

Hochansehnliche Versammlung!

In seinen Schriften über die Entwicklungslehre hat Haeckel unter den Grund-Hilfswissenschaften für die Erforschung der Geschichte des Lebens auf der Erde stets auch die Paläontologie genannt, die Kunde von den Pflanzen und Tieren vergangener Perioden der Erdgeschichte, deren Reste als Versteinerungen in den Schichten der Erdkruste begraben liegen. Indem Haeckel so der Paläontologie eine gleichwertige Stelle neben der vergleichenden Anatomie und der vergleichenden Keimesgeschichte anwies, brachte er eine Übung zum Ausdruck, die er selbst stets treu gepflegt hatte, die Übung, für die Entwicklungslehre nicht nur das Studium der heutigen Organismenwelt, sondern auch die Wissenschaft von den vorweltlichen Bewohnern unseres Erdballs in weitestem Umfange heranzuziehen. Haeckel, der die Paläontologie durch seine Studien über die fossilen Quallen, die Cystoideen usw. selbst energisch gefördert hat, hat damit einen Standpunkt eingenommen, der die Betrachtung der stammesgeschichtlichen Probleme von viel allgemeineren Gesichtspunkten aus von vornherein gewährleistete, als sie sich aus der Erforschung der lebenden Organismen allein ergeben können. Er ist darin weiter gegangen als Darwin, der in seiner „Entstehung der Arten“ wohl ein Kapitel über die „Unvollständigkeit der geologischen Urkunden“, nicht aber über den Wert dieser historischen Dokumente für den Werdegang der Schöpfung gegeben hat. Nicht allgemein werden von den Zoologen die Ver-

steinerungen in ihrer Bedeutung für die Stammesgeschichte in demjenigen Maße anerkannt, wie die Paläontologen es wohl wünschten, was allerdings weniger an Interesselosigkeit oder bewußter Nichtachtung, als vielmehr an der Arbeitslast liegt, die jedem Forscher heute schon dann aufgebürdet ist, wenn er sich bemüht, die Fortschritte seiner eigenen Wissenschaft ständig mit leidlicher Vollständigkeit zu verfolgen. Trotzdem könnte die Zoologie der Paläontologie schon deshalb etwas mehr Gegenliebe gewähren, als von manchen Paläontologen gerade neuerdings lebhaft betont wird, die Paläontologie müsse nicht von geologisch, sondern von zoologisch resp. botanisch geschulten Kräften vertreten werden. Der Ruf „die Paläontologie ist eine selbständige Wissenschaft und muß sich von der Geologie loslösen, der sie schon allzuviel Handlangerdienste für die Gliederung der Erdschichten getan hat“, ist nicht neu. Kein Geringerer als Zittel hat diesem Gedanken in seinem „Handbuch der Paläontologie“ Ausdruck gegeben. Aber diese Bestrebungen sind gefährlich. In den Schriften der an keine geologischen Grundlagen gebundenen Paläontologen machen sich gelegentlich Auffassungen stammesgeschichtlicher Art geltend, die der Kenner des Verlaufes der Erdgeschichte, der Veränderungen auf der Erdoberfläche, der Meeresverschiebungen usw. niemals aussprechen würde. Darin freilich kann ich als Vertreter der Paläontologie an dieser Universität diesen Bestrebungen nur beistimmen, daß die Anwendung der Paläontologie auf die Entwicklungslehre mehr als bisher gepflegt werden muß. Es erschien mir daher auch selbstverständlich, heute, wo ich zum erstenmal an dieser Stelle als Inhaber der ursprünglich für phylogenetische Paläontologie gegründeten Haeckelprofessur eine Rede zu halten habe, ein Thema aus dem Gebiet der Deszendenztheorie dafür zu wählen und dasselbe vom paläontologischen Standpunkt aus zu beleuchten. Das Problem des Aussterbens großer Tier-

gruppen im Laufe der Erdgeschichte, das uns beschäftigen soll, ist außerdem ein Thema, das seit einiger Zeit im Brennpunkte des Interesses bei den Paläontologen steht und mit einem großen Widerstreit der Meinungen diskutiert wird. Die Schwierigkeit einer Klärung wird dabei noch dadurch erhöht, daß es sich nicht nur um die Beantwortung der Frage nach den Ursachen dieser so ungemein auffallenden Erscheinung, sondern auch derjenigen handelt, ob denn dies Aussterben großer Tiergruppen ein wirklicher oder nur ein scheinbarer Vorgang ist. Es kann unter diesen Umständen nicht wundernehmen, wenn ein Ausgleich der verschiedenen Ansichten noch nicht erfolgt ist.

Gewisse Tatsachen unterliegen ja allerdings keinem Zweifel. Es gibt eine große Anzahl vorweltlicher Tier- und Pflanzenformen, die heute noch ganz ähnlich auf unserem Planeten existieren. Aber es gibt unter den Versteinerungen auch fremdartige Typen, die wir nur mit Mühe einer Klasse oder Ordnung des für die heutige Organismenwelt gültigen Systems einreihen. Solche sind z. B. die Riesensaurier, wie gerade gegenwärtig welche in Deutsch-Ostafrika ausgegraben werden. Diese Tiere haben in der heutigen Schöpfung keine lebenden Verwandten; sie sind für immer dahin. Anders steht es z. B. beim Mammut, das der Mensch der Eiszeit gejagt hat, und das nichts anderes als eine mit unserer heutigen zu ein und derselben Gattung gehörige Elefantenart ist.

Es ist ein großer Unterschied zwischen dem Aussterben einer einzelnen Art (z. B. des Mammut) und dem einer ganzen Gruppe von gleichartigen Tieren (z. B. der Riesensaurier). Der erstere Fall hat sich noch in historischer Zeit ereignet. Die Dronte, der Riesenalk, die Steller'sche Seekuh sind verschwunden, ausgerottet durch die Tätigkeit des Menschen. Durch einen natürlichen Vorgang dem Aussterben, besser gesagt, zu vorübergehender

Reduktion gebracht ist (1882) der Fisch *Lopholatilus chamaeleonticeps* von der Ostküste Nordamerikas, wie man meint, durch Zufuhr von kaltem Wasser. Millionen von Exemplaren dieser Art kamen um; aber jetzt besiedelt das Tier bereits wieder die Gebiete, in denen es damals vernichtet wurde. Das wären also zunächst zwei Ursachen, die das Aussterben einer Art herbeiführen können:

1. Ausrottung durch den Menschen.
2. Aenderung der physikalischen Lebensbedingungen.

Theoretisch sind noch weitere Ursachen denkbar. So müssen geologische Ereignisse verschiedener Natur zur Vernichtung von Arten führen können. Eine auf eine einzige, bestimmte Insel beschränkte Art muß z. B., wenn etwa ein vulkanisches Ereignis die Insel zerstört, aussterben. Die säkularen Senkungen haben große Landgebiete unter den Meeresspiegel gebracht, Brüche haben Festländer zerstückelt. Im jüngeren Paläozoikum sicher, vielleicht auch im älteren, bestand auf der südlichen Halbkugel ein großer Kontinent, das sog. Gondwanaland. Es nährte zweifellos eine reiche Flora und Fauna. Letztere ist wegen ihrer merkwürdigen, namentlich in Südafrika gefundenen Reptilien, der Theromorphen, höchst bemerkenswert. Dieser riesige Kontinent, der von Australien über das Gebiet des indischen Ozeans nach Vorderindien und Afrika und über den heutigen Atlantischen Ozean bis nach Brasilien und nach Süden bis zu den Falklandinseln reichte, fing, wie wir aus den neusten Entdeckungen auf Madagaskar wissen, in der jüngeren Trias an, sich zu zerstückeln, ein Prozeß, der sich in der Jurazeit fortsetzte und in der Kreidezeit vollendete. Wie viele Tier- und Pflanzenarten mögen dabei durch Vernichtung ihrer Existenzbedingungen dem Untergange verfallen sein! — Welch einzige Tierformen würden mit der Zerstörung der Galapagosinseln, welche Mannigfaltigkeit charakteristischer Organismen durch den

Untergang einer Inselwelt wie derjenigen Neu-Seelands aussterben!

Oder man denke sich die Antarktis in der Tertiärzeit von einer reichen Fauna bewohnt. Als sich nun das Land am Südpol in der Diluvialzeit mit jenen ungeheuren Eismassen zu bedecken begann, die dort jetzt noch zum größten Teil vorhanden sind, war die Pflanzen- und Tierwelt durch die Verschlechterung des Klimas der Vernichtung geweiht, ja sie wurde buchstäblich von dem vorrückenden Inlandeis aus ihren Wohnsitzen hinausgedrängt.

Oder man denke sich, daß ein Gebiet, in dem Raubtiere fehlten, große Pflanzenfresser aber häufig waren, durch Hebungen mit einem anderen Landgebiet verbunden wurde, aus dem Raubtiere hineinwanderten; da konnten leicht manche der Pflanzenfresserarten im Kampf mit den Eindringlingen zum Unterliegen kommen.

Solche wie die zuletzt angeführten Fälle sind sicher vorgekommen; aber ihr Einfluß auf die Tierwelt läßt sich aus dem der Paläontologie zugänglichen Material nicht leicht, ja, bekennen wir es offen, gar nicht nachweisen. Das liegt an der Unvollständigkeit der paläontologischen Ueberlieferung, die ihrerseits auf der großen Wasserbedeckung der Erde und manchen anderen natürlichen Hindernissen, z. T. aber auch einfach auf dem noch geringen Alter unserer Wissenschaft beruht. Immer von neuem findet man neue Tierformen in den Erdschichten, oder schon bekannte an neuen Orten, wo man sie vielleicht gar nicht erwartete. Für die Unvollständigkeit des Materials lassen sich gerade Beispiele anführen, die auf die eben besprochenen Fälle Bezug haben.

Während man früher die Flora und Fauna des Gondwanalandes auf die südliche Halbkugel beschränkt glaubte, fand man vor nicht allzulangen Jahren Vertreter derselben im nördlichen Rußland. Es folgt daraus, daß selbst bei weitgehender Zerstörung des Gondwanalandes und seiner Lebewesen

die Vernichtung der Gondwanafauna keineswegs eine absolute zu sein brauchte, weil die russischen Vertreter weiter existieren konnten.

Man spricht gern von einem antarktischen Schöpfungszenrum, aber außer ein paar Pinguin-skeletten hat man noch keine Landtierreste in den Südpolarländern gefunden. Wir wissen nichts Sicheres von der Existenz einer Fauna, der das diluviale Inlandeis der Antarktis den Garaus gemacht hätte.

Auf Klimaverschlechterung infolge kontinentaler Hebung hat man das Aussterben der mächtigen Dinosaurier Nordamerikas zurückführen wollen, die den Namen Triceratops führen. Man kennt sie nur aus der oberen Kreide und so wenig wie von ihren Vorfahren weiß man von ihren Nachkommen irgend etwas. Letztere können ebenso gut vorhanden sein wie erstere es müssen. Gefunden hat man weder von den einen noch von den anderen etwas.

Es ist bei dem Stande unserer Kenntnisse unmöglich, aus der Geschichte der geologischen Veränderungen auf der Erde die Ursache für das Aussterben der großen Tiergruppen abzuleiten, das eine so überaus merkwürdige, erklärungsheischende Erscheinung ist. Gerade daß es nicht nur ein paar Arten oder ein paar Gattungen sind, die der Kampf ums Dasein im weitesten Sinne ausschaltet, sondern ganze große Gruppen — das ist das Merkwürdige, Unerklärliche. Ich will gleich ein paar Beispiele solcher Vorgänge anführen:

In der oberen Kreideformation macht sich ein allmähliches Zurücktreten der Ammoniten, jener mit spiral eingerollter, gekammerter Schale versehenen Kopffüßer bemerkbar, deren Gehäuse in den Schichten aller älteren Formationen vom Devon aufwärts so allverbreitet und durch eine riesige Mannigfaltigkeit ausgezeichnet sind. Schon in der jüngsten Stufe der Kreideformation findet man keinen Ammoniten mehr; sie sind, wie man gewöhnlich sagt, ausgestorben. Dabei lebten die

Ammoniten noch in der jüngeren Kreidezeit in Mengen in allen Meeren der Erde, von Sachalin bis in die Antarktis, in allen Breiten, überall. Weswegen gibt es in der Tertiärzeit und heute keinen einzigen Ammoniten mehr?

Ferner: Während des ganzen Mittelalters der Erdgeschichte hat es überall jene mächtigen Metareptilien gegeben, die man als Dino- d. h. als Schreckenssaurier bezeichnet, von deren Größe man sich einen Begriff macht, wenn man hört, daß der Oberschenkel eines solchen, in Ostafrika gefundenen Tieres die Länge von 2 m überschritt. Wenn man von Roth's angeblichen, mir noch unsicher erscheinenden Angaben bezüglich patagonischer Funde absieht, kennt man bis heute noch keinen einzigen dieser Saurier aus der Tertiärformation. Warum sind diese Riesen der Vorwelt ausgestorben?

Ferner: Im Altertum der Erdgeschichte wimmelte es in allen Meeren von einer besonderen Ordnung von Krebsen, den sog. Trilobiten. Sie gehören zu den ältesten Versteinerungen, die wir von der Erde kennen. Noch niemals ist ein Trilobit in jüngeren als permischen Schichten gefunden worden. Nachdem die Gruppe im Unterilur den Höhepunkt ihrer Entwicklung und ihres Formenreichtums erlangt hatte, wird sie im Devon und Carbon immer ärmer an Arten und ihre letzte erlischt im Perm. Ehe das Mesozoikum begann, waren die Trilobiten ausgestorben.

Diese Beispiele mögen genügen, um das Phänomen zu kennzeichnen. Das Problem, welche Ursachen das Aussterben ganzer Ordnungen — um diese systematische Kategorie handelt es sich meist — herbeigeführt haben, ist von schwerwiegender Bedeutung für die ganze Entwicklungslehre. Als Darwin sich mit ihm beschäftigte, war die alte Cuvier'sche Vorstellung von der stetig wiederholten Vernichtung und Neuschaffung der organischen Welt bereits durch Lyell ausgeschaltet. Darwin, der das Erlöschen z. B. der Ammoniten

in die langen Zeiträume verlegt, die nach seiner irrigen Meinung zwischen den geologischen Formationen liegen, ist der Ansicht, daß man nicht verlangen dürfe, die Ursachen des Aussterbens für die einzelnen Gruppen zu ermitteln; denn die vielen verwickelten Bedingungen, von denen das Dasein einer Art oder einer Artgruppe abhängt, ließen sich nicht zergliedern. Die natürliche Zuchtwahl wirkt mit all den vielen Mitteln, die dem Kampf ums Dasein zur Verfügung stehen, und bringt Arten oder Artgruppen zum Erliegen. Obwohl wir also nicht imstande sind, die Gründe für das Aussterben einer bestimmten Gruppe anzugeben, so braucht man deshalb doch nicht, sagt Darwin, die ganze Frage mit dem geheimnisvollsten Dunkel zu umgeben, wie es diejenigen tun, die den Arten und Artgruppen eine bestimmte Lebensdauer, ein Altern und ein Sterben zusprechen.

Manche der heutigen Forscher lehnen diese von Zeit zu Zeit immer wieder auftauchende Vorstellung von einem Altern der Stämme als mystisch oder als vitalistisch ab, andere erklären, dafür in der Natur und speziell bei den heutigen Lebewesen keine Anzeichen erkennen zu können. Andere halten sie für berechtigt, betonen aber, daß man dabei so wenig wie beim Tod des Individuums das Erlöschen einer „Lebenskraft“ anzunehmen brauche. Nach Rud. Hoernes würde sich die Senilität eines Stammes mit der Abnahme der Variabilität verbinden und diese letztere muß schließlich den Untergang herbeiführen. Neben den sog. persistenten Typen, die durch viele Formationen hindurchgehen und heute noch den ältesten Verwandten gleichen, haben andere sich stark spezialisiert und sind dadurch allmählich unfähig geworden, sich unter gewissen Umständen veränderten Lebensbedingungen anzupassen.

Wenn man den Begriff Senilität in diesem Sinne auffaßt, darunter also ein Stadium in der Stammesgeschichte versteht, in dem die Anpassungsfähigkeit infolge allzu großer Spezialisie-

rung in einer verhängnisvollen Weise herabgemindert ist, so nimmt man allerdings eine in den Organismen selbst liegende Ursache des Aussterbens an; aber es handelt sich dann doch nicht mehr um eine dem Stamm eigentümliche Lebensdauer, eine Abnutzung der Lebenskraft oder etwas Derartiges. K. E. v. Baer hat, wie mir scheint mit Recht, betont, daß das Aussterben eines Stammes aus inneren, physiologischen Gründen doch nur dadurch herbeigeführt werden kann, daß die Zahl der Nachkommen abnimmt oder daß die Fortpflanzungsfähigkeit beschränkt oder aufgehoben wird. Davon ist aber in der heutigen Organismenwelt nichts bekannt und selbstverständlich ist vollends die Paläontologie nicht in der Lage, über diesen Punkt etwas auszusagen.

Die Anpassungsfähigkeit der Organismen wird von manchen Forschern als unbegrenzt und nur durch den Typus des Phylums in gewisse Schranken gebannt aufgefaßt. Andere sind der Ansicht, daß im Laufe der Stammesgeschichte Eigenschaften ausgebildet werden, die zwar anfangs im Kampfe ums Dasein nützlich sind, später aber entweder direkt oder doch dann schädlich werden, wenn eine Änderung der physikalischen und anderen Lebensbedingungen eine Anpassung an neue Verhältnisse erfordert, diese Anpassung aber von dem Organismus wegen seiner allzuweit fortgeschrittenen Spezialisierung nicht geleistet werden kann. Depéret hat einige „paläontologische Gesetze“, wie er sie mit Vorbehalt und unter Hervorhebung, daß man wohl statt von Gesetzen genauer als von „häufigen Wiederholungen derselben Vorgänge“ sprechen muß, aufgestellt. Von diesen Regeln geben Ursachen für das Aussterben der Stämme an:

1. das Gesetz von der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume,
2. das Gesetz der Spezialisierung der Stammbäume.

Das Gesetz von der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume soll fast unterschiedslos in allen

Klassen der Tierwelt, besonders aber doch bei den Wirbeltieren beobachtet werden. Die größten Formen treten angeblich immer am Schluß der Entwicklung der einzelnen Stämme auf. Als Beispiele von wirbellosen Tieren sollen die riesigen Ammoniten der Gattung *Pachydiscus* in der oberen Kreide, die mächtigen *Megalodon*arten in der jüngsten Trias unter den Muscheln, die Gattung *Clypeaster* unter den Seeigeln dienen. Doch ließen sich auch recht viele Stämme anführen, in denen von einer wesentlichen Zunahme der Größe nicht die Rede ist. Keine lebende *Rhynchonella* übertrifft die *Rhynchonella peregrina* des Neokoms an Dimensionen, keine lebende Libelle erreicht die Größe jener *Meganeura* des französischen Obercarbons, die eine Flügelspannweite von 70 cm besaß, unsere lebenden Seelilien sind durchaus nicht größer als ihre fossilen Voreltern. Gewiß kann man Stämme anführen, in denen eine Größenzunahme eintritt. Depéret gibt als Beispiel aus der Klasse der Fische den Hai *Carcharodon*, aus den Amphibien die *Stegocephalen* an, die im Carbon nur kleine Formen umfassen, sich aber in der Trias zu riesigen Gestalten entwickeln, damit aber auch am Ende ihrer Existenz angelangt sind. Natürlich darf man nicht die Gesamtheit der *Stegocephalen* ins Auge fassen, wenn man den Satz von der Größenzunahme prüfen will, sondern nur die Geschichte der einzelnen *Stegocephalen*stämme. Depéret glaubt seiner Sache so sicher zu sein, daß er aus dem Vorhandensein von 30—35 cm langen *Labyrinthodonten* im Carbon (*Loxomma*, *Anthracosaurus*) auf die zukünftige Entdeckung kleinerer Ahnen dieser Formen im Devon und Silur einen Schluß zieht. Wir vermögen uns nicht zu dieser Auffassung zu bekennen. Die besten Beweise für sein Gesetz der Größenzunahme findet Depéret in seinem eigentlichen Arbeitsgebiet, der Paläontologie der Säugetiere. Hier gilt es nach seiner Meinung mit solcher Sicherheit, daß sie als Prüfstein für die Rekonstruktion

der Stammbäume benutzt werden kann. So erreichen — um nur Weniges anzuführen — die Dinotherien (elefantenartige Tiere mit gekrümmten Zähnen im Unterkiefer), die Mastodonten, die tapirartigen Lophiodonten und die Rhinocerotiden im Laufe der Zeit bedeutendere Dimensionen. Freilich läßt sich selbst bei diesen Gruppen feststellen, daß einige Stämme, von denen man daher sagt, daß sie eine sehr große Entwicklungsfähigkeit haben, „sich schnell zu Riesenformen“ aufschwüngen, „während andere ein mäßigeres Tempo anschlugen und noch andere ohne Größenzunahme verharren“. Gründe für dies verschiedene Verhalten sind unbekannt. Innerhalb derselben Familie gibt es in derselben Epoche große, mittlere, kleine und vielleicht sogar noch Zwergformen nebeneinander. Man braucht nur an unsere heutigen Katzen zu erinnern, um ein jedermann deutliches Beispiel dafür vor Augen zu stellen.

Ehe wir die Bedeutung dieses angeblichen, wie aber aus dem Gesagten hervorgeht, doch nur für einzelne und längst nicht alle Stämme zutreffenden Gesetzes der Größenzunahme (die billige Ausrede, in den Stämmen, die noch keine Größenzunahme zeigen, würde diese sich schon dereinst noch einstellen, lasse ich unerörtert) für die Frage nach dem Aussterben großer Tiergruppen ins Auge fassen, möge erst noch das zweite Depéret'sche Gesetz, das von der Spezialisierung der Stammbäume, betrachtet sein. Die Stämme spezialisieren sich, und zwar nach einer bestimmten Richtung hin. Diese Spezialisierung überträgt sich aber nicht auf den ganzen Organismus, sondern er betrifft jeweils ein bestimmtes Organ oder eine bestimmte Organgruppe. Das klassische Beispiel hierfür ist die Umformung des plantigraden fünfzehigen Fußes der primitiven Huftiere in den unguligraden, mit einer oder zwei Zehen bei den jungen Ungulaten; ein weiteres die Umwandlung von Huftieren in die Sirenen unter Verkümmern der hinteren Extremität und des Beckens. Ferner

ist hier zu nennen die riesige Ausbildung der Eckzähne bei *Machairodus*, einem katzenartigen Raubtier. Diese Eckzähne wurden schließlich so lang, daß die Kiefer nicht mehr so weit geöffnet werden konnten, daß ein Zwischenraum zwischen den Zähnen entstand. Endlich möge noch die Entwicklung der spiralig umgebogenen Stoßzähne des Mammut und die riesigen Geweihe mancher Hirsche erwähnt sein.

Wir kommen nun auf die für unser Thema wichtige Seite dieser „Gesetze“. Die an starker Größenzunahme und an starker Spezialisierung „leidenden“ Stämme sterben aus, heißt es. Man kann auch umgekehrt ein Gesetz formulieren, das dann mit der „Doctrine of the unspecialized“ des nordamerikanischen Wirbeltierpaläontologen Cope, dem „Gesetz der Nicht-Spezialisierten“ übereinstimmt, und das da lautet: „Allein diejenigen organischen Formen sind einer späteren Entwicklung fähig, die noch keine einseitige Ausbildung erfahren haben“.

Voraussetzung für die Richtigkeit dieses Gesetzes ist die Annahme, daß die Organismen keine unbegrenzte Variabilität besitzen. Die Tiere nehmen einen bestimmten Weg der Entwicklung. Er ist ihnen vorteilhaft im Kampfe ums Dasein. Die Elefanten bekamen größere Stoß-, der *Machairodus* immer größere Eckzähne. Unter den Dinosauriern blieben gerade diejenigen von den größten Körperdimensionen erhalten, ihre Nachkommen waren wieder von gewaltiger Größe, so daß sie ein wahres Herrschergeschlecht auf der Erde bilden konnten. Aber wehe solchen Tierformen, die, zwar vorübergehend dem Kampf ums Dasein am besten angepaßt, eine allzu exponierte Höhe erstiegen hatten. In den Alpen des südwestlichen Graubündens liegt ein Berg, ausschwarzem, nacktem Schiefer aufgebaut, ein wilder, finsterner Gesell, der Piz Terri. Der erste Besteiger dieses Berges, von dem man Kunde hat, fand, als er auf dem Gipfel ankam, ein menschliches Skelett und eine ver-

rostete Flinte, Reste eines kühnen Gemsjägers, der den Weg bergab nicht wieder gefunden hatte. Wie diesem Jäger erging es den großen spezialisierten Tierformen: sie waren in eine Sackgasse geraten. Es war zu spät für ein Zurück, als ein solches für die Tiere von größtem Wert gewesen wäre. Eine vielleicht nur unbedeutende Veränderung in den Lebensbedingungen, eine klimatische Aenderung, eine Aenderung in der Zusammensetzung der Fauna, die sie ernährte oder der Flora, von der diese wieder abhängig war, eine Einschränkung des Wohngebietes oder eine Aenderung des Charakters derselben, etwa die Austrocknung von Sümpfen oder eine teilweise Ueberflutung — solchen neuen Einflüssen sich anzupassen, dazu waren sie nicht imstande und mußten nun rettungslos verderben.

Ein weiteres Gesetz in der Paläontologie, dessen Wichtigkeit für das Verständnis der Umbildung der Tierwelt neuerdings sehr stark betont wird, pflegt man nach dem belgischen Paläontologen das Dollo'sche zu nennen. „Die Entwicklung“, so lautet es, „geht sprungweise vor sich, sie ist nicht umkehrbar und begrenzt“. Der Kern dieser Sätze, das eigentliche Dollo'sche Gesetz, ist dabei das von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung. Also: Das Pferd, das die Seitenzehen des Fußes verloren hat, wird sie im Laufe der weiteren Entwicklung nie und nimmermehr wieder erlangen. Niemals werden die Sirenen wieder ans Land steigen und normale Huftiere werden. Es ließen sich ungezählte derartige Beispiele anführen. Doch auch dieses Dollo'sche Gesetz findet Widerspruch. Hoernes hält ihm die atavistischen Rückschläge entgegen. Es kommt vor, daß Pferde mit mehreren Zehen geboren werden. Hoernes meint, man könnte aus solchen gegebenenfalls wieder eine mehrzehige Rasse heranzüchten. Ferner kommen die Kreideceratiten in Frage. Es gibt in der Kreideformation Ammoniten, die ganz unseren triadischen Ceratiten gleichen, deren Mannigfaltigkeit mein

Vorgänger Philippi so ausgezeichnet geschildert hat. Wegen des Fehlens jurassischer Ceratiten hat man die der Kreideformation nicht an die triadischen als deren Nachkommen, sondern sie an ganz andere Juraammoniten angeschlossen und sie als einen Rückschlag aufgefaßt. Das wäre dann unbestreitbar eine große Ausnahme vom Dollo'schen Gesetz; denn bei diesen Kreideceratiten handelt es sich nicht etwa um eine lokale Erscheinung, sondern um eine im Gebiet des ehemaligen großen Mittelmeeres, der sog. Tethys, weitverbreitete Formengruppe. Nun darf aber nicht unerwähnt bleiben, daß Steinmann mit viel Wahrscheinlichkeit nachzuweisen versucht hat, daß die Kreideceratiten tatsächlich die wenig veränderten Nachkommen der triadischen, die jurassischen Zwischenglieder uns aber nur infolge der mannigfaltigen Zufälle, die die Vollständigkeit der paläontologischen Überlieferung beschränken, noch nicht bekannt geworden sind. Es läge hier also keine Ausnahme von dem Dollo'schen Gesetz vor.

Das Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung deutet eine Ursache für das Aussterben der Stämme an, die eigentlich nur ein Spezialfall aus dem Gesetz von der Spezialisierung der Stammbäume ist, resp. jenem Gesetz eingereiht werden kann, das Rosa als das von der progressiv reduzierten Variabilität (von der im fortschreitendem Maße zunehmenden Unfähigkeit, sich zu verändern) bezeichnet hat. Zwar ist es schwer, hier Ursache und Wirkung auseinander zu halten und die Frage zu entscheiden, ob der Rückgang der Variabilität die Ursache des Aussterbens oder das bevorstehende Aussterben die Ursache des Rückgangs der Variabilität ist.

Geologische Ereignisse, einseitige Ausbildung der Organe, übermäßige Zunahme der Körpergröße, die Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung und das stufenweise Zurückgehen der Variabilität im Sinne Rosa's — das sind nach der Ansicht vieler Paläontologen die Ursachen für das Aussterben nicht

nur von Arten und Gattungen, sondern auch von großen Tiergruppen, wie wir sie in unserer Systematik als Familien und Ordnungen bezeichnen. Die riesigen Dinosaurier des erdgeschichtlichen Mittelalters sollen an ihrer Größe und Schwerfälligkeit zugrunde gegangen sein, weil Meeresüberflutungen ihre Wohngebiete verkleinerten und dadurch ihre Nahrung geschmälert wurde — eine Ansicht, die Depéret als kindlich bezeichnet; es blieben nämlich immer noch gewaltige Festländer übrig, auf denen die Saurier weiter leben konnten — oder weil die Sümpfe, in denen viele von ihnen lebten, austrockneten. Gerade für die Vernichtung der Riesensaurier, wie sie z. B. Nordamerika am Ende der Kreidezeit bevölkerten, ist aber auch noch eine andere Ursache angegeben worden, als eins der bisher angeführten sog. Gesetze, nämlich der Kampf ums Dasein *sensu stricto*. Im Sinne Darwins gehören ja all die äußeren Einflüsse, gegen die sich ein Organismus durch Anpassung wehren muß, auch zum Kampf ums Dasein. Es ist aber merkwürdig, wie dieser Ausdruck so gern von Paläontologen in einem engeren Sinne, nämlich vom gegenseitigen Auffressen der Tiere, gebraucht wird. Die Dinosaurier sollen von den Säugetieren direkt ausgerottet sein.

Man höre, wie das zugegangen ist. Die Säugetiere, die am Ende der Kreidezeit in Nordamerika in jenen Gebieten lebten, wo die Dinosaurier durch lange Zeiträume des erdgeschichtlichen Mittelalters hindurch als unumschränkte Herrscher ein „luxuriöses Faulenzerdasein“ geführt hatten, wie man sich auszudrücken beliebt hat, waren kleine, baumbewohnende Tiere, offenbar von großer Behendigkeit und mit einem relativ großen Gehirn, also auch wohl guter Intelligenz, begabt, zwei Eigenschaften, die den Dinosauriern abgesprochen werden, die man erstens für träge und langsam, zweitens aber, und wohl mit Recht, für dumm hält; denn ihr Schädel ist sehr klein und der Durchschnitt ihres Gehirns von geringeren Dimensionen als

das Rückenmark in der Lendenregion. Vermöge ihrer Beweglichkeit und Klugheit und trotz ihrer Kleinheit sollen diese Säuger die gigantischen Saurier ausgerottet haben. Ihre nagezahnartigen Vorderzähne sollen dafür bestimmt gewesen sein, die Schalen der Eier der Saurier durchzuknabbern, weil diese Säuger dieselben gar zu gern austranken. Das erinnert an die Gewohnheiten des Ichneumons, das die Krokodileier austrinkt. Wir wissen freilich nicht, ob die Dinosaurier Eier gelegt haben oder ob sie nicht, was auch sehr wohl möglich wäre, lebendig gebaren. Immerhin wäre es doch ein Weg, wie die Säuger den großen Gegnern hätten beikommen können. Nach anderer Meinung wären sie allerdings kühn auf die Riesen losgegangen oder, besser gesagt, losgesprungen; denn Triceratops, einer der allermerkwürdigsten nordamerikanischen Kreidedinosaurier, soll den mächtigen Knochenschirm am Hinterende des Schädels deshalb erworben haben, weil diese kleinen blutrünstigen Säuger die üble Gewohnheit gehabt hätten, den Sauriern in den Nacken zu springen und ihnen die Halsadern durchzubeißen. „Sind Sie dabei gewesen?“ möchte man unwillkürlich die Urheber dieser kühnen geologischen Hypothesen fragen.

Der amerikanische Paläontologe Lull hat diesen Erklärungen für das Aussterben der Dinosaurier energisch widersprochen und der Überzeugung Ausdruck gegeben, daß in der Natur Gleichgewicht herrscht und niemals eine ganze Tiergruppe eine andere einfach ausrottet. Und doch, wie oft ist nicht diese Ursache des Aussterbens für die eine oder andere Ordnung oder Familie angegeben worden. Besonders sollen es immer die Haifische gewesen sein. Man hat das Verschwinden der Ichthyosaurier auf ihr Schuldkonto gesetzt und man läßt sie sogar die großen Einzelkorallen des erdgeschichtlichen Altertums radikal verzehren.

Alle diese auf den Kampf ums Dasein gegründeten Erklärungen haben zwar den Vorzug,

schon wegen ihres dramatischen Charakters angenehm in die Ohren zu fallen, entbehren aber einer wissenschaftlichen, erforschbaren Stütze. Aber nicht nur sie, sondern auch die von Cope, Dollo, Rosa und Depéret ausgesprochenen Gesetze versagen, wenn wir aus ihnen das Aussterben einer bestimmten Tiergruppe begreiflich machen wollen. Hoernes hat diese Gesetze in seinem jüngst erschienenen Buche „Das Aussterben der Arten und Gattungen, sowie der größeren Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches“ als genügend für das Verständnis des Aussterbens bezeichnet. (Von Ausnahmen, die, auch nach Hoernes' Ansicht, anders zu erklären sind, wird gleich noch die Rede sein.) Ich habe sein umfangreiches Werk genau daraufhin geprüft, ob er oder der von ihm viel zitierte Depéret auch nur ein einziges konkretes Beispiel für diese Ursachen des Aussterbens anführt. Es ist nicht der Fall. Es wird auch nicht für einen einzigen Stamm strikte nachgewiesen, daß die Größenzunahme oder die Spezialisierung oder die Unmöglichkeit einer Umkehr der Entwicklung oder die Reduktion der Variabilität ihn in einen Zustand versetzen, der ihn unfähig macht, sich einer bestimmten, namhaft zu machenden Veränderung in den Lebensbedingungen anzupassen.

Ich will ein eklatantes, allerdings auch von Hoernes voll anerkanntes Beispiel für die Unerklärlichkeit des Aussterbens anführen; das ist dasjenige der Ammoniten. Bei diesen Tieren beobachten wir weder eine allgemeine exorbitante Größenzunahme noch eine weitgehende Spezialisierung. Was letzteren Punkt anbetrifft, so behauptet man zwar, die Komplikation der Lobenlinie sei eine solche gewesen; aber wir haben auch nicht die geringste Ahnung davon, was diese Organisation für das Tier bedeutet und ob sie Anpassungen nötig machte. Wozu eine Umkehrung der Entwicklung etwa hätte nützen sollen, ist auch nicht einzusehen. Und wie mit den Ammoniten, so ist es auch nicht anders mit den

großen Sauriern des Mesozoikums, mit den Gigantostraken, mit den Trilobiten, den Brachiopoden mit spiralförmigem Armgerüst usw. usw. „Die Ursache des Erlöschens (dieser Gruppen) . . .“, sagt Diener, „bleibt völlig dunkel“, und Pompeckj erklärt, daß die Gründe dafür, daß die Mosasaurier die Grenze von der Kreide- zur Tertiärzeit nicht überschreiten, zu entschleiern noch nicht möglich gewesen ist.

Unter diesen Umständen, wo alle Erklärungsversuche nicht recht befriedigen, mußte eine erklärliche Reaktion gegen das vergebliche Tasten nach den Ursachen des Erlöschens großer Tiergruppen eintreten, und es kann uns nicht wundern, daß nun auch einmal eine Behandlung des Problems von ganz anderen Gesichtspunkten aus vorgenommen wurde. Dies geschah durch Steinmann in dem Buch „Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre“, dessen belebender Einfluß auf das Interesse der Paläontologen an der Nutzbarmachung ihrer Wissenschaft für die Deszendenztheorie auch von seinen vielen Gegnern nicht geleugnet werden kann. Steinmann haut den gordischen Knoten der Probleme durch und erklärt: Das Aussterben großer Tiergruppen, von dem so viel gesprochen, nach dessen Ursachen so eifrig geforscht wird, ist gar nicht vorhanden. Die Tierwelt von einst lebt auch heute noch; „les races des corps vivants subsistent toutes, malgré leurs variations“.

Daß die Rassen der Organismen trotz ihrer Variation persistieren, hat Lamarck gesagt. Lamarck wird, wie Ràdl in seiner Geschichte der biologischen Theorien sehr geistvoll auseinandersetzt, von Leuten der verschiedensten wissenschaftlichen Richtung als Bundesgenosse angerufen, und wenn manche meinen, Lamarck würde sich, wenn er heute noch lebte, nicht zu Steinmann's Abstammungslehre bekennen, so sollte doch auch nicht vergessen werden, daß die Steinmann'schen Ideen schon in manchen Punkten bedeutungsvolle Vor-

läufer gehabt haben. Das gilt u. a. von seiner Erklärung des Verschwindens der Ammoniten am Ende der Kreidezeit, die auf Folgendes hinausläuft: In jüngeren als Kreideschichten findet man keine Ammoniten mehr, weil diese im Lauf der Entwicklung ihre Schalen eingebüßt haben.

Bekanntlich sind nur diejenigen Tiere fossil erhaltungsfähig, die Hartgebilde, Skelette oder Schalen, besitzen. Nur ganz ausnahmsweise findet man auch andere Tiere in den Schichtgesteinen, wie z. B. die namentlich von Haeckel beschriebenen Medusen, die sich als Abdrücke im feinsten Schlamm konserviert haben. Gerade dieser große Mangel in der paläontologischen Überlieferung ist es ja, auf den sich diejenigen stützen, die der Paläontologie nur ein untergeordnetes Anrecht auf Mitarbeit am Ausbau der Abstammungslehre gewähren wollen. Es ist sehr wohl denkbar, daß eine Tiergruppe im Laufe ihrer Entwicklung ihre Hartteile einbüßt und dadurch unfähig wird, Reste in den Erdschichten zu hinterlassen. Mit dem Augenblick, wo der Skelett- oder Schalenmangel eintritt, muß der Stamm für uns ausgestorben erscheinen.

Zittel meint, es hätten große und durchgreifende Veränderungen in den Existenzbedingungen stattgefunden, die das Aussterben der Ammoniten herbeigeführt hätten, andere Forscher haben innere Ursachen dafür verantwortlich gemacht. Ed. Suess aber erklärte schon 1870: Es ist von vornherein viel wahrscheinlicher, daß eine so allgemein verbreitete, zahlreiche und mannigfache Tiergruppe, deren Hartteile man von der silurischen Formation her in Beziehung zum Tier an Bedeutung abnehmen sieht, nicht durch ihr Erlöschen, sondern dadurch aus der Reihe der Fossilien verschwinde, daß die Absonderung ihrer Hartteile überhaupt ein Ende findet. Meine Ansicht, sagt Suess, geht dahin, daß die Ammonitiden überhaupt nicht als erloschen anzusehen sind. Als Zwischenglied zwischen den beschalten und den unbeschalten

Ammoniten — letzteres wären die Octopoden — betrachten Suess und Steinmann die Argonauta, eine lebende Octopodengattung, bei der nur das Weibchen eine Schale besitzt, die noch dazu eine Reduktion aufweist, insofern die Perlmutterschicht der Ammonitenschale und damit auch die aus dieser bestehenden Luftkammerscheidewände fehlen. Die charakteristische und bei den einzelnen Argonauta-Arten sehr verschiedene Skulptur beweist, daß es sich hier nicht um eine Neuerwerbung, sondern um ein Überbleibsel aus der Stammesgeschichte handelt, und wenn ja auch ein vollgültiger Beweis für die Weiterexistenz der Ammoniten in den heutigen Octopoden ebensowenig erbracht werden kann, wie der Gegenbeweis, und man also hier der einen oder der anderen Meinung sein darf, so möchte ich mich für Argonauta wenigstens mit Suess, Steinmann und Hoernes entschieden auf den Standpunkt stellen, daß sie ein Ammoniten-abkömmling ist. Mit noch mehr Sicherheit kann die Steinmann'sche Behauptung gestützt werden, daß jenes volle Aussterben der Ammoniten am Ende der Triaszeit (bis auf eine oder zwei Gattungen), das von manchem Paläontologen behauptet wird, in Wirklichkeit nicht stattgefunden hat und sich bei einer natürlicheren, genetischen Gruppierung der Formen nicht aufrecht erhalten läßt.

Schwieriger ist es Steinmann geworden, für seine Ansicht, daß die großen Saurier nicht ausgestorben sind, Anerkennung zu finden. Das Problem der Vernichtung dieser so charakteristischen Klasse des erdgeschichtlichen Mittelalters ist ja äusserst schwierig. So ist es uns ganz unmöglich, eine plausible Ursache für das Verschwinden der starken, in allen Meeren der Erde verbreiteten Meersaurier anzugeben. Besonders ist es hier unmöglich, einen geologischen Vorgang für das Erlöschen verantwortlich zu machen. Steinmanns Hypothese, daß die Ichthyosaurier in den Delphinen, die Plesiosaurier in den Pottwalen, die Thalattosaurier in den Bartenwalen, die Flugsaurier in den Fleder-

mäusen weiterleben, ist meist abgelehnt worden. Seine Hypothese, daß die großen flugunfähigen Vögel, die erst vom Menschen ausgerottet sind, Nachkommen von Dinosauriern mit stark reduzierten Vorderextremitäten, wie wir solche schon aus der Trias kennen, darstellen, ist noch nicht diskutiert.

Wie manchmal vielgestaltige Gruppen nur dadurch erlöschen, daß sie sich zu anderen Formen weiterentwickeln und auf diese Weise aufhören, in ihrer bisherigen Form zu existieren, hat an einem sehr lehrreichen Beispiel Handlirsch gezeigt, der das gesamte Material der fossilen Insekten durchgearbeitet hat und zur Aufstellung eines Stammbaumes für diese Klasse gekommen ist, der von den bisherigen stark abweicht. Die Paläodictyopteren des Obercarbons, durch eine sehr primitive Organisation von den heutigen Insekten verschieden, oft noch mit einem Paar kleiner Flügel am Prothorax ausgestattet, sind die Urflügler, von deren verschiedenen Familien sich durch die Urgeradflügler, die Urschaben, die Ureintagsfliegen usw. die Geradflügler, Schaben, Eintagsfliegen usw. entwickelt haben. Die Paläodictyopteren sind auf das Obercarbon beschränkt; aber sie sind nicht ausgestorben, sondern leben in anders gestalteten Nachkommen fort bis auf den heutigen Tag.

Steinmann kennt nur ein Wesen auf der Erde, das zur Ausrottung anderer Organismen geschritten ist, — den Menschen. Er hat die großen Jagdtiere der Diluvialzeit, vielleicht auch der jüngsten Tertiärzeit vernichtet. Wenn man z. B. an die ungeheure Zahl von Pferden denkt, die der vorgeschichtliche Mensch von Solutré in Frankreich getötet hat, wenn man denkt, wie verheerend die Jagd der Jägervölker, die keine Schonzeit für das Wild kennen, wirkt, so kann man diese Vorstellung wohl akzeptieren. Sind es doch gerade die großen Jagdtiere, die vernichtet erscheinen, nicht die kleineren Säugetiere. Freilich ist auch damit das Problem noch nicht gelöst; für die vielen großen

Säuger der Tertiärzeit können wir mangels genügender Beweise für die Existenz des Menschen in dieser Periode das Aussterben infolge menschlicher Jagdtätigkeit nicht wahrscheinlich machen.

Es gibt auch unter den wirbellosen Tieren Formen, deren Aussterben der Erklärung durch eine der bisher genannten Theorien, die Steinmann'sche eingeschlossen, spottet. Das krassste Beispiel dafür ist nach meiner Ansicht die Muschel *Inoceramus*. Sie kommt schon im Jura vor und ist in der jüngeren Kreideformation so häufig, daß uns ihre Arten als Leitfossilien für die Gliederung der Stufen dienen. Wir kennen diese Muschel aus allen Weltteilen, sie hat eine kräftige, dicke Schale, die bei manchen Arten bis über 50 cm Durchmesser erreicht; aber noch niemals hat man ein Exemplar von einem *Inoceramus* in der Tertiärformation gefunden, kein lebender Vertreter ist von ihr vorhanden. Was in aller Welt soll diese Muschel ausgerottet haben, im pacifischen und atlantischen Gebiet, auf der nördlichen und auf der südlichen Halbkugel?

Wir stehen vor einem Rätsel und wir stehen bei dem ganzen Verschwinden großer Tiergruppen von der Erde vor einer Erscheinung, von deren vollem Verständnis wir offenbar noch weit entfernt sind. Es verdient besondere Betonung „der großen Tiergruppen“. Das Eingehen von Arten, ja vielleicht von Gattungen auf Grund der Erscheinungen, die man als Gesetz der Spezialisierung der Stammbäume, als Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung, als Gesetz von der Beschränkung der Variation bezeichnet hat, auf Grund ferner von geologischen Ereignissen oder des Unterliegens im Kampf mit einem mächtigeren Gegner, oder die Ausrottung durch den Menschen, ist denkbar und wohl auch nachweisbar; das Aussterben ganzer Ordnungen aber bleibt, wenn man von den Fällen absieht, wo nachweislich das Aussterben nur ein scheinbares ist, auch dann als ungelöstes Problem bestehen, wenn

man sich nicht auf einen einseitigen Standpunkt stellt, sondern alle Erklärungsversuche anwendet oder kombiniert. So wird das Problem der Ursachen des Aussterbens die Paläontologie noch weiter beschäftigen, um so mehr, als sie für die Frage nach den Triebfedern der organischen Entwicklung und nach den Wegen und Gründen der Umformung der Tierwelt von wesentlicher Bedeutung ist.

Hochansehnliche Versammlung!

Haeckel hat den dominierenden Einfluß begründet, den die Entwicklungslehre heute auf das Denken und Arbeiten jedes Paläontologen und Zoologen ausübt. Nicht alle Ansichten, die ich in meinem Vortrage habe zu Worte kommen lassen, würden den seinigen voll entsprechen und es möchten ihm, wenn wir Exc. Haeckel heute in unserer Mitte begrüßen könnten, vielleicht die Verse ins Gedächtnis gekommen sein:

„Was Gutes zu denken wäre gut,
Fänd' sich nur immer das gleiche Blut;
Dein Gutgedachtes, in fremden Adern
Wird sogleich mit dir selber hadern.“

Nun, auch die Forscher, die andere Marschrouen verfolgen, streiten aber unter demselben Feldzeichen wie er, und jede neue Entdeckung, jeder neue Gedanke auch in der Paläontologie, dient nur dazu, das Licht zu nähren, das uns allen vorwärts leuchtet, das Grundprinzip von dem inneren Zusammenhang der organischen Welt und ihrer Entwicklung.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.
