende Flossenextremität von *Trichechus* hervorgehen konnte. Hätte Steinmann statt der in bezug auf die Endphalangen nicht sehr genauen Abbildung bei Cuvier diejenige von *Blainville* herangezogen, so hätte er wohl sehen müssen, daß *Trichechus* zu den mit Krallen bewaffneten Raubtieren zu stellen ist. Ich kann auch darin mit Steinmann nicht übereinstimmen, daß der Schädel beider Formen große Übereinstimmung zeigt. Steinmann behauptet: „Abgesehen von der Verkürzung der Schnauze und dem Schwunde der Knochenzapfen und -kämme von *Dinoceras*, herrscht fast vollständige Identität der Merkmale.“ Ich finde eine wesentliche Ähnlichkeit eigentlich nur in der Gestaltung des ungeheuren Eckzahnes, der freilich bei *Dinoceras* und *Trichechus* eine ganz andere Bedeutung hat. Bei alten Ungulatengruppen finden sich vielfach starke Eckzähne, so bemerkt Depéret, daß die mit einer stumpfen Spitze ver-

¹⁾ G. Steinmann, a. o. a. O., S. 261 bis 265.

sehenen Eckzähne der Lophiodonten den Eckzähnen der Ursiden zum Verwechseln ähnlich sehen, und daß er bei einem oligocänen *Brachyodus* Eckzähne beobachtet habe, welche denen eines *Machairodus* von kleiner Gestalt sehr ähnlich waren.¹⁾ Bei *Dinoceras* sind diese Ungulateneckzähne freilich ungewöhnlich stark entwickelt. *Trichechus* hat noch weit größere Hauer. Ihre Ähnlichkeit (Konvergenz) mit den *Dinoceras*-Zähnen aber danken sie zweifellos dem eigenartigen Gebrauche, den die Walrosse von ihnen machen, sie reißen ihre Nahrung, die hauptsächlich aus Muscheln (*Mya truncata* und *Saxicava rugosa*) besteht, damit vom Meeresgrunde los. Es ist durch diese Nahrung die Umgestaltung der Eckzähne wohl ebenso leicht erklärbar, wie jene der Backzähne, die hauptsächlich zum Zermalmen der mit den Hauern aus dem Schlick des Meeresgrundes hervorgewühlten Muscheln dienen. Die Annahme, daß die hochspezialisierten Dinoceraten sich durch Leben im Wasser so vollkommen hätten verändern können, wie Steinmann annimmt, widerspricht aller Wahrscheinlichkeit, vor allem der Dolloschen Regel von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung. Es kann ferner gegen Steinmann, der sich sonst vor allem auf die historischen Tatsachen beruft und behauptet, daß die Formen der Vorwelt in gleicher Breite des Vorkommens bis zur Gegenwart verfolgt werden können, noch geltend gemacht werden, daß in der langen Reihe tertiärer Ablagerungen, zwischen dem Erlöschen der Dinoceraten und dem ersten Auftauchen von *Trichechus*, keine einzige vermittelnde Form gefunden werden konnte. Man wird daher wohl auch *Dinoceras* (*Loxolophodon*) zu denjenigen Formen zählen dürfen, die durch außerordentliche Größe und hohe Spezialisierung früh dem Erlöschen entgegengeführt wurden.

Depéret sagt: „Würde man sich auf den Boden der Darwinschen Hypothese stellen, so wäre es nur logisch, das Überleben aller derjenigen Formen, die an ihre Funktionen sehr gut angepaßt oder für den Angriff und die Verteidigung wohl bewaffnet sind, dem Kampfe ums Dasein zuzuschreiben.

¹⁾ Ch. Depéret, a. o. a. O., S. 209.

Man könnte sogar dazu gelangen, im Kampfe ums Dasein die Grundursache für eine fortschreitende Spezialisierung der Organe nach einer bestimmten Richtung zu sehen. A priori müßte es demnach den Anschein haben, als ob diejenigen Stammbäume für die Erhaltung am geeignetsten wären, deren Mutationen am schnellsten zu einer starken Größe, zu einer vollkommenen Anpassung an ihre Bedürfnisse und zu einer mächtigen Bewaffnung für den Angriff oder die Verteidigung gelangt sind.“¹⁾ Er zeigt aber in ausführlicher Darstellung im 21. Kapitel seines Buches, das von dem Aussterben der Arten und Gruppen handelt,²⁾ wie zahlreiche die Gruppen des Tierreiches sind, die zu hoher Blüte gelangten und dann ausstarben, er erörtert, daß die Hypothesen, die der alten Vorstellung Cuviers von der Vernichtung der fossilen Arten durch Erdumwälzungen und der genialen Erklärung Darwins durch den Kampf ums Dasein folgen, nicht hinreichen, daß sich hingegen zwei sehr wesentliche Umstände häufig zusammen 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.“³⁾ Und nachdem er den schon früher beigebrachten Beispielen noch zahlreiche weitere anreicht, hebt er 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- oder 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

¹⁾ Ch. Depéret, a. a. O., S. 197 u. 198.

²⁾ Ch. Depéret, a. a. O., S. 214 bis 225.

³⁾ Ch. Depéret, a. a. O., S. 218.

das Weiterleben der Form.“¹⁾ Diese hier durch gesperrten Druck hervorgehobenen Worte Depérets bilden meines Erachtens den Schlüssel der Frage des Aussterbens.

Depéret bemerkt dann, 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. Unter nicht umkehrbarer Entwicklung sei die Erscheinung zu verstehen, daß ein Stamm, der sich einmal einseitig nach einer bestimmten Richtung hin auszubilden begonnen hat, in keinem Falle auf dem durchlaufenen Wege zurückkehren kann. So könne das Pferd, das die Seitenzehen seiner tertiären Ahnen verloren und die Metapodien derselben zu Griffelknochen umgebildet hat, niemals seine verlorenen Zehen von neuem entwickeln. Die *Sirenia*, welche von landbewohnenden Ungulaten abstammen und durch die Anpassung an das Wasserleben ihre Hinterextremitäten vollkommen rückgebildet haben, wären unfähig geworden, wieder ein vollständiges Hinterglied auszubilden und die Funktion eines Vierfüßlers von neuem aufzunehmen. „Sollten“, sagt Depéret, „sich die Verhältnisse ihrer Umgebung in einem für sie als Schwimmtiere ungünstigen Sinne abändern, so würde der Lamantin (*Manatus*) und der Dugong (*Halicore*) plötzlich aussterben, keinesfalls aber Geschöpfe hervorbringen, die den veränderten Funktionen angepaßt wären.“²⁾ Ich möchte ihm in bezug auf das letztere Beispiel vollkommen beistimmen, das erstere erheischt jedoch in bezug auf die gerade beim Pferde bekannten, nicht selten vorkommenden Rückschläge einige Erläuterung, zumal aus dem Grunde, weil das Dollosche Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung Gegner der Darwinschen Lehre geradezu veranlaßt hat, die Möglichkeit der Rückschläge abzuleugnen. Ich glaube, daß bei Erörterung dieser Frage einige Vorsicht geboten ist. Der Dollosche Satz von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung ist zuweilen ganz eigentümlich aufgefaßt worden. So behauptet E. Dennert: „Was

¹⁾ Ch. Depéret, a. a. O., S. 219.

²⁾ Ch. Depéret, a. a. O., S. 220.

bei einer Entwicklung entstanden ist, läßt sich nicht umkehren, das heißt, in den früheren Zustand zurückführen.“ Den nahe-
liegenden Einwand, der auf die zahllosen, wohlbeglaubigten Fälle
des Atavismus hinweist, sucht Dennert durch die Phrase zu
entkräften: „Davon, daß hier eine Entwicklung rückgängig ge-
macht wäre, kann gar keine Rede sein, weil ja eben die be-
treffende Stufe der Entwicklung gar nicht erreicht wurde.“¹⁾
Er leugnet auch die vielfach beobachteten „Umkehrungen des
Entwicklungsganges“, wie sie z. B. bei *Campanula rotundi-
folia* vorliegen, die sonst nur in der Jugend runde Blätter
aufweist, später aber lange, schmale Blätter entwickelt — in
schwacher Beleuchtung aber auch wieder Sprosse mit Rund-
blättern erzeugt, indem er erklärt, eine Umkehrung der Ent-
wicklung liege nur dann vor, wenn ein bestimmtes Langblatt
in ein Rundblatt verwandelt würde, wovon natürlich keine
Rede sein kann. Demgegenüber möchte ich vor allem an
die zuerst von Franz Krašan gemachte Beobachtung erin-
nern, daß Pflanzen nach dem Erfrieren des ersten Triebes
beim abermaligen Austreiben anders gestaltete Blätter ent-
wickeln, die sich als Rückschläge auf die einfacher gebauten
Blätter der Stammformen erklären lassen. Diese Erscheinung,
die Krašan zuerst an *Quercus sessiliflora* Sm. beobachtete
und schilderte,²⁾ ist dann von ihm, C. v. Ettingshausen³⁾
und Noë v. Archenegg⁴⁾ an anderen Pflanzen in ganz
übereinstimmender Weise wahrgenommen worden. A. Noë
von Archenegg erörtert in seiner Abhandlung über ata-

¹⁾ E. Dennert: Die Entwicklung, ihr Wesen und ihre Erforschung,
Heft 7 der vom Keplerbund herausgegebenen „Naturwissenschaftlichen
Zeitfragen“, S. 32.

²⁾ Franz Krašan: Über regressive Formenerscheinungen bei
Quercus sessiliflora Sm., Sitzungsbericht der Wiener Akademie, 95. Bd., 1887.

³⁾ C. v. Ettingshausen und F. Krašan: Beiträge zur Erforschung
der atavistischen Formen an lebenden Pflanzen. Denkschrift der Wiener
Akademie, math. nat. Cl., I., 54. Bd., u. II., 55. Bd., 1888; III., 56. Bd., 1889.
— C. v. Ettingshausen und F. Krašan: Observations sur l'atavisme des
plantes. Archives des sciences physiques et naturelles, Genève 1890.

⁴⁾ A. Noë von Archenegg: Über atavistische Blattformen des
Tulpenbaumes, Denkschrift der Wiener Akademie, math. nat. Cl., 61. Bd., 1894.

vistische Blattformen des Tulpenbaumes, daß solche Blattformen unter verschiedenen Bedingungen entstehen können, nämlich:

1. Nach der Einwirkung von Frösten;
2. nach der Entlaubung der Zweige durch Insektenfraß;
3. bei kränkelnden Holzgewächsen, die stark mit Stockausschlägen besetzt sind;
4. nach starkem Zurückschneiden oder Stützen der Bäume oder auch nach Windbrüchen;
5. nach dem Versetzen der Bäume und Sträucher in Gärten mit oder ohne gleichzeitigem Beschneiden der Äste.

Es mag bemerkt sein, daß es C. von Ettingshausen gelang, die Erscheinung atavistischer Blattformen auch experimentell durch Anwendung von Kältemischungen, Erfrierenlassen oder sonstige Schädigungen herbeizuführen, sowie daß bei *Fagus silvatica* und *Liriodendron tulipiferum* die Rückschläge sich bis auf Blattformen der Kreideformation erstreckten. Das Entstehen solcher atavistischer Blattformen wird man wohl auf eine Entwicklungshemmung zurückführen können, eine Erklärung, die bei den meisten atavistischen Erscheinungen herangezogen wird, die aber meines Erachtens nicht ausreicht, um die nachstehend erörterten Rückbildungen ganzer Formenreihen verständlich zu machen.

Ich möchte in dieser Hinsicht auf zahlreiche, den Paläontologen wohlbekannte Fälle der Umkehrung des Entwicklungsganges hinweisen, die sich an Molluskenschalen beobachten lassen. Zahlreiche Stämme der *Ammonoidea* lassen die Tendenz, die Kammerscheidewände ihrer Schale immer komplizierter zu gestalten, ebenso in den aufeinanderfolgenden, geologisch verschiedenen alten Entwicklungsstufen (Mutationen), wie auch in dem Entwicklungsgang des einzelnen Individuums erkennen. Das letztere hat W. Branca durch überaus eingehende und genaue, mühevollen Untersuchungen erwiesen.¹⁾ Nun gibt es aber auch etliche Formenreihen der Ammoniten, welche über die normale Entwicklung hinausgehen und ata-

¹⁾ W. Branca: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden, *Palaeontographica*, Bd. 26, 1879, und Bd. 27, 1880.

vistisch reduzierte Lobenlinien aufweisen. In dem Auftreten dieser „Kreideceratiten“ haben wir einen nicht abzuleugnenden Fall von Umkehrung der Entwicklung. Gasteropodengehäuse zeigen in der Regel an später auftretenden Formen stärkere Reifen, kräftigere Rippen, Dornen und Stacheln, kurz stärkere Verzierung. In sehr zahlreichen Fällen aber sieht man eine Umkehrung dieser Entwicklung, welche auch hier wieder nicht bloß an den einzelnen im geologischen Alter verschiedenen Gliedern (Mutationen) einer Formenreihe, sondern selbst an den einzelnen Windungen eines und desselben Gehäuses festgestellt werden kann. Ich begnüge mich, auf den von M. Neumayr¹⁾ geführten Nachweis dieser Verhältnisse bei der Formenreihe der *Melanopsis recurrens* in den slawonischen Paludinschichten hinzuweisen, könnte aber sehr zahlreiche Fälle aus verschiedenen Gruppen der Gasteropoden namhaft machen.

Die zahlreichen, hier erörterten Ausnahmen von der Regel der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung sollen nur bekunden, daß sie eben, wie auch die anderen von Depéret erörterten „paläontologischen Gesetze“, nicht den Charakter eines ausnahmslos geltenden Gesetzes hat und man daher einige Vorsicht bei ihrer Geltendmachung beobachten muß. Auch ich bin mit Depéret der Ansicht, daß *Manatus* und *Halicore* unter gar keinen Umständen die rückgebildete Hinterextremität wieder erwerben können, ob aber auch die Pferde absolut unfähig sind, die verloren gegangenen Seitenzehen von neuem zu zeigen, kann wohl nicht mit gleicher Entschiedenheit behauptet werden. Weitgehende Rückschläge kommen ziemlich häufig vor und es ist fraglich, ob es, im Falle mehrzehige Pferde verschiedenen Geschlechtes zur Verfügung stünden, nicht gelingen könnte, von diesen Nachkommen zu erzielen, die älteren Mutationen mit Seitenzehen gleichen würden. So unwahrscheinlich es ist, daß ein solcher Fall eintreten könnte, so darf doch seine Möglichkeit nicht ohne weiteres

¹⁾ M. Neumayr und C. M. Paul: Die Congerien- und Paludinschichten Slawoniens und deren Formen. Abhandlungen der k. k. geologischen Reichsanstalt, Bd. VII, Heft 3, 1875, S. 44 u. 45.

verneint werden. Im allgemeinen aber wird die Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung eine Regel darstellen, die ebenso wie das Rosasche Gesetz der fortschreitenden Abnahme der Variabilität von wesentlicher Bedeutung für das Aussterben der Arten und Gattungen sein muß. Bezüglich des letzteren äußert sich Depéret allerdings dahin, daß man nicht übersehen dürfe, daß Rosas Gesetz in gewissem Sinne einen *Circulus vitiosus* 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 Darwinsche Hypothese logischerweise verlangt und wie es noch in allerneuester Zeit von Weismann verfochten wird. Er sagt: „Diese Begrenzung der Entwicklung trat unter dem Einfluß des Zusammenspiels 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.“¹⁾ Wie sehr diese Anschauungen Depérets sich dem von Brocchi ausgesprochenen Gedanken einer begrenzten Lebensdauer der Arten nähern, wurde bereits im zweiten Abschnitt (Seite 74) erörtert.

¹⁾ Ch. Depéret, a. a. O., S. 222.

V.

Steinmanns Lehre von der Persistenz der Rassen.

Natürliche Ursachen, geologische und klimatische Veränderungen sowie der Kampf ums Dasein sollen nach Steinmann nur in geringem Maße die Mannigfaltigkeit des organischen Lebens beschränkt haben, der Mensch aber hätte von der Mitte der Tertiärformation an eine umfassende zerstörende Tätigkeit entfaltet. — Die Eolithen des oligocänen Fagnien. — Angebliche in heutigen Formen fortlebende altertümliche Säugertypen. Beziehungen zwischen *Coryphon* und *Hippopotamus*, *Dinoceras* und *Trichecus*, *Pyrotherium* und *Diprotodon*. — Die paläozoische Flora und ihre veränderten Nachkommen. — Beziehungen der Antedoniden zu paläozoischen Krinoiden. — Persistenz angeblich erloschener paläozoischer Brachiopoden. — Beziehungen zwischen Produktiden, Koralliopsiden, Salpen und Appendikulariern, zwischen Rudisten und Ascidien. — Rückbildung des Kalkskelettes bei Anthozoen, der Hautpanzerung bei den Ganoiden. Steinmanns und Kners Ansichten über die Ganoiden. — Steinmanns und Sueß' Meinung über die Beziehungen der Ammoniten zu *Argonauta*. Ableitung unbeschalteter Cephalopoden von beschalteten. Steinmanns Ansicht über die Herkunft der Wale von mesozoischen Meersauriern.

Der eigenartigen Ansichten, welche Steinmann zuerst 1899 in einer zu Freiburg gehaltenen Rede, dann ausführlicher in einem 1909 veröffentlichten Werke über die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre dargelegt hat, wurde bereits im historischen Überblick der über das Aussterben der Gattungen und Arten geäußerten Meinungen gedacht und hervorgehoben, wie sehr diese Ansichten von jenen der meisten Paläontologen, die sich mit dem Problem des Aussterbens beschäftigten, abweichen. Während das Aussterben von Arten und Gattungen sowie von größeren Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches ganz allgemein als eine Erscheinung bezeichnet wurde, die im Laufe der geologischen Geschichte wiederholt und in großem Umfang eingetreten ist, hat Steinmann ein solches Aussterben geradezu in Abrede gestellt und behauptet, daß natürliche Ursachen, geologische und klimatische Veränderungen, nur in sehr bescheidenem Maße eine Reduktion der Mannigfaltigkeit des organischen Lebens herbeiführen können — er hat ihre Tätigkeit mit der eines Gärtners verglichen, der die Zweige einer üppig wuchernden Baumgruppe kürzt; daß hingegen der Mensch seit seinem Auftreten auf der Erde, welches Steinmann in Berücksichtigung der von Rutot im belgischen Oligozän gefundenen „Eolithen“ weit ins Tertiär zurück versetzt, zumal hinsichtlich der höheren, die Festländer bewohnenden Tierwelt in ausgedehnter Weise als Vernichter aufgetreten sei. Abgesehen von dieser, in geologisch junger Zeit durch den Menschen verursachten Vernichtung zahlreicher Formen persistieren nach Steinmanns Ansicht, der hierin mit Lamarck übereinstimmt, alle Zweige des Tier- und Pflanzenreiches durch die ge-

samte Reihe der geologischen Formationen bis zur Gegenwart, aber in veränderter Form. Um dies nachzuweisen, bricht Steinmann gänzlich mit der gegenwärtig üblichen Systematik, die er für unvereinbar mit den wirklichen genetischen Bezeichnungen erklärt, er leugnet, daß diese durch die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte aufgeheilt werden können und will nur die historische, paläontologische Betrachtung als Schlüssel für die Enträtselung der angeblich bis nun vielfach verkannten Verwandtschaftsverhältnisse gelten lassen. Er bemüht sich, alle ausgestorbenen großen Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches als noch heute in veränderten Nachkommen existierend nachzuweisen — ich werde auf diese Versuche, welche zum Teil überaus gewagt sind und unschwer als unzulässig nachgewiesen werden können, später ausführlich zurückzukommen haben, und möchte jetzt nur bemerken, weshalb es mir notwendig scheint, gegen dieselben Stellung zu nehmen. Nicht bloß die Erörterung des Problems des Aussterbens macht dies notwendig, sondern auch der Umstand, daß die Erklärung der Entwicklung untrennbar mit der Annahme oder der Ablehnung des Erlöschens zahlreicher großer Stämme zusammenhängt, wie dies ja Steinmann selbst folgerichtig betont hat. Seine Auffassung der Abstammungslehre schließt nicht bloß das natürliche Aussterben der allzu spezialisierten Rassen, sondern auch die Einwirkungen der Naturauslese und des Kampfes ums Dasein vollkommen aus. Es ist diesem übertriebenen Lamarckismus gegenüber notwendig zu zeigen, daß die von Steinmann behaupteten genetischen Beziehungen zum großen Teil nicht bestehen und daß es tatsächlich große Gruppen der organischen Wesen gibt, die, sei es im Kampfe ums Dasein mit besser ausgerüsteten Konkurrenten, sei es infolge der Unfähigkeit, sich infolge allzuweit vorgeschrittener Spezialisierung an geänderte äußere Verhältnisse anzupassen, erloschen sind. Es ist freilich — wie dies schon Neumayr treffend bemerkte¹⁾ — nicht in allen Fällen möglich, die Ursachen des Aussterbens vollkommen klar aufzuzeigen, da uns die biologischen Verhält-

¹⁾ Vergleiche Abschnitt I, S. 40 und 41.

nisse mancher ausgestorbener Formen gar nicht oder zu ungenügend bekannt sind, um die Konkurrenten zu erkennen, die im Kampfe ums Dasein als Sieger hervorgegangen sind. G. Steinmann hat sich schon 1899 in einer bei Übernahme des Prorektorats der Albert Ludwigs-Universität in Freiburg i. B. gehaltenen Rede über Paläontologie und Abstammungslehre am Ende des Jahrhunderts mit großer Schärfe gegen die ohne Rücksichtnahme auf phylogenetische Gesichtspunkte entstandene Systematik und gegen die Versuche einer monophyletischen Ableitung der Gruppen derselben ausgesprochen. Er betont, daß sich langsam die Erkenntnis Bahn breche, daß die überkommenen systematischen Kategorien, vorzugsweise die größeren, anscheinend am besten begründeten, vielfach nur Organisationsstufen sind und die Abstammungslinien quer gegen sie verlaufen, sie durchschneiden und in die nächste Stufe fortsetzen. Er erörtert dann die Konsequenzen des Prinzips der polyphyletischen Abstammung an dem Beispiel der Säuger, welche von dem Ende der Kreidezeit eine so hohe Entfaltung gewannen, während die früher dominierenden Saurier zum größten Teile vom Schauplatz verschwinden. Für dieses Verschwinden der Saurier könnten aber geologische Vorgänge ebensowenig geltend gemacht werden, wie das seit Darwin mit Vorliebe angenommene Unterliegen im Kampfe mit überlegenen Konkurrenten. „Wenn je“, sagt Steinmann,¹⁾ „eine solche Erklärung unzutreffend erscheinen kann, so ist es in diesem Falle, wo die Rolle des unterliegenden Teiles von gigantischen, wohl bewehrten, weit verbreiteten und an die verschiedensten Ernährungsweisen gewöhnten Tierformen dargestellt wird, während der siegreiche Konkurrent in Gestalt kleiner und ungefährlicher Beuteltiere auftritt. Das würde auf einen Kampf zwischen Elefant und Maus hinauslaufen.“ Ich möchte mir hier die Erinnerung an ein bekanntes Ereignis erlauben, das zur Genüge zeigt, daß auch für Elefanten kleine Nagetiere bisweilen nicht so ungefährlich sind. Hagenbeck hat — allerdings unter besonderen Umständen — Ele-

¹⁾ G. Steinmann: Paläontologie und Abstammungslehre, Freiburg i. B., 1899, S. 32.

fanten durch den scharfen Zahn von Ratten verloren, welche die Füße der großen Tiere benagten. Die kleinen Feinde sind keineswegs immer die verächtlichsten. Im übrigen glaube ich, daß ein unmittelbarer Konkurrenzkampf zwischen den erlöschenden Riesensauriern und den kleinen zeitgenössischen Vorfahren der Säugerfamilien, die später jenen Reichtum an Formen entwickelten, der an Stelle der mesozoischen Reptiliengruppen trat, gar nicht stattfand und die Erklärung vielmehr in der allzu spezialisierten Ausgestaltung der mesozoischen Saurierformen zu suchen ist.

Der Kampf ums Dasein wird wohl auch in vielen anderen Fällen, in welchen er für das Aussterben von Arten, Gattungen, Familien und größeren Gruppen des Tierreiches verantwortlich gemacht wurde, jene Rolle nicht gespielt haben, die ihm gewöhnlich zuerkannt wird, und es ist zweifellos ein Verdienst Steinmanns, gezeigt zu haben, daß man in der Einschätzung seiner Wirksamkeit größere Vorsicht zu beobachten haben wird. Auch in vielen anderen Beziehungen zeigen die Ausführungen Steinmanns, daß das Problem des Aussterbens ein keineswegs einfaches, sondern sehr kompliziertes ist. Wenn ich auch nicht der Ansicht L. Wagens beipflichten möchte, nach welcher dieses Problem uns heute noch als ein unlösbares Rätsel gegenübersteht, und vielmehr — wie schon in den vorhergehenden Abschnitten ausführlich dargelegt wurde — der Meinung bin, daß die Untersuchungen von E. Cope, D. Rosa, Ch. Depéret u. a. einen großen Teil der Fragen, welche mit dem Problem des Aussterbens verknüpft sind, bereits in vollkommen befriedigender Weise gelöst haben, so muß ich doch zugeben, daß unser Problem noch genug Schwierigkeiten darbietet und erkenne es als ein ganz besonderes Verdienst Steinmanns an, diese Schwierigkeiten klar aufgezeigt zu haben. Ich werde in den nachfolgenden Ausführungen zu zeigen haben, daß manche von den landläufigen Vorstellungen und Meinungen weit abweichende oder gar denselben geradezu entgegengesetzte Ansichten Steinmanns bis zu einem gewissen Grade berechtigt oder doch einer genaueren Überprüfung wert sind. Mit anderen freilich kann ich mich nicht

einverstanden erklären und werde auch darzulegen haben, aus welchen Gründen ich die bezüglichen Darlegungen Steinmanns nicht für richtig erachten kann. Dem Urteil, welches einer der hervorragendsten deutschen Paläontologen über das Steinmannsche Buch gefällt hat, möchte auch ich mich anschließen.

E. Koken sagt am Schlusse seiner eingehenden Besprechung des Steinmannschen Werkes:¹⁾ „Wenn ich meinen Eindruck über das Buch nun schließlich wiedergeben soll, so muß ich gestehen, daß ich eine wechselnde Folge von Stimmungen durchgemacht habe. Ich schulde ihm aber viele Anregungen und ich zolle dem umfassenden Wissen, das hier zu Tage tritt, alle Anerkennung. An Originalität und verarbeitetem Material steht mir das Buch über Depéret, der schließlich doch aus den alten Geleisen nur an wenigen Stellen sich herausbegibt. Ich halte das Buch nicht für ein Gift, das man unter Verschuß zu stellen hat, sondern für ein Ferment, das eine nützliche Gärung zu veranlassen im stande ist.“ Ich möchte mich mit diesem Urteil wenigstens in der Hauptsache, wenn auch nicht in dem Vergleich mit Depéret anschließen. Die ganze Bedeutung des Steinmannschen Werkes wird wohl erst nach Jahrzehnten richtig erkannt werden, wenn so manche Ideen, die heute als höchst ketzerisch zurückgewiesen werden, sich als richtig und bahnbrechend erwiesen haben werden.

Die Tendenz des Steinmannschen Werkes ist schon in dem Motto desselben, dem Ausspruch Lamarcks „*Les races des corps vivants subsistent toutes malgré leurs variations*“ klar ausgedrückt. Steinmann glaubt an kein Erlöschen von Gattungen und Arten, an keinen Rassentod. Er kennt nur zwei Vorgänge in der Natur, die den Bestand der Lebewelt bis zur Vernichtung beeinflussen, die geologischen und klimatischen Veränderungen, die jederzeit wirksam gewesen sind, solange das Leben auf der Erde besteht, und die ausrottende Tätigkeit des Men-

¹⁾ Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Jahrgang 1909, II. Bd., S. 470 bis 480.

schen, von der Steinmann glaubt, daß sie schon zur mittleren Tertiärzeit anhebt. Den geologischen und klimatischen Veränderungen erkennt er nur eine beschränkte Wirksamkeit zu: „Jene natürlichen Vorgänge dürften jederzeit die Schöpfung in geringfügigem Maße und ohne Rücksicht auf die Merkmale, nach denen sich Arten, Gattungen u. s. w. unterscheiden, beschnitten haben. Wir können diese Tätigkeit vergleichen mit der Arbeit eines Gärtners, der eine üppig wachsende Baumgruppe regelmäßig hier und dort stutzt oder ausästet, ihr natürliches Wachstum aber nicht einengt.“¹⁾ 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 auch wohl einen anderen, der durch Alter und schädliche Einflüsse morsch und unschön geworden ist, auszurotten. Auch die geologischen und klimatischen Veränderungen haben zuweilen als ausrottende Faktoren gewirkt, worauf wir noch eingehend zurückzukommen haben. Auf der anderen Seite hat Steinmann die ausrottende Tätigkeit der Menschen, die er in dem Abschnitt „Der Mensch als Vernichter der Tierwelt“²⁾ eingehend erörtert, wesentlich überschätzt. Wir möchten ihm beipflichten, wenn er ausführt, daß das schon von Neumayr erörterte Aussterben der größeren Diluvialtiere vor allem und fast ausschließlich den Menschen zuzuschreiben ist. Gegen Neumayr, der darauf hinweist, daß alte Kulturvölker in Indien die Elefanten noch nicht zu vertilgen im stande gewesen wären, macht Steinmann mit Recht geltend, daß Ackerbauer und Viehzüchter die ihnen lästige Tierwelt nur gelegentlich verfolgen und ihnen zur Ausrottung Zeit und Übung fehlen. Anders liegt es bei Jägern, die zu ihrer Ernährung das Wild bis zu seiner Vernichtung verfolgen. Ich möchte Steinmann zustimmen, wenn er sagt: „Wir brauchen weder geologische noch klima-

¹⁾ Steinmann: Die geologischen Grundlagen der Deszendenzlehre, S. 46.

²⁾ Steinmann, a. a. O., S. 40 bis 47.

tische Vorgänge, noch kausal und damit wissenschaftlich unbegreifliche vitalistische Kräfte herbeiziehen, um das Aussterben der Diluvialtiere zu erklären — der Mensch genügt vollkommen.“¹⁾ Aber Steinmann scheint mir entschieden zu weit zu gehen, wenn er annimmt, daß sich diese zerstörende Tätigkeit des Menschen schon zur Tertiärzeit geltend gemacht habe. Er nennt den Menschen die allgemeine Ursache, die der allgemeinen Verarmung der größeren Tiere auf allen Festländern zu Grunde liegt: „Ohne sein Eingreifen in den natürlichen Bestand der Tierwelt würde diese heute wohl ebenso reich sein, wie zur Miocänzeit. Denn jetzt, wo die Existenz des Feuerstein schlagenden Menschen in Europa nicht nur für die ältere Pliozänzeit, sondern schon für die Oligozänzeit erwiesen sein dürfte, sind wir auch berechtigt, das Verschwinden zahlreicher jagbarer Tiere zur Mio- und Pliocänzeit auf Konto des Menschen zu setzen.“ Auch an anderer Stelle seines Werkes²⁾ spricht Steinmann davon, daß man nach den nicht wohl anzuzweifelnden Funden Rutots mit Vertretern der Gattung *Homo* (oder wenigstens mit Feuerstein schlagenden Wesen) schon für die Zeit des Oligozäns zu rechnen habe. Da ich der Beweiskraft der Rutotschen Eolithen wiederholt entgegengetreten bin,³⁾ darf ich hier wohl mit Genugtuung feststellen, daß Steinmann, nachdem er die Rutotschen oligozänen Eolithenlagerstätten besucht hat, über die Beweiskraft dieser angeblichen Artefakte anderer Meinung geworden ist. R. Bonnet und G. Steinmann haben eingehend über die „Eolithen“ des belgischen Oligozäns auf Grund eigener Untersuchungen an Ort und Stelle berichtet,⁴⁾ und während Bonnet schwere

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 44.

²⁾ Steinmann, a. a. O., S. 267.

³⁾ R. Hoernes: Über Eolithen, Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark, Band 45, Jahrgang 1908, S. 371 bis 402. R. Hoernes: Über Eolithen, Vortrag gehalten in der Abteilung für Anthropologie der Versammlung deutscher Naturforscher in Salzburg, 1909, S. 217 bis 218.

⁴⁾ R. Bonnet und G. Steinmann: Die „Eolithen“ des Oligocäns in Belgien, Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn, Jahrgang 1909.

Bedenken gegen die Artefaktnatur ausspricht und seine Meinung in die Worte zusammenfaßt: „Keinesfalls darf das mitteloligozäne Fagnien, wie es vielfach geschieht, als eine zweifellose Eolithenkultur betrachtet und einfach mit anderen Eolithenkulturen, z. B. denen der Tasmanier, verglichen oder als gleichwertig erachtet werden“¹⁾, erklärt Steinmann die Gestaltung der Feuersteinbruchstücke durch die Vorgänge in der Brandungszone eines transgredierenden Meeres: „Gelten aber die Feuersteinbreccie von Boncelles und die Zertrümmerung und Abnützung der einzelnen Stücke als das Erzeugnis eines heranbrandenden Meeres, dann dürfte somit auch die Existenz des Menschen in einer solchen Gegend ausgeschlossen sein.“²⁾ Mit dem Auftreten des Menschen oder eines Steine zuschlagenden Vorfahren zur Oligozänzeit ist es also vorläufig nichts und es bleibt die Frage, ob die von Bonnet neuerdings mit großer Entschiedenheit vertretene Archäolithennatur der Funde von *Puy-Boudien*, deren künstliche Herstellung 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 zuschlagenden Vorfahren desselben im „*Cantalien*“, das nach der jetzt in Deutschland üblich gewordenen Stratigraphie dem unteren Pliocän, nach der in Frankreich, Italien und Österreich noch vielfach festgehaltenen Auffassung dem obersten Miocän (Stufe des *Hipparion gracile*), zugerechnet wird, von Haus aus viel weniger unwahrscheinlich, als das von Rütot behauptete Erscheinen im Mitteloligocän, und ich will gern zugeben, 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 Eolithen unterstützende Funde, zumal von Knochenresten im „*Cantalien*“, ge-

¹⁾ Bonnet, a. a. O., S. 6 des Separatabdruckes.

²⁾ Steinmann, a. a. O., S. 29 des Separatabdruckes.

macht hat, möchte ich bezweifeln, daß der ausrottenden Tätigkeit der damaligen Jäger etwa der Umstand zuzuschreiben wäre, daß wir an so vielen Orten mit *Hipparion gracile* die Überreste der riesigen Dinotherien finden, während der nächst jüngeren Säugetierfauna *Dinotherium* vollkommen fehlt. Lamarck hat allerdings daran gedacht, daß der Mensch auch an dem Untergang der Anoplotherien beteiligt sei, und Steinmann, der ja überhaupt vielfach den Ansichten Lamarcks huldigt, glaubte, wie wir gesehen haben, durch Rutots Eolithenentdeckung im mittelloligocänen „Fagnien“ sich berechtigt, den Menschen seine Zerstörerrolle schon im Mitteltertiär spielen zu lassen. Das ist, wie Steinmann nun selbst zugeben muß, in hohem Grade unwahrscheinlich geworden. Wir müssen, um das Verschwinden so zahlreicher, mannigfach differenzierter großer Säugetiere der Tertiärformation zu erklären, nach anderen Gründen suchen. Steinmann behauptet freilich, daß z. B. die alttertiären *Amblypoda* (*Coryphodon* und *Dinoceras*) noch heute fortleben, und zwar in *Hippopotamus* und *Trichecus*.¹⁾ Wenn nun auch zugegeben werden mag, daß die Nilpferde in mehrfacher Beziehung an *Coryphodon* erinnern, und der Bau des Schädels wie des Fußes bei *Hippopotamus* eine Abstammung von *Coryphodon* nicht unwahrscheinlich macht, so fehlen doch vom Eocän bis zum Pliocän alle vermittelnden Funde. Die andere Annahme, daß das Walroß der Nachkomme der Dinoceraten wäre, wird hingegen eigentlich nur durch die riesige Entwicklung der Eckzähne bei beiden Formen gestützt und die ganze Anatomie von *Trichecus* rechtfertigt die Einreihung bei den aus Raubtieren des Landes hervorgegangenen Seesäugetieren. Ich möchte lediglich bei den am Knochengerüst ersichtlichen Merkmalen verweilen. Steinmann gibt, um jenes von *Dinoceras ingens* Marsh und *Trichecus rosmarus* L. zu vergleichen, eine Abbildung des letzteren nach Cuvier.²⁾ Diese Abbildung läßt einiges zu wünschen übrig; hätte Steinmann die schöne Tafel bei Blainville³⁾ berücksichtigt, so wäre ihm gewiß

¹⁾ Steinmann: Geologische Grundlagen, S. 257 bis 265.

²⁾ Cuvier: Recherches sur les ossements fossiles, Pl. 219 bis.

³⁾ Blainville: Ostéographie, Genus Phoca, Pl. I.

aufgefallen, daß die Endglieder der Phalangen diejenigen eines krallentragenden Raubtieres sind. Ich halte es für überflüssig, beizufügen, daß der ganze Bau der Extremitäten wie des Beckens und des Schulterblattes, zumal aber die Gestaltung der Hand- und Fußwurzelknochen bei *Trichecus rosmarus*, die Unmöglichkeit dartun, daß das Walroß aus den an das Wasserleben adaptierten Dinoceraten hervorgehen könne. Derartige Beispiele sind wenig geeignet, für Steinmanns Ansichten einzunehmen. Gewiß ist Steinmann eher im Rechte, wenn er *Diprotodon* — einen erst in allerjüngster Zeit ausgestorbenen Riesenbeutler Australiens — mit Vorfahren in älteren Ablagerungen Patagoniens in Beziehung bringt. Die Ähnlichkeit des Zahnbaues bei *Diprotodon* und *Pyrotherium* ist eine sehr große, und in neuerer Zeit ist auch sichergestellt worden, daß sonst, in Körpergröße und Habitus, in der Schädelbildung und der Gestaltung der Extremitäten, Ähnlichkeiten vorhanden sind, die auf wahre Verwandtschaft schließen lassen. „Hienach“, sagt Steinmann, „kann es kaum noch zweifelhaft sein, daß *Diprotodon* der Nachkomme von *Pyrotherium* ist und daß die Verbindungsglieder aus mittel- und jungtertiärer Zeit auf dem versunkenen Festlande zu suchen sind, das zur Tertiärzeit zwischen dem südlichen Südamerika und Australien bestanden hat.“¹⁾ Die einstige Verbindung Patagoniens und Australiens ist bekanntlich aus biologischen Gründen seit lange behauptet worden, so namentlich von Hedley und Osborn, in neuester Zeit hat sie zumal Eduard Sueß im letzten Abschnitt seines Werkes „Das Antlitz der Erde“ erörtert, welcher den Titel „Das Leben“ führt. Dieser Abschnitt hat vielfach zu Mißverständnissen Anlaß gegeben. Theodor Fuchs hat aus ihm eine Absage gegen die von Darwin begründete Deszendenzlehre herauslesen wollen, worauf hier nicht weiter eingegangen werden soll, um so mehr, als Sueß selbst sich energisch gegen diese Unterstellung gewehrt hat.²⁾ Aber auch die „Asyle“ der alten

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 256.

²⁾ E. Sueß, Schreiben an den Präsidenten der geologischen Gesellschaft in Wien, Mitteilungen derselben, Bd. II., Jahrg. 1909, S. 369.

Festländer: Laurentia, Angaraland, Gondwanaland und Antarktis sind mißverständlich aufgefaßt worden, da man sie als „Schöpfungszentren“ deutete. Den Zusammenhang der „Antarktis“ mit Australien und Patagonien hat Sueß eingehend besprochen und vielfach paläontologische Beweise für seine Auffassung vorgebracht, wie z. B. das Vorkommen tertiärer Riesenpinguine zu Otago und Seymour-Eil, das Vorkommen der gehörnten Land- oder Sumpfschildkröte *Miolania* auf der kleinen Insel Lord Howe und in Queensland sowie einer verwandten Art in Patagonien. Steinmann mag recht haben, wenn er in *Diprotodon* einen Nachkommen der Pyrotherie erblickt und, da *Diprotodon* wahrscheinlich erst in jüngster Zeit durch den Menschen ausgerottet wurde, sagt, daß der Pyrotherienstamm nicht erloschen, sondern vom Menschen vertilgt wurde. „Wenn uns aber“, sagt 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, die uns bisher durch Cope und Marsh, durch Rosa und Depéret geboten worden, sondern auch, und vielleicht in noch höherem Grade, gegenüber manchen der Ausführungen Steinmanns über die Fortexistenz vieler bisher für erloschen gehaltener Arten, Gattungen und größerer Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches.

Es wird Sache der Botaniker sein, die Behauptung Steinmanns, daß alle Sporenpflanzen der paläozoischen Zeit, von denen viele als erloschen gelten, noch heute in veränderter Gestalt, als Dikotyledonen und Monokotyledonen sowie als Gymnospermen fortbestehen. Für Steinmann sind Gymnospermen, Monokotyledonen und Dikotyledonen nur Entwicklungsstufen und die Dikotyledonen ein Er-

zeugnis gleichsinniger Umbildung durch geologische, klimatische und biologische Vorgänge, die sich an alle den mannigfaltigen Pteridospermen der paläozoischen Zeit in ähnlicher Weise geltend gemacht haben.¹⁾ Die Entwicklung der großen Gruppen der baumförmigen Pflanzenwelt versinnlicht Steinmann durch nachstehende Tabelle:

	Spondylophylla	Lepidophylla		Pteridophylla	Sklerophylla	Desmophylla
		Raphidophylla	Sphragidophylla			
Dikotyledonenstufe	Casuarineen		Cactaceen	Dikotyledonen (exkl. Casuarineen u. Cactaceen)		
Monokotyledonenstufe	Gramineen				Palmen	Dracaenen Yuccaceen
Gymnospermenstufe		Coniferen Lepidodendron		Pteridospermen	Bennettiteen Cycadeen	Cordaiten
Sporenpflanzenstufe	Calamiten Equisetum	Lepidodendron	Sigillarien	Filices	Cycadeen	Cordaiten

In dieser Aufstellung befremdet gewiß vor allem, daß Steinmann die Casuarineen vermittelt der Gramineen aus den Calamiten und die Cactaceen aus den Sigillarien herleitet. Steinmann beschränkt sich darauf, die Ableitung der Cactaceen von den Sigillarien etwas näher zu begründen. Die habituelle Ähnlichkeit gewisser Cactaceen und der Sigillarien ist schon vor Steinmann durch Corda und Steininger betont worden, sie wird aber durch Steinmann ganz besonders hervorgehoben und noch durch den Hinweis darauf erläutert,

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 129.

daß die einzelnen Gruppen der Sigillarien, *Rhytidolepis*, *Tesselata* und *Favularia*, in bezug auf Blattstellung und -verteilung sowie Polsterbildung ihr Analogon bei bestimmten Gruppen der Cactaceen haben.¹⁾ Hier, wie auch bei dem Auftreten von „Wechselzonen“ an Sigillarien- und Cactaceen-Stämmen, die Steinmann selbst als eine „zwar geringfügige, aber neben der sonstigen Übereinstimmung zwischen beiden Pflanzengruppen bemerkenswerte Ähnlichkeit“ bezeichnet,²⁾ 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 Steinmanns über die Entstehung der Cactaceenblüte aus der verkürzten, ährenförmigen Sigillarienblüte durch Umbildung der Mikrosporangien zu Staubbeuteln, der Makrosporangien zu Samenanlagen,³⁾ haben mich auch nicht für seine Hypothese einnehmen können. Am mißlichsten ist es 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 meint freilich: „Es hat den Anschein, als ob ihr Verschwinden aus der geologischen Überlieferung zurückzuführen ist auf einen Wechsel ihrer Lebensweise zu Beginn der mesozoischen Zeit, wo ihre vorher in Waldmooren bestehenden Hauptverbreitungsgebiete (Europa, Nordamerika) ein trockenes Klima erhielten, wie es sich in den Rotsandsteinabsätzen der Triaszeit widerspiegelt. Sie wurden allmählich zu Xerophyten. Damit waren sie für die Erhaltung im fossilen Zustand verloren, was ziemlich allgemein für alle Xerophyten zutreffen dürfte.“⁴⁾ Ich glaube aber, daß diese Erklärung nicht ausreicht, und daß man das Fehlen von Bindegliedern, das Steinmann ja so nachdrücklich gegen andere Rekonstruktionsversuche von Stammbäumen geltend

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 132 u. f.

²⁾ Steinmann, a. a. O., S. 135.

³⁾ Steinmann, a. a. O., S. 136 bis 138.

⁴⁾ Steinmann, a. a. O., S. 139.

macht, auch hier gegen ihn selbst einwenden kann. Auch die Ableitung der Casuarineen von den Gramineen und dieser von den Calamiten leidet, abgesehen von anderen Unwahrscheinlichkeiten, an dem gleichen Mangel. Die anderen, in der oben wiedergegebenen Zusammenstellung ersichtlichen hypothetischen Ableitungen sind zum großen Teile auch recht unwahrscheinlich, ich glaube, daß die Botaniker nicht sehr geneigt sein werden, mit Steinmann die Dracaenen und Yuccaceen mit den Cordaiten in Stammesverwandtschaft zu bringen, oder die Dikotyledonen (mit Ausschluß der Casuarineen und Cactaceen) von den Filices abzuleiten. Steinmann findet die landläufigen Vorstellungen über den gesamten Entwicklungsgang der Pflanzenwelt unverständlich. Dreimal wäre die Pflanzenwelt entstanden, jedesmal vielgestaltig und üppig, und doch hätte die erste paläozoische Flora verschwinden müssen, bis auf geringe Reste, und auch von der zweiten Flora hätte sich kaum die Hälfte erhalten, die andere mußte klanglos vergehen, um durch eine dritte Schöpfung ersetzt zu werden. Steinmann findet diesen Entwicklungsgang, als natürlichen Vorgang betrachtet, unergründlich, ja sinnlos.¹⁾ Ich will nun sehr gern zugeben, daß unsere heutigen Vorstellungen von der Entwicklung des Pflanzenkleides der Erde wahrscheinlich sehr weit von der Wahrheit abirren, aber ich glaube nicht, daß die in der oben mitgeteilten Tabelle gemachten Annahmen derselben viel näher kommen. Sie enthalten denn doch höchstens Andeutungen, wie man sich allenfalls, abweichend von den herrschenden Ansichten der Systematiker, die verwandtschaftlichen Beziehungen der großen Gruppen der heutigen Pflanzenwelt zu den angeblich oder tatsächlich teilweise erloschenen paläozoischen Pflanzen vorstellen könnte und die Aufforderung an die Phytopaläontologen, die zahlreichen Fragen eingehend zu prüfen, die sich an diese Hypothesen knüpfen. Die Phytopaläontologie geht aber derzeit ohnedies andere Wege als früher, wo sie sich hauptsächlich nur mit den groben Umrissen der einzelnen Teile der Pflanzenleiber, mit der Form der Blätter und ihrer Nervation und der-

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 56.

gleichen Dingen beschäftigte, die an dem fossilen Herbarium verhältnismäßig leicht zu studieren waren. Von der feineren, mikroskopischen Untersuchung ungewöhnlich günstig erhaltener Teile der alten Pflanzenreste dürfen wir noch am ehesten Aufschluß über die Stammesverwandtschaft so mancher Gruppen erwarten, und es scheint mir nach dem, was auf diesem Wege heute schon an Resultaten erzielt worden ist, keineswegs als ganz aussichtslos, den anscheinend unergründlichen, ja sinnlosen Entwicklungsgang der Pflanzenwelt zu entwirren. Die bisherigen Ergebnisse der modernen Phytopaläontologie, z. B. die Untersuchung der „*Cycadofilices*“, haben allerdings wenig Anhaltspunkte für die Steinmannschen Hypothesen geliefert, und ich glaube kaum, daß die Zukunft hierin Wandel schaffen wird. Ich möchte aber hier nicht mißverstanden werden. Die Ausführungen Steinmanns über die Blütenbildung verschiedener Pflanzenstämme scheinen mir sehr viel für sich zu haben. Ich möchte ihm gern beipflichten, wenn er ausführt, daß die Entstehung der angiospermen Blüten wesentlich in die Zeit der 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, wenn er den neuen Lebensbedingungen die Ausgestaltung der windblühenden Angiospermen und der intensiveren Beleuchtung und dem Einflusse der blütenbesuchenden Insekten die weitere Ausgestaltung der Blüten zuschreibt.¹⁾ Ich kann ihm aber nicht vollkommen beipflichten, wenn er deshalb von den Dikotyledonen behauptet: „Sie sind ein Erzeugnis gleichsinniger Umbildung durch geologische, klimatische und biologische Vorgänge, die sich an alle den mannigfaltigen Pteridospermen der paläozoischen Zeit in ähnlicher Weise geltend gemacht haben.“ Hier ist das Wort alle von Überfluß. Es ist möglich, daß es gelingen wird, den genetischen Zusammenhang einer Anzahl von Pteridospermen und Dikotyledonen nachzuweisen und

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 128 bis 129.

²⁾ Steinmann, a. a. O., S. 158.

auch dort, wo ein solcher Nachweis nicht in allen Einzelheiten zu erbringen sein wird, kann vielleicht mit Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß ein großer Teil der Pteridospermen sich in der höher entwickelten Dikotyledonenform bis heute erhalten hat, daß aber alle auch heute noch in dieser Weise fortleben sollten, ist von vornherein unwahrscheinlich, 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 (etwa 200 Arten) nicht als Divergenz einer Urantedonide erklärt, sondern aus der gleichsinnigen Umbildung, die zahlreiche gestielte Crinoiden älterer Zeit erfahren haben; ich glaube aber, daß er mit Unrecht behauptet, daß alle fossilen Crinoidenformen von so verschiedenem Bau und Habitus noch heute, nur in einer modernen Einkleidung, fortleben.

Ich glaube, daß es einer eingehenden Untersuchung bedarf, um die Behauptung Steinmanns, daß die Armgerüste der Brachiopoden jenen systematischen Wert nicht besitzen, den man ihnen seit den klassischen Untersuchungen von Davidson und Sueß zuerkennt, 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,¹⁾ haben beim ersten Anblick sehr viel Bestechendes, und Steinmann meint, daß weitere Vergleichen der mesozoischen und jüngeren Rhynchonelliden und Terebratuliden mit den paläozoischen Spiriferiden, Atrypiden, Pentameriden, Strophomeniden u. s. w. die überraschendsten Ergebnisse liefern werden, sobald man im Auge behält, daß das Armgerüst in manchen Fällen (wie in dem von ihm erörterten Beispiel *Orthis*, *Megerla*, *Rhynchonellina*) aus un-

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 159 bis 161.

scheinbaren Anfängen hervorgegangen sein kann, in anderen aber das spirale Armgerüst der Spiriferiden und Atrypiden zu einer Schleife umgestaltet wurde. Solche Behauptungen bedürfen jedenfalls der Überprüfung; eine weitergehende Annahme Steinmanns freilich, daß die Produktiden und Koralliopsiden ihre heutigen Nachkommen unter den Tunikaten bei den Salpen und Appendikulariern besäßen, während die Ascidien von den Rudisten herzuleiten wären, halte ich für unzulässig. Die Ausführungen und Abbildungen, durch welche Steinmann die Knospung als Fortpflanzung bei Rudisten (*Hippurites* und *Sphaerulites*) nachweisen will,¹⁾ und alle seine weiteren Darlegungen über die Umgestaltung der Rudisten zu Ascidien²⁾ scheinen mir ebensowenig stichhältig, wie sein Vergleich der Muskulatur der Brachiopoden und Salpen.³⁾ Wenn er schließlich behauptet, „daß man etwa mit gleicher Berechtigung in den Salpen schalenlose, umgewandelte Brachiopoden erblicken darf, wie in den Ascidien schalenlose Muscheltiere“, so möchte ich glauben, daß in beiden Fällen eben keine Berechtigung zu solchen gewagten Annahmen vorhanden ist, es sei denn, daß man noch weitere Beweismittel für dieselben geltend machen könnte. Ich möchte das deshalb besonders betonen, weil ich in anderen Fällen die von Steinmann angenommene Umwandlung von beschalten Formen in schalenlose für höchst wahrscheinlich halte. Steinmann vertritt neuerdings die schon vor 40 Jahren von E. Sueß aufgestellte Ansicht, daß *Argonauta* ein Ammonit sei, bei dem nur das Weibchen eine rudimentäre Schale besitzt. Diese Meinung scheint mir wohlbegründet, sie läßt sich auch sowohl durch Hinweis auf die Bildung der Schale bei *Argonauta*, wie durch Analogie mit Gastropodengruppen, welche die Schale in ähnlicher Weise reduzieren oder gänzlich abstreifen, begründen. Bei den Gastropoden kann man an ganz verschiedenen Gruppen

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 172 bis 173.

²⁾ Steinmann, a. a. O., S. 175 bis 182.

³⁾ Steinmann, a. a. O., S. 184.

Schritt für Schritt die Reduktion und schließlich den Verlust der Schale auf zweierlei Art verfolgen: es tritt entweder Umhüllung der Schale und Erdrückung derselben ein, sie wird zu einem inneren Rudiment und schwindet endlich ganz, oder die Schale wird schwächer und kleiner, ungeeignet, das Tier ganz oder auch nur einen größeren Teil desselben aufzunehmen, bis auch hier das nutzlose Rudiment vollkommen verloren geht. Beide Arten der Schalenrückbildung dürften in größtem Maßstabe bei den Cephalopoden eingetreten sein, und ich möchte glauben, daß Steinmann mit Recht in *Argonauta* die Nachkommen der Ammoniten, in den Cirroteuthiden diejenigen mancher *Nautiloidea* erkennen will. Der ganze Reichtum der *Nautiloidea* des paläozoischen und der *Ammonoidea* des mesozoischen Zeitalters wird aber schwerlich in den relativ wenig zahlreichen lebenden Formen fortexistieren. Den Ausführungen Steinmanns über die Deszendenzverhältnisse der Ammoniten und Nautiloidea¹⁾ möchte ich vollinhaltlich beipflichten und auch vielen der Darlegungen, die er in dem Abschnitt über die Hartgebilde,²⁾ über die Umbildung und Rückbildung derselben gibt. Koken nennt in seinem Referat dieses Kapitel eines der interessantesten und anregendsten im ganzen Werke Steinmanns und ich bin überzeugt, daß die hier entwickelten Ansichten eingehendste Berücksichtigung der Paläontologen wie der Zoologen verdienen. Aber auch hier wird es notwendig sein, unbewiesene und unbeweisbare Behauptungen von jenen mehr oder minder wahrscheinlichen Darlegungen zu trennen, die entschieden einer genaueren Überprüfung wert sind. So glaube ich, daß z. B. die Annahme Steinmanns, daß manche Nachkommen von Steinkorallen ihre Schale verloren haben, sehr der Beachtung wert ist, und daß sich die schalenlosen oder mit Schalenrudimenten ausgestatteten Formen als Nachkommen der beschalten herausstellen, ganz so wie es zweifellos bei vielen Schnecken der Fall ist. Bezüglich der letzteren wendet sich Steinmann mit Recht

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 187 bis 196.

²⁾ Steinmann, a. a. O., S. 66 bis 86.

gegen die Auffassung Bronns, der annahm, daß bei den Opisthobranchiern sich die Spiralschale zum Schutze und zur Aufnahme des Tieres immer mehr entwickelt hätte, indem sie aus einer rudimentären, inneren, hornigen, zu einer großen äußeren Kalkschale wurde. Steinmann sagt mit Recht: „Allein die tatsächlich rudimentäre Beschaffenheit der Schalen, ihr häufiges Verschwinden im postembryonalen Zustand sowie alle paläontologisch verfolgbaren Veränderungen bei den Schnecken widersprechen einer solchen Deutung, die auch heute kaum noch Anhänger besitzen dürfte.“¹⁾ Daran schließt Steinmann eine interessante Erörterung über die Steinkorallen, von welchen die „sozusagen normalen“ Formen vom Silur bis zur Gegenwart ihre Kalkbecher bewahrt haben, während bei anderen diese auf verschiedene Weise verloren gingen. Steinmann macht zunächst auf paläozoische Korallen mit sehr schwachen Sternleisten und schwachem, schließlich verschwindendem Rande des Bechers aufmerksam, so daß das Tier nur lose auf der Schale sitzt und durch einen leichten Anstoß frei werden kann, vermutlich ohne dadurch beschädigt zu werden. Diesem ersten Wege der Befreiung von der Schale durch Ablösung reiht sich ein zweiter an, der in der Umhüllung und schließlich Erdrückung der zu einem inneren Rudiment gewordenen Schale besteht. An *Cystiphyllum lamellosum* Goldf. erläutert Steinmann die Wahrscheinlichkeit des ersteren, an *Dipterophyllum glans* White aus dem Subkarbon von Jowa und an *Baryphyllum Verneuili* Ew. H. aus dem Devon von Tennessee, jene des zweiten Vorganges. Den dritten Modus der Reduktion des Korallenskeletts erblickt Steinmann darin, daß das Tier sein ursprüngliches äußeres Skelett durchwächst. Er verweist darauf, daß viele Steinkorallen ein poröses Skelett besitzen, daß diese Erscheinung bei den älteren Vertretern in der paläozoischen Zeit recht selten ist, aber um so häufiger wird, in je jüngere Zeit wir diese Tierklasse verfolgen. Die Erscheinung trete auch unabhängig in ganz verschiedenen Gruppen, sowohl bei Einzeltieren wie bei Kolonien auf. Mir

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 76.

scheinen die Argumente, welche Steinmann gerade hinsichtlich der Rückbildung des Anthozeenskeletts durch Durchwach-
sungs-
vorbringt, sehr beweiskräftig, und zumal die Beispiele, die er anführt: die Tiefwasserkoralle *Leptopenus discus* Mos. aus dem Indischen Ozean, deren ganzes Skelett aus einer porösen Scheibe besteht, auch die zweifellos phylogenetisch zusammenhängenden Gattungen *Syringopora*, *Tubipora*, *Hicksonia* sprechen eine deutliche Sprache zu Gunsten der Steinmannschen Auffassung.

Steinmann ist gewiß auch im Rechte, wenn er bei den Wirbeltieren die Rückbildung der festen Körperbedeckungen behauptet und z. B. von den Fischen betont, daß fast alle älteren Fische (mit Ausnahme der Haie und Rochen) bis zur Permzeit fast ausnahmslos eine mehr oder weniger vollständige Körperbedeckung aus Knochenschilden (Panzerfische) oder aus harten Knochenschuppen (Ganoiden) besessen haben, während die harte Körperbedeckung um so mehr allgemein zurücktritt, in je jüngere Zeiten wir sie verfolgen. „Wir mögen uns nun die jüngeren Fische im einzelnen von den älteren ableiten, wie wir wollen,“ sagt Steinmann,¹⁾ „die Tatsache bleibt immer bestehen, daß die festen Körperbedeckungen im Laufe der Zeit allgemein zurückgegangen sind. Die Ursache hiefür ist ähnlich wie bei den Schnecken in einer Zunahme der Muskulatur und damit der Beweglichkeit zu suchen und als einen bezeichnenden Ausdruck dieser allmählichen Wandlung haben wir es zu betrachten, daß in dem Maße, als die Starrheit der Körperbedeckung schwindet, das Innenskelett verknöchert, an das die Muskulatur sich anheftet.“ Bereits an früherer Stelle (S. 109) habe ich erörtert, daß die landläufige Meinung des Aussterbens der gepanzerten Fische unrichtig ist und sie, wenigstens zum Teil, noch heute aber mit reduzierter Körperbedeckung fortleben. Die Ansicht Steinmanns, der in den Stören noch heute lebende Nachkommen solcher Panzerfische erkennen will,²⁾ findet, wie bereits erwähnt, Bestätigung durch atavistische Formen, welche

¹⁾ Steinmann, a. o. a. O., S. 81.

²⁾ Steinmann, a. o. a. O., S. 205.

mehr und stärker entwickelte Hautknochen aufweisen, z. B. die durch A. v. Mojsisovics geschilderte Varietät des *Accipenser ruthenus*. Die Ganoiden werden gewöhnlich den Teleostiern als eine scharf geschiedene, bis auf wenige vereinzelte Nachzügler erloschene Gruppe gegenübergestellt. Steinmann meint, daß die Hautbedeckung der Fische sicher denselben gesetzmäßigen Änderungen im Laufe der Zeit unterworfen war, wie die äußeren Skelette der Wirbellosen, d. h. sie sei im allgemeinen zurückgegangen durch die gesteigerte Beweglichkeit der Tiere. Smith Woodward habe betont, daß das plötzliche massenhafte Erscheinen der Knochenfische am Ende des Mesozoikums und im Beginne des Tertiärs ebenso mysteriös sei, wie das unvermittelte Auftreten der zahlreichen Säuger im Eocän. Knochenfische und Ganoiden lösen sich da in auffälliger und scheinbar ganz unvermittelter Weise ab, ohne daß eine zutreffende Erklärung dafür ersichtlich wäre; jedenfalls nicht, wenn man sich die Knochenfische von den Ganoiden monophyletisch abgezweigt denkt, wie das zumeist der Fall ist. „Doch gelangte“, sagt Steinmann, „schon Zittel 1888 zu dem Ergebnis: ‚Eine monophyletische Entstehung der Knochenfische erscheint übrigens unwahrscheinlich.‘ Warum klammert man sich dennoch an den einstämmigen Ursprung, den Tatsachen zum Trotz? Faßt man die Ganoiden als ein primitives, die Knochenfische als ein späteres Stadium auf und läßt man alle in älteren Zeiten vorhandenen Formengruppen aus dem älteren in das jüngere Stadium sich fortsetzen (mit Ausnahme der wenigen lebenden Ganoiden), so vereinfacht sich die ganze Stammesgeschichte ungemein.“¹⁾ An anderer Stelle macht Steinmann die treffende Bemerkung: „Die Wissenschaft versteht es oft meisterhaft, die fruchtbarsten Ideen für viele Jahrzehnte einzusargen.“ Das gilt auch für die Ableitung der Teleostier von den Ganoiden, wie aus einer Abhandlung erhellt, die der Ichthyologe Rudolf Kner im Jahre 1866 veröffentlichte.²⁾

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 206.

²⁾ R. Kner: Betrachtungen über die Ganoiden als natürliche Ordnung Sitzungsberichte der Wiener Akademie, I. Abt., 54. Bd., 1866.

Der um die Kunde der fossilen Tiere so hochverdiente Louis Agassiz spricht sich in seinem grundlegenden Werke „*Recherches sur les poissons fossiles*“ mit folgenden Worten über seine Schöpfung der Ordnung der Ganoiden aus: „*C'est le plus grand progrès que je faisais faire l'ichthyologie*“. Kner ist darüber anderer Meinung, und am Schlusse seiner Abhandlung, in der er eingehend die Unmöglichkeit nachweist, die Gruppe der Ganoiden scharf zu umgrenzen, und die mannigfachen Beziehungen einzelner Ganoiden und Teleostierfamilien erörtert, sagt er: „Es scheint mir überhaupt ein Gebrechen der zoologischen Systeme, daß sie bisher auf die Genesis der mannigfachen Formen so wenig Bedacht nahmen und darum sich nicht kümmerten, wie eine Form aus der anderen nach und nach hervorgegangen sein mag, und weshalb gewisse Formen früher auftraten und auftreten mußten, andere aber erst später erscheinen konnten. Daß auch in der ichthyologischen Systematik solche Gesichtspunkte noch außer acht gelassen wurden, dafür gibt gerade die Schöpfung der Ganoiden als systematische Einheit einen schlagenden Beweis. Sie begnügte sich, einen gewissen Grad von Brauchbarkeit zu besitzen, namentlich, um fossile Fische zu erkennen, um im allgemeinen Schlüsse auf ihr relatives Alter zu gestatten und um die Fische der Vorwelt mit denen der Gegenwart in einigen Zusammenhang zu bringen; aber es fehlt ihr selbst an jeder wissenschaftlichen Begrenzung, sie kümmert sich nicht um den kausalen Zusammenhang mit den übrigen Fischen und hält sich von allen Untersuchungen und Erörterungen fern, wie es zu erklären sei, daß die sogenannten Ganoiden früher erschienen und weshalb sie später durch andere Formen verdrängt wurden und wie diese Tatsachen mit dem unleugbaren Gesetz der progressiven Entwicklung in Einklang zu bringen seien. Ich glaube daher, meine Betrachtungen über Ganoiden mit dem Satze schließen zu dürfen: Die Ganoiden bilden in ihrem dermaligen Umfange keine systematische Einheit, können daher keinen Bestandteil des natürlichen Systems der Fische ausmachen und sind der wissenschaftlichen Weiterbildung der Ichthyologie als eines Zweiges der allgemeinen Naturwissenschaft geradezu hinderlich.“

Kner stand aber mit dieser Ansicht keineswegs allein. Er weist auf Pictet hin, der ebenfalls zugesteht, es gebe keine scharfen Grenzen für die Ganoiden, dem aber der Mut fehlte, sie als begrenzte natürliche Einheit aufzugeben. „Diesen Mut aber“ — sagt Kner — „besaß Pet. v. Bleeker, der in seinem *Tentam. syst. piscium* die Ordnung der Ganoiden nicht mehr anerkannte, sondern sie in mehrere auflöste, deren Benennungen anzeigen, daß er in den Ganoiden nur die Vorbilder der jetzt lebenden Fische anerkenne, wie dies seine Ordnungsnamen *Ganoscomberesoces*, *Ganoclupeae*, *Ganosauri*, *Ganocharacini* und *Cyclolepidides* deutlich anzeigen. Meines Erachtens gebührt dem rastlosen und scharfsichtigen Forscher hierfür allein schon die ehrendste Anerkennung, nicht bloß von allen Ichthyologen, sondern von allen Naturforschern, denen der Fortschritt der Wissenschaft am Herzen liegt, denn hiedurch allein schon gibt Bleeker seine Einsicht in den Entwicklungsgang, den die Klasse der Fische auf Erden befolgte, in klarer Weise kund.“

Wir sehen also, daß die durch Steinmann vertretenen Ansichten über die Beziehungen der Ganoiden zu den Teleostiern schon vor 44 Jahren von namhaften Ichthyologen ausgesprochen wurden.

Ich habe in den vorstehenden Ausführungen in vielen Fällen mich für die Steinmannschen Ansichten über die Fortexistenz angeblich erloschener Gruppen — in vielen anderen freilich auch gegen dieselben geäußert. Ich möchte schließlich auch noch zwei größere Tiergruppen erörtern, welche von besonderem Interesse sind und, wie ich glaube, es am meisten verdienen, eingehend besprochen zu werden. Die erste dieser Tiergruppen: die Cephalopoden, enthalten eine große Abteilung angeblich gänzlich erloschener Formen, die *Ammonitidae*, deren Aussterben immer als ein schwierig zu erklärendes Problem, ja geradezu als ein unlösbar scheinendes Rätsel bezeichnet wurde. Nun hat E. Süss schon vor Jahren behauptet, daß die Ammoniten gar nicht ausgestorben sind und *Argonauta* ein Ammonit mit rückgebildeter Schale sei. Steinmann hat diese Ansicht durch weitere Argumente ge-

stützt. Ich glaube, seinen Ausführungen vollkommen beipflichten zu sollen. Ebenso halte ich die von den meisten Paläontologen vertretene Ansicht, daß die älteren Stämme der Ammoniten gegen das Ende des Trias fast ausnahmslos erlöschen und nur eine einzige Familie, die *Phylloceratidae*, aus der Trias in den Jura hinaufreichen und die mannigfachen jüngeren Ammoniten sich alle aus den unscheinbaren *Psiloceras*-Formen des Lias entwickelt haben sollen, für von vornherein äußerst unwahrscheinlich und meine, daß die von Steinmann auf Grund weitgehender Ähnlichkeiten des Schalenbaues vermuteten Abstammungsverhältnisse jurassischer Ammoniten von angeblich erloschenen triadischen Formen ungleich wahrscheinlicher und jedenfalls der näheren Überprüfung wert sind.

Eine ganz andere Stellung muß ich freilich gegen die Ansichten einnehmen, die Steinmann über die Trennung der Wale in drei vollkommen selbständig von hochdifferenzierten Reptilien herzuleitende Gruppen ausgesprochen hat. Er leitet die *Delphinidae* von den *Ichthyosauria*, die *Physeteridae* von den *Plesiosauria*, die *Mystacoceti* von den *Thalattosauria* (*Pythonomorpha*) ab, leugnet also, daß die drei großen, an das Wasserleben adaptierten Reptiliengruppen ausgestorben seien und meint, daß sie alle heute noch in der Säugerstufe fortleben. Es sind nun allerdings zwischen den angeblich verwandten Formen vielfache Konvergenzerscheinungen vorhanden, die eben durch die parallele Anpassung ursprünglicher Landtiere an das Wasserleben hervorgerufen wurden, aber doch auch genug trennende Merkmale, welche die Steinmannsche Ableitung als ungerechtfertigt erkennen lassen. Anders aber steht es, wie bereits bemerkt, bei den Cephalopoden, speziell den *Ammonitidae*. K. A. v. Zittel bemerkt über das „Aussterben“ der Ammoniten am Schlusse der Kreide: „Das plötzliche Erlöschen der Ammonoideen mit Abschluß des mesozoischen Zeitalters gehört zu den auffallendsten Erscheinungen in der Entwicklungsgeschichte der organischen Schöpfung. Es müssen an der Grenze von Kreide und Tertiär große und durchgreifende Veränderungen in den Existenzbedingungen stattgefunden haben, um eine so blühende und hoch organisierte Gruppe von

Tieren nicht nur in Europa, sondern auch in den übrigen Weltteilen der Vernichtung zuzuführen.“¹⁾ Kaum minder auffallend ist jedoch, wie ein Blick auf die umstehend wiedergegebene Verbreitungstabelle der Ammonoidea in den Formationen lehrt, das fast gänzliche Aussterben der Ammoniten am Ende der Trias. Zittel sagt darüber: „Mit dem Lias tritt eine fundamentale Veränderung der Ammonoideen ein. Von den zahlreichen triasischen Familien und Genera haben mit Ausnahme der Phylloceraten alle Triasfamilien ihr Ende gefunden und sind durch neue Formen ersetzt. Die Ursachen, welche während der Rhätischen Stufe der Entwicklung von Cephalopoden so überaus ungünstig waren, sind bis jetzt noch nicht ermittelt.“²⁾ Dieses angebliche, fast gänzliche Aussterben der Ammonitiden am Schlusse der Trias wäre gewiß nicht weniger wunderbar, als ihr völliges Erlöschen am Ende des mesozoischen Zeitalters. Es hat aber — wie Steinmann meines Erachtens überzeugend nachweist — weder am Ende der Trias eine solche auffallende Reduktion, die fast zum völligen Verschwinden des Stammes führte, noch am Ende der Kreidezeit ein gänzliches Erlöschen desselben stattgefunden. In bezug auf den letzteren Fall hat E. Sueß schon 1870, wie gleich zu erörtern sein wird, sich dahin geäußert, daß die Gruppe der Ammonitiden überhaupt nicht als eine erloschene anzusehen sei, da er in Übereinstimmung mit Reinecke und den älteren Autoren, welche die äußere Ähnlichkeit des Gehäuses wohl erkannten, *Argonauta* als einen wahren Ammoniten und die Schale des *Argonauta*-Weibchens als eine rudimentöse Ammonitenschale betrachtet.

Im Jahre 1870 veröffentlichte E. Sueß den zweiten Teil seiner Abhandlung über Ammoniten (der erste erschien 1865), in welchem er sich eingehend mit der Struktur der spiralen Schale beschäftigt und nachzuweisen sucht, daß die Ammoniten keineswegs, wie man allgemein annimmt, erloschen seien, sondern heute noch in *Argonauta*, deren Weibchen eine rudi-

¹⁾ K. A. v. Zittel: Grundzüge der Paläontologie, I. Invertebrata (2. Auflage), München und Berlin 1903, S. 466.

²⁾ K. A. v. Zittel: Ebendasselbst, S. 465.

Zeitliche Verbreitung der Ammonoidea (nach Zittel).

	Silur	Devon	Kohlenkalk	Permo-Kar- bon u. Perm	Trias	Jura	Kreide	Tertiär	Jetztzeit
<i>A. Introsiphonata:</i>									
1. Clymeniidae		—							
<i>B. Retrosiphonata:</i>									
1. Goniatitidae	—	—	—	—					
2. Medlicottiidae ...				—	—				
3. Ceratitidae				—	—				
4. Ptychitidae					—				
5. Pinacoceratidae ..					—				
6. Tropitidae					—				
7. Cyclolobidae				—	—				
8. Arcestidae					—				
9. Cladiscitidae					—				
10. Phylloceratidae ..						—	—		
11. Lytoceratidae						—	—		
12. Aegoceratidae ...						—	—		
13. Amaltheidae						—	—		
14. Harpoceratidae ..						—	—		
15. Haploceratidae ..						—	—		
16. Stephanoceratidae						—	—		
17. Aspidoceratidae ..						—	—		
18. Desmoceratidae ..							—		
19. Cosmoceratidae ..							—		
20. Eugenoceratidae ..							—		
21. Pulchelliidae							—		
22. Prionotropidae ..							—		

mentäre Ammonitenschale trägt, fortleben.¹⁾ Sueß geht von den Untersuchungen Carpenters²⁾ über den Aufbau der

¹⁾ E. Sueß: Über Ammoniten, II. Die Zusammensetzung der spiralen Schale. Sitzungsbericht der Wiener Akademie, I. Abt., 61. Bd., 1870.

²⁾ Report of the Brit. Assoc. Oxford 1847, Vol. XVII, p. 116 (zitiert nach Sueß).

Schale des *Nautilus pompilius* und der *Argonauta* aus und betont, daß nach Carpenter die Struktur der Schale der letzteren ganz und gar der äußeren Schalenlage von *Nautilus* gleicht, daß aber die Perlmutterschicht fehlt, welche einen so großen Teil der Schalendicke bei *Nautilus* ausmacht. Sueß macht dann auf den durch R. Owen geführten Nachweis aufmerksam, daß das Paar großer Muskel, welches bei *Naut. pompilius* von der Basis des Kopfkorpels zu den beiden Seiten der Wohnkammer herabgeht und sich dort an der Innenfläche derselben befestigt, in ganz ähnlicher Weise bei jenen Cephalopoden vorhanden ist, bei welchen die Schale mehr oder minder rudimentär und von den Dermalgebilden umhüllt ist. So ist es insbesondere bei *Octopus*, *Loligo* und *Sepia* der Fall, bei welchen allen das Muskelpaar vom Ganglion stellatum durchbohrt wird und sich rechts und links an die innere Schale heftet.¹⁾ Bei *Argonauta* sind nach Owen dieselben Muskeln nur in rudimentärem Zustande vorhanden, sie verraten wohl noch eine Beziehung zum Ganglion stellatum, verlieren sich aber gegen rückwärts, zu wenigen Strängen reduziert, in dem Mantel. Sueß gibt dann eine eingehende Schilderung des Aufbaues der Schalen verschiedener Cephalopoden, bezüglich welcher auf die Originalabhandlung verwiesen werden muß, und erörtert schließlich die Reduktion der Gehäuse bei den Ammonitiden und anderen ursprünglich mit äußeren Schalen ausgestatteten Cephalopoden. Er betont, daß sich in bezug auf das Verhältnis des Tieres zum Gehäuse eine gewisse Gesetzmäßigkeit in der Entwicklung der Gesamtheit äußerlich beschalteter Cephalopoden nicht verkennen läßt: „Während bei den vaginaten Orthoceren ein nicht unbeträchtlicher Teil der Weichteile sich in die Höhlung des Siphos versenkt und bei *Phragmoceras* und *Gomphoceras* durch die Umbeugung der Seitenlappen des Mundrandes die Wohnkammer bis auf geringe Ausschnitte gegen die Außenwelt abgeschlossen wird, so daß von einem Hervortreten eines Teiles des Rumpfes über den Rand der Wohnkammer keine Rede ist, während hier starke Schalen, die Runzelschicht und sogar Wucherungen der Perl-

¹⁾ Owen: Mem. on the pearly Nautilus, pag. 17 (zitiert nach Sueß).

muttersubstanz vorherrschen, sieht man in den eben genannten Ammonitiden zwar in keinem Falle mehr einen Abschluß der Wohnkammer gegen vorn,¹⁾ sind zwar die Wucherungen der Perlmuttersubstanz unbekannt²⁾ und ist der Siphon zu einem dünnen Strange zusammengeschrumpft, aber immer noch bleibt bei den meisten die Wohnkammer in der Regel lang genug, um das ganze Tier zu umfassen und zu schützen, sieht man oft noch die Runzelschicht und sind die etwaigen Einschnürungen in der Form von Leisten als Varizes entwickelt.“³⁾ Sueß erörtert dann die allmähliche Reduktion der Schalenbildungen bei geologisch jüngeren Formen: „In den Gruppen, welche in den nächstjüngeren Ablagerungen vorherrschen, fehlen Runzelschicht und Varices, Kontraktionen der Schale erscheinen statt der letzteren, die dickschaligen Arten werden seltener, die Wohnkammern kürzer, endlich hängen die Gehäuse nur mittels eines Muskelstieles an den Seiten des viel größeren Tieres und das gekammerte Gehäuse ist von einer wahren, umschließenden Wohnstätte des Tieres allmählich in zahlreichen Arten zu einem mehr oder minder dünnschaligen Organ geworden, welches als ein hydrostatischer Apparat, an dem hinteren Leibesende haftend, die Bewegungen des Tieres im Wasser und am Meeresgrunde erleichtert.“

„Nach den bisherigen Anschauungen“ — sagt Sueß — „sollte das große Heer der Ammonitiden mit dem Ende der Kreideformation plötzlich von der Erde verschwunden sein. Es ist aber gewiß schon von vornherein viel wahrscheinlicher, daß eine so weit verbreitete, zahlreiche und mannigfaltige Tiergruppe, deren Hartteile man von der silurischen Formation her in Beziehung zum Tiere an Bedeutung abnehmen sieht, nicht durch ihr Erlöschen, sondern etwa dadurch aus der Reihe

¹⁾ Seither sind solche Abschlüsse der Wohnkammer vielfach bekannt geworden, am extremsten entwickelt zeigen sie sich wohl in visierartiger Ausgestaltung bei *Morphoceras pseudo-anceps* Ebray.

²⁾ Auch Ammoniten weisen „organisches Dépôt“ auf, so bildet z. B. E. v. Mojsisovics als solche zu deutende Kalkablagerungen auf den Kammerscheidewänden von *Monophyllites Simonyi* v. Hau. ab. (Gebirge um Hallstatt, I., Taf. XVII., Fig. 6.)

³⁾ E. Sueß, a. o. a. O., Seite 14 des Separatabdruckes.

der Fossilien verschwinde, daß die Absonderung ihrer Hartteile überhaupt ein Ende findet; meine Ansicht aber geht dahin, daß die Gruppe der Ammonitiden überhaupt nicht als eine erloschene anzusehen ist.“ Zur Unterstützung dieser Ansicht führt Sueß dann aus, daß die nächste Verkümmerstufe der Schale, die man nach der oben angeführten langen Reihe von Formen zu erwarten berechtigt wäre, in einer noch unvollkommeneren Verbindung mit dem Rumpfe des Tieres und noch weiterem Zurückbleiben der Entwicklung der Perlmutter-schicht bestehen dürfte. Genau diese Merkmale zeige aber die Schale der Gattung *Argonauta*, welche alle Eigenschaften eines rudimentären Organs besitze: „Sie fehlt dem Männchen ganz, welchem auch die großen Segelarme fehlen, mit welchen das Weibchen die Schale umklammert. Die Schalenmuskeln, welche bei allen anderen beschalten Cephalopoden vom Kopfknochen und der Basis der Arme rechts und links zur Schale herabreichen und diese festhalten, welche bei *Nautilus* oder *Arcestes* tief in der Wohnkammer ihren Anheftungspunkt finden und bei *Cosmoceras Jason* und seinen Verwandten schon auf langen Verbindungsstielen vor dem Schalenrande liegen, ersterben hier, vom Kopfknochen ausgehend, in der Dicke des Mantels und reichen nicht einmal so weit, daß es zur Bildung eines Verbindungsstiemes an der Schale, einer Myolabe, käme. Mit den Haftstellen der Muskeln, mit der innigeren Verbindung mit dem Rumpfe verschwindet die Perlmutter-schicht. Carpenter hat die Identität der Struktur der Schale von *Argonauta* mit jener des Ostrakum von *Nautilus* ohne die Perlmutter-schicht nachgewiesen, wie eingangs erwähnt worden ist. Mit der Perlmutter-schicht verschwinden selbstverständlich die ihr angehörigen Septa. Die exogastrische Einrollung aber bleibt durch die Lage des Tieres in der Schale außer Zweifel und begründet an und für sich schon eine Verschiedenheit gegenüber den anderen, außer *Nautilus* wie es scheint, durchaus endogastrischen Schalen lebender Cephalopoden. *Argonauta* ist daher für mich ein Ammonitide, bei welchem die Schale nur bei dem Weibchen vorhanden und hier nur durch das Ostrakum vertreten ist, und

die große, mit *Trachyceras* beginnende und bis in die Gegenwart reichende Gruppe von Ammoniten, welcher diese Gattung zufällt bildet für mich die Familie der Argonautidae.“

Sueß betont, daß heute nur extreme Typen, wie *Argonauta* und *Nautilus*, allein fortleben und die geringere Bekanntheit mit dem Heere erloschener Mittelformen zu der Annahme einer so scharfen Grenze zwischen *Nautilus* und den übrigen lebenden Cephalopoden führt. Es scheint ihm jedoch bei einem allgemeinen Überblick des Heeres beschalter Cephalopoden noch eine andere Erscheinung hervortreten, die mit Sueß' eigenen Worten geschildert sein mag: „Die paläozoischen Cephalopoden, welche, wie wir durch Barande wissen, bald endogastrisch und bald exogastrisch gerollt sind, umfassen gar keine Art, deren Hartteile ganz oder auch nur zum größten Teil vom Mantel umhüllt wären. Die mesozoischen Formen zeigen Reste innerer und äußerer Schalen. Die inneren Schalen sind, so weit meine Erfahrungen reichen, alle gerade oder endogastrisch gerollt, wie ihre Nachfolger *Belosepia*, *Spirulirostra*, *Spirula*, *Sepia*, *Loligo* u. s. f. Die mesozoischen äußeren Schalen sind dagegen alle exogastrisch gebaut, wie heute *Nautilus* und *Argonauta*. Hienach wäre man versucht, zu meinen, daß etwa vom Beginn der mesozoischen Zeit an eine endogastrische und eine exogastrische Entwicklungsreihe nebeneinander herlaufen, und daß ferner die endogastrische Reihe von *Atractites*, *Acanthoteuthis* und *Belemnites* bis zu den lebenden Verwandten durch ein immer mehr hervortretendes Übergewicht der Dermalhüllen über die eingeschlossene Schale, diese am Ende wie bei *Loligo* zu dem Rudiment eines Ostrakums herabsinken oder ganz verschwinden läßt, während die zweite, die exogastrische Reihe, in entgegengesetzter Richtung mehr und mehr ihre Verbindung mit dem Gehäuse lösend, endlich bei *Argonauta* ebenfalls nur einen rudimentären Vertreter des Ostrakums und auch diesen nur bei dem weiblichen Geschlechte zurückläßt, so daß man, wenn diese Ausdrücke gestattet wären, sagen

könnte, daß die Schale in dem einen Teile durch Umhüllung und in dem anderen durch Abstreifung allmählich verkümmert.“

Die Ausführungen E. Sueß' werden wesentlich ergänzt durch weitere Darlegungen Steinmanns. Dieser sagt:¹⁾ „Die Schale von *Argonauta* kann nicht als Neubildung gedeutet werden, wie es meist geschieht, denn sie besitzt zahlreiche Merkmale, wie sie bei anderen Mollusken immer als das Ergebnis einer langen phylogenetischen Schalenentwicklung beobachtet werden. Alle Skulpturen beginnen bei den Mollusken mit einfachen konzentrischen (queren) oder radialen (spiralen) Rippen und diese laufen parallel mit oder senkrecht zu der Richtung des Schalenzuwachses. Nur ganz allmählich lösen sich die Rippen in Knoten auf (vgl. *Trigonia*), nur nach einer vorausgegangenen langen phylogenetischen Entwicklung verschiebt sich die konzentrische Berippung gegen die Zuwachsrichtung und richtet sich spitzwinklig zu ihr, wie wir ebenfalls an den Trigonien sehen und wie es das Fehlen solcher verschobenen Skulpturen in allen älteren Formationen beweist. Das sind aber bekanntlich die bezeichnenden Merkmale aller *Argonauta*-Schalen. Ebenso sind regelmäßig spiral aufgerollte Schalen, wie sie *Argonauta* besitzt, nie Anfangszustände der Schalenbildung, sondern kommen immer nur im Laufe einer längeren Entwicklung zu stande, wie uns die Stammesgeschichte aller Cephalopoden und Gastropoden zeigt. Es läßt sich weiterhin an dem Jugendzustande der Schale von *Argonauta* zeigen, daß sie schon in frühester Jugend gebildet wird, wo das Hinterende des Tieres noch konkav ist, also noch ehe das Tier seine großen Rückenarme entwickelt hat; erst später legen diese auf die vom Mantel abgeschiedene innere Schale eine zweite äußere auf. Auch solche Schalenbildungen sind niemals primitiv, sondern entstehen nachweislich immer erst nach einer längeren phylogenetischen Entwicklung, wie bei Gastropoden und Belemniten. Endlich muß hier, wie in anderen ähnlichen Fällen, die wichtige Tatsache entsprechend gewertet werden, daß die bei der lebenden *Argonauta* vorhandene Formenbreite

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 188 und f.

schon bei den Ammoniten der Kreide bestanden hat. Denn es läßt sich ohne Schwierigkeiten nach den übereinstimmenden Skulpturen jeder der drei großen *Argonauta*-Gruppen eine ganz entsprechende Ammoniten-Gruppe zur Seite stellen, und daß das nur für die jüngsten Ammoniten (aus der Oberkreide) zutrifft, nicht etwa für ältere aus Jura oder Trias, dürfte hier, wie bei allen solchen „Zufälligkeiten“, nur durch Vererbung erklärlich sein. Wenn man aber gegen einen phylogenetischen Zusammenhang zwischen Ammoniten und *Argonauta* geltend macht, daß *Argonauta* der Siphon und die Scheidewände der Ammoniten fehlen, so braucht nur daran erinnert zu werden, daß der *Sepienschulp*, den man doch jetzt allgemein von der mit Siphon versehenen *Belemniten*-Schale ableitet, ebenfalls keinen Siphon mehr besitzt, und daß fast alle zehnnarmigen Tintenfische in ihrem Schulp weder Siphon noch Scheidewände mehr erkennen lassen, obgleich doch kaum jemand an ihrem Ursprung aus Vorläufern mit gekammerter Schale zweifeln kann.“ Diesen Ausführungen Steinmanns möchte ich vollinhaltlich beipflichten und sie als wesentliche Bestätigungen der von Sueß schon vor so langer Zeit ausgesprochenen Ansichten betrachten. Dem Ausspruch Steinmanns: „Die Frage nach dem Verbleib der Ammoniten scheint mir nach diesen Tatsachen nur in dem einen Sinne beantwortet werden zu können: sie sind, wie so viele andere Gruppen von Kopffüßlern, Schnecken und Muscheltieren im Laufe der Zeit schalenlos geworden und leben mit unverminderter Breite der Stammreihen in den Oktopoden fort. *Argonauta* aber, eine polyphyletisch entstandene Gattung, ist nur ein Nachzügler im breiten Ströme dieses Umbildungsvorganges.“ Kann ich aber nicht ganz zustimmen.

Steinmann geht dann auf die zweite auffallende Tatsache in der Stammesgeschichte der *Ammonitidae* ein, daß nach der landläufigen Vorstellung mehr als $\frac{9}{10}$ aller Triasammoniten am Ende der Triasformation aussterben und eine (oder zwei) Familien in den Jura fortsetzen und die ganze übrige reiche Ammonitenfauna der jüngeren mesozoischen

Formationen aus einer kleinen, indifferenten Ausgangsgruppe (*Psiloceras*) sich entwickelt hätte. „Im Sinne der üblichen Erklärungen“ — sagt Steinmann — „müssen also an der Grenze von Trias und Jura ganz ungewöhnliche Vorgänge eingesetzt haben, die zur Vernichtung des enormen Formenreichtums jener Zeit geführt haben, oder alle die verschwundenen Ammonitenstämme müssen schon von Haus aus den Keim des Todes in sich getragen haben, was ja angeblich auch die weitverbreiteten Ausschnürungen der Wohnkammer u. s. w. bekräftigen.“ Steinmann sagt dann, wenn es wirklich wahr wäre, daß man die jüngeren Ammoniten von der Stammgruppe *Psiloceras* im Lias ableiten könnte, müßte man über dieses sonderbare Verhalten der Ammoniten mit Recht staunen und nach der Ursache forschen. Das treffe aber wiederum nicht zu, noch niemand habe die Übergänge gesehen, die von der angenommenen flachschaligen und weitenabeligen Stammesgruppe zu den enggerollten und zum Teil aufgeblähten Gattungen, wie *Liparoceras*, *Sphaeroceras*, *Macrocephalites*, *Hammatoceras*, *Oppelia* u. s. w., geschweige denn zu den Kreideceratiten hinführen. Man müsse vielmehr, wenn man für die anscheinend unvermittelt erscheinenden Ammonitengattungen des Jura nach einem wirklich passenden morphologischen Anschluß suchen wolle, vielfach auf die angeblich ausgestorbenen Gattungen der Trias zurückgreifen, die zwar in ihren Lobenlinien und zum Teil auch in ihren Skulpturen vielfach noch weniger differenziert sind, aber deshalb um so eher als Vorläufer von jüngeren Formen gelten können. Der gewöhnlich supponierter Abstammung gegenüber verweist Steinmann auf folgende Reihe von Zusammenhängen:

Trias:		Jura:
<i>Juvavites</i> (<i>Continui</i> und <i>Interrupti</i>),	Nachkommen:	<i>Macrocephalites</i>
<i>Jovites</i> , <i>Halorites</i> ,	„	<i>Sphaeroceras</i>
<i>Sagenites</i> ,	„	<i>Liparoceras</i>
<i>Tropites</i> (<i>Paulotropites</i>)	„	<i>Poecilomorphus</i>
<i>Paratropites</i> (<i>Phoebus</i> Gr.)	„	<i>Oppelia</i> , <i>Haugia</i>
<i>Eutomoceras</i>	„	<i>Harpoceras</i> (<i>elegans</i> u. s. w.)

Ich muß gestehen, daß mir diese Ableitungen trotz der lebhaften Opposition, die sie von manchen Paläontologen, die sich vorzüglich mit der Untersuchung von Ammoniten beschäftigt haben (ich nenne da vor allem C. Diener), gefunden haben, immer noch ungleich wahrscheinlicher erscheinen, als die durch keinerlei Übergänge bestätigte Herkunft von *Psiloceras*. Freilich spricht gegen die Steinmannsche Auffassung ebenfalls das Fehlen der Bindeglieder in den tieferen Ablagerungen der Juraformation, ich möchte aber daran erinnern, daß man, als man im alpinen Muschelkalk in der Fauna des roten Marmors der Schreyer-Alpe jurassische Ammonitenformen (Amaltheen) entdeckt zu haben vermeinte, keine Schwierigkeit in der Annahme sah, daß diese Formen sich während der jüngeren Triaszeit in entlegene Gebiete (etwa nach Indien) zurückgezogen hätten, um mit dem Beginn der Jurazeit wieder nach Europa zurückzukehren.

Auch die Ausführungen Steinmanns über die Wendung der *Cirrhoteuthidae* als eines sehr primitiven und sehr früh schalenlos gewordenen Zweiges der Cephalopoden halte ich für sehr beachtenswert und die von ihm ausgesprochene Meinung: „es erscheint keineswegs ausgeschlossen, daß fossile Nautiloideen der paläozoischen Zeit in den heutigen Cirrhoteuthiden fortleben“¹⁾, ist keineswegs von Haus aus unwahrscheinlich.

Ich gehe aber nunmehr zur Erörterung einer Gruppe der Säuger über, deren Ableitung von hochspezialisierten Reptilienstämmen Steinmann eingehend erörtert hat. Wie ich überhaupt eine Ableitung der Säuger von „Mammoreptilien“ in Zweifel ziehe und schon die gänzlich verschiedene Gestaltung und Anlage einzelner charakteristischer Teile des Skeletts (Gestaltung der ersten Halswirbel und des Beckens) als schwer zu entkräftende Gegenbeweise betrachte, glaube ich die Ableitung der Wale von den Ichthyosauriern, Plesiosauriern und Thalattosauriern (Pythonormorphen) als eines der von Steinmann am eingehendsten erörterten Beispiele für die Persistenz angeblich erloschener

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 195.

Rassen einer eingehenden Erörterung unterwerfen zu sollen, welche — wie auch schon früher von anderer Seite gezeigt wurde — nur ein negatives Resultat haben konnte. Steinmann sagt, daß die drei genannten Meersauriergruppen von vornherein durch eine Reihe anatomischer Merkmale gut voneinander geschieden seien, welche auch während der mesozoischen Zeit unverändert beibehalten werden. Im Gegensatz hiezu ändern andere Merkmale im Laufe der Stammesgeschichte bei allen drei Gruppen im gleichen Sinne ab, das sind diejenigen, welche durch die Anpassung an die marine Lebensweise beeinflußt werden. Hieher gehöre z. B. die Umwandlung der normalen Gliedmaßen in Flossen durch Verkürzung der proximalen und der Wurzelemente (nicht aber die Zunahme der Finger und Zehenglieder), die Herausbildung von Schwanzflossen, das Kleinerwerden der hinteren Gliedmaßen u. s. w. Steinmann behauptet nun: „An den Meersauriern sehen wir tatsächlich diejenigen Umbildungen langsam entstehen, die nach der heutigen Auffassung an den erdachten säugerähnlichen Vorfahren der Meersäuger in ungewöhnlich kurzer Zeit vor sich gegangen sein sollen, und die Umbildungen an Meersauriern führen allgemein zwar nach dem Zustande hin, in dem uns die Meersäuger vom Alttertiär an entgegentreten, aber in keiner Richtung über ihn hinaus. Die Meersaurier erscheinen hienach zeitlich und stammesgeschichtlich als eine natürlich gegebene Vorstufe für die Meersäuger.“¹⁾

In der nachstehend wiedergegebenen Tabelle faßt Steinmann die Merkmale der drei Gruppen mesozoischer Meersaurier und der angeblich von ihnen herzuleitenden Seesäuger übersichtlich zusammen. Es läßt sich nun nicht leugnen, daß ein flüchtiger Überblick dieser Tabelle einen Eindruck erzeugen wird, der sehr zu Gunsten der Steinmannschen Ableitungen spricht, doch wird dieser Eindruck verwischt, wenn

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 236.

Steinmanns vergleichende Tabelle der Meersaurier und Wale.

Merkmale	Ichthyotheria		Plesiotheria		Thalattotheria	
	Reptilstufe: Ichthyosauria	Säugerstufe: Delphinidae	Reptilstufe: Plesiosauria	Säugerstufe: Physeteridae	Reptilstufe: Thalattosauria	Säugerstufe: Mystaco-coeti
Körpergröße	1—9, meist 2—5 m	1·5—10, meist 2—5 m	(3) 5—15 m	8—18 (23) m	5—12 m	(9) 12—26 m
Profil des Hinterhauptes	gerundet	gerundet	steil abfallend	steil abfallend	gerundet	gerundet
Nasengänge	senkrecht	senkrecht	schräg	senkrecht (schräg im Eozän)	schräg	schräg
Unterkiefer	zusammen- gedrückt, geradlinig	zusammen- gedrückt, geradlinig	zusammen- gedrückt, geradlinig	zusammen- gedrückt, geradlinig	mit Quergelenk seitlich aus- weitbar	seitwärts bo- genförmig ausgeweitet
Symphyse	lang oder kurz	lang oder kurz	lang oder kurz	lang oder kurz	fehlend, Äste durch Band verbunden	fehlend, Äste durch Band verbunden
Zähne	zahlreich u. i. a. gleich, selten verkümmert	zahlreich u. i. a. gleich, selten verkümmert	reichlich, mehr weniger ungleich	selten reichlich oft ungleich oft verkümmert	auf Kiefer und Gaumen	fehlend, Barten im Gaumen
Rippen	zweiköpfig	vordere zweiköpfig	einköpfig, Halsrippen oft zweiköpfig	vordere (? frühere Halsrip- pen) zweiköpfig	einköpfig	einköpfig
Handwurzel- knochen	nicht reduziert	kaum reduziert	nicht reduziert	kaum reduziert	meist stark reduziert	stark reduziert
Fingerzahl	zuweilen über- zählig	zuweilen über- zählig	normal	normal	normal	normal
Fingerglieder	stark überzählig	mehr weniger stark überzählig	stark über- zählig	mehr weniger stark über- zählig	schwach über- zählig	schwach über- zählig

man auf die Vergleiche näher eingeht, ihre Stichhaltigkeit prüft und auch die trennenden Merkmale berücksichtigt.

Als ein solches trennendes Merkmal möchte ich vor allem die Schädelgelenkung hervorheben, die bei den *Delphinidae*, *Physeteridae*, und *Mystacocoeti* den Säugertypus (doppelte *Condyli occipitales*) bei den *Ichthyosauria*, *Plesiosauria* und *Pythonomorpha* aber den einköpfigen Reptiltypus aufweist. Es macht zwar Steinmann an anderer Stelle¹⁾ den Versuch, den fundamentalen Unterschied, der hier zwischen Reptilien und Säugern besteht, zu entkräften. Er sagt, daß die verschiedenen Arten der Schädelgelenkung nicht als ein absolut unterscheidendes Merkmal der großen Gruppen der Vierfüßler verwendet werden dürfen und meint, daß aus dem zweiteiligen Gelenkkopf der Stegocephalen durch Einschieben eines weiteren Knochens, des Basoccipitale, ein dreiteiliger Gelenkkopf entstehe, aus dem sich durch Aufgabe der seitlichen Balancierung der einfache Kondylus der Reptilien und Vögel herausbildet, der eine allseitige Bewegung des Kopfes gestattet. Dies zugegeben, wie will Steinmann erklären, auf welche Art aus dem Reptilienschädelgelenk der Meersaurier, übereinstimmend bei allen drei Gruppen, wieder die zweiteilige Gelenkverbindung der Meersaurier rückgebildet wurde. Ein solcher Umbildungsprozeß ist um so weniger bei Formen verständlich, welche, wie *Ichthyosaurus*, durch die Anpassung an das Wasserleben eine so vollkommene Fischgestalt erworben hatten, daß von einem Funktionieren des Schädelgelenkes wohl überhaupt nicht mehr die Rede sein konnte. Auch bei den *Plesiosauria* und *Pythonomorpha*, die jedenfalls einen recht beweglichen Kopf hatten, ist es unverständlich, weshalb sie ein anderes Schädelgelenk hätten erwerben sollen.

Die innigen Beziehungen zwischen den Zahn- und Bartenwalen und die Unmöglichkeit, sie unmittelbar von verschiedenen Reptilienstämmen abzuleiten, werden am besten durch Berücksichtigung des Zahnsystems der Wale klargelegt. An den Bartenwalen beobachtete Geoffroy St. Hilaire zuerst das Vorkommen von Zahnkeimen beim Fötus. Eschricht, der die Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 207.

Wale auf Grund des von Halböll in Grönland gesammelten Materials so wesentlich zu fördern vermochte,¹⁾ lieferte genauere Untersuchungen und zeigte, daß der Fötus der Bartenwale eine Reihe kleiner Zahnkeime besitzt, die nie durchbrechen und später völlig resorbiert werden, während sich auf der Schleimhaut des Gaumens der mächtige Seihepparat der Barten entwickelt. R. Owen, der ausführlich auf diese Zahnkeime der Balaeniden zu sprechen kommt,²⁾ betrachtet *Hyperoodon* als Übergangsform zwischen den echten Walen und den Delphinen. Der Gaumen von *Hyperoodon* zeigt Hervorragungen, welche schon Cuvier als rudimentäre Fischbeinplatten betrachtete. Von den Zahnkeimen aber gehen bei *Hyperoodon* nicht alle zu Grunde, sondern zwei oder drei andere Paare derselben entwickeln sich deutlicher und eines dieser Paare erreicht im Unterkiefer beträchtliche Größe. Owen bemerkt daher mit Rücksicht auf die Bezeichnung: „The great bottle-nose or bident Whale offers a beautiful transitional grad between the true Whales and the typical Delphinidae.“³⁾ Oskar Schmidt sagt bezüglich der nie in Funktion tretenden Zahnreste der Bartenwale, daß sie die Beweiskette schließen, daß die Bartenwale das letzte Glied einer Umwandlungsreihe sind, welche mit vielzähligen, vierfüßigen Säugetieren begann und unter allmählicher Verarmung der Bezeichnung zu den Bartenwalen führte. Er betont aber auch, daß der Schädel der Bartenwale eine solche Übereinstimmung mit dem der Delphine und aller anderen Zahnwale zeige, daß auch ohne die Entdeckung jener fötalen Zähne an der Einheit der beiden Gruppen nicht zu zweifeln war.⁴⁾ Und weiter sagt er von den Walen: Unwahrscheinlich ist ihre von den übrigen Säugern unabhängige, direkte Entstehung aus reptilienartigen Vorgängern. Keine ihrer Eigentümlichkeiten weist di-

¹⁾ Eschricht: Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Walthiere, Leipzig 1849.

²⁾ R. Owen: Odontography, London 1840—1845, S. 346.

³⁾ R. Owen: a. a. O., S. 347.

⁴⁾ O. Schmidt: Die Säugetiere in ihrem Verhältnisse zur Vorwelt, Leipzig 1884, S. 223 und 224.

rekt auf die Reptilien, alle sind zu verstehen als Modifikationen, welche einstige Landsäugetiere im Übergange zum Wasserleben sich aneigneten.“¹⁾

Gegen die von Steinmann versuchte Ableitung der Wale von den mesozoischen Meersauriern muß vor allem eingewendet werden, daß, so groß auch die Konvergenzerscheinungen in den an das Wasserleben angepaßten Formen sein mögen, ein durchgreifender Unterschied in der Einrichtung der Lokomotionsorgane besteht. Die Wale bedienen sich der gewaltigen horizontal gestellten Schwanzflosse als wesentliches Mittel für die Vorwärtsbewegung, die Hinterextremität ist vollkommen verkümmert und die vordere, zu einer Flosse umgestaltete, dient mehr zum Steuern als zur Vorwärtsbewegung. Bei den Meersauriern haben die paarigen, zu Flossen umgestalteten Extremitäten als wesentlichste Bewegungsorgane zu dienen, die vertikale Schwanzflosse hat eine ganz andere Funktion als die Schwanzflosse der Wale, sie kann nie wie diese als ein überaus kräftiger Propeller dienen, wohl aber die Tiere an die Meeresoberfläche empor bringen. Man kann die Schwanzflosse eines *Ichthyosaurus* unmöglich mit der eines Wales vergleichen, sie hat höchstens eine gewisse Ähnlichkeit mit der heterozerken Schwanzflosse eines Haies oder Störs. Während aber bei diesen die Wirbelsäule sich in den oberen Lappen der Flosse fortsetzt, stützt die Wirbelsäule bei *Ichthyosaurus* den größeren unteren Lappen. F. E. Schulze und Ahlborn haben die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Schwanzflossenform des *Ichthyosaurus* erörtert und gezeigt, daß bei dem seitlichen Schlagen der Schwanzflosse eine Bewegung von unten hinten nach oben vorn resultieren muß. Die Umgestaltung einer solchen Flosse zu der Schwanzflosse eines Delphins ist ein Ding der Unmöglichkeit. Es muß dann erwähnt werden, daß die Ausbildung der Vorderflossen zu mächtigen Bewegungsorganen bei den Endgliedern der *Ichthyosaurus*-Gruppe in der Vermehrung der Längsreihen über die bei Delphiniden zu beobachtenden Verhältnisse weit hinausgeht. Dies gilt nicht bloß von den *Latipinnati*, bei wel-

¹⁾ O. Schmidt, a. a. O., S. 229.

chen G. A. Boulenger die zunehmende Verbreiterung der Flosse der geologisch jüngeren Formen nachgewiesen hat, sondern auch für die *Longipinnati*, an welchen F. Broili bei dem Endglied aus dem Aptien, das er als *Ichthyosaurus platydactylus* beschrieb, die gleiche Erscheinung feststellen konnte. Ebenso wie die *Ichthyosauria* sind auch die *Plesiosauria* und *Pythonomorpha* in vollendeter, aber vielfach ganz anderer Weise an das Meeresleben angepaßt gewesen, wie die angeblich mit ihnen in Verwandtschaftsbeziehungen stehenden Meersäuger. In dieser Hinsicht mag an die überaus kräftig entwickelten hinteren Flossen des *Plesiosaurus* erinnert werden, die gewiß einen wesentlichen Anteil an der Vorwärtsbewegung des Tieres haben mußten — in ähnlicher Weise, wie die Hinterextremitäten der *Pinnipedia*. Diese hinteren Flossen des *Plesiosaurus* hätten gänzlich rückgebildet und in ihrer physiologischen Rolle durch eine Schwanzflosse abgelöst werden müssen, wenn sich aus einem *Plesiosaurus* ein *Physeter* hätte entwickeln sollen. Die Annahme eines solchen Vorganges ist wohl ebenso gewagt, wie jene der Umgestaltung des Skeletts eines *Mosasaurus* in das einer *Balaena*. Bei den *Pythonomorpha* ist der ganze Bau der Wirbelsäule ein anderer; es ist schwer denkbar, wie Tiere, deren Wirbelverbindungen ihnen einen so hohen Grad der Beweglichkeit gestatteten (man vergleiche E. Copes Schilderung der mehr minder vollständigen Skelette von *Clidastes*, *Liodon*, *Platecarpus* aus der nordamerikanischen Kreide)¹⁾, dazu gekommen sein sollten, alle diese Einrichtungen rückzubilden, um die Wirbelsäule einer *Balaena* zu akquirieren. Das Zahnsystem der Pythonomorphen mit den gewaltigen, auf Sockeln stehenden Fangzähnen deutet wohl auch auf eine Ernährungsweise der *Pythonomorpha*, aus der sich schwerlich diejenige der *Mystacocoeti* entfalten konnte. Es scheint mir auch ein Ding der Unmöglichkeit, aus dem eigenartigen Reptilschädel eines Pythonomorphen jenen einer *Balaena* abzuleiten.

¹⁾ E. Cope: The vertebrata of the cretaceous Formations of the West, Washington 1875.

Zwischen den zeitlich durch einen erheblichen Zwischenraum getrennten mesozoischen Meersauriern und den angeblich von ihnen herzuleitenden tertiären und jüngeren Cetaceen fehlen natürlich alle Bindeglieder, auch zeigen die geologisch ältesten Wale keinerlei Reste von Reptilienmerkmalen und die Endglieder der Meersaurier verraten keine Tendenz zur Entwicklung jener Eigentümlichkeiten, welche die Wale von ihnen trennen.

Alle diese negativen Argumente haben aber, trotzdem sie eine sehr beredte Sprache gegen die Steinmannschen Ansichten sprechen, meines Erachtens viel geringeres Gewicht als die positiven Tatsachen, welche Licht auf die wahre Herkunft der Cetaceen zu werfen im stande sind.

Hier ist vor allem der Schädel eines primitiven Zahnwales aus dem Eocän Ägyptens zu erwähnen, welchen E. Fraas als *Protocetus atavus* beschrieben hat und unmittelbar den Creodontiern anschloß, da dieser Schädel eine ausgezeichnete Übergangsform zwischen den Creodontiern und den Zahnwalen darstellt.¹⁾ Das Gebiß von *Protocetus atavus* E. Fraas ist vollkommen mit dem Typus des Creodontiergebisses übereinstimmend, die Backenzähne entbehren die für die jüngeren Archäoceten bezeichnenden Zacken am Vorder- und Hinterende der Krone. *Eocetus* E. Fraas leitet von *Protocetus* zu *Zeuglodon*, das seit längerer Zeit bekannt ist und sich durch Reduktion der drei Molareen auszeichnet, von denen der letzte bei *Zeuglodon Osiris Dames* bereits verloren gegangen ist. Von *Zeuglodon* führen keine Bindeglieder zu den jüngeren Zahnwalen. Wohl aber ist im Oligocän von Bünde eine kleine, ursprünglich von Münster als *Phoca ambigua* beschriebene Form bekannt, welche zu den *Squalodontidae* gehört. „Dieser kleine Zahnwal“ — sagt O. Abel — kenn ebensowenig wie der von G. Dal Piaz beschriebene *Neosqualodon Assenzae Fors. Maj.* als ein Nachkomme von *Zeuglodon* angesehen werden, sondern ist auf sehr kleine Archäoceten zurückzu-

¹⁾ E. Fraas: Neue Zeuglodonten aus dem unteren Mitteleocän vom Mokattam bei Kairo. Geologische und paläontologische Abhandlung von Dames und Kayser, Bd. X., Jahrg. 1904.

führen. Eine Type, die aller Wahrscheinlichkeit nach als der Ausgangspunkt für die Squalodontiden betrachtet werden muß, ist *Microzeuglodon causicus* *Lyd.*¹⁾ Ich kann hier den ausführlichen Erörterungen Abels über die Ausgestaltung des *Squalodon*-Gebisses nicht folgen, sondern bemerke nur, daß er den Nachweis führt, daß die zahlreichen zweiwurzeligen Backenzähne mit Ausnahme der 3 (beziehungsweise 2) letzten als Prämolare zu betrachten sind und die vorderen einwurzeligen Backenzähne nicht durch Spaltung von zweiwurzeligen Zähnen hervorgingen, sondern durch Verschmelzung der beiden Wurzelenden zu einwurzeligen Zähnen wurden. Im Gegensatz zu der früher üblichen Schreibweise der Zahnformel für

Squalodon: $\frac{3}{3} J \frac{1}{1} C \frac{4-5}{4} P \frac{7}{6-7} M$ stellt Abel auf Grund seiner

Untersuchungen die neue Formel auf: $\frac{3}{3} J \frac{1}{1} C \frac{8-9}{9} P \frac{3}{2} M$.

Er legt ferner dar, daß sich im Miocän die weitere Umformung des Squalodontengebisses in ausgezeichneter Weise verfolgen läßt: „Die reichen Schätze fossiler Cetaceen aus dem Bolderien von Antwerpen enthalten fast alle Zwischenglieder, welche von den Squalodontiden zu den jüngeren Zahnwalen führen und wir können nunmehr mit Sicherheit feststellen, daß aus den Squalodontiden unmittelbar die Physeteriden hervorgegangen sind.“ — „Die Entwicklung der Physeteriden aus den Squalodontiden beginnt im mittleren Miocän und ist im oberen Miocän bereits abgeschlossen.“ Abel zeigt ferner, daß aus dem Squalodontidengebiß durch eine von der Entwicklung des Physeteridengebisses ganz abweichende Umformung das Gebiß der Ziphiiden hervorgeht; auch diese Entwicklung beginnt wahrscheinlich im mittleren Miocän und ist im oberen Miocän im wesentlichen abgeschlossen. Als eine dritte, auf die Squalodontiden zurückzuführende Reihe der Zahnwale bezeichnet Abel die Familie der *Eurhinodelphidae*, als eine vierte jene der *Acrodelphidae*. Unsicher bleibt nach Abel vorläufig die

¹⁾ O. Abel: Die phylogenetische Entwicklung des Cetaceengebisses und die systematische Stellung der Physeteriden. Verhandlungen der Deutschen geologischen Gesellschaft 1905.

Stammesgeschichte von *Platanista* und die Stellung der *Saurodelphidae*. „Ganz abseits aber“ — sagt Abel — „stehen die *Delphinidae*. Sie können weder von den Squalodontiden, noch von den Archäoceten, noch von den übrigen bis jetzt besprochenen Gruppen der Odontoceten abgeleitet werden. Im Miocän der Halbinsel Taman im Schwarzen Meere hat N. Andrussov den Schädel eines sehr kleinen Zahnwales entdeckt, welcher sich so eng an die lebende Gattung *Phocaena* anschließt, daß er ohne Frage als die Stammtype dieser Gattung anzusehen ist. Die Unterschiede zwischen *Palaeophocaena Andrussovi*¹⁾ und *Phocaena* sind außerordentlich gering, im Bau der Prämaxillaren ist *Palaeophocaena* primitiver. Die Type ist außerordentlich klein, das ganze Tier dürfte kaum einen Meter lang gewesen sein. Das ist die älteste Form, bis zu welcher wir den Stamm der Delphiniden bis jetzt verfolgen können.“ Verschiedene Anzeichen sprechen nach Abel dafür, daß diese Gruppe von sehr kleinen Landsäugetieren, und zwar höchstwahrscheinlich von Creodontiern abstammt.

Wir haben gesehen, daß Abel, der wohl als der beste Kenner der fossilen Cetaceen bezeichnet werden darf, gezeigt hat, daß die Oelontoceti, die früher als geschlossenes Phylum den *Mystacocoeti* gegenübergestellt wurden, einen polyphyletischen Stamm darstellen. Über die Bartenwale läßt sich derzeit wohl nur soviel sagen, daß sie einmal das Stadium eines polyodonten Zahnwales durchlaufen haben. Das von Abel entworfene Bild der polyphyletischen Entwicklung der Wale unterscheidet sich aber ganz wesentlich von den durch Steinmann entwickelten Ansichten und läßt sich mit diesen durchaus nicht vereinen.

Wir müssen daher nach wie vor an der Ansicht festhalten, daß die *Ichthyosauria*, *Plesiosauria* und *Pythonomorpha* ebenso ohne Nachkommen erloschen sind, wie die *Dinosauria*, *Pterosauria* und andere mesozoische „*Mammoreptilia*“ Steinmanns.

¹⁾ O. Abel: Eine Stammtype der Delphiniden aus dem Miocän der Halbinsel Taman. Jahrbuch der k. k. geologischen Reichsassistenten Wien, 55. Bd., 1905, S. 375.

VI.

Der Mensch als Vernichter der Tier- und Pflanzenwelt.

Direkte und indirekte Zerstörung. — Einfluß der Kultur auf die Vegetation. — Gewollte und unbeabsichtigte Einbürgerung von Pflanzen, welche die einheimischen verdrängen. — Ausrottung von Pflanzen durch geänderte Vegetationsbedingungen (Entwaldung, Trockenlegung von Sümpfen und Mooren). — Teilweise Erhaltung früher vorhandener Pflanzen durch Anpassung, wie durch den von Wettstein nachgewiesenen Saison-(Art-)Dimorphismus. — Indirekte Zerstörungen in der Tierwelt. — Verdrängung durch eingeschleppte Fremdlinge. — Schädliche Einflüsse der Industrie. — Direkte Ausrottung von Tieren in der Gegenwart. — Untersuchungen von K. E. v. Baer über den Untergang der *Rhytina Stelleri* und von Japetus Steenstrup über jenen der *Alca impennis*. — Ausführungen G. Steinmanns und M. Neumayrs über die ausrottende Tätigkeit des Menschen. — Die Vertilgung jagdbarer diluvialer Tiere durch die auf Fleischnahrung angewiesene prähistorische Bevölkerung. — Die auf Rutots Eolithe gestützte Behauptung Steinmanns, daß diese Tätigkeit schon zur mittleren Tertiärzeit begonnen hätte.

Die Rolle des Menschen als Vernichter der Tier- und Pflanzenwelt ist schon oft erörtert worden, meist aber einseitig, entweder in dem Sinne arger Übertreibung oder in dem gegenteiligen Bemühen, diesen verderblichen Einfluß der Menschen geringfügiger darzustellen, als er in der Tat ist. Gegenüber der letzteren Auffassung soll vor allem betont werden, daß die zerstörende Einwirkung des Menschen auf die Tier- und Pflanzenwelt eine doppelte, eine direkte und indirekte ist. Die erstere wird gewöhnlich allein oder doch vorwiegend berücksichtigt, da sie entschieden die auffälligere ist. Wenn Tiere von beschränktem Verbreitungsgebiet, wie *Rhytina Stelleri* oder *Dodo ineptus*, sofort nach ihrer Entdeckung der Vernichtung anheimfallen, wenn Säugetiere um ihres Pelzes, Vögel um ihres Federkleides willen einer schonungslosen Verfolgung unterliegen, die schließlich mit ihrer Ausrottung enden muß, wird das Schuldkonto der Menschen freilich ohne weiteres mit einer entsprechenden Post belastet werden können. Ungleich ausgedehntere Eingriffe in den Bestand der Lebewesen aber fallen viel weniger auf, weil sie indirekt erfolgen. Die Vernichtung ausgedehnter Waldbestände und die dadurch herbeigeführte Änderung der phyto- und zoogeographischen Verhältnisse, wie sie alte Kulturländer in erschreckendem Umfang erkennen lassen, wird gewöhnlich bloß der Axt des Holzhauers zugeschrieben. Man macht den salomonischen Tempelbau für die Entwaldung des Libanon, die seefahrenden Venezianer für jene Dalmatiens und Istriens verantwortlich und vergißt dabei, daß der Wald, sich selbst überlassen, wohl wieder nachgewachsen wäre und die eigentliche Ursache seiner auf große Erstreckung bis zur völligen Vernichtung gehenden

Zerstörung in einer rücksichts- und schrankenlosen Weidewirtschaft zu suchen ist. Dort, wo man, wie in den Karstländern, entwaldete Gebiete wieder aufzuforsten unternahm, mußte man freilich erkennen, daß die neuen Kulturen vor allem vor dem Weidevieh sogleich geschützt werden mußten, sonst wäre alle Mühe vergeblich gewesen.

Unbeabsichtigt hat der Mensch oft durch Verbreitung und Einbürgerung verderblicher Schädlinge oder überlegener Konkurrenten die Vernichtung einheimischer Formen des Tier- oder Pflanzenreiches herbeigeführt. Bekannt ist, daß der österreichische Weinbau etwelche Jahre früher, als dies im Laufe der natürlichen Verbreitungsvorgänge eingetreten wäre, von den Verheerungen der *Phylloxera vastatrix* heimgesucht wurde, weil man sich zum Zwecke des Studiums des gefürchteten Schädlings denselben eigens kommen ließ und im Versuchsweingarten zu Klosterneuburg einbürgerte. Die Reblaus achtete aber die offiziellen Grenzen des Versuchsweingartens nicht und als die geflügelte Generation erschien, verbreitete sie sich rasch nach auswärts und begann allenthalben ihr Zerstörungswerk. Aus botanischen Gärten sind oft fremdländische Pflanzen entkommen, haben in der neuen Umgebung zusagende Bedingungen gefunden und sind durch rasche Vermehrung den einheimischen Pflanzen gefährlich geworden. So hat sich in Graz aus dem botanischen Garten ein sibirisches Springkraut (*Impatiens parviflora*) dank dem Ausstreuen der Samen aus seiner elastisch aufspringenden Kapsel in alle Gärten der Stadt, in die Anlagen des Schloßberges und des Hilmwaldes und auch schon in die nähere Umgebung mit geradezu unheimlicher Schnelligkeit verbreitet, die früher unter den Bäumen wachsenden mannigfachen einheimischen Schattenpflanzen verdrängend und an ihre Stelle die einförmige Vegetation eines lästigen Unkrautes setzend, das in bezug auf Habitus und Blüte weit hinter dem einheimischen *Impatiens noli me tangere* zurücksteht.

Als ich unter der Führung Sokolows die jungtertiären Ablagerungen am Unterlauf des Dnjepr kennen zu lernen Gelegenheit hatte, fielen mir unter der damals (Ende des Sommers

1897) bereits vertrockneten Steppenvegetation in Menge vorhandene stachelbewehrte Pflanzen unangenehm auf, deren Samen, mit kleinen Häkchen ausgestattet, sich an die Kleider hingen und kaum los zu bekommen waren. Ich war erstaunt, als ich hörte, daß diese Pflanzen der ursprünglichen russischen Steppenflora vollkommen fremde Exoten seien, die durch den Getreidehandel mit rücktransportierten leeren Säcken eingeschleppt, nun auf Kosten der einheimischen Flora sich außerordentlich rasch vermehrten. Wir brauchen aber nicht so weit zu gehen, um einen Fremdling die einheimischen Pflanzen hart bedrängen zu sehen. In den Kukuruz- und Erdäpfeläckern der Umgebung von Graz und weithin in Steiermark macht sich durch üppiges Gedeihen ein aus Peru stammendes Unkraut: *Galinsoga parviflora*, bemerkbar, daß die sonst auf den Äckern heimischen Unkräuter fast gänzlich verdrängt hat.

In einem Vortrag über den Einfluß des Ackerbaues und der Wiesenkultur¹⁾ auf die Vegetation hat Karl Fritsch erörtert, daß der Mensch einerseits die schon von Anfang an bestehenden Formationen des Waldes und der Wiese durch die Bodenkultur wesentlich verändert, anderseits aber eine Menge von Formationen ganz neu geschaffen hat, nämlich diejenigen, die aus Kulturgewächsen bestehen: die Äcker, die Weinpflanzungen, die Obstgärten, Ziergärten und Gemüsegärten u. s. w. „Wenn wir“ — sagt Fritsch — „in unserer Heimat wirklich ursprüngliche Formationen sehen wollen, so müssen wir entweder auf die Alpen steigen, wo uns, namentlich in den höheren Regionen, ursprüngliche Alpenmatten, Geröllhalden, Felswände und Schluchten begegnen, deren Vegetation durch den Menschen wenig oder gar nicht verändert wurde, oder wir müssen solche Stellen aufsuchen, die wegen der Unfruchtbarkeit des Bodens oder dessen Nichteignung zum Anbau von Kulturpflanzen unverändert geblieben sind, wie Sümpfe, Moore und Heiden.“ Fritsch unterscheidet drei Arten von Veränderungen in der Vegetation, welche durch Ackerbau und Wiesenkultur herbeigeführt werden: 1. Es können durch

¹⁾ Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark, Jahrg. 1902, S. 391 bis 402.

die Bodenkultur neue Pflanzenarten eingeführt werden, welche früher in der betreffenden Gegend nicht vorhanden waren. Er meint dabei nicht allein die Kulturpflanzen selbst, sondern auch die mit eingeführten Unkräuter. 2. Es können Pflanzenarten, welche schon vorher vorhanden waren, durch die Kultur zurückgedrängt werden, so daß dieselben selten werden oder auch ganz verschwinden. 3. Es können bereits früher vorhanden gewesene Pflanzenarten durch die Kultur des Bodens in ihrem Wachstum, in ihrer Fortpflanzung und Verbreitung wesentlich beeinflußt werden. Fritsch erörtert dann Beispiele aller drei Arten von Veränderungen, er betont, daß zu den unabsichtlich vom Menschen eingeführten Pflanzen vor allem die Ackerunkräuter gehören, soweit sie nicht ursprünglich bei uns einheimisch sind. Viele in unseren Getreidefeldern vorkommenden Pflanzen, wie die Kornblume (*Centaurea Cyanus*), der Klatschmohn (*Papaver Rhoeas*), der Feldrittersporn (*Delphinium consolida*), die Kornrade (*Agrostemma Githago*) u. a. m., gehören nicht der ursprünglichen Flora Mitteleuropas an, sondern sind erst durch den Ackerbau hieher gebracht worden. In den meisten Fällen ist die Heimat unserer Ackerunkräuter im Orient, im südwestlichen Asien zu suchen, wo auch der Getreidebau früher betrieben wurde, als in Mitteleuropa. In Beziehung auf die zweite Gruppe von Veränderungen erörtert Fritsch, daß ein großer Teil des jetzigen Kulturlandes früher bewaldet war. Der Wald wurde ausgeschlagen und die denselben bildenden Bäume und Sträucher vernichtet, beziehungsweise auf jene Stellen zurückgedrängt, wo der Mensch den Wald bestehen ließ. Die krautigen Waldbewohner wurden ebenfalls vollkommen vernichtet, wo der Wald in Ackerland verwandelt wurde, während bei der Umwandlung von Wäldern in Kulturwiesen keine unbedingte Vernichtung der krautigen Waldbewohner stattfand, sondern sich dieselben erhalten konnten, wenn sie im stande waren, sich den geänderten Verhältnissen anzupassen. So wie die Waldpflanzen verdrängt wurden, wo der Mensch Ackerbau zu treiben begann, erging es auch den Sumpf- und Moorpflanzen dort, wo künstliche Austrocknung oder Torfstich die Vegetationsbedin-

gungen zu ihren Ungunsten veränderten. Fritsch bemerkt, daß in den Torfmooren Salzburgs eine ziemlich Anzahl von Pflanzen, welche ehemals dort sicher zu finden waren, heute schon sehr selten geworden ist (*Saxifraga Hirculus*, *Pedicularis Sceptrum Carolinum*, *Carex Heleonastes*, *Carex Buxbaumi*, *Carex chordorhiza*, *Rhynchospora fusca* u. a. m.), ja vielleicht sei ein Teil derselben wirklich schon ganz ausgerottet. Hinsichtlich der dritten Gruppe von Veränderungen erörtert Fritsch vor allem, daß die Pflanzen der Kulturwiesen im Gegensatz zu den monokarpischen Ackerunkräutern zum größten Teil mehrjährige Gewächse sind, welche dauernde unterirdische Organe besitzen und im stande sind, sich ohne Samenbildung nicht nur dauernd zu erhalten, sondern auch erheblich zu vermehren. Trotzdem kommen die meisten Wiesenpflanzen zur Blüte, und zwar in der Regel vor der ersten Heumahd. Einige sehr häufige Wiesenpflanzen, wie Bärenklau (*Heracleum Sphondyllum*) und Pastinak (*Pastinaca Sativa*), aber blühen erst nach derselben. Außer den ausdauernden Pflanzen kommen auf Wiesen aber auch einige einjährige Arten, namentlich aus der Familie der Scrophularineen, in erster Linie Arten der Gattungen *Euphrasia* (Augentrost) und *Alectorolophus* (Klappertopf) vor. Diese Pflanzen besitzen außer der Samenbildung keine Art der Vermehrung, sie müssen daher entweder vor der ersten Heumahd ihre Samen reifen oder erst nach derselben blühen. Beides kommt auch tatsächlich vor, und zwar merkwürdigerweise in der Regel derart, daß von zwei untereinander sehr nahe verwandten Arten die eine vor, die andere nach der Heumahd blüht und fruchtet. Diese Erscheinung wurde von Wettstein genau untersucht und unter dem Namen Saison-Dimorphismus beschrieben.¹⁾ Wir haben es hier mit einer höchst interessanten Anpassungserscheinung zu tun, die nach Wettstein in der Weise zu stande kam, daß zuerst nur der Typus der spätblühenden Form existierte, aus dieser aber zunächst durch direkte An-

¹⁾ Wettstein: Deszendenz-theoretische Untersuchungen. 1. Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche. Denkschrift der Wiener Akademie, Bd. 70, 1900, S. 305 bis 346. (Zitiert nach Fritsch.)

passung an gewisse standörtliche Verhältnisse die frühblühende Form entstand, welche dann durch Zuchtwahl fixiert wurde. Die Einwirkung der Zuchtwahl ist so zu verstehen, daß intermediäre Formen, die später als die frühblühende Form zur Blüte kamen (aber früher als die Herbstform) sich nicht fortpflanzen konnten, da sie gerade während der Blüte durch den Wiesenschnitt vernichtet wurden. Hiedurch kam es zur scharfen Ausprägung und Trennung zweier Formen mit verschiedener Blütezeit, die aber phylogenetisch gemeinsamen Ursprung haben. Wir sehen also, daß sich auf den Kulturwiesen Pflanzen erhalten konnten, wenn sie die Fähigkeit besaßen, sich den neuen Vegetationsbedingungen anzupassen, während bei der Umwandlung von Wald in Ackerland die krautigen Waldbewohner vernichtet wurden, wenn sich auch einzelne derselben eine Zeitlang als Unkräuter in den Äckern erhalten können. Fritsch bemerkt, daß wir diesen Vorgang noch heute direkt beobachten können: „So wurde beispielsweise der sogenannte Schachenwald im Grazer Felde erst in jüngster Zeit zum großen Teil ausgeschlagen und in Kulturland verwandelt, die aus ihm hervorgegangenen Felder beherbergen aber noch immer einzelne Waldpflanzen, die allerdings bald gänzlich verschwinden werden. Ich beobachtete dort zwischen Getreide ein waldbewohnendes Veilchen (*Viola Riviniana*), welches sich jedenfalls nicht lange dort erhalten, sondern bald dem Umackern des Bodens zum Opfer fallen wird.“ In ganz analoger Weise beobachtete ich auf zu Äckern umgestaltetem Waldboden bei Marz (Marczfalva) im Ödenburger Komitat das häufige Vorkommen des Adlerfarns (*Pteris aquilina*), dessen Wedel noch einige Jahre zwischen den Kartoffeln hervorkamen und wurde an diesen zähen Widerstand der ausdauernden, tiefwurzelnden Pflanzen erinnert, als ich 1905 in Spanien vielfach Gelegenheit hatte, die Zwergpalme (*Chamaerops humilis*) als kümmerliches Unkraut auf den Feldern zu sehen.

Die Ausführungen Fritsch' über den Einfluß des Ackerbaues und der Wiesenkultur auf die Vegetation lassen klar erkennen, wie groß die vernichtende Tätigkeit der Menschen auch auf einem Gebiete ist, auf welchem sie zunächst nicht

so sehr auffällt, und sie zeigen auch, daß es gerade die indirekte, nicht gewollte Einwirkung ist, welche weitgehende Umwandlungen hervorruft. Die früher vorhandenen Pflanzen werden durch die Ausdehnung des Kulturlandes nicht bloß räumlich beschränkt und der Vernichtung entgegengeführt durch die vom Menschen eingebürgerten Kulturpflanzen, sie werden auch vielfach verdrängt durch die unbeabsichtigte Einschleppung fremdländischer Pflanzen, sie werden zur Anpassung an neue Vegetationsbedingungen gezwungen oder müssen aussterben, im Falle sie sich, wie z. B. die hochspezialisierten Sumpfpflanzen, nicht an die neuen Verhältnisse adaptieren können. Allerdings wird es sich in den meisten Fällen nur um eine weitgehende räumliche Beschränkung, um eine lokale Vertilgung handeln; es ist aber klar, daß dadurch auch eine gänzliche Ausrottung herbeigeführt werden kann, wenn es sich um Pflanzen von beschränkter Verbreitung und um vollständige Änderung der ursprünglichen Verhältnisse handelt. In unseren Alpen sind manche Pflanzen auch durch andere Vorgänge, durch rücksichtsloses Ausgraben mit der Wurzel in ähnlicher Weise gefährdet, wie der dem Aussterben nahe Steinbock, und man muß daran denken, sie in Naturschutzanlagen zu erhalten. In diesem Falle sind es außer den Wurzelgräbern namentlich die Botaniker selbst, sowie andere Pflanzenliebhaber, die schon manchen Standort gänzlich devastiert haben.

Auch in bezug auf die vernichtende Einwirkung des Menschen auf die Tierwelt läßt sich eine direkte und indirekte Schädigung derselben unterscheiden.

Daniele Rosa führt ein schönes Beispiel für die mittelbare Ausrottung von Tieren durch menschliche Einwirkung (in diesem Falle durch Verbreitung von Typen, welchen die Einheimischen im Kampfe ums Dasein nicht gewachsen waren) an: „I lombrichi appartenenti alla famiglia dei lumbricidi propriamente detti, sono indigeni solo nelle regioni paleo- e neo-arctica, furono accidentalmente importati in altri paesi e si acclimarono perfettamente nelle regioni temperate dell'emisfero australe. Ora colà essi respinsero i lombrichi indigeni apparte-

nenti a tutt'altre famiglie, tantochè dalla Republica Argentina, dal Chile, dal Capo di Buona Speranza e dall' Australia è oramai sempre più difficile allo studioso ricevere forme indigene, a meno che siano state raccolte lontano dai centri abitati.“¹⁾

Von einer indirekten Zerstörung der Tierwelt können wir auch sprechen, wenn die physikalischen Verhältnisse durch menschliche Tätigkeit so geändert werden, daß eine Fortexistenz der Tiere zur Unmöglichkeit wird. In den Kulturländern sind in dieser Hinsicht zunächst die Wald- und Wasserbewohner gefährdet. Die ersteren finden noch leichter in jenen Waldgebieten eine Zuflucht, welche der Mensch aus irgend welchem Grunde — zum nicht geringen Teil gerade behufs der Erhaltung jagdbaren Wildes — schont. Den letzteren, die von Haus aus den schädlichen Einflüssen ungleich schwieriger zu entgehen vermögen, rückt erstlich die Schiffbarmachung der Flüsse, die Regulierung der Wasserläufe, der Einbau zahlreicher Vorrichtungen zur Gewinnung von Wasserkraft zu Leibe, dann erweist sich auch die Einleitung giftiger oder mit mechanisch tötenden Stoffen belasteter industrieller Abwässer in die offenen Gerinne als besonders schädlich. Es mag da beispielsweise an das massenhafte Sterben der Fische im Feistritzbach, das durch Abfälle der Papierindustrie herbeigeführt wurde, sowie an die Vergiftung der Fische in der Enns durch die Abwässer der Eisenerzer Hüttenwerke erinnert werden, um nur ein paar Fälle zu nennen, in welchen fischreiche Gewässer plötzlich entvölkert wurden, während die langsame, dauernde Verarmung der Fauna unserer Flüsse, die viel nachhaltiger wirkt, weniger auffällt.

Zumeist denkt man nur an die direkte brutale Ausrottung der Tiere durch den Menschen, die sich in einigen sicher beglaubigten Fällen in der Gegenwart, in viel zahlreicheren aber gewiß auch in vorhistorischer Zeit vollzogen hat.

K. E. v. Baer, der, wie noch zu erörtern sein wird, ein Aussterben aus inneren, physiologischen Gründen bezweifelt, hat die sicher beglaubigte Ausrottung mehrerer Tiere durch

¹ D. Rosa: *La riduzione progressiva della Variabilità*. Torino 1899, Seite 9.

den Menschen eingehend besprochen.¹⁾ Er hatte schon früher²⁾ die Vertilgungsgeschichte von *Rhytina Stelleri* geschildert und sah sich veranlaßt, neuerdings auf dieselbe zurückzukommen, da R. Owen, abgesehen von anderen irrigen Angaben, über das Vorkommen und die ersten Beschreibungen der *Rhytina*, die Vertilgung dieser riesigen Seekuh durch den Menschen geradezu in Abrede stellte und physikalischen Veränderungen die Schuld des Unterganges zuschrieb. Owen sagt von der *Rhytina*: „It is now believed to be extinct, and this extinction appears not to have been due to any special quest and persecution by man. We may discern in this fact the operation of changes in physical geography, which have at length so affected the conditions of existence of the Sibirian manatee as to have caused its extinction.“³⁾ K. E. v. Baer erörtert ausführlich, daß lediglich die Verfolgung durch den Menschen kurze Zeit (27 Jahre) nach der Entdeckung die *Rhytina* vollständig vertilgt hatte. Er bemerkt allerdings, daß die Kurilen, Kamtschatka, die Aleuten und ein Teil der Nordwestküste von Amerika vulkanischen Ausbrüchen ausgesetzt seien und meint: „Man könnte daher leicht auf die Vermutung kommen, daß heftige Aktionen dieser Art den Seekühen an der Beringsinsel den Untergang gebracht hätten. Wäre zum Beispiel die genannte Insel plötzlich so gehoben, daß der ganze Saum von Tangen über die Oberfläche des Meeres gebracht wäre, so würde ein Teil der Tiere vernichtet sein und der Rest müßte anderswo Nahrung gesucht haben, bis hier ein neuer Saum dieser Art sich hätte bilden können.“ Allein diese Vermutung

¹⁾ K. E. v. Baer: Über das Aussterben der Tierarten in physiologischer und nichtphysiologischer Hinsicht überhaupt und den Untergang von Arten, die mit dem Menschen zusammen gelebt haben, insbesondere. *Mélanges biologiques tirés du Bulletin de l'Académie imp. des Sciences de St. Petersburg*, T. IV.

²⁾ K. E. v. Baer: Untersuchungen über die ehemalige Verbreitung und die gänzliche Vertilgung der von Steller beobachteten nordischen Seekuh (*Rhytina Ill.*) *Mémoires de l'Académie de St. Petersburg*, VI^e sér. T. V. p. 53—80.

³⁾ R. Owen: *Palaeontology or a systematic summary of extinct animals and their geological relations*, 1860, S. 400

sei ganz unbegründet, denn gerade die Gegend der Berings- und Kupferinseln gehöre zu den ruhigsten. „Überdies war die Beringsinsel vom Herbst 1743 bis 1768 fast ununterbrochen besucht, und wenn in Zwischenräumen, in denen die Insel ohne Bewohner war, große Veränderungen vorgegangen wären, so hätten doch die später Kommenden die Spuren der Verwüstung erkannt haben müssen.“

R. E. v. Baer hat weiters eine Übersetzung der Untersuchung von Prof. Japetus Steenstrup über *Alca impennis* L. aus dem Dänischen¹⁾ unter dem Titel „Ein Beitrag zur Naturgeschichte des Geirfugl, *Alca impennis* und besonders zur Kenntnis seines früheren Verbreitungskreises“ veröffentlicht. Er bemerkt dazu: „Die Vertilgung des großen Alks, den Linné *Alca impennis* genannt hat, ist ein merkwürdiges Seitenstück zu dem Untergang der nordischen Seekuh (*Rhytina*). Beide sind ohne allen Zweifel durch Menschen vertilgt worden, und da sie zur Nahrung schonungslos erlegt wurden, so kann man sagen, beide sind von den Menschen verzehrt. Bei der *Rhytina* ist die kurze Zeit des Vertilgungskrieges besonders auffallend und merkwürdig; ihr Vaterland war aber auch ungemein beschränkt, als die historischen Nachrichten über sie begannen. Die *Alca impennis* dagegen hat einen weiteren Verbreitungsbezirk gehabt; sie ist auf manchen Inseln von Neufundland ungemein häufig gewesen. Der Vertilgungskrieg hat daher auch länger angehalten und nur eine kleine Kolonie im hohen Norden an der äußersten Grenze des ursprünglichen Verbreitungsbezirkes hat sich längere Zeit erhalten.“ Gerade bezüglich der Kolonie bei der isländischen Geirfuglklippe scheint es aber nach den von Steenstrup gesammelten Nachrichten, daß das Verschwinden der *Alca impennis* nicht den Isländern allein zur Last zu legen ist, da die Brüteplätze des Vogels auch durch vulkanische Vorgänge verändert und beunruhigt wurden, also auch natürliche Ereignisse zum Verschwinden der *Alca impennis* beigetragen haben mögen.

¹⁾ Aus: Viedenskabelige Meddelelser for den naturhistorike Förening i Kjöbenhavn, for Aaret 1855 Kjöbenhavn 1856—1857. (Zit. nach K. E. v. Baer.

G. Steinmann erörtert in einem eigenen Abschnitt seines wiederholt angezogenen Buches unter dem Motto:

„Raum für alle hat die Erde,
Was verfolgst du meine Herde?“

die Tätigkeit des Menschen als Vernichter der Tierwelt.¹⁾ Er behauptet, daß die einzigen sicher beglaubigten Fälle vom Aussterben der Arten durch die Mitwirkung des Menschen zustande gekommen sind. Er zählt die Stellersche Seekuh, die Dronte, den Solitär, den Riesenalk als nachweisliche Beispiele für die Ausrottung von Tierarten durch den zivilisierten Menschen auf, während er von den Moas auf Neuseeland bemerkt, daß sie wahrscheinlich unter den Händen der unzivilisierten Ureinwohner zu Grunde gegangen seien. „Unter unseren Augen“ — sagt Steinmann — „vollzieht sich das Vernichtungswerk langsam, aber unabwendbar an zahlreichen Tieren, sogar an manchen Pflanzen. Seitdem man in den prähistorischen Stationen aus paläolithischer Zeit die oft nach vielen Tausenden zählenden Reste von Jagdtieren des Menschen, Pferd, Renntier u. s. w. kennen gelernt hat, zweifelt auch niemand mehr daran, daß der prähistorische Mensch auf der Kulturstufe des Jägers das Verschwinden der jagdbaren Diluvialtiere wesentlich mit befördert hat; die Meinungen gehen aber auseinander darüber, ob der Mensch der Vorzeit allein die Schuld an ihrem Verschwinden trägt.“

M. Neumayr hat in seiner „Erdgeschichte“ und, wie bereits an anderer Stelle (siehe S. 41) erörtert wurde, auch in seinem Buche „Die Stämme des Tierreiches“ diese Frage erörtert. Er sprach sich dahin aus, daß an dem Aussterben der Diluvialtiere neben klimatischen Ursachen auch die Tätigkeit des Menschen Schuld trage, „der in jahrtausendelang fortgesetztem Ringen manche dieser Kolosse und der furchtbaren Raubtiere ausrottete“. Zumal das Verschwinden der Diluvialtiere aus Europa glaubte Neumayr aus der vereinigten Wirkung der Klimaschwankungen und der Tätigkeit des vorge-

¹⁾ G. Steinmann: Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, S. 40 und f.

schichtlichen Menschen genügend erklären zu können; doch schien ihm diese Erklärung für andere Gebiete, insbesondere für Südamerika nicht ausreichend. „Wie sollte dies“ — sagt Neumayr — „der außerordentlich dünnen und auf niedriger Kulturstufe stehenden Urbevölkerung, z. B. des östlichen Südamerika, gelungen sein, während es der hochstehenden und überaus dichten Bevölkerung Indiens nicht möglich gewesen ist, die ihre Felder vernichtenden Elefanten und Nashörner zu vertilgen.“ Neumayr zweifelt infolgedessen auch an der Richtigkeit der Erklärung, die er für die europäischen Verhältnisse gefunden zu haben glaubte. Er meint, „daß einer allgemein verbreiteten Erscheinung auch eine allgemeine Ursache zu Grundeliegen müsse“, und da er eine solche nicht entdecken konnte, sprach er sich dahin aus, „daß uns das Aussterben der großen Diluvialtiere noch immer ein Rätsel ist“. ¹⁾

Steinmann bemerkt, daß auch andere hervorragende Paläontologen sich in ähnlichem Sinne geäußert haben und fügt bei, daß ihm alle sonst vorgebrachten Versuche, des Rätsels Lösung zu finden, mißlungen zu sein scheinen, sofern sie sich nicht mit der alten Lamarckschen Behauptung decken, daß der Mensch die alleinige Ursache dafür sei. Obwohl ich, wie aus den nachfolgenden Erörterungen hervorgehen wird, der Hauptsache nach mit Steinmann darin übereinstimme, daß die meisten großen Diluvialtiere von der Hand des Menschen ausgerottet wurden, möchte ich doch schon an dieser Stelle betonen, daß ich hierin nicht die alleinige Ursache ihres Aussterbens erkennen kann, da gewiß manche Formen (wie auch Steinmann an späterer Stelle ²⁾ zugibt) lediglich durch natürliche Ursachen zu Grunde gegangen sein mögen und daß ich Steinmann nicht beipflichten kann, wenn er auf Grund der angeblich nachgewiesenen Existenz feuersteinschlagender Menschen schon zur Oligocänzeit sich für berechtigt hält, das Verschwinden zahlreicher jagdbarer Tiere zur Mio- und Pliocänzeit auf das Konto des Menschen zu setzen.

¹⁾ M. Neumayr: Erdgeschichte, erste Auflage, 1887, II. Bd., S. 615.

²⁾ G. Steinmann, a. o. a. O., S. 44.

Hingegen muß ich Steinmann vollkommen beipflichten, wenn er den oben wiedergegebenen Ansichten Neumayrs gegenüber sich dahin ausspricht, daß sie auf einer vollkommenen Verkennung des Verhältnisses beruhen, das der Mensch auf verschiedenen Kulturstufen zu der Tierwelt einnimmt. „Ackerbauer und Viehzüchter“ — sagt Steinmann — besitzen an der wilden Tierwelt nur insoweit ein Interesse, als sie ihren Besitz stört, und ihre Tätigkeit beschränkt sich im allgemeinen darauf, die ihnen lästigen Tiere fernzuhalten oder sie gelegentlich zu verfolgen; für ihre Ernährung haben die Tiere kaum eine andere Bedeutung, als sie das Wild für unsere Küche besitzt. Schon zu einer systematischen Ausrottung der lästigen Tiere fehlt ihnen die Zeit und auch die dazu nötige Übung; an der zeitraubenden Vernichtung der ihnen nicht direkt schädlichen Tiere haben sie keinerlei Interesse. Ganz anders der Mensch auf der Kulturstufe des Jägers, wie wir ihn aus der paläolithischen Zeit Europas kennen, und wie er auf einer dieser wesentlich ähnlichen Kulturstufe im Laufe der Zeit alle Erdteile bevölkert und sie zum größten Teil auch durchzogen hat. Nur dort, wo der Mensch durch die Ergiebigkeit der Natur von vornherein auf vorwiegend pflanzliche Nahrung hingewiesen war, dürfte er das Kulturstadium des Jägers, der fast nur vom Ertrage der Jagd lebt, niemals durchgemacht haben, also in gewissen Teilen der tropischen oder subtropischen Gebiete, soweit diese reich sind an fruchttragenden Pflanzen. Überall sonst kann die primitive Kulturstufe nur im Jägerleben bestanden haben.“ Diesen treffenden Ausführungen möchte ich nur die Bemerkung beifügen, daß selbst in unseren heutigen Kulturstaaten die vollständige Ausrottung eminent schädlicher Tiere und Pflanzen großen Schwierigkeiten begegnet. Trotz hoher Prämien für die Vertilgung und Festsetzung empfindlicher Strafen für die Nichtausrottung führt der Kampf gegen Maikäfer und Giftschlangen, gegen Teufelszwirn und Wasserpest, und gegen das ganze übrige Heer großer und kleiner Schädlinge wohl zur zeitweisen oder örtlichen Verminderung, aber nie zur völligen Ausrottung. Steinmann führt treffend aus, daß sich selbst

der weidgerechte Jäger, der im Jagdsport langjährige Erfahrung besitzt, nur schwer eine Vorstellung davon machen könne, was die Jagd, zum Lebensunterhalt betrieben, für den Jäger und für das Wild bedeute. Man müsse dauernd aus Hunger gejagt und sich vom Ertrage der Jagd ausschließlich genährt haben, um die Vernichtung richtig einzuschätzen, welche diese Art Jagd unter den Tieren anrichtet. Man unterschätze ferner die Ergiebigkeit der einfachsten Jagdmethoden, insbesondere des Hetzens und Einkreisens unter weitgehender Benützung des dazu günstigen Terrains, wobei die unvollkommensten Waffen, Steine oder Stöcke genügen: „Wird eine Herde an einem durchschluchteten Berggehänge entlang gehetzt, so fällt stets ein gewisser Prozentsatz an jungen, an trächtigen oder gebrechlichen Tieren in den Schluchten nieder und der Jäger braucht sie nur zu erschlagen. Bei der Hetzjagd wird ein Dreieck zwischen zwei zusammentretenden Flüssen oder eine Halbinsel stets mit gutem Erfolge gewählt und an den Stellen, wo sich nach reichlichem Schneefall die Steppentiere um ein Gebüsch, oder bei eintretenden Überschwemmungen auf Inseln sammeln, findet der Jäger stets leichte Beute, auch ohne besondere Waffen zu besitzen. Die mit der Brunstzeit häufig verknüpfte Arglosigkeit des Wildes nützt der Naturjäger ebenso aus wie der zivilisierte, und daß die prähistorischen Menschen mit Vorliebe die leicht zu erbeutende Brut gejagt haben, bezeugen die zahlreichen Skelettreste von jungen Tieren, die sich in manchen paläolithischen Stationen befinden.“ Steinmann führt weiter aus, daß der Jäger oft viel mehr tötet, als er für seinen Lebensunterhalt braucht, daß die Vernichtung des Wildes aber noch mehr durch die stete Beunruhigung und die Nichteinhaltung einer Schonzeit gefördert wird. Die Verminderung des Wildstandes zwingt dann den Jäger, den Tieren bis in ihre letzten Schlupfwinkel nachzustellen und sie schließlich auszurotten. „Wer sich eine zutreffende und plastische Vorstellung von dieser Art Jagd, von der zähen Ausdauer und Geduld der Wilden machen will“ — sagt Steinmann — „lese die anziehenden Schilderungen, die Passarge von der Jagd der Buschmänner in der Kalahari geliefert hat.“

Und weiter bemerkt er: „Die Funde der *Grypotherium*-Höhle bei Ultima-Esperanza haben ein helles Streiflich auf den Menschen als Vernichter der letzten Reste einst üppig entwickelter Tierformen geworfen. Hier hat man den Patagonier gewissermaßen *in flagranti* ertappt, wie er den wohl letzten Exemplaren der Riesenfaultiere, der Pferde u. s. w., von denen die europäische Einwanderung nichts mehr sah, den Garaus machte. Das schwerfällige *Grypotherium* hat er sich als Wintervorrat eingefangen und es wohl auch gefüttert, zweifellos ohne Züchter zu sein, die Pferde und andere Tiere aber wohl nur gejagt. Und das alles hat sich kurz vor der Entdeckung Südamerikas, vielleicht sogar erst später abgespielt, denn wer die noch mit Fleischfetzen und Sehnen behafteten Knochen und die wohl erhaltenen Felle gesehen hat, die in den Museen von Argentinien und Chile sowie in Europa aufbewahrt werden, kann über das ganz jugendliche Alter dieser Reste ebensowenig im Zweifel bleiben, wie derjenige, der die Lage der Höhle zu den jüngsten Bildungen der Eiszeit in Südpatagonien berücksichtigt.“ Steinmann macht ferner darauf aufmerksam, daß nur eine ganz bestimmte Kategorie von Tieren während der Diluvialzeit ausgestorben ist, nämlich (von einzelnen Ausnahmen vielleicht abgesehen) keine Meerestiere, keine Wirbellosen, keine Fische und von höheren Landwirbeltieren fast ausschließlich größere, jagdbare Formen oder Raubtiere, die von diesen leben. Wir müssen ihm wohl beipflichten, wenn er meint, daß diese Tatsachen eine ganz unzweideutige Sprache reden, jede andere Erklärung ausschließen und uns die Bedeutung des Menschen für das vorliegende Problem klar begreifen lassen. Steinmann gibt zu, daß das wiederholte Vorrücken und Abschmelzen des Eises, der mehrfache Wechsel der Niederschlagsmengen und Vegetationsformen dabei mitgewirkt und den Vernichtungsvorgang beschleunigt haben mögen, es sei auch nicht ausgeschlossen, daß die eine oder die andere Art allein durch solche Vorgänge ausgemerzt worden sei, die allgemeine Ursache aber, die der allgemeinen Verarmung der größeren Tiere auf allen Festländern zu Grunde liegt, ist

nach seiner Ansicht der Mensch. Wenn in dem Menschen die Hauptursache für das Aussterben der größeren Diluvialtiere erblickt wird, finden auch andere, sehr auffällige Erscheinungen, wie Steinmann darlegt, ihre Erklärung: Wir begreifen, daß von den Diluvialtieren viele große und jagdbare Formen auch heute noch bestehen, Elefanten, Nashörner, Tapire, Nilpferd u. s. w., denn diese leben in tropischen, zumeist in walddreichen Gebieten, wo echte Jägervölker nicht recht Fuß fassen können. Die vorwiegend vom Ackerbau lebenden Bewohner haben aber keine Veranlassung, sie auszurotten. Das wird — wie Steinmann meint — erst unter der Fahne der europäischen Zivilisation gelingen. Hier darf wohl einschränkend bemerkt werden, daß gerade die europäische Oberherrschaft für viele Gebiete eine wenigstens teilweise Erhaltung des heute noch vorhandenen Wildstandes ermöglicht. So wie die englische Herrschaft in Ceylon für absehbare Zeiten wenigstens die Erhaltung der Elefantenherden sichert, sorgt sie auch für ausgedehnte Gebiete Südafrikas für die Erhaltung zahlreicher Formen, die sonst dasselbe Ende finden müßten, wie vor wenigen Dezennien noch das Quagga. In Nordamerika gewährt der Yellowstonepark den Überresten der einheimischen großen Säugetierformen Schutz und Schirm und auch in Europa fehlt es ja nicht an reservierten Gebieten, in welchen einzelne, einst weit verbreitete Formen noch ihre Existenz fristen. Es darf als wahrscheinlich bezeichnet werden, daß unsere vielgeschmähte Zivilisation solche Schutzgebiete noch in viel größerem Umfange schaffen wird, um wenigstens einen Teil von dem zu erhalten, was noch vor relativ kurzer Zeit an mannigfachen, größeren Säugetieren die weniger dicht bevölkerten Erdteile bewohnte. Das wird namentlich deshalb notwendig werden, weil die rücksichtslose Verfolgung der Tierwelt, die der prähistorische Jäger durch ungezählte Jahrtausende fortsetzen mußte, um seinen Lebensunterhalt zu finden, auch heute noch nicht ihr Ende gefunden hat, wenn auch der Mensch aus anderen Gründen in gleich unerbittlicher Weise den Tieren nachstellt. Ich meine dabei nicht in erster Linie die sinnlose Vertilgung möglichst vieler Tiere, um Jagdtro-

phäen zu sammeln, die doch für ihre Besitzer eigentlich ein trauriges Zeugnis schlecht beherrschten Vernichtungstriebes ablegen, sondern vor allem die Verfolgung um der Pelze und der Federn willen. Zu Gunsten von Modenarrheiten sind da vielfache Hekatomben geopfert worden, ohne zu fragen, ob die Natur im stande wäre, für die vertilgten Wesen wieder Ersatz zu schaffen. Man hat nicht ganz mit Unrecht die Durchbohrung der Ohr läppchen bei Frauen der Kulturvölker, um glänzende Steine tragen zu können, mit den bei den Botokuden üblichen Schmucksitten verglichen, mit noch größerem Recht aber und als ungleich schädlicher wäre die leidige Gewohnheit der Damen zu brandmarken, ihre unsinnig großen Hüte mit einer Unmenge von Federn zu belasten, für deren Lieferung Tausende und Abertausende von exotischen Vögeln ihr Leben lassen müssen. Es fehlt nicht an warnenden Stimmen, die gegen den frevelhaften Massenmord und die schrankenlose Vertilgung gerade der auffallendsten und schönsten Formen der Ornithis Protest erheben. Möge es ihnen bald gelingen, dem Verderben Einhalt zu tun, sonst werden unsere Enkel wahrscheinlich von Paradiesvögeln, Kolibris und anderen „Schmuckvögeln“ nicht viel mehr wissen, als wir heute vom Quagga und der Stellerschen Seekuh.

Doch kehren wir von dieser Abschweifung wieder zu der teilweisen Vernichtung der diluvialen Säugetierfauna durch den prähistorischen Menschen zurück. Im Gegensatz zu den tropischen, meist waldreichen Gebieten, wo, wie Steinmann meint, viele große jagdbare Formen noch heute erhalten blieben, weil sie von der ackerbautreibenden Bevölkerung nicht ausgerottet werden, sind dieselben in den gemäßigten und kalten Klimaten, wo viele Jahrtausende, wenn nicht Hunderttausende von Jahren der vorgeschichtliche Jäger allein herrschte, zum größten Teil verschwunden: „Manche Tiere sind durch die Kultur vor dem Aussterben bewahrt worden, wie das Pferd in Europa und Asien, wieder andere haben sich gehalten, weil sie vorwiegend Waldbewohner waren oder doch im Walde Zuflucht gefunden haben, wie viele Hirsche, während andere, wie der Riesenhirsch, nicht bestehen konnten,

weil sie nicht in den Wald gingen. Die schnellfüßigen Herdentiere dagegen, wie Renntier, Antilopen, Gazellen, Guanakos u. s. w. sind der Vernichtung zumeist entronnen, weil es einer ungleich viel längeren Zeit bedarf, sie auszurotten, als bei Tieren, die nicht in so ungeheurer Menge auftreten und die nicht dauernd eine große Geschwindigkeit entwickeln können. Die Pferde machen davon jedoch eine Ausnahme, wenigstens soweit Amerika in Frage kommt; sie sind aber auch sehr empfindlich gegen jede Beunruhigung und gedeihen, wie der Dschiggetai zeigt, nur dort, wo der Mensch überhaupt nicht hinkommt.“¹⁾ Diesen Ausführungen wird man wohl zweifellos beipflichten müssen, aber auch der weiteren, durch Steinmann gegebenen Erklärung einer sehr wichtigen Tatsache, die geeignet ist, Licht auf die allmähliche Verbreitung des Menschen auf der Erdoberfläche zu werfen. „Aus der Tätigkeit des Menschen allein verstehen wir auch die befremdliche Erscheinung des sehr ungleichen Verschwindens der Jagdtiere in verschiedenen Gegenden. Alle bekannten Tatsachen sprechen dafür, daß die Menschen in Eurasien viel früher aufgetreten sind, als in Amerika und Australien. Ist es nun richtig, daß mit der Ausbreitung des Menschen als Jäger sich die Verarmung der Tierwelt gesetzmäßig verknüpft, so dürfen wir erwarten, daß die jagdbare Tierwelt sich dort viel länger vollständig erhalten hat, wo der Mensch zuletzt, als dort, wo er früher hingekommen ist. So erklärt sich auf einfache Weise das Fortbestehen der großen, jagdbaren Tiere in Amerika, speziell in Südamerika, bis in die postglaciale und historische Zeit, und das gleiche dürfte für Australien, Neuseeland, Madagaskar zutreffen. Umgekehrt kann man dann auch an der Verarmung der jagdbaren Tierwelt den „Siegeszug“ des Menschen als Jäger über die Erde verfolgen.“ Ich möchte mir erlauben, die weitgehende Übereinstimmung dieser auf anderem Wege gewonnenen Ansicht mit Gedanken zu betonen, die ich 1890 in einem im naturwissenschaftlichen Verein für Steiermark gehaltenen Vortrag über die Herkunft des Men-

¹⁾ Steinmann, a. o. a. O., S. 45.

schengeschlechtes entwickelte ¹⁾ und die sich viel ausführlicher dargelegt und, von zahlreichen Beweisen gestützt, in einer 1909 veröffentlichten Abhandlung von L. Wilser ²⁾ wiederfinden.

Steinmann schließt seine Ausführungen über den Menschen als Vernichter der Tierwelt mit einer Betrachtung, in der er demselben allein die Rolle eines gänzlichen Zerstörers zuschreibt. Er sagt: „Die Vernichtung des Lebendigen, soweit es dem Menschen zum Unterhalt dient, ist eine seiner bezeichnendsten Eigenschaften. Mag es Tier oder Mensch selbst sein, Mag es ihm unmittelbar zur Nahrung dienen, oder nur zur Bekleidung oder dgl., mag es ihm indirekt durch sein Nichtvorhandensein nützen — das bleibt sich gleich. Er unterscheidet sich dadurch von aller übrigen Kreatur, daß er systematisch vernichtet und ausrottet. Diese Fähigkeit ist noch an keinem anderen lebenden Wesen bestimmt nachgewiesen worden. Wenn man dennoch den Tieren allgemein die Fähigkeit zugeschrieben hat, andere Wesen gänzlich zu vernichten, so hat man sich teils durch die wechselnde Prosperität leiten lassen, der Tiere und Pflanzen infolge der Änderung der Lebensbedingungen stets ausgesetzt sind, teils hat man die indirekte Mitwirkung des Menschen unberücksichtigt gelassen, die bei allen sicher beglaubigten Fällen von Ausrottung eines Lebewesens durch ein anderes mitspielt. Hätte man nicht um jeden Preis eine Erklärung für das Verschwinden der zahlreichen Tier- und Pflanzengestalten im Laufe der Zeit ausfindig machen wollen, so wäre man auch wohl nicht dazu gekommen, einen Vorgang für allgemein wirksam und natürlich zu erklären, der sich bei genauerem Zusehen als ausschließlich menschlich erweist. Immerhin bleibt es begreiflich, daß man bei durchaus ungenügender Naturerkenntnis einer Vorstellung einen maßgebenden Platz im Naturgeschehen angewiesen hat, die nur aus einer eminent

¹⁾ R. Hoernes: Die Herkunft des Menschengeschlechtes. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark, 1890, pag. CXV bis CXXXVIII.

²⁾ L. Wilser: Der nordische Schöpfungsherd, Zeitschrift für den Ausbau der Entwicklungslehre, III. Jahrg., 1909.

menschlichen Tätigkeit abstrahiert ist.“ Die letzten Sätze richten sich gegen die Annahme, daß auch die Tiere im Kampfe ums Dasein als Zerstörer und Vernichter in großem Maßstabe auftreten. Auch an anderen Stellen seines Buches hat Steinmann sich nachdrücklich dagegen ausgesprochen, daß der Kampf ums Dasein ein wesentlicher Faktor für das Aussterben der Formen sei. So bemerkt er, worauf ich an anderer Stelle noch ausführlich zurückzukommen haben werde, daß bei neueintretenden Landverbindungen (wie Ende der Pliocänzeit zwischen Nord- und Südamerika) eine friedliche Mischung der heterogenen Faunen stattfinde: „Keine Vernichtung im Kampfe ums Dasein, wie wir sie nach unseren Büchern erwarten sollten, verdirbt die eine oder die andere Fauna, sondern sie leben gemischt bis heute, und nur die Mehrzahl der großen jagdbaren Gestalten fällt im Laufe der jüngeren Diluvialzeit dem Menschen zum Opfer.“¹⁾ Es läßt sich leicht zeigen, daß vielfach im Laufe der geologischen Geschichte das Gegenteil von dem eingetreten ist, was Steinmann hier zu glauben vorstellt, und es wird in einem späteren Abschnitte meine Aufgabe sein, zu zeigen, daß neue Landverbindungen in der Regel mit der Ausrottung eines großen Teiles der autochthonen Fauna zusammenhängen. Für jetzt möchte ich mich nur darauf beschränken, gegen Steinmann hervorzuheben, daß er gewiß im Recht ist, wenn er das verhältnismäßig rasche Verschwinden einer großen Anzahl stattlicher Diluvialtiere auf die vernichtende Tätigkeit der Menschen zurückführt; daß aber das Aussterben ungleich zahlreicherer tertiärer Säugetiere durch jene Faktoren herbeigeführt worden sein muß, die er vergeblich in ihrer Wirksamkeit herabzusetzen sucht.

Da Steinmann sich selbst davon überzeugt hat, wie bereits erörtert wurde (siehe Seite 159), daß die oligocänen Eolithen Rütots durch natürliche Einwirkungen zu stande gekommen sind, kann er nicht daran festhalten, daß auch zur mittleren Tertiärzeit schon der Mensch dieselbe Rolle gespielt hat, wie zur Diluvialzeit. Ich erachte es daher als überflüssig, noch weiter dagegen zu polemisieren, daß er mit Lamarck

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 29.

auch für die Ausrottung älterer Formen den Menschen verantwortlich macht; ich glaube aber noch mit ein paar Worten darauf zurückkommen zu müssen, daß auch W. Branca noch in neuester Zeit an die Möglichkeit der Artefaktnatur der Eolithen aus dem belgischen Oligocän glaubt. In seiner Schrift über den Stand unserer Kenntnis vom fossilen Menschen erörtert Branca die Spuren der Tätigkeit eines tertiären Menschen und bespricht die Ansichten A. Rutots über die von ihm entdeckten tertiären Eolithe. Branca erwähnt, daß die Meinungen noch geteilt sind, und nennt Steinmann noch als einen derjenigen, welche durchaus Rutot zustimmen, was jetzt nicht mehr zutrifft, da sich Steinmann seither an Ort und Stelle von der natürlichen Entstehung der oligocänen belgischen Eolithe überzeugt hat. Gegen A. de Lapparent, der Rutots Eolithe lächerlich zu machen suchte, bemerkt Branca wohl mit Recht: „Wenn ein Mann wie A. Rutot seine ganze Arbeitskraft, sein ganzes wissenschaftliches Leben der Erforschung einer wissenschaftlichen Frage weihet, wenn er überdies, wie in diesem Falle, darauf hinweisen kann, daß im vorigen Jahrhundert Boucher de Perthes mehrere Jahrzehnte lang ganz ebenso hat kämpfen müssen, um endlich Anerkennung zu erringen für die Wahrheit, daß der Mensch diluvialen Alters sei, die heute jedermann als unumstößlich sicher kennt — dann hat solch ein Mann wohl das volle Recht, ernst genommen, nicht aber mit Spott behandelt zu werden.“¹⁾ Branca meint, daß er selbst jetzt der Frage der Eolithe, die ihn anfänglich darum gefangen genommen hatte, weil die tertiären Vorfahren des Menschen so sehr eine Forderung des gesunden Menschenverstandes sind, noch abwartend gegenüberstehe. Er glaubt es aber Rutot schuldig zu sein, die Gründe wiederzugeben, die dieser gegen die Behauptung geltend gemacht hat, daß die Natur ganz ebensolche Eolithe („Pseudoeolithe“) zu erzeugen im stande ist, wie jene, die er als von menschlichen Vorfahren gebrauchte, echte Eolithe erkläre. Und nach Anführung derselben sagt Branca: „Man

¹⁾ W. Branca: Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen. Leipzig 1910, S. 70.

sieht, daß Rutot nicht ungewichtige Gründe hat, welche ihn auf seiner Meinung verharren lassen.“ Ich meine aber, daß gerade dann, wenn man Rutots Untersuchungen ernst nimmt, man auch die Einwendungen der Gegner Rutots, der „Eolithophoben“, wie er sie nennt, einer genaueren Würdigung wert erachten sollte. Mir scheinen diese Einwendungen, zumal jene der französischen Prähistoriker, noch keineswegs widerlegt und nun gesellt sich zu ihnen bezüglich der oligocänen Eolithen des „Fagnien“ auch Steinmann, dessen Stimme um so schwerer ins Gewicht fällt, als er früher ein rückhaltloser Anhänger der Rutotschen Ansichten war und, wie wir gesehen haben, sich nicht gescheut hat, aus denselben die weitgehendsten Konsequenzen abzuleiten. Ich möchte es als nicht sehr unwahrscheinlich bezeichnen, daß auch die Eolithe des Cantalien einer ebenso sorgfältigen Untersuchung von Seite eines Geologen, wie sie Steinmann auf dem Plateau von *Hortes Fagnes* durchführte, gleichfalls nicht stand halten werden. Jedenfalls aber glaube ich nicht, daß das Aussterben von *Mastodon longirostris*, *Dinotherium giganteum* und anderen Zeitgenossen an der Grenze von Miocän und Pliocän der ausrottenden Tätigkeit des Menschen zugeschrieben werden darf, von den mannigfachen ausgestorbenen Formen älterer Säugetierformen gar nicht zu reden.

Man mag also mit Steinmann die Rolle des Menschen als eines Vernichters der Tierwelt recht hoch anschlagen, man wird aber immer zugeben müssen, daß sie sich nur auf die letzten Entwicklungsphasen der Erdgeschichte beschränkte.

VII.

Geologische und klimatische Veränderungen als (äußere) Ursachen des Aussterbens.

Unterschied zwischen plötzlichen, lokalen und langsamen, weit verbreiteten Veränderungen. — Unterschätzung der Wirksamkeit geologischer Veränderungen infolge allzu schroffer Zurückweisung der Ansichten Cuviers. — Auch plötzliche, wenn schon meist lokale Veränderungen können das Aussterben von Formen mit beschränkter Verbreitung herbeiführen. — Langsame, meist über größere Areale sich erstreckende Veränderungen haben ausgedehntere Wirkungen auf die Umbildung, beziehungsweise das Erlöschen von Lebewesen. — Transgressionen und Regressionen des Meeres üben entgegengesetzte Einflüsse auf die Bevölkerung des Meeres und des Landes aus. — Steigerung des Kampfes ums Dasein und dadurch bedingte Umprägung beziehungsweise Vernichtung von Formen bei neu hergestellten Verbindungen. — Folgen weitgehender Isolierung von Meeresteilen. — Ausfüßung oder Austrocknen. — Wirkung klimatischer Veränderungen, erläutert an den angeblich geringen Wirkungen der letzten Kälteperiode. — Ungünstige klimatische Verhältnisse veranlassen viele Formen zur Auswanderung, andere passen sich den geänderten Verhältnissen an und diejenigen, welche weder auszuwandern noch sich anzupassen vermögen, sterben aus. — Moderner Charakter der heutigen Tiefseefischfauna. — Aussterben der tertiären Tiefseefischfauna infolge der letzten Kälteperiode.

Man ist gewohnt, die Wirkung geologischer Vorgänge für die Vernichtung von Lebewesen sehr gering anzuschlagen, ja vielleicht allzusehr zu unterschätzen. Ursache davon ist wohl, wie schon eingangs erörtert, die Zurückweisung der Katastrophenlehre und die Erkenntnis von der Kontinuität des Lebens auf der Erde. Man ist aber dabei vielleicht allzu weit gegangen und hat übersehen, daß geologische Vorgänge denn doch zuweilen Veränderungen auf der Erdoberfläche hervorbrachten, die zahlreiche Lebewesen vernichteten. Ich möchte gleich von vornherein bemerken, daß plötzliche gewaltsame Vorgänge in der Tat nur lokale Veränderungen herbeiführen konnten, die nur Formen von beschränktem Verbreitungsgebiet verderblich werden konnten, daß hingegen wahrscheinlich langsam, aber in großer Ausdehnung sich vollziehende Veränderungen: Transgressionen und Regressionen, Isolierungen und Verbindungen, klimatische Wechsel ungleich größere Wirkungen herbeiführen mußten. Der von allen Paläontologen betonte ungleichmäßige Gang der Entwicklung, die ersichtlich oft sprunghafte „explosive“ Entfaltung neuer Formen, die zu meist ganze Faunen und Floren wie mit einem Schlage ändert, während alte Floren- und Formenelemente plötzlich erlöschen, lassen von Haus aus die weittragende Bedeutung mancher geologischer Vorgänge für die Entwicklung wie für das Aussterben vermuten. In einer allzu schroffen Zurückweisung der Cuvierschen Ansichten, die ja, wie Depéret gezeigt hat, die Katastrophenlehre noch keineswegs in jener übertriebenen Form enthielten, die ihr später durch d'Orbigny und L. Agassiz aufgeprägt wurde, hat man auch die tatsächliche Einflußnahme der geologischen Vorgänge auf das lebendige, einem

steten Wechsel unterworfenen Kleid unseres Planeten allzusehr unterschätzt. Ich habe schon in der Einleitung ausgeführt, daß die Autoren, die sich mit dem Problem beschäftigten, immer gewaltsame Vorgänge, Vulkanausbrüche und dergleichen, an erster Stelle ins Auge faßten, sobald sie sich mit der Erörterung geologischer Vorgänge als der Ursache des Aussterbens von Arten und Gattungen beschäftigten. Steinmann, der ja die Persistenz der Rassen vertritt, und demgemäß auch den geologischen Veränderungen nur eine sehr geringe Wirkung in bezug auf das Aussterben der Formen zugeben will, hat meines Erachtens doch ein wesentliches Verdienst in der Erörterung des uns hier beschäftigenden Problems, als er eine Trennung jener Vorgänge in plötzliche, wie vulkanische Ausbrüche, ausgedehnte Überschwemmungen und ungewöhnlich starke Springfluten, und langsame geologische und klimatische Veränderungen vornimmt und die Wirkung beider gesondert erörtert. Von den Vorgängen der ersten Gruppe sagt er, daß sie zwar das Leben in dem Bereich ihrer Tätigkeit verderblich beeinflussen können, daß sich aber ihre Wirkung doch im allgemeinen auf die Vertilgung einer geringeren oder größeren Zahl von Einzelwesen beschränkt, ohne daß der Bestand der Arten dadurch gefährdet würde. Er gibt aber zu, daß das in Ausnahmefällen wohl eintreten mag: „Wenn eine vulkanische Insel wie Krakatau im Jahre 1883 durch eine Explosion in die Luft gesprengt und alles Leben auf ihr zerstört wird, so kann dabei natürlich auch gelegentlich eine Tier- oder Pflanzenart, vielleicht auch gerade der einzige Vertreter einer besonderen Pflanzen- oder Tiergruppe zu Grunde gehen, nicht nur insoweit Bewohner der Insel selbst in Frage kommen, sondern unter Umständen auch von Meeresbewohnern, die in der Nähe der Insel leben und die dabei mit Asche und Schlacke zugedeckt werden. Eine Sturmflut, die alles Lebende von einer flachen Koralleninsel im Ozean abkehrt, vermag eine ähnlich verderbliche Wirkung zu erzielen. Doch ist die Wahrscheinlichkeit gering, daß durch solche Vorgänge der Formenschatz der Natur merklich verringert wird. Denn kleinere Vulkaninseln besitzen gewöhnlich

fast die gleiche Tier- und Pflanzenwelt, wie größere Inseln in ihrer Nähe oder wie das benachbarte Festland, und lokale Rassen kommen für die Frage nicht in Betracht, die uns hier beschäftigt.¹⁾ Im allgemeinen möchte ich mich mit diesen von Steinmann entwickelten Ansichten für einverstanden erklären, aber doch bemerken, daß auch die Vernichtung vikarierender Formen, wie sie z. B. die Fauna der einzelnen Inseln der Galapagos darbietet, einen wesentlichen Verlust für die Mannigfaltigkeit des organischen Lebens bedeuten würde. Der Ausbruch des Krakatau, der im August 1883 das organische Leben nicht nur auf dieser Insel selbst, sondern auch auf anderen, zum Teil ziemlich weit entfernten Inseln der Sundastraße und auf weite Strecken an den Küsten von Java und Sumatra vernichtete, wird vielleicht keine einzige Art vernichtet haben, weil die verwüsteten Gebiete keine einzige Form beherbergten, die nicht in benachbarten Regionen fortlebt hätte. Die tropische Vegetation und bald nach ihr auch die Fauna werden bald wieder Besitz von dem Terrain ergriffen haben, von dem sie durch die Eruption gewaltsam vertrieben worden waren. Stellen wir uns aber vor, daß eine Eruption vom Range des Krakatauausbruches die Galapagos heimgesucht hätte, so wäre gewiß ein namhafter, unersetzbarer Verlust an Arten und Gattungen die Folge gewesen. *Rhytina Stelleri* und *Dronte* sind unmittelbar nach ihrer Entdeckung durch den Menschen vertilgt worden. Bei so beschränkter Verbreitung hätten ihnen aber auch natürliche Ursachen leicht die Vernichtung bringen können. Steinmann bemerkt weiter: „Auch die Bewohner des Meeres erleiden durch solche Vorgänge keine wesentliche Einbuße, da diese nur selten ein so beschränktes Verbreitungsgebiet besitzen, wie es erforderlich wäre, um den Bestand einer Art auf diese Weise wesentlich zu gefährden. Nach ungewöhnlich großen Springfluten ist die Küste in der Regel mit großen Mengen von Meerestieren und -pflanzen bedeckt, die vom Grund heraufgebracht oder aus der hohen See angetrieben sind. Zahlreiche

¹⁾ G. Steinmann: Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, S. 22.

Individuen sind jedesmal vernichtet; aber jede Sturmflut wirft immer wieder ungefähr die gleichen Formen herauf, es kann der Bestand der Arten hiedurch also nur in Ausnahmefällen bedroht sein.“ Ich möchte hiezu bemerken, daß es noch andere plötzliche geologische Vorgänge gibt, welche das Leben im Meer in ungleich ausgedehnterer Weise zu vernichten imstande sind, als Sturmfluten und Vulkanausbrüche. O ch s e n i u s hat die Erscheinung massenhaften Sterbens von Meeresorganismen und das häufige Zusammenvorkommen von Salzablagerungen und Petroleum auf sinnreiche Weise dadurch erklärt, daß in unvollkommen isolierten Meeresteilen, in welchen stetige Konzentration der Salzlösung infolge des Überwiegens der Verdampfung über den Zufluß eintritt, Salzablagerung und Bildung gesättigter Mutterlauge stattfinden mußte. Bei dem durch mannigfache natürliche Vorgänge veranlaßten Einbrechen der Barre aber mußte ein Ergießen der Mutterlauge in die angrenzenden Meeresteile stattfinden und damit war die Ursache eines plötzlichen Vergiftungstodes für ungezählte Organismen gegeben. Derartige Vorgänge können meines Erachtens bei dem Erlöschen von Arten und Gattungen eine ungleich größere Rolle spielen, als Vulkanausbrüche und Sturmfluten. Den letzteren müssen übrigens auch die ungleich bedeutenderen und weiter verbreiteten Erdbebenfluten zur Seite gestellt werden, welche, wie wir durch die schönen Untersuchungen von Ferd. von Hochstetter und Eugen Geinitz über die Erdbebenfluten des Pazifischen Ozeans ersehen können, zu den großartigsten Naturereignissen gehören, und selbst die durch tropische Wirbelstürme hervorgerufenen Sturmfluten weit überragen.

Die vorstehenden Ausführungen mögen genügen, um darzutun, daß Steinmanns Behauptung, durch plötzliche geologische Vorgänge seien weder Tier- noch Pflanzenwelt im Laufe der Erdgeschichte jemals merklich beeinträchtigt worden, der Einschränkung bedarf. Übrigens sagt Steinmann selbst, daß ausnahmsweise durch solche Vorgänge einzelne Arten oder kleine Lebensgemeinschaften von beschränkter Verbreitung vernichtet worden sein mögen.

Steinmann ist aber auch bemüht, von den langsamen geologischen Veränderungen nachzuweisen, daß durch sie kein Aussterben von Organismen im großen Maßstabe herbeigeführt werden könne. Er erörtert zunächst die Wirkung von Meeresstransgressionen, die Überflutung bestehender Festländer, durch welche sich die Wohngebiete für die Lebewesen des Festlandes wie der Meere verschieben. Für die Bewohner des Festlandes ergibt sich eine Einengung ihrer Verbreitungsgebiete, Formen, die vorher getrennte Wohnsitze hatten, werden auf engerem Raume zusammengedrängt. Ursachen für neue Anpassungen werden geschaffen und Steinmann gibt zu, daß auch ein Aussterben einzelner Formen herbeigeführt werden könne: „Durch ungünstiges Zusammentreffen von Umständen mögen auch einzelne Formen ganz eliminiert werden“. Er stellt aber in Abrede, daß durch Meeresstransgressionen größere Verluste in der Bevölkerung des Festlandes herbeigeführt werden können. Steinmann meint, daß größere Festländer nur im Laufe sehr großer Zeiträume zerstückelt und schließlich vom Meere überwältigt werden können und normalerweise die Festlandstücke sich im Laufe der Zeit durch neuentstandene Landverbindungen an andere Festländer anschließen; es könnten daher durch die Meeresstransgressionen jeweils auch nur kleinere Bruchstücke der Lebewelt endgültig ausgeschaltet werden: „So läge ein vollständiges Verschwinden der Galapagosinseln unter dem Meer wohl nicht außerhalb der Möglichkeit geologischen Geschehens; es würde eine ganze Anzahl von Tier- und Pflanzenformen, fast eine ganze Gemeinschaft, ausmerzen. Noch stärker würde der Formenschatz der Natur durch das gänzliche Verschwinden von Madagaskar oder Neuseeland beschnitten werden; es mag aber mit Recht bezweifelt werden, ob solche große Festlandstücke vergehen können, ohne daß zugleich neue Landverbindungen ihren Bewohnern die Möglichkeit gewähren, auf ein anderes Festland überzusiedeln.“¹⁾ Es ist schwer, derartige Beispiele richtig zu verwerten, denn mit eben demselben Rechte, mit dem Steinmann annimmt, ein gänzlich

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 24 und 25.

Verschwinden Neuseelands oder Madagaskars unter den Spiegel des Ozeans sei nur unter der Voraussetzung denkbar, daß neu entstandene Landverbindungen den verdrängten Bewohnern Gelegenheit zur Rettung darbieten würden, könnte man füglich auch das Gegenteil behaupten. Es scheint mir bei Diskussion solcher Probleme vorteilhafter, bei Beispielen zu bleiben, die sich auf tatsächliche Ereignisse in der Erdgeschichte beziehen. Die Aufeinanderfolge der Säugetierfaunen in Nordamerika und Europa ist eine wesentlich verschiedene, in Nordamerika lückenlose, weil ein weites Festlandgebiet vorlag, auf dem eine kontinuierliche Entwicklung der Säugerstämme möglich war. Auch hier sind unzählige Formen im Laufe der Tertiärformation ausgestorben, aber gewiß aus anderen Gründen, wie in Europa. Exzessive Formen wurden beseitigt, weniger spezialisierte brachten immer neue Zweige hervor und man kann die allmähliche Umgestaltung der Faunen Schritt für Schritt verfolgen. In Europa sind die aufeinanderfolgenden Säugerfaunen durch zeitliche Zwischenräume getrennt, die durch wiederholtes Eingreifen des Meeres verursacht wurden. Die Diskontinuität der Entwicklung liegt klar zu Tage, nur zeitweilig fand Verbindung mit der großen nordamerikanischen Festlandmasse statt, die als eigentlicher Entwicklungsboden der Säugerwelt des Landes betrachtet werden darf und zeitweilig fand in Europa wenigstens eine weitgehende Vernichtung von Formen statt, die ohne die wiederholten Meerestransgressionen vielleicht längere Dauer gehabt hätten. Bis zu einem gewissen Grade ist Steinmann ja im Recht, wenn er behauptet, daß Landpflanzen und -tiere mit ausgedehnten Verbreitungsgebieten von den Meerestransgressionen nur in unbedeutenderem Maße betroffen werden können, daß ihr Formenschatz dadurch wohl beschnitten, niemals aber ihr gesamter Bestand betroffen werde.

Für die Bewohner des Meeres bedeutet eine ausgedehnte Transgression den Gewinn neuer Wohngebiete, sie werden ihre Verbreitung ausdehnen und sich dabei veranlaßt sehen, den neuen Lebensbedingungen anzupassen. Schon dies wird einen gesteigerten Konkurrenzkampf herbeiführen, der wesent-

liche Nahrung erhalten wird, wenn durch jene Transgression früher getrennte Meeresteile verbunden und eine Mischung verschiedener Formen herbeigeführt werden sollte. Auch hierbei wird es wohl kaum ohne das Aussterben mehr oder minder zahlreicher Formen abgehen. Die Wirkung der Regressionen des Meeres sind selbstverständlich sowohl für die Bewohner des Festlandes, wie für jene des Meeres die entgegengesetzten der Transgressionen. Für die Festländer entstehen an Stelle der Isolierungen neue Verbindungen und bei ausgedehnten Regressionen werden vordem durch trennende Schranken voneinander ferngehaltene Faunen sich mischen und in mannigfacher Weise aufeinander einwirken können. Steinmann spricht die Ansicht aus, daß auf dem neu besiedelten Gebiete, da es in der Regel neue und wechselnde Lebensbedingungen darbiete, neue Formen sich entwickeln können, er stellt aber in Abrede, daß durch die Konkurrenz früher getrennter Formen auch manche erlöschen könnten. Er sagt: „Stellt gar das zuwachsende Land eine Brücke zu einem schon bestehenden Festlande her, wie das am Ende der Pliocänzeit mit dem Verbindungsstück zwischen Nord- und Südamerika der Fall war, so wird der Existenzbereich der vordringenden Formen noch beträchtlich erweitert. In dem vorliegenden Falle haben sich z. B. die Floren und Säugerfaunen des Nordens und Südens gemischt, die Pferde, Mastodonten, Paarhufer, Raubtiere u. s. w. des Nordens sind bis gegen das Ende des südlichen Festlandes vorgedrungen, während sich die Riesenfaultiere und andere bezeichnende Formen des Südens bis über Mexiko hinaus in dem Nordkontinent verbreiteten. Das Bemerkenswerte an diesem Vorgang besteht in der friedlichen Mischung der heterogenen Faunen. Keine Vernichtung im Kampfe ums Dasein, wie wir sie nach unseren Büchern erwarten sollten, verdirbt die eine oder die andere Fauna, sondern beide leben gemischt bis heute, und nur die Mehrzahl der großen jagdbaren Gestalten fällt im Laufe der jüngeren Diluvialzeit dem Menschen zum Opfer. Das ist aber keineswegs ein ungewöhnliches Bild, vielmehr der Typus für derartige Vorgänge, wie sie sich zur Vorzeit oft wiederholt haben.

Es hat nur einen Fehler: es widerspricht den Forderungen der Darwinschen Lehre in jeder Beziehung“. Meiner Ansicht nach hat das Bild, das Steinmann hier von der friedlichen Mischung der nord- und südamerikanischen Säugerfauna zur Pliocänzeit entwirft, einen ganz anderen Fehler: es entspricht nicht ganz den Tatsachen. Nach Steinmanns Darstellung sollte man meinen, daß die neue Landbrücke von beiden Faunen in gleicher Weise benützt worden wäre und nördlich und südlich derselben Mischung der vorher getrennten Formen in friedlicher Weise stattgefunden hätte. Es zeigt sich aber gleich ein bemerkenswerter Unterschied darin, daß zwar die höhere Säugetierwelt des Nordens sehr rasch über die Brücke nach Süden vorstößt und sich — wie es scheint, ohne ein wesentliches Hindernis zu finden — bis gegen das Ende des südlichen Kontinents vorschiebt. Ob sie dabei nicht auch wesentlich zu der Reduktion, vielleicht sogar zur teilweisen Ausrottung der einheimischen Edentaten-Fauna beigetragen hat, wird wohl erst durch eingehendere Untersuchungen festgestellt werden können. Der Mensch scheint entgegen den Darstellungen Ameghinos erst sehr spät in Südamerika erschienen zu sein — ich teile vollkommen die Bedenken, welche W. Branca gegen Ameghinos Behauptungen über tertiäre Menschenreste in Südamerika vorgebracht hat¹⁾ — er kann daher erst unmittelbar vor der Gegenwart eine wesentliche Rolle als Vernichter der größeren Säugetiere gespielt haben, wie dies auch die *Grypotherium*- und *Pferdereste* in der Höhle bei Ultima Esperanza bekunden. Von der Fauna des Südens scheinen nur vereinzelte Formen weit nach Norden gekommen zu sein, wie z. B. *Megalonyx Jeffersoni*, wohl deshalb, weil die großen Edentaten nicht imstande waren, den Kampf ums Dasein mit der höher entwickelten Säugetierwelt des Nordens siegreich aufzunehmen. Es muß übrigens bemerkt werden, daß unsere Kenntnisse von den Wanderungen und Wandlungen der amerikanischen Säugerformen am Ende der Tertiärzeit heute noch vielfach lücken-

¹⁾ W. Branca: Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen. Leipzig 1910, S. 24 bis 42.

haft sind, daß wir z. B. erst heute über eines der wichtigsten Gebiete, Mexiko, durch die Untersuchungen von W. Freudenberg näher unterrichtet werden und daß sich das von Steinmann entworfene Bild einer friedlichen Mischung der Formen vielleicht zum geraden Gegenteil verkehren wird, wenn einmal die einschlägigen Tatsachen genau bekannt sein werden.

Ich möchte aber auf die Erörterung eines anderen, näher liegenden und auch in seinen Einzelheiten besser erkennbaren Beispieles der Einwanderung einer neuen Säugetierfauna eingehen, welche einen großen Teil der vorher vorhandenen autochthonen Formen zum Erlöschen brachte. Vor dem Erscheinen der jüngsten miocänen Säugerfauna Europas, die wir nach den bezeichnenden Fundorten als jene von Pikermi, vom Belvedere, von Eppelsheim und vom Mt. Leberon benennen können, lebte in Europa in weiter Verbreitung, und durch geraume Zeit eine andere Fauna, die wir als jene von Sansan und Georgsmünd, von Eibiswald und Wies bezeichnen können. Diese Fauna war vorhanden, bevor die Meeresbildungen der zweiten miocänen Mediterranstufe Sueß' oder des Vindobonien Depérets zur Ablagerung kamen, denn wir finden ihre Reste in Kohlenlagern, die älter sind, als die untere Abteilung des Vindobonien, die „Grunder-Schichten“. Sie persistiert nicht nur während der Ablagerungen des Vindobonien, sondern auch während jener der sarmatischen Stufe, die aus einem isolierten Meere mit wechselndem Salzgehalt erfolgten, wie wir aus den Einschwemmungen charakteristischer Säugerreste in den Ablagerungen beider Stufen erkennen. Zur pontischen Zeit, die hier als jüngste miocäne Phase bezeichnet wird, während sie in Deutschland vielfach schon dem Pliocän zugerechnet wird, ermöglichten neue Landverbindungen das plötzliche Erscheinen einer Säugetierfauna von ganz anderem Charakter. Die weitaus überwiegende Zahl der Formen der Pikermi-Fauna kann nicht aus einer plötzlichen Umbildung schon vorher in Europa vorhandener Formen erklärt werden, sie besteht in neu eingewanderten Typen, welche den größten Teil der früher vorhandenen Formen verdrängten und zum Aussterben brachten. Ein kleiner Bruchteil der alten Fauna — und darunter einige

der größten und auffallendsten Formen — blieb in veränderten Mutationen erhalten: so *Mastodon longirostris* als Nachkomme des *Mastodon augustidens*, mit dem es durch vollständige Übergangsformen verbunden ist, so *Dinotherium giganteum*, das nur durch seine Größe sich von seinen Vorläufern unterscheidet. Aber die weitaus überwiegende Zahl der autochthonen Formen fand den Untergang, wohl deshalb, weil sie im Kampfe ums Dasein den neu einwandernden Formen nicht gewachsen waren, *Anchitherium aurelianense* mußte dem *Hipparion gracile* weichen, die zahlreichen primitiven Hirsche, *Dicroceras* und *Palaeomeryx* den entwickelten Formen und dem Heere der einwandernden Antilopen, die altertümlichen Raubtiere, wie *Amphicyon* und *Dinocyon*, dem säbelzahnigen *Machairodus* u. s. w. Die Umwandlung der Säugetierbevölkerung Europas in der letzten miocänen Phase entspricht im wesentlichen der Verdrängung der älteren Fauna, von der nur einzelne veränderte Überreste zurückbleiben, durch eine neue, eingewanderte, sie entrollt uns ein Bild, das mit den Darlegungen Cuviers über die Ablösung der Faunen durch Verschiebung der Verbreitungsgebiete ebenso übereinstimmt, wie mit den Forderungen der Darwinschen Lehre.

Für die Fauna des Meeres können Regressionen von noch viel einschneiderer Bedeutung werden, da durch Isolierung von Meeresteilen dieselben der Aussüßung anheimfallen können, was das Erlöschen zahlreicher an normalen Salzgehalt gebundener Organismen zur Folge haben muß. Dies gibt auch Steinmann zu und erinnert an die Geschichte des östlichen Mittelmeerbeckens zur jüngeren Tertiärzeit als ein vortreffliches Beispiel. Er sagt über diese Vorgänge, die bereits an anderer Stelle (siehe Seite 120) Erwähnung fanden: „Ein Teil des damaligen Mittelmeeres wird abgeschnürt und allmählich brackisch. Die frühere Meeresfauna vermag sich nur zum Teil diesen neuen Verhältnissen anzubequemen, fast nur Mollusken und Seesäuger bevölkern das weit ausgedehnte sarmatische Binnenmeer von brackischem Charakter. Da dieses aber allmählich nicht nur vollständig süß wird, sondern sich schließ-

lich in eine Vielheit von kleinen Landseen auflöst, so verschwindet der größte Teil der Fauna vollständig. Hier haben wir also einen Vorgang, der tatsächlich zum endgültigen Absterben einer ganzen Tiergesellschaft geführt hat, und ähnliche Ereignisse mögen sich im Laufe der Zeit mehrfach wiederholt haben. Aber vergessen wir nicht, daß derartige Veränderungen stets nur lokaler Natur sind und daher nur einen verschwindenden Bruchteil der Meereswelt in Mitleidenschaft ziehen können. Einzelne Zweige des großen Baumes, als welchen wir uns die Entwicklung gewöhnlich bildlich vorstellen, werden gestutzt, die Äste selbst aber nicht entfernt, der Verlust betrifft nur einige Äste in geringfügigem Maße.“¹⁾ Hiezu wäre nun vor allem zu bemerken, daß schon die Bildung des sarmatischen Meeres nicht gut als eine lokale Erscheinung in des Wortes gewöhnlicher Bedeutung bezeichnet werden kann, daß aber analoge Binnenbildungen, die zuerst zur Isolierung, dann zur Vernichtung der abgetrennten Meeresteile führten, im Laufe der geologischen Geschichte noch öfter und in ungleich größerem Ausmaß eingetreten sind. Ich erinnere an die Episode der europäischen Dyas, die auf weite Erstreckung hin die paläozoische Meeresfauna zum fast gänzlichen Erlöschen brachte, so daß man erst nach der geologischen Erforschung entlegener Gebiete sich davon überzeugen konnte, daß der anscheinende Hiatus in der Entwicklung der Meeresfaunen tatsächlich nur auf ein, wenn auch sehr großes Gebiet beschränkt sei. Hier — und ebenso bei den verwandten Erscheinungen des germanischen Triassees — kann man doch wohl nicht von bloß lokalen Erscheinungen sprechen, die bloß das Stutzen einiger Zweige des großen Baumes der organischen Entwicklung herbeigeführt hätten.

Ich möchte aber vor allem eines hervorheben: Die vollkommene Isolierung eines Meeresteiles, die entweder bei Vorherrschen des Zuflusses über die Verdampfung Aussüßung oder im entgegengesetzten Falle Übersalzung, weiteres Einschrumpfen, Bildung von Salzlagerstätten herbeiführen wird, stellt allerdings ein besonders drastisches Beispiel der Be-

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 27.

einflussung der Fauna des abgetrennten Meeres dar, welche, wenn die Isolierung lange genug dauert, zum völligen Aussterben führen wird. Ungleich häufiger aber werden geologische Veränderungen, Wechsel in der Tiefe des Meeres oder Änderungen in den Grenzen von Land und Wasser dadurch einschneidenden Einfluß auf die Meeresorganismen ausüben, daß die Strömungen im Meere und damit die Temperaturverhältnisse eine Änderung erfahren. Man gibt sich aber im allgemeinen, zumal von Seite der Paläontologen, zu wenig Rechenschaft von der für die meisten Meeresorganismen zu ihrem Gedeihen nötigen Temperatur und von den Folgen, welche selbst geringfügige Temperaturveränderungen deshalb mit sich bringen, weil zwar die erwachsenen Tiere selbst größere Temperaturdifferenzen zu ertragen vermögen, nicht aber die Jugendstadien. Erst in neuerer Zeit beginnen die Geologen und Paläontologen dem „paläothermalen Problem“ gerade durch Untersuchung der früher vorhandenen Meeresströmungen zu Leibe zu rücken, und wenn wir auf diesem Gebiete auch erst an der Schwelle der richtigen Erkenntnis stehen, so kann doch mit Sicherheit gesagt werden, daß der eingeschlagene Weg der Untersuchung der richtige ist und uns hoffentlich noch zur Erklärung mancher Erscheinungen führen wird, die uns heute als schwer lösbare Rätsel gegenüberstehen. Änderungen in der Temperatur des Meeres, die durch Verlegung der Meeresströmungen in ausgedehnter Weise herbeigeführt werden können, haben jedenfalls in der Vorzeit oftmals entscheidenden Einfluß auf Verschiebungen der Faunengebiete und dadurch auf das Entstehen zahlreicher neuer, an die geänderten Lebensverhältnisse angepaßter Formen, wie auf das Aussterben anderer, die sich nicht rasch genug anpassen konnten, ausgeübt.

G. Steinmann gibt zu, daß durch wiederholtes Einsetzen geologischer oder klimatischer Vorgänge, die eine Tier- oder Pflanzenart stets in ungünstigem Sinne betreffen, diese schließlich ganz eliminiert werden kann, auch ohne irgend welche Mitwirkung des Menschen. Doch fehle es an gut beglaubigten Beispielen für einen solchen Vorgang. Er führt

ein einziges — wie wir später sehen werden, für die uns hier beschäftigende Frage aber sehr lehrreiches — Beispiel an: „So sah ich im Herbst 1907 im British Museum (Natural History) zu Füßen der Bildsäule Darwins eine Ausstellung von dem Modell eines Fisches der Ostküste Nordamerikas, *Lopholatilus chamaeleonticeps*, mit der Bemerkung, daß dieser früher häufige Fisch im März 1882 fast vollständig verschwunden sei, wahrscheinlich infolge Zufuhr kalten Wassers. Dies sei einer der sehr wenigen Fälle, in denen man eine nahezu vollständige Vernichtung einer Art durch natürliche Vorgänge kenne; d. h. ohne Dazwischentreten des Menschen als Jäger oder als Träger von Krankheiten. Eine bemerkenswert objektive Feststellung fast 50 Jahre nach dem Erscheinen von Darwins Buch über die Entstehung der Arten!“¹⁾ Hiezu ist nun vor allem zu bemerken, daß wir eben aus der Gegenwart keine geologischen und klimatischen Veränderungen kennen, welche im stande gewesen wären, Formen zum Aussterben zu bringen. Würde die menschliche Erfahrung weiter zurückreichen, hätten wir genauere Nachrichten selbst nur aus jener im Vergleich zur ganzen Erdgeschichte sehr kurzen Zeit, die seit dem Erscheinen des Menschen verstrichen ist, dann würden wir wahrscheinlich eine sehr große Zahl von Fällen kennen, in welchen Formen des Tier- und Pflanzenreiches durch natürliche Vorgänge zum Aussterben gebracht wurden.

Steinmann erörtert die weitgehenden Klimawechsel, die im Laufe der geologischen Vorzeit eingetreten sind, er erinnert an die wiederholten Vereisungen und Interglacialzeiten der Diluvialperiode, an die permische und kambrische Eiszeit und betont die Wahrscheinlichkeit, daß zukünftige Erweiterungen unserer Kenntnisse auch noch eine fernere Vermehrung solcher Abkühlungsperioden erwarten lassen. Er erwähnt ferner, daß die älteren paläozoischen Eisperioden nicht die zirkumpolare Ausdehnung der Eismassen erkennen lassen, wie die quartäre. Wie die mehrfach beobachtete innige Verquickung der paläozoischen Glacialgebilde mit Meeresabsätzen beweise, müsse auch der Gedanke zurückgewiesen werden, als handle

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 21.

es sich dabei um Spuren lokaler Hochgebirgsvergletscherungen. Er erörtert ferner die wiederholten Verschiebungen der an ein tropisches oder subtropisches Klima gebundenen Rotsandsteinbildungen und sagt: „Über die Einzelheiten dieser Verschiebungen der Klimazonen im Laufe der Zeit sind wir heute erst mangelhaft unterrichtet, die Wege, auf denen Pole und Gleicher über die Erde gewandert sind, lassen sich kaum ahnen, und über die möglichen Ursachen der Eiszeiten und Klimawechsel schweigen wir uns zur Zeit am besten ganz aus, wenn wir auf dem Boden gesicherter Forschung bleiben wollen. Die Bedeutung dieser Vorgänge für die Lebewelt wird dadurch aber kaum beeinträchtigt. Alles spricht dafür, daß die Klimate ähnlich wie die Verteilung der festen und flüssigen Massen auf der Erde einem langsamen, aber ständigen Wechsel unterworfen gewesen sind, und dieser hat wohl unausgesetzt die Existenzbedingungen der Tiere und Pflanzen, im Meere aber in ganz anderem Sinne als auf dem Festlande beeinflußt.“¹⁾ In welcher Weise dies geschehen sei, darüber könne nun nach Steinmanns Meinung, der ich nicht ganz beistimmen kann, am besten die jüngste Vergangenheit der Erde Aufschluß geben, da sie die quartäre Eiszeit einbegreift. Steinmann sucht dann den Nachweis zu führen, daß durch die diluviale Eiszeit wohl Verschiebungen der Floren und Faunen, aber keine durchgreifende Änderung derselben herbeigeführt worden sei. Er behauptet, daß die Flora und die Evertebraten-Fauna seit der Pliocänzeit keine wesentliche Veränderung erlitten habe, was nicht ganz richtig ist und nicht einmal dann zutrifft, wenn man den Artbegriff sehr weit faßt. Die Konchylienfauna des Meeres, die sich langsamer ändert, weist allerdings keine seither ausgestorbenen Gattungen, aber doch eine ziemliche Anzahl erloschener Arten auf. Die Zahl der letzteren steigt aber beträchtlich, wenn wir die pliocänen Süßwasserbildungen, z. B. die slawonischen Paludinschichten und andere dergleichen Ablagerungen ins Auge fassen. Da handelt es sich um Hunderte von erloschenen Arten. Daß die Fisch- und Reptilienfauna (mit Ausnahme der Tiefseefische) in den letzten Phasen der Erdgeschichte keine durch-

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 31.

greifende Änderung erlitten hat, und nur einzelne auffallende Formen von riesigen Dimensionen, wie *Miolania* und *Colossochelys*, erloschen sind, mag zugegeben werden, ebenso daß die Vernichtung der großen Laufvögel auf Madagaskar und Neuseeland sowie zahlreicher Säugetiere, vor allem der großen, als jagdbare Tiere in Betracht kommenden Formen der vernichtenden Tätigkeit des Menschen zuzuschreiben ist. Der Schluß aber, den Steinmann aus allen diesen Tatsachen zieht: „Die Klimaschwankungen, selbst beträchtliche und wiederholte, wie die diluvialen, haben auf den Gesamtbestand der Tiere und Pflanzen keinen nennenswerten Einfluß“¹⁾ ist nicht zutreffend. Das Gegenteil läßt sich leicht nachweisen. Bei dem Einfluß der Klimaschwankungen handelt es sich offenbar darum, ob die in ihrer Existenz bedrohten Tiere und Pflanzen im stande sind, durch Verlegung ihres Wohnsitzes der Gefahr zu entgehen oder nicht, falls sie nicht im stande sein sollten, sich rasch den geänderten Verhältnissen anzupassen. Ein großer Teil der Formen ist im stande, eintretenden ungünstigen Verhältnissen auszuweichen und bei der Wiederkehr besserer Lebensbedingungen von den früher verlassenen Wohnsitzen wieder Besitz zu ergreifen. Die diluviale Säugetierwelt Europas zählt unter den großen auffallenden Formen je eine an kaltes und eine an wärmeres Klima angepaßte *Elephas*- und *Rhinoceros*-Art. Die ersteren: *Elephas primigenius* und *Rhinoceros antiquitatis* breiten sich in den Glacialzeiten nach Süden aus, werden aber in den Interglacialzeiten wieder zurückgedrängt durch die an ein wärmeres Klima gebundenen *Elephas antiquus* und *Rhinoceros Mercki*. Diese großen Säuger sind gänzlich erloschen, an ihrem Aussterben mag der prähistorische Jäger die Hauptschuld tragen, aber mitgeholfen haben wohl auch die klimatischen Veränderungen bei dem Zerstörungswerk. Manche Tiere, die zur Diluvialzeit in Europa weite Verbreitung fanden, haben sich seither in hohe Gebirge zurückgezogen, wie *Capra ibex*, *Arctomys mormotta*. Andere zeigen heute ausschließlich nordische Verbreitung, wie *Rangifer tarandus*, *Ovibos moschatus*, *Gulo borealis*, *Myodes lemmus*. Noch andere, die

¹⁾ Steinmann, a. a. O., S. 38.

zur Zeit der Bildung des Lösses in Mitteleuropa heimisch waren, wie *Antilope Saiga*, *Alactaga jaculus*, *Arctomys bobac*, *Myodes torquatus* haben sich in die östlichen Steppen geflüchtet. Pflanzen, wie die Nymphäaceen *Brasenia purpurea* Mich. und *Euryale europaea* Web. sowie die Cyperacee *Dolichium spathaceum* Pers. sind zwar nach Weber durch das Austrocknen der Seen und die wiederholte Eisbedeckung aus Europa verdrängt worden, leben aber in anderen Erdteilen unverändert oder, wie *Euryale*, durch eine nahestehende Form vertreten, fort.

Wir sehen schon aus diesem Überblick, daß sich die Formen, die sich auf andere Gebiete zurückziehen konnten, recht verschieden verhielten und einer sehr ungleichen Gefährdung durch die klimatischen Veränderungen der Quartärzeit unterlagen. Jene Formen aber, welche mehr sessile Eigenschaften aufweisen, wie z. B. die Binnenmollusken, und weder aktiv noch passiv so leicht wandern konnten, unterlagen daher zum größten Teil der Vernichtung oder wurden doch in ihrer Verbreitung außerordentlich geschmälert. Ein interessantes Beispiel bietet dafür die in Europa früher weit verbreitete *Dreissensia polymorpha*, die, durch die quartären Vereisungen verdrängt, erst in jüngster Zeit in weitem Umfang von neuem sich einbürgerte.

Die eigentümlichsten Verhältnisse bietet wohl die Fischfauna dar. Steinmann zitiert den Ausspruch Zittels: „Zwischen Pliocän und Jetztzeit gibt es, soweit die Fische in Betracht kommen, kaum noch eine nennenswerte Differenz.“ Dieser Ausspruch gilt aber wohl nur für jene Fische, welche in der Lage sind, ungünstigen Verhältnissen durch Auswanderung auszuweichen, nicht aber für die hochspezialisierten Tiefseefische, die weder im stande sind, andere Regionen des Meeres aufzusuchen, noch auch sich an die geänderten Verhältnisse anzupassen vermögen.

Daß das Eiszeitalter eine gewaltige Veränderung in der Fauna des Meeres durch die Vernichtung der Tiefseefischfauna herbeiführte, hat Othenio Abel dargelegt.¹⁾

¹⁾ O. Abel: Die Anpassungsform der Wirbeltiere an das Meeresleben. Vorträge des Vereines zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien, 48. Jahrgang, Heft 14, 1908.

Er geht von der Frage aus, ob die Tiefseefauna der Gegenwart altertümliche Typen enthält oder nicht, und ob die Tiefseefauna sehr alt ist oder einen modernen Charakter trägt, und beantwortet sie dahin, daß die Analyse der Tiefseefischfauna das überraschende Resultat ergibt, daß kein einziger Vertreter einer altertümlichen Familie bekannt ist, sondern daß die lebenden Tiefseefische ausnahmslos hochspezialisierte Vertreter von stammesgeschichtlich sehr jungen Familien darstellen. „Das vollständige Fehlen altertümlicher Fische in der Tiefsee“ — sagt Abel — „muß durch eine tiefeinschneidende Veränderung der Lebensbedingungen der großen Tiefen bedingt sein, welche die Vernichtung der früheren Tiefseefischfauna — und es hat auch in früheren Zeiten der Erdgeschichte gewiß Tiefseefische gegeben — zur Folge hatte. Eine solche durchgreifende Veränderung der Lebensbedingungen in der Tiefsee ist ohne Zweifel durch die Eiszeit bezeichnet.“ Abel erörtert zunächst die Temperaturverhältnisse der Tiefsee, er erwähnt, daß das Wasser in den großen Meerestiefen sehr kalt ist und die Temperatur durchschnittlich $+1.8^{\circ}\text{C}$ beträgt. Die Temperatur der großen Tiefen ist, weil unabhängig von der Sonnenstrahlung, konstant; das Kaltwasser fließt ununterbrochen von den Polen gegen die Tiefen ab, steigt in der Äquatorregion wieder in die Höhe und fließt in den oberen Meeresschichten wieder polwärts. Zu einer Zeit, da die Pole noch nicht mit einer so ausgedehnten Eiskappe wie heute bedeckt waren, konnte nur wenig Kaltwasser in die Tiefen abströmen und es muß daher — wie Abel meint — die Temperatur der Meerestiefen im Miocän und Pliocän wesentlich wärmer gewesen sein, als heute. Bei der Zunahme der Vereisung im Pleistocän muß die Temperatur der großen Meerestiefen außerordentlich erniedrigt worden sein. Es entsteht nun die Frage, ob diese Temperaturabnahme hinreichte, um die tertiäre Tiefseefischfauna zu vernichten. Eine für diese Frage sehr wichtige Beobachtung hat G. Boulenger mitgeteilt, auf welche Abel mit Recht großes Gewicht legt: Ein Fisch aus der Familie der *Pseudochromiidae*, *Lopholatilus chamaeleonticeps*, ein Bewohner des Meeresgrundes, ist zuerst im Bereiche des Golfstromes an der Küste von

Neu-England im Jahre 1879 entdeckt worden. Der Fisch ist gewohnt, in warmem Wasser zu leben. Durch eine Reihe ungewöhnlich heftiger Stürme im Jahre 1882 wurde das warme Wasser dieses Meeresgebietes zur Seite getrieben und durch kälteres ersetzt. Die Folge dieser Abkühlung war, daß buchstäblich Millionen von Fischen zu Grunde gingen und die Meeresoberfläche auf Hunderte von Quadratmeilen bedeckten. *Lopholatilus chamaeleonticeps* hat sich wieder in demselben Gebiete angesiedelt, in welchem er im Jahre 1882 vernichtet worden war. „Nehmen wir aber an“ — sagt Abel — „daß die Abkühlung in einem so ausgedehnten Maßstabe eingetreten wäre, wie dies in der Eiszeit der Fall war, so wäre diese Fischart vollständig erloschen. Wenn durch die Abkühlung des Wassers in den großen Meerestiefen die vorzeitliche Tiefseefischfauna in der Eiszeit vernichtet wurde, so ist es zu verstehen, warum die modernen Tiefseefische samt und sonders jungen Familien angehören. Erst seit der Eiszeit hat die Einwanderung in die Tiefen wieder begonnen und jene Formen, welche bereits an das Leben in etwas tieferen Küstenstrichen und Meeresbecken angepaßt waren, wie die Macruriden, konnten sich rascher an das Leben in den größeren Tiefen anpassen, als die Küstenfische und die pelagischen oder planktonischen Fische der tropischen Meere; besonders im Vorteil waren die zirkumpolaren Fische, welche auch in geringeren Tiefen an dieselben Licht- und Temperaturverhältnisse gewohnt waren, wie sie in der Tiefsee herrschen.“ Man wird wohl Abel in diesen Ausführungen, sowohl was das Aussterben der tertiären Tiefseefischfauna durch den Einfluß des Eiszeitalters, als die seither eingetretene Neubevölkerung der Tiefsee mit hochspezialisierten Vertretern stammesgeschichtlich junger Familien anlangt, beipflichten müssen.

Wir erkennen in diesem Beispiel einen Beweis dafür, daß klimatische Veränderungen für alle solche Formen verderblich werden mußten, deren Existenzbedingungen in Frage gestellt wurden und die sich dem drohenden Untergang weder durch Anpassung, noch Auswanderung entziehen konnten.

VIII.

Innere (ererbte) Ursachen des Aussterbens.

Ansichten von K. E. v. Baer über das Aussterben der Tiere in physiologischer und nichtphysiologischer Hinsicht. — Die „Biegsamkeit“ oder Anpassungsfähigkeit der Organismen. — Haeckels achttes Anpassungsgesetz der unbeschränkten oder unendlichen Anpassung und Rosas *riduzione progressiva della variabilità*. — Die Abhängigkeit der Veränderung von der Vererbung. — Unzweckmäßige Veränderungen durch Übertreibung sekundärer Geschlechtscharaktere. — Umkehr der Entwicklung schädlicher Hypertrophien ebenso unmöglich wie Neuerwerbung gänzlich verloren gegangener oder zu Rudimenten gewordener Organe. — Schädlichkeit übermäßiger Körpergröße im Kampfe ums Dasein. — Schwierigkeit, in allen einzelnen Fällen die Ursachen des Aussterbens zu erkennen. — Klarheit des Mechanismus des Aussterbens im allgemeinen. — Die Naturauslese das Gericht letzter Instanz in der Evolution der Organismen. — Das Aussterben der Arten ebenso wie der individuelle Tod eine mit der Entwicklung der Lebewesen notwendig zusammenhängende Erscheinung.

K. E. v. Baer, der, wie wir in einem früheren Kapitel (siehe Seite 206) sahen, sehr eingehend die Ausrottung mancher Tiere durch den Menschen erörterte, hat sich mit großer Entschiedenheit gegen das Aussterben aus inneren Gründen ausgesprochen. In einer am 14./23. Januar 1861 in der Petersburger Akademie gelesenen Abhandlung¹⁾ verwarft er sich zunächst gegen die Behauptung, daß wie die Individuen absterben, so auch die Arten oder genetischen Reihen von Organismen derselben Form ihr Ende erreichen müßten. Eine solche Ansicht sei keineswegs neu, sie scheine aber besonders Platz zu greifen, nachdem man weniger freigebig mit den Revolutionen der Erdrinde in der Vorzeit umgehe. Auch scheine für den ersten Augenblick die Analogie so groß, daß man leicht glauben könnte, das Absterben des organischen Individuums mache auch das Aussterben der Arten wahrscheinlich oder gar notwendig. Dem Sterben des Individuums liege aber eine innere Notwendigkeit zu Grunde, während eine solche für den Untergang der Arten weder empirisch nachgewiesen, noch theoretisch wahrscheinlich gemacht wäre. „Suchen wir nun“ — sagt K. E. v. Baer — „nach einer solchen im Lebensprozeß selbst liegenden, also rein physiologischen Notwendigkeit des Aufhörens in der Reihenfolge der Generationen, so scheint es mir, daß die Beweise aus der Erfahrung fehlen und die Analogie keineswegs groß genug ist,

¹⁾ K. E. v. Baer: Über das Aussterben der Tierarten in physiologischer und nichtphysiologischer Hinsicht überhaupt, und der Untergang von Arten, die mit dem Menschen zusammengelebt haben insbesondere. *Mélanges biologiques, tirés du Bulletin de l'académie impériale des sciences de St. Petersburg*, T. III.

um auf sie einen Schluß zu gründen. Das Leben oder Fortbestehen der Art beruht ja auf der Fähigkeit und respektiven Notwendigkeit des individuellen Lebensprozesses auf der Höhe seiner Entwicklung Keime für die Wiederholung desselben Lebensprozesses zu entwickeln.“ — „Ein Aufhören der Propagation aus inneren physiologischen Gründen will ich keineswegs von vornherein für undenkbar oder unmöglich erklären. Es scheint mir aber, daß man kein Recht hat, vom Aufhören der Arten nach Analogie des Aufhörens der Individuen zu sprechen, so lange man nicht ein allmähliches Aussterben einiger Arten aus solchen inneren Gründen nachweisen kann. Sie könnte sich äußern im Schwinden des Geschlechtstriebes im Laufe der Propagation, in Abnahme der Zahl der Nachkommen, in allmählicher Verkümmern derselben oder in wirklichem Aufhören aller Propogationsfähigkeit, z. B. der Keimbildung.“ v. Baer erörtert dann, daß unsere Haustiere, bei denen die Aufeinanderfolge der Generationen so weit befördert wird, als es die Natur erlaubt, noch keineswegs unfruchtbar geworden sind, sondern die Zahl der Nachkommen unter der Pflege des Menschen sich vermehrt hat, daß keine Verkümmern derselben eingetreten ist, daß das Aussterben gewisser Menschenstämme bei naher Berührung mit zivilisierten Völkern eine Vernichtung durch Kampf oder aushungernde Belagerung oder durch beides zugleich sei — also auf ganz anderen Gründen beruhe, als auf inneren physiologischen. Er bespricht dann die Möglichkeit des Aussterbens infolge Veränderung der äußeren Natur und meint, daß solche Zerstörungen in früheren Perioden der Geologie wohl viel ausgedehnter gewesen seien: „Einen Untergang dieser Art könnte man allerdings auch einen physiologischen nennen, weil die Bedingungen zur Fortexistenz der Arten nicht mehr genügen. Allein, er würde durchaus nicht auf einen prädestinierten Bestand einer organischen Form deuten, da nicht die Propagationsfähigkeit, sondern der Verlauf des individuellen Lebensprozesses beengt oder endlich ganz unterdrückt würde. Es wäre mithin nicht ein innerer Grund, der die Arten aufhören ließe, sondern ein äußerer — für das Fortbestehen

der Art nämlich äußerer. Wenn wir wirklich berechtigt wären, innere Gründe für das Aussterben der Arten anzuerkennen, so müßten wir die vergessene ganz hypothetische Zeugungstheorie, die unter dem Namen der *Praeformation* im vorigen Jahrhundert viel erörtert wurde, in etwas vergeistigter Form wieder auftreten lassen, als eine *Praedestination* in der Zeit für die einzelnen Formen der Tiere und Pflanzen, wofür, wie gesagt, die Beweise erst zu suchen wären. Ich gestehe, daß sie mir unbekannt sind. Haben aber die vielen ausgestorbenen Pflanzen und Tiere nicht durch innere Gründe aufgehört, sondern durch äußere, so könnte man sie für jene organischen Reihen wohl als Zufälligkeiten betrachten, allein, sie mögen an sich Notwendigkeiten in einer anderen Reihe von Entwicklungen sein, namentlich des Erdkörpers selbst.“ Er erörtert dann die Unterschiede, welche frühere Epochen in bezug auf physikalische Verhältnisse dargeboten haben mögen und sagt: „Eine notwendige Folge davon ist, daß keine Tierform der alten Zeit in viel späterer bestehen konnte, wenn ihr Lebensprozeß nicht eine sehr große Biegsamkeit besaß. Eine solche Biegsamkeit wäre aber nur dadurch möglich, daß der Lebensprozeß die typische Form des Organismus allmählich umgebaut hätte. Für jeden einzelnen organischen Körper baut sich ja der Lebensprozeß den Organismus auf, in welchem er seinen Verlauf beenden kann. Da ohne Zweifel die frühesten Lebensprozesse den damaligen äußeren Lebensbedingungen entsprachen, so ist es fraglich, ob sie Biegsamkeit genug besaßen zu sehr wesentlichen Umänderungen oder nicht.“ Setzen wir an Stelle des von K. E. v. Baer gebrauchten Wortes „Biegsamkeit“ den Begriff „Anpassungsfähigkeit“, so gelangen wir zu den modernen Anschauungen über die Ursachen des Aussterbens, die allerdings auch in inneren Gründen, eben in der Beschränkung der Anpassungsfähigkeit gelegen sind.

Wie schon aus den Ausführungen in früheren Kapiteln ersichtlich, teile ich die Ansichten von E. Cope, Emery, D. Rosa, Ch. Depéret und anderen Autoren, welche die Ursachen des Aussterbens der Arten, Gattungen und größeren

Gruppen nur zum Teil in äußeren Einwirkungen sehen, zum Teil aber auch in den aussterbenden Organismen selbst suchen. Die „katechetische Energie“ eines vitalen Systems — um mit Cohen Kysper zu sprechen — befähigt dasselbe nur bis zu einem gewissen Grade, den Wirkungen der Außenwelt, welche es zu zerstören drohen, Widerstand zu leisten. Dabei handelt es sich im wesentlichen um die Anpassungsmöglichkeiten. Es wurde schon im vorhergehenden Abschnitt erörtert, daß die Lebewesen den ungünstigen, Vernichtung drohenden Einflüssen der geologischen und klimatischen Veränderungen auf zweierlei Weise zu entgehen vermögen: durch Auswanderung oder durch Anpassung. Ist keiner von diesen Rettungswegen gangbar, dann fällt die betreffende Form in jenem Gebiete, in welchem die verderblichen Änderungen der Außenwelt eingetreten sind, der Vernichtung anheim, und wenn es sich dabei um das gesamte Verbreitungsgebiet der betreffenden Art (beziehungsweise Gattung, Familie u. s. w.) handelt, erfolgt gänzliches Erlöschen. Gleiches gilt selbstverständlich auch vom Kampfe ums Dasein, sei es mit nahestehenden Konkurrenten, wie in dem Kampfe der gemeinen Ratte, *Mus rattus* L., und der Wanderratte, *Mus decumanus*, bei welchem die erstere fast überall verdrängt wurde, sei es mit übermächtigen Verfolgern. Auch gegenüber der Gefährdung durch Raubtiere oder den Menschen, der wenigstens für die größeren jagdbaren Tiere den gefährlichsten Vertilger darstellt, handelt es sich um die Möglichkeit, sich ihren Nachstellungen zu entziehen oder den Verlust an Individuen, der schließlich das Bestehen der Art gefährdet, durch gesteigerte Fruchtbarkeit wettzumachen.

Alle diese Möglichkeiten, den Gefahren, welche ebenso dem Individuum wie der Art drohen, zu entinnen, werden schließlich von der Anpassungsfähigkeit der Organismen bestimmt, die, wie schon an früherer Stelle ausgeführt wurde, keine unbegrenzte ist. Ernst Haeckel ist allerdings für die Annahme einer unbeschränkten Anpassungsmöglichkeit eingetreten. Er sagt: ¹⁾ „Ein achttes und letztes

¹⁾ Ernst Haeckel: Natürliche Schöpfungsgeschichte, 8. Auflage, Berlin, 1889, S. 235 und 236.

Anpassungsgesetz können wir als das Gesetz der unbeschränkten oder unendlichen Anpassung bezeichnen. Wir wollen damit einfach ausdrücken, daß uns keine Grenze für die Veränderung der organischen Formen durch den Einfluß der äußeren Existenzbedingungen bekannt ist. Wir können von keinem einzigen Teil der Organismen behaupten, daß er nicht mehr veränderlich sei, daß, wenn man ihn unter neue äußere Bedingungen brächte, er durch diese nicht verändert werden würde. Noch niemals hat sich in der Erfahrung eine Grenze für die Abänderung nachweisen lassen. Wenn z. B. ein Organ durch Nichtgebrauch degeneriert, so geht diese Degeneration schließlich bis zum vollständigen Schwunde des Organs fort, wie es bei den Augen vieler Tiere der Fall ist. Andererseits können wir durch fortwährende Übung, Gewohnheit und immer gesteigerten Gebrauch eines Organs dasselbe in einem Maße vervollkommen, wie wir es von vornherein für unmöglich gehalten haben würden. Wenn man die unzüivilisierten Wilden mit den Kulturvölkern vergleicht, so findet man bei jenen eine Ausbildung der Sinnesorgane, Gesicht, Geruch, Gehör, von der die Kulturvölker keine Ahnung haben. Umgekehrt ist bei den höheren Kulturvölkern das Gehirn, die Geistestätigkeit in einem Grade entwickelt, von welchem die Wilden keine Vorstellung besitzen.“ Diese Argumente Haeckels können aber doch nur dartun, daß unter Umständen sehr weit gehende Anpassungsmöglichkeiten vorhanden sind, keineswegs aber können sie als Beweise für eine unbeschränkte Anpassung betrachtet werden. Haeckel selbst macht auch sofort eine Bemerkung, welche — freilich nur in sehr bescheidener Weise — eine Beschränkung der angeblich unendlichen Anpassungsmöglichkeit enthält. Er sagt: „Allerdings scheint für jeden Organismus eine Grenze der Anpassungsfähigkeit durch den Typus seines Stammes oder Phylum gegeben zu sein, d. h. durch die wesentlichen Grundeigenschaften dieses Stammes, welche von dem gemeinsamen Stammvater desselben ererbt sind und sich durch konservative Vererbung auf alle Deszendenten desselben übertragen. So kann z. B. niemals ein Wirbeltier statt des charakteristischen Rückenmarkes der

Wirbeltiere das Bauchmark der Gliedertiere sich erwerben. Allein innerhalb der erblichen Grundform, innerhalb dieses unveräußerlichen Typus, ist der Grad der Anpassungsfähigkeit unbeschränkt. Die Biegsamkeit und Flüssigkeit der organischen Form äußert sich innerhalb derselben frei nach allen Richtungen hin, und in ganz unbeschränktem Umfang.“

Mit Recht bemerkt D. Rosa bezüglich dieser Einschränkung: „Quest' ultima confessione è grave, perchè quanto egli dice dei caratteri del tipo, non si vede perchè non si possa estendere alle subdivisioni di esso.“¹⁾

Es muß aber betont werden, daß die Anpassungsfähigkeit aller Lebewesen bedingt ist durch den Werdegang derselben und daß von vornherein zugegeben werden muß, daß diese Beeinflussung sich durch die gesamten Stämme bis in ihre letzten Verzweigungen fortsetzen muß. Diese unterliegen dann zwei einander entgegengewirkenden Kräften, der Vererbung, welche wir als konservativen, der Anpassung, die wir als fortschrittlichen Faktor bezeichnen können. Es wird nun zweifellos Formen geben, bei welchen der erstere Faktor der weitaus stärkere ist, so daß Anpassung an äußere Bedingungen nur in sehr geringem Maße oder gar nicht stattfinden kann, und andere — wie K. E. v. Baer sagt, „biegsamere“ — bei welchen die Vererbung der im Laufe der Entwicklung erworbenen Eigenschaften nicht im stande ist, die Anpassung an äußere Bedingungen zu hemmen.

Ich will hier absichtlich nicht auf die Frage eingehen, in welcher Weise die Anpassung, oder allgemeiner gesprochen, die Abänderung der Lebewesen erfolgt, ob es möglich ist, im Laufe des Lebens mechanisch erworbene somatische Änderungen zu vererben (was ja A. Weismann bekanntlich in Abrede stellt) — oder aber ob Veränderungen lediglich durch die Vorgänge der Fortpflanzung zu stande kommen können. Ich meine, daß diese Frage, von der ich übrigens glaube, daß sie nicht einseitig zu beantworten ist, für unsere Untersuchung, wenn auch nicht belanglos, so doch nicht von entscheidender Bedeutung ist. Wichtig ist für uns

¹⁾ Daniele Rosa: La riduzione progressiva della variabilità, S. 73.

lediglich, daß die Veränderung, mag sie nun auf die eine oder die andere Art zu stande kommen, eine beschränkte ist. Die Beschränkung der Variabilität und sohin der Anpassungsfähigkeit ist durch die Vererbung bedingt. Diese ist es, die wir in letzter Linie dafür verantwortlich machen müssen, daß so viele Arten, Gattungen, Familien u. s. w. des Tier- und Pflanzenreiches nicht im stande waren, den geänderten Verhältnissen der Umgebung durch geeignete Anpassung Widerstand zu leisten oder den Kampf ums Dasein siegreich zu bestehen.

Die Vererbung durch Zuchtwahl erworbener Eigentümlichkeiten ist es zunächst, welche exzessive somatische Eigenschaften herbeiführt. Die sekundären Geschlechtseigentümlichkeiten können da in erster Linie in Betracht kommen. Sobald sie einmal auftreten, werden sie leicht übertrieben, da sie jenen Individuen, bei welchen sie stärker entwickelt sind, stets den Vorrang bei der Bewerbung um das andere Geschlecht sichern. Das Geweih der Cerviden, die Wucherungen an Kopf und Bruststück der Lucaniden, die gewaltigen Inzisive der Proboscidiern liefern dafür gute Beispiele. Es ist kein Zweifel, daß die bei den meisten Hirschen eingetretene allmählich gesteigerte Entwicklung des Geweihes zunächst für dieselben vorteilhaft sein mußte. Sie konnte die Männchen nicht nur bei ihren Kämpfen untereinander, sondern auch bei der Abwehr von Feinden unterstützen. Als aber die Entwicklung des Geweihes über einen gewissen Grad hinausging, mußte dasselbe für seinen Träger nicht nur lästig, sondern geradezu gefährlich werden. *Cervus etruscus* und *Megaceros hibernicus* liefern Beispiele einer exzessiven Entwicklung des Geweihes, die für den Träger zweifellos schädlich wurde. Die erstere Form ist schon im Pliocän erloschen, die letztere vielleicht erst in historischer Zeit. Es mag sein, daß der irische Riesenhirsch durch die ausrottende Tätigkeit des Menschen sein Ende fand, aber auch dann ist dieses Ende herbeigeführt oder doch beschleunigt worden durch das ungeheure Geweih, welches seinem Träger die Flucht in die Waldungen unmöglich machte. Unter den Proboscidiern der Vorwelt gibt es manche,

die über die Entwicklung der heutigen Elefanten hinaus gelangt sind. *Elephas primigenius* zeigt dem heutigen *Elephas indicus* gegenüber nicht bloß eine andere Anordnung der Fußwurzelknochen, die eine Weiterentwicklung (alternierende Stellung gegenüber serialer) bedeutet, er zeigt auch eine exzessive Entwicklung der Stoßzähne, die infolge ihrer starken spiralen Krümmung nicht mehr als Waffe gebraucht werden konnten. Auch dann, wenn nicht der Mensch das Mammut ausgerottet hätte, würde diese exzessive Form wohl ebenso aus der Reihe der Lebewesen verschwunden sein, wie früher schon *Elephas Ganesa*. Derartige, enorm entwickelte, hypertrophische Waffen, die schließlich ihren Trägern statt Nutzen Schaden bringen, sind das Resultat einer schädlichen Naturauslese, die ebenso wirkt, wie der Züchter, der gewollte Monstrositäten hervorbringt. Im ersten Anfang handelt es sich um bloße Zierden des männlichen Geschlechtes oder auch um Waffen, die ihm das Übergewicht über seine Nebenbuhler verschaffen. Es ist begreiflich, daß eine Höherzüchtung dieser Eigenschaften zunächst von Vorteil ist, aber die Entwicklung hält nicht still und noch weniger kehrt sie um, sobald die Schädlichkeit der immer mehr und mehr gesteigerten exzessiven Entfaltung hervortritt. Es ist meines Erachtens die Erscheinung einer weit über die Zweckmäßigkeit hinausgehenden und schließlich die Existenz des Individuums nicht nur, sondern der ganzen Art bedrohenden Hypertrophie einzelner Organe, wie wir sie z. B. auch in den enormen säbelförmigen Eckzähnen bei *Machairodus* wahrnehmen, ein unwiderlegliches Argument gegen die teleologische Auffassung der Anpassungs- und Vererbungserscheinungen. Eben dasselbe gilt aber auch für die bis zum Verschwinden oder bis zu funktionsunfähigen Rudimenten gelangte Rückbildung mancher Organe. Gewiß wäre es für flugunfähig gewordene Vögel häufig von Vorteil gewesen, sich den geänderten Bedingungen der Umgebung durch Wiedererlangung der Flugfähigkeit anzupassen; sie vermochten dies aber ebensowenig, als es für einen Walfisch oder eine Sirene möglich wäre, die verloren gegangenen Hinterextremitäten wieder zu entwickeln, die Anpassungen an das Wasser-

leben rückgängig zu machen und ans Land zu steigen, um übermächtigen Feinden zu entgehen.

So wie die Überentwicklung oder die Reduktion und das Verschwinden einzelner Organe kann auch die allgemeine Steigerung der Körpergröße verderblich werden, sobald sie ein gewisses Maß überschreitet. Depéret hat, wie wir gesehen haben (vgl. S. 118) gezeigt, daß die Zunahme der Körpergröße innerhalb der Stammreihen sich als Regel erweist. Bei den Säugetieren kann man diese Regel vielfach bestätigt finden. Die ältesten Mutationen sind sehr klein, die darauf folgenden nehmen allmählich an Größe zu, und die jüngsten sind die größten. Wir sehen die gleiche Erscheinung bei den Stegocephalen, die mit kleinen Formen beginnen und mit den riesigen Labyrinthodonten erlöschen, bei vielen Formenreihen der Dinosaurier, deren Endglieder durchweg kolossale Typen darstellen, bei den Pterosauriern, deren letzte Ausläufer (*Pteranodon*) kolossale Segler sind, während die geologisch älteren Formen nur bescheidene Dimensionen aufweisen. Nun hat schon Darwin, ebenso wie Owen, auf die Schwierigkeit hingewiesen, die sehr große Formen in der Ernährung finden mußten. Merkwürdigerweise sind G. Steinmann und Ch. Depéret, deren Ansichten sonst, was das Problem des Aussterbens anlangt, weit auseinandergehen, in Beziehung auf die von ihnen geleugnete Schädlichkeit ungewöhnlicher Größe einer Meinung (vgl. Seite 47 und Seite 29); ich möchte aber doch glauben, daß die Ansicht Darwins in dieser Frage zu Recht besteht. Übermäßig große Formen, wie sie die Endglieder der Dinosaurierstämme bilden, konnten nur auf sehr großen, eine üppige Vegetation enthaltenden Landflächen gedeihen, und auch dann war jedenfalls die Zahl der Individuen verhältnismäßig klein. Traten Änderungen in den äußeren Bedingungen durch geologische oder klimatische Einwirkungen ein, dann mußten sich dieselben für solche Riesenformen viel fühlbarer machen, als für kleinere Typen, die sich gewiß den geänderten Verhältnissen viel leichter anpassen konnten. Eine Verringerung des kontinentalen Areals, wie sie z. B. zur Zeit der oberen Kreideformation im größten Um-

fange stattfand, mußte zweifellos den Kampf ums Dasein unter den großen Landbewohnern in lebhafter Weise steigern, die manchen Formen um so rascher Untergang bringen mußte, als die Individuenzahl der jeweilig vorhandenen Individuen einer Art keine große sein konnte. Es bedurfte vielleicht aber nicht einmal einer weitgehenden Einschränkung des kontinentalen Areals durch Meeresstransgressionen — eine relativ geringfügige klimatische Änderung, welche eine Verringerung der Nahrung der pflanzenfressenden Tiere herbeiführte, mußte ebenfalls zunächst diese, dann aber auch durch Reduktion der Beutetiere die fleischfressenden Formen in hohem Grade in ihrer Existenz gefährden. Es scheint mir auch nicht unmöglich, daß das Erlöschen der riesigen, landbewohnenden Dinosaurier einer durchgreifenden Änderung des Pflanzenkleides der Erde, wie sie in dem Emporkommen der Dicotyledonen gegeben ist, zugeschrieben werden könnte. Daß später, zur Tertiärzeit, die Umgestaltung der pflanzlichen Nahrung durch die starke Entfaltung der Gramineen eine parallele Umwandlung der meisten Huftierstämme verursachte, hat ja Kowalewsky in hohem Grade wahrscheinlich gemacht. Bei solchen Vorgängen spielt die Möglichkeit, sich den geänderten Verhältnissen anzupassen, zweifellos die Hauptrolle. Die Entwicklung ist nicht umkehrbar, die riesigen, hoch differenzierten Dinosaurier konnten sich nicht wieder in kleine, wenig spezialisierte und mit jeder Nahrung Vorlieb nehmende Formen umwandeln; sie starben aus, gradeso, wie später im Laufe der Tertiärformation zahlreiche große, hoch spezialisierte Säugetierformen erloschen sind. G. Steinmann hat allerdings die gegenteilige Ansicht vertreten. Er leugnet, daß übermäßige Größe für die betreffenden Formen eine Gefahr bedeute, er stellt in Abrede, daß die Dinosaurier erloschen seien und behauptet, daß sie noch heute teils („*Avireptilia*“) in Form von Vögeln, teils („*Mammoreptilia*“) in jener von Säugetieren fortleben, er will beweisen, daß *Trichecus* ein Nachkomme von *Dinoceras* sei und *Ichthyosauria*, *Plesiosauria* und *Pythonomorpha* ebenfalls heute noch als Delphine, Pottwale und Bartenwale fortexistieren; ich glaube aber in dem die Ansichten

Steinmanns über die Persistenz der Rassen erörternden Abschnitt zur Genüge gezeigt zu haben, daß diese Ableitungen unmöglich oder doch im höchsten Grade unwahrscheinlich sind.

Es wurde übrigens schon früher (Seite 155) darauf hingewiesen, daß sehr große Tiere bisweilen durch kleine Feinde gefährdet werden können. Dies gilt gerade von den größten jetzt lebenden Landtieren, den Elefanten. Darwin sagt darüber: „Schon ehe der Mensch Ostindien und Afrika bewohnte, muß irgend eine Ursache die fortdauernde Vervielfältigung der dort lebenden Elefantenarten gehemmt haben. Ein sehr fähiger Beurteiler, Falconer, glaubt, daß es gegenwärtig hauptsächlich Insekten sind, die durch beständiges Beunruhigen und Schwächen die raschere Vermehrung der Elefanten hauptsächlich hemmen; dies war auch Bruces Schluß in bezug auf den afrikanischen Elefanten in Abessinien. Es ist gewiß, daß sowohl Insekten, als auch blutsaugende Fledermäuse auf die Ausbreitung der in verschiedenen Teilen Südamerikas eingeführten größeren Säugetiere bestimmend einwirken.“¹⁾ Hier mag hinzugefügt werden, daß in weiten Gegenden Afrikas die Tse-tse-Fliege den Säugetieren verderblich wirkt. Es ist klar, daß man in vielen Fällen die kleinen Feinde gar nicht kennt, welche den großen Tieren gefährlich geworden sind. Mit Recht hat auch Neumayr (vgl. Seite 40) betont, daß wir von zahlreichen ausgestorbenen Formen früherer Formationen die biologischen Verhältnisse so wenig kennen, daß wir nicht im stande sind, zu sagen, welchen Formen sie im Kampfe ums Dasein unterlegen sein mögen, obwohl uns die Reste derselben vielleicht in Menge in den betreffenden Schichten vorliegen. Auch heute noch müssen wir die Berechtigung des nachstehend wiedergegebenen Ausspruches Darwins über das Aussterben voll und ganz anerkennen. Er sagt: „Das Erlöschen darf uns nicht wundernehmen; wenn uns etwas wundern müßte, so sollte es vielmehr unsere einen Augenblick lang genährte Anmaßung sein, die vielen verwickelten Be-

¹⁾ Ch. Darwin: Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe ums Dasein. Deutsche Ausgabe von J. V. Carus, 6. Aufl., Stuttgart 1876, S. 406.

dingungen zu begreifen, von welchen das Dasein einer jeden Spezies abhängig ist. Wenn wir einen Augenblick vergessen, daß jede Art außerordentlich zuzunehmen strebt und irgend eine, wenn auch nur selten von uns wahrgenommene Gegenwirkung immer in Tätigkeit ist, so muß uns der ganze Haushalt der Natur allerdings dunkel erscheinen. Nur wenn wir genau anzugeben wüßten, warum diese Art reicher an Individuen als jene gewesen ist, warum diese und nicht eine andere in einer gegebenen Gegend naturalisiert werden kann, dann und nicht eher als dann hätten wir Ursache, uns zu wundern, warum wir uns von dem Erlöschen dieser oder jener einzelnen Spezies oder Artengruppe keine Rechenschaft zu geben im stande sind.“¹⁾)

Wenn wir aber auch nicht im stande sind — und auch wohl nie im stande sein werden — in allen einzelnen Fällen die Ursache des Aussterbens mit Bestimmtheit zu erkennen, so muß doch zugegeben werden, daß Depéret mit Recht behauptete, daß der Mechanismus des Aussterbens im allgemeinen immer klarer hervortrete. Abgesehen von anderen Faktoren spielt dabei die Beschränkung der Anpassungsfähigkeit zweifellos eine sehr wichtige Rolle, denn die äußeren, die Existenz der Lebewesen bedrohenden Verhältnisse, die geologischen und klimatischen Veränderungen und der Kampf ums Dasein mit der organischen Mitwelt könnten für sich nie das Erlöschen von Formen herbeiführen, sobald denselben wirklich, wie Haeckel meint, eine unbegrenzte Variabilität und Anpassungsfähigkeit innewohnen würde. Da dies aber, wie wir gesehen haben, keineswegs der Fall ist, sondern wie Cope und Rosa überwiegend dargetan haben, die Variabilität eine beschränkte ist, müssen die allzusehr spezialisierten Formen, deren Anpassungsfähigkeit schließlich vollkommen aufgehoben ist und die daher nicht im stande sind, geänderten Lebensbedingungen Widerstand zu leisten, zu Grunde gehen. Mit Recht sagt daher Emery: „Die Naturauslese ist das Gericht letzter Instanz in der Evolution der Organismen. Sie trifft ihre Wahl erst, wenn die Parteien vor

¹⁾ Ch. Darwin, a. a. O., S. 408.

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 Naturauslese fehlerhafte Organismen nur dann vernichten, wenn ihre Fehler wirklich so groß sind, daß sie für ihren Träger schädlich werden.“¹⁾ Wie schon an früherer Stelle hervorgehoben wurde (siehe Seite 79), ist das Aussterben der inadaptiven Formen ebenso wie der individuelle Tod eine mit der Entwicklung der höheren Formen der Lebewesen notwendig zusammenhängende Erscheinung.

¹⁾ C. Emery: Gedanken zur Deszendenz- und Vererbungstheorie, Biologisches Zentralblatt, Bd. XIII. 1893.