

Palaeontologie und Descendenztheorie.

Von

Rudolf Hoernes.

Francis Darwin erörtert in der Einleitung der Herausgabe zweier früher nicht veröffentlichter, in den Jahren 1842 und 1844 verfaßter Essays seines Vaters die Frage, welche Anregungen Darwins Gedanken zuerst in der Richtung des Entwicklungsgedankens beeinflussten. Er bemerkt: „Bei seiner Abfahrt im Jahre 1831 überreichte ihm Henslow den ersten Band der *Principles of geology* von Lyell, der gerade erschienen war, mit der Mahnung, nicht an das zu glauben, was in dem Buche zu lesen stünde. Er glaubte indessen dennoch daran und sicher ist, daß — wie auch Huxley sehr entschieden betont hat — die Lehre von der Veränderung der Erdrinde durch gleichmäßig fortwirkende Ursachen auf die Biologie angewandt, notwendig zur Entwicklungslehre hinführen muß.“ Francis Darwin beruft sich dann auf einige im Notizbuch seines Vaters verzeichnete Gedankengänge, um zu zeigen, daß dieser zumal durch die Lyell'sche Geologie, die Verneinung der Katastrophenlehre und die Annahme der Persistenz des Lebens beeinflusst wurde, als er bestrebt war, in der Entstehung der Arten einen wissenschaftlich ebenso verständlichen Vorgang zu erblicken, wie es die Entstehung von Individuen ist. Francis Darwin verweist aber auch auf seines Vaters Darlegungen in dessen Autobiographie, welche die Beeinflussung durch geologische und palaeontologische Tatsachen während der Reise um die Erde klar erkennen lassen. Es ist nicht unwichtig, hieran zu erinnern, da vor nicht langer Zeit ein Wiener Professor der Palaeontologie, Dr. Karl Diener, in einem Vortrag, in welchem er sich bemühte, die von so vielen Autoren als beweiskräftig für die Descendenzlehre angeführten palaeontologischen Tatsachen in Frage zu stellen und schließlich zu dem

Ergebnis kam, die Umprägung der Faunen auf mystische Ursachen zurückzuführen, unter anderem auch die Behauptung aufstellte, daß die Evolutionslehre nicht aus historischen Erfahrungen erwachsen sei. Ihre Vorkämpfer, Lamarck, Geoffroy St. Hilaire und Darwin hätten sie auf biologische Grundlagen gestützt, denn das damals bekannte palaeontologische Material sei viel zu dürftig gewesen, um eine solche abzugeben; die Vorläufer Darwins hätten gerade in dem Begründer der modernen Palaeontologie, in Cuvier, ihren entschiedenen Gegner gefunden und gegen ihn keinen Erfolg erzielen können, vielmehr sei unter dem Einfluß von A. d'Orbigny die Lehre von den aufeinanderfolgenden Neuschöpfungen und katastrophalen Vernichtungen der Faunen einer jeden einzelnen geologischen Epoche zu allgemeiner Anerkennung gelangt. Diese Behauptung ist keineswegs richtig. In Deutschland konnte sich die Katastrophenlehre nie so vollständig einbürgern wie in Frankreich, sie fand auch in K. E. A. v. Hoff vor Lyell einen Gegner, dessen Verdienste freilich nur von wenigen seiner Zeitgenossen vollkommen gewürdigt wurden. Unter diesen wenigen verdient an erster Stelle Goethe genannt zu werden, der die Katastrophenlehre als die verdammte Polterkammer der Welterschöpfung verfluchte. Als ein weiterer Gegner der Katastrophenlehre ist H. G. Bronn zu nennen, von dem K. A. v. Zittel sagt, daß er mit bewunderungswürdiger Gelehrsamkeit die Hypothese von einer wiederholten totalen Vernichtung und einer darauffolgenden Neuschöpfung der gesamten organischen Welt zu widerlegen suchte. Sich selbst widersprechend sagt Diener: Wäre die Katastrophentheorie nicht durch die sorgfältigen Untersuchungen Bronns über die wechselseitige Verkettung der Faunen der verschiedenen Epochen der Erdgeschichte überwunden worden, als Darwins Entstehung der Arten erschien, so wäre der Sieg der Evolutionslehre wohl kaum so rasch und in so entscheidender Weise erfolgt. Ich möchte hinzufügen, daß Bronn, der in seinen Werken zwar die Katastrophenlehre bekämpfte aber an der Selbständigkeit der Arten festhielt und die Aufeinanderfolge der Organismen in den früheren Erdperioden der planvollen, tiefsinnigen Tätigkeit eines allmächtigen Schöpfers oder einer planmäßig handelnden, selbst-

bewußten Schöpfungskraft zuschrieb, der erste war, der Darwins Werk über die Entstehung der Arten in die deutsche Sprache übersetzte, damit bekundend, daß die Palaeontologie der neuen Theorie die größte Bedeutung zuerkennen müsse. Davon schweigt Diener, hingegen hält er es für notwendig, daran zu erinnern, daß Darwin gerade von Seite hervorragender zeitgenössischer Geologen und Palaeontologen, wie Murchison, Agassiz und Barrande besonders ernstem Widerstand erfahren habe. Er erörtert dann, daß Zoologie, Embryologie und vergleichende Anatomie die Frage nach dem Entwicklungsgang des Tierreiches durch Untersuchung der heute noch lebenden Formen zu lösen versucht hätten, ehe die Träger jener Entwicklung, deren Reste uns in den Versteinerungen vorliegen, genauer bekannt waren und macht daraus jenen biologischen Wissenschaften einen harten Vorwurf: „Sie haben die Stammbäume rekonstruiert und in die Lücken Verbindungsglieder eingeschoben, ohne auf die historische Urkunde für den Werdegang des Lebens Rücksicht zu nehmen. Ihren schärfsten Ausdruck hat diese, sich von den Grundsätzen einer induktiven Forschung immer weiter entfernende Richtung in den Schriften Haeckels gefunden, in dessen Stammbäumen wir auf Schritt und Tritt Phantasiegeschöpfen begegnen, für deren Existenz das fossile Material aus den erloschenen Faunen keine Anhaltspunkte bietet.“ Es scheint mir fast überflüssig, demgegenüber daran zu erinnern, daß gegen die „Phantasiegeschöpfe“ in Haeckels Stammbäumen zumeist von den Gegnern der Descendenztheorie Einwendungen erhoben wurden, welche in dem Don Quixote'schen Windmühlenkampf gegen die hypothetischen Stammformen und Bindeglieder die Abstammungslehre selbst vernichten zu können glaubten, — mit Unrecht, da ja die angefeindeten Stammbäume nur den Wert von Arbeitshypothesen hatten, deren Richtigkeit in jedem einzelnen Fall erst an der Hand der Tatsachen zu überprüfen war. Ich möchte aber hervorheben, daß die geforderten hypothetischen Bindeglieder in manchen Fällen doch nachgewiesen werden konnten, wie dies zumal in dem am lebhaftesten umstrittenen Fall der Abstammung des Menschen von niedrigeren tierischen Vorfahren tatsächlich erfolgte.

Verhältnismäßig spät ist nach Diener neben den älteren biologischen Wissenschaften die Palaeontologie auf den Plan getreten, um den ihr gebührenden Platz bei dem Ausbau der Evolutionslehre einzunehmen. Er nennt Neumayr, Kowalewsky, Cope und Gaudry als diejenigen, denen als erste das Aufzeigen wirklicher, aus dem fossilen Material erkennbarer Entwicklungsgänge zu danken wäre. Hier ist wohl die Frage erlaubt, weshalb nicht auch noch andere, die gleichzeitig oder selbst, wie z. B. F. Hilgendorf, noch früher die Umgestaltung der Lebewesen der Vorwelt an realen Beispielen erörterten, Erwähnung fanden; weshalb nicht neben E. Cope auch sein Landsmann O. Marsh genannt wurde oder, um einen noch näherliegenden Fall anzuführen, weshalb Diener nicht seines unmittelbaren Vorgängers an der palaeontologischen Lehrkanzel der Wiener Universität, Wilhelm Waagens, gedachte, dem wir die Einführung des für die Anwendung der Descendenzlehre auf die Palaeontologie so wichtigen Begriffes der Mutation zur Bezeichnung der kleinsten Veränderungen der Formen in aufeinanderfolgenden Schichten verdanken.

Die palaeontologische Forschung hat gerade in ihrer Anwendung auf descendenztheoretische Untersuchung mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen. Dies ist auch von anderen Autoren, die sich vor Diener mit der Erörterung der Beziehungen zwischen Palaeontologie und Abstammungslehre beschäftigten, wie K. A. v. Zittel und E. Koken, oder erst in neuester Zeit darüber schrieben, wie E. Dacqué und O. Abel, voll und ganz anerkannt worden. Keiner dieser Autoren ist aber wie Diener, der die Schwierigkeiten zu übertreiben sucht, zu dem Endergebnis gekommen, daß wir ebensowenig über die Ursachen gleichzeitiger Umprägung ganzer Faunen und Floren wissen, wie über die wirkliche Vorfahrenreihe großer und zahlreicher Abteilungen des Tier- und Pflanzenreiches. Nach Diener wäre es sogar zweifelhaft, ob eine solche Umprägung ausschließlich unter dem Einflusse jener Kräfte zustande gekommen wäre, die wir heute noch in der Natur wirksam sehen, und der tiefgreifende Unterschied in den Lehren d'Orbignys und der Schule Darwins hätte im Lichte der modernen Palaeontologie viel von seiner ursprünglichen Bedeutung verloren. Der Aus-

spruch Dieners: „Ob wir von Neuschöpfungen oder von Umprägungen der Faunen sprechen, in beiden Fällen formulieren wir biologische Erscheinungen, die uns in ihrem Wesen dunkel sind und deren Erklärung auf mechanischem Wege unser Kausalitätsbedürfnis nicht zu befriedigen vermag“, kennzeichnet wohl am besten den wesentlichen Unterschied zwischen der Auffassung des Problems durch Diener und die obengenannten Autoren. Auch Ch. Depéret und G. Steinmann, soweit auch sonst ihre Meinungen in palaeontologischen und descendenztheoretischen Fragen auseinandergehen, stimmen in diesem wesentlichen Punkte mit Diener nicht überein. Wir müßten in den vom Keplerbund und von der Leo-Gesellschaft herausgegebenen Schriften Umschau halten, um ähnliche Aussprüche zu finden.

Die großen Schwierigkeiten, welche descendenztheoretischen Untersuchungen auf palaeontologischem Gebiete entgegenstehen und vor allem in der bruchstückweisen und unvollkommenen Überlieferung des Materiales zu suchen sind, haben naturgemäß zu mannigfachen und zum Teil sehr widerspruchsvollen Äußerungen einzelner Forscher über die Lückenhaftigkeit der palaeontologischen Überlieferung, über die Persistenz und das Aussterben der einzelnen Arten und größeren Gruppen, über Ahnen und Stufenreihen, über polyphyletische und monophyletische Gruppen, über die Wertung von Konvergenzerscheinungen, über Embryonalformen, Kollektivtypen und Bindeglieder geführt. Von niemandem sind diese Widersprüche so eifrig verfolgt und ausgenützt worden als von den Jesuiten. Ich möchte mich diesbezüglich auf die Anführung eines einzigen Beispielen beschränken und an die Ausnützung der unvorsichtigen Äußerung W. Brancas über das erste Erscheinen des Menschen als eines ahnenlosen Parvenüs durch E. Wassmann erinnern, welche zur Folge hatte, daß Branca als Kronzeuge für die übernatürliche Schöpfung des Menschen angeführt wurde und gezwungen war, sich dagegen in wiederholten Veröffentlichungen zu verwahren.

Wer die Beziehungen zwischen Abstammungslehre und Palaeontologie richtig beurteilen will, der muß sich vor allem Rechenschaft geben über die Mängel, die dem palaeontologischen

Material anhaften, über die fast ausschließlich auf widerstandsfähige Hartteile beschränkte, zumeist bruchstückweise Erhaltung der Überreste sowie über die durch die chorologische Gliederung der Sedimente und die stete Verschiebung der Bildungsverhältnisse verursachte Unmöglichkeit, an irgend einem Orte der Erde in unmittelbar übereinanderfolgenden Schichten die ganzen Entwicklungsreihen des Tier- und Pflanzenreiches ohne Schwierigkeit verfolgen zu können.

Er muß in Betracht ziehen die hochgradigen Veränderungen, welche Gesteinsschichten und die in denselben eingebetteten Fossilreste oft bis zur vollkommenen Unkenntlichkeit derselben erlitten haben und sich klar darüber sein, daß die ältesten Organismen uns überhaupt nicht in deutlichen Resten vorliegen, die Palaeontologie sich daher an der Aufhellung der ersten Verzweigungen der Stammesgeschichte der Lebewesen gar nicht beteiligen kann. Er muß berücksichtigen, daß auch die Überreste der späteren Lebewesen uns zumeist so unvollkommen und bruchstückweise überliefert sind, daß man vielfachen Irrtümern ausgesetzt ist bei dem Versuche, die morphologischen und biologischen Verhältnisse dieser Formen festzustellen.

So hielt man einst die Rhizome der Lepidophyten der Steinkohlenformation für besondere Pflanzen, die unter dem Namen *Stigmaria* beschrieben wurden, da man die fleischigen, im fossilen Zustande meist flachgedrückten Appendices dieser Rhizome für Blätter hielt. Von der Gestalt des *Iguanodon* machte man sich lange eine ganz falsche Vorstellung, da man wegen der entfernten Ähnlichkeit der Zähne mit jenen des heutigen *Leguans* meinte, daß sie von Tieren herrührten, die auch sonst den Eidechsen glichen, vom *Dinothierium* glaubte man, daß es in die Verwandtschaft der Sirenen gehöre und gleich diesen im Wasser gelebt habe, ebenso wurde der Flugsaurier *Pterodactylus* als Schwimmtier rekonstruiert, weil man die Vorderextremität mit dem enorm verlängerten Flugfinger für eine Flosse hielt. Die aus dem Eocän von Alabama stammenden Überreste mehrerer Individuen des Zahnwales *Zeuglodon* vereinigte A. Koch zu dem Skelett einer Seeschlange von ungeheurer Länge, die er *Hydrarchos* nannte. Heute lächeln wir über diese Dinge ebenso wie über die be-

kannte Abbildung des *Monoceros* in der *Protogaea* von Leibniz, welche ein im Beisein des Magdeburger Bürgermeisters O. Guericke ausgegrabenes Skelett eines Mammuts darstellen soll, dem ein Stoßzahn als Stirnhorn angefügt wurde; wir sind aber heute auch noch über die richtige Rekonstruktion recht vollständig überlieferter, riesiger Dinosaurier nicht im reinen, wie die verschiedene Aufstellung der betreffenden Skelette in den Museen lehrt.

Es mag daran erinnert sein, daß man vor nicht langer Zeit anorganische Bildungen sehr alter Schichten teils, wie die Kalk-Serpentinknollen im laurentischen Gneis, als Tierreste (*Eozoon*), teils, wie die Fältelungen im kambrischen Schiefer Irlands, als Pflanzenabdrücke (*Oldhamia*) gedeutet hat, daß Kriechspuren von mannigfachen Tieren, Wurmgänge u. dgl. von zahlreichen Phytopalaeontologen als Algen beschrieben wurden, bis Nathorst ihre wahre Natur nachwies, und umgekehrt auch Pflanzenreste, wie die den heutigen Cymopolien verwandten Gyroporellen und Dactyloporen lange Zeit für Tierreste (Foraminiferen) gehalten wurden. Solche Irrtümer müssen uns vorsichtig machen.

Eine weitere große Schwierigkeit liegt für die palaeontologische Forschung gerade dann, wenn sie descendenztheoretische Ziele verfolgt, in den Konvergenzerscheinungen, die häufig bei verschiedenen Stämmen des Tier- und Pflanzenreichs durch eine weitgehende Ähnlichkeit einzelner Organe oder selbst der gesamten Erscheinung herbeigeführt werden kann, sodaß wahre Stammesverwandtschaft vorgetäuscht wird. Gewisse, den sessilen Cirripediern angehörige Kruster (*Pyrgoma*) gleichen in ihrer Schalengestaltung den Hippuriten so sehr, daß Kramberger-Gorjanovic eine solche Form (*Ceratoconcha costata*) als einen tertiären Rudisten beschrieben hat. Die fremdartigen, ebenfalls einer Rudistenschale nicht unähnlichen Schalen der palaeozoischen Gattung *Richthofenia* Kayser wurden zuerst von de Koninek als Acephalen (*Anomia*) beschrieben, dann von Lindström und Kayser für eine rugose Koralle, ähnlich der deckeltragenden *Calceola* erklärt, bis W. Waagen ihre Brachiopodennatur nachwies. G. Steinmann hat sich durch solche, oft recht auffallende

Ähnlichkeiten veranlaßt gesehen, die Stammesverwandtschaft von Sigillarien und Kakteen, von Ichthyosauriern und Delphinen anzunehmen und zahlreiche andere dergleichen Verbindungen aufzustellen, welche lediglich auf äußerlichen Ähnlichkeiten beruhen.

Trotz all dieser und noch manch anderer Schwierigkeiten ist es der Palaeontologie möglich gewesen, auch ihrerseits wesentliche Beiträge zur Ausgestaltung der Descendenzlehre zu liefern. Dies war vor allem dadurch möglich, daß es in vielen Fällen gelang, größere und kleinere „Formenreihen“ als wahre Ahnenreihen durch unmittelbare Verfolgung der kleinsten Veränderungen oder „Mutationen“ eines und desselben Stammes in übereinanderfolgenden Schichten festzustellen. Ausgezeichnete Beispiele dafür geben die von Hilgendorf festgestellten, allmählichen Umwandlungen der *Planorbis multiformis* in den Süßwasserkalken von Steinheim, die von Neumayr und Penecke untersuchten Formenreihen der Viviparen und Unionen in den Paludinenschichten Slavoniens, die zahlreichen, von so vielen Forschern aufgedeckten Formenreihen von Ammoniten und zumal von Säugtieren. Kowalewsky konnte auf Grund des lückenhaften europäischen Materiales an tertiären Huftier-Resten die Abstammungsverhältnisse derselben allerdings nur in hypothetischer Weise aufklären. Den amerikanischen Forschern ist dies auf Grund der ihnen dort zu Gebote stehenden viel vollständigeren und zahlreicheren Überreste in weitaus befriedigenderer Art möglich geworden, wie zumal der von Marsh aufgestellte Stammbaum des Pferdes lehrt, der so oft als „Paradepferd des Darwinismus“ bezeichnet wird, obwohl die Dinge gerade in der Entwicklung des Pferdes nicht so klar und einfach liegen, wie dies oft dargestellt wird, was Depéret mit Recht tadelt. Depéret wendet sich auch gegen die von A. Gaudry in allzu sanguinischer Weise aufgestellten „Verkettungen des Tierreiches“, die in manchen Fällen allerdings verfehlt sind, in anderen aber doch die Descendenzverhältnisse größerer und kleinerer Gruppen verständlich machen, wenn wir auch nicht behaupten können, daß jedes Glied einer solchen Reihe — „Stufenreihe“ nennt sie O. Abel in treffender Weise — der unmittel-

bare, tatsächliche Vorfahre des nächstfolgenden war. Solche Stufenreihen stellen wohl die meisten Haeckel'schen Stammbäume dar, und sie wären nie Gegenstand so erbitterter Angriffe geworden, wenn man ihnen keinen höheren Wert beigelegt und sich verpflichtet gefühlt hätte, die „Phantasiegeschöpfe“ zu bekämpfen. Wir sehen aber, daß jedesmal, wenn sich der palaeontologischen Forschung ein neues Gebiet erschließt, wie vor wenig Jahren die an Säugetierresten so reichen alttertiären Gebiete Ägyptens, wesentliche Lücken in den hypothetischen Stammbäumen gefüllt werden oder ganz neues Licht auf die Abstammung von Formen geworfen wird, deren Herkunft früher vollkommen dunkel war. So sind aus den alttertiären Ablagerungen Ägyptens Reste alter Zahnwale bekannt geworden, die sich nahe an die landbewohnenden Urraubtiere (*Creodontia*) anschließen und die Abstammung der Wale von landbewohnenden Säugetieren nachweisen, ebenso enthält das ägyptische Alttertiär Reste von Stammformen der Sireniden, ferner solche von Proboscidiern, wie *Moeritherium* und *Palaeomastodon*, und selbst ein Bindeglied zwischen den anthropomorphen Affen und der Stammreihe der Menschen ist in dem kleinen *Propliopithecus Haeckeli* Schlosser daselbst nachgewiesen worden.

Die oben angeführten Formenreihen geben ein Beispiel der langsamen, schrittweisen Entwicklung, an welcher es möglich ist, manche Regeln derselben, wie z. B. jene der Größenzunahme und der allmählichen Ausgestaltung von Angriffs- und Verteidigungswaffen festzustellen. Man sieht, daß auf diesem Wege manche Formenreihen schließlich zu exzessiver Entwicklung gelangen, die unter Umständen das Aussterben von Formen herbeigeführt haben, die anscheinend durch ihre Größe und Stärke sowie durch ihre Angriffs- und Verteidigungswaffen besonders geeignet waren, den Kampf ums Dasein siegreich zu bestehen. Man muß sich aber gegenwärtig halten, daß übergroße Formen auch sehr reichliche Nahrung verlangten und unter geänderten Lebensbedingungen sich denselben schwer oder garnicht anpassen konnten. Man hat oft das Ausstreben der riesigen landbewohnenden Dinosaurier des Mesozoikums als eine schwer erklärbare Tatsache hingestellt und noch vor

kurzer Zeit hat G. Steinmann darauf hingewiesen, daß sie nicht im Kampf ums Dasein mit den Säugetieren unterlegen sein konnten, da ja die Säugetiere, die als ihre Zeitgenossen auftraten, viel zu klein und schwach waren, um die gewaltigen Reptilien zu verdrängen. Noch unwahrscheinlicher und geradezu unvereinbar mit dem, was wir von dem anatomischen Bau der betreffenden Formen wissen, ist freilich die Hypothese Steinmanns, der in den Dinosauriern teils „Avireptilia“ teils „Mammoreptilia“ erkennen will, von denen die ersteren in den Vögeln, die letzteren in den Säugern fortleben sollen. Ungleich wahrscheinlicher ist es, daß die riesigen Dinosaurier gerade wegen ihrer Größe den Untergang fanden, sei es durch Einengung des Gebietes, in welchem die großen Pflanzenfresser nicht mehr genügend Nahrung finden konnten, sei es durch klimatische Änderungen, welche den Pflanzenwuchs in einer Weise beeinflussten, daß er nicht mehr das nötige Quantum an Nahrung für die riesigen Pflanzenfresser darbot, sodaß zunächst diese, dann aber auch die großen Fleischfresser aussterben mußten. Auch bei Säugetieren mußte die exzessive Entwicklung der Angriffs- oder Verteidigungswaffen, wie wir sie bei *Machairodus (Smilodon) neogaeus*, bei *Elephas Ganesa* und *Elephas Columbi*, bei *Cervus Sedgwicki* und *Cervus megaceros* sehen, schließlich ihren Trägern verderblich werden.

Für den Gegensatz der allmählichen schrittweisen Entwicklung, für die sprunghafte oder explosive Entfaltung, die freilich palaeontologisch viel schwieriger festzustellen ist, macht Deperét außer einigen Ammoniten-Gruppen zwei Beispiele namhaft: Die Entfaltung der Kammuscheln (*Pectinidae*) und jene der Seeigelfamilie der *Clypeastridae* im mittleren Tertiär. Ich möchte als ein weiteres Beispiel die plötzliche, reiche Entfaltung der Gasteropodengruppe der *Toxoglossa* (Pfeilzüngler) nennen, deren Familien (*Conidae* und *Pleurotomidae*) in den Ablagerungen der zweiten miozänen Mediterranstufe Sueß' oder des „Vindobonien“ Depérets plötzlich einen ungemein großen Formenreichtum entwickeln. Diese sprunghafte Entwicklung oder Saltation hat man auch oft zur Erklärung der Tatsache hervorziehen wollen, daß neue

Stämme anscheinend unvermittelt auftreten, ohne daß es möglich wäre, ihre Vorfahren nachzuweisen. Bei solchen Annahmen muß man indessen vorsichtig sein, da die Erweiterung der Kenntnis palaeontologischen Materiales oft den Nachweis erbringt, daß die langsame Entwicklung in einem anderen Gebiete erfolgte. Die Proboscidier *Mastodon* und *Dinotherium* erscheinen unvermittelt im europäischen Miocän — ihre Vorfahren konnten erst spät, wie oben angeführt, im ägyptischen Altertär nachgewiesen werden. Die Vorfahren der *Camelidae*, die in der alten Welt unvermittelt auftreten, finden sich in Amerika, und es unterliegt keinem Zweifel, daß in manchen Fällen, in welchen uns derzeit die Ahnen einer Gruppe noch unbekannt sind und wir deshalb geneigt sein könnten, an eine sehr rasche Entwicklung derselben durch Saltation zu glauben, wobei die wenigen Bindeglieder leicht unserer Aufmerksamkeit entgehen konnten, diese Ahnen, die eine langsame, schrittweise Umformung durchgemacht haben, in einem noch ununtersuchten Gebiet zu suchen sind.

Die Embryologie liefert bekanntlich der Descendenzlehre eine der wesentlichsten Stützen durch das sogenannte biogenetische Grundgesetz, die Regel, daß Ontogenie und Phylogenie übereinstimmende Entwicklungsstadien aufweisen. Freilich ist die ontogenetische Ausgestaltung oft abgekürzt oder durch abweichende Erscheinungen gekennzeichnet (*Kaenogenese*), aber in sehr vielen Fällen kann doch aus den im Embryonalleben durchlaufenen Stadien ein Schluß auf die Phylogenie der betreffenden Form abgeleitet werden. Das ist nun auch auf dem Gebiete der Palaeontologie möglich. Bricht man die äußeren Umgänge einer Ammonitenschale weg, so zeigen die inneren oft ganz andere Verzierungen, welche deutlich an die Vorfahren erinnern, aus welchen die jüngere Form hervorgegangen ist. Wenn man die innersten Kerne solcher Schalen untersucht, so findet man, wie *W. Branca* durch überaus eingehende und mühevollen Untersuchungen gezeigt hat, daß die individuelle Entwicklung des Ammonitengehäuses in klarer Weise die Ausgestaltung desselben in der Reihe der Vorfahren wiederholt. Der *Sipho*, der ursprünglich an der Innenseite lag und eine nach rückwärts gekehrte Düte aufwies, geht durch die mediane

Lage an die Außenseite des Gehäuses, seine Düte erstreckt sich in einem gewissen Stadium sowohl nach vorwärts als auch nach rückwärts, schließlich, wie bei allen ausgebildeten Ammoniten, nur nach vorn. Die ursprünglich einfache Anheftungsline der Kammerscheidewände an das äußere Gehäuse erfährt eine schrittweise Umgestaltung zur derjenigen des erwachsenen Individuums, wobei ganz ähnliche Stadien in der Entwicklung der Lobenlinie durchlaufen werden wie in der Phylogenie der betreffenden Formen. Man kann aber bei den Ammoniten auch regressive Erscheinungen in der Ausgestaltung der Lobenlinie beobachten wie bei den sogenannten Kreideceratiten, welche mehreren verschiedenen Reihen angehören, die eine atavistische Vereinfachung der Lobenlinie entwickeln.

Von ganz besonderem Interesse unter den mannigfaltigen descendenztheoretischen Untersuchungen auf palaeontologischem Gebiete ist die Verfolgung der allmählichen Rückbildung gewisser Organe. O. Abel hat beispielsweise die allmähliche Reduktion der bei den Sireniden geradeso wie bei den Walen für die Fortbewegung im Wasser überflüssig gewordenen Hinterextremitäten und des ganzen Beckengürtels Schritt für Schritt von den alttertiären Stammformen bis zu den Überbleibseln bei den lebenden Arten (*Manatus* und *Halicore*) verfolgt ebenso die schrittweise Rückbildung der Bezahnung bei der Gruppe der Pottwale, von dem noch gleichstarke Bewaffnung des Zwischen-, Ober- und Unterkiefer aufweisenden *Scaldicetus* über *Protophyseter*, bei dem der Zwischenkiefer nur mehr Spuren von Zahnalveolen zeigt, zu dem rezenten *Physeter*, dessen Oberkiefer ebenso wie der Zwischenkiefer vollkommen zahnlos geworden ist. An diesen Regressionserscheinungen zeigt sich die von Dollo aufgestellte Regel der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung in klarster Weise. Ein unwandelbares Gesetz stellt diese Nichtumkehrbarkeit allerdings nicht dar, wie sich ja schon aus dem oben angeführten Beispiele der atavistischen Formengruppen der Kreideceratiten ergibt. Auch die anderen „palaeontologischen Gesetze“, die Depéret aufgestellt hat, von denen er aber selbst bemerkt, daß sie nicht den unwandelbaren Gesetzen der Physik gleichgeachtet werden dürfen, unterliegen Ausnahmen,

Das oben erwähnte Gesetz der Größenzunahme innerhalb der Entwicklungsreihen findet z. B. eine bemerkenswerte Ausnahme in den zum Teile verkümmerten, kleinen Nachkommen stattlicher Gasteropodenformen der zweiten miocänen Mediterranstufe, welche in den sarmatischen Ablagerungen geringere Schalendimensionen und schwächere Verzierung aufweisen, wie *Murex sublavatus*, *Pleurotoma Sotteri* und *Pleurotoma Doderleini*, wohl nur deshalb, weil diesen Formen der wechselnde Salzgehalt des sarmatischen Binnenmeeres unzuträglich war. Es gibt aber ganze, formenreiche Faunen, wie z. B. jene von St. Cassian in der oberen Trias, die sich durch auffallende Kleinheit fast aller Gehäuse, ob sie nun von Brachiopoden, Acephalen, Gasteropoden oder Cephalopoden herrühren, auszeichnen und darin von den vorangehenden und nachfolgenden Faunen wesentlich abweichen. Erscheinungen, die wohl nur durch die besonderen chorologischen Verhältnisse der betreffenden Bildungen erklärt werden können.

Besonderes descendenztheoretisches Interesse besitzen jene Überreste, welche von Lebewesen herrühren, die man als Embryonal- und als Kollektiv-Typen bezeichnet hat. Die ersteren entsprechen Jugendzuständen der heute lebenden Nachkommen, die letzteren vereinigen Merkmale heute gesonderter Stämme, auf deren gemeinsame Wurzel sie hinweisen. Es mag genügen, ein paar bezeichnende Beispiele anzuführen. Die heutigen Molukkenkrebse (*Limulus*) durchlaufen ein Embryonalstadium, welches man nicht ganz zutreffend „Trilobitenstadium“ genannt hat, es entspricht dasselbe zumal in der Gliederung des Hinterleibes vollkommen den morphologischen Verhältnissen, welche bei den palaeozoischen Xiphosuren, die jedenfalls als Ahnen der *Limulidae* zu betrachten sind, an erwachsenen Formen festgestellt werden können.

Als eine ausgezeichnete Kollektivtype darf der Urvogel (*Archaeopteryx*) aus dem oberjurassischen lithographischen Kalkschiefer bezeichnet werden, da er Merkmale der Reptilien mit solchen der Vögel vereint; allerdings walten die letzteren so sehr vor, daß man *Archaeopteryx* eben schon als einen echten Vogel betrachten muß. Man hat deshalb ihre Zwischenstellung bestreiten und ihr die Rolle eines Bindegliedes zwischen

Reptilien und Vögel aberkennen wollen. Gewiß mit Unrecht, denn *Archaeopteryx* besitzt eine Anzahl von Merkmalen, welche den späteren Vögeln mangeln, wie den langen Eidechsen-schwanz, um dessentwillen man sie ja auch als Repräsentanten der „*Saururæ*“ allen jüngeren als „*Ornithuræ*“ zusammengefaßten Vögeln gegenübergestellt hat, ferner die krallentragenden Phalangen der Vorderextremität, welche der *Archaeopteryx* ein Aufhängen gestatteten. Die Kiefer sind mit Zähnen bewehrt, was übrigens auch bei Vögeln aus der Kreideformation der Fall ist, die deshalb als *Odontornithes* bezeichnet werden. Dafür fehlen der *Archaeopteryx* manche Einrichtungen des Vogelskelettes, wie die *Processus uncinati* der Rippen, auch Brustbein und Becken sind noch nicht ganz mit jenen der jüngeren Vögel übereinstimmend.

Eine weitere Kollektivtype ist *Pithecanthropus erectus* Dub. von Java, der Gegenstand so vieler Erörterungen sowohl hinsichtlich seines geologischen Alters wie seiner systematischen Stellung geworden ist. Auch jetzt ist, trotzdem die Lagerstätte von Trinil zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung durch umfassende Grabungen gemacht worden ist, die eine große Menge anderer fossiler Reste gefördert haben, die Altersfrage noch nicht vollkommen gelöst. man kann mit demselben Recht die beiden nur sehr fragmentär überlieferten Reste des *Pithecanthropus* für jungpliocän oder für altdiluvial erklären. Seine Rolle als ein (nicht das) Bindeglied zwischen Mensch und Anthropomorphen behält *Pithecanthropus* unter allen Umständen, welcher der von den Zoologen, Anatomen und Prähistorikern ausgesprochenen Meinungen man sich auch anschließen mag. Es ist bezeichnend, daß die meisten Zoologen *Pithecanthropus* für einen tiefstehenden Menschen, die Anatomen für einen hochstehenden Affen, die Prähistoriker aber mit dem Entdecker Dubois selbst für eine Mittelform zwischen beiden erklärten. Die Rolle eines Bindegliedes behält *Pithecanthropus* auch dann, wenn man die (übrigens recht unwahrscheinliche) Hypothese *Branca's* annehmen wollte, nach welcher der Affenmensch von Java ein Bastard zwischen Mensch und Affe, und zwar, wie *Branca* wegen der Größenverhältnisse annimmt, zwischen Gibbonmann und Menschenweib wäre.

Noch ungleich wichtiger als *Pithecanthropus* in seiner Rolle als „missing link“ zwischen Affe und Mensch ist *Propliopithecus Haeckeli* Schlosser aus dem Alttertiär (Oligocän) Ägyptens, wenn uns auch von dieser kleinen, ungefähr Katzengröße erreichenden Form nur ein Unterkiefer vorliegt. Wir erkennen aber in diesem fragmentären Rest einen Affen mit wenig differenziertem Gebiß, aus welchem sich recht wohl einerseits die Stammreihe der Menschen, andererseits jene der Anthropomorphen mit ihrem große Eckzähne aufweisenden und auch in der Gestalt der Backenzähne vom menschlichen Typus abweichenden Gebiß entwickeln konnte, während, wie Adloff ausgeführt hat, weder aus dem hoch differenzierten Gebiß der heutigen Anthropomorphen jenes des Menschen, noch aus dem letzteren das Gebiß der Anthropomorphen sich hätte entwickeln können. *Propliopithecus* ist ebenso wie der noch ältere *Anaptomorphus* aus dem amerikanischen Eocän, in welchem Cope schon vor Jahren die Wurzel der Simiidae gesucht hat, ein sehr gutes Beispiel für Copes Regel der Nichtspezialisierung der Stammformen, das Depéret eines der fruchtbarsten Gesetze der Palaeontologie genannt hat. Nur die wenig differenzierten Formen können die Abzweigungsstellen für neue Stämme darstellen, hoch spezialisierte Formen sind dazu unfähig. G. Steinmann hat allerdings gegen diese Ansicht Verwahrung eingelegt, nach seiner Meinung wäre z. B. ein Elephant ebensowenig oder ebensosehr spezialisiert wie irgend ein anderes Tier, es läßt sich aber bei der Untersuchung beliebiger, sicher beglaubigter Formenreihen stets nachweisen, daß sie ihren Ausgang von wenig spezialisierten Typen genommen haben. Hoch spezialisierte Formen, wie *Elephas*, *Iguanodon*, *Triceratops*, *Ichthyosaurus*, *Plesiosaurus*, *Pteranodon* und zahllose andere, stehen stets am Ende der Entwicklungsreihen, sie bedingen oft das Abreißen und Aussterben derselben, weil sie nicht mehr geeignet sind, sich geänderten Lebensbedingungen anzupassen. In dem von D. Rosa aufgestellten Gesetz der Beschränkung der Variabilität, welches in allgemeiner Fassung auch das Cope'sche von der Nichtspezialisierung mit umfaßt, liegt die wesentliche Erklärung für den Mechanismus des Aussterbens, der im all-

gemeinen, wie Depéret mit Recht hervorhebt, immer klarer zutage tritt, wenn uns auch viele Fälle des Aussterbens deshalb dunkel bleiben müssen, weil wir eben über die biologischen Verhältnisse der Tiere und Pflanzen der Vorwelt nicht genügend unterrichtet sind. D. Rosas Gesetz der Beschränkung der Variabilität liefert aber auch die Erklärung für viele Entwicklungserscheinungen.

Es muß ganz besonders betont werden, daß die Palaeontologen, welche sich mit descendenztheoretischen Untersuchungen beschäftigten, sich durch die Ergebnisse derselben gezwungen sahen, für die im Laufe der geologischen Zeiträume erfolgten Umwandlungen der Lebewesen sowohl darwinistische als lamarckistische Prinzipien anzunehmen, die keineswegs, wie oft behauptet wird, einander ausschließen. Der Neo.-Lamarckismus, der sich gerade auf dem Boden palaeontologischer Erfahrungen entwickelte, ist mit darwinistischen Ansichten recht gut vereinbar, und der Antagonismus zwischen beiden Richtungen, der mit Vorliebe von denjenigen festgehalten wird, die sich vorwiegend oder ausschließlich mit heute noch lebenden Organismen beschäftigen, hat für den Palaeontologen geringere Bedeutung, weil er eben Gelegenheit hat, vielfach Umwandlungsvorgänge zu beobachten, die teils auf dem Boden der Lehren Darwins, teils durch Anwendung lamarckistischer Grundsätze Erklärung finden. Die Entwicklung sekundärer Geschlechtsmerkmale, wie der Geweihe der Hirsche, die bei manchen erloschenen Formen, wie oben erwähnt, zu verderblichen Hypertrophien führte, erfolgte gewiß unter dem unmittelbaren Einfluß der natürlichen Zuchtwahl. Die parallele Entwicklung kräftigerer und stärker verzierter Gehäuse bei den verschiedenen Formenreihen der Viriparen und Unionen der jungtertiären Paludinen-Schichten Slavoniens erfolgte wohl ebenfalls durch Naturauslese, die aber durch äußere Umstände bedingt wurde, da in dem damaligen großen Süßwassersee durch den starken Wellenschlag die dünnchaligen Formen leichter Schaden litten und die mit kräftigeren Gehäusen ausgestatteten Individuen daher öfter in die Lage kamen, sich fortzupflanzen. In anderen Fällen erfolgte die schrittweise Umgestaltung einzelner Organe durch einen mechanischen Reiz,

der auf dieselben stetig ausgeübt wurde. Kowalewsky hat schon vor einem Menschenalter die allmähliche, parallele Umgestaltung des brachyodonten zu einem hypselodonten Gebiß bei verschiedenen Gruppen der tertiären Pflanzenfresser darauf zurückgeführt, daß die härtere Grasnahrung, zu der sich die Tiere allmählich bequemen mußten, auch die allmähliche Umformung der kurzen, zementlosen Backenzähne zu hohen, wurzellosen Pfeilern bedingte, an deren Aufbau Zement in weitgehendem Maße beteiligt ist. Seither ist die Lehre von der Umgestaltung der Zähne durch den beim Kaugeschäft ausgeübten Reiz von den amerikanischen Palaeontologen, zumal von Osborn in umfassender Weise ausgebaut worden. Kowalewsky hatte ferner das Prinzip der Umgestaltung der Huftierextremität durch Reduktion der äußeren Zehen richtig erkannt, da er an den tertiären Formen, trotz des ihm aus den europäischen Ablagerungen nur lückenhaft vorliegenden Materials, die schrittweise Umbildung von mehrzehigen Formen zu solchen mit zwei oder nur einer Zehe verfolgen konnte, womit für die betreffenden Tiere größere Leichtigkeit des Baues und gesteigerte Flüchtigkeit herbeigeführt wurde, damit aber auch die gesteigerte Möglichkeit, den Nachstellungen der Raubtiere zu entgehen. Auch hier trat gewiß Naturauslese ein, da die flüchtigeren Tiere stets seltener erbeutet wurden und mehr Gelegenheit fanden, sich fortzupflanzen. Kowalewsky konnte jedoch auch zwischen einer „adaptiven“ und „inadaptiven“ Reduktion der Huftierextremität unterscheiden, da bei der ersteren die den seitlichen rückgebildeten Zehen entsprechenden Mittelhand- und Mittelfußknochen zu schmalen Rudimenten, den sogenannten Griffelbeinen reduziert wurden, die an den Hand- und Fußwurzelknochen nur kleine Flächen zu ihrer Anlagerung benötigten, also von ihren ursprünglichen Anheftungsstellen immer mehr und mehr verdrängt wurden, während die allein als Träger übrigbleibenden Metacarpalia und Metatarsalia in ausgedehnterer Weise an den Carpalia und Tarsalia Anlage finden konnten und dadurch eine festere Verbindung zwischen Metacarpus und Metatarsus mit Carpus und Tarsus eingeleitet wurde als bei der inadaptiven Reduktion, bei welcher die seitlichen Meta-

carpalia und Metatarsalia zu knotigen Rudimenten einschrumpften, die zähe an ihren ursprünglichen Anlagerungsstellen festhielten. Die dadurch bedingte geringere Festigkeit des Extremitätenbaues scheint für diese inadaptiven Formen verderblich gewesen zu sein, da alle inadaptiven Reihen nur eine kurze Lebensdauer hatten, obwohl sie, wie z. B. Xiphodon an Leichtigkeit des Baues die Rehe und Gazellen vollkommen erreichten. Abel hat mit Recht die Termini getadelt, deren sich Kowalewsky bediente, denn wir haben es bei den inadaptiven Formenreihen ebenso wie bei den adaptiven in gleicher Weise mit Anpassungserscheinungen zu tun, nur erfolgte die Anpassung bei den ersteren Gruppen in un-zweckmäßiger Weise und sie sind deshalb ausnahmslos erloschen, während die zweckmäßig angepaßten zu hoher Blüte gelangten. Auch Huftiere mit wenig reduzierten, plumpen Extremitäten leben unter für sie günstigen Umständen noch heute, wie Rhinoceros und Hippopotamus. Sie machen aber den Eindruck lebender Fossilien und es ist leicht einzusehen, daß sie bei dem Eintreten ungünstiger äußerer Verhältnisse schwerlich imstande sein würden, sich denselben anzupassen und daher ebenso zugrunde gehen würden wie so zahlreiche große Säugetiere der Tertiärzeit, die keineswegs, wie seinerzeit Lamarck annahm und in neuerer Zeit Steinmann behauptete, von dem Menschen vertilgt wurden, da dieser seine Vernichterrolle der Tierwelt, die leider keineswegs in Abrede gestellt werden kann, wohl erst seit dem Eiszeitalter entfaltete.

Gegen die Lehre von der allmählichen Umgestaltung der Lebewesen ist von ihren Gegnern vielfach eingewendet worden, daß es Organismen gibt, wie gewisse hornschalige Brachiopoden (Lingulidae), die schon in uralten palaeozoischen Formationen dieselben morphologischen Verhältnisse aufweisen, wie heute. Man meinte, wenn durch die von Darwin aufgezeigten Einflüsse eine natürliche Höherzüchtung der Lebewesen möglich sei und die von ihm betonten Vorgänge allgemeine Geltung besäßen, wäre nicht einzusehen, weshalb einzelne Stämme von diesen Einflüssen unberührt durch die ungezählten Jahrtausende der Erdgeschichte bei ihren ursprünglichen Einrichtungen verharren sollten. Man vergaß dabei, daß es eben unter

Umständen für die Fortdauer so mancher Stämme ersprießlich sein mußte, die alten morphologischen Eigenschaften unverändert zu bewahren, weil eben jede Veranlassung, sich geänderten Lebensbedingungen anzubequemen fehlte. Wir dürfen uns deshalb nicht wundern, wenn manche Formen, wie z. B. *Lingula* seit dem Kambrium, viele andere, wie *Natica*, *Capulus*, *Rhynchonella* u. s. w., seit dem Silur sich so wenig oder fast gar nicht geändert haben, soweit wir dies nach ihren Gehäusen beurteilen können. In anderen Fällen hat ja die Anpassung an geänderte Lebensbedingungen durch Festheftung oder Parasitismus geradezu eine regressive Entwicklung herbeigeführt, die sich in der Regel auch in jener des Individuums wiederholt, denn es ist z. B. die freie Larvenform eines Cirripediers unstreitig in mancher Hinsicht höher organisiert als das erwachsene, festgeheftete, in einer Schale eingekapselte Tier und in noch höherem Grade gilt das von den meisten parasitären Lebewesen.

Im letzten Abschnitt seines großen Werkes „Das Antlitz der Erde“, welcher das Leben zum Gegenstand hat, erörtert E. Sueß die Bedeutung alter Festlandmassen, die er „Asyle“ nennt, für die Erhaltung uralter Typen. Er bemerkt, daß es auch im Meere ähnliche Asyle geben mag, stellt aber nur für das Festland vier solche große Asyle fest, nämlich: 1. Laurentia (Nordamerika), 2. Angara-Land (Ostsibirien), 3. Gondwana-Land (Indische Halbinsel, Madagaskar, Afrika vom Südrand der Karroo bis zur Sahara und im Osten bis über den Sinai, große Teile von Brasilien und Argentinien), 4. Antarktis (Australien und Patagonien). Diese im Laufe der geologischen Epochen durch Einbrüche vielfach zerstückten alten Festlandmassen haben seit dem Schluß der Karbonzeit keine Faltungen, keine gebirgsbildenden Vorgänge durchgemacht, sie spielen die Rolle von Asylen für Landtiere und Landfloren sowie für die Bewohner der Flüsse. Sueß macht darauf aufmerksam, daß die ältesten Fischtypen, die heute noch fortleben, wie *Ceratodus* in Australien (Antarktis), *Polypterus* und *Protopterus* in Afrika (Ost-Gondwana-Land), *Lepidosiren* in Brasilien (West-Gondwana-Land), *Lepidosteus* in Nordamerika (Laurentia), alle an Asyle gebunden sind. Die Aus-

führungen von E. Sueß in diesem letzten Abschnitt seines großen Werkes, in welchem er die Entwicklung des lebendigen Kleides der Erde, der „Biosphäre“ des Planeten, im Zusammenhang mit den geologischen Veränderungen betrachtet, sind von einem entschiedenen Gegner der Descendenzlehre, von Theodor Fuchs, wesentlich mißverstanden und als eine Absage gegen die Descendenztheorie und zumal gegen die Lehren Darwins bezeichnet worden. Eduard Sueß sah sich dadurch veranlaßt, auf einen Brief hinzuweisen, den Darwin an M. Neumayr richtete, als ihm dieser die Abhandlung über die Paludinen-Schichten Slavoniens übersandte. In diesem Briefe hat Darwin die große, durch palaeontologische Untersuchung nachgewiesene Bedeutung der äußeren Umgebung für die Veränderung der Formen anerkannt und Sueß fügt hinzu, daß sich das Hervortreten eines größeren Einflusses der äußeren Lebensverhältnisse keineswegs als eine Entgegnung, sondern als eine Ausgestaltung der Darwin'schen Lehre, namentlich der Lehre vom Kampfe ums Dasein darstellt.
